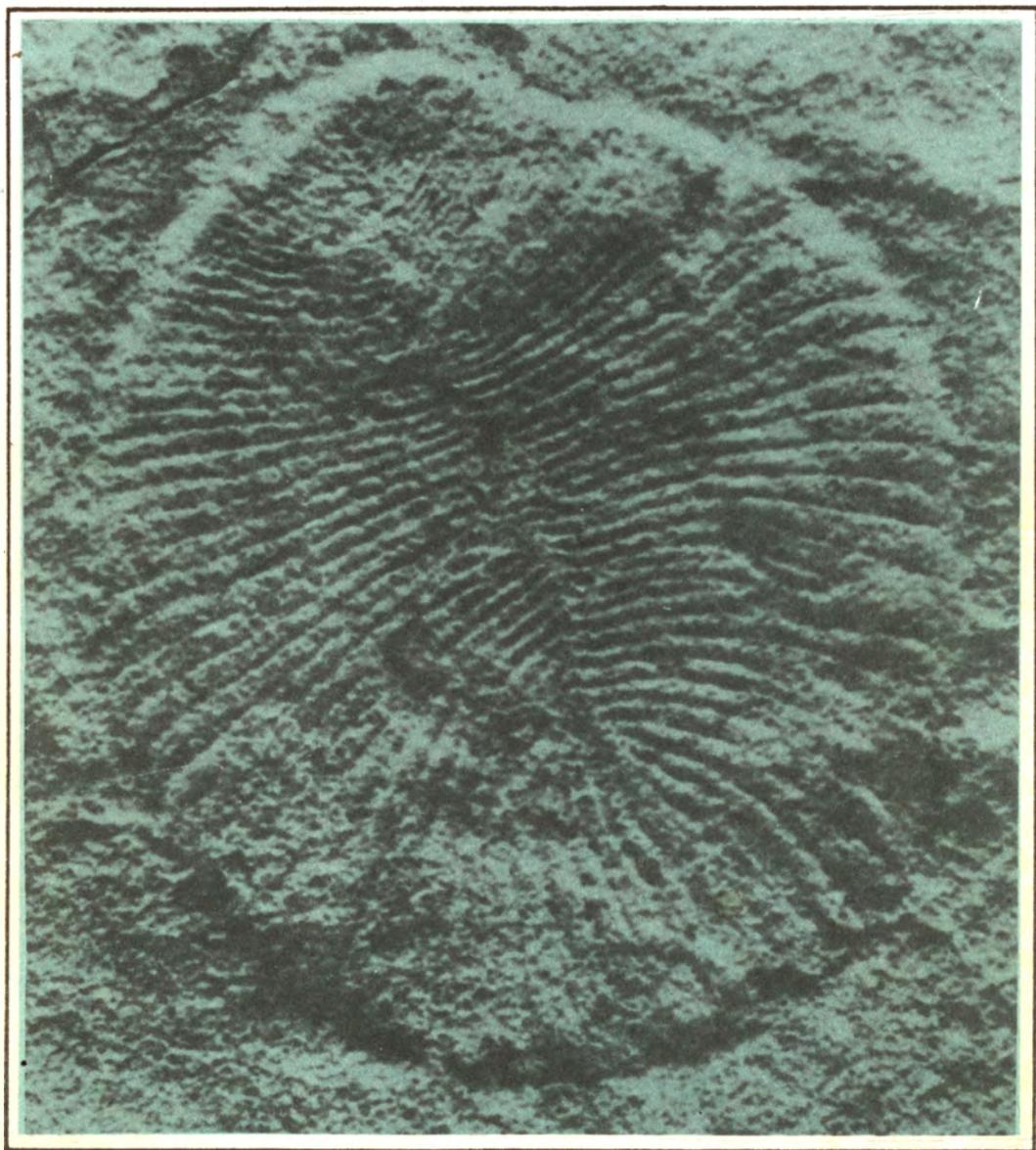


М.А.Федонкин

БЕЛОМОРСКАЯ БИОТА ВЕНДА



Издательство · Наука ·



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

М. А. ФЕДОНКИН

БЕЛОМОРСКАЯ БИОТА ВЕНДА

(докембрийская
бескелетная фауна
севера Русской платформы)

Труды, вып. 342



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"
МОСКВА
1981

Academy of Sciences of the USSR
Order of the Red Banner of Labour Geological Institute
M.A. Fedonkin
WHITE SEA BIOTA OF VENDIAN
(Precambrian non-skeletal fauna of the Russian Platform North)
Transactions, vol. 342

Федонкин М.А. Беломорская биота венда (докембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы). М.: Наука, 1981. 100 с.

Монография является первым крупным исследованием, посвященным палеозоологической и палеонтологической характеристике наиболее молодого подразделения докембрия — венда. Выявлена и впервые описана крупнейшая в северном полушарии ассоциация остатков древнейшей бесскелетной фауны и следов жизнедеятельности из редкинской свиты валдайской серии венда Онежского полуострова и Зимнего берега Белого моря (30 родов и 34 вида беспозвоночных). Приведена палеозоологическая интерпретация окаменелостей. Показаны палеонтологическое значение вендских ископаемых следов, их отличия от довендских и нижнекембрийских следов жизнедеятельности из нижнего кембрия Якутии, Латвии и Польши.

Фототабл. 32, ил. 14, библиогр.: с. 87–93 (235 назв.).

Редакционная коллегия:

академик *А.В. Пейве* (главный редактор), *В.Г. Гербова*, *В.А. Крашенинников*, *П.П. Тимофеев*

Ответственный редактор

Б.М. Келлер

Editorial board:

Academician *A.V. Peive* (Editor-in-Chief), *V.G. Gerbova*, *V.A. Krashennnikov*, *P.P. Timofeev*

Responsible editor

B.M. Keller

Михаил Александрович Федонкин

БЕЛОМОРСКАЯ БИОТА ВЕНДА

(докембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы)

Утверждено к печати ордена Трудового Красного Знамени Геологическим институтом

Редактор *А.В. Копп*. Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*
Технический редактор *Н.М. Петракова*. Корректор *О.А. Разуменко*

ИБ № 21341

Подписано к печати 10.02.81. Т — 03025. Формат 70 x 108 1/16. Бумага офсетная № 1

Печать офсетная. Усл.печ.л. 8,8 + 2,8 вкл. Уч.-издл. 12,9. Тираж 650 экз.

Тип. зак. 1977. Цена 1р. 80к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90
Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука",

ВВЕДЕНИЕ

Биостратиграфические методы расчленения и корреляции отложений позднего докембрия все прочнее входят в практику стратиграфии древних толщ. Значительные успехи в этой области достигнуты в связи с изучением фитолитов, акритарх и микрофитофоссилий. Однако классический палеозоологический метод расчленения и корреляции применяется пока лишь для фанерозоя и вступает в силу с нижней границы кембрия, отмеченной массовым появлением скелетных (*sensu lato*) организмов. В то же время ниже этой границы в различных районах земного шара встречаются остатки бесскелетной фауны и следы жизнедеятельности животных. Еще недавно казалось, что эти находки чрезвычайно редки, но в последние годы количество их резко возросло. В связи с этим принципиальное значение приобретает вопрос о том, способны ли эти группы окаменелостей обеспечить применение палеозоологического метода как одного из наиболее совершенных для стратиграфических исследований позднего докембрия. Кроме того, сам факт массового появления и широкой латеральной экспансии Metazoa, после лапландского оледенения, как недавно подчеркнул Б.С. Соколов [1976 а], имеет фундаментальное биологическое значение. Выяснение точного возраста и характера этих событий играет важную роль в построении общей схемы эволюции органического мира Земли.

Ясно, что решить эти проблемы можно лишь на основе детального изучения и палеонтологического описания жестко привязанных к разрезу остатков мягкотельных Metazoa и их следов, в особенности в районах, богатых этими окаменелостями. Примером подобных исследований является серия работ, посвященных ассоциациям бесскелетной фауны и ископаемых следов из кварцитов Паунд в Южной Австралии [Sprigg, 1947, 1949; Glaessner, Daily, 1959; Glaessner, Wade, 1966, 1971; Wade, 1968, 1970, 1971, 1972a, b; Glaessner, 1976], из серии Нама Юго-Западной Африки [Gürich, 1930a, b, 1933; Richter, 1955; Pflug, 1966, 1970a, b; Germs, 1972a, b, 1973a, b, 1974], а в СССР — из вендских отложений Подольского Приднестровья [Заика-Новацкий, 1968; Заика-Новацкий и др., 1968; Заика-Новацкий, Палий, 1968, 1974; Соколов, 1972; Палий, 1974в, 1976]. И, хотя подобных работ немного, уже сейчас складывается представление о богатом и разнообразном органическом мире позднего докембрия, представленном наряду с простейшими и многоклеточными растениями сильно дифференцированным царством животных, в том числе главнейшими типами беспозвоночных [Соколов, 1976б].

В последние годы на севере Русской платформы в валдайской серии венда были открыты два крупных местонахождения бесскелетной фауны и ископаемых следов: первое — в 1972 г. на Онежском полуострове [Келлер и др., 1974; Келлер, 1975, 1976; Келлер, Федонкин, 1976; Федонкин, 1976б], второе — на Зимнем берегу Белого моря [Федонкин, 1978]. В ходе полевых работ, проводившихся в этих районах в 1974—1977 гг., автором была собрана большая коллекция остатков бесскелетных Metazoa (более 500 экз.) и ископаемых следов их жизнедеятельности (около 200 экз.). Обращение к ископаемым следам, которые редко привлекают внимание палеонтологов, было вызвано тем, что эти окаменелости достаточно часто встречаются в отложениях различных фаций венда и кембрия и палеонтологически связывают эти стратиграфические подразделения, разделенные одной из наиболее резких биостратиграфических границ. Ископаемые следы нередко находят в толщах, лишенных других окаменелостей (особенно в терригенных фациях, неблагоприятных для развития фитолитов и

сохранения скелетной органики), и потому нередко являются единственной группой, способной служить основой биостратиграфических построений. Если же сопутствующая фауна имеется, то в большинстве случаев она никак не относится к следам, найденным в той же толще. Все это придает определенную палеонтологическую самостоятельность ископаемым следам, которые существенно дополняют наши представления о древнейших Metazoa.

Чтобы оценить специфику вендских ископаемых следов, автор изучал следы из отложений томмотского яруса и более высоких горизонтов нижнего кембрия в Якутии (среднее течение р. Алдан), Западной Латвии и Восточной Польше. Коллекция нижнекембрийских ископаемых следов из кернов глубоких скважин, пробуренных в Польше, была собрана автором с любезного разрешения и при содействии Б. Арена и К. Лендзион. Для сравнения привлекались материалы, полученные от коллег, в частности от А.Ю. Розанова (около 60 образцов с отпечатками Metazoa и ископаемыми следами из докембрия и раннего кембрия Прибалтики, США и Австралии), В.В. Миссаржевского (около 50 образцов из Сибири и Подолии), М.А. Семихатова, С.Н. Серебрякова (около 50 образцов из Якутии), Б.М. Келлера (с Урала и Онежского полуострова) и С.В. Мейена (из палеозоя различных регионов СССР).

Характер материала, который был в распоряжении автора, предопределил композицию работы. Она включает геологическую характеристику местонахождений бесскелетной фауны на Онежском полуострове и Зимнем берегу Белого моря; анализ состава и систематической принадлежности вендских мягкотелых беломорской биоты; рассмотрение вендских ископаемых следов и сравнение их с древнейшими кембрийскими следами; сравнительный анализ некоторых биот древнейших бесскелетных Metazoa в СССР и за рубежом; разбор вопросов, связанных с классификацией ископаемых следов; систематическое описание фауны и ископаемых следов.

Работа выполнена в лаборатории стратиграфии и геохронологии верхнего докембрия Геологического института АН СССР под руководством Б.М. Келлера.

Представления автора по излагаемым вопросам развивались и уточнялись в результате плодотворных обсуждений с Б.М. Келлером, В.В. Меннером, Б.С. Соколовым, М.А. Глесснером, Р.Ф. Геккером, О.С. Вяловым, А.Ю. Розановым, М.А. Семихатовым, И.Н. Крыловым, М.Е. Раабен, В.В. Миссаржевским, С.Н. Серебряковым, С.В. Мейеном, Е.М. Аксеновым. Всем этим исследователям автор приносит искреннюю благодарность. Особую признательность автор выражает Н.В. Бочкаревой и Н.А. Белоусовой, оказавшим большую техническую помощь при подготовке работы, и А.А. Окуневу за изготовление фотографий высокого качества.

**ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ МЕТАЗОА
И ИСКОПАЕМЫХ СЛЕДОВ В ВЕНДСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ
СЕВЕРА РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ**

Большая часть находок бесскелетной фауны из докембрия Русской платформы связана с его верхним подразделением – вендом, который трансгрессивно залегает на разновозрастных подстилающих образованиях и перекрывается балтийской серией, относимой к нижнему кембрию на основании содержащегося в ней комплекса сабеллидитид, хиолитид и других скелетных организмов.

Стратотипической местностью венда является западная часть Московской синеклизы, где он объединяет отложения вильчанской, волынской и валдайской серий [Соколов, 1952, 1958; Аксенов, Келлер, 1974; Махнач и др., 1974, 1976]. Понимание венда в таком объеме привело к необходимости выделения между верхним рифеем с определенными комплексами фитолитов и вендом с характерными бесскелетными Metazoa самостоятельного подразделения (кудаш), которое содержит специфичные комплексы строматолитов и микрофитолитов, отличные от верхнерифейских [Келлер и др., 1977]. За основу корреляции нижнего венда (вильчанская и волынская серии) взяты ледниковые отложения вильчанской серии и ее аналогов, составляющие лапландский горизонт [Бессонова, Чумаков, 1968; Чумаков, 1972]. Отложения верхнего венда представлены валдайской серией, залегающей на вулканогенно-осадочных толщах волынской серии и более древних образованиях.

Валдайская серия сложена преимущественно терригенными толщами с характерными горизонтами туфов в нижней ее трети. По данным ряда авторов [Зоричева, 1963; Аксенов, Иголкина, 1969; Солонцов, Аксенов, 1969; Келлер, 1976; и др.], в составе валдайской серии, кроме развитой повсеместно плетневской свиты (конгломераты, песчаники, выше алевролиты и аргиллиты), выделяются три свиты¹ (мощности даны по скважине в Усть-Пинеге):

Мощность, м

1. Редкинская (усть-пинежская) свита – выше плетневских песчаников (21 м) залегает толща темно-коричневых гидроспидистых аргиллитов и глинистых алевролитов с двумя пачками (13 и 38 м) пепловых туфов и связанных с ними монтмориллонитовых глин. Верхняя часть свиты сложена аргиллитами с тонкими прослоями туфов (70 м). Возраст глауконита из низов усть-пинежской свиты К-Аг методом определен в 596–607 млн. лет (Калуга, скв. 37, глубина 780–785 м), а витрокластических туфов – в 600 млн. лет (скв. Котлас, глубина 2305–2310 м) 306
2. Котлинская (любимская) свита представлена внизу песчаниками с глауконитом (27 м), выше – светло-серыми алевролитами и зеленовато-серыми глинами, переходящими в верхней части в пестроцветные алевролиты и мелкозернистые песчаники. В центральных и западных районах платформы в любимской свите встречены водоросли *Vendotaenia* и *Tirasotaenia* [Гниловская, 1971] 216
3. Решминская свита сложена красноцветными косослоистыми песчаниками и алевролитами 260

В центральной части Московской синеклизы в скважине Нижняя Тойма (Каменный Прилук) валдайская серия, по данным Н.С. Иголкиной, перекрыта не-

¹ Здесь и далее описание разрезов дано снизу вверх.

большой по мощности пачкой тонкослоистых глинистых пород с сабеллитидами и акритархами, среди которых Н.А. Волкова указывает на многочисленные *Leiosphaeridia* (тип В), широко распространенные в валдайской и балтийской сериях, и на единичные *Pterospermopsimorpha* sp., *Cymatisphaera* sp., *Micrhystridium tornatum* Volk. и *Granomarginata* cf. *squamacea* Volk. — виды, характерные для балтийской серии нижнего кембрия [Келлер, Федонкин, 1976; Келлер, 1976]. Общая мощность валдайской серии достигает по периферии платформы 1500 м и более и сокращается к ее центральным частям до 300—100 м.

В породах валдайской серии в течение многих лет находили отпечатки мягкотелых Metazoa эдиакарского типа, однако эти находки, не считая Подольского Приднестровья [Палий, 1976], были сделаны в основном при изучении кернов скважин [Зоричева, 1963; Томмотский ярус..., 1969; Соколов, 1972, 1976а,б; Аксенов, Келлер, 1974]. В последние годы на севере Русской платформы открыты два крупных местонахождения бесскелетной фауны и ископаемых следов: первое — в 1972 г. на Онежском полуострове, второе — в 1977 г. на Зимнем берегу Белого моря.

Онежский полуостров

Работ по геологическому строению Онежского полуострова относительно немного [Кальберг, 1940; Зоричева, 1956, 1963; Келлер, 1976; Станковский и др., 1977]. Опорные разрезы отложений венда в этом районе вскрыты скважинами Ненокса-1 и Солозеро (рис. 1). В Ненокской скважине, пробуренной до архейских пород кристаллического фундамента, наблюдается такая последовательность толщ:

Мощность, м.

1. Ненокская свита залегает непосредственно на биотитовых гранитах (глубина 615,2 м) и представлена желтовато- и красновато-оранжевыми мелкозернистыми песчаниками с прослоями более грубозернистых разностей. 333,5

2. Валдайская серия залегает на подстилающих породах с размытым и представлена базальными конгломератами (мощность 1,4 м), выше которых залегают серые и зеленоватые песчаники различного гранулометрического состава, иногда косослоистые, с прослоями алевролитов и линзами (до 1 мм толщиной) грубых и зеленых жирных глин. Мощность 27,5 м. Выше песчанистой толщи залегает однообразная толща глин общей мощностью 225 м. Нижняя половина этой толщи (136 м) сложена полосчато окрашенными аргиллитоподобными глинами с частым чередованием зеленовато-серых и красновато-коричневых слоев. Глинам подчинены тонкие прослои белых и зеленовато-серых слюдисто-кварцевых, иногда известковистых алевролитов. В нижней части толщи содержится несколько прослоев белых монтмориллонитовых глин. Верхняя половина толщи глин содержит более частые и мощные прослои тонкозернистых песчаников, алевролитов и алевропелитов. Окраска глин темно- и голубовато-серая, реже коричневая. На глубинах 171 и 81,5 м встречены прослои монтмориллонитовых глин. В этом же стратиграфическом интервале, по данным Н.С. Иголкиной [1961], на глубинах 148 и 193 м найдены отпечатки *Beltanelliformis* и пленочные образования, относящиеся, вероятно, к вендотенидам. Валдайская серия в Ненокской скважине перекрывается четвертичными отложениями 253

Естественные выходы пород валдайской серии на Онежском полуострове известны в нижнем течении рек Солзы, Неноксы, Сюзьмы, Лан, а также по берегам Унской губы и Онежского залива. От мест выходов на поверхность эти толщи постепенно погружаются в восточном и юго-восточном направлении, при этом их мощность возрастает [Зоричева, 1963].

В 1972 г. В.А. Степанов привез несколько отпечатков докембрийской фауны.

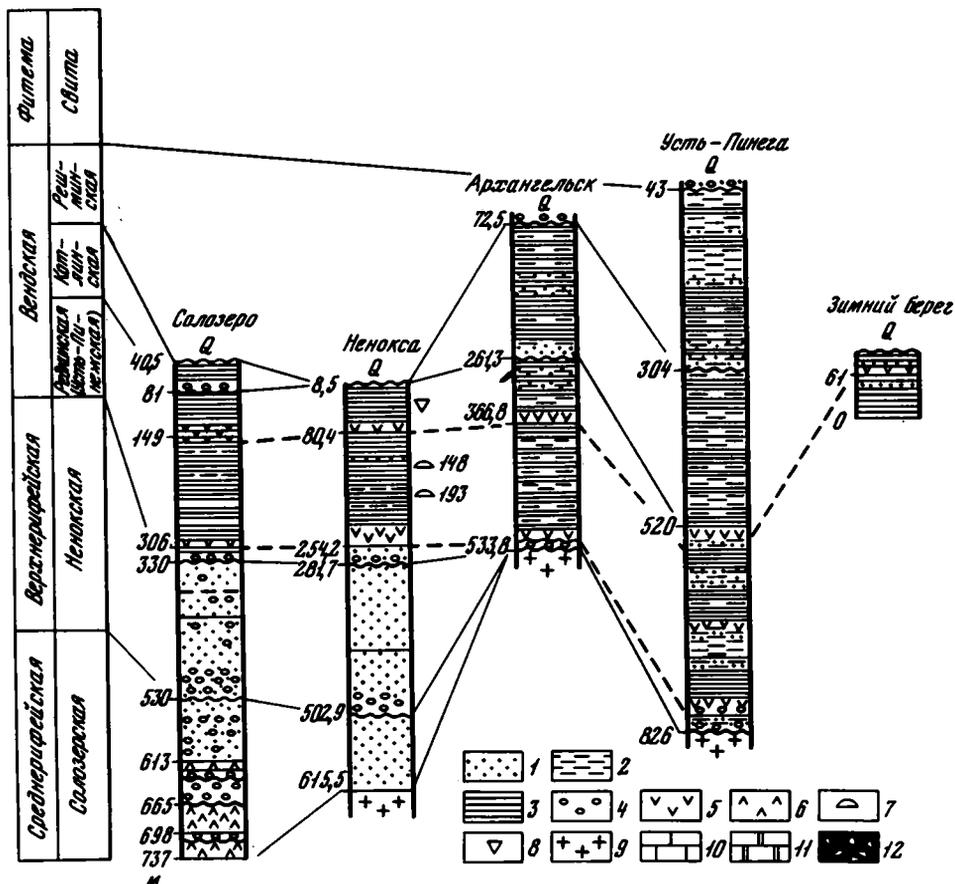


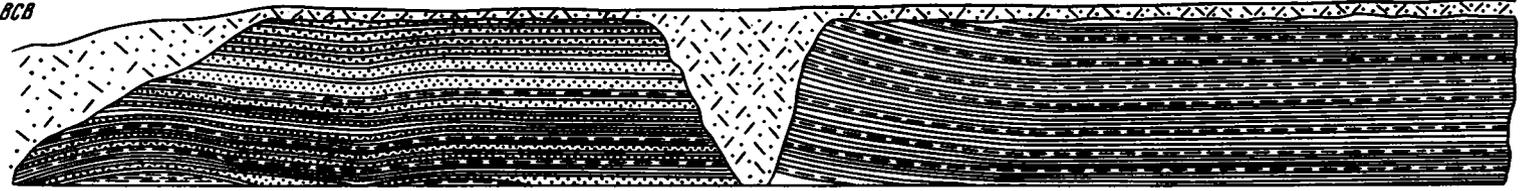
Рис. 1. Схема корреляции вендских отложений севера Русской платформы, по материалам Н.С. Иголкиной [1961], Е.М. Аксенова, Н.С. Иголкиной [1969], Б.М. Келлера [1976], А.Ф. Станковского с соавторами [1977]

1 – песчаники; 2 – алевролиты; 3 – глины и аргиллиты; 4 – гравий и конгломераты; 5 – вулканические туфы и туффиты; 6 – базальты и долериты; 7 – положение в разрезе *Beltanelliformis*; 8 – положение в разрезе *Pteridinium*; 9 – кристаллические породы фундамента; 10 – известняки; 11 – доломиты; 12 – тиллиты

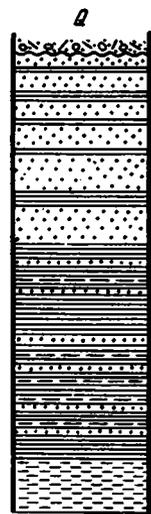
ны, собранных им на Летнем берегу близ дер. Сюзьма (10 км к северо-западу от пос. Ненокса). В 1973 г. Б.М. Келлер организовал поездку в этот район для более широкого исследования местонахождения и сбора фауны. В экспедиции приняли участие Б.М. Келлер, В.А. Степанов и Н.М. Чумаков. Была собрана коллекция окаменелостей, среди которых Б.М. Келлер описал отпечатки *Pteridinium cf. simplex* Gürich, *P. nenoxa* Keller, животного, близкого к *Vendia* Keller, и гидромедуз (?) плохой сохранности [Келлер и др., 1974]. Так было открыто одно из наиболее интересных местонахождений бесскелетных животных докембрия в пределах СССР.

Породы валдайской серии в районе Летнего берега обнажаются по морскому побережью к юго-востоку и северо-западу от устья р. Сюзьмы. Но лучшие обнажения имеются по берегам р. Сюзьмы до 20 км вверх по течению. Во всех обнажениях валдайские толщи перекрыты четвертичными отложениями различного состава. Практически везде, кроме одного обнажения, о котором будет сказано ниже, выходят зеленовато-серые, иногда голубоватые плотные глины с раковистым изломом, содержащие тонкие (0,5–15 см) прослои и линзы очень плотных светло-серых, местами известковистых алевролитов, реже – доломитизированных мергелей. Видимая мощность этой толщи (назовем ее условно глинистой) не превышает 15 м. Однако в 5 км выше устья р. Сюзьмы на ее

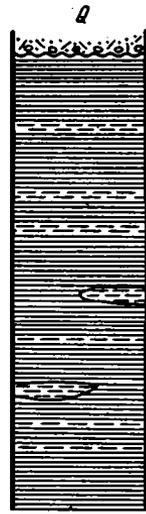
BCB



Фауна	Следы
<i>Bellianelliformis brunsaе</i> Memmer	<i>Planolites</i> sp.
<i>Pteridinium nenoxa</i> Keller	<i>Neonereites</i> sp.
<i>Dickinsonia costata</i> Sprigg	<i>Suznites volutatus</i> Fedonkin
<i>Onega stepanovi</i> Fedonkin	<i>S. tenuis</i> Fedonkin
<i>Vendomia menneri</i> Keller	<i>Vendichnus vendicus</i> Fedonkin
<i>Albumares brunsaе</i> Fedonkin	
<i>Palaeoplatoda segmentata</i> Fedonkin	
<i>Archangelia valdaica</i> Fedonkin	
<i>Inkrylovia lata</i> Fedonkin	
<i>Spriggina borealis</i> Fedonkin	



р. Сюзьма



Фауна	Следы
<i>Pteridinium</i> sp.	<i>Neonereites uniserialis</i> Seilacher
<i>Cyclomedusa minuta</i> Fedonkin	<i>N. biserialis</i> Seilacher
<i>T. delicata</i> Fedonkin	<i>Nenocites curvus</i> Fedonkin
<i>Dickinsonia</i> sp.	<i>Palaeopascichnus delicatus</i> Paličj
	<i>P. sinuosus</i> Fedonkin
	<i>Bilimchnus simplex</i> Fedonkin et Paličj
	<i>Planolites</i> sp.

Рис. 2. Схема обнажения валдайской серии (вэнд) по правому берегу р. Сюзьмы в 5 км выше устья (Летний берег Белого моря, Онежский полуостров)

правом берегу выходит своеобразная толща (назовем ее песчанистой) мощностью около 13 м, стратиграфический контакт которой с глинистой толщей не установлен. Песчанистая толща выходит на поверхность в поднятом крыле взброса (рис. 2) и, возможно, поэтому характеризуется пологой складчатостью. Амплитуда вертикального перемещения не менее 15 м. Слои глинистой толщи вблизи разлома заметно задраны вверх, но уже в 30–35 м от разлома вверх по течению залегают субгоризонтально, как везде по Летнему берегу.

Песчанистая толща имеет следующее строение:

Мощность, м

1. Плотный серовато-голубоватый слюдистый алевролит со слабо выраженной слоистостью. Щебенка мелкая, удлиненная, остроугольная. 1,5

2. Пачка переслаивания серых, а в верхней части желтовато-серых слабо консолидированных песчаников и алевролитов (1,5–12 см) с зеленовато-серыми и коричневыми глинами. Цемент песчаников и алевролитов обычно глинистый, реже доломитовый, пойкилитовый, который развит локально. В нижней части пачки имеется слой (5–12 см) тонкозернистого глинистого песчаника. На его подошве наблюдаются многочисленные иероглифы в виде следов подводных оползаний и знаков нагрузки. В этом слое в большом количестве встречаются отпечатки *Palaeoplatoda segmentata Fedonkin*, *Inkrylovia lata Fedonkin*, реже *Pteridinium nenoxa* и некоторые проблематичные отпечатки. В 0,5 м вверх по разрезу имеется тонкий слой (до 2 см) плотного косослоистого слюдистого алевролита с многочисленными *Beltanelliformis brunsae Menper* на подошве, число которых иногда достигает десятка на квадратный дециметр. Здесь же найдены мелкие следы *Suzmites tenuis* sp. nov. В более высоких прослоях алевролита, часто характеризующихся крупными знаками нагрузки, иногда встречаются отпечатки *Pteridinium* 2,2

3. Коричневато-серые мелкозернистые песчаники (10–20 см), дающие толстую плитку с неровными плоскостями напластования. Песчаники чередуются с тонкими прослоями более светлых алевролитов и зеленовато-серых глин. На подошвах некоторых пластов песчаника наблюдаются крупные иероглифы. В песчаниках этой пачки найдены отпечатки *Pteridinium*, при этом один экземпляр был обнаружен в прижизненной позиции, т.е. вертикально ориентированным. 1

4. Светло- и желтовато-серые мелкозернистые песчаники (8–10 см), чередующиеся с подчиненными по мощности зеленовато-серыми глинами. Подошвы прослоев песчаника обычно гладкие, реже с мелкой неправильной рябью и линейно ориентированными знаками течений. Песчаники нередко содержат многочисленные линзочки зеленовато-серых глин. В этой пачке обнаружены *Dickinsonia costata Sprigg*, *Vendomia menneri Keller*, *Onega stepanovi Fedonkin*, *Albumares brunsae Fedonkin*, следы *Vendichnus vendicus* gen et sp. nov. и формы, близкие к *Planolites* и *Cochlichnus* 1,2

5. Толща переслаивания серых мелкозернистых песчаников и алевролитов с зеленовато-серыми, иногда буроватыми глинами. Прослой песчаников и алевролитов относительно маломощные (5–10 см) в нижней части толщи, выше по разрезу мощность их достигает 0,5–0,7 м. В верхах толщи мощность их опять уменьшается. Песчаники обычно неравномерно зернистые, слюдистые, с глинистым цементом и глинистыми включениями в виде линз и эллипсоидов, нередко сконцентрированных в маломощных (3–6 см) зонах вблизи кровли пластов песчаников. На подошве некоторых пластов песчанистых пород наблюдаются крупные структуры оползаний, ступенчатые структуры разрыва сплошности, следы местных размывов. В нижней и средней частях толщи найдены многочисленные отпечатки *Pteridinium*, *Ranga* (?), некоторые проблематичные отпечатки, а

также следы *Suzmites volutatus* Fedonkin и след ползания с участием паралодий. Несколько выше в более тонких прослоях алевролита встречена *Archangelia valdaica* Fedonkin

Описанная толща перекрывается четвертичными отложениями.

Глинистая толща, как уже указывалось, сложена зеленовато-серыми и голубоватыми глинами с тонкими линзовидными прослоями светло-серых плотных, иногда известковистых или слегка доломитизированных алевролитов. Изредка встречаются тонкие линзы белых, возможно монтмориллонитовых, глин с примесью витрокластиков. Алевролиты содержат пирит в рассеянной форме и в виде мелких конкреций, которые нередко развиты по ископаемым следам *Neonereites* и *Planolites*. Некоторые разности алевролита с заметным количеством глинистой примеси характеризуются широким развитием фунтиковых структур. В типичном случае алевролиты показывают четкую горизонтальную слоистость и образуют тонкую до листоватой щелбенку. Структуры нагрузки относительно редки и невелики по размерам. На нижних плоскостях напластования алевролитов иногда наблюдаются мелкие знаки течений.

Глинистая толща, судя по характеру ее залегания вблизи тектонического контакта с песчанистой толщей в 5 км выше устья р. Сюзьмы (см. рис. 2), занимает в сравнении с последней более высокое стратиграфическое положение в общем разрезе валдайской серии. Фауна глинистой толщи представлена в основном медузоидными формами, в частности *Cyclomedusa minuta* sp. nov. и *C. delicata* sp. nov., реже — фрагментами *Pteridinium* [Келлер и др., 1974] и *Dickinsonia*. Ископаемые следы здесь более разнообразны: *Neonereites uniserialis* Seilacher, *N. biserialis* Seilacher, *Nenoxites curvus* Fedonkin, *Palaeopascichmus delicatus* Palij, *P. sinuosus* sp. nov., *Bilinichnus simplex* Fedonkin et Palij, *Planolites* sp. и др.

Значительное различие в составе ассоциаций мягкотелых из песчанистой и глинистой толщ, обнаженных по р. Сюзьма, в значительной мере объясняется разницей в условиях среды, существовавших во время накопления этих толщ. Песчанистая толща накапливалась, по-видимому, в очень изменчивых гидродинамических условиях литорали или верхней сублиторали. Об этом могут свидетельствовать многочисленные мелкие знаки волновой интерференции, следы мелких размывов, течений, оползаний, а также колебания мощности отдельных прослоев песчаников и алевролитов, составляющих существенную долю от общей мощности толщи. Глинистая толща накапливалась, видимо, в более спокойных и глубоководных условиях, о чем свидетельствуют невозмущенная горизонтальная слоистость, редкие и незначительные следы течения, а также следы пастбы, которые обычно характеризуют спокойные, часто глубоководные условия — фация *Nereites* [Seilacher, 1967a]. Косвенно этот вывод об относительной глубоководности верхней толщи может подтверждаться и найденными отпечатками мягкотелых из верхней толщи, среди которых преобладают медузоидные, т.е. пелагические формы, которые могли далеко уноситься от берега. В то же время мы не в праве исключать возможности значительной разобщенности в едином разрезе Ненокской скважины отложений, соответствующих двум толщам, обнаженным по р. Сюзьме (см. рис. 1). Находки *Beltanelliformis* в Ненокской скважине на глубинах 148 и 193 м [Иголкина, 1961] и обилие этих окаменелостей в песчанистой толще по р. Сюзьме не противоречат этому предположению.

Кроме отпечатков мягкотелых и ископаемых следов, в глинистых породах по р. Сюзьме встречен комплекс акритарх, который, по определению Н.А. Волковой, представлен лейдосферидиями двух типов — А и В. Преобладают лейдосферидии с более плотной оболочкой (тип В), которые обычно встречаются в самой верхней части валдайской серии Русской платформы. Из доломитизированных разностей алевролитов глинистой толщи, выходящих в 2 км выше устья р. Сюзьмы на ее правом берегу, З.А. Журавлева определила микрофитолиты *Nubecularites antis* Z. Zhur. и *N. varians* Z. Zhur., характерные для немакитдалдынских слоев севера Сибири [Келлер и др., 1974].

Вопрос о стратиграфической принадлежности описанных толщ пока не вполне ясен. По мнению А.И. Зоричевой, верхняя глинистая толща, вскрытая Ненокской скважиной, относится к котлинской свите [Зоричева, 1963]. Этот вывод согласуется с данными по акритархам Н.А. Волковой, которая считает возможным коррелировать толщи с фауной с самыми верхами валдайской серии [Келлер и др., 1974]. Ряд исследователей доказывают принадлежность толщ с отпечатками мягкотелых к редкинской свите, а точнее — к ее верхней части [Аксенов, Иголкина, 1969; Келлер, 1976; Станковский и др., 1977]. Этот вывод основан на корреляции разрезов скважин по двум вулканокласто-осадочным горизонтам туфов и туффигов, являющимся региональными маркирующими горизонтами редкинской свиты валдайской серии на севере Русской платформы.

Зимний берег

В июне 1977 г. автор совместно с Н.В. Бочкаревой (ГИН АН СССР) на Зимнем берегу Белого моря (Архангельская область) открыли новое местонахождение древнейших бесскелетных Metazoa. По обилию и систематическому разнообразию найденной здесь ископаемой фауны и следов это местонахождение, по-видимому, наиболее крупное и представительное из всех, известных в Евразии.

Новое местонахождение мягкотелых расположено приблизительно в 100 км к северо-востоку от описанного выше местонахождения близ дер. Сюзьмы. Здесь между поселками Нижняя Золотица и Большие Козлы по морскому побережью на протяжении более чем 50 км имеется ряд обнажений, достигающих местами 100 м в высоту. Одно из лучших и наиболее известных обнажений расположено между руч. Медвежий на севере и руч. Ивовик на юге на протяжении 8 км субмеридионально идущей береговой линии. Выходящие здесь на поверхность слабо консолидированные аргиллитоподобные глины, алевролиты и песчаники полого (доли градуса) падают в южном направлении и имеют такую последовательность напластования:

Мощность, м

- | | |
|--|-----|
| 1. Пачка тонкого переслаивания светло-серых глинистых алевролитов (1–20 мм), темно-серых глин (1–15 мм) и их переходных разностей. Прослой песчаника редки. Один из них в верхней части пачки содержит глауконит. Мощность отдельных прослоев по простирацию слегка меняется. Поверхности напластования гладкие или слабо шероховатые с редкими знаками слабых придонных течений. В южном направлении эта толща постепенно погружается ниже уреза воды. Видимая мощность в районе руч. Медвежий | 5 |
| 2. Коричневато-серые, красные, иногда пестрые алевролитистые глины, заключающие в верхней части тонкий пласт светлых алевролитов | 1,3 |
| 3. Пачка переслаивания алевролитов и глин, подобная слою 1 . . . | 2 |
| 4. Толща переслаивания более темных и светлых разностей серых глин с тонкими прослоями алевролитов в верхней части | 35 |
| 5. Пачка переслаивания темно-серых глинистых алевролитов (10–30 см), тонкозернистых песчаников с резко подчиненными по мощности глинами, близкими к описанным в слое 4. На нижних поверхностях пластов и прослоев более грубозернистых пород нередки знаки течений, оползаний, нагрузки и мелких размывов | 6 |
| 6. Глины, подобные описанным в слое 4 | 4 |
| 7. Толща переслаивания желтовато-серых среднезернистых песчаников (до 1,5 м) с подчиненными по мощности светло-серыми глинами. На подошве пластов песчаников нередки крупные структуры оползания, течений и размывов, трещины синервизиса. Иногда наблюдается косая, а временами — завернутая слоистость. На кровле пластов часто встречаются знаки волновой интерференции, обычно крупные, прямые и параллельные, реже — более мелкие, ячеистые. В верхах толщи преобладают тонкоплитчатые алевролиты с подчиненным количеством песчаников и глин | 15 |

Academy of Sciences of the USSR

Order of the Red Banner of Labour Geological Institute

M.A. Fedonkin

WHITE SEA BIOTA OF VENDIAN
(Precambrian non-skeletal fauna of the Russian Platform North)

Transactions, vol. 342

Федонкин М.А. Беломорская биота венда (докембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы). М.: Наука, 1981. 100 с.

Монография является первым крупным исследованием, посвященным палеозоологической и палеоихнологической характеристике наиболее молодого подразделения докембрия — венда. Выявлена и впервые описана крупнейшая в северном полушарии ассоциация остатков древнейшей бесскелетной фауны и следов жизнедеятельности из редкинской свиты валдайской серии венда Онежского полуострова и Зимнего берега Белого моря (30 родов и 34 вида беспозвоночных). Приведена палеозоологическая интерпретация окаменелостей. Показаны палеонтологическое значение вендских ископаемых следов, их отличия от довендских и нижнекембрийских следов жизнедеятельности из нижнего кембрия Якутии, Латвии и Польши.

Фототабл. 32, ил. 14, библиогр.: с. 87–93 (235 назв.).

Редакционная коллегия:

академик *А.В. Пейве* (главный редактор), *В.Г. Гербова*, *В.А. Крашенинников*, *П.П. Тимофеев*

Ответственный редактор

Б.М. Келлер

Editorial board:

Academician *A. V. Peive* (Editor-in-Chief), *V. G. Gerbova*, *V. A. Krashennnikov*, *P. P. Timofeev*

Responsible editor

B. M. Keller

Михаил Александрович Федонкин

БЕЛОМОРСКАЯ БИОТА ВЕНДА

(докембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы)

Утверждено к печати ордена Трудового Красного Знамени Геологическим институтом

Редактор *А.В. Копп*. Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*
Технический редактор *Н.М. Петракова*. Корректор *О.А. Разуменко*

ИБ № 21341

Подписано к печати 10.02.81. Т – 03025. Формат 70 x 108 1/16. Бумага офсетная № 1

Печать офсетная. Усл.печл. 8,8 + 2,8 вкл. Уч.-изд.л. 12,9. Тираж 650 экз.

Тип. зак. 1977. Цена 1р. 80к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90
Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука",

ВВЕДЕНИЕ

Биостратиграфические методы расчленения и корреляции отложений позднего докембрия все прочнее входят в практику стратиграфии древних толщ. Значительные успехи в этой области достигнуты в связи с изучением фитолитов, акритарх и микрофитофоссилий. Однако классический палеозоологический метод расчленения и корреляции применяется пока лишь для фанерозоя и вступает в силу с нижней границы кембрия, отмеченной массовым появлением скелетных (*sensu lato*) организмов. В то же время ниже этой границы в различных районах земного шара встречаются остатки бесскелетной фауны и следы жизнедеятельности животных. Еще недавно казалось, что эти находки чрезвычайно редки, но в последние годы количество их резко возросло. В связи с этим принципиальное значение приобретает вопрос о том, способны ли эти группы окаменелостей обеспечить применение палеозоологического метода как одного из наиболее совершенных для стратиграфических исследований позднего докембрия. Кроме того, сам факт массового появления и широкой латеральной экспансии Metazoa, после лапландского оледенения, как недавно подчеркнул Б.С. Соколов [1976 а], имеет фундаментальное биологическое значение. Выяснение точного возраста и характера этих событий играет важную роль в построении общей схемы эволюции органического мира Земли.

Ясно, что решить эти проблемы можно лишь на основе детального изучения и палеонтологического описания жестко привязанных к разрезу остатков мягкотельных Metazoa и их следов, в особенности в районах, богатых этими окаменелостями. Примером подобных исследований является серия работ, посвященных ассоциациям бесскелетной фауны и ископаемых следов из кварцитов Паунд в Южной Австралии [Sprigg, 1947, 1949; Glaessner, Daily, 1959; Glaessner, Wade, 1966, 1971; Wade, 1968, 1970, 1971, 1972a, b; Glaessner, 1976], из серии Нама Юго-Западной Африки [Gürich, 1930a, b, 1933; Richter, 1955; Pflug, 1966, 1970a, b; Germs, 1972a, b, 1973a, b, 1974], а в СССР — из вендских отложений Подольского Приднестровья [Заика-Новацкий, 1968; Заика-Новацкий и др., 1968; Заика-Новацкий, Палий, 1968, 1974; Соколов, 1972; Палий, 1974в, 1976]. И, хотя подобных работ немного, уже сейчас складывается представление о богатом и разнообразном органическом мире позднего докембрия, представленном наряду с простейшими и многоклеточными растениями сильно дифференцированным царством животных, в том числе главнейшими типами беспозвоночных [Соколов, 1976б].

В последние годы на севере Русской платформы в валдайской серии венда были открыты два крупных местонахождения бесскелетной фауны и ископаемых следов: первое — в 1972 г. на Онежском полуострове [Келлер и др., 1974; Келлер, 1975, 1976; Келлер, Федонкин, 1976; Федонкин, 1976б], второе — на Зимнем берегу Белого моря [Федонкин, 1978]. В ходе полевых работ, проводившихся в этих районах в 1974—1977 гг., автором была собрана большая коллекция остатков бесскелетных Metazoa (более 500 экз.) и ископаемых следов их жизнедеятельности (около 200 экз.). Обращение к ископаемым следам, которые редко привлекают внимание палеонтологов, было вызвано тем, что эти окаменелости достаточно часто встречаются в отложениях различных фаций венда и кембрия и палеонтологически связывают эти стратиграфические подразделения, разделенные одной из наиболее резких биостратиграфических границ. Ископаемые следы нередко находят в толщах, лишенных других окаменелостей (особенно в терригенных фациях, неблагоприятных для развития фитолитов и

сохранения скелетной органики), и потому нередко являются единственной группой, способной служить основой биостратиграфических построений. Если же сопутствующая фауна имеется, то в большинстве случаев она никак не относится к следам, найденным в той же толще. Все это придает определенную палеонтологическую самостоятельность ископаемым следам, которые существенно дополняют наши представления о древнейших Metazoa.

Чтобы оценить специфику вендских ископаемых следов, автор изучал следы из отложений томмотского яруса и более высоких горизонтов нижнего кембрия в Якутии (среднее течение р. Алдан), Западной Латвии и Восточной Польше. Коллекция нижнекембрийских ископаемых следов из кернов глубоких скважин, пробуренных в Польше, была собрана автором с любезного разрешения и при содействии Б. Аренья и К. Лендзион. Для сравнения привлекались материалы, полученные от коллег, в частности от А.Ю. Розанова (около 60 образцов с отпечатками Metazoa и ископаемыми следами из докембрия и раннего кембрия Прибалтики, США и Австралии), В.В. Миссаржевского (около 50 образцов из Сибири и Подолии), М.А. Семихатова, С.Н. Серебрякова (около 50 образцов из Якутии), Б.М. Келлера (с Урала и Онежского полуострова) и С.В. Мейена (из палеозоя различных регионов СССР).

Характер материала, который был в распоряжении автора, предопределил композицию работы. Она включает геологическую характеристику местонахождений бесскелетной фауны на Онежском полуострове и Зимнем берегу Белого моря; анализ состава и систематической принадлежности вендских мягкотелых беломорской биоты; рассмотрение вендских ископаемых следов и сравнение их с древнейшими кембрийскими следами; сравнительный анализ некоторых биот древнейших бесскелетных Metazoa в СССР и за рубежом; разбор вопросов, связанных с классификацией ископаемых следов; систематическое описание фауны и ископаемых следов.

Работа выполнена в лаборатории стратиграфии и геохронологии верхнего докембрия Геологического института АН СССР под руководством Б.М. Келлера.

Представления автора по излагаемым вопросам развивались и уточнялись в результате плодотворных обсуждений с Б.М. Келлером, В.В. Меннером, Б.С. Соколовым, М.А. Глесснером, Р.Ф. Геккером, О.С. Вяловым, А.Ю. Розановым, М.А. Семихатовым, И.Н. Крыловым, М.Е. Раабен, В.В. Миссаржевским, С.Н. Серебряковым, С.В. Мейеном, Е.М. Аксеновым. Всем этим исследователям автор приносит искреннюю благодарность. Особую признательность автор выражает Н.В. Бочкаревой и Н.А. Белоусовой, оказавшим большую техническую помощь при подготовке работы, и А.А. Окуневу за изготовление фотографий высокого качества.

**ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ МЕТАЗОА
И ИСКОПАЕМЫХ СЛЕДОВ В ВЕНДСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ
СЕВЕРА РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ**

Большая часть находок бесскелетной фауны из докембрия Русской платформы связана с его верхним подразделением – вендом, который трансгрессивно залегает на разновозрастных подстилающих образованиях и перекрывается балтийской серией, относимой к нижнему кембрию на основании содержащегося в ней комплекса сабеллидитид, хиолитид и других скелетных организмов.

Стратотипической местностью венда является западная часть Московской синеклизы, где он объединяет отложения вильчанской, волынской и валдайской серий [Соколов, 1952, 1958; Аксенов, Келлер, 1974; Махнач и др., 1974, 1976]. Понимание венда в таком объеме привело к необходимости выделения между верхним рифеем с определенными комплексами фитолитов и вендом с характерными бесскелетными Metazoa самостоятельного подразделения (кудаш), которое содержит специфичные комплексы строматолитов и микрофитолитов, отличные от верхнерифейских [Келлер и др., 1977]. За основу корреляции нижнего венда (вильчанская и волынская серии) взяты ледниковые отложения вильчанской серии и ее аналогов, составляющие лапландский горизонт [Бессонова, Чумаков, 1968; Чумаков, 1972]. Отложения верхнего венда представлены валдайской серией, залегающей на вулканогенно-осадочных толщах волынской серии и более древних образованиях.

Валдайская серия сложена преимущественно терригенными толщами с характерными горизонтами туфов в нижней ее трети. По данным ряда авторов [Зоричева, 1963; Аксенов, Иголкина, 1969; Солонцов, Аксенов, 1969; Келлер, 1976; и др.], в составе валдайской серии, кроме развитой повсеместно плетневской свиты (конгломераты, песчаники, выше алевролиты и аргиллиты), выделяются три свиты¹ (мощности даны по скважине в Усть-Пинеге):

Мощность, м

1. Редкинская (усть-пинежская) свита – выше плетневских песчаников (21 м) залегает толща темно-коричневых гидрослюдистых аргиллитов и глинистых алевролитов с двумя пачками (13 и 38 м) пепловых туфов и связанных с ними монтмориллонитовых глин. Верхняя часть свиты сложена аргиллитами с тонкими прослоями туфов (70 м). Возраст глауконита из низов усть-пинежской свиты К-Аг методом определен в 596–607 млн. лет (Калуга, скв. 37, глубина 780–785 м), а витрокластических туфов – в 600 млн. лет (скв. Котлас, глубина 2305–2310 м) 306
2. Котлинская (любимская) свита представлена внизу песчаниками с глауконитом (27 м), выше – светло-серыми алевролитами и зеленовато-серыми глинами, переходящими в верхней части в пестроцветные алевролиты и мелкозернистые песчаники. В центральных и западных районах платформы в любимской свите встречены водоросли *Vendotaenia* и *Tirasotaenia* [Гниловская, 1971] 216
3. Решминская свита сложена красноцветными косослоистыми песчаниками и алевролитами 260

В центральной части Московской синеклизы в скважине Нижняя Тойма (Каменный Прилук) валдайская серия, по данным Н.С. Иголкиной, перекрыта не-

¹ Здесь и далее описание разрезов дано снизу вверх.

большой по мощности пачкой тонкослоистых глинистых пород с сабеллитидами и акритархами, среди которых Н.А. Волкова указывает на многочисленные *Leiosphaeridia* (тип В), широко распространенные в валдайской и балтийской сериях, и на единичные *Pterospermopsimorpha* sp., *Cymatisphaera* sp., *Micrhystridium tornatum* Volk. и *Granomarginata* cf. *squamacea* Volk. — виды, характерные для балтийской серии нижнего кембрия [Келлер, Федонкин, 1976; Келлер, 1976]. Общая мощность валдайской серии достигает по периферии платформы 1500 м и более и сокращается к ее центральным частям до 300–100 м.

В породах валдайской серии в течение многих лет находили отпечатки мягкотелых Metazoa эдиакарского типа, однако эти находки, не считая Подольского Приднестровья [Палий, 1976], были сделаны в основном при изучении кернов скважин [Зоричева, 1963; Томмотский ярус..., 1969; Соколов, 1972, 1976а,б; Аксенов, Келлер, 1974]. В последние годы на севере Русской платформы открыты два крупных местонахождения бесскелетной фауны и ископаемых следов: первое — в 1972 г. на Онежском полуострове, второе — в 1977 г. на Зимнем берегу Белого моря.

Онежский полуостров

Работ по геологическому строению Онежского полуострова относительно немного [Кальберг, 1940; Зоричева, 1956, 1963; Келлер, 1976; Станковский и др., 1977]. Опорные разрезы отложений венда в этом районе вскрыты скважинами Ненокса-1 и Солозеро (рис. 1). В Ненокской скважине, пробуренной до архейских пород кристаллического фундамента, наблюдается такая последовательность толщ:

Мощность, м.

1. Ненокская свита залегает непосредственно на биотитовых гранитах (глубина 615,2 м) и представлена желтовато- и красновато-оранжевыми мелкозернистыми песчаниками с прослоями более грубозернистых разновидностей. 333,5

2. Валдайская серия залегает на подстилающих породах с размытым и представлена базальными конгломератами (мощность 1,4 м), выше которых залегают серые и зеленоватые песчаники различного гранулометрического состава, иногда косослоистые, с прослоями алевролитов и линзами (до 1 мм толщиной) грубых и зеленых жирных глин. Мощность 27,5 м. Выше песчанистой толщи залегает однообразная толща глин общей мощностью 225 м. Нижняя половина этой толщи (136 м) сложена полосчато окрашенными аргиллитоподобными глинами с частым чередованием зеленовато-серых и красновато-коричневых слоев. Глинам подчинены тонкие прослои белых и зеленовато-серых слюдясто-кварцевых, иногда известковистых алевролитов. В нижней части толщи содержится несколько прослоев белых монтмориллонитовых глин. Верхняя половина толщи глин содержит более частые и мощные прослои тонкозернистых песчаников, алевролитов и алевропелитов. Окраска глин темно- и голубовато-серая, реже коричневая. На глубинах 171 и 81,5 м встречены прослои монтмориллонитовых глин. В этом же стратиграфическом интервале, по данным Н.С. Иголкиной [1961], на глубинах 148 и 193 м найдены отпечатки *Beltanelliformis* и пленочные образования, относящиеся, вероятно, к вендотенидам. Валдайская серия в Ненокской скважине перекрывается четвертичными отложениями 253

Естественные выходы пород валдайской серии на Онежском полуострове известны в нижнем течении рек Солзы, Неноксы, Сюзьмы, Лаи, а также по берегам Унской губы и Онежского залива. От мест выходов на поверхность эти толщи постепенно погружаются в восточном и юго-восточном направлении, при этом их мощность возрастает [Зоричева, 1963].

В 1972 г. В.А. Степанов привез несколько отпечатков докембрийской фауны

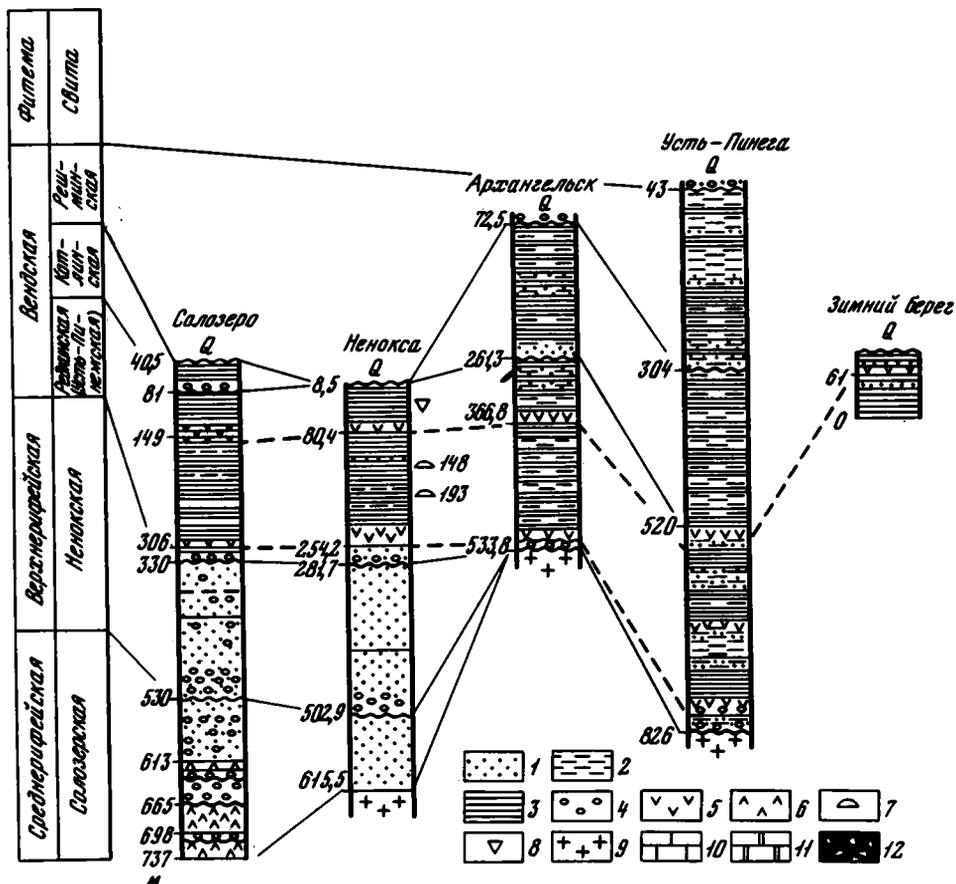


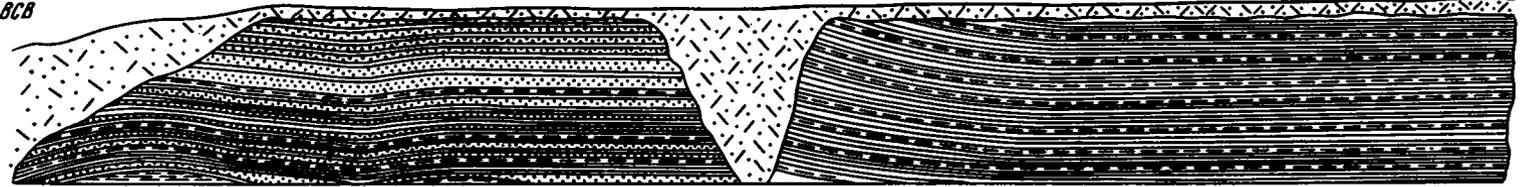
Рис. 1. Схема корреляции вендских отложений севера Русской платформы, по материалам Н.С. Иголкиной [1961], Е.М. Аксенова, Н.С. Иголкиной [1969], Б.М. Келлера [1976], А.Ф. Станковского с соавторами [1977]

1 – песчаники; 2 – алевролиты; 3 – глины и аргиллиты; 4 – гравий и конгломераты; 5 – вулканические туфы и туффиты; 6 – базальты и долериты; 7 – положение в разрезе *Beltanelliformis*; 8 – положение в разрезе *Pteridinium*; 9 – кристаллические породы фундамента; 10 – известняки; 11 – доломиты; 12 – тиллиты

ны, собранных им на Летнем берегу близ дер. Сюзьма (10 км к северо-западу от пос. Ненокса). В 1973 г. Б.М. Келлер организовал поездку в этот район для более широкого исследования местонахождения и сбора фауны. В экспедиции приняли участие Б.М. Келлер, В.А. Степанов и Н.М. Чумаков. Была собрана коллекция окаменелостей, среди которых Б.М. Келлер описал отпечатки *Pteridinium cf. simplex* Gürich, *P. nenoxa* Keller, животного, близкого к *Vendia* Keller, и гидромедуз (?) плохой сохранности [Келлер и др., 1974]. Так было открыто одно из наиболее интересных местонахождений бесскелетных животных докембрия в пределах СССР.

Породы валдайской серии в районе Летнего берега обнажаются по морскому побережью к юго-востоку и северо-западу от устья р. Сюзьмы. Но лучшие обнажения имеются по берегам р. Сюзьмы до 20 км вверх по течению. Во всех обнажениях валдайские толщи перекрыты четвертичными отложениями различного состава. Практически везде, кроме одного обнажения, о котором будет сказано ниже, выходят зеленовато-серые, иногда голубоватые плотные глины с раковистым изломом, содержащие тонкие (0,5–15 см) прослои и линзы очень плотных светло-серых, местами известковистых алевролитов, реже – доломитизированных мергелей. Видимая мощность этой толщи (назовем ее условно глинистой) не превышает 15 м. Однако в 5 км выше устья р. Сюзьмы на ее

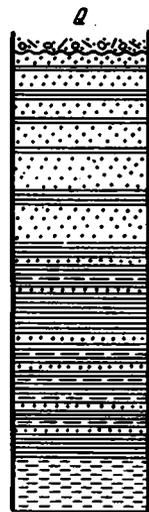
BCB



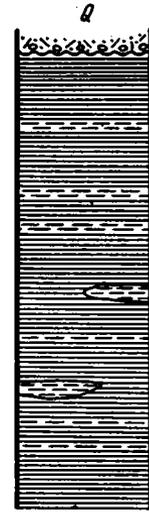
← р. Сюзьма

15m

Фауна	Следы
<i>Bellianelliformis brunsaе</i> Memer	<i>Planolites</i> sp.
<i>Pteridinium nenoxa</i> Keller	<i>Neonereites</i> sp.
<i>Dickinsonia costata</i> Sprigg	<i>Suzmites volutatus</i> Fedonkin
<i>Onega stepanovi</i> Fedonkin	<i>S. tenuis</i> Fedonkin
<i>Vendomia menneri</i> Keller	<i>Vendichnus vendicus</i> Fedonkin
<i>Albumares brunsaе</i> Fedonkin	
<i>Palaeoplatoda segmentata</i> Fedonkin	
<i>Archangelia valdaica</i> Fedonkin	
<i>Inkrylaria lata</i> Fedonkin	
<i>Spriggina borealis</i> Fedonkin	



2m



Фауна	Следы
<i>Pteridinium</i> sp.	<i>Neonereites uniserialis</i> Seilacher
<i>Cyclomedusa minuta</i> Fedonkin	<i>M. biserialis</i> Seilacher
<i>T. delicata</i> Fedonkin	<i>Nenaxites curvus</i> Fedonkin
<i>Dickinsonia</i> sp.	<i>Palaeopascichnus delicatus</i> Palič
	<i>P. sinuosus</i> Fedonkin
	<i>Bilimichnus simplex</i> Fedonkin et Palič
	<i>Planolites</i> sp.

Рис. 2. Схема обнажения валдайской серии (ванд) по правому берегу р. Сюзьмы в 5 км выше устья (Летний берег Белого моря, Онежский полуостров)

правом берегу выходит своеобразная толща (назовем ее песчанистой) мощностью около 13 м, стратиграфический контакт которой с глинистой толщей не установлен. Песчанистая толща выходит на поверхность в поднятом крыле взброса (рис. 2) и, возможно, поэтому характеризуется пологой складчатостью. Амплитуда вертикального перемещения не менее 15 м. Слои глинистой толщи вблизи разлома заметно задраны вверх, но уже в 30–35 м от разлома вверх по течению залегают субгоризонтально, как везде по Летнему берегу.

Песчанистая толща имеет следующее строение:

- | | Мощность, м |
|--|-------------|
| 1. Плотный серовато-голубоватый слюдистый алевролит со слабо выраженной слоистостью. Щебенка мелкая, удлиненная, остроугольная, | 1,5 |
| 2. Пачка переслаивания серых, а в верхней части желтовато-серых слабо консолидированных песчаников и алевролитов (1,5–12 см) с зеленовато-серыми и коричневыми глинами. Цемент песчаников и алевролитов обычно глинистый, реже доломитовый, пойкилитовый, который развит локально. В нижней части пачки имеется слой (5–12 см) тонкозернистого глинистого песчаника. На его подошве наблюдаются многочисленные иероглифы в виде следов подводных оползаний и знаков нагрузки. В этом слое в большом количестве встречаются отпечатки <i>Palaeoplatoda segmentata</i> Fedonkin, <i>Inkrylovia lata</i> Fedonkin, реже <i>Pteridinium nenoxa</i> и некоторые проблематичные отпечатки. В 0,5 м вверх по разрезу имеется тонкий слой (до 2 см) плотного косослоистого слюдистого алевролита с многочисленными <i>Beltanelliformis brunsae</i> Menner на подошве, число которых иногда достигает десятка на квадратный дециметр. Здесь же найдены мелкие следы <i>Suzmites tenuis</i> sp. nov. В более высоких прослоях алевролита, часто характеризующихся крупными знаками нагрузки, иногда встречаются отпечатки <i>Pteridinium</i> | 2,2 |
| 3. Коричневато-серые мелкозернистые песчаники (10–20 см), дающие толстую плитку с неровными плоскостями напластования. Песчаники чередуются с тонкими прослоями более светлых алевролитов и зеленовато-серых глин. На подошвах некоторых пластов песчаника наблюдаются крупные иероглифы. В песчаниках этой пачки найдены отпечатки <i>Pteridinium</i> , при этом один экземпляр был обнаружен в прижизненной позиции, т.е. вертикально ориентированным. . . | 1 |
| 4. Светло- и желтовато-серые мелкозернистые песчаники (8–10 см), чередующиеся с подчиненными по мощности зеленовато-серыми глинами. Подошвы прослоев песчаника обычно гладкие, реже с мелкой неправильной рябью и линейно ориентированными знаками течений. Песчаники нередко содержат многочисленные линзочки зеленовато-серых глин. В этой пачке обнаружены <i>Dickinsonia costata</i> Sprigg, <i>Vendomia menneri</i> Keller, <i>Onega stepanovi</i> Fedonkin, <i>Albumares brunsae</i> Fedonkin, следы <i>Vendichnus vendicus</i> gen et sp. nov. и формы, близкие к <i>Planolites</i> и <i>Cochlichnus</i> | 1,2 |
| 5. Толща переслаивания серых мелкозернистых песчаников и алевролитов с зеленовато-серыми, иногда буроватыми глинами. Прослой песчаников и алевролитов относительно маломощные (5–10 см) в нижней части толщи, выше по разрезу мощность их достигает 0,5–0,7 м. В верхах толщи мощность их опять уменьшается. Песчаники обычно неравномерно зернистые, слюдистые, с глинистым цементом и глинистыми включениями в виде линз и эллипсоидов, нередко сконцентрированных в маломощных (3–6 см) зонах вблизи кровли пластов песчаников. На подошве некоторых пластов песчанистых пород наблюдаются крупные структуры оползаний, ступенчатые структуры разрыва сплошности, следы местных размывов. В нижней и средней частях толщи найдены многочисленные отпечатки <i>Pteridinium</i> , <i>Rangea</i> (?), некоторые проблематичные отпечатки, а | |

также следы *Suzmites volutatus* Fedonkin и след ползания с участием паралоидий. Несколько выше в более тонких прослоях алевролита встречена *Archangelia valdaica* Fedonkin

Описанная толща перекрывается четвертичными отложениями.

Глинистая толща, как уже указывалось, сложена зеленовато-серыми и голубоватыми глинами с тонкими линзовидными прослоями светло-серых плотных, иногда известковистых или слегка доломитизированных алевролитов. Изредка встречаются тонкие линзы белых, возможно монтмориллонитовых, глин с примесью витрокластики. Алевролиты содержат пирит в рассеянной форме и в виде мелких конкреций, которые нередко развиты по ископаемым следам *Neonereites* и *Planolites*. Некоторые разности алевролита с заметным количеством глинистой примеси характеризуются широким развитием фунтиковых структур. В типичном случае алевролиты показывают четкую горизонтальную слоистость и образуют тонкую до листоватой шобенку. Структуры нагрузки относительно редки и невелики по размерам. На нижних плоскостях напластования алевролитов иногда наблюдаются мелкие знаки течений.

Глинистая толща, судя по характеру ее залегания вблизи тектонического контакта с песчанистой толщей в 5 км выше устья р. Сюзьмы (см. рис. 2), занимает в сравнении с последней более высокое стратиграфическое положение в общем разрезе валдайской серии. Фауна глинистой толщи представлена в основном медузоидными формами, в частности *Cyclomedusa minuta* sp. nov. и *C. delicata* sp. nov., реже — фрагментами *Pteridinium* [Келлер и др., 1974] и *Dickinsonia*. Ископаемые следы здесь более разнообразны: *Neonereites uiserialis* Seilacher, *N. biserialis* Seilacher, *Nenoxites curvus* Fedonkin, *Palaeopascichnus delicatus* Paliј, *P. sinuosus* sp. nov., *Bilinichnus simplex* Fedonkin et Paliј, *Planolites* sp. и др.

Значительное различие в составе ассоциаций мягкотелых из песчанистой и глинистой толщ, обнаженных по р. Сюзьма, в значительной мере объясняется разницей в условиях среды, существовавших во время накопления этих толщ. Песчанистая толща накапливалась, по-видимому, в очень изменчивых гидродинамических условиях литорали или верхней сублиторали. Об этом могут свидетельствовать многочисленные мелкие знаки волновой интерференции, следы мелких размывов, течений, оползаний, а также колебания мощности отдельных прослоев песчаников и алевролитов, составляющих существенную долю от общей мощности толщи. Глинистая толща накапливалась, видимо, в более спокойных и глубоководных условиях, о чем свидетельствуют невозмущенная горизонтальная слоистость, редкие и незначительные следы течения, а также следы пастыбы, которые обычно характеризуют спокойные, часто глубоководные условия — фация *Nereites* [Seilacher, 1967a]. Косвенно этот вывод об относительной глубоководности верхней толщи может подтверждаться и найденными отпечатками мягкотелых из верхней толщи, среди которых преобладают медузоидные, т.е. пелагические формы, которые могли далеко уноситься от берега. В то же время мы не в праве исключать возможности значительной разобщенности в едином разрезе Ненокской скважины отложений, соответствующих двум толщам, обнаженным по р. Сюзьме (см. рис. 1). Находки *Beltanelliformis* в Ненокской скважине на глубинах 148 и 193 м [Иголкина, 1961] и обилие этих окаменелостей в песчанистой толще по р. Сюзьме не противоречат этому предположению.

Кроме отпечатков мягкотелых и ископаемых следов, в глинистых породах по р. Сюзьме встречен комплекс акритарх, который, по определению Н.А. Волковой, представлен лейосферидиями двух типов — А и В. Преобладают лейосферидии с более плотной оболочкой (тип В), которые обычно встречаются в самой верхней части валдайской серии Русской платформы. Из доломитизированных разностей алевролитов глинистой толщи, выходящих в 2 км выше устья р. Сюзьмы на ее правом берегу, З.А. Журавлева определила микрофитолиты *Nubecularites antis* Z. Zhur. и *N. varians* Z. Zhur., характерные для немакитдалдынских слоев севера Сибири [Келлер и др., 1974].

Вопрос о стратиграфической принадлежности описанных толщ пока не вполне ясен. По мнению А.И. Зоричевой, верхняя глинистая толща, вскрытая Ненокской скважиной, относится к котлинской свите [Зоричева, 1963]. Этот вывод согласуется с данными по акритархам Н.А. Волковой, которая считает возможным коррелировать толщи с фауной с самыми верхами валдайской серии [Келлер и др., 1974]. Ряд исследователей доказывают принадлежность толщ с отпечатками мягкотелых к редкинской свите, а точнее — к ее верхней части [Аксенов, Иголкина, 1969; Келлер, 1976; Станковский и др., 1977]. Этот вывод основан на корреляции разрезов скважин по двум вулканокласто-осадочным горизонтам туфов и туффитов, являющимся региональными маркирующими горизонтами редкинской свиты валдайской серии на севере Русской платформы.

Зимний берег

В июне 1977 г. автор совместно с Н.В. Бочкаревой (ГИН АН СССР) на Зимнем берегу Белого моря (Архангельская область) открыли новое местонахождение древнейших бесскелетных Metazoa. По обилию и систематическому разнообразию найденной здесь ископаемой фауны и следов это местонахождение, по-видимому, наиболее крупное и представительное из всех, известных в Евразии.

Новое местонахождение мягкотелых расположено приблизительно в 100 км к северо-востоку от описанного выше местонахождения близ дер. Сюэзмы. Здесь между поселками Нижняя Золотица и Большие Козлы по морскому побережью на протяжении более чем 50 км имеется ряд обнажений, достигающих местами 100 м в высоту. Одно из лучших и наиболее известных обнажений расположено между руч. Медвежий на севере и руч. Ивовик на юге на протяжении 8 км субмеридионально идущей береговой линии. Выходящие здесь на поверхность слабо консолидированные аргиллитоподобные глины, алевролиты и песчаники (доли градуса) падают в южном направлении и имеют такую последовательность напластования:

Мощность, м

1. Пачка тонкого переслаивания светло-серых глинистых алевролитов (1–20 мм), темно-серых глин (1–15 мм) и их переходных разностей. Прослой песчаника редки. Один из них в верхней части пачки содержит глауконит. Мощность отдельных прослоев по простиранию слегка меняется. Поверхности напластования гладкие или слабо шероховатые с редкими знаками слабых придонных течений. В южном направлении эта толща постепенно погружается ниже уреза воды. Видимая мощность в районе руч. Медвежий 5
2. Коричневато-серые, красные, иногда пестрые алевролитистые глины, заключающие в верхней части тонкий пласт светлых алевролитов 1,3
3. Пачка переслаивания алевролитов и глин, подобная слою 1 2
4. Толща переслаивания более темных и светлых разностей серых глин с тонкими прослоями алевролитов в верхней части 35
5. Пачка переслаивания темно-серых глинистых алевролитов (10–30 см), тонкозернистых песчаников с резко подчиненными по мощности глинами, близкими к описанным в слое 4. На нижних поверхностях пластов и прослоев более грубозернистых пород нередки знаки течений, оползаний, нагрузки и мелких размывов 6
6. Глины, подобные описанным в слое 4 4
7. Толща переслаивания желтовато-серых среднезернистых песчаников (до 1,5 м) с подчиненными по мощности светло-серыми глинами. На подошве пластов песчаников нередки крупные структуры оползания, течений и размывов, трещины синерезиса. Иногда наблюдается косая, а временами — завернутая слоистость. На кровле пластов часто встречаются знаки волновой интерференции, обычно крупные, прямые и параллельные, реже — более мелкие, ячеистые. В верхах толщи преобладают тонкоплитчатые алевролиты с подчиненным количеством песчаников и глин 15

8. Пачка тонкого переслаивания глин и серых плотных, иногда кварцитовидных песчаников, образующих тонкоплитчатую шебенку с неровными шероховатыми плоскостями напластования	4
9. Толща переслаивания песчаников, алевролитов и глин, аналогичных описанным в слое 7. Отдельные прослои слегка загипсованы	15
10. Толща переслаивания зеленовато-серых слюдистых алевролитов и светло-серых глин. Толщина прослоев 0,5-2 см. На плоскостях напластования алевролитов обычны некрупные уплощенные знаки действия волн	12
11. Пачка переслаивания глин, алевролитов и песчаников серого, желтовато- и красновато-серого цвета. Для некоторых прослоев песчаника характерна темно-бордовая окраска корочки загара, объясненная своим происхождением окислам железа, которые придают красноватую окраску верхней части обнажения. Для некоторых прослоев песчаников характерны глинистые включения, мелкие знаки действия волн, слабых течений и мелкие структуры нагрузки	5

Наибольшее количество отпечатков мягкотелых и их следов было найдено в самой нижней и самой верхней частях разреза в коренном залегании (слои 1 и 11); однако относительно немногочисленные находки в осыпях свидетельствуют о том, что породы промежуточной части разреза также содержат отпечатки фауны, хотя условия для фоссилизации здесь были менее благоприятны. В обломках пород из осыпи, которые привязываются к средней части разреза, найдены *Pteridinium* sp., *Ovatoscutum* sp. и крупная форма *Tirasiana disciformis* Paliј (рис. 3).

В слое 1 найдены *Nimbia occlusa* Fedonkin, *Veprina undosa* Fedonkin, *Paliella patelliformis* Fedonkin, *Pinegia stellaris* Fedonkin, *Protodipleurosoma rugulosum* Fedonkin, *Ramellina pennata* Fedonkin, *Tribrachidium heraldicum* Glaessner, *Cyclomedusa davidi* Sprigg, *Dickinsonia costata* Sprigg, *Charnia masoni* Ford., *Charniodiscus* sp. и многие новые формы мягкотелых, относящихся в основном к типу Coelenterata. Здесь же обнаружены некоторые ископаемые следы *Neonereites uniserialis* Seilacher, *Planolites* sp., *Palaeopascichnus delicatus* Paliј и другие, представляющие двухмерные горизонтальные реализации, характерные для докембрия [Fedonkin, 1977].

В слое 11 обнаружены *Armillifera parva* Fedonkin, *Pomoria corolliformis* Fedonkin, *Tribrachidium heraldicum* Glaessner, *Dickinsonia costata* Sprigg, *D. cf. tenuis* Glaessner et Wade, *D. lissa* Wade, *Ovatoscutum* sp., *Nemiana simplex* Paliј и некоторые новые формы сложно устроенных, возможно сцифоидных медуз и плоских червей. Ископаемые следы слоя 11 относительно немногочисленны и просты: в основном это желобки, простые и двойные, реже - субгоризонтальные норки типа *Planolites*.

Анализ приведенных списков фауны и ископаемых следов показывает существенные различия в таксономическом составе мягкотелых Metazoa из нижней и верхней частей разреза. В известной степени эти различия объясняются фациальными причинами, т.е. разными условиями образования слоев 1 и 11, влиявшими как на состав популяций, так и на характер фоссилизации животных и их следов. Действительно, накопление алевролитов и глин слоя 1 происходило, по-видимому, в нормально морских условиях с относительно спокойным гидродинамическим режимом среды на глубине ниже уровня воздействия волн. Этому выводу не противоречит наличие в слое 1 большого количества следов пастьбы (группа *Pascichnia* Seilacher), обычно характерных для относительно глубоководных зон морского бассейна [Seilacher, 1967a]. Отложения верхней части разреза, очевидно, накапливались в мелководных условиях, отличавшихся высокой подвижностью водной среды и, возможно, колебаниями солености.

Однако все наблюдаемые различия в составе фауны нижней и верхней частей разреза вряд ли можно свести к палеоэкологическому различию. Сравнение лишь пелагических форм, менее зависимых от придонных условий среды и способных после гибели переноситься на значительные расстояния, показывает более высо-

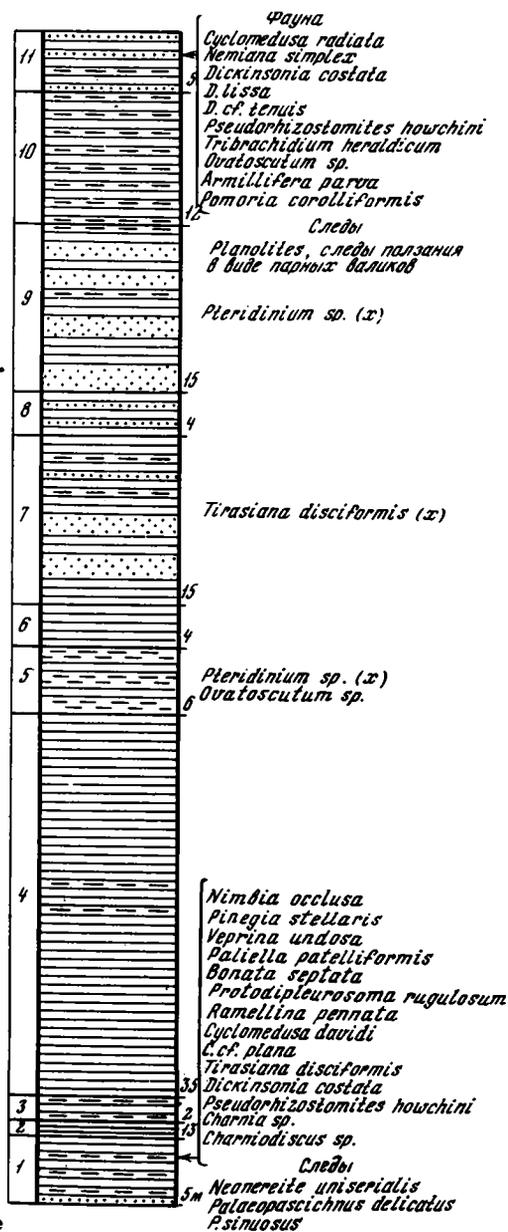
Рис. 3. Разрез валдайской серии (венд) близ Зимнегорского маяка на Зимнем берегу Белого моря. Остатки фауны, найденные в осыпи и привязанные к разрезу на основе литологического сходства пород, указаны знаком (x)

кую организацию и таксономическое разнообразие комплекса фауны слоя 11. В описанном разрезе, по-видимому, впервые представилась возможность зафиксировать два (а, возможно, и более) этапа становления и эволюции докембрийских Metazoa. Если это предположение подтвердится дальнейшими исследованиями, то применение классического палеозоологического метода для расчленения и корреляции вендских отложений станет реальной задачей.

Возраст и стратиграфическая принадлежность выходящих на Зимнем берегу толщ с отпечатками мягкотелых по-разному оценивались исследователями. Н.С. Иголкина [1959] относила эти толщи к нижнему кембрию, хотя нижние слои считала валдайскими, а вышележащие — балтийскими. Основой этих выводов служило сопоставление разрезов, вскрытых в естественных обнажениях на Зимнем берегу и скважинами в Архангельске и Усть-Пинеге. Близкой точки зрения придерживалась А.И. Зоричева [1963], относя низы Зимнегорского разреза к венду. Основываясь на данных по фитопланктону, Б.В. Тимофеев [1966] сравнивал толщи, вскрытые на Зимнем берегу, с "синими глинами" балтийского яруса, полагая, что в основании Зимнегорского разреза могут присутствовать верхи вендского комплекса.

В последнее время в связи с увеличением объема бурения на севере Русской платформы были получены дополнительные данные о строении и составе вендских отложений. Они позволяют с достаточной уверенностью относить вскрытые на Зимнем берегу толщи целиком к венду. Этот вывод основан на корреляции Зимнегорского разреза с опорными скважинами и радиоизотопном возрасте глауконита из основания Зимнегорского разреза, равном 600 млн. лет. По мнению Е.М. Аксенова и Б.М. Келлера [1974], этот разрез отвечает котлинской свите валдайской серии.

Однако позже была показана возможность корреляции описанного разреза с более древней редкинкой свитой (см. рис. 1) по наличию маркирующих вулканокласто-осадочных горизонтов в редкинкой свите опорных скважин и разрезе Зимнего берега [Станковский и др., 1977]. По мнению этих авторов, радиоизотопный возраст глауконита из зимнегорских толщ, скорее, отвечает редкинскому времени осадконакопления, а не котлинскому. Следует отметить, что именно к редкинскому уровню привязывают большинство находок отпечатков мягкотелых Metazoa на севере Русской платформы, в частности *Ventia sokolovi* Keller, *Redkinia spinosa* Sokolov, *Charnia* ex gr. *masoni* Ford и др. [Келлер, 1969, 1976; Соколов, 1972, 1976].



ВЕНДСКИЕ METAZOA БЕЛОМОРСКОЙ БИОТЫ

Общая характеристика древнейших мягкотелых и ископаемых следов как в региональном, так и мировом масштабе уже давалась в целой серии работ [Шевырев, 1967; Томмотский ярус..., 1969; Соколов, 1972, 1974б, 1976а,б; Келлер и др., 1974; Заика-Новацкий, Палий, 1974; Палий, 1976; Васина, 1975; Федонкин, 1976а; Seilacher, 1956; Glaessner, 1958, 1960, 1961, 1962, 1966, 1969, 1972; Webby, 1970; Wade, 1972b; Germs, 1974; Pflug, 1974; Stanley, 1976]. Несомненно, новый материал по вендским Metazoa из валдайской серии севера Русской платформы нуждается в детальном анализе, который позволит не только осмыслить систематический состав и уровень организации этой фауны, но и определить ее место в ряду других биот вендских многоклеточных животных.

Наиболее просто устроенными организмами, найденными в валдайской серии, являются *Nemiana simplex* Palij. Они сохраняются на нижней поверхности пластов в виде выпуклых гладких дисков, края которых часто загнуты к центру (табл. III, 2, 9). Встречаются, как правило, группами, реже — по одному экземпляру. Эти окаменелости найдены в валдайской серии на Зимнем берегу (слой 11), но впервые они были описаны из венда Подолии [Заика-Новацкий, Палий, 1974; Палий, 1976]. На массовом материале авторами было показано, что *Nemiana simplex* являются слепками с внутренней полости полипоидных кишечнополостных, которые вели сидячий образ жизни и захоронялись *in situ*. Об этом могут свидетельствовать форма окаменелостей с многочисленными следами деформации мягкого тела, их скученное расположение, при котором тела нередко деформировались, но никогда не перекрывали друг друга, и наличие слепков с выростами, напоминающими дочерние формы почкующихся организмов. Новые находки *Nemiana simplex* на севере Русской платформы подтверждают выводы В.С. Заики-Новацкого и В.М. Палия. Кроме того, подмечено, что некоторые наиболее крупные экземпляры *Nemiana simplex* несут тончайшие концентрические бороздки. Вполне вероятно, что здесь мы имеем дело с отпечатками кольцевой мускулатуры базальной части полипа.

Близкими к описанному организм по некоторым деталям морфологии и условиям захоронения являются *Beltanelliformis brunsaе* Menner (табл. I, 1-6). Они в массовом количестве встречены в валдайской серии Онежского полуострова и представляют собой выпуклые дисковидные слепки с плоской центральной частью и тонкими концентрическими морщинками по периферии. Края наиболее крупных экземпляров загнуты к центру. Этот вид был описан как аборальная часть зонтика медузоидного организма [Келлер и др., 1974]. Однако изучение более чем 200 экземпляров *Beltanelliformis* из обнажений валдайской серии по р. Сюзьме показало, что интерпретация этих окаменелостей может быть иной. Встречаясь скоплениями, они никогда не перекрывают друг друга. Вместе с крупными экземплярами, обладающими полным набором характерных морфологических признаков, обычно встречаются более мелкие формы, у которых эти признаки выражены слабее или не полностью, и совсем мелкие (< 5 мм) формы в виде бугорков с округлой вершиной без концентрических морщин, но выраженные в рельефе достаточно отчетливо. Трудно ожидать, чтобы столь мелкие медузы могли дать такие рельефные слепки; кстати, каких-либо деформаций, характерных обычно для зонтиков медуз, при их захоронении (смятие, заворачивание краев и т.п.) не наблюдалось.

Как уже указывалось, слой с *Beltanelliformis brunsaе* характеризуется полого-косой слоистостью и мелкими знаками на его подошве, свидетельствующими о наличии значительных течений, которые должны были бы уносить столь мелкие организмы, не закрепленные в осадке. Все эти наблюдения склонили автора к мнению о том, что *Beltanelliformis brunsaе* являются остатками седентарных кишечнополостных, т.е. одиночных полипов, обладающих развитой кольцевой мускулатурой в несколько расширенной базальной части тела. Здесь же уместно вспомнить о *Beltanelloides sorichevae* Sokolov, которые неоднократно отмечались на редкинском уровне венда в кернах скважин, пробуренных в Неноксе (находки А.И. Зоричевой и Н.С. Иголкиной), в Лешуконском (находка Л.С. Косового), в низовьях р. Онеги (находка В.Н. Ростовцева) и в других местах [Соколов, 1972, 1976]. Изучение массового материала привело Б.С. Соколова к выводу о том, что *Beltanelloides* вряд ли является отпечатком медузы, а, скорее, относится к свободно плавающим сферическим гигантам макрофитопланктона. Однако автор настоящей работы считает *Beltanelliformis* и *Beltanelloides* синонимами и оставляет право существования за первым названием, под которым этот вид был впервые палеонтологически описан В.В. Меннером с достаточной полнотой и приведением синонимии [Келлер и др., 1974].

К группе полипоидных принадлежит, вероятно, и *Tirasiana disciformis* Palij, семь экземпляров которой найдено в вендских отложениях Зимнего берега (табл. II, 4). По особенностям захоронения этот вид близок к двум описанным выше, однако отчетливо дифференцированное строение этих организмов говорит о возможной специализации некоторых частей тела и о более высокой организации *Tirasiana* [Зайка-Новацкий, Палий, 1974]. По-видимому, это были относительно плоские ступенчато-конические формы, прикреплявшиеся к субстрату вершиной.

Следующую степень в порядке морфологического усложнения вендских бесскелетных занимают представители рода *Cyclomedusa* Sprigg. Слепки и отпечатки организмов, принадлежащих к этому роду, в массовом количестве найдены в разрезах Зимнего берега и в меньшей степени — на Онежском полуострове. В общем эти виды (*Cyclomedusa davidi* Sprigg, *C. plana* Glaessner et Wade, *C. radiata* Sprigg, *C. minuta* sp. nov. и *C. delicata* sp. nov.) характеризуются округлыми очертаниями, несколькими, иногда многочисленными концентрическими морщинками и низкоконической формой центральной части или всего тела. Эти признаки, по мнению М. Уэйда [Wade, 1972b], указывают на то, что *Cyclomedusa* не плавали, как медузы, при помощи сокращений мускулатуры, лежащей по краю зонтика. Наоборот, концентрические морщины предполагают радиальную сократимость всего тела, что имело бы смысл в случае, если бы организм был прикреплен к субстрату вершиной конуса, которая сохраняется у подавляющего большинства *Cyclomedusa*. Вполне возможно, что *Cyclomedusa*, как ныне живущие *Stephanoscyphus*, *Conularia* и сифистома *Aurelia*, выделяли хитин в точке прикрепления [Chapman, 1966], чем и объясняется рельефность их центрального бугорка. Это предположение в равной степени может относиться и к *Tirasiana*. Однако среди *Cyclomedusa*, видимо, были и плавающие формы, в частности *C. plana*, так как концентрически морщинистый абсорбальный конус занимает лишь небольшую часть тела, лишённого концентрических структур [Wade, 1972b].

Плейстонными организмами, по-видимому, являются своеобразные кишечнополостные *Eoporpita medusa* Wade и *Ovatoscutum concentricum* Glaessner et Wade, найденные в средней части разреза вендских отложений на Зимнем берегу. Они относятся, вероятно, к отряду Chondrophora из класса гидроидных [Wade, 1971, 1972]. Уплощенное тело *Eoporpita* имеет форму круга, оральная сторона которого несет большое количество тонких щупалец. *Ovatoscutum* представляет собой, скорее всего, лишь отпечаток пневматофора, очень близкого к тому, что имеют ныне живущие велеллы или парусники. Как и пневматофор велеллы, *Ovatoscutum* имеет овальную форму, центральную камеру и большое количество окружающих ее кольцевых камер. Сходство столь велико, что нет сомнения в отнесении оватоскутума к Hydrozoa, хотя морфология самого полипа не известна.

Интересно отметить, что в венде Русской платформы преобладают кишечнополостные с концентрически расположенными элементами морфологии, а число форм с радиальным расположением невелико. Если проанализировать характер изменения морфологии в ряду перечисленных выше форм (от *Nemiana* к *Cyclomedusa*), то мы увидим и усложнение концентрического строения тела организмов. Лишь у *Cyclomedusa radiata* радиальные элементы выражены достаточно четко. В то же время вендские кишечнополостные с ярко выраженной радиально-лучистой симметрией, например *Albumares brunsaе* Fedonkin, более высоко организованы, чем описанные выше в этой главе. Все эти наблюдения приводят к выводу о том, что симметрия концентрического строения у кишечнополостных в филогенетическом отношении является более древней, чем радиально-лучистая симметрия. Симметрию концентрического строения следует рассматривать как монаксонно-гетерополярную с осью симметрии неопределенно большого порядка. Этот тип симметрии является исходным для всех Metazoa [Беклемишев, 1952].

Прежде чем перейти к характеристике радиально-лучистых кишечнополостных, следует упомянуть характерные структуры органического происхождения *Pseudorhizostomites howchini* Sprigg (табл. II, 3). Они сохраняются на нижней поверхности напластования песчаных разностей пород в виде бороздок различной формы, радиально отходящих от центрального углубления. К периферии бороздки разветвляются, становятся мельче и исчезают. Ограничение обычно отсутствует. Вертикальное сечение через центр окаменелости показывает нарушение первичной слоистости породы над центральной частью *Pseudorhizostomites*, а нередко — существование структуры в виде вертикальной трубки или узкой опрокинутой воронки, заполненной неслойистой массой породы. Перечисленные особенности *Pseudorhizostomites howchini* могут свидетельствовать о том, что эти структуры образовались в результате разложения захороненных организмов до консолидации осадка с последующим оседанием перекрывающего осадка и подтеканием осадка из подстилающего слоя [Wade, 1968].

Однако существует возможность иной интерпретации этих окаменелостей. *Pseudorhizostomites howchini* часто встречается на одной плоскости напластования вместе с различными, иногда очень тонкими отпечатками и слепками мягкотелых, сохранившихся при тех же условиях, в которых гипотетический организм, провоцировавший образования *Pseudorhizostomites*, не сохранился. Судя по размерам последних, достигающих 5–7 см в поперечнике, исчезнувший организм должен был иметь значительные размеры и объем. Однако лишь в одном случае из восьмидесяти в материалах М.Глесснера и М.Уэйд наблюдалось краевое ограничение в виде дугообразной борозды, охватывающей половину окружности *Pseudorhizostomites* [Glaessner, Wade, 1966]. Среди окаменелостей этого вида, найденных на Зимнем берегу (около 20 экз.), краевого ограничения не наблюдалось. Изложенные факты наводят на мысль, что *Pseudorhizostomites howchini* или по крайней мере часть окаменелостей, относящихся к этому виду, могут быть отпечатками гидрориз — корневидных отростков, с помощью которых прикреплялись ко дну какие-либо организмы. Гидроризы известны у ныне живущих колониальных полипов, а *Pseudorhizostomites howchini* очень напоминает, в частности, гидроризу колонии гидроидных полипов *Campanularia* [Nyman, 1940].

Базальная часть у докембрийских колониальных полипов описана пока только для *Charnia masoni* Ford из серии Чарнвуд Средней Англии: это прикрепительные диски с неправильно концентрическими морщинами и центральным конусом, известные под названием *Charniodiscus concentricus* Ford [Ford, 1958]. Последние встречаются значительно чаще, чем вайеподобные тела чарний, а случаи их совместного нахождения редки. На Зимнем берегу были найдены несколько экземпляров *Charnia* sp. и большое количество *Charniodiscus* sp. (табл. III, 8). Новый материал не противоречит общепринятой интерпретации *Charnia* как колониальных полипов, близких по форме колонии к ныне живущим морским перьям — мягким кораллам отряда Pennatularia подкласса Octocorallia [Glaessner, 1961; Glaessner, Wade, 1966]. И хотя Т.Д. Форд сравнивает *Charnia* с водорослями сифоналидами, в частности с *Himantalia* и *Cymopolia*,

он оставляет альтернативную возможность отнесения *Charnia* и других рангеид к кишечнополостным [Ford, 1958; Evans et al., 1968]. Строго говоря, мы не имеем достаточно веских оснований для отнесения *Charnia* не только к *Octocorallia*, но и вообще к Anthozoa. Вполне допустима интерпретация *Charnia* как колонии гидроидных полипов. Одним из путей решения вопроса о систематической принадлежности чарний и рангеид вообще должно стать детальное изучение строения отдельных зооидов этих колоний.

Следует заметить, что наличие дисковидного основания у *Charnia* (и *Rängea*) отличает их от всех ныне живущих Pennatularia [Glaessner, 1959]. Базальная часть главного полипа последних имеет удлинненно грушевидную или колбасовидную форму, а дисковидное расширение подошвы известно у представителей другого отряда восьмилучевых коралловых полипов — у *Gorgonaria* [Зенкевич, 1937]. С последними сравнивался характерный для венских отложений *Pteridinium simplex* (Gürich), хотя до сих пор не найдено ни одного экземпляра этого вида с сохранившейся базальной частью [Richter, 1955]. Высказывались также мнения о принадлежности *Pteridinium*: а) к *Ctenophora* [Gürich, 1930a, b, 1933]; б) к Pennatularia [Glaessner, 1959; Glaessner, Wade, 1966]; в) к гипотетическому типу *Petalonamae* [Pflug, 1970a, b, 1971, 1972a, b, 1973; Germs, 1968, 1972; Келлер и др., 1974; Келлер, Федонкин, 1976; Келлер, 1976]. Концепция *Petalonamae* как особой ветви докембрийской эволюции органического мира, занимающей промежуточную позицию между царствами Plantae и Animalia, была подвергнута резкой и справедливой критике со стороны М. Глесснера и М. Уолтера [Glaessner, Walter, 1975]. В этой же работе пересматривается взгляд на *Pteridinium* как представителя Pennatularia и предлагается отнести этот род вместе с *Ernietta* Pflug, *Namalia* Germs, *Nasepia* Germs, *Baicalina* Sokolov и *Arumberia* Glaessner et Walter к кишечнополостным неясного систематического положения (см. ниже).

На Онежском полуострове в валдайской серии найдено большое количество слепков и отпечатков *Pteridinium*. Они были описаны как *Pteridinium cf. simplex* (Gürich), *P. simplex* (Gürich) и *P. nepoxa* Keller [Келлер и др., 1974; Келлер, Федонкин, 1976]. Последний вид был отнесен Б.С. Соколовым [1976b] к новому роду *Onegia* и сравнивался, судя по описательной терминологии, с трилобитоморфными или другими членистоногими. Автором в 1977 г. был найден один экземпляр *Pteridinium* в вертикально ориентированном положении по отношению к плоскости напластования (табл. XXIX, 2). Это положение, по-видимому, является прижизненным. Следов каких-либо базальных прикрепительных образований найдено не было, однако на закрепленность одного конца *Pteridinium* указывает концентрическая форма бороздок ископаемого следа *Suzmites volutatus* Fedonkin (табл. XVI, 5), найденного в одном образце с *Pteridinium*, прочертившим этот след [Федонкин, 1976b].

Все эти факты могут свидетельствовать о том, что *Pteridinium* был прикрепленным организмом, внешне напоминавшим современные морские перья *Pennatularia*, однако против подобной таксономической интерпретации *Pteridinium* можно выдвинуть серьезные возражения. В отличие от морских перьев *Pteridinium* имеет нерасчлененное тело и не имеет зооидов, а сами сегменты вряд ли являются таковыми. В то же время, вряд ли, как считают М. Глесснер и М. Уолтер [Glaessner, Walter, 1975], организация *Pteridinium* была выше, чем у кишечнополостных. Поэтому вслед за этими исследователями автор условно относит *Pteridinium* к типу Coelenterata, не давая более детальной таксономической интерпретации. Вполне возможно, что *Pteridinium* являются представителями нацело вымершего класса кишечнополостных.

Следует заметить, что экземпляры *Pteridinium* из валдайской серии морфологически близки к *P. cf. simplex* (= *P. nepoxa*), найденным в кварцитах Паунд Южной Австралии [Glaessner, Wade, 1966], и заметно отличаются от *P. simplex* из серии Нама Юго-Западной Африки [Richter, 1955; Pflug, 1970a]. Эти различия видны: а) в характере сочленения соседних сегментов и парных симметричных сегментов с медианной линией; б) в количестве сегментов, а иногда — в их форме; в) в отсутствии *zona levis* в образцах из валдайской серии и т.д. Не исключено, что некоторые из перечисленных различий обусловлены

разницей в особенностях захоронения и фоссилизации *Pteridinium* и эпигенетических преобразований вмещающих пород, однако все наблюдаемые различия вряд ли можно свести к этим причинам. В настоящей работе эти окаменелости описаны под названием *Pteridinium nenoxa* Keller.

К колониальным полипам неясной систематической принадлежности относится, по-видимому, и *Zolotytsia biserialis* gen. et sp. nov. (табл. III, 7). Небольшие овальные образования по обе стороны от медианной линии *Zolotytsia* не несут каких-либо следов сегментации или вторичных полипов, как у *Charnia* или *Rangea*, что сближает ее с *Pteridinium*. Однако новый род отличается значительно более простым строением и является пока наиболее примитивным родом колониальных полипов, известных в докембрии, наряду с *Ramellina pennata* Fedonkin [Федонкин, 1980]. Эти мелкие двоякоперистые формы (табл. XXIX, 3) весьма похожи на перистые колонии моноподиального типа ветвления, которые встречаются как среди Hydrozoa, так и среди Anthozoa. Вероятно, к гидроидным полипам относится *Pinegia stellaris* Fedonkin (табл. XXX, 1-3).

Явно медузоидный облик имеют небольшие, но сложно устроенные *Albumares brunsaе* Fedonkin (табл. IV, 1, 6), характеризующиеся трехлучевой радиальной симметрией [Келлер, Федонкин, 1976]. Тело медузы, видимо, было очень тонким и нежным, поскольку в отпечатках сохранились тонкие радиально-дихотомизирующие валики — следы гастро-васкулярной системы. В каждом из трех секторов тела медузы, разделенных ротовыми лопастями, из центра идут по три канала, четырежды дихотомизирующих к краю зонтика, который несет более 100 тончайших щупалец. Трехлучевая симметрия — довольно редкое явление среди кишечнополостных и встречается, скорее, в виде исключения [Беклемишев, 1952], однако из докембрийских песчаников Центральной Австралии уже была описана сцифоидная медуза *Scinerra brooksi* Wade, которая также имеет трехлучевую симметрию [Wade, 1969]. Строение *Albumares brunsaе*, в частности степень сложности гастро-васкулярной системы, редкой у Hydrozoa и гораздо более характерной для Scyphozoa, позволяет предполагать, что этот вид относится к сцифоидным медузам.

Среди медузоидных есть несколько форм, систематическое положение которых пока не ясно. Так, *Nimbia oclusa* Fedonkin (табл. XXXII, 3-6), сохраняющаяся в виде кольцевидного валика, может иметь некоторое сходство с трахимедузой *Solmissus* [Hyman, 1940]. Трудно отыскать близкие по морфологии формы и для медузы *Pomoria corolliformis* [Федонкин, 1980]. План строения субумбреллы этих мелких медуз, имеющих два венчика щупалец (табл. XXX, 4), скорее, напоминает оральный конец актиний и анемонов, хотя изредка встречается и у гидроидных (см. главу шестую). Степень морфологической сложности *Armillifera parva* Fedonkin с характерными дуговидными выступами или карманами гастроваскулярной системы и бахромчатой зоной тонких щупалец (табл. XXXII, 4), возможно, отвечает классу сцифоидных. Своеобразным организмом, который вел свободный образ жизни, был *Protodipleurosoma rugulosum* Fedonkin. Глубокая морщина, хорошо заметная у юных и взрослых особей, делит зонтик на две части, что придает ему билатерально симметричный облик. Однако симметрия нередко нарушается расположенными по периферии полукруглыми выростами (табл. XXXI, 4-6), которые могут отвечать репродуктивным органам или, скорее, отпочковывающимся дочерним особям.

Переходя к характеристике вендских Bilateria, следует прежде всего остановиться на своеобразных организмах рода *Dickinsonia* Sprigg, широко представленных в валдайской серии как на Летнем, так и на Зимнем берегу. Этот род детально изучен на массовом материале из кварцитов Паунд Южной Австралии, где в настоящее время выделяют пять видов *Dickinsonia*: *D. costata* Sprigg, *D. elongata* Glaessner et Wade, *D. tenuis* Glaessner et Wade, *D. lissa* Wade и *D. brachina* Wade [Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972a]. Три из перечисленных видов: *D. costata*, *D. tenuis* и *D. lissa* — найдены в валдайской серии. Эти двусторонне-симметричные организмы характеризуются плоским овальным или листовидным телом, от медианной линии которого отходят многочисленные тонкие сегменты.

Взгляды на систематическое положение *Dickinsonia* существенно разнятся. Х. Харингтон и Р. Мур [Harrington, Moore, 1956] отнесли их к кишечнополостным класса Dipleurozoa. По мнению М. Глесснера [Glaessner, 1958, 1960], они могут относиться к кольчатым червям, близким к ныне живущим Myzostomida или Amphinomorpha. В качестве примера приводится род современных аннелид *Spinther*, паразитирующий на губках, который формой тела и характером сегментации напоминает *Dickinsonia*. Позже в новых находках *Dickinsonia* были обнаружены структуры, которые интерпретировались как простомииум, рот (или конец глотки) и дихотомически ветвящийся пищеварительный тракт, что использовалось в качестве аргументов за близость *Dickinsonia* к *Spinther* [Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972a]. Однако те же аргументы или, по крайней мере, часть их (если верна интерпретация указанных структур на отпечатках *Dickinsonia*) были использованы А. Термье и Ж. Термье [Termier H., Termier G., 1968] как доказательство принадлежности *Dickinsonia* к группам организмов, стоящих по организации ближе к трехслойным, но еще не Coelomata, которые могли занимать промежуточное звено между турбелляриями и моллюсками, членистоногими и иглокожими. Позже А. Термье и Ж. Термье [1976] сравнили *Dickinsonia* с турбелляриями, отмечая как несвойственное последним метамеризацию покровов.

Взгляды автора на систематическую принадлежность *Dickinsonia* близки к взглядам А. Термье и Ж. Термье, хотя при сообщении о первой находке *Dickinsonia costata* в венде СССР автор отнес этот вид, вслед за М. Глесснером и М. Уэйд, к аннелидам [Келлер, Федонкин, 1976]. Перемена мнения о систематическом положении *Dickinsonia* была вызвана не столько критическим анализом палеонтологической и зоологической литературы, касающейся мягкотелых Metazoa, сколько дополнительным материалом по этому роду и находкой нового рода *Palaeoplatoda segmentata* Fedonkin, близкого некоторыми особенностями морфологии к ныне живущим турбелляриям и имеющего некоторые черты, свойственные *Dickinsonia* (табл. XII, 1-3). Суженное с боков в средней части плоское листовидное тело *Palaeoplatoda*, волнисто-деформированное по периферии, сближает этот род с ныне живущими турбелляриями, особенно с *Polycladida* и *Tricladida*, имеющими к тому же сходные с ней морфологические особенности и размеры [Догель, 1975]. В то же время одна из сторон тела (вентральная?) покрыта тонкими поперечными валиками, отходящими от медианной линии, и напоминает метамерию некоторых полимерных аннелид. Однако и у турбеллярий, которые ползают при помощи перистальтических волн, проходящих по обращенной к субстрату стороне тела, иногда наблюдаются системы поперечных валиков (миоподий), например у триклад *Rhynchodemus bilineatus* [Беклемишев, 1952].

Все это пока позволяет относить *Palaeoplatoda* к типу Plathelminthes, хотя не исключена возможность, что здесь мы, как и в случае с *Dickinsonia*, имеем дело с группой организмов, переходной от низших червей к высшим (Annelida). Как и *Dickinsonia*, *Palaeoplatoda*, вероятно, вела nektonный образ жизни, передвигаясь в водной среде с помощью волнообразных ундуляций краевых частей тела. Размышляя о систематическом положении и происхождении *Dickinsonia*, не следует упускать из виду одну важную деталь: у наиболее мелких (юных) особей *D. costata*, имеющих почти идеально круглую форму, в расположении сегментов можно усмотреть явные реликты радиальной симметрии. В то же время и у некоторых ныне живущих плоских червей реликты радиальной симметрии отчетливо проявляются, в частности в строении нервной системы [Беклемишев, 1952].

Большой интерес вызывает находка *Spriggina borealis* sp. nov. в валдайской серии Летнего берега (табл. X, 5). Этот организм с подковообразной головой и девятнадцатью недифференцированными парными сегментами тела, несколько расширенного в средней части и сужающегося к заднему концу, демонстрирует практически все основные признаки, характерные для семейства Sprigginiidae Glaessner [Glaessner, 1958]. Представители этого семейства: *Spriggina floundersi* Glaessner и *Marywadea ovata* (Glaessner et Wade) - в заметном количестве встречаются в кварцитах Паунд Южной Австралии [Glaessner, 1958,

1976; Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1968], но в венде СССР найдены впервые. Sprigginiidae обнаруживают некоторое сходство с ныне живущими пелагическими кольчатыми червями семейства Tomopteridae, но подковообразная форма головы, скорее, напоминает некоторых Trilobitomorpha [Glaessner, 1958, 1960]. Реконструкция предков ракообразных показала определенное сходство их со *Spriggina* [Hessler, Newman, 1975]. И все же относить Sprigginiidae к членистоногим вряд ли возможно, так как голова у представителей этого семейства не состоит из соответствующего числа сегментов, несущих придатки, а сегменты туловища не являются различными членистыми и оканчиваются (у *S. floundersi* и *Marywadea*) игловидными щетинками. Имеются свидетельства наличия простой глотки у *Spriggina* и двух простых зубов у *Marywadea*, что предполагает некоторое отношение Sprigginiidae к ныне живущим полихетам Phyllodocomorpha [Glaessner, 1976]. В остальном Sprigginiidae не похожи на современных аннелид. Значительная цефализация этих организмов, не свойственная полихетам, и, по-видимому, существенная склеротизация покровных тканей головы, возможно, указывают на переходный характер семейства Sprigginiidae в эволюции от уровня аннелид к уровню членистоногих [Glaessner, 1976; Термье А., Термье Ж., 1976; Stanley, 1976].

Членистоногие или их предковые формы в составе беломорской биоты представлены двумя формами. *Parvancorina* sp., один экземпляр которой был найден в слое 11 разреза валдайской серии на Зимнем берегу, относится к группе недифференцированных членистоногих, близко стоящих к предкам ракообразных [Glaessner, 1979]. Чрезвычайно близкой по морфологии к членистоногим, в частности к трилобитам, является *Vendomia menneri* Keller [Келлер, Федонкин, 1976]. Более трети общей длины каплевидного тела этого организма (4 мм) занимает широкая полукруглая голова с двумя вмятинками, возможно, отвечающими глазам. От медианного валика, напоминающего рахис трилобита, отходят шесть парных сегментов, которые уменьшаются к задней части тела. Пропорции *Vendomia*, в частности непомерно крупная голова, делают этот организм похожим на личинку трилобита. В связи с этим уместно вспомнить оригинальную и, по-видимому, плодотворную гипотезу А. Термье и Ж. Термье, предложивших объединить в особую категорию под названием "нимфоиды" всех Metazoa, взрослая форма которых не переходит за пределы стадии, известной при других обстоятельствах как стадия личиночная [Termier H., Termier G., 1966, 1968; Термье А., Термье Ж., 1976]. Одним из признаков личиночных беспозвоночных является полное или почти полное отсутствие минерализованного скелета. По мнению этих авторов, вендо-эдиакарская фауна была богата нимфоидами, т.е. взрослыми организмами с формой, близкой по типу к личинкам известных нам более поздних Metazoa.

Не касаясь здесь предложений А. Термье и Ж. Термье о механизме эволюции докембрийских и раннепалеозойских Metazoa, отметим, что в валдайской серии на Летнем берегу был найден еще один вид — *Onega stepanovi* Fedonkin [Келлер, Федонкин, 1976], своим обликом чрезвычайно напоминающий личинки некоторых трохофорных животных, но в большей степени — личинки членистоногих и онихофор [Беклемишев, 1952]. *Onega stepanovi* характеризуется овальным телом, в центральной части которого расположена рельефно выступающая сегментированная зона в виде месяцевидной головной части и следующих за ней пяти парных лопастей, разделенных глубоким осевым желобком (табл. XIII, 5,6). Найдено четыре экземпляра *Onega*, длина которых колеблется от 4 до 6 мм. Соответственно меняется и число сегментов: от трех до пяти, что может отражать весьма характерное для аннелид, членистоногих и некоторых других групп метамерных животных свойство увеличивать число сегментов по мере роста отдельной особи. По-видимому, нет оснований считать *Onega stepanovi* личинкой, так как пока не было возможности проследить какие-либо переходные стадии от известных нам экземпляров к более крупным. Соотношение *Onega* с какой либо более крупной формой Metazoa из тех, что известны в валдайской серии, не представляется возможным. Метамерное строение *Onega stepanovi*, явно выраженный головной отдел свидетельствуют о том, что мы имеем дело с достаточно высоким уровнем организации — не ниже, чем уровень организации анне-

лйд. К последним автор и относит *Onega stepanovi*, делая это в значительной мере условно.

Одним из наиболее своеобразных организмов, найденных в венде Зимнего берега, является *Tribrachidium heraldicum* Glaessner (табл. III, 1,3). Этот вид впервые был описан из кварцитов Паунд Южной Австралии [Glaessner, Daily, 1959]. Дисквидное тело этого организма имеет следующее строение: из его центральной части отходит "лофофор", состоящий из трех рук (терминология М. Глесснера), изгибающихся против часовой стрелки так, что их заостряющиеся концы становятся параллельными внешнему ограничению (табл. III, 1). По внешним краям рук имеются мелкие частые щупальца, создающие подобие бахромы по периферии диска. Форма рук и трехщелевое строение центральной части, которая интерпретируется как ротовое отверстие, указывают на сходство *Tribrachidium* с иглокожими класса Edrioasteroidea (Pelmatozoa), некоторые представители которого демонстрируют реликты трехлучевой симметрии [Glaessner, 1959, 1960, 1962]. Позже в одном из экземпляров *Tribrachidium* были обнаружены тонкие и длинные щетинкоподобные придатки, радиально отходящие от гребней рук. Они интерпретируются как трубчатые ножки или органы дыхания [Glaessner, Wade, 1966].

Обоснованность сравнения *Tribrachidium* с иглокожими несколько укрепилась открытием мутанта рода *Pentremites* May (Blastoidea) с трехлучевой симметрией в миссисипских отложениях США [Macurda, 1964], но решающее значение в этом вопросе имеют работы Б. Белла [Bell, 1976]. Описывая онтогенез представителей четырех семейств, относящихся к трем подотрядам Edrioasteroidea, Б. Белл отмечает большое сходство их онтогенетического развития, в котором он выделил семь стадий (от юных особей с размером диска 0,5 мм до взрослой стадии). В своем раннем развитии эдриастероиды отчетливо трехлучевые. Приобретаемая позже пятилучевая симметрия формируется из трехлучевой бифуркацией правой и левой боковых первичных осей роста. Эти наблюдения, видимо, могут служить основой для сравнения *Tribrachidium* с Edrioasteroidea, хотя отсутствие даже следов известковых пластин у *Tribrachidium* по-прежнему создает трудности при таком сравнении. Три руки *Tribrachidium*, несущие щупальца, чрезвычайно напоминают лофофоры, что породило другое направление его систематической интерпретации, а именно — сравнение с *Lophorhota* [Glaessner, 1972]. Если это единственная альтернатива отнесению *Tribrachidium* к Echinodermata, то в любом случае этот организм представляет линию вторичноротых (Deuterostomia) в эволюции Metazoa, которая, возможно, уже имеет представителей в позднем докембрии, если верна интерпретация трубчатых хитиноидных Sabelliditida как древнейших Pogonophora [Соколов, 1967; Sokolov, 1972]. Новый материал из валдайской серии (два полных экземпляра) явно недостаточен, чтобы служить основой каких-либо новых построений о систематическом положении *Tribrachidium*, поэтому автор, вслед за М. Глесснером и М. Уэйд, склонен связывать этот организм с иглокожими, причем скорее филогенетически, чем таксономически [Glaessner, Wade, 1966]. Вполне возможно, как предполагают эти исследователи, что *Tribrachidium* был бентосным животным, который вел прикрепленный образ жизни, но был способен и к передвижению.

Среди фауны, описанной из валдайской серии Летнего берега, имеются два вида, систематическое положение которых пока не определено, хотя морфология этих организмов достаточно выразительна. Первый из них — *Archangelia valdaica* Fedonkin — является явно билатерально-симметричным животным (табл. XII, 4, 5). Его оvoidальное в плане тело разделено сегментированной медианной зоной, причем длина сегментов уменьшается в одном направлении. Латеральные части демонстрируют пологую поперечную волнистость, при этом число волн соответствует числу сегментов медианной зоны. Указать близкие по морфологии формы на современном или ископаемом материале пока не представляется возможным, однако метамерное строение билатерально-симметричного организма может свидетельствовать о его довольно высокой организации.

Билатерально-симметричным является и другой вид *Inkrylovia lata* Fedonkin (табл. VIII, 1-4). Мешковидное тело этого крупного организма равно-

мерно сегментировано в продольном направлении. Судя по значительным деформациям и складкам смятия, тело *Inkrylovia* было очень эластичным и, возможно, имело тонкие стенки. Плоские симметричные сегменты отходят от медианной борозды и, не меняя ширины, изгибаются в одну сторону. Длина сегментов у каждого экземпляра неизменна, хотя варьирует у различных экземпляров в зависимости от их размеров. На одном из слепков (табл. IX, 4) медианная борозда заканчивается треугольным углублением, которое, возможно, отвечает ротовому отверстию. На другом образце (табл. VIII, 4) от конца крупной *Inkrylovia* отходит небольшое листовидное тело, близкое ей по характеру сегментации. Не исключено, что листовидное сегментированное тело является отпечатком юной особи, не отделившейся еще от материнской. Один из образцов (табл. IX, 2) показывает небольшое расширение терминальной части *Inkrylovia*, которое можно интерпретировать как каблук прирастания, прикрепительный диск и т.п. Если эти факты подтвердятся дополнительным материалом, то можно будет предположить, что описанная форма была мешкообразным билатерально-симметричным равномерно сегментированным организмом, имевшим ротовое отверстие; этот организм вел прикрепленный образ жизни и размножался почкованием.

Среди известных нам древнейших Metazoa имеется группа организмов, характеризующихся некоторыми общими чертами, в частности листовидной или мешковидной формой тела и первичной сегментацией или ребристостью без каких-либо следов вторичной расчлененности этих сегментов. К этой группе относятся *Erniettidae* Pflug, *Namalia* Germs, *Nazepia* Germs, *Arumberia* Glaessner et Walter, *Pteridinium* (Gürich) и *Baicalina* Sokolov [Glaessner, Walter, 1975]. К этой же группе организмов принадлежат *Archangelia* и *Inkrylovia lata*. По мнению М. Глесснера и М. Уолтера, при современном состоянии знаний об этих достаточно разных по морфологии организмах формальное объединение их в более высокие таксоны не возможно. В то же время нет никаких свидетельств, чтобы относить их к растениям, губкам или археоциатам, как нет причины предполагать, что уровень организации этих организмов был выше, чем у Coelenterata. Поэтому указанные исследователи предлагают относить их к кишечнополостным неопределенного систематического положения.

Итак, на основании изучения отпечатков мягкотелых Metazoa из валдайской серии севера Русской платформы можно сделать следующие выводы:

1. Беломорская биота вендского (валдайского) времени представлена нормальным сообществом планктонных, нектонных и бентосных (подвижных и прикрепленных) организмов, размеры которых варьируют от 3–4 мм до 30 см и более.

2. Общей особенностью этого сообщества является отсутствие минерализованного скелета (*sensu lato*) у всех его представителей. Подавляющее большинство беспозвоночных беломорской биоты были мягкотелыми, хотя некоторые формы, по-видимому, имели достаточно прочные покровы, образованные хитиноподобным или иным органическим веществом, которое не сохранилось в ископаемом состоянии. Следует отметить, что и в фанерозойских отложениях, особенно в терригенных толщах, нередки случаи, когда не сохраняются даже весьма массивные минеральные скелеты.

3. Валдайская беломорская биота представлена беспозвоночными, которые относятся (или тесно филогенетически связаны) по меньшей мере к пяти типам царства животных: Coelenterata, Plathelminthes, Annelida, Arthropoda и, возможно, Echinodermata; при этом некоторые организмы демонстрируют характерные признаки более чем одного типа и, по-видимому, представляют переходные стадии между этими типами.

4. Кишечнополостные валдайского моря, составляющие 69% от общего числа описанных видов беломорской биоты, были представлены в подавляющем большинстве одиночными полипоидными формами класса Hydrozoa и колониальными полипами, формой колонии напоминающими морские перья класса Anthozoa (Octocorallia), в меньшей степени – гидроидными и сцифоидными медузами.

5. Плоские черви беломорской биоты, составляющие 17% от общего числа описанных видов, наряду с типичными для Plathelminthes особенностями демон-

стрируют черты таксонов более высокой организации, в частности метамерное строение покровных тканей, что может указывать на переходный характер этой группы организмов от низших червей к высшим.

6. Высшие черви (8% от общего числа описанных видов беломорской биоты) представлены двумя видами, один из которых напоминает личинку членистоногих и онихофор, другой – высокой степенью цефализации близок к *Trilobitomorpha* и, возможно, отражает переходную стадию *Annelida* к *Arthropoda*.

7. Членистоногие беломорской биоты представлены двумя видами, близкими по морфологии к личинкам трилобитов и ракообразных. Одним видом представлены и иглокожие, причем в свете работ Б. Белла *Tribrachidium heraldicum* можно рассматривать как нимфоид [Termier H., Termier G., 1966, 1968], близкий по характеру симметрии к *Edrioasteroidea* на ранних стадиях онтогенеза.

8. Наличие форм, морфологически схожих с личинками некоторых ныне живущих организмов, в беломорской биоте венда, возможно, подтверждает гипотезу А. Термье и Ж. Термье о роли нимфоидов на ранних этапах эволюции *Metazoa*.

9. По мере усложнения организации животных в ряду от *Coelenterata* к *Echinodermata* и *Arthropoda* мы видим резкое уменьшение: а) численности животных; б) их видового разнообразия и в) размеров тела. Вполне вероятно, что эти явления связаны с историей возникновения и развития основных крупных таксонов *Metazoa*.

10. Анализ морфологии кишечнополостных беломорской биоты показывает, что симметрия концентрического строения *Metazoa* филогенетически является более древней, чем радиально-лучистая симметрия.

11. Для бесскелетных *Metazoa*, описанных в данной главе, предлагается следующая систематическая интерпретация:

Тип *Coelenterata*

Класс *Hydrozoa*

Nemiana simplex Palij

Beltanelliformis brunsaе Menner

Tirasiana disciformis Palij

Cyclomedusa davidi Sprigg

C. radiata Sprigg

C. plana Glaessner et Wade

C. minuta Fedonkin sp. nov.

C. delicata Fedonkin sp. nov.

Eoporpita medusa Wade

Ovatoscutum concentricum Glaessner et Wade

Pinegia stellaris Fedonkin

Paliella patelliformis Fedonkin

Класс *Scyphozoa*

Armillifera parva Fedonkin

Albumares brunsaе Fedonkin

Класс не установлен

Pseudorhizostomites howchini

Sprigg

Inkrylovia lata Fedonkin

Charnia masoni Ford

Charniodiscus Ford

Pteridinium nenoxa Keller

Zolotytsia biserialis Fedonkin
gen. et sp. nov.

Ramellina pennata Fedonkin

Protodipleurosoma rugulosum Fedonkin

Bonata septata Fedonkin

Archangelia valdaica Fedonkin

Pomoria corolliformis Fedonkin

Veprina undosa Fedonkin

Nimbia oclusa Fedonkin

Тип *Plathelminthes*

Dickinsonia costata Sprigg

D. lissa Wade

D. cf. tenuis Glaessner et Wade

Palaeoplatoda segmentata Fedonkin

Тип *Annelida*

Spriggina borealis Fedonkin sp. nov.

Onega stepanovi Fedonkin

Тип *Arthropoda*

Parvancorina Glaessner

Vendomia menneri Keller

Тип *Echinodermata* (?)

Tribrachidium heraldicum Glaessner

ИСКОПАЕМЫЕ СЛЕДЫ ВАЛДАЙСКОЙ СЕРИИ, ИХ^о ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПАЛЕОНТОЛОГИИ И СТРАТИГРАФИИ

Рост значения биостратиграфического метода в расчленении и корреляции докембрийских отложений стал особенно заметным за последние двадцать лет в связи с изучением фитолитов, микрофоссилий, акритарх, остатков Metaphyta и Metazoa. Обращение к древнейшим ископаемым следам для решения стратиграфических вопросов вызвано тем, что отпечатки мягкотелых Metazoa в вендских отложениях пока находят относительно редко, а фитолиты обычно приурочены к карбонатным породам. Это затрудняет расчленение и корреляцию терригенных толщ верхнего докембрия, в которых следы встречаются довольно часто. Терригенные толщи нижнего кембрия тоже нередко бедны остатками скелетных организмов, в то же время разнообразные ископаемые следы здесь (как и в карбонатных фациях) встречаются в изобилии.

В вопросе о том, что называть следами жизнедеятельности, среди палеоихнологов пока нет полного согласия. В широком смысле следы жизнедеятельности включают сохранившиеся в ископаемом состоянии свидетельства таких сторон жизни организмов, как передвижение, длительное пребывание на одном месте (жилища), питание, линька, повреждения, болезни, размножение (икра, яйца), симбиоз, паразитизм и т.д. [Abel, 1935; Krejci-Graf, 1932; Вялов, 1966, 19726].

Объектом палеоихнологии являются следы жизнедеятельности в узком смысле, или собственно следы животных, оставленные в осадке при передвижении, питании, в состоянии покоя или в процессе создания жилищ — иначе их называют биотурбациями [Frey, 1973]. Кроме того, объект палеоихнологии охватывает копролиты, которые нередко прямо связаны со следами движения, и структуры, созданные литофагами и сверлильщиками в твердом субстрате органической и неорганической природы [Геккер, 1964; Соколов, 1974а; Федонкин, 1976а; Seilacher, 1953, 1964а,в; Lessertisseur, 1955; Häntzschel, 1962, 1975; The study..., 1975; Frey, 1975]. В настоящей работе рассматриваются следы в узком смысле.

Природа ископаемых следов определяет своеобразие этой группы окаменелостей, которое заключается в следующем.

1. В подавляющем большинстве случаев мы находим следы *in situ*. Редчайшие случаи перемещения обычно легко диагностируются. Это их качество весьма важно в палеоэкологических и стратиграфических исследованиях, так как прочие остатки фауны после гибели часто переносятся на значительное расстояние.

2. Многие типы следов имеют очень широкий стратиграфический и узкий фациальный диапазон распространения [Lessertisseur, 1955; Seilacher, 1964а, 1967а], хотя существуют короткоживущие виды и виды-космополиты.

3. Следы часто находят в толщах, не содержащих никаких остатков, что объясняется более высокой способностью следов к сохранению (особенно тех, что оставлены ниже поверхности осадка, например норки илоедов) в сравнении с мягкотелыми организмами, составляющими важнейшую часть бентических сообществ.

4. Ископаемые следы крайне редко могут быть таксономически соотнесены с какими-либо видами сопутствующих окаменелостей (за исключением позвоночных и некоторых членистоногих). Это объясняется тем, что различные группы животных часто оставляют похожие следы, так как имеют одинаковую, напри-

мер червеобразную, форму тела и сходным образом реагируют на одинаковые воздействия среды или ведут одинаковый образ жизни. Однако одно и то же животное может оставлять существенно различающиеся следы на протяжении своего существования (например, из-за возрастных и (или) сезонных различий в образе жизни), в разных условиях среды и различных фазах поведения (покой, передвижение, питание и т.д.).

5. Форма следа в большинстве случаев отражает не столько морфологию животного, сколько функционирование его органов, его деятельность, поведение. Эта особенность следов является наиболее важным, фундаментальным отличием их от других окаменелостей.

Перечисленные особенности ископаемых следов определяют их огромную эвристическую ценность. Именно поэтому палеоихнология делает существенный вклад в палеоэкологию, седиментологию, структурную геологию, стратиграфию, палеогеографию и палеонтологию [Геккер, 1957, 1964; Вялов, 1966; Seilacher, 1954, 1970; Crimes, 1970; Frey, 1973, 1975; Häntzschel, 1975; и др.]. Но особенно широки и привлекательны возможности палеоихнологии в познании наиболее древних – докембрийского и раннекембрийского – этапов эволюции животного мира [Геккер, 1965; Соколов, 1974а; Федонкин, 1976а; Webby, 1970; Glaessner, 1972; Osgood, 1975].

По следам можно судить о количестве и разнообразии животных в пределах биотипа, о плотности и динамике популяций, о трофических явлениях и связях. Мы по следам можем расшифровать способы передвижения животного, особенности его поведения в процессе питания, реакции организма на некоторые экологические факторы. Нередко имеется возможность получить по следам информацию о морфологии животного, уровне его физической, физиологической и даже психической организации, а в ряде случаев – о его таксономической принадлежности. Что касается докембрия, то вполне вероятно, что именно ископаемые следы позволят определить время появления первых бентосных Metazoa в геологической летописи и существенно дополнить историю освоения животным миром морского (а, возможно, и не только морского) дна как местообитания и экологической ниши.

Анализ обширной литературы по древнейшим ископаемым следам [Васина, 1975; Федонкин, 1976а; Seilacher, 1956; Glaessner, 1969] показал, что несомненные следы животных, хотя и немногочисленные, известны уже из средне-рифейских толщ [Палй, 1974б; Соколов, 1975; Walcott, 1899; Beer, 1919; Bassler, 1941; Öpik, 1956; Sabrodin, 1971; Clemmey, 1976; Byers, 1976]; при этом не исключена и большая древность их появления [Kauffman, Steidtmann, 1976]. Типология древнейших следов разнообразна: чаще всего это слепки удлинённых гладких, реже поперечно-морщинистых норок и желобков, сходных со следами ползания современных аннелид и пелелипод, небольшие билатерально-симметричные или плоско-спиральные образования. Последние, возможно, являются макроскопическими Metaphyta [Гниловская, 1976; Walter et al., 1976]. Следует отметить, что многие образования, которые описываются как следы Metazoa из древнейших толщ, имеют неорганическое происхождение. Это было убедительно показано в ряде критических работ [Barnes, Smith, 1964; Cloud, 1968, 1973; Hofmann, 1971].

Установление древнейших ископаемых следов – весьма важная задача. Уже неоднократно высказывались мнения о том, что переход Metazoa к ползанию вызвал появление у животных билатеральной симметрии [Беклемишев, 1952; Догель, 1975]. Некоторые исследователи связывают норообразование с возникновением целома, выполнявшего опорную функцию (гидростатический скелет), появлением сегментации аннелид и тканей на коллагеновой основе [Clark, 1964; Glaessner, 1972]. Если допустить, что эти высказывания справедливы, то по данным о древнейших следах можно предположить существование уже в среднем рифее билатерально-симметричных Metazoa целоматной степени организации. В этом случае возникновение многоклеточных животных и их эволюция в доцеломатной стадии могли происходить по крайней мере в раннем рифее, т.е. около 1,5 млрд. лет назад. В то же время мы не в праве исключить возможности существования в глубоком докембрии организмов неизвестной нам, но

принципиально отличной от Metazoa организации, которые могли оставлять следы в осадке.

Количество, разнообразие и сложность ископаемых следов постепенно возрастают на протяжении позднего докембрия. В верхнерифейских толщах, кроме различных биотурбаций [Seilacher, 1956; Sabrodin, 1971; Singh, 1969; Squire, 1973; и др.], широко распространены проблематики группы *Vermiculites* Reitlinger, которые, возможно, являются копролитами илюдных организмов [Журавлева, 1964]. Количество этих образований резко возрастает к концу докембрия.

Венд, по-видимому, был особым этапом в длительном процессе освоения животными океанского дна. В венде значительно возрастает количество ископаемых следов. Достаточно сказать, что большинство следов, известных в докембрии, относится к венду и его аналогам [Мамаев, 1970; Соколов, 1972; Палий, 1976; Федонкин, 1976а, б; Glaessner, 1969; Banks, 1970; Cloud et al., 1976; Fedonkin, 1977; и др.]. Это создает впечатление, что в отложениях с возрастом древнее 700 млн. лет достоверные следы Metazoa не встречаются вовсе [Cowie, 1967; Cloud, 1968, 1976; Stanley, 1976]. Это впечатление, видимо, объясняется контрастом: ихноценозы венда отличаются от более древних не только большим количеством следов, но прежде всего — их морфологической сложностью и разнообразием.

Примером типично вендских ихноценозов могут служить ассоциации ископаемых следов валдайской серии, которые исследовались автором на Онежском полуострове и Зимнем берегу Белого моря. При этом отмечаются значительные отличия характера ихноценозов в зависимости от фаций. Так, в нижней из двух толщ, которые обнажены по р. Сюзьме на Онежском полуострове, обнаружены следующие ископаемые следы:

1. *Suzmites volutatus* Fedonkin — последовательность тонких концентрически изогнутых валиков, разделенных широкими гладкими участками (табл. XVI, 5). Этот след был оставлен ребристой зоной *Pteridinium* при скольжении по субстрату, в то время как его нижний (широкий) конец был закреплен в осадке. *Pteridinium*, оставивший описанный след, найден в том же образце в непосредственной близости от поверхности, несущей след.

2. *Suzmites tenuis* sp. nov. — тонкие короткие дугообразные валики, расположенные концентрически. Их попарное расположение с увеличением расстояния между валиками в направлении от более коротких к более длинным может свидетельствовать о том, что *S. tenuis* был оставлен мелким прикрепленным организмом конусовидной формы, имевшим три пары выступающих ребер, опоясывавших конус; однако подобные организмы в беломорской биоте неизвестны.

3. *Vendichnus vendicus* gen. et sp. nov. — след покоящегося животного, имеющий форму двух крыловидных углублений, разделенных медианным валиком (табл. XVI, 3). Поперечные короткие бороздки, наблюдающиеся на обеих половинах следа, образовались, вероятно, в результате движений конечностей животного. Отмечается ориентировка *Vendichnus* параллельно линейным знакам течения, что отражает реакцию организмов на движение воды (реотаксис), свойственную большинству из ныне живущих билатерально-симметричных беспозвоночных, обитающих в водной среде. Черты сходства, сближающие описанный след с некоторыми следами, приписываемыми трилобитам, в частности с *Ixalichnus* Callison, 1970 [Häntzschel, 1975], позволяют предположить, что продюсером *Vendichnus* было билатерально-симметричное животное, представляющее nektonную фауну валдайского моря, которое, скорее, активно плавало, чем ползало по дну, так как следов ползания сходной морфологии не обнаружено.

4. *Planolites* sp. — субгоризонтальные норки округлого сечения с гладкими стенками. Подобные следы могли образовывать илюдные животные, передвигавшиеся в толще ила с помощью волн перистальтики, проходящих по всему телу [Зенкевич, 1944]. Норки *Planolites* значительно чаще встречаются в верхней толще, но отличаются меньшим диаметром (табл. XVII, 1, 2).

5. *Neonereites* sp. — короткие цепочки округлых пеллет до 8 мм в диаметре, которые являются, по-видимому, фоссилизированными фекальными пеллетами илюдных организмов, пропускавших их через пищеварительный канал.

6. Неправильно меандрирующий след, близкий к *Cochlichnus Hitchcock* (табл. XVII, 3). Единственный экземпляр плохой сохранности, найденный в валдайской серии, явно недостаточен для выяснения его происхождения. Не исключено, что организм, оставивший этот след, двигался путем латеральных изгибов тела.

7. След ползания организма с участием параподий (табл. XVII, 4). Подобный след могло оставить животное, обладавшее достаточно длинными параподиями, которые, как у современных морских полихет, принимали активное участие при передвижении по дну.

В верхней существенно глинистой толще, которая обнажается по р. Сюзьме и выходит по морскому побережью в районе Летнего берега, ископаемые следы существенно иные:

1. *Nenoxites curvus* Fedonkin — меандрирующие лентовидные следы с поперечными морщинками (табл. XV, 5, 6). Форма следа может свидетельствовать о том, что животное двигалось с помощью волн перистальтики, проходящих по вентральной части тела (как ныне живущие *Turbellaria*, *Loricata* и *Gastropoda*), а его траектория весьма напоминает следы современных гастропод, поедающих корм с поверхности субстрата. Поперечные морщинки, скорее, отражают работу собирающего ил аппарата, чем перистальтические сокращения брюшной стороны. Наряду со слабо искривленными наблюдаются синусоидально изогнутые следы с плотно прилегающими меандрами. Это указывает на усложненное поведение организмов, стремившихся оптимально использовать осадок, насыщенный органическим веществом, которым они питались.

2. *Palaeopascichnus delicatus* Palij, представляющий собой последовательность узких дугообразных желобков, плотно прилегающих друг к другу (табл. XV, 4), по-видимому, отражает систематические повторения движений, совершавшихся передней частью животного вкрест направлению его перемещения. В результате организм охватывает более широкую полосу осадка, чем если бы он просто продвигался вперед. Способ передвижения, вероятно, был перистальтическим, как в случае с *Nenoxites* или *Planolites*.

3. *Palaeopascichnus sinuosus* sp. nov. (табл. XV, 3) демонстрирует более сложное поведение организмов в сравнении с *P. delicatus*: наряду с движениями вкрест направления перемещения наблюдается синусоидальность траектории следа, таким образом достигается более оптимальное использование осадка.

4. *Neonereites uniserialis* Seilacher сохраняются в виде округлых пеллет (табл. XIV, 1) и являются следами грунтоедов достаточно высокой степени организации, имевших червеобразное тело, развитую пищеварительную систему и передвигавшихся в осадке с помощью волн перистальтики, охватывавших все тело животного. Нередко встречаются участки почти полной переработки поверхности субстрата, усеянные фекальными пеллетами (табл. XIV, 3, 4).

5. *Neonereites biserialis* Seilacher отличается тем, что мелкие фекальные пеллеты располагаются парами, косо ориентированными к направлению перемещения животного (табл. XIV, 2, 5). Подобное расположение пеллет, возможно, объясняется тем, что они слегка смещались при отталкивании организма задним концом. На некоторых пеллетах с одной и той же стороны видны мелкие вмятины, по-видимому, образованные в результате отталкивания животного при передвижении в толще осадка. Пересечение плоскостей напластования траекториями *N. biserialis* (как и *N. uniserialis*) свидетельствует о том, что организмы, оставившие указанные следы, передвигались ниже поверхности осадка.

6. *Bilinichnus simplex* Fedonkin et Palij сохраняется в виде двух параллельных узких желобков и напоминает следы мелких гастропод, латеральные части ноги которых несколько глубже погружены в осадок, чем ее центральная часть, т.е. является следом перистальтического ползания, когда волны сокращений проходят по вентральной стороне тела.

В разрезах валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря обнаружены *Neonereites uniserialis*, *Palaeopascichnus delicatus*, *P. sinuosus* (слой 1), *Planolites* sp. (слой 11) и некоторые др. (см. рис. 3). Для вендских иконоценозов характерно, что большинство следов таксономически не соотносится с мягкотельными, известными по отпечаткам. Это объясняется тем, что следы были

оставлены в основном подвижной бентосной фауной, в то время как большая часть бесскелетных Metazoa, известных по отпечаткам, были, по-видимому, нектонными или седентарными формами. Единственное исключение составляет *Suzmites valutatus*, который мог быть оставлен *Pteridinium*. Ископаемые следы валдайской серии свидетельствуют о высокой организации вагильного бентоса вендского моря [Федонкин, 1976а, б; Fedonkin, 1977]. В осадке эти организмы передвигались с помощью перистальтических изменений формы всего тела, как современные немертины, аннелиды, сипункулиды и другие, иногда — пропуская осадок через пищеварительный тракт. Об этом свидетельствуют следы родов *Planolites* и *Neonereites*. В приповерхностном слое и на поверхности осадка вендские Metazoa передвигались при помощи волн перистальтики, проходящих по брюшной поверхности, как ныне живущие планарии, хитоны и гастроподы (об этом свидетельствуют следы типа *Nenoxites* и *Bilinichmus*), реже — при помощи волнообразных изгибов тела или с участием пароподий. Как характерное для венда, можно отметить неглубокое зарывание организмов, которые передвигались либо по поверхности осадка, либо чуть ниже, так как вендские следы в основном субгоризонтальные.

В качестве особой черты вендских ихноценозов следует выделить наличие в них значительной доли следов с повторяющимися элементами симметрии. Наибольший интерес среди них представляют следы грунтоедов, образованные в результате повторения однотипных движений (поведение по принципу максимального охвата поверхности осадка при передвижении). К следам этого типа относятся *Harlaniella podolica* из комаровских слоев каниловской свиты Приднестровья [Соколов, 1972; Палий, 1976] и, возможно, тогузакаятской свиты Южного Зауралья [Мамаев, 1970]. К этому же классу следов принадлежит *Palaeopascichmus delicatus*, описанный из вендских отложений Приднестровья [Палий, 1976], валдайской серии Онежского полуострова [Fendonkin, 1977], Зимнего берега и, вероятно, из кварцитов Паунд Южной Австралии [Glaesner, 1969, с. 380, фиг. 5, c, d], где, кстати, были найдены следы типа *Neonereites*, широко распространенные в валдайской серии севера Русской платформы. Наличие общих форм ископаемых следов в толщах, содержащих идентичные или близкие формы мягкотелых, позволяет надеяться на возможность использования следов для корреляции вендских отложений даже на значительном удалении. Однако это касается прежде всего терригенных фаций, так как карбонатные фации венда палеоихнологически пока исследованы слабо.

Своеобразие вендских ихноценозов особенно ярко проявляется при сравнении их с ихноценозами кембрия. Для того, чтобы провести такое сравнение, автор исследовал ископаемые следы из древнейших слоев кембрия на Русской платформе (Восточная Польша) и в Сибири (Якутия).

Отложения древнейшего кембрия платформенной части Восточной Польши имеют следующее строение [Lendzion, 1972; Арень и др., 1977]. На любельской свите (аргиллиты с тонкими прослоями алевролитов и песчаников), которая является аналогом котлинской свиты (верхний венд) и содержит остатки водорослей *Vendotaenia antiqua* Gnil., без видимого несогласия залегают толщи климонтавского яруса, подразделенного на три зоны (горизонта): нижнюю с *Sabellidites*, среднюю с *Platysolenites* и верхнюю с *Mobergella*. Указанным зонам отвечают три свиты:

Мощность, м

1. Влодавская свита (зона *Sabellidites*), литологически и палеонтологически отвечающая ровенскому горизонту платформенной части СССР, сложена разнозернистыми песчаниками, алевролитами и аргиллитами, характеризуется остатками *Sabellidites cambriensis* Jan. и *Vendotaenia podolica* Gnil. До 77
2. Мазовецкая свита (зона *Platysolenites*) сложена аргиллитами с неправильными прослойками разнозернистых песчаников и содержит *Platysolenites antiquissimus* Eichw., *Serpulites petropolitanus* Jan., *Onuphionella agglutinata* Kirjanov, позволяющие коррелировать эту свиту с лонтовским горизонтом СССР До 120

3. Завишиньская свита (зона Mobergella) сложена мелко- и разнозернистыми песчаниками с прослоями аргиллитов и характеризуется видами *Mobergella* и остатками трилобитообразных организмов *Livia plana* Lenzion, *L. convexa* Lenzion и *Pomerania infercambriensis* Lenzion До 125

Отложения климонтовского горизонта со следами слабых размылов перекрываются песчаниками каплоносской свиты (зона Holmia) и выше — радзиньской свитой (зона Holmia и зона Protolenus).

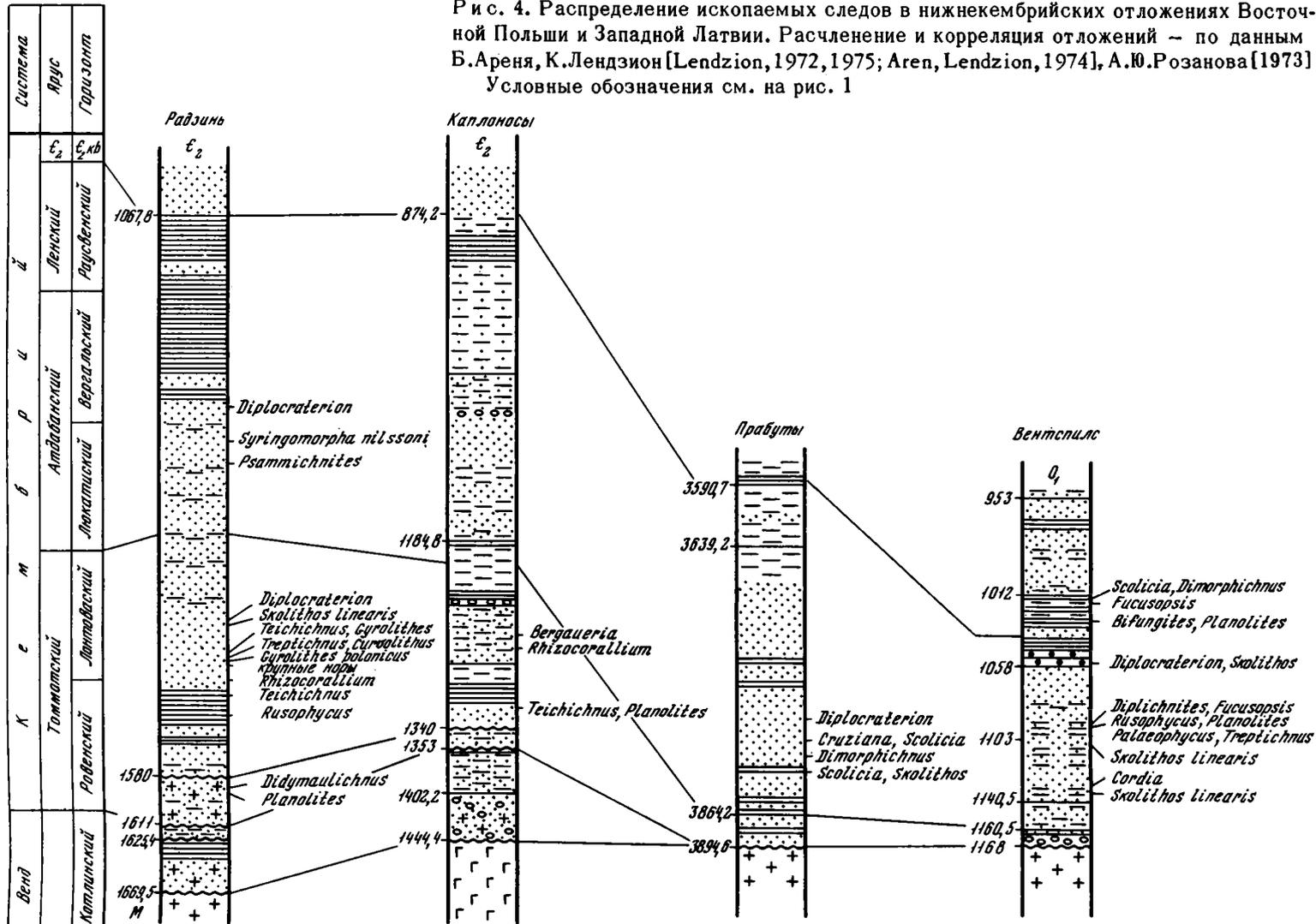
Полные и лучше всего изученные разрезы кембрия вскрыты рядом скважин в Северо-Восточной Польше, наиболее древние части кембрия достоверно установлены в скважине Радзинь [Lenzion, 1972; Розанов, 1973]. Терригенные толщи древнейшего кембрия здесь залегают на аналогах котлинской свиты с *Vendotaenia* Gniiolvskaja и содержат мелких *Sabelliditidae*, а на глубине 1593,9 м — ровенский комплекс акритарх. Выше в интервале 1512–1521,2 м имеются *Platysolenites antiquissimus* Eichw., *Coleolella billingsi* (Syss.) и комплекс акритарх лонтоваского горизонта. *C. billingsi* очень широко распространена в двух нижних зонах томмотского яруса Сибирской платформы. Интервал 1406–1232 м скважины Радзинь характеризуется комплексом акритарх, который характерен для талсинского горизонта (атдабанский ярус нижнего кембрия). Песчаная толща с этим комплексом акритарх перекрывается глинистой пачкой с редкими прослоями песчаников, в нижней части которой установлены специфичные акритархи [Волжова, 1969], трилобиты *Strenuaeva primaeva* (Brögger), *Ellipsostrenua cf. gripi* Kautsky, а также *Volborthella cf. tenuis* Schm. (вергальский горизонт).

Ископаемые следы обнаружены автором начиная с глубины 1594 м (ровенский горизонт) — это преимущественно субгоризонтальные норки *Planolites* Nicholson, заполненные песчаником в глинистой матрице. Несколько выше встречаются многочисленные билатеральные следы ползания *Didymaulichnus* Young, которые отмечались также К. Лендзион [Lenzion, 1972, табл. XII, фиг. 1].

Ископаемые следы в толще, относимой к лонтоваскому горизонту, отобраны в интервале 1525–1439 м (рис. 4). Здесь найдены *Rusophycus* sp., *Teichichnus* cf. *rectus* Seilacher, *T. sp.*, *Rhizocorallium* sp., *Gyrolithes polonicus* sp. nov., *Treptichnus* cf. *bifurcus* Miller, *Curvolithus* sp., *Bilinichnus* sp., *Bifungites* sp. и др. [Fedonkin, 1977]. Из этого же стратиграфического интервала отмечены следы, близкие к *Gyrochorte*, *Merostomichnites*, *Psamnichnites gigas* Torel и *Skolithos linearis* Haldemann [Lenzion, 1972]. Следует отметить вертикально-ретрузивное строение таких следов, как *Teichichnus* и *Rhizocorallium*, что обычно отмечается в зонах с относительно высокой скоростью накопления осадков.

Несколько необычно стратиграфическое положение *Rusophycus* sp. (табл. XXIII, 5). Следы этого типа обычно относят к трилобитам [Seilacher, 1970; Hantzschel, 1975], в то же время этот след расположен заведомо ниже древнейших трилобитов зоны Holmia. Этот факт может подтверждать высказываемые ранее мнения о том, что *Rusophycus* появляются ниже первых трилобитов во многих разрезах [Bergström, 1970; Cowie, Spencer, 1970; Daily, 1972; Crimes, 1975]. Вполне возможно, что в томмотское время существовали крупные трилобитообразные организмы, оставлявшие следы в осадке, однако их покровные ткани, вероятно, не были достаточно склеротизированы для того, чтобы сохраняться в ископаемом состоянии. Подробнее этот вопрос обсуждается в работе Б. Дейли [Daily, 1972].

Ярким примером смены характера ихноценозов на границе кембрия и докембрия могут служить ихноценозы юдомской и пестроцветной свит в среднем течении р. Алдан. Юдомская свита является типом наиболее молодого подразделения рифея Сибирской платформы — юдомия [Журавлева, Комар, 1962; Семихатов и др., 1970] и в указанном районе сложена в основном светлоокрашенными доломитами, которые с размывом залегают на кристаллическом фундаменте. Пестроцветная свита, представляющая томмотский ярус нижнего



кембрия, с размывом залегают на юдомской свите и представлена разнообразными по окраске и примесям известняками, которые в нижней пачке (суннагинский горизонт) содержат огромное количество археоциат, хиолитов, гастропод, холительминтов, томмоттид и других окаменелостей, характеризующих древнейшую зону томмотского яруса *Ajatocyathus sunnaginicus* — *Tiksitheca lialis* [Томмотский ярус, 1969].

Разрезы этих свит рассматривались как возможные эталоны при обсуждении выбора стратотипа границы между докембрием и кембрием [Кауи, Розанов, 1973].

В обнажении Дворцы на левом берегу р. Алдан, которое указывается как типовое для томмотского яруса, в доломитах юдомской свиты в 60 м ниже подошвы пестроцветной свиты встречаются многочисленные простые субгоризонтальные норки *Planolites*, реже — синусоидальные приповерхностные норки, близкие к *Cochlichnus*, и полусферические образования с небольшой вмятинкой в апикальной части, напоминающие *Bergaueria* Prantl. Относительная бедность ихноценоза юдомской свиты, возможно, объясняется ненормальной соленостью бассейна, при которой шла садка доломитовых илов, хотя наличие следов животных может свидетельствовать о противоположном.

Пестроцветная свита характеризуется значительно более высокой степенью биологической переработки осадка (рис. 5). Так, в районе обнажения Улахан-Сулугур на левом берегу р. Алдан уже в низах свиты имеются крупные *Planolites beverleyensis*, *P. striatus*, *Rhizocorallium jenense*, неправильные *Chondrites*, множество мелких норок со сложной внутренней структурой и плоские лентовидные следы ползания, покрывающие иногда сплошной сеткой плоскости напластования. Широко распространены следы с двойной переработкой осадка, когда по крупным плавно изогнутым горизонтальным норам овального сечения и диаметром более 10 мм развиты многочисленные мелкие ветвящиеся норки (табл. XIX, 2). Ранее на этом уровне в Сибири отмечались также *Dactyloides asteroides* [Лучинина, Мешкова, 1969].

Столь же заметная смена характера ихноценозов на границе венда и кембрия наблюдается и в терригенных толщах. На Русской платформе в Приднестровье, по данным В.М. Палия, в районе выходов хмельницкой свиты балтийской серии у устья Тернавы ископаемые следы распространены повсеместно. Среди них описаны *Bergaueria major*, *Treptichnus triplex*, *Didymaulichnus tirasensis* и другие формы, которые не встречаются ниже балтийских толщ, но для большинства из них известны аналогичные или близкие формы из кембрийских и более молодых отложений различных районов мира [Палий, 1976].

В сравнении с докембрийскими толщами ихноценозы древнейших слоев кембрия характеризуются: а) более высокой степенью биологической переработки осадка; б) значительным разнообразием ископаемых следов; в) более широким развитием сложных следов питания, среди которых наряду с двухмерными горизонтальными появляются двухмерные вертикальные и трехмерные системы, не характерные для докембрия; г) увеличением доли *Domichnia* (норки-жилища) в ихнологическом спектре кембрийских ихноценозов.

Существенные различия в облике ихноценозов позднего докембрия и раннего кембрия отмечались неоднократно [Геккер, 1965; Палий, 1976; Федонкин, 1976а; Seilacher, 1956; Glaessner, 1962, 1969; Cowie, Spenser, 1970; Banks, 1970, 1973; Young, 1972; Alpert 1976, 1977; Fedonkin, 1977].

Эти различия во многих случаях могут использоваться как критерий проведения границы кембрия и докембрия, что особенно важно для терригенных фаций, неблагоприятных для сохранения скелетной органики. Важно отметить, что эта граница, судя по массовому появлению разнообразных типично палеозойских следов, проходит вблизи основания томмотского яруса.

Атдабанский и более высокие уровни нижнего кембрия характеризуются набором ископаемых следов, близким по систематическому составу к томмотскому, в котором, однако, появляются и новые роды, пока неизвестные в томмотских толщах. Этот уровень исследовался автором по кернам скважин Каплюсы и Прабуты в Восточной Польше и по скважине Вентспилс — 3Д в Западной Латвии (см. рис. 4). Основной особенностью атдабанского яруса можно считать

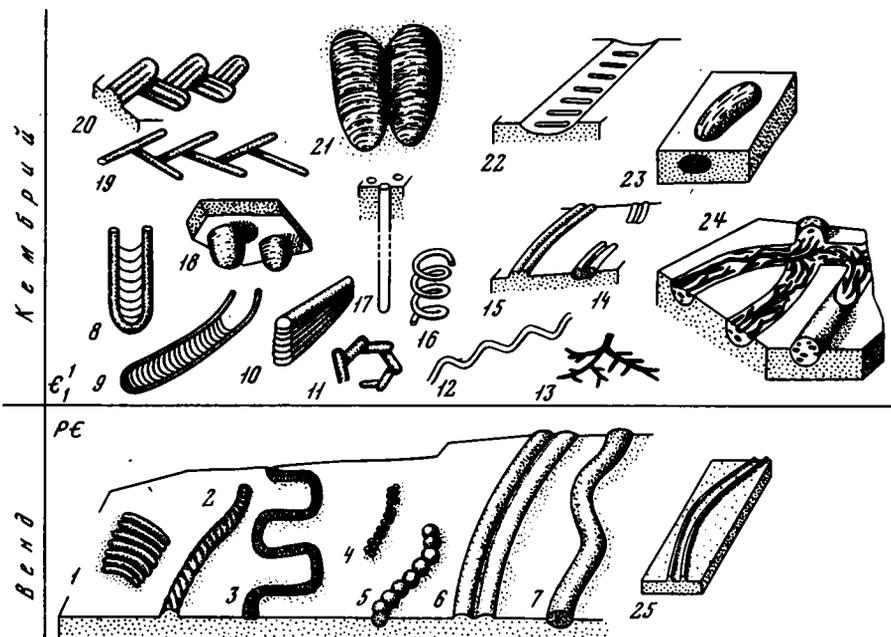


Рис. 5. Некоторые характерные ископаемые следы из отложений венда и томмотского яруса нижнего кембрия, по данным различных исследователей с дополнениями автора

Типы сохранности следов: П – полный рельеф, Э – эпирельеф, Г – гипорельеф, (+) – позитивный, (–) – негативный.

1 – *Palaeopascichnus delicatus* Palij (+ Г); 2 – *Harlaniella podolica* Sokolov (+ Г); 3 – *Nenoxites curvus* Fedonkin (+ Г); 4 – *Neonereites biserialis* Seilacher (+ Г); 5 – *Neonereites uniserialis* Seilacher (+ Г); 6 – след в виде двух валиков (+ Г); 7 – *Planolites* Nicholson (+ Г); 8 – *Diplocraterion* Torell (П); 9 – *Rhizocorallium* Zenker (П); 10 – *Teichichnus* Seilacher (П); 11 – *Phycodes pedum* Seilacher (+ Г); 12 – *Cochlichnus* Hitchcock (+ Г); 13 – *Chondrites* Sternberg (П); 14 – *Curvolithus* Fritsch (+ Э); 15 – *Didymaulichnus* Young (+ Г); 16 – *Gyrolithes polonicus* Fedonkin (П); 17 – *Skolithos linearis* Haldemann (П); 18 – *Bergaueria major* Palij (+ Г); 19 – *Treptichnus bifurcus* Miller (+ Г); 20 – *Treptichnus triplex* Palij (+ Г); 21 – *Rusophycus* Hall (+ Г); 22 – *Plagiogmus* Roedel (– Э); 23 – *Planolites striatus* (Hall) (+ Г); 24 – крупные норы, заполнение которых вторично переработано илоедами (П); 25 – *Bilinichnus simplex* Fedonkin et Palij (+ Г)

широкое распространение разнообразных следов трилобитов: *Cruziana* d'Orbigny, *Rusophycus* Hall, *Dimorphichnus* Seilacher, *Diplichnites* Dawson и других, отражающих различные действия трилобитов, а также некоторых форм, впервые появляющихся на этом уровне: *Syringomorpha* Nathorst, *Oldhamia* Forbes и др. [Seilacher, 1955, 1970; Crimes, 1970; Alpert, 1976; Bergström, 1970, 1973; Cowie, Spencer, 1970; Banks, 1970, 1973; Lenzion, 1972].

Подводя итог сказанному, можно сделать некоторые выводы.

1. Венд, в частности уровень с фауной эдиакарского типа, характеризуется достаточно специфичными ихноценозами, обладающими тем не менее такими типичными для докембрия особенностями, как: а) относительно невысокая степень биологической переработки осадка; б) субгоризонтальность следов передвижения и питания, неглубокое зарывание в осадок; в) незначительная доля *Domichnia* (норки-жилища) и *Cubichnia* (следы покоя) в вендских ихнологических спектрах; г) редкость следов передвижения с участием придатков.

2. Специфичность ихноценозов венда заключается в заметном распространении следов с повторяющимися элементами симметрии, в первую очередь – следов пастьбы (*Pascichnia*), которые демонстрируют образцы двухмерной (гори-

зонтальной) реализации пространства (см. далее), так как осадок использовался грунтоедомы, в основном на площади, а не в глубину.

3. Ископаемые следы из валдайской серии севера Русской платформы имеют самостоятельное палеонтологическое значение, так как в большинстве случаев они таксономически не соотносятся с бесскелетной фауной, известной нам по отпечаткам. При относительной бедности таксономического состава ихноценозов плотность популяций подвижного бентоса в вендском море, судя по следам, местами была значительной. Следы указывают на высокую организацию подвижных бентосных форм, в то же время преобладающими способами передвижения среди них были разновидности перистальтического ползания. На высокий уровень нервной организации указывают следы пастьбы с повторяющимися элементами симметрии, свидетельствующие об оптимизации поведения грунтоедов в процессе питания.

4. Ихноценозы томмотского яруса нижнего кембрия, как в карбонатных, так и в терригенных фациях, имеют типично палеозойский облик. Они характеризуются высокой степенью биологической переработки осадка, значительным разнообразием и сложностью следов, в том числе следов с повторяющимися элементами симметрии, которые указывают на существование в томмотское время не только горизонтальных, но и вертикально ориентированных двух- и трехмерных реализаций. Возросшая степень биологической переработки осадка, изобилие и разнообразие следов в раннем кембрии, возможно, свидетельствуют о начале более активного освоения животным миром новой экологической ниши — морского дна. Начиная с томмотского времени колонизация дна приняла трехмерный характер, так как осадок осваивался не только у его поверхности, но и в глубину. Это явление, возможно, свидетельствует об усилении межвидовой конкуренции за ресурсы питания в условиях растущей плотности бентических популяций, а также о возможности более высокой организации бентосных форм раннекембрийского моря.

5. Существенные различия в облике ихноценозов венда и раннего кембрия, отмечаемые в разных районах мира в различных фациях, могут использоваться как критерий проведения границы кембрия и докембрия, что особенно важно для терригенных фаций, неблагоприятных для сохранения скелетной органики. Эта граница, судя по массовому появлению следов палеозойского облика, проходит вблизи основания томмотского яруса.

6. Достаточно специфичными, по-видимому, являются ихноценозы атлантического яруса, что выражается в широком распространении разнообразных следов членистоногих, а также некоторых форм, пока не известных из более древних толщ.

7. Специфичность и принципиальные отличия вендских ихноценозов от нижнекембрийских, отмечаемые повсеместно на земном шаре, указывают на несомненное значение этой группы окаменелостей для расчленения и корреляции вендо-кембрийских отложений.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ БЕССКЕЛЕТНОЙ ФАУНЫ ЭДИАКАРСКОГО ТИПА

Важнейшей проблемой, связанной с возможностью использования бесскелетных Metazoa для расчленения и корреляции вендских отложений, является выяснение характера эволюции мягкотелых в позднем докембрии. И хотя фауна эдиакарского типа перестала быть уникальной, ранние этапы эволюции Metazoa в позднем докембрии по-прежнему остаются "белым пятном". До тех пор пока в одном или нескольких монофациальных разрезах не будет прослежена смена одних форм мягкотелых другими, использовать эти окаменелости для расчленения и корреляции древнейших толщ, вероятно, преждевременно; однако предварительную попытку оценить их значение для стратиграфии можно сделать на основе сравнения наиболее изученных биот фауны эдиакарского типа. При таком сравнении необходимо учитывать следующие данные: а) положение этой фауны в разрезах конкретных местонахождений и ее соотношение с древнейшей скелетной фауной; б) сопутствующие ископаемые следы для экологического и хронологического контроля; в) среду обитания, фациальную приуроченность; г) систематическую и таксономическую принадлежность фауны; д) уровень организации биоты в целом, оценка которого должна производиться на основе интерпретации всех окаменелостей, т.е. фауны и следов. Важную роль в этом анализе могли бы сыграть данные по акритархам и вендотенидам.

Мнения исследователей о возрасте и хронологическом взаимоотношении ассоциаций бесскелетной фауны из различных местонахождений существенно расходятся [Томмотский ярус..., 1969; Соколов, 1972, 1976а; Розанов, Чумаков, 1974; Келлер, 1976; Хоментовский, 1976; Глесснер, 1977; Gürich, 1930а, б, 1933; Sprigg, 1947, 1949; Richter, 1955; Glaessner, 1959, 1971; Daily, 1972; Germs, 1974; Pflug, 1974; Cloud, 1976; и др.]. Это и побудило автора проделать сравнительный анализ биот древнейших мягкотелых с учетом данных по беломорской биоте. Автор намеренно ограничился выбором трех наиболее изученных местонахождений фауны эдиакарского типа, откуда, кроме остатков Metazoa, описаны и следы, что обеспечивает возможность более широкого сравнения и эквивалентность сравниваемого материала. Этими местонахождениями являются Подольское Приднестровье, район Эдиакары в Южной Австралии и Юго-Западная Африка.

Подольское Приднестровье

Одним из наиболее полных и хорошо изученных разрезов венда является разрез Подольского Приднестровья (рис. 6), известный найденной здесь ассоциацией бесскелетной фауны эдиакарского типа [Зайка-Новацкий и др., 1968; Зайка-Новацкий, Палий, 1968, 1974; Соколов, 1972; Палий, 1974в, 1976]. Вендские отложения с отпечатками мягкотелых Metazoa и следами их жизнедеятельности перекрываются здесь хмельницкой (ровенской) свитой, которая представляет нижнюю часть балтийской серии и охарактеризована различными видами сабеллидитид [Кириянов, Крашенникова, 1972]. Поэтому докембрийский возраст мягкотелых Metazoa из могилевской, ярышевской, нагорянской свит и ископаемых следов из каниловской свиты, подкрепленный данными по акритархам и водорослям [Асеева, 1976], является несомненным.

По данным В.А. Великанова [1976], П.Л. Шульги, В.С. Зайки-Новацкого [1974] и В.М. Палия [1976], последовательность вендских отложений с остатками бесскелетной фауны в Подольском Приднестровье выглядит следующим образом:

Группа	Система	Серия	Субита	Слои	Фауна и следы		
Палеозой-ская	Кембрий	Балтийская	Хмельницкая		<i>Cochlichnus</i> sp. sp., <i>Didymaulichnus tirasensis</i> , <i>Treplichnus triplex</i> , <i>Bergaueria major</i> .		
П р о т е р о з о й с к а я в е н д	В а л д а й с к а я	Б а л т и й с к а я	Хмельницкая	Комаровские	{ <i>Harlaniella podolica</i> , <i>Palaeopascichnus delicatus</i> , мелкие следы ползания		
				Полычановские			
				Надднестрянские			
				Каньковская	Кривчанские		
					Староушицкие		
					Кулешовские		
					Шебутинецкие		
					Пилиповские		
					Масаранская	Калюсские	
						Джуржевские	<i>Nemiana simplex</i>
						Зиньковские	
					Ярышевская	Бронницкие	<i>Bronicella podolica</i>
						Бернашевские	{ <i>Cyclomedusa plana</i> , <i>C. cf. plana</i> , <i>C. serebrina</i> , <i>C. sp.</i> , <i>Tirastiana disciformis</i> , <i>T. coniformis</i> , <i>Nemiana simplex</i> и др. отпечатки. Следы ползания
						Лядовские	
					Могилевская	Ямпольские	<i>Nemiana simplex</i> , <i>Cochlichnus</i> sp., следы ползания
						Ломазовские	
						Ольчедиевские	

Рис. 6. Разрез вендских отложений Подольского Приднестровья и распределение в них остатков бесскелетной фауны и ископаемых следов, по данным П.Л. Шульги, В.С. Заики-Новацкого [1974], В.А. Великанова [1976], В.М. Палия [1974а; Палий 1976]

Условные обозначения см. на рис. 1

1. Могилевская свита: ольчедаевские, ломозовские¹ и ямпольские слои – в основном песчаники, сменяющиеся вверху пачкой лядовских аргиллитов. С размывом залегают на эффузивно-терригенных толщах грушковой свиты волынской серии или непосредственно на кристаллическом фундаменте. В ямпольских слоях встречены *Nemiana simplex* Paliј и синусоидальные следы, близкие к *Cochlichnus Hitchcock* До 105
2. Ярышевская свита: бернашевские слои (аргиллиты и песчаники) содержат *Cyclomedusa plana* Glaessner et Wade, *C. serebrina* Paliј, *Nemiana simplex* Paliј, *Tirasiana disciformis* Paliј и *T. coniformis* Paliј; в вышележащих бронницких слоях (окремелые пепловые туфы и туфоаргиллиты) встречены *Bronicella podolica* Zaika-Nov., *Charniodiscus planus* Sokolov, *Planomedusites grandis* Sokolov, *Medusinites peltellaris* Sokolov и следы жизнедеятельности илоедов; разрез свиты заканчивается зиньковскими слоями (аргиллиты и алевролиты – 30 м) До 70
3. Ногорянская свита: джуржевские слои (песчаники) с *Nemiana simplex* и калюские слои (черные сланцы с фосфатными стяжениями) До 75
4. Каниловская свита: обычно рассматривается как аналог котлинской свиты; свита сложена сероцветными аргиллитами, алевролитами и песчаниками, из которых описаны ископаемые следы *Harlaniella podolica* Sokolov и *Palaeopascichnus delicatus* Paliј. До 205

Залегающая выше хмельницкая свита (ровенский горизонт) представлена темно-серыми алевролитами с прослоями аргиллитов, известковистыми песчаниками и пачкой глауконит-кварцевых песчаников в основании. Она содержит различные виды сабеллидитид: *Sabellidites cambriensis* Jan., *S. ex gr. cambriensis* Jan., *Paleolina* sp., *Sokolovina costata* Kirjanov [Кир'янов, Крашені нні кова, 1972] и разнообразные ископаемые следы: *Didymaulichnus tirasensis* Paliј, *Bergaueria major* Paliј, *Treptichnus triplex* Paliј, *Cochlichnus* sp. и многие другие [Палиј, 1974а; Палиј, 1976].

Отличительной особенностью подольской биоты вендских мягкотелых является низкий уровень организации ее представителей: это примитивно устроенные полипообразные и медузоподобные формы (*Nemiana*, *Tirasiana*, *Cyclomedusa*, *Medusinites* и *Planomedusites*), т.е. исключительно кишечнополостные без признаков радиальной симметрии. Однако в вендских отложениях Подольского Приднестровья встречены следы с повторяющимися элементами симметрии (*Harlaniella*, *Palaeopascichnus* и *Cochlichnus*), свидетельствующие об определенных системах повторяющихся движений, которые совершали грунтоеды в процессе питания.

Подобные следы могут свидетельствовать об относительно высокой организации подвижного бентоса, который был представлен в основном эпифауной [Палиј, 1976]. Характерная черта подольской биоты – относительная бедность ее таксономического состава в сравнении с беломорской биотой.

Объяснять эти отличия экологическими причинами пока нет оснований. Большая часть фауны Подольского Приднестровья находится в фациях, которые на-

¹ В 1979 г. автором обнаружена наиболее древняя и богатая в регионе ассоциация остатков бесскелетной фауны в нижней части ломозовских слоев у с. Бернашевки на правом берегу Днестра. Наряду с новыми формами здесь встречены типично эдиакарские представители: *Cyclomedusa plana* Glaessner et Wade, *Dickinsonia costata* Sprigg, *Pteridinium nenoxa* Keller, *Tribrachidium heraldicum* Glaessner, следы жизнедеятельности *Neonereites biserialis* Seilacher, *Palaeopascichnus delicatus* Paliј и другие отпечатки и следы многоклеточных, известных в вендских отложениях юго-восточного Беломорья и в докембрийских толщах Южной Австралии.

капливались в мелководных участках морского бассейна, нередко — в его прибрежных зонах или в условиях заливов и лагун. Отмечается приуроченность седентарных кишечнорастных к локальным поднятиям фундамента, которым, видимо, соответствовали благоприятные для развития фауны участки мелководья [Великанов, 1976; Палий, 1976].

Отсутствие в составе подольской биоты таких высокоорганизованных форм, как *Dickinsonia*, *Spriggina*, *Vendomia*, а также ее небольшое таксономическое разнообразие в сравнении с беломорской биотой послужило поводом для предположения о более раннем возрасте подольской фауны [Соколов, 1972; Палий, 1976]. Эти предположения могут быть справедливы в том случае, если удастся доказать верхневалдайский возраст беломорской биоты. В этой ситуации подольская фауна (*Nemiana*, *Tirasiana* и др.) будет характеризовать нижневалдайские отложения. Возможно, первым звеном в цепи аргументов за подобную корреляцию явится характерный для каниловской свиты (верхний венд) достаточно сложный след *Palaeopascichnus delicatus*, который найден в валдайской серии на Онежском полуострове и Зимнем берегу, а также в кварцитах Паунд Южной Австралии [Glaessner, 1969].

Южная Австралия

В северной части миегосинклинального прогиба Аделаида в районе Эдиакары (Южная Австралия) разрез докембрия венчается серией Виллена (рис. 7), которая залегает на ледниковых отложениях серии Амберетана [Glaessner, Parkin, 1958; Thomson, 1969]. Возраст наиболее молодой пачки ледниковых пород Марино изохронным Rb-Sr методом определен близким к 670 млн. лет [Dunn et al., 1971].

Последовательность свит серии Виллена такова:

	Мощность, м
1. Свита Наккалина: красные плитчатые доломиты и сланцы . . .	Около 75
2. Свита Брачина: красные и зеленые сланцеватые глины и алевролиты. В коренном залегании (около 2000 м стратиграфически ниже кровли свиты Паунд) на плоскости напластования красных слюдястых алевролитов (тонко-, а иногда косослоистых) найден след ползания <i>Bunierichnus dalgaroni</i> Glaessner [Glaessner, 1968, 1969]. Этот след оставлен билатерально-симметричным животным, вентральная часть которого, возможно, похожа на подошву ныне живущих моллюсков <i>Aplacophora</i> (отряд <i>Neomenioidea</i>).	До 1700
3. Свита Кварциты АВС Рейндж	120-150
4. Свита Баниеру: красные косослоистые сланцеватые глины и алевролиты	300, местами до 1300
5. Свита Вонока: серые известковистые сланцы и доломиты . . .	460
6. Свита Паунд: красные косослоистые песчаники Бонни, слагающие нижнюю треть свиты, выше сменяются белыми и серыми песчаниками и кварцитами с подчиненными по мощности алевролитами (пачка Ронсли). В нижней части кварцитов Ронсли имеется пачка мощностью около 20 м, к которой приурочены многочисленные отпечатки мягкотелых животных [Sprigg, 1949; Glaessner, 1958; Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1971, 1972 a, b]. К настоящему времени эта ассоциация насчитывает 24 рода и 31 вид мягкотелых Metazoa: <i>Ediacaria flindersi</i> Sprigg, <i>Beltanella gilesi</i> Sprigg, <i>Medusinites asteroides</i> (Sprigg), <i>Cyclomedusa davidi</i> Sprigg, <i>C. radiata</i> Sprigg, <i>C. plana</i> Glaessner et Wade, <i>Mawsonites spriggi</i> Glaessner et Wade, <i>Conomedusites lobatus</i> Glaessner et Wade, <i>Lorenzinites rarus</i> Glaessner et Wade, <i>Pseudorhizostomites howchini</i> Sprigg, <i>Rugoconites enigmaticus</i> Glaessner et Wade, <i>Ovatoscutum concentricum</i> Glaessner et Wade, <i>Eoporpita medusa</i> Wade, <i>Brachina delicata</i> Wade, <i>Kimberella quadrata</i> (Glaessner et Wade), <i>Rugoconites tenuirugosus</i> Wade, <i>Tribrachidium heraldicum</i>	

Glaessner, *Chondroplon bilobatum* Wade, *Glaessnerina longa* (Glaessner et Wade), *G. grandis* (Glaessner et Wade), *Arborea arborea* (Glaessner), *Pteridinium cf. simplex* (Gürich), *Dickinsonia costata* Sprigg, *D. elongata* Glaessner et Wade, *D. tenuis* Glaessner et Wade, *D. lissa* Wade, *D. brachina* Wade, *Praecambridium sigillum* Glaessner et Wade, *Parvancorina minchami* Glaessner, *Spriggina floundersi* Glaessner, *Marywadea ovata* (Glaessner et Wade). Кроме того, из кварцитов Паунд было описано шесть форм ископаемых следов, близких или идентичных *Neonereites*, *Palaeopascichnus* и *Planolites* [Glaessner, 1969]

До 250`

На разных горизонтах кварцитов Паунд несогласно залегают древнейшие слои кембрия — свита Юротана, наибольшая мощность которой 500 м. Она сложена главным образом зелеными слюдястыми алевролитами и тонкозернистыми песчаниками. В 50 м выше основания свиты один из прослоев песчаника (3 м) содержит вертикальные трубки *Skolithos*, а в верхней части свиты встречены *Rusophycus*, *Didymaulichnus*, ? *Curvolithus davidis* Webby, *Phycodes pedum* и др. [Дэли, 1976]. По устному сообщению А.Ю. Розанова, *Skolithos cf. linearis* наблюдается и вблизи основания свиты. К настоящему времени остатков скелетной фауны в свите Юротана найдено не было, однако комплекс встреченных в ней ископаемых следов коррелируется с формами из нижних пачек свиты Маунт-Террибл (район Селик-Хилл Южной Австралии), где обнаружены скелетные остатки (рис. 8), указывающие на ее возможный томмотский возраст [Дэли, 1976]. Свита Маунт-Террибл сложена в нижней части грубозернистыми аркозовыми песчаниками, переходящими выше в алевролиты и песчаники с многочисленными пластами более тонкозернистых разностей, переработанных илоедами ("кракстен"), и признаками мелководья и периодического пересыхания бассейна. Наличие *Saarina* и других сабеллидитид в верхней пачке свиты Маунт-Террибл позволяет коррелировать ее с лонтоваским горизонтом балтийского (томмотского) яруса.

На свите Юротана, а иногда прямо на кварцитах Паунд залегает свита Парачилна, в базальной части которой имеются песчаники с U-образными норками *Diplocraterion*, которые пронизывают песчаники кровли кварцитов Паунд. Это указывает на неконсолидированное состояние последних в период накопления базальной пачки свиты Парачилна [Goldring, Curnow, 1967] и относительную кратковременность формирования свиты Юротана. В 12 м выше основания Парачилна встречены ядра гастропод *Bemella* Missarzhevsky и чуть выше — следы *Plagiogmus arcuatus* Roedel. Первые археоциаты атдабьинского облика *Beltanocyathus wirrealpensis* (Taylor) обнаружены в 22 м выше подошвы известняков Эйджекс, перекрывающих свиту Парачилна [Дэли, 1976].

Все эти данные были использованы Б. Дэли при составлении корреляционной схемы нижнекембрийских отложений Южной Австралии (см. рис. 8), из которой вытекает, что нижняя граница кембрия проходит выше уровня кварцитов Паунд, а эдиакарская фауна является докембрийской [Daily, 1972; Дэли, 1976]. Последний вывод подтверждается сравнением икноценозов из кварцитов Паунд и из свит Юротана и Парачилна. При этом сравнении мы видим те же принципиальные отличия, которые наблюдаются при сравнении вендских и нижнекембрийских (томмотских или балтийских) икноценозов на Русской платформе и в Сибири [Палий, 1976; Федонкин, 1976а; Федонкин, 1977]. В общем виде они выражаются в увеличении разнообразия и сложности кембрийских следов, демонстрирующих начало трехмерной колонизации осадка (глубокие, в том числе вертикально ориентированные норы), чего в заведомо вендских толщах не наблюдается. Кроме того, три из шести форм, описанных из кварцитов Паунд, чрезвычайно близки к следам родов *Neonereites*, *Palaeopascichnus* и *Planolites* из валдайской серии севера Русской платформы, *Palaeopascichnus* и *Planolites* известны также из вендских толщ Подольского Приднестровья [Палий, 1976]. Следует отметить, что следы рода *Palaeopascichnus* Paliĵ в кембрийских отложениях пока не обнаружены.

Рис. 7. Разрез отложений позднего докембрия Южной Австралии (прогиб Аделаида) по данным Б. Дэли [Daily, 1973] и Б.П. Томсона [Thomson, 1969].
Условные обозначения см. на рис. 1

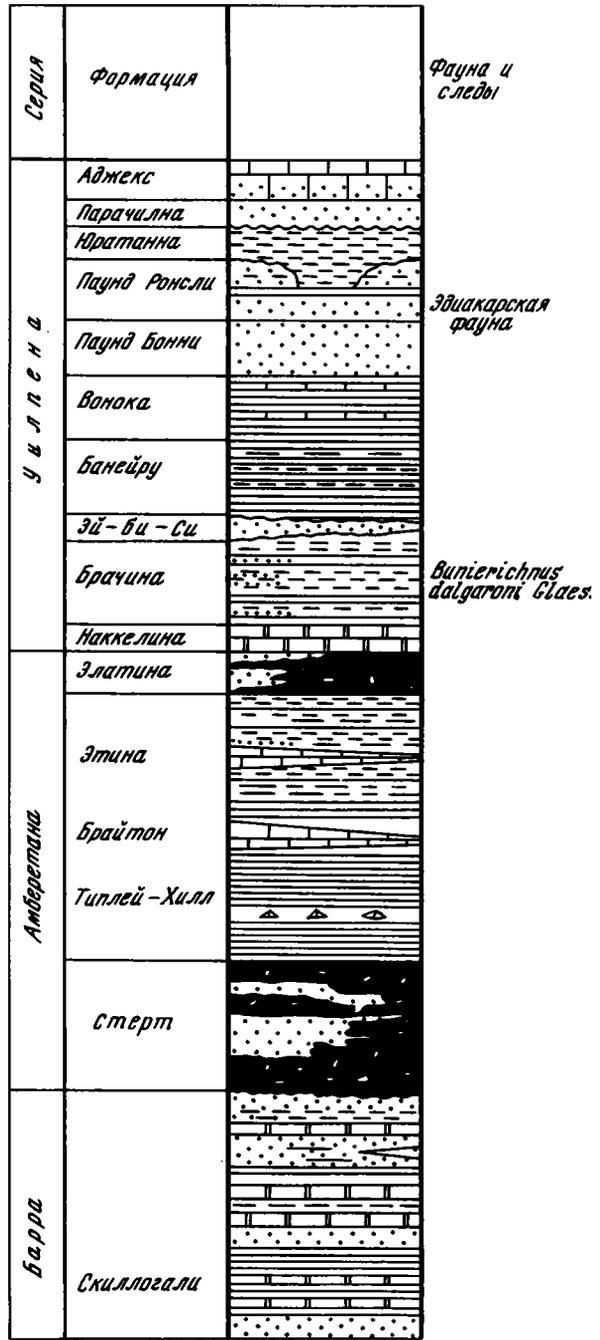
Искапаемые следы, известные из кварцитов Паунд, свидетельствуют о том, что их продюсеры были червеобразными грунтоедцами или детритоедами, которые передвигались в песке или у поверхностей, разделяющих ил и песок, и пахлись на илистой поверхности дна [Glaessner, 1969]. Этот икноценоз, видимо, соответствует фации *Cruziana* икнофацциальной батиметрической модели Зейлачера [Seilacher, 1967a]. Икнофация *Cruziana* обычно приурочена к верхней сублиторали в зоне действия волн.

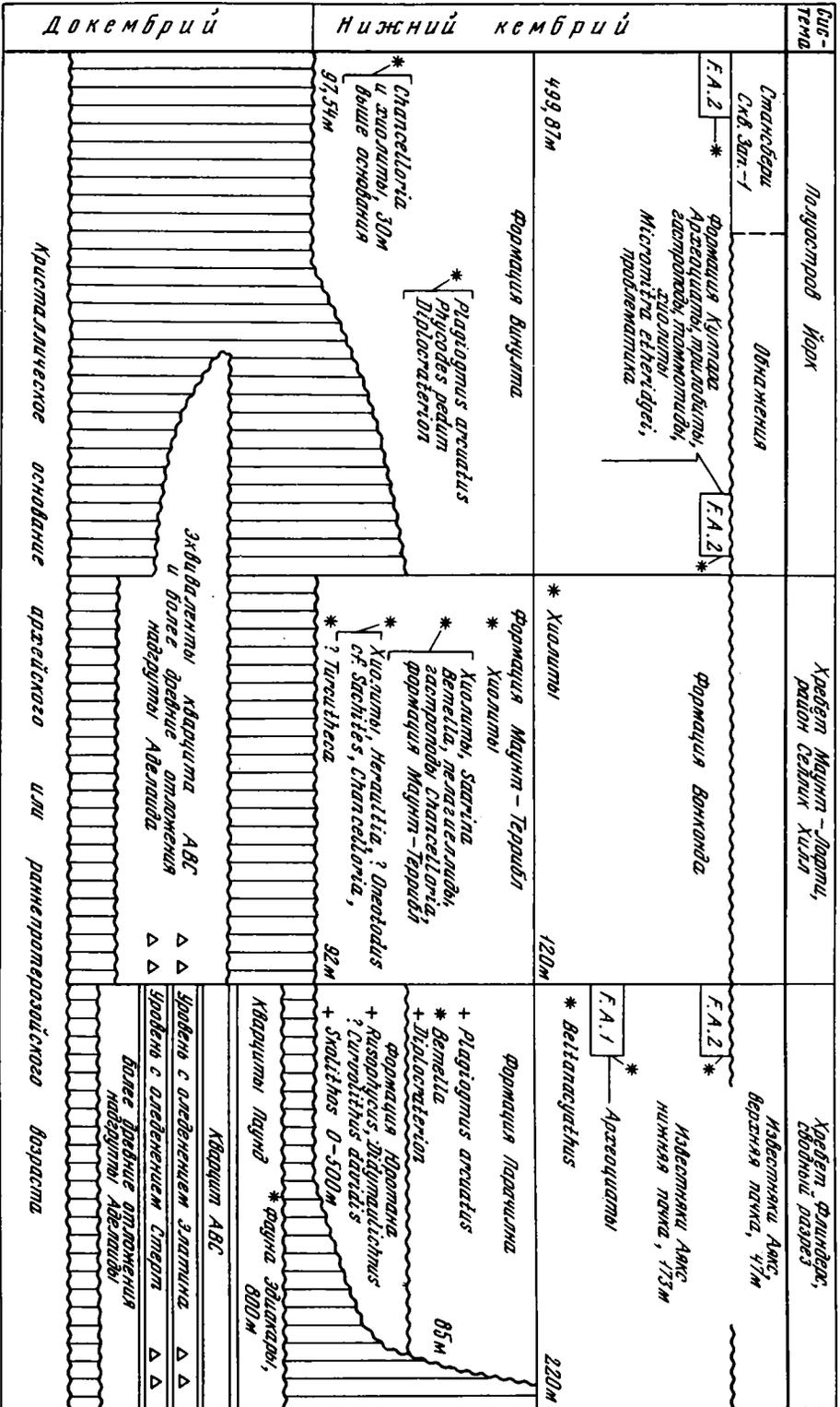
Детальный седиментологический и фациальный анализ показал, что пачка кварцитов Паунд, содержащая массовое количество окаменелостей, накапливаясь в морских условиях относительно низкой гидродинамической активности, близких к условиям ограниченного залива [Goldring, Curnow, 1967]. В этих условиях обитало относительно небольшое количество видов, в основном те организмы, которые оставили указанные выше следы, а также *Glaessnerina longa*, найденная в положении, указывающем на то, что она захоронена на месте прикрепления [Wade, 1968].

Подавляющее большинство эдиакарских организмов, известных по отпечаткам, было принесено к месту захоронения из других зон моря [Glaessner, 1961; Wade, 1968].

Преобладающими в эдиакарской биоте являются кишечнополостные (63% видового состава), среди которых имеются представители классов *Hydrozoa* (*Chondrophora*), *Scyphozoa* и *Anthozoa* (*Pennatularia*). Заметную долю общего количества видов биоты составляют аннелиды (25%, но здесь следует учесть, что и *Dickinsonia* интерпретируются М. Глесснером и М. Уэйд как аннелиды) и членистоногие [Glaessner, Wade, 1966; Glaessner, 1972].

Сравнительный анализ эдиакарской и беломорской биот показывает их поразительную близость, которая прежде всего выражается в богатстве и таксономическом разнообразии их представителей. В состав обеих биот входят орга-





* 1 + 2

низмы, которые с большой долей вероятности можно отнести к пяти типам: Coelenterata, Plathelminthes, Annelida, Arthropoda и Echinodermata. Этот список можно было бы дополнить типом Mollusca при условии, что верна интерпретация форм ископаемых следов, известных из кварцитов Паунд и валдайской серии на севере Русской платформы.

В качестве общей для обеих биот черты можно отметить следующую особенность: чем выше уровень организации того или иного типа, тем меньшим числом родов и видов он представлен. Подавляющее большинство представителей эдиакарской и беломорской биот являются кишечнополостными (соответственно 63 и 69% от общего числа видов). Число организмов других типов в ряду от Coelenterata до Echinodermata резко сокращается, при этом количественные соотношения представителей разных типов в обеих биотах схожи. Близость сравниваемых биот подчеркивается сходными или идентичными формами на родовом и видовом уровнях, входящими в их состав. В обеих ассоциациях фауны присутствуют *Cyclomedusa plana*, *C. davidi*, *C. radiata*, *Dickinsonia costata*, *D. lissa*, *D. tenuis*, *Pteridinium cf. simplex*, *Tribrachidium heraldicum*, *Pseudorhizostomites howchini*, а также представители родов *Spriggina* и *Ovatoscutum*. Таким образом, эдиакарскую и беломорскую биоты сближают девять форм на видовом уровне и две формы на родовом уровне. К этому следует отметить наличие в обеих ассоциациях идентичных форм ископаемых следов (*Palaeopascichnus*, *Neoneireites* и *Planolites*), хотя ихноценозы валдайской серии представляются более разнообразными. Последнее обстоятельство, вероятно, связано с тем, что на севере Русской платформы автором изучался более широкий спектр фаций, которые накапливались в условиях, благоприятных для обитания бентосных животных и фоссилизации их следов.

Различие эдиакарской и беломорской биот выражается в том, что около двух третей их представителей относятся к разным родам и таксонам более высокого ранга. Около одной трети видов эдиакарской биоты являются бентосными животными [Glaessner, 1972], тогда как доля бентосных форм в беломорской биоте несколько выше. Последняя отличается также относительно большей долей кишечнополостных в ее составе при большем, чем в эдиакарской биоте, количестве видов.

Указанные различия могут объясняться географической разобщенностью свит и палеоэкологическими различиями, которые, по-видимому, существенны.

Экологические различия отражаются прежде всего в облике фаций, содержащих окаменелости. Остатки фауны из валдайской серии приурочены в основном к толщам переслаивания глин, алевролитов и тонкозернистых песчаников, которые накапливались в условиях относительно низкой гидродинамической активности ниже уровня действия волн в сублиторальной, а возможно, и более глубоких зонах эпиконтинентального моря. Примером этому могут служить нижние слои разреза Зимнего берега и верхняя толща на Онежском полуострове. В этих фациях мы находим ископаемые следы, близкие к тем, что описаны из богатой окаменелостями пачки кварцитов Паунд, однако сходство ихноценозов отражает, видимо, не столько сходство обстановок (глубина, течения и т.д.), сколько наличие тонких илов, богатых органическим веществом, которое составляет основу питания илоедов. В кварцитах Паунд доля аргиллитов очень незначительна, они встречаются в виде тонких прослоев, разделяющих плитки кварцитов различного гранулометрического состава. Эти толщи, как уже указывалось выше, накапливались в условиях, близких к условиям ограниченного залива [Goldring, Curnow, 1967], но, вероятно, гидродинамически более активных. Некоторые толщи в валдайской серии образовывались в сходных условиях, в

Рис. 8. Корреляция кембрийского платформенного разреза на п-ове Йорк с кембрийскими разрезами складчатого пояса в области Маунт-Лофти в районе гор Флиндерс, по данным Б. Дэли [1976]

1 — скелетная фауна и отпечатки бесскелетных Metazoa; 2 — ископаемые следы (trace fossils); F.A. — фаунистический комплекс [Daily, 1956]

частности верхние слои разреза на Зимнем берегу, в которых мы встречаем такие эдиакарские формы, как *Cyclomedusa radiata*, *Dickinsonia costata*, *D. lissa*, *Tribrachidium heraldicum* и другие; однако для этих существенно песчаных толщ характерны иные ископаемые следы, в основном — следы передвижения.

И все же, несмотря на значительную географическую разобщенность и некоторые различия в палеоэкологии эдиакарской и беломорской биот, которые могут быть причиной различия таксономического состава последних, близость этих биот по общему уровню организации, богатству и разнообразию форм и, наконец, связь через близкие или идентичные формы на родовом и видовом уровне — все это может свидетельствовать об одновозрастности сравниваемых биот. Этот вывод автор делает с оговоркой о том, что временной диапазон существования большинства организмов эдиакарского типа пока не известен.

Юго-Западная Африка

Одной из наиболее своеобразных является ассоциация бесскелетных Metazoa и ископаемых следов, описанных из серии Нама Юго-Западной Африки [Gürich, 1930a, b, 1933; Richter, 1955; Pflug, 1966, 1970a, b, 1972b; Germs, 1972a, b, 1973a, b, 1974]. Свообразие этой биоты подчеркивается присутствием в ней скелетной фауны [Germs, 1972a] и других проблематичных образований, которые описывались как археоциаты, ископаемые следы и агглютированные домики червей [Haughton, 1960; Glaessner, 1963].

Серия Нама с несогласием залегает на кристаллическом фундаменте или более древних свитах Ауборус и Нумис. Возраст фельзитовых лав непосредственно ниже горизонта тиллитов Нумис, определенный Rb-Sr методом, равен 719±28 млн. лет [Germs, 1972b]. Тиллиты Нумис, возможно, синхронны верхним тиллитам серии Амберетана Южной Австралии [Келлер, 1976]. Серия Нама, по данным Дж. Гермса [Germs, 1974], состоит из следующих свит:

Мощность, м

1. Свита Куибис: в стратотипической местности имеет циклическое строение. Два цикла (рис. 9) начинаются гравелитами или существенно кварцевыми песчаниками, переходящими вверх по разрезу в сланцы, а затем — в известняки. В средней карбонатной пачке и известняках Шварцкальк, завершающих разрез свиты Куибис, встречены остатки скелетной фауны рода *Gloudina* Germs, напоминающие крибрициаты [Germs, 1972a]. В этих же толщах, по определению З.А. Журавлевой, встречен IV комплекс микрофитолитов. В верхней терригенной пачке обнаружены отпечатки бесскелетных *Rangea scheiderhoehni* Gürich, *Pteridinium simplex* (Gürich), *Ernietta plateauensis* Pflug и другие *Erniettomorpha*¹, *Velancorina martina* Pflug, *Orthogonium parallelum* Pflug, *Namalia villiersiensis* Germs и неполный отпечаток организма, близкого к сприггинидам, в частности к *Marywadea ovata* (Glaessner et Wade). В этой же пачке встречены ископаемые следы *Buchholzbrunnichnus kröneri* Germs, *Planolites*, а также наклонные искривленные трубки до 55 мм длиной, чрезвычайно напоминающие *Skolithos* и др. [Germs, 1972b] До 300

2. Свита Шварцранд: согласно перекрывает свиту Куибис и состоит из различных терригенных и карбонатных пачек (см. рис. 9). В нижней кластической пачке свиты встречены *Pteridinium simplex* и *Rangea scheiderhoehni* и следы, близкие к *Planolites*. Выше в верхней части кварцевитовой пачки Наэп найдены отпечатки *Nasepia al-*

¹ Окружные, мешковидные, эллипсоидальные и цилиндрические тела с медианной линией и ребристой поверхностью, напоминающей птеридиниумов, исследованы в деталях Х. Пфлугом [Pflug, 1972b] и отнесены им к классу *Erniettomorpha*. Описаны 13 родов и 28 видов эрниеттоморф, однако существуют серьезные сомнения в валидности многих из этих таксонов [Glaessner, 1979].

tae Germs и *Paramedusium africanum* Pflug и пять форм ископаемых следов, среди которых имеются следы ползания продольно-двойного (как *Didymaulichnus*) и продольно-тройного строения, морфологически близкие к описанным В.М. Палием из балтийской серии Подольского Приднестровья [Палий, 1976], но меньших размеров. Отсюда же описаны следы менискового строения, близкие к *Taenidium*, *Muensteria* и *Scolecocopus*, а также *Archaeichnium haughtoni* Glaessner [Glaessner, 1963], природа которого позже была пересмотрена (письменное сообщение М. Глесснера). Выше по разрезу свиты число окаменелостей уменьшается. У основания пачки известняков Ханс найдены *Cloudina*, эдиакарская форма *Eoporpita medusa* и мелкие вертикальные и горизонтальные норки. В средней кластической пачке свиты встречены лишь следы менискового строения, подобные описанным из пачки Назеп. Из верхней кластической пачки, отделенной от нижней размывом, указываются *Phycodes pedum* и *Planolites* До 1200

3. Свита Фиш Ривер, с размывом залегающая на свите Шварцранд, сложена красноватыми косослоистыми песчаниками, переходящими выше в более тонкозернистые разности, в которых встречены *Phycodes pedum*, *Planolites* и следы в виде двойной спирали, сходные с *Helminthoidichnites* Walcott [Glaessner, 1963; Germs, 1972b]. Серия Нама в районе Ванринсдорф (Южная Африка) перекрывается песчаниками серии Тэйбл Маунтин, имеющей позднекембрийский возраст базальных слоев [Germs, 1972a, 1974] До 300

Большая часть форм Metazoa, описанных из серии Нама, по-видимому, относится к типу Coelenterata, хотя их систематическое положение внутри этого типа не всегда ясно. Вызывает сомнение возможность отнесения таких форм, как *Pteridinium*, *Rangea*, *Nasepia*, *Namalia* и *Ernietta*, к гипотетической группе Petalonamae, в интерпретации Х. Пфлюга [Pflug, 1970a, b, 1972a, b; Germs, 1973a]. Однако вряд ли можно, вслед за М. Глесснером и М. Уолтером, относить эти организмы (исключая *Rangea*), столь разные по морфологии, к единой группе кишечноротовых неясного систематического положения [Glaessner, Walter, 1975]. Не исключено, что в эту группу входят представители более чем одного типа. К кишечноротовым относятся *Paramedusium* и *Eoporpita medusa*, которая интерпретируется как хондрофора (Hydrozoa). Последняя форма известна из кварцитов Паунд Южной Австралии [Wade, 1972a]. Кроме кишечноротовых и форм неясного систематического положения, ассоциация Metazoa из серии Нама содержит остатки полихет, близких к *Springinidae* и *Velancorina martina*, которая, возможно, близка к членистоногим.

Возраст надсерии Нама Юго-Западной Африки вызывает большую дискуссию. Большая часть исследователей относят ее к верхним горизонтам докембрия, основываясь на находках в ней фауны эдиакарского типа [Соколов, 1964, 1976a; Келлер, 1976; Хоментовский, 1976; Germs, 1972b, 1973b, 1974; Glaessner, 1971; Cloud, 1976; и др.]. Однако из карбонатных пачек свиты Куибис и Шварцранд Дж. Гермс описал известные тубулярные формы *Cloudina riemkeae* и *C. hartmannae*, которые принадлежат, по-видимому, к семейству Vologdinophyllidae крибрициат [Germs, 1972a]. Крибрициаты до сих пор были известны лишь из нижнего кембрия Урала, Южной Сибири и Дальнего Востока, а семейство Vologdinophyllidae — только из нижней половины нижнего кембрия [Янкаускас, 1972]. На этом основании некоторые исследователи не исключают раннекембрийский возраст мягкотелых Metazoa надсерии Нама [Томмотский ярус..., 1969; Розанов, Чумаков, 1974], а фауну эдиакарского типа считают "проходящей" из докембрия в кембрий [Ford, 1967; Stanley, 1976].

Но здесь сразу же возникает вопрос о том, что понимается под названиями "фауна эдиакарского типа", "эдиакарская" или "вендо-эдиакарская фауна"? Если под этими названиями подразумеваются вообще бесскелетные Metazoa, то они существуют и по сей день. Если же имеется в виду эдиакарский уровень

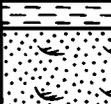
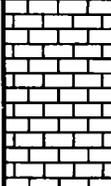
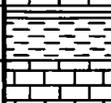
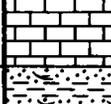
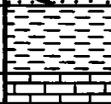
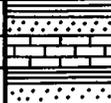
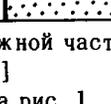
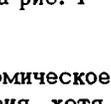
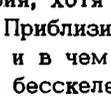
Группа формация	Пачка		Ископаемые следы	Фауна	
а д н м а р ч а р ш н ку б ис	Финш Рибер	Верхние слои		<i>Phycodes pedum</i> <i>Helminthoidichnites</i> ?	
		Нижние слои			
	Шварцранд	Терминальная кластическая		<i>Phycodes pedum</i> <i>Planolites</i>	
		Известняки Шпитцкопф			
		Средняя кластическая		<i>Taenidium</i>	
		Известняки Ханс			<i>Cloudina</i> <i>Eopropita</i>
		Кварциты Назел		Норки <i>Taenidium</i> , <i>Archaeichnium</i> , ископаемые следы с двумя и тремя балками	<i>Nasepia</i> , <i>Pteridinium</i> ?, <i>Paramedusium</i>
		Базальная кластическая		<i>Planolites</i>	<i>Rangea</i> , <i>Pteridinium</i>
		Шварцкальк			<i>Cloudina</i>
		Верхняя кластическая		<i>Skolithos</i>	<i>Rangea</i> , <i>Pteridinium</i> , <i>Namalia</i> , <i>Ernieia</i> , <i>Orthogomphus</i>
Средняя			<i>Cloudina</i>		
Базальная кластическая			<i>Cloudina</i>		

Рис. 9. Разрез серии Нама в южной части Юго-Западной Африки (Намибия), по данным Г. Гермса [Germs, 1974]

Условные обозначения см. на рис. 1

организации фауны или таксономическое сходство с эдиакарской биотой, то работы по бесскелетным кембрия, хотя их число не велико, не дают пока основания для подобных суждений. Приблизиться к решению вопроса о том, что такое вендо-эдиакарская фауна и в чем ее специфичность, можно будет лишь после сравнительного изучения бесскелетных из вендских и нижнекембрийских отложений на достаточно представительном материале.

В пользу раннекембрийского возраста мягкотелых Metazoa надсерии Нама могут свидетельствовать палеонтологические исследования [Germs, 1972b, 1973b]. Среди многочисленных ископаемых следов из терригенных пачек формаций Куибис и Шварцранд имеются следы типично палеозойского облика, которые не известны из достоверно докембрийских отложений. Прежде всего к ним относятся *Skolithos* (?), хотя и несколько необычной формы (возможно, деформированный сжатием), из верхней кластической пачки свиты Куибис и следы

с тремя продольными валиками из кварцитовой пачки Назеп свиты Шварцранд (см. рис. 9). Близкие или идентичные формы тройных следов указывались В.М. Палием из хмельницкой свиты балтийской серии [Палий, 1976], а род *Skolithos*, в частности *S. linearis*, близкий к формам из формации Куибис, получил широкое распространение, по-видимому, лишь с верхов томмотского яруса [Lendzion, 1972].

Большое значение имеет положение характерного следа *Phycodes pedum* в верхней кластической пачке свиты Шварцранд и в свите Фиш Ривер [Germis, 1972b]. Позже эта форма была обнаружена и в базальной кластической пачке в северных разрезах свиты Шварцранд [Germis, 1974]. Дело в том, что *Phycodes pedum* имеет всемирное распространение и типичен для отложений в стратиграфическом интервале от нижнего кембрия (томмотский ярус) до верхнего ордовика [Seilacher, 1955; Germis, 1972b].

Предположение о раннекембрийском возрасте мягкотелых серии Нама никак не противоречит выводу о докембрийском возрасте эдиакарской фауны Южной Австралии, хотя эти две биоты обычно характеризуются как близкие и одно-временные [Glaessner, 1962; Stanley, 1976]. Сравнение систематического состава фауны Нама Юго-Западной Африки и эдиакарской фауны Южной Австралии показало, что они имеют лишь одну общую форму *Eoporpita medusa* (хондрофора), в то время как описанные из кварцитов Паунд Рандеа и, по-видимому, *Pteridinium* не идентичны окаменелостям из серии Нама [Germis, 1973a, b]. Все это не противоречит предположению об асинхронности сравниваемых биот мягкотелых Metazoa [Ford, 1967], а палеоихнологические данные подтверждают его.

Привлечение ископаемых следов для палеоэкологических реконструкций в соответствии с моделью А. Зейлахера [Seilacher, 1967a] показало, что серия Нама накапливалась в мелководных морских условиях. Грубозернистые и толсто-слоистые кварцито-песчаники верхней кластической пачки свиты Куибис накапливались в условиях литорали (фашия *Skolithos*), а более тонкозернистые породы с косою слоистостью меньшего масштаба различных пачек свиты Шварцранд — в условиях сублиторали (фашия *Cruziana*), причем в обоих случаях среда характеризовалась значительной гидродинамической активностью [Germis, 1972b]. Приуроченность эдиакарской фауны и мягкотелых серии Нама к мелководным фашиям, видимо, устраняет те доводы, которые могли бы объяснять различие систематического состава этих фаун экологическими различиями. Одним из доводов, объясняющих различие австралийской и африканской биот, могла бы служить их географическая разобщенность, однако не менее удаленной является беломорская биота, систематический состав которой достаточно близок к австралийской и существенно отличается от африканской. Между биотами из серии Нама и валдайской серии на севере Русской платформы пока не известно ни одной общей формы Metazoa. Описанный из валдайской серии *Pteridinium cf. simplex*, так же как и эдиакарский *P. cf. simplex*, относится к виду *P. simplex* (а, возможно, и к роду *Pteridinium*) достаточно условно, однако для обоснованного выделения валдайских форм в особый род потребуются детальное сравнительное изучение материала из серии Нама. Среди ископаемых следов из серии Нама и валдайской серии имеется лишь одна общая форма — род *Planolites*, который встречается в отложениях всех геологических эпох от позднего докембрия до наших дней и поэтому не имеет стратиграфического значения. Все изложенные выше факты свидетельствуют о возможности отнесения серии Нама или входящих в ее состав свит Шварцранд и Фиш Ривер к нижнему кембрию.

Таким образом, сравнительный анализ биот древнейших Metazoa, описанных из валдайской серии севера Русской платформы и Подольского Приднестровья, кварцитов Паунд Южной Австралии и Юго-Западной Африки, показывает следующее.

1. Бескелетная фауна в основном приурочена к фашиям, которые накапливались в нормально морских мелководных условиях сублиторали, однако сравниваемые биоты существенно отличаются по количеству и разнообразию их представителей, а также по общему уровню организации.

2. Различия таксономического состава и уровня организации мягкотелых Metazoa этих местонахождений в некоторых случаях объясняются, вероятно, их географической разобщенностью и экологическими различиями (например, различия между беломорской и эдиакарской биотами), в других случаях – их возможной разновозрастностью.

3. Наиболее молодой из сравниваемых биот является, вероятно, ассоциация разнообразных Metazoa из серии Нама Юго-Западной Африки. Ее предположительно раннекембрийский возраст подтверждается не только остатками скелетной фауны (возможно, хрибрициатид), которые в массовых количествах встречаются в тех же толщах, что и мягкотелые Metazoa, но и комплексом ископаемых следов палеозойского облика.

4. Наиболее древней из сравниваемых биот является, возможно, подольская биота. Она представлена относительно небольшим количеством видов примитивных кишечноротовых, из которых три формы известны в составе беломорской биоты и одна – в составе эдиакарской.

5. Беломорская биота, описанная в настоящей работе, по-видимому, синхронна с эталонной эдиакарской биотой. Эти биоты сближают богатство, таксономическое разнообразие и высокий уровень организации их представителей. На уровне типа биоты можно считать идентичными (обе биоты представлены по меньшей мере пятью одинаковыми типами животных). Различие между биотами увеличивается по мере сравнения на уровнях таксонов более низких рангов, тем не менее беломорская и эдиакарская биоты имеют девять общих форм на видовом уровне и три – на родовом, а также общие формы ископаемых следов.

6. Сравнение биот древнейшей бесскелетной фауны показывает, что наряду с существенными различиями между ними в некоторых случаях имеется поразительное сходство, сближающее биоты на уровнях от типа до вида. Это показывает потенциальную возможность корреляции и расчленения верхнекембрийских отложений с помощью этой фауны. Однако вероятная разновозрастность некоторых биот и неопределенность диапазона существования большинства форм древнейших бесскелетных Metazoa показывают, что корреляция отложений по единичным находкам мягкотелых может приводить к ошибкам.

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ ИСКОПАЕМЫХ СЛЕДОВ

Форма ископаемых следов не только является функцией морфологии животного, но в большой мере определяется его действиями и свойствами осадка [Seilacher, 1964b]. Ископаемые следы редко можно соотнести с определенными таксономическими группами животных, за исключением позвоночных и немногих членистоногих. Это объясняется тем, что различные группы животных часто оставляют похожие следы, так как имеют одинаковую, например червеобразную, форму тела, сходным образом реагируют на одинаковые воздействия среды и ведут одинаковый образ жизни. Однако одно и то же животное может оставлять существенно различающиеся следы на протяжении своего существования (например, из-за возрастных и (или) сезонных различий в образе жизни), в разных условиях среды и различных фазах поведения.

Разнообразие следов, которое может оставить отдельно животное, а также зависимость формы следа от случайных свойств осадка исключают возможность решения классификационных и номенклатурных вопросов так, как это делается с зоологическими объектами.

Действительно, за всю историю палеонтологических исследований было принято несколько попыток создания различных классификаций ископаемых следов [Геккер, 1964; Валов, 1966; Frey, 1973; Häntzschel, 1975; Simpson 1975]. В основу этих классификаций были положены: 1) форма ископаемых следов (морфологический подход); 2) характер сохранности и положение следов в осадке (топономический или стратиграфический подход); 3) поведенческая интерпретация ископаемых следов (этологический подход); 4) таксономическая интерпретация следов (таксономический подход); 5) комбинация таксономического, морфологического и топономического подходов.

Классификация, как известно, является одним из важнейших инструментов научного познания, при этом ее ценность пропорциональна ее работоспособности. Ниже мы попытаемся проанализировать наиболее распространенные типы классификации ископаемых следов и оценить плодотворность тех или иных подходов.

Морфологический подход

Морфологический подход к классифицированию ископаемых следов имеет глубокие исторические корни. На ранних этапах развития палеонтологии многие окаменелости, особенно U-образные и цилиндрические ветвящиеся норки, описывались как остатки морских водорослей [Osgood, 1970, 1975]. Это отразилось и в названиях ископаемых следов, например *Algacites*, *Chondrites* и многие родовые названия, оканчивающиеся на -rhusus. Поэтому чисто морфологический подход к изучению был вполне логичным. И хотя в конце прошлого столетия была выяснена и доказана истинная природа этих окаменелостей [Nathorst, 1873, 1886; James, 1892], позже не раз предпринимались попытки классифицировать ископаемые следы по общности морфологических особенностей в группы, подобные семействам [Fuchs, 1895; Richter, 1926, 1941].

Среди более поздних морфологических классификаций следует отметить классификации К.Крейчи-Графа [Krejci-Craf, 1932], Ж.Лессертисера [Lessertisseur, 1955] и Н.Б.Вассоевича [1953], хотя чисто морфологический подход отличает лишь классификацию Н.Б.Вассоевича.

К.Крейчи-Граф на основе генетической интерпретации следов выделил три группы: 1) следы покоя, 2) следы движения и 3) следы существования, в которые включил большое количество подчиненных групп со сходными морфологическими чертами.

Ж.Лессертисер предложил разделить следы на экзогенные и эндогенные, что внесло генетическую окраску в классификацию. Экзогенные следы включали простые, двух- и трехлопастные следы ползания, меандрические, спиральные, звездчатые и др., эндогенные – норки и тоннели различной формы, следы покоя, U-образные норки с перемычками и без них и винтообразные норки.

Н.Б.Вассоевич подразделил следы на двух- и трехмерные. Каждое из подразделений дальше подразделялось на группы на основе сходства морфологии, например меандры, винтообразные формы, U- и J-образные структуры, наличие или отсутствие ветвления и др.

Одна из последних морфологических классификаций принадлежит А.Хоровитцу [Frey, 1971]. Она имеет некоторое сходство с классификацией Ж.Лессертисера в том, что следы подразделяются на две главные группы: интратратальные структуры и структуры, приуроченные к поверхности напластования. Эти группы затем подразделяются по форме, структуре и характеру заполнения, размерам и ориентировке.

Чисто морфологический поход в изучении ископаемых следов, по-видимому, может быть полезным в тех случаях, когда нам немного известно о природе тех или иных признаков или когда существует необходимость проследить изменчивость тех или иных форм, в том числе пространственную и временную изменчивость. Возможно, именно подобные морфологические классификации, созданные для некоторых групп ископаемых следов, окажутся полезными для решения некоторых вопросов стратиграфии, палеоэкологии и палеонтологии. Тот факт, что большинство из уже созданных морфологических классификаций не применяется в практике палеонтологов, вероятно, подтверждает необходимость создания детальных морфологических классификаций, но не всеобъемлющих, а для отдельных групп.

Топономический подход

Большинство ископаемых следов сохраняется на поверхности раздела литологически разных пород, например между глинами и более грубозернистыми осадками. Последние обычно играют роль скульптурного материала, заполняющего следы, запечатленные в более пластичной глинистой матрице. Это хорошо известно по ископаемым следам, которые находят во флишевых толщах на подошвах более грубозернистых кластических пород [Ksiazkiewicz, 1970, 1977]. Однако нередки случаи нахождения следов и на верхней поверхности напластования – верхние биоглифы [Вялов, 1976].

Характер сохранности и положение следов по отношению к поверхности раздела литологически разных пород послужили основой для создания топономических (стратиномических) классификаций ископаемых следов. Одна из таких классификаций была разработана А. Зейлахером [Seilacher, 1953, 1964a,b]. Здесь по характеру сохранности различаются (рис. 10): 1) полный рельеф – сохранность всей структуры целиком в виде слепков или пустот внутри субстрата; 2) семирельеф – структура, сохранившаяся на поверхности раздела (границе) литологически разных пород. Здесь различают граничный и кливажный рельефы.

А. Граничный рельеф включает в себя: 1) гипорельеф – граничный рельеф на подошве слоя, который может быть выпуклым (позитивным) и вогнутым (негативным); 2) эпирельеф – граничный рельеф на кровле слоя, позитивный или негативный.

Б. Кливажный рельеф образуется в приповерхностных слоях при образовании поверхностного следа. Разделение этих слоев (например, расслаивание при выветривании) открывает вертикальное повторение данного следа.

Способы образования перечисленных форм, их изменения и фоссилизация, отраженные в специальной генетической терминологии, были продемонстрированы рядом исследователей [Seilacher, 1964a; Webby, 1969; Osgood, 1970; Chamber-

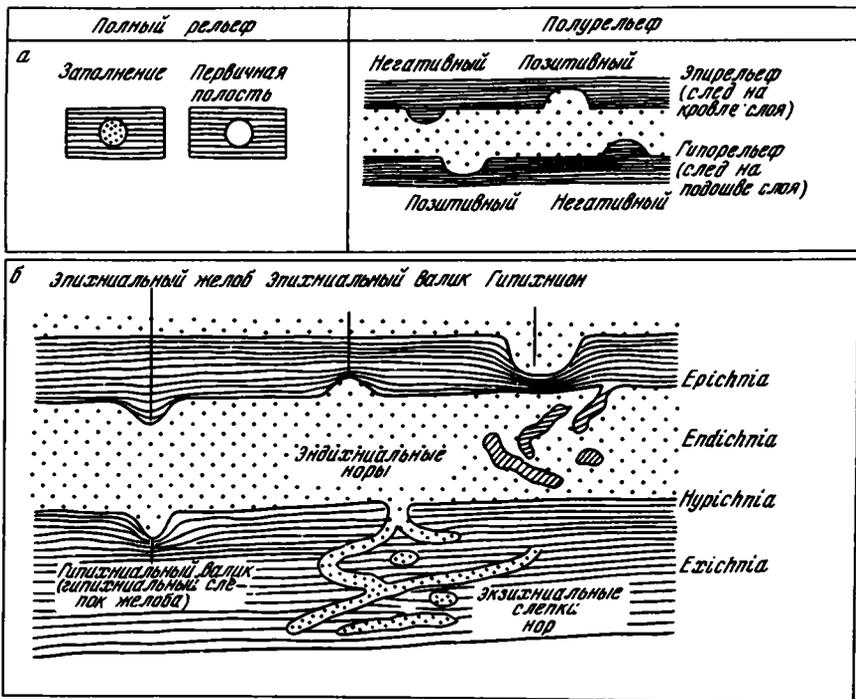


Рис. 10. Топономические (стратиномические) классификации ископаемых следов, которые наиболее часто используются при палеоихнологических описаниях: а – [Seilacher, 1964], б – Martinsson, 1970

lain, 1971; и др.]. Делались попытки классифицировать следы на основе их хронологических взаимоотношений с вмещающей породой, в частности на преддепозиционные и постдепозиционные [Ksiazkiewicz, 1970], хотя некоторые формы невозможно отнести ни к одной из этих групп [Häntzschel, 1975].

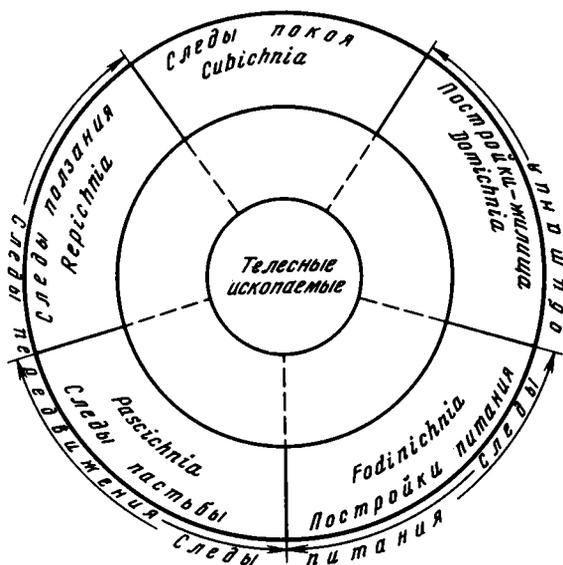
Другая топономическая классификация [Martinsson, 1970] основана на взаимоотношении скульптурного материала (обычно более грубозернистые породы) и матрицы (обычно глины). Бiotурбации на нижней поверхности слоя скульптурного материала относятся к группе *Hypichnia*, на верхней поверхности – *Erichnia*, внутри слоя – *Endichnia*, вне его – *Exichnia* (см. рис. 10). От названий этих четырех групп образуются прилагательные, которые используются с обычными описательными терминами (морфологическими и экологическими). Классификация Мартинсона ценна тем, что при своей лаконичности отражает: 1) положение следов по отношению к скульптурному материалу; 2) механику происхождения следов, что ликвидирует необходимость в параллельном наборе генетических терминов, и 3) характер рельефа.

Топономические классификации несомненно являются полезными в изучении следов с морфологической и топографической точек зрения, а также для определения характеристик осадконакопления и фоссиллизации следов. В данной работе применяется топономическая терминология А.Зейлахера как более нейтральная в генетическом отношении и более удобная лингвистически.

Этологический подход

Даже невыразительные в таксономическом отношении ископаемые следы дают большое количество информации о поведении животного, о некоторых наиболее общих его функциях, таких, как, например, передвижение или питание. Такая поведенческая интерпретация, трактующая биологические функции, представленные в ископаемых следах, открыла еще одну возможность их исследования и классификации.

Рис. 11. Этологическая классификация следов жизнедеятельности [Seilacher, 1953]



Широко известная этологическая классификация А.Зейлачера [Seilacher, 1953] основана на том факте, что различные группы животных с одинаковым образом жизни и близкими особенностями поведения оставляют похожие (по крайней мере, некоторыми основными характеристиками) следы, хотя сами животные имеют совершенно различную форму тела. А. Зейлачер различает пять этологических групп (рис. 11), для которых характерны определенные морфологические особенности:

1) *Domichnia* (жилища) – простые, разветвленные или U-образные норки, перпендикулярные или наклонные к поверхности напластования, а также системы нор с горизонтальными и вертикальными компонентами. Более или менее постоянные жилища для большинства фильтраторов, ведущих полусидячий образ жизни; 2) *Fodichnia* (следы питания) – норки разнообразной формы со шпreitами и без них, расположенные под различными углами к поверхности напластования. Более или менее временные норки, созданные грунтоедами, которые использовались ими как жилища, ходы для перемещения и т.п.; 3) *Pascichnia* (следы пастьбы) – сильно извивающиеся полосы и борозды, не пересекающие друг друга, отличающиеся интенсивным использованием поверхности осадка, годного для пастьбы и поедания. Обычно эти следы выглядят как орнаментация поверхности (меандры, "елочки", лабиринты и т.п.); 4) *Cubichnia* (следы покоя) – изолированные, главным образом мелкие депрессии, очертания которых грубо соответствуют форме организмов, оставивших эти следы (продюсеров). Обычно располагаются параллельно друг другу в результате ориентировки животных навстречу течению (реотаксис). Возможна вертикальная и горизонтальная повторяемость; 5) *Rerichnia* (следы ползания) – борозды, трековые дорожки, тоннели различных направлений, искривленные и прямолинейные, иногда ветвящиеся, гладкие и со скульптурой.

Эта классификация была намеренно ограничена небольшим количеством категорий, наиболее полезных в функциональном исследовании биотурбаций и палеоэкологических реконструкциях. Включение дополнительных категорий в этологическую классификацию следов [Müller, 1962] не дало столь же яркого эффекта, и в настоящее время палеоихнологи используют в основном оригинальный вариант классификации А.Зейлачера.

Этологическая классификация сделала возможным сравнение различных ихноценозов по процентному содержанию следов, относимых к той или иной группе (ихнологические спектры). Это сравнение привело А. Зейлачера к важному выводу о существовании нескольких ихнофазий, сменяющих друг друга в бассейне по мере удаления от берега, о батиметрической зональности ископаемых следов [Seilacher, 1967a]. Эта концепция оказалась весьма плодотворной для палеоэкологического анализа и палеогеографических построений.

Крайнее выражение этологический подход нашел в ряде работ Ф.Фюрзиха [Fürsich, 1974a, b], где автор на примере родов *Diplocraterion* и *Rhizocoralium* развивает концепцию "существенных" и "аксессуарных" морфологических признаков, имеющих различное значение для таксономии ископаемых следов. Существенные признаки – результат поведения высокого уровня значимости и

должны применяться для классификации ископаемых следов на родовом уровне, например U-образные трубки и наличие шпрейтов у *Rhizocorallium*. Акцессорные морфологические особенности – результат поведения низкого уровня значимости (главным образом реакции животного на физические или химические явления в окружающей среде) и могут использоваться для классификации следов на видовом уровне. Слабым местом этой концепции является то, что из большого числа акцессорных признаков исследователь должен выделить те, которые легко различимы и не представляют собой результата седиментационных и постгенетических явлений. Эта процедура в значительной степени субъективна.

Таксономический подход

Попытки классифицировать ископаемые следы в соответствии с таксономическим рангом их продуцера были немногочисленными. В.Генцшель [Häntzschel, 1975] в своем обзоре проблем классификаций ископаемых следов упоминает в связи с этой работы Э.Хитчкока и Дж.Сальтера [Hitchcock, 1841, 1844; Salter, 1857].

Э.Хитчкок предлагал выделить новый отряд *Apodichnites*, объединяющий все виды следов, оставленных животными без ног, например червями и моллюсками. Следы, оставленные животными, имеющими более четырех ног, он предлагал объединить в отряд *Polypodichnites*. Позже Дж.Сальтер предлагал название *Helminthites* для длинных изогнутых поверхностных следов и заполненных осадком норок морских червей без отпечатков их боковых придатков.

Немногочисленность попыток таксономического подхода к классификации ископаемых следов объясняется ограниченными возможностями их таксономической интерпретации. Однако этот подход нашел свое развитие в классификации ископаемых следов жизни О.С.Вялова, которая рассматривается ниже.

Комбинированный подход

В ряде работ О.С.Вялова [1963, 1966, 1972а,б, 1976] была сделана попытка подойти к составлению общей классификации всех следов жизни в широком смысле. Поэтому, естественно, автор был вынужден применить самые разные подходы.

Все разнообразие следов было разделено на собственно следы (*Zooichnia*), оставленные телом и конечностями организма, и следы, вернее свидетельства, его физиологических функций (*Vivisignia*). Мы рассмотрим лишь первую группу, исключив следы позвоночных (*Vertebratichnia*), которые были разделены по этологическому принципу [Seilacher, 1953; Müller, 1962], а более подробно – по таксономическому рангу их продуцеров.

Собственно следы беспозвоночных (*Invertebratichnia*) делятся на две группы (топонимический подход): следы на поверхности осадка (*Bioexoglyphia*) и следы внутри субстрата (*Bioendoglyphia*). Последние делятся на ходы и норы в осадке (*Fossiglyphia*) и ходы и норы в плотном субстрате органогенной и неорганогенной природы (*Foglyphia*). Дальнейшее подразделение ведется по морфологическим особенностям следов, при этом в некоторых случаях этологически и морфологически разные следы могут попасть в одну группу; например, подгруппа *Endotubia* (тубулярные) объединяет вертикальные прямые норки-жилища *Skolithos* и *Tigigillites* (*Rectotubae*), U-образные вертикальные норки *Arenicolites* и субгоризонтальные *Rhizocorallium* (*Arcotubae*), ветвящиеся норки проедания *Chondrites* (*Chondrites*) и др. Не совсем оправданным, по-видимому, является отнесение копролитов, особенно фекальных шнуров грунтоедов, к группе физиологических следов *Zoosignia* (*Excrelethia*, *Farcimindii*). Сложная конфигурация этих шнуров (спиральные, петлевидные, лабиринтовые и др.) свидетельствует о том, что они прямо связаны с движением грунтоедов. Поэтому было бы логичнее отнести их к группе *Invertebratichnia*, объединяющей следы с близкой конфигурацией.

Недавно О.С.Вялов [1976] расширил свою классификацию следов жизнедеятельности введением для группы верхних биоглифов особой системы, параллельной системе нижних биоглифов. При этом выделенные по общности морфологи-

ческих признаков группы верхних биоглифов и аналогичные группы нижних биоглифов попадают в разные разделы общей классификации следов на основе различий в их происхождении. Указанные недостатки, а также громоздкость классификации ископаемых следов беспозвоночных и избытие новых наименований групп с окончаниями, аналогичными окончаниям, применяемым для высших таксономических единиц в зоологической систематике, снижают эффективность и затрудняют использование классификации следов О.С.Вялова в практике палеонтологов [Häntzschel, 1975; Ksiazkiewicz, 1977].

Исследование проблемы классификации ископаемых следов показало возможность иного подхода к их изучению. При этом подходе морфология следа рассматривается безотносительно к функциям животного и побудительным стимулам, вызывавшим его реакцию, лишь как результат движения, перемещения животного в пространстве, как реализация определенных пространственных возможностей.

Наибольший интерес с этих позиций представляют собой ископаемые следы с повторяющимися элементами симметрии, такие, как меандрические, спиральные и др. (см. рис. 14). Эта повторяемость в большинстве случаев обусловлена повторением определенных движений, совершаемых животным или частью его тела. На примере этой группы ископаемых следов можно наблюдать поразительную картину эволюции способностей к реализации пространственных возможностей бентосными организмами. Большинство этих следов, по-видимому, связано с питанием грунтоедов и отражает оптимизацию использования осадка [Seilacher, 1967в], но для дальнейшего исследования с позиций пространственных реализаций это не существенно.

Огромный фактический материал об ископаемых следах, накопленный к настоящему времени палеонтологами, уже сейчас позволяет сделать некоторые выводы об эволюции поведения грунтоедов и в отношении реализации пространственных возможностей.

Как уже указывалось, достоверные ископаемые следы появляются в среднем рифее, свидетельствуя о том, что более чем миллиард лет назад началось освоение океанского дна многоклеточными животными высокой, возможно целостной, степени организации. Однако временем широкого распространения ископаемых следов с повторяющимися элементами симметрии можно считать венд. Именно к вендским отложениям, из которых сейчас широко известны своеобразные биоты бесскелетных Metazoa и многоклеточных водорослей с неминерализованным слоевищем, приурочены ископаемые следы с повторяющимися элементами морфологии. К ним относятся *Harlaniella podolica* Sokolov, *Palaeopascichnus delicatus* Palij и *Nenoxites curvus* Fedonkin, известные из валдайской серии Русской платформы [Соколов, 1972; Палий, 1976; Федонкин, 1976б; Fedonkin, 1977]. Формы, чрезвычайно близкие к *Palaeopascichnus delicatus*, были описаны из кварцитов Паунд Южной Австралии, известных богатейшим комплексом отпечатков бесскелетной фауны [Glaessner, 1969].

Перечисленные следы стоят у истоков первого в хронологическом отношении и в порядке усложнения пути эволюции поведения грунтоедов – создания элементарных пространственных реализаций (ЭПР) повторяющимися движениями одного типа. Примером создания таких пространственных реализаций могут служить чередование левых и правых поворотов при движении животного, в результате чего образуется синусоидальный след (*Cochlichnus* Hitchcock, *Nenoxites* Fedonkin и др.), или постоянно совершаемые движения в разные стороны из одного центра, в результате чего образуется радиально-лучистый след (*Astropolithon* Dawson, *Asterophycus* Lesquereux, *Oldhamia radiata* Forbes и др.). Уже из этого примера видно, что конкретной ЭПР часто соответствует несколько видов или даже родов следов, которые выделяются по особенностям траектории движения и по более тонким деталям морфологии следов. Иначе говоря, каждая ЭПР – это принцип реализации пространства движениями одного типа.

Создание новых ЭПР, очевидно, не было равномерным процессом. На некоторых этапах в развитии этой линии наблюдаются довольно резкие количественные и качественные изменения. Таким этапом можно считать вендо-кембрийский рубеж, когда в древнейших слоях кембрия после относительно бедных

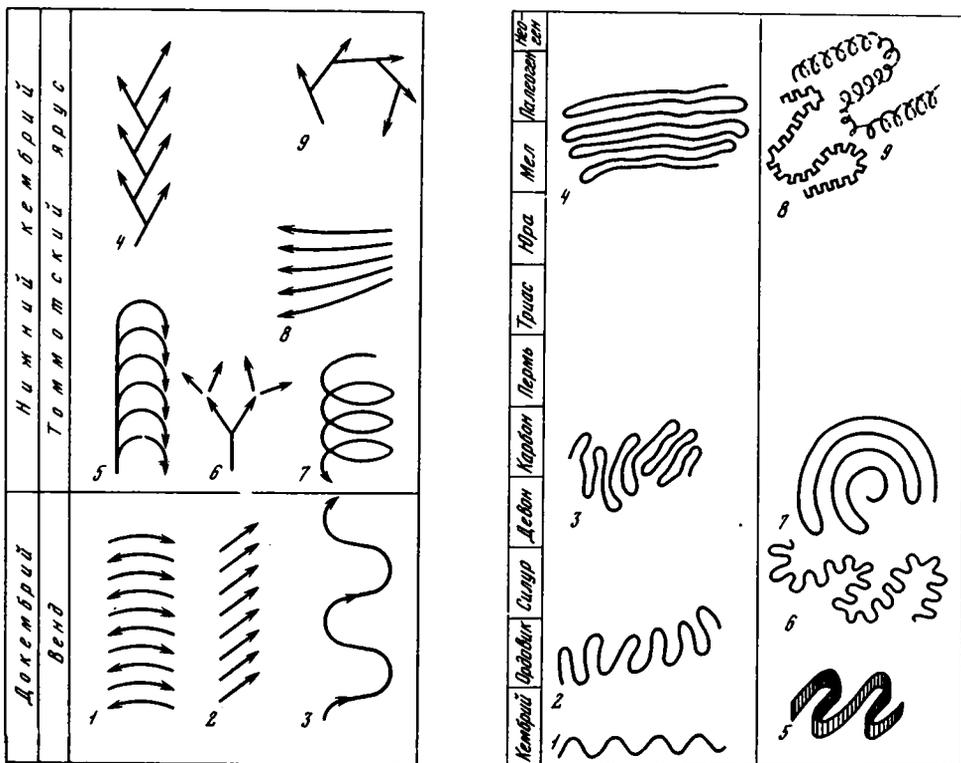


Рис. 12. Реализации пространства движениями одного типа (элементарные пространственные реализации), характерные для венда и томмотского яруса нижнего кембрия

1 – *Palaeopascichnus* Paliĭ; 2 – *Harlaniella* Sokolov; 3 – *Nenoxites* Fedonkin; 4 – *Treptichnus* Miller; 5 – *Rhizocorallium* Zenker; 6 – *Chondrites* Sternberg; 7 – *Gyrolithes* DeSaporta; 8 – *Teichichnus* Seilacher; 9 – *Phycodes pedum* Seilacher; 7 и 8 – вертикально ориентированные системы движений, остальные – субгоризонтальные

Рис. 13. Эволюция меандрической элементарной реализации: усложнение во времени путем оптимизации (слева) и в сочетании с другими ЭПР

1 – *Cochlichnus* Hitchcock; 2 – *Helminthopsis* Heer; 3 – *Palaeohelminthoida* Ruchholz; 4 – *Helminthoida* Schafhäult; 5 – *Dictyodora* Weiss; 6 – *Cosmorhaphie* Fuchs; 7 – *Nereites* MacLeau; 8 – *Paleomeandron* Peruzzi; 9 – *Helicolithus* Hantzschel

вендских ихноценозов появляется значительное количество новых типов ископаемых следов с повторяющимися элементами симметрии [Seilacher, 1956; Glaesner, 1969; Banks, 1970; Палий, 1976; Fedonkin 1977]. Для венда характерны в основном двухмерные горизонтальные ЭПР, так как грунтоеды использовали главным образом приповерхностную часть осадка (рис. 12; см. рис. 5). В раннем кембрии (томмотское время) наряду с новыми двухмерными горизонтальными ЭПР (*Treptichnus*, *Rhizocorallium*) впервые появляются двухмерные вертикальные (*Teichichnus*) и трехмерные (вертикально-спиральные *Gyrolithes*) ЭПР. Другими, не менее яркими этапами появления новых ЭПР были, по-видимому, ордовикский и меловой [Crimes, 1974].

Нередко наблюдается усложнение во времени следов, относящихся к какой-либо конкретной ЭПР. Это можно продемонстрировать на меандрических следах (рис. 13). В позднем докембрии и раннем кембрии размах синусоиды (меандров) траектории движения относительно невелик (*Nenoxites*, *Cochlichnus*). В ордовике известны следы с более широким размахом меандров (*Helminthopsis*). В девоне наряду с продолжающимся расширением меандров наблюдается стремление

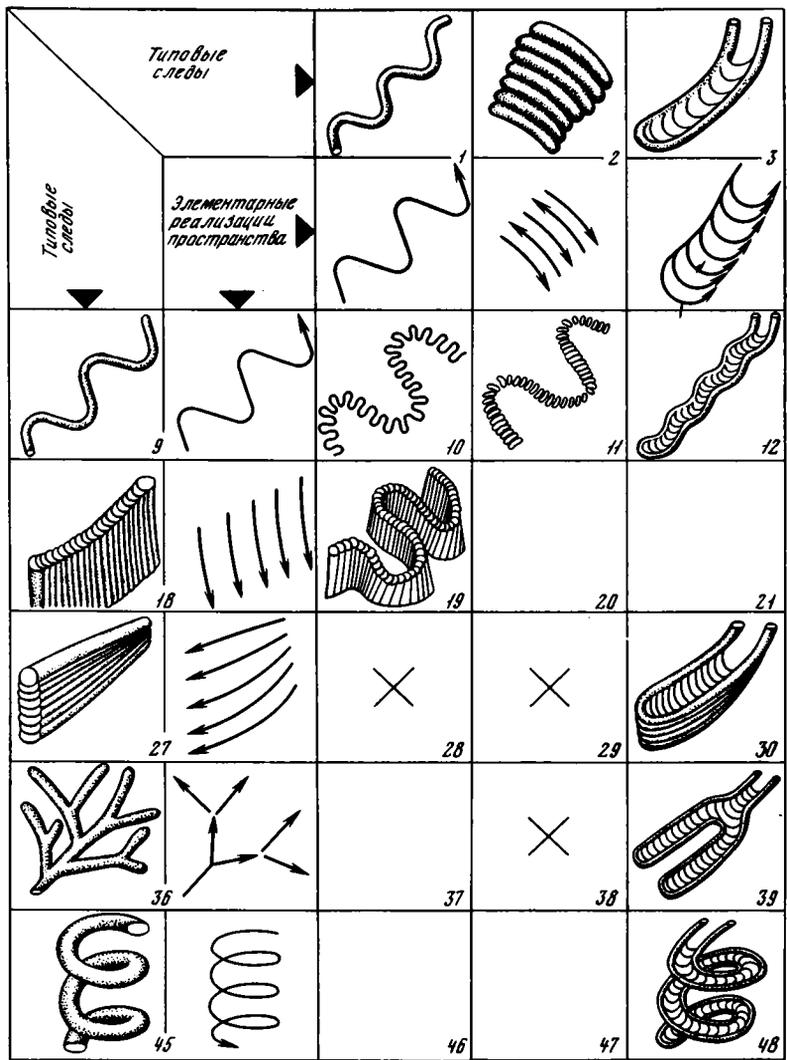
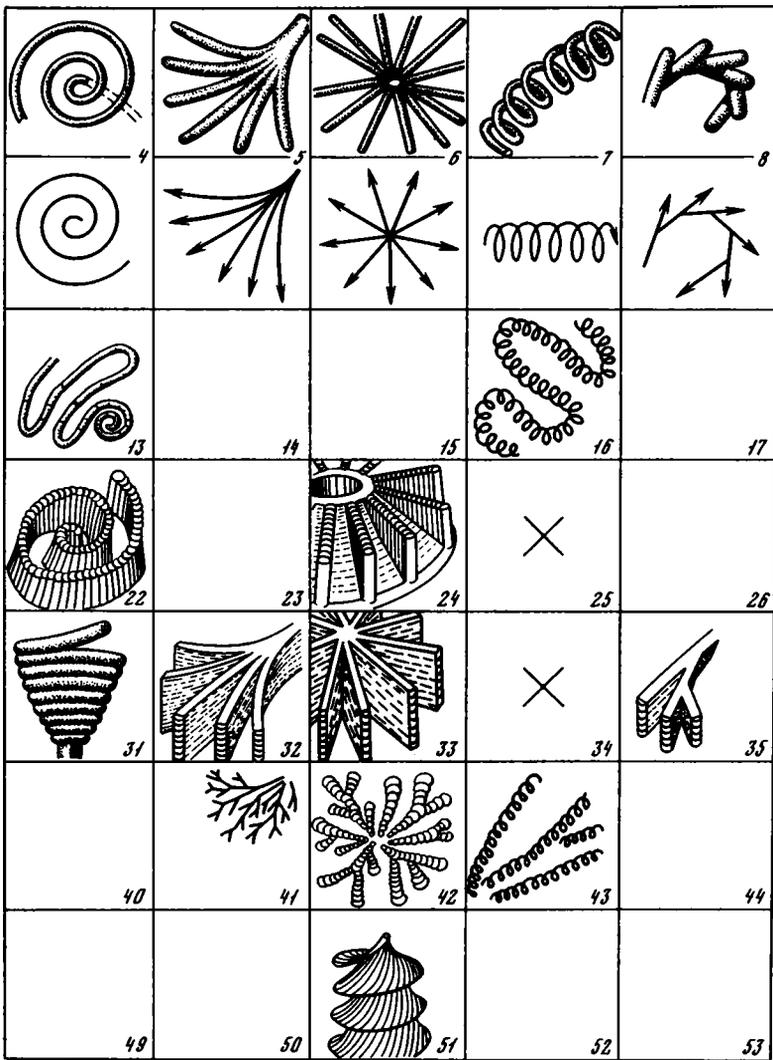


Рис. 14. Пример, показывающий возможность создания классификации ископаемых следов с повторяющимися элементами симметрии. Типовые следы и движения в результате которых эти следы были образованы (ЭПР), обозначены одним номером (верхний ряд – 1–8, левый вертикальный ряд – 9, 18, 27, 36, 45). На пересечении координат указанных ЭПР изображены следы, образовавшиеся путем комбинации двух ЭПР. Перечеркнутые клетки указывают на малую вероятность или запрещенность комбинации соответствующих ЭПР из верхнего и левого рядов

1, 9 – *Cochlichnus* sp. [Палий, 1976, с. 75, табл. XXVI, фиг. 5]; 2 – *Palaeopascichnus delicatus* Palij [Палий, 1976, с. 74, табл. XXIV, фиг. 2]; 3 – *Rhizocorallium* Zenker [Seilacher, 1956, с. 164, табл. 1, N 6]; 4 – *Spirodesmos archimedeus* Huckriede [Häntzschel, 1975, с. W104, фиг. 64–6b]; 5 – *Oldhamia antiqua* Kinahan [Häntzschel, 1975, с. W86, фиг. 53–3b]; 6 – *Asterichnus lawrencensis* Bandel [Häntzschel, 1975, с. W42, фиг. 26–3]; 7 – *Helicodromites mobilis* Berger [Häntzschel, 1975, с. W67, фиг. 41–2]; 8 – *Phycodes pedum* Seilacher [Häntzschel, 1975, с. W94, фиг. 59–2c]; 10 – *Cosmorhappe sinuosa* (Azpeitia) [Ksiaziewicz, 1970, с. 295, фиг. 2a]; 11 – *Palaeopascichnus sinuosus* Fedonkin nov. sp. (табл. XV, 3); 12 – *Rhizocorallium irregulare* Mayer [Fürsich, 1974a, фиг. 2, табл. 4a]; 13 – *Spirophycus bicornis* Häntzschel [Häntzschel, 1975, с. W104, фиг. 64–1a];



16 - *Helicolithus sampelayoi* Azpeitia [Häntzschel, 1975, с. W68, фиг. 42-2a, c];
 18 - *Syringomorpha nilssoni* (Torell) [Lendzion, 1972, табл. IX, фиг. 1, 6]; 19 - *Dictyodora simplex* Seilacher [Häntzschel, 1975, с. W60, фиг. 38-2b]; 22 - *Dictyodora simplex* Seilacher [Häntzschel, 1975, с. W60, фиг. 38-2a]; 24 - *Heliochone hunsrueckiana* Seilacher et Hemleben [Häntzschel, 1975, с. W69, фиг. 43-2a]; 27 - *Teichichnus rectus* Seilacher [Häntzschel, 1975, с. W115, фиг. 74-4a]; 30 - Vertically retrusive *Rhizocorallium* [Sellwood, 1970, с. 493, табл. 1a]; 31 - *Asterosoma* (Form Helicoid Funnel) [Frey, Howard, 1970, с. 146, фиг. 2b; с. 153, фиг. 8h]; 32 - *Oldhamia antiqua* Kinahan [Crimes, 1976, с. 57, фиг. 3]; 33 - *Oldhamia radiata* Kinahan [Crimes, 1976, с. 59, фиг. 4, 5]; 35 - Small teichichnia [Martinsson, 1965, с. 215, фиг. 25, B, C]; 36 - *Chondrites furcatus* von Sternberg [Häntzschel, 1975, с. W51, фиг. 32-1d]; 39 - *Rhizocorallium irregulare* Mayer [Fürsich, 1974a, фиг. 1, 2, табл. 4a]; 41 - *Chondrites*, type C [Häntzschel, 1975, с. W51, фиг. 32-16]; 42 - *Taenidium* sp. [Häntzschel, 1975, с. 113, фиг. 70-1b]; 43 - *Bostricophyton pantanelli* Fuchs. [Häntzschel, 1975, с. W46, фиг. 28-3]; 45 - *Gyrolithes* Häntzschel; 48 - *Rhizocorallium uliarense* Firtion [Fürsich, 1974a, с. 23, фиг. 2]; 51 - *Zoophycos* [Häntzschel, 1975, с. W7, фиг. 1 - 53].

к их более тесному расположению (*Palaeohelminthoida*). В мелу обе тенденции достигают кульминации (*Helminthoida*). Подобное усложнение во времени следов, относящихся к одной конкретной ЭПР, иногда называют филогенетической оптимизацией поведения, связанного с питанием [Seilacher, 1974], хотя продюсеры этих следов могли и не быть связанными отношением предок – потомок.

Наряду с долгоживущими ЭПР, к которым относится меандрическая, радиальная и некоторые другие, существуют, видимо, и такие, которые не наследуются в ходе эволюции поведения грунтоедов. К последним, возможно, относится ЭПР типичного вендского вида *Harlaniella podolica* (см. рис. 5, 12).

Многообразие и сложность ископаемых следов, известных по многочисленным публикациям, в том числе крупным сводкам и обобщениям [Abel, 1935; Lessertisseur, 1955; Häntzschel, 1962, 1975; Trace Fossils, 1970, 1977; The study..., 1975; Ksiazkiewicz, 1977; и др.], показывают, что эволюция поведения грунтоедов шла не только по пути образования новых ЭПР, число которых, видимо, ограничено. Имеется и другой путь эволюции поведения: новые и все более сложные реализации пространства здесь появляются в результате сочетания (комбинации) различных ЭПР. При этом сочетаться могут не только разные ЭПР, но и одинаковые. Примером комбинации одинаковых ЭПР может служить *Cosmorhaphé* Fuchs, представляющий собой меандрирующий след; в нем явно видны крупные меандры первого порядка, по которым развиты мелкие меандры второго порядка (рис. 14, 10). Однако сочетания одинаковых ЭПР относительно редки. Пространственные реализации, образованные путем комбинации ЭПР, мы будем называть сложными пространственными реализациями (СПР). Следы, отвечающие одной конкретной СПР, часто принадлежат к разным родам и видам и нередко демонстрируют усложнение поведения во времени. Это было показано А.Зейлахером [Seilacher, 1967, 1974] на примере рода *Dictyodora* Weiss.

Причины комбинирования ЭПР могут быть разными. В одних случаях – это оптимизация использования осадка, в других – реакция на периодические изменения условий среды обитания. Примером последнего может служить вертикально-ретрузивный *Rhizocorallium* (см. рис. 14, 30). Подобные следы образовались в условиях высокой скорости осадконакопления, когда животному приходилось время от времени перерывать норку, чтобы держаться на определенном расстоянии от поверхности осадка, оптимальном для дыхания и питания [Fürsich, 1974в].

Выводы о путях и характере эволюции поведения грунтоедов, изложенные в настоящей главе, а также введение понятий элементарных и сложных пространственных реализаций, по мнению автора, намечают возможность создания классификации ископаемых следов с повторяющимися элементами симметрии. В основу этой классификации могут быть положены ЭПР, как общие для многих СПР, так и неизвестные в комбинациях с другими ЭПР. На рис. 14 изображены лишь небольшая часть ЭПР, наиболее часто наблюдаемых в комбинациях, и их комбинации или СПР, которые демонстрируются ископаемыми следами, описанными из отложений различного возраста. В комбинаторике ЭПР существуют маловероятные и запрещенные сочетания. В то же время возможность существования некоторых СПР (свободные клетки) позволяет прогнозировать еще неизвестные формы пространственной реализации.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ФАУНЫ
И ИСКОПАЕМЫХ СЛЕДОВ

METAZOA

ТИП COELENTERATA

КЛАСС HYDROZOA

Род *Nemiana* Paliј, 1976*Nemiana simplex* Paliј

Табл. III, 2, 9

Синониму см.: Палиј, 1976, с. 70

Описание. Дисковидные слегка выпуклые слепки с гладкой поверхностью, иногда с нерегулярными морщинами (следы деформации). Встречаются обычно в скоплениях. Наиболее крупные экземпляры иногда несут еле заметные тончайшие концентрические бороздки. Диаметр слепков 10–30, высота – 0–3 мм.

Распространение. Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря; могилевская (ямпольские слои), ярьшевская (бернашевские слои) и нагорянская (джуржевские слои) свиты Подолии.

Материал. 9 слепков хорошей сохранности из слоя 11 разреза валдайской серии по руч. Медвежьему на Зимнем берегу Белого моря (между Вепревским и Зимнегорским маяками).

Род *Tirasiana* Paliј, 1976*Tirasiana disciformis* Paliј

Табл. II, 4

Tirasiana disciformis: Палиј, 1976, с. 71–72, табл. XXII, фиг. 4; табл. XXIII, фиг. 1–2.

Tirasiana cf. centralis: Беккер, 1977, с. 96, таблица, фиг. 2.

Cyclomedusa cf. plana: Палиј, 1976, с. 70, табл. XXI, фиг. 3.

Описание. Круглые или слегка овальные плоские слепки, имеющие форму двух наложенных концентрических дисков с небольшим бугорком в центре меньшего нижнего диска (позитивный гипорельеф). У наиболее крупных экземпляров по краям дисков наблюдаются волнистые концентрические морщины, у мелких форм они отсутствуют. Последние часто встречаются по два экземпляра, которые взаимно деформируют друг друга.

Размеры наиболее крупного образца (в мм). Диаметр главного диска 100, диаметр меньшего диска 48, диаметр центрального бугорка 10.

Распространение. Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря; ярьшевская свита, бернашевские слои, Среднее Приднестровье; чернокаменная свита сывицкой серии Среднего Урала.

Материал. 1 экз. крупный из средней части разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря и 6 экз. более мелких из нижней части этого разреза.

Табл. I, 1–6

Медузообразный организм, близкий к *Beltanella gilesi* Sprigg: Стратиграфия СССР, 1963, табл. 18, рис. 8, 8а.

Beltanelliformis brunsaе Menner: Кирсанов, 1968, с. 90, рис. 1; Келлер и др., 1974, с. 132, табл. I, фиг. 10.

Beltanelloides sorichevae Sokolov: Соколов, 1972, табл. IV, рис. 1–7; Sokolov, 1973, с. 313, фиг. 5, № 1–5; Соколов, 1976б, с. 138, рис. А.

Описание. Выпуклые или слегка уплощенные слепки (позитивный гипорельеф), в плане округлые или слегка деформированные, с тонкими концентрическими морщинками преимущественно по периферии и гладкой, почти плоской центральной частью. Морщинки не являются правильно концентрическими, но могут сливаться и разветвляться. Сохраняются они не всегда, а у мелких форм диаметром менее 5 мм редки или отсутствуют. Крупные экземпляры диаметром до 20 мм иногда имеют около центра небольшие углубления (табл. I, 2, 3). Эта особенность может иметь большое таксономическое значение и экземпляры с подобным углублением пока относятся нами к *B. brunsaе* условно, до получения дополнительного материала.

Распространение. Венд, валдайская серия, север Русской платформы.

Материал. Более 200 экз. из разреза валдайской серии на Онежском полуострове в 5 км выше устья р. Сюзумы.

Род *Cyclomedusa* Sprigg, 1974

Cyclomedusa davidi Sprigg

Табл. II, 5, 6

Cyclomedusa davidi Sprigg: Sprigg, 1947, табл. III, фиг. 1; Sprigg, 1949, табл. XIV, фиг. 1, 2, 4; Treatise..., 1956, с. F153, фиг. 122–2, 3; Wade, 1968, с. 251, фиг. 13, 14, 15; Wade, 1972b, табл. 41, фиг. 1–5, текст–фиг. 4. *Madigania annulata* Sprigg: Sprigg, 1949, табл. XVI, фиг. 1, 2; Treatise..., 1956, с. F154, фиг. 124.

Spriggia annulata (Sprigg): Глесснер, 1963, таблица, фиг. 3; Стратиграфия СССР, 1963, табл. 18, фиг. 7.

Tirasiana centralis Becker: Беккер, 1977, с. 96, таблица, фиг. 1.

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

Распространение. Венд, валдайская серия, Зимний берег Белого моря; чернокаменная свита сыльвицкой серии Среднего Урала; кварциты Паунд Южной Австралии; серия Консепшен, юго–восток о. Ньюфаундленд.

Материал. 12 экз. из валдайской серии, на Зимнем берегу Белого моря.

Cyclomedusa cf. *plana* Glaessner et Wade

Табл. II, 7; табл. III, 4

Описание. Широкий плоский диск иногда расчленен нерегулярными радиальными бороздками (табл. II, 7), что более характерно для крупных экземпляров с диаметром зонтика более 30 мм. У мелких экземпляров зонтик обычно гладкий. Центральная концентрически устроенная зона с аборальной стороны имеет вид бугорка, окруженного концентрическими морщинками, а с оральной стороны – напоминает вложенные друг в друга и несколько смещенные блюдца (табл. III, 4).

Размеры. Диаметр зонтика 15–45 мм, диаметр центральной концентрически морщинистой зоны обычно около 1/3 диаметра зонтика.

Распространение. Венд, валдайская серия, Зимний берег.

Материал. 15 экз. хорошей сохранности из слоя 1 разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря (между Вепревским и Зимнегорским маяками).

Cyclomedusa radiata Sprigg

Табл. II, 1

Cyclomedusa radiata Sprigg: Sprigg, 1949, табл. XIII, фиг. 2, табл. XIV, фиг. 3, табл. XV, фиг. 1, табл. XVIII, фиг. 1; Treatise... , 1956, фиг. 60 (4); Wade, 1972a, табл. 42, фиг. 1, 2.

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

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

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

Материал. 1 экз. из слоя 11 разреза валдайской серии по руч. Медвежьему на Зимнем берегу Белого моря (между Вепревским и Зимнегорским маяками).

Cyclomedusa minuta Fedonkin sp. nov.

Табл. IV, 2

Голотип. ГИН, № 4464/112. Валдайская серия (венд). Онежский полуостров, правый берег р. Сюзьмы в 5,5 км выше устья, верхняя (глинистая) толща.

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

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

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

Распространение. Венд, валдайская серия, Онежский полуостров.

Материал. 1 экз. хорошей сохранности и несколько экземпляров, относящихся, возможно, к этому виду, но плохой сохранности, из глинистой толщи разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5,6 км выше устья (Онежский полуостров).

Cyclomedusa delicata sp. nov.

Табл. II, 2

Голотип. ГИН, № 4464/336. Валдайская серия (венд). Онежский полуостров, правый берег р. Сюзьмы в 11 км выше устья.

Описание. Крупное овальное плоское тело с конической центральной частью и многочисленными концентрическими валиками, равномерно покрывающими все тело и разделенными тончайшими бороздками. Концентрические валики в цент-

ральной части тела несколько уже, чем в широкой и плоской периферической части, где ширина валиков по мере удаления от центра практически не меняется как-нибудь направленно, хотя и колеблется. Редкие более широкие валики, характерные для центральной части тела, иногда образуют концентрические уступы.

Размеры наиболее крупного экземпляра (№ 4464/335) (в мм). Диаметр зонтика 116, ширина тонких концентрических валиков 0,5–1,2, ширина широких валиков до 2,5. Количество валиков может достигать 40, а возможно, и более.

Сравнение. Описанная форма морфологически близка к *Cyclomedusa davidi* Sprigg, отличается значительно большим количеством концентрических валиков, их меньшей шириной и выдержанностью ширины каждого валика. От *C. minuta* sp. nov. описанный вид отличается значительно большими размерами и конической формой центральной части.

Распространение. Венд, валдайская серия, Онежский полуостров.

Материал. 2 экз. хорошей сохранности из глинистой толщи разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 11 км выше устья (Онежский полуостров).

КЛАСС SCYRHOZOA

Род *Albumares* Fedonkin, 1976

Albumares brunsaе Fedonkin

Табл. IV, 1, 6

Albumares brunsaе Fedonkin: Келлер, Федонкин, 1976, с. 38, табл. I, фиг. 1, 2.

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

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

Распространение. Венд, валдайская серия, Онежский полуостров.

Материал. 2 экз. хорошей сохранности из песчанистой толщи разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше устья (Онежский полуостров).

COELENTERATA INCERTAE SEDIS

Род *Nimbia* Fedonkin, 1980

Типовой вид *N. occlusa* Fedonkin

Диагноз. Мелкие медузоидные с плоским гладким зонтиком, по краю которого проходит окаймляющий валик (кольцевой канал?). Шупальца отсутствуют. Признаков центрального ротового отверстия, ротовых рук или радиальных каналов не наблюдается.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. В ископаемом состоянии подобные образования автору неизвестны. Некоторое чисто внешнее сходство можно усмотреть с нынеживущей трахимедузой *Solmissus* [Nyman, 1940], которая, как и *Nimbia*, имеет гладкую центральную часть и баранковидное утолщение по краю зонтика, но в отличие от нимбии обладает тонкими шупальцами.

Nimbia occlusa Fedonkin, 1980

Табл. XXXII, 3, 6

Голотип. ГИН, № 4482/199. Валдайская серия (венд). Архангельская область, Зимний берег Белого моря, между ручьями Медвежьим и Еловым.

Описание. Отпечатки зонтика сохраняются в виде замкнутого валика кольцевидной или овальной формы на подошве прослоев алевролита (позитивный гипорельеф). Обширное поле внутри кольца обычно гладкое, реже в его центре наблюдается небольшой пологий бугорок с острой вершиной. Радиус центральной гладкой зоны в 3–5 раз превышает ширину внешнего валика. Последний в низком рельефе пологий и гладкий, а в более высоком рельефе можно видеть регулярные слабые пережими валика или (реже) поперечные бороздки.

Размеры (в мм). Диаметр кольца 15–40, ширина валика 3–5, расстояние между пережимами валика 1,5–4.

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

Материал. Около 15 экз. различной сохранности найдено в слое 1 разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря.

Род *Pinegia* Fedonkin, 1980

Типовой вид. *P. stellaris* Fedonkin.

Диагноз. Чашевидное тело с гладкой или концентрически морщинистой аборальной частью и многочисленными щупальцами, радиально отходящими от внешнего края тела. Сохраняется в негативном эпирельефе, реже в позитивном гипорельефе.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. План строения пинегии отвечает морфологии одиночных полипов низших Hydrozoa, но более детальное сравнение затруднительно из-за отсутствия тонких черт строения. Близкая по плану строения форма была описана как *Medusina filamentis* из докембрийских кварцитов Паунд Южной Австралии [Sprigg, 1949]. Позже это название было сведено в синонимизму *Pseudorhizostomites howchini* Sprigg [Glaessner, Wade, 1966].

Pinegia stellaris Fedonkin, 1980

Табл. XXX, 1–3

Голотип. ГИН, № 4482/25. Валдайская серия (венд). Архангельская область, Зимний берег Белого моря, между ручьями Медвежий и Еловым.

Описание. Относительно невысокое тело полипа при жизни было значительно погружено в осадок, о чем свидетельствуют рельефность центральной части слепков и более низкое положение отпечатков базальной части полипа по отношению к плоскости, несущей отпечатки щупалец. Подошва полипа обычно гладкая, плоская или выпуклая. Изредка наблюдаются концентрические морщинки (табл. XXX, 2). Различия в строении подошвы полипов определяются, вероятно, разной сохранностью. Щупальца простые, редко головчатые, тонкие, средней длины; их число колеблется от 15–20 у мелких особей до 40 и более у крупных экземпляров.

Размеры (в мм). Диаметр полипа (без щупалец) 3–20, толщина щупалец 0,3–2, их длина 3–15, высота слепка полипа до 4.

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

Материал. Более 20 слепков и отпечатков различной сохранности найдено в слое 1 разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря.

Род *Veprina* Fedonkin, 1980

Типовой вид. *V. undosa* Fedonkin.

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

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. По характеру ребристости зонтик близок к родам *Peytoia* Walkott из среднего кембрия Канады или *Actinophyllum* Phillips из девона

Англи [Treatise ... , 1956]; отличается наличием двух концентрических зон, большим количеством ребер и, по-видимому, более эластичным телом.

Veprina undosa Fedonkin, 1980

Табл. XXXI, 1

Голотип. ГИН, № 4482/29. Валдайская серия (венд). Архангельская область, Зимний берег Белого моря, между ручьями Медвежьем и Еловым.

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

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

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

Материал. Голотип (слепок и неполный отпечаток) хорошей сохранности и несколько фрагментов, относящихся, возможно, к этому виду, найдены в слое 1 разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря.

Род *Paliella* Fedonkin, 1980

Типовой вид. *P. patelliformis* Fedonkin.

Диагноз. Мелкие медузоидные формы. В центре гладкого зонтика расположен бугорок с уплощенной вершиной, опоясанный кольцевым желобком. Шупальца отсутствуют. Радиальные элементы морфологии (обычно нерегулярные одиночные и парные бороздки) наблюдаются лишь у наиболее крупных экземпляров.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Близок по строению к роду *Cyclomedusa*, отличается отсутствием концентрических борозд по всему зонтику или в центральной части, как у *C. plana* Glaessner et Wade. Мелкие палиеллы напоминают *Medusinites asteroides* Sprigg, отличаются отсутствием четких радиальных борозд, пересекающих внешнюю зону последних.

Paliella patelliformis Fedonkin, 1980

Табл. XXXI, 2, 3; XXXII, 1, 2

Голотип. ГИН, № 4482/51-1. Валдайская серия (венд). Архангельская область, Зимний берег Белого моря, устье руч. Елового.

Описание. У наиболее крупных экземпляров наблюдаются слабые ундуляции краевой части зонтика или его латеральные деформации, а также радиальные желобки, глубокие и короткие, отходящие от края зонтика (табл. XXXI, 3), или тонкие одиночные или парные, доходящие от края зонтика до центрального кольцевого желобка. Внутренняя часть, окаймленная кольцевым желобком, лишена радиальных борозд и у крупных экземпляров относительно плоская, а у мелких слегка выступающая в виде бугорка с плоской вершиной. Мелкие юные экземпляры сохраняются в виде более выпуклых слепков, чем крупные. Нередки случаи нахождения группами, иногда парами, в которых особи тесно прижаты друг к другу и окаймлены общей неширокой зоной (табл. XXXII, 2). Такое нахождение, возможно, свидетельствует о том, что палиеллы размножались делением или почкованием.

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

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

Материал. Около 20 экз. хорошей сохранности найдено в слое 1 разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря.

Род Pomoria Fedonkin, 1980

Типовой вид. *P. corolliformis* Fedonkin.

Диагноз. Мелкие медузы, субумбрелла которых несет два венчика тесно расположенных щупалец – приротовой и краевой. Приротовой венчик окружает заметно выступающий манубриум с небольшим круглым ротовым отверстием.

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Близкие по морфологии формы среди ископаемых и современных медуз автору неизвестны. План строения субумбреллы поморий несколько напоминает оральный конец актиний и анемонов, хотя двойной венчик щупалец встречается не только у актинарий (Anthozoa), но и у Hydrozoa, в частности у одиночных полипов *Branchiocerianthus*, *Suncoryne* и *Corymorpha* [Зенкевич, 1937; Нуман, 1940].

Pomoria corolliformis Fedonkin, 1980

Табл. XXX, 4

Голотип. ГИН, № 4482/203А. Валдайская серия (венд). Архангельская область, Зимний берег Белого моря, руч. Медвежий.

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

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

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

Материал. 2 экз. хорошей сохранности найдены в слое 11 разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря.

Род Bonata Fedonkin, 1980

Типовой вид. *B. septata* Fedonkin.

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

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Центральная часть *Bonata* несколько напоминает *Peytoia nat-horsti* Walcott из среднего кембрия Британской Колумбии [Treatise..., 1956]; отличается от последней отсутствием четырехлучевой симметрии и широкой внешней зоной.

Bonata septata Fedonkin, 1980

Табл. XXX, 5–7

Голотип. ГИН, № 4482/51–7. Валдайская серия (венд). Архангельская область, Зимний берег Белого моря, устье руч. Елового.

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

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

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

Материал. 4 экз. различной сохранности найдены в слое 1 разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря.

Род *Protodipleurosoma* Sprigg, 1949

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

Типовой вид. *P. wardi* Sprigg, 1949.

Диагноз. Отпечаток эксумбреллы округлый. Широкое внешнее кольцо (вельюм?) покрыто узкими концентрическими бороздками. Срединное поле большое, округлое, с овоидальной, неровно сжатой и разделенной на лопасти центральной площадью (желудок?) и нерегулярно развитыми радиальными желобками (радиальные каналы?), недихотомически ветвящимися. Первичные желобки глубокие, достигающие субмаргинального желобка (радиальный канал?), дающие начало более коротким желобкам путем разветвления около основания [Sprigg, 1949].

Видовой состав. Два вида: *P. wardi* Sprigg из верхнего докембрия Южной Австралии и *P. rugulosum* Fedonkin из венда Архангельской обл.

Замечания. Род *Protodipleurosoma* был описан Р. Сприггом [Sprigg, 1949] на очень скудном материале, что отчасти послужило поводом для отнесения названия типового вида *P. wardi* к синониму *Ediacaria flindersi* Sprigg [Glaessner, Wade, 1966]. Более обширный материал значительно лучшей сохранности из валдайской серии Зимнего берега показывает, что *Protodipleurosoma* является совершенно особым родом среди докембрийских кишечнополостных.

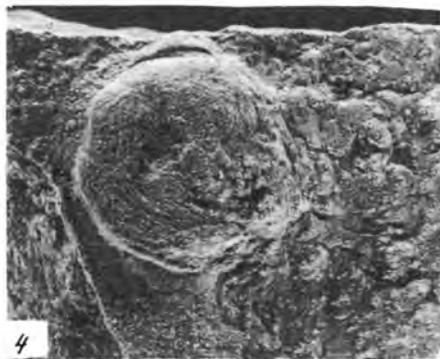
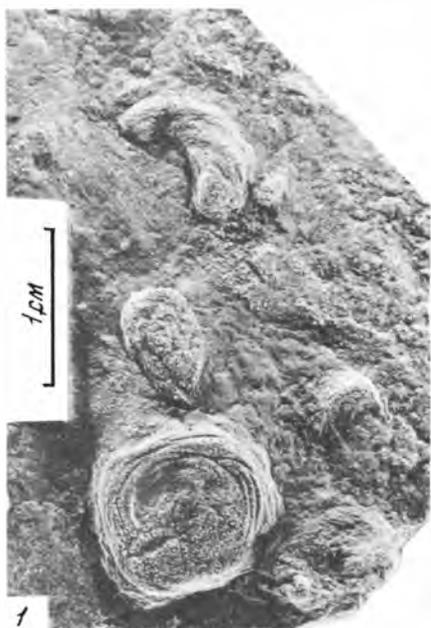
Protodipleurosoma rugulosum Fedonkin, 1980

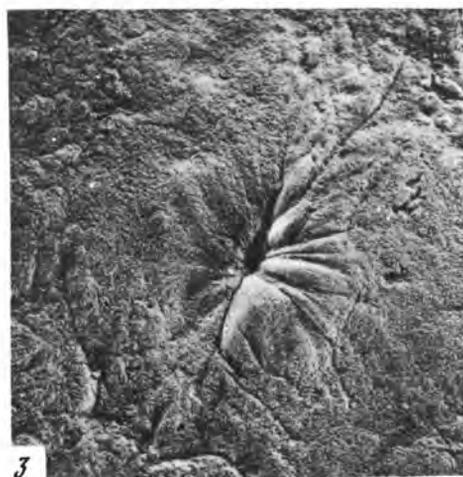
Табл. XXXI, 4–6

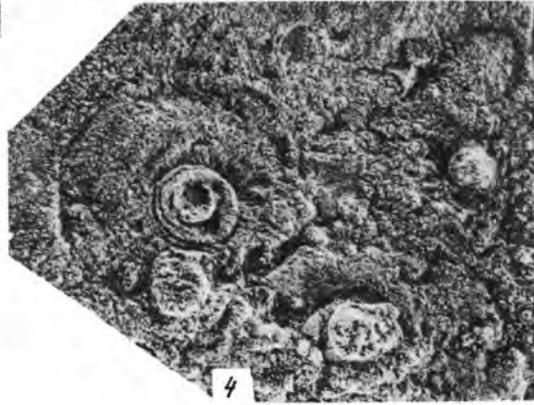
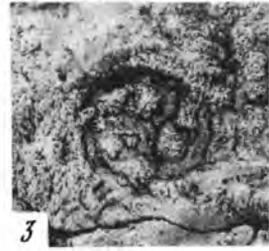
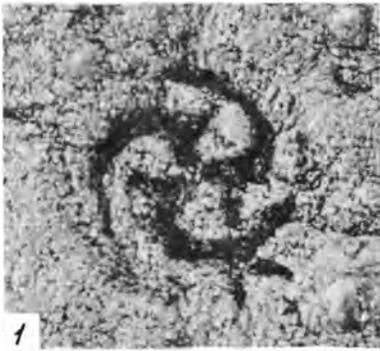
Голотип. ГИН, № 4482/21. Валдайская серия (венд). Архангельская область, Зимний берег Белого моря, между ручьями Медвежий и Еловым.

Описание. Медианная борозда обычно расположена не строго по середине овального отпечатка и делит центральный диск на две неравные вытянутые лопасти. Мелкие борозды и морщинки, радиально отходящие от меридианной борозды или из продолговатого центрального углубления, делаются тоньше к периферии центрального диска и не заходят на кольцевую зону. Последняя хорошо сохраняется у крупных экземпляров, а у мелких сильно редуцирована или отсутствует. На голотипе по периферии тела видны полукруглые выросты, которые могут отвечать репродуктивным органам или отпочковывающимся дочерним особям (табл. XXXI, 5). Как правило, одна из лопастей центрального диска бывает сильнее испещрена радиальными морщинами, чем другая.

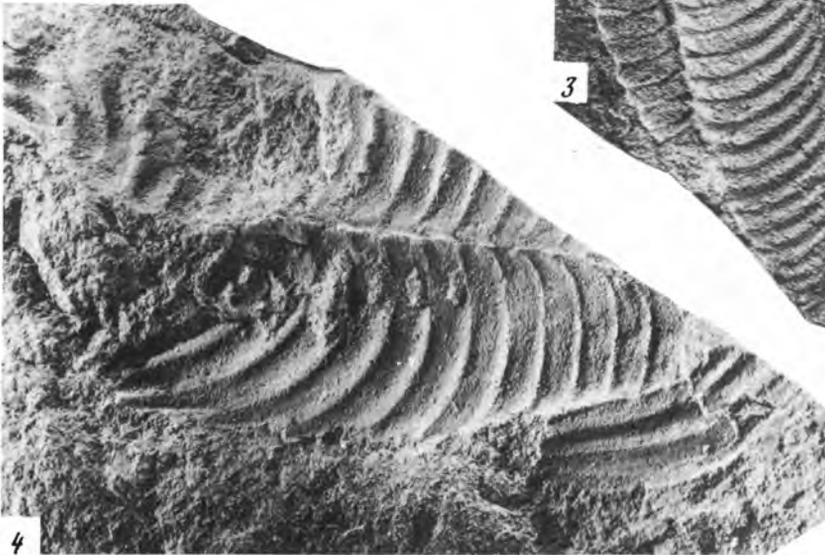
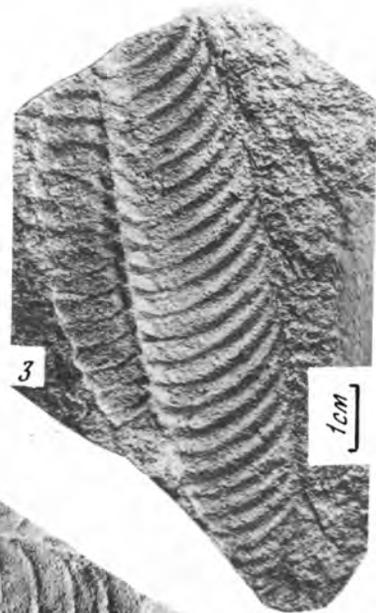
Размеры (в мм). Диаметр тела 15–30, диаметр центрального диска 15–60, ширина радиальных морщинок 0,5–3.





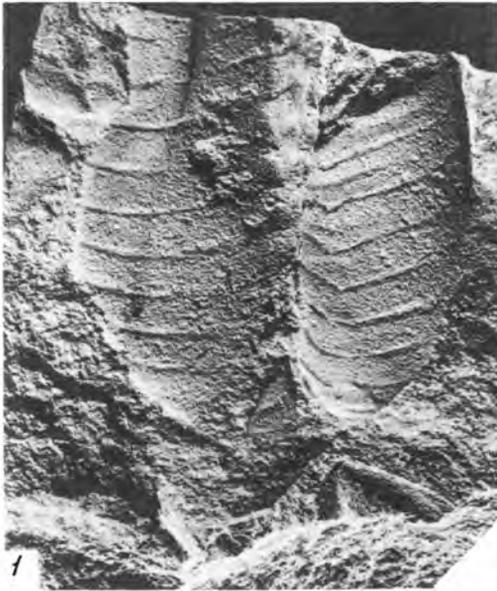




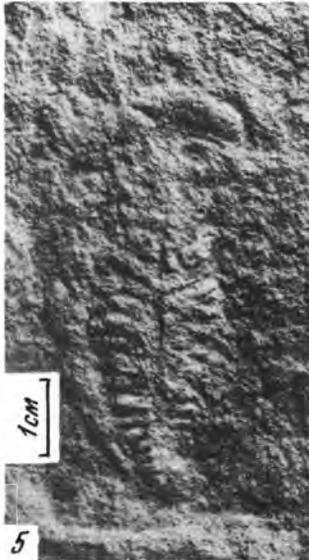
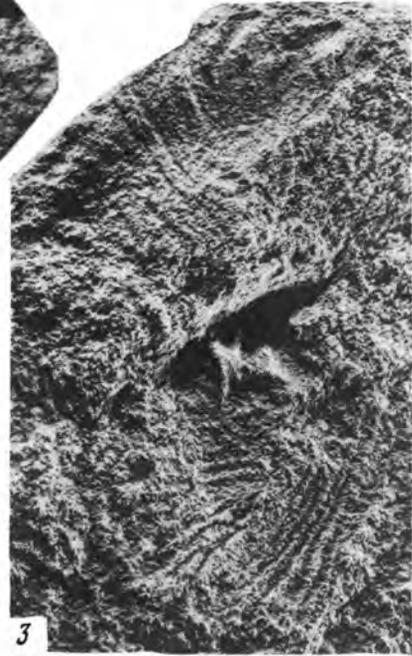
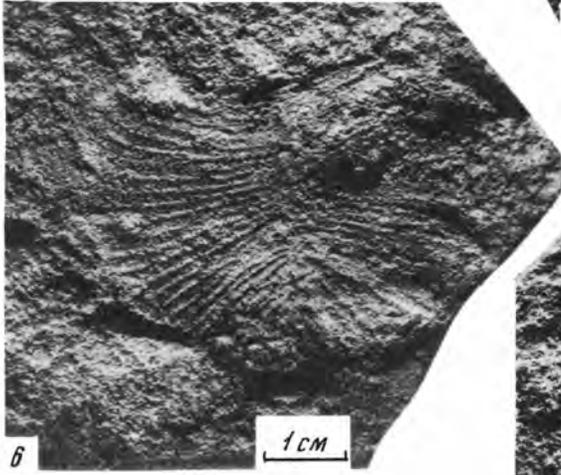
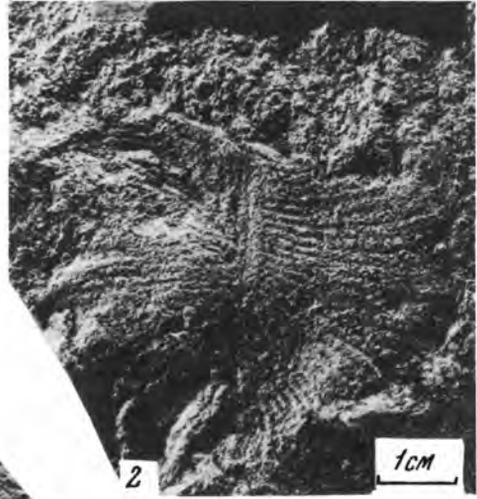
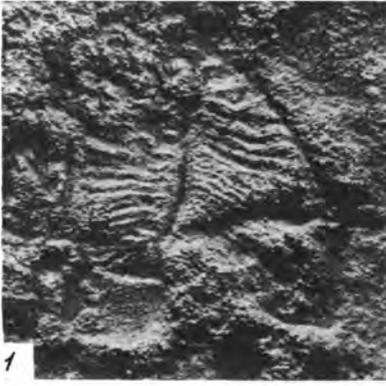






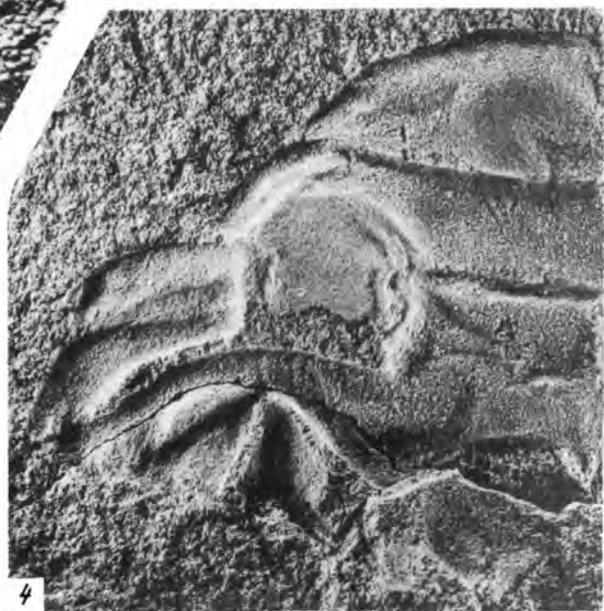


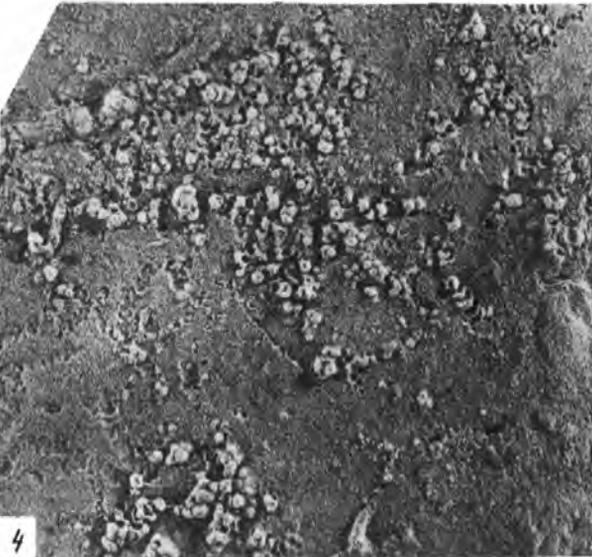
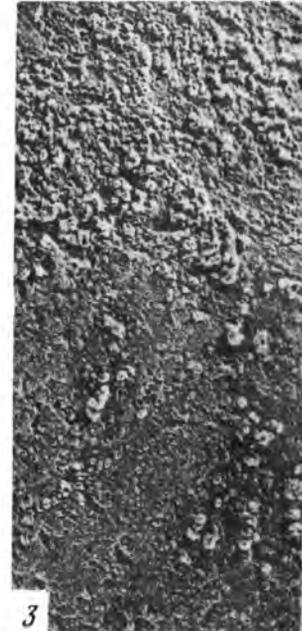
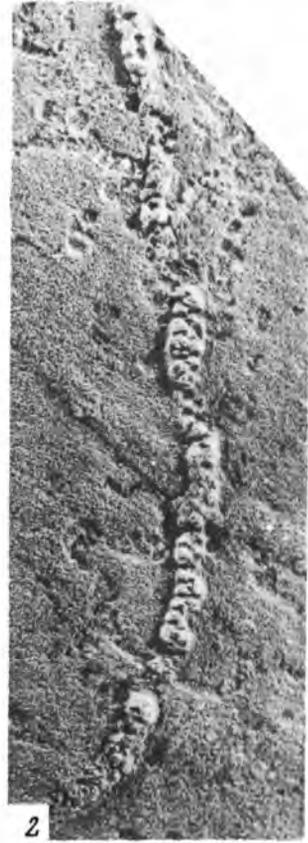


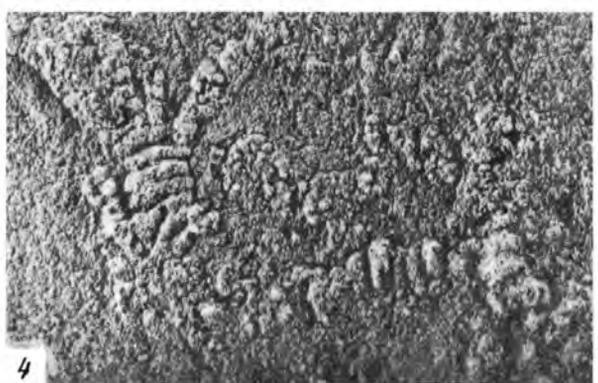
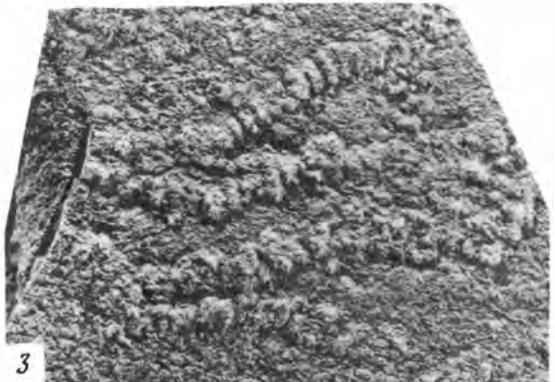
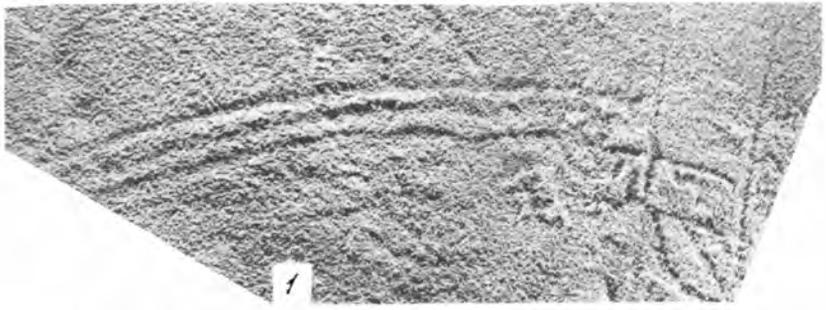


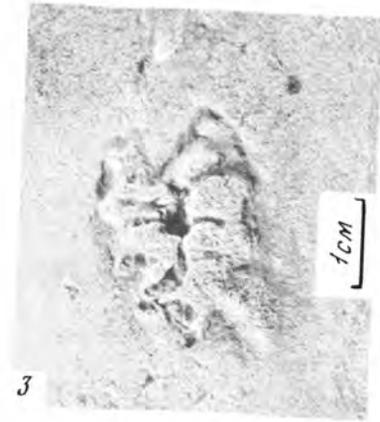


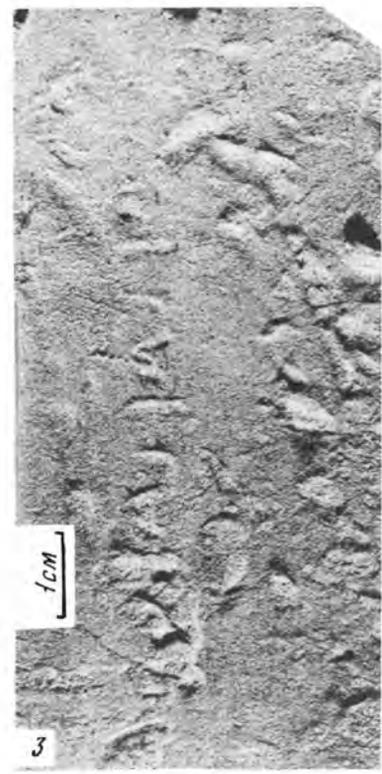


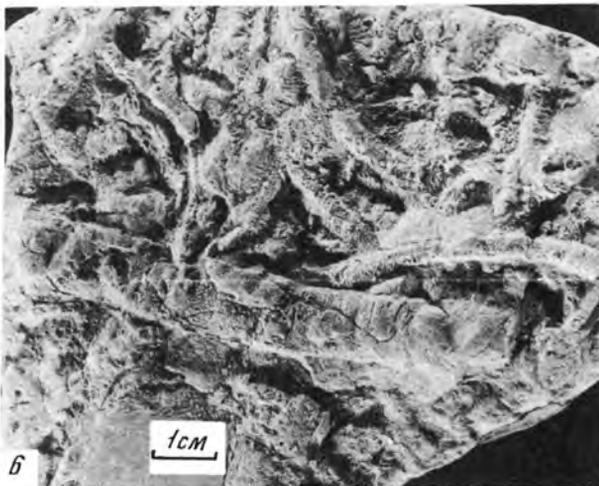
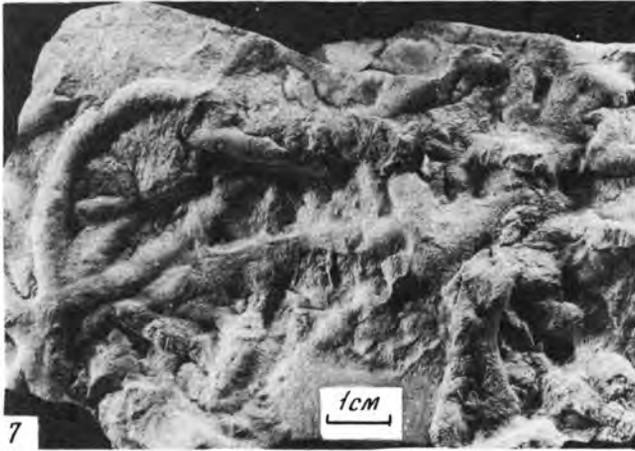
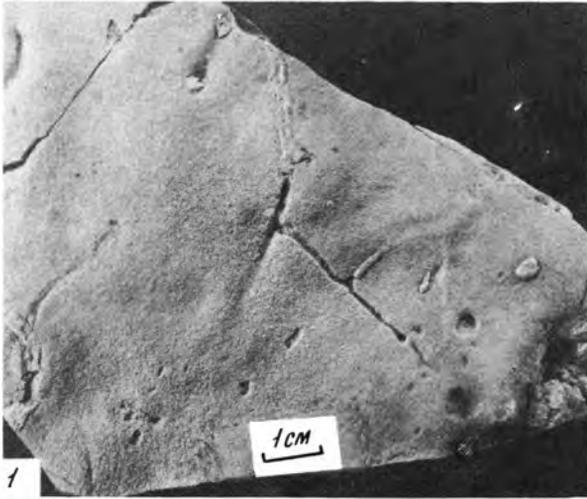


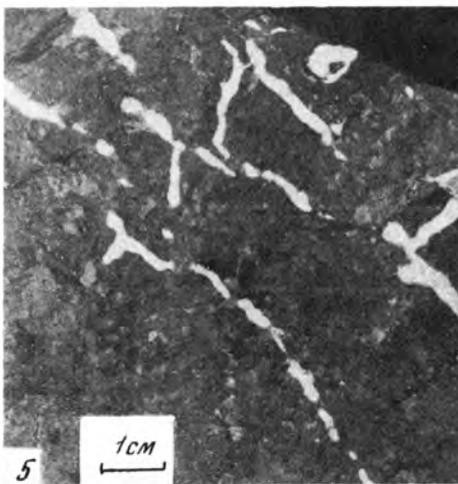
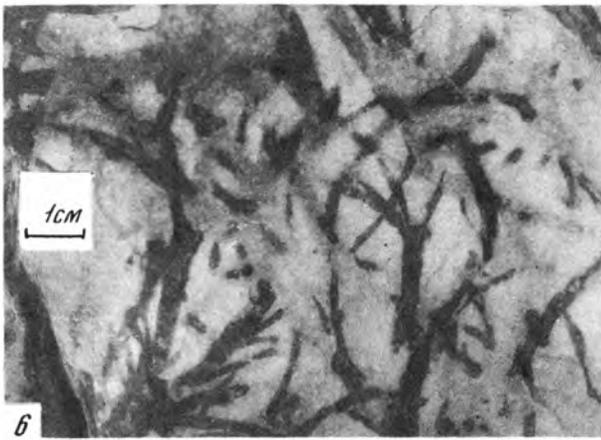
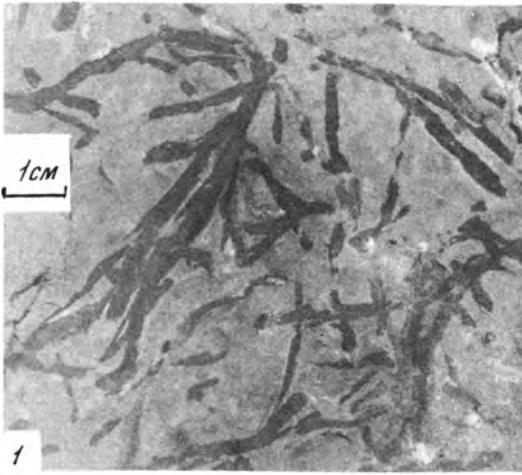


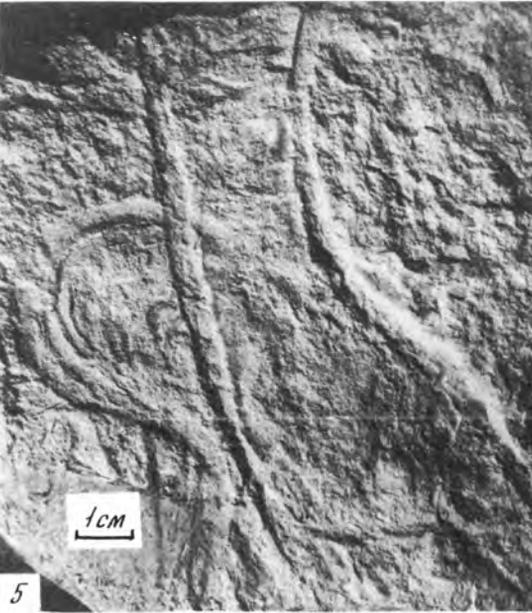


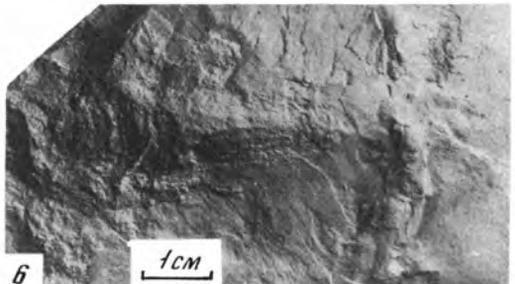
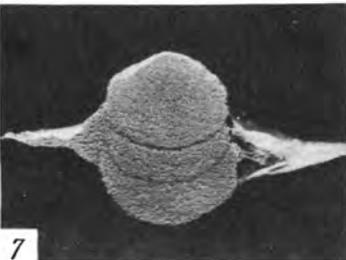
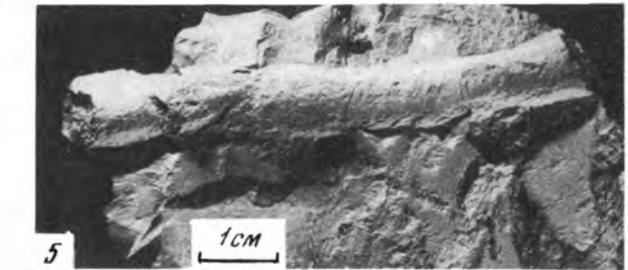
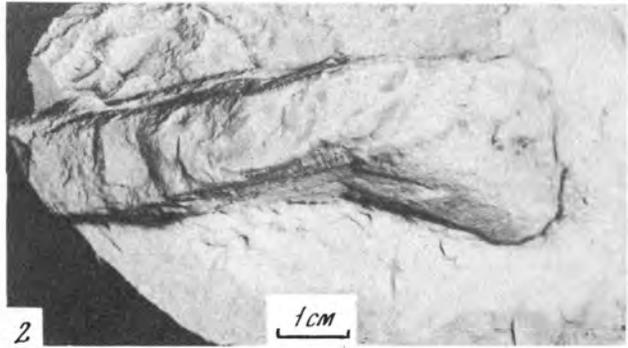
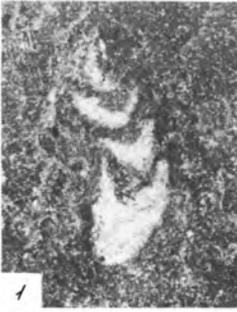


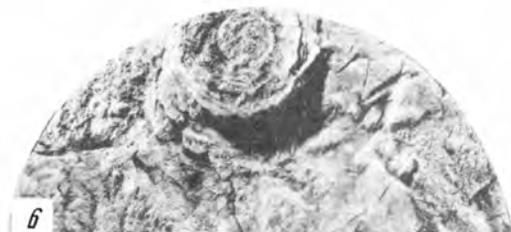


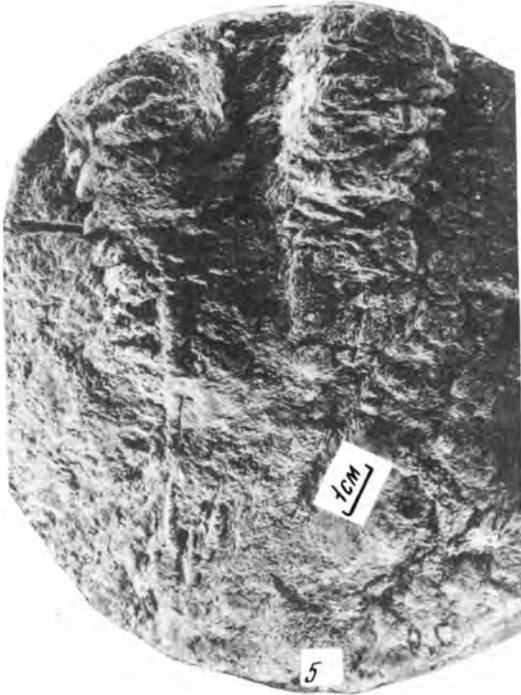
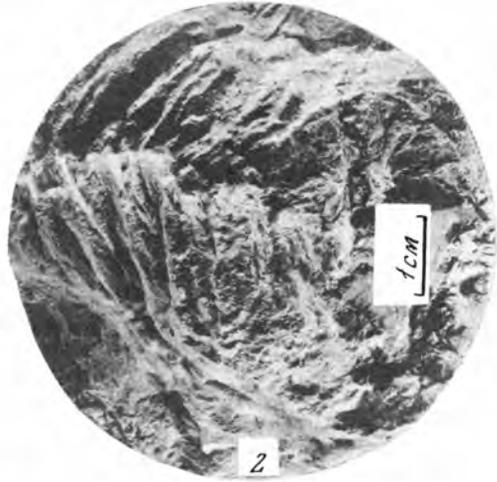


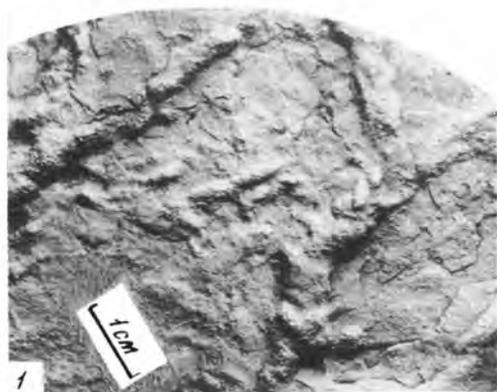


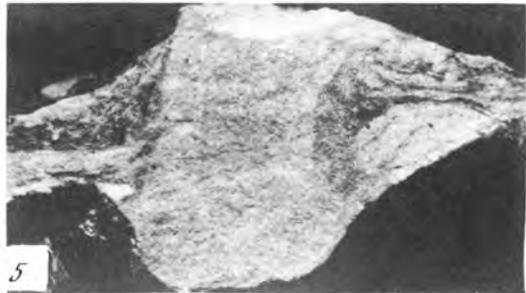
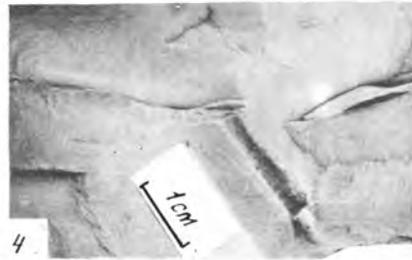
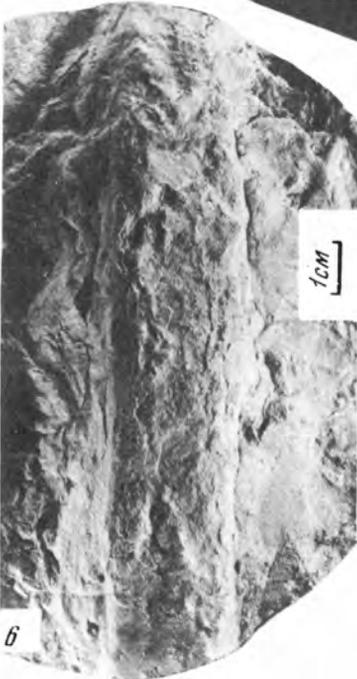
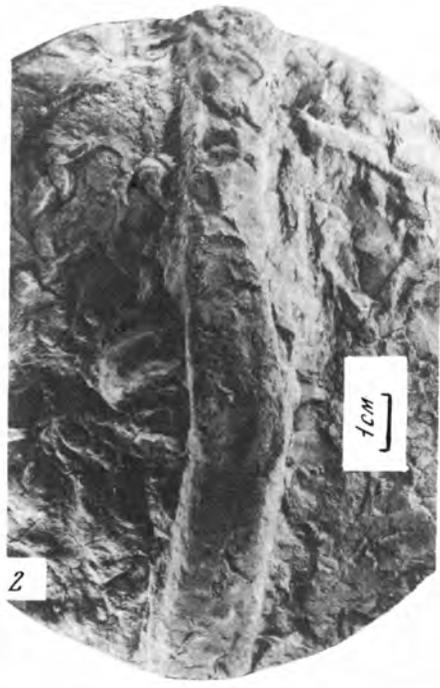


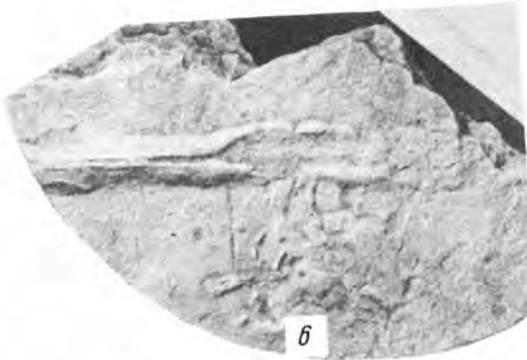


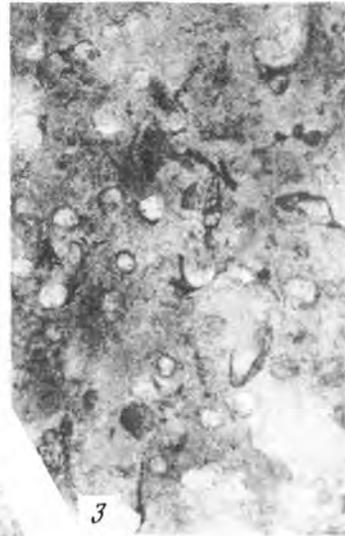
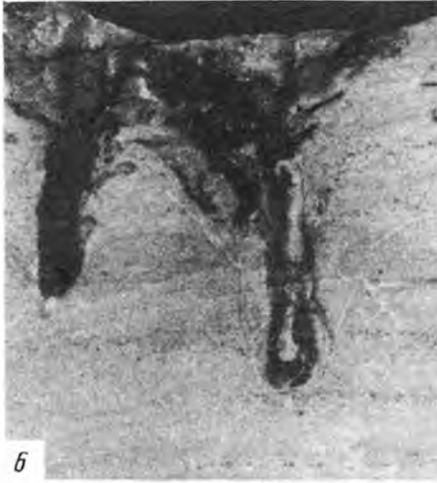


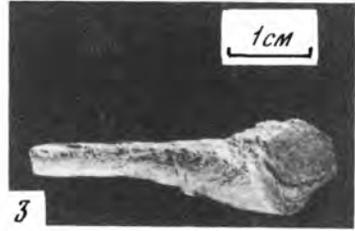


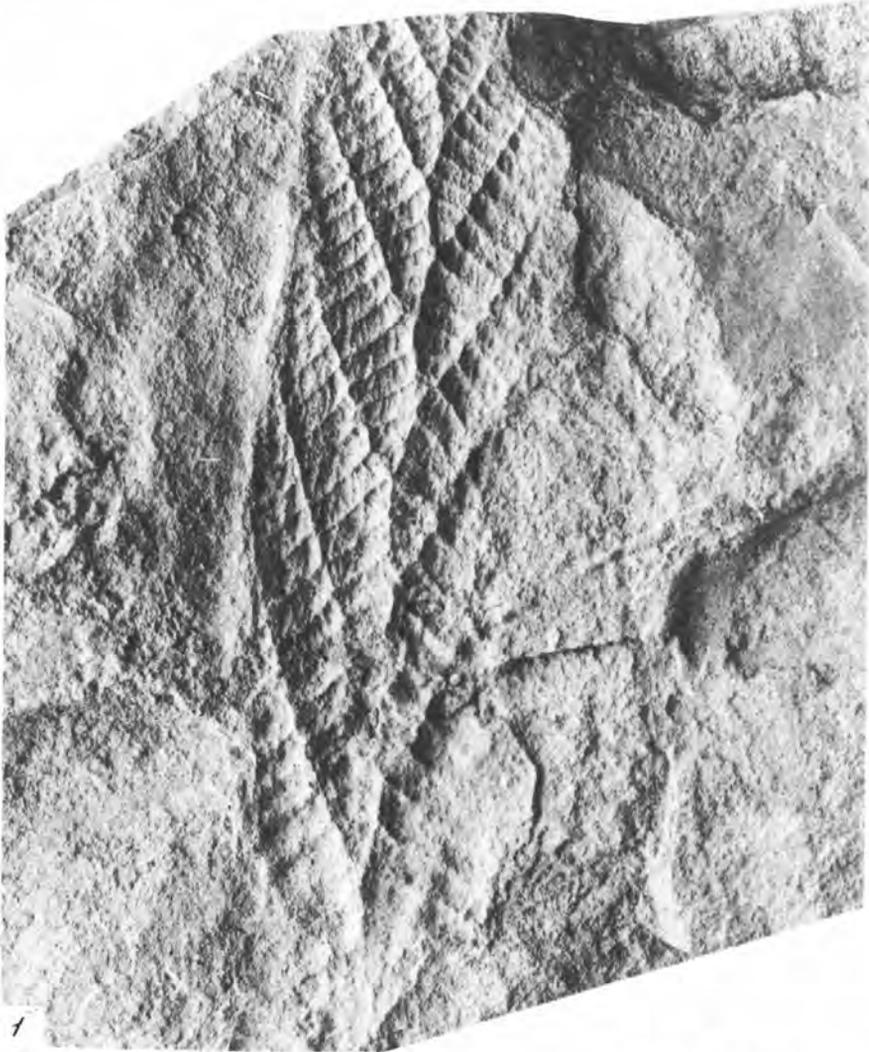




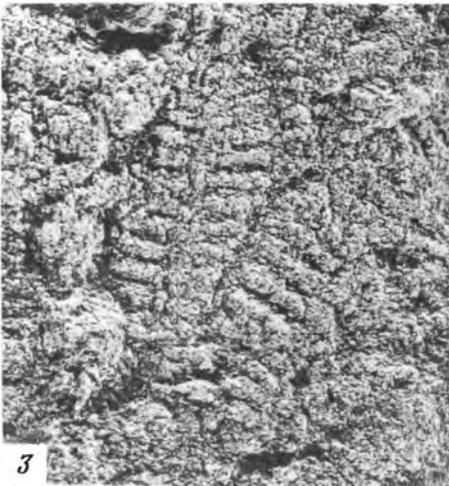








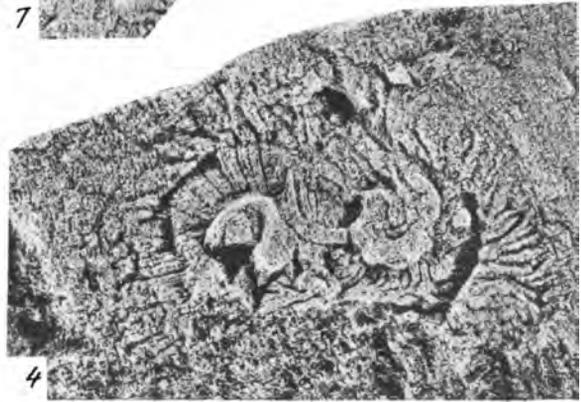
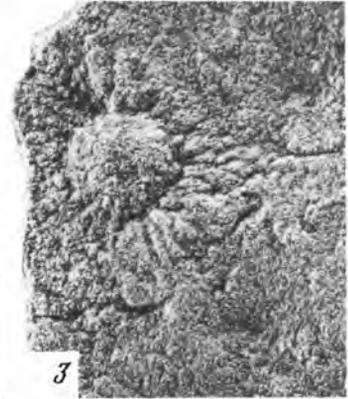
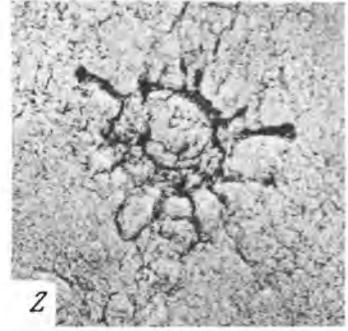
1

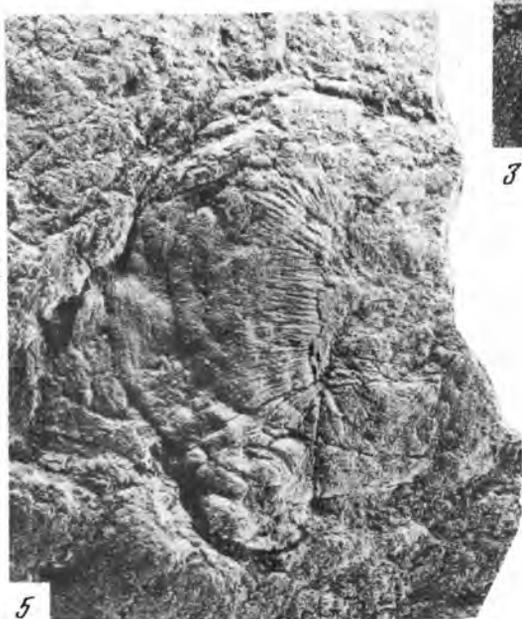
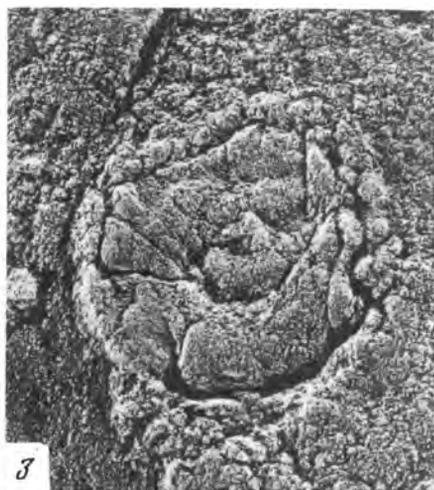
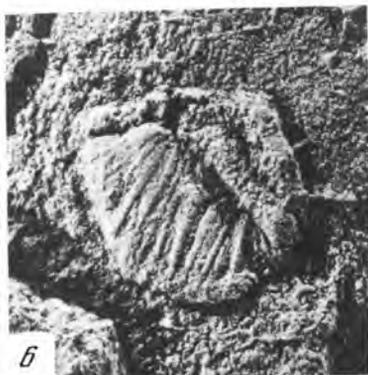
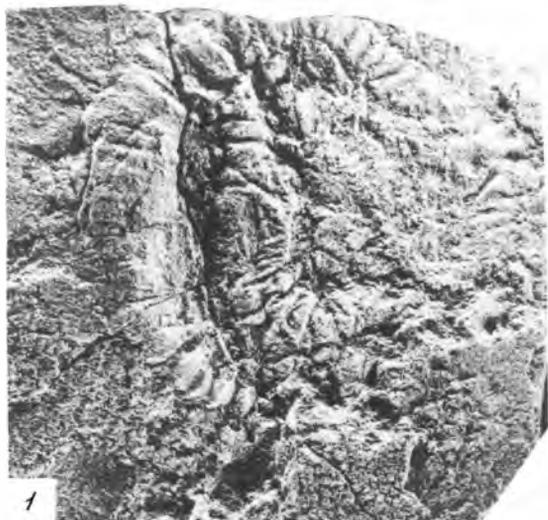


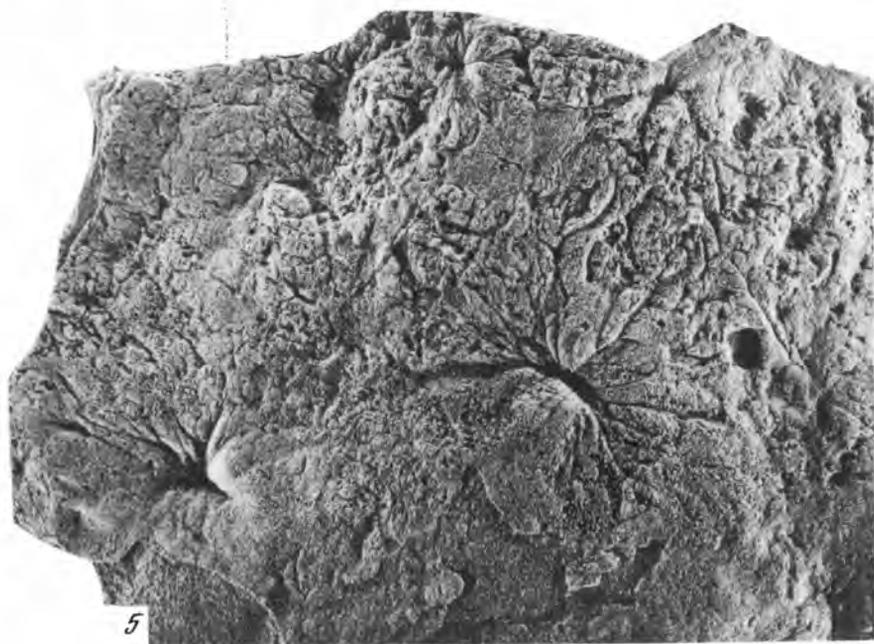
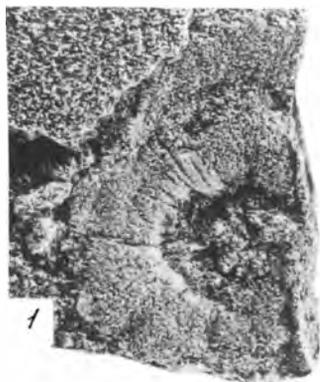
3



2







Сравнение. Отличается от *P. wardi* большим количеством морщинок, относительно более крупными размерами и боковыми выростами у наиболее крупных экземпляров.

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

Материал. Около 20 экз. хорошей сохранности и фрагменты найдены в слое 1 разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря.

Род *Ramellina* Fedonkin, 1980

Типовой вид. *R. pennata* Fedonkin.

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

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Новый род напоминает перистые колонии моноподиального типа ветвления, которые встречаются как среди Hydrozoa (*Plumularia*, *Pennaria*, *Aglaophenia*), так и среди Anthozoa (*Pennatularia*). Отнесение описанной окаменелости к какому-либо из этих классов не представляется возможным, поскольку неизвестна структура отдельного полипа.

Ramellina pennata Fedonkin, 1980

Табл. XXIX, 3

Голотип. ГИН, № 4482/47. Валдайская серия (венд). Архангельская область, Зимний берег Белого моря, между ручьями Медвежий и Еловым.

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

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

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

Материал. 2 слепка и неполные противотпечатки хорошей сохранности найдены в слое 1 разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря.

Род *Armillifera* Fedonkin, 1980

Типовой вид. *A. parva* Fedonkin.

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

Видовой состав. Род монотипический.

Сравнение. Некоторые элементы морфологии, в частности округлые очертания тела, форма внутренних выступов, напоминающих запятой, бахромчатая зона тонких коротких щупалец сближают новый род с *Tribrachidium* [Glaessner, 1959]. Однако последний имеет три более крупные "руки", загнутые в одну сторону, которые начинаются вблизи центра.

Табл. XXXII, 4

Голотип. ГИН, № 4482/109. Валдайская серия (венд). Архангельская область, Зимний берег Белого моря, руч. Медвежий.

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

Размеры (в мм). Минимальный диаметр тела 8, максимальный 11, ширина внешней зоны (длина шупалец) 1,5, толщина шупалец 0,25, максимальная ширина выступов внутренней зоны 1,0.

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

Род *Charnia* Ford, 1958

Charnia masoni Ford.

Табл. III, 5, 6; XXIX, 1

Описание. Фрагменты крупных вайеподобных тел. Зигзаговидная медианная борозда нерегулярная. Первичные ветви, несущие мелкие полипы (зооиды), составляют с осью колонии 40–50°. Зооиды разделены глубокими бороздами. Максимальное количество их на одной первичной ветви достигает 11.

Размеры (в мм). Ширина вайеподобной колонии до 80, видимая длина до 170, ширина зооидов в присоевой части колонии до 6, длина до 13.

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

Материал. 5 экз. хорошей сохранности (слепки) из слоя 1 разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря (между Вепревским и Зимнегорским маяками).

Род *Charniodiscus* Ford, 1958

Charniodiscus sp.

Табл. III, 8

Описание. Центральная часть дисковидного тела обычно имеет более грубую поверхность, чем окружающая ее широкая концентрически морщинистая зона. Концентричность морщин неправильная.

Размеры (в мм). Диаметр диска до 45, диаметр центральной зоны до 12, количество глубоких концентрических борозд обычно 3–4, количество более тонких концентрических борозд между глубокими бороздами 1–4.

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

Материал. 7 экз. хорошей сохранности из слоя 1 разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря (между Вепревским и Зимнегорским маяками).

Род *Pteridinium* (Gurich), 1930

Pteridinium nenoxa Keller, 1974

Табл. V, 1–5; VI, 1–9; VII, 1–5, 7; XXIX, 2.

Pteridinium cf. *simplex* (Gürich): Glaessner, Wade, 1966, с. 616, табл. 101, фиг. 1–3; Келлер и др., 1974, с. 133, табл. I, фиг. 6, 7, 11, 12.

Pteridinium simplex (Gürich): Келлер, Федонкин, 1976, табл. II, фиг. 4.

Pteridinium nenoxa Keller: Келлер и др., 1974, с. 133, табл. I, фиг. 1, 2, 4, 5.
Onegia nenoxa (Keller): Соколов, 19766, с. 141, фиг. 6.

Описание. Листовидные билатерально-симметричные сегментированные формы с отходящими от медианной линии тонкими межсегментальными ребрами, загнутыми в одну сторону и сближающимися в латеральных частях. Разделенные ребрами сегменты (или метамеры) в основном двух видов: резко угловатые и округлые (а у крупных форм — уплощенные) в вертикальном сечении, параллельном медианной линии. Целых отпечатков не найдено, но по фрагментам, которые, вероятно, относятся к этому виду, можно предположить, что все тело было метамеризовано. Расположение метамеров не супротивное, а чередующееся. Комиссурные бугорки сохраняются не всегда. Некоторые экземпляры несут мелкие бугорки на каждом из сегментов вблизи медианной линии (табл. V, 3). Один экземпляр, относимый условно к *Pteridinium nenoxa*, имеет на дистальных концах относительно коротких сегментов раздвоения в виде парных коготков (табл. VII, 4).

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

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

Распространение. Венд, валдайская серия, Онежский полуостров (Летний берег) и Зимний берег Белого моря; кварциты Паунд, Южная Австралия.

Материал. Более 50 экз. различной сохранности из нижней песчанистой толщи разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше устья (Онежский полуостров); 3 из валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря близ Зимнегорского маяка.

Род *Zolotytsia* Fedonkin gen. nov.

Типовой вид. *Zolotytsia biserialis* Fedonkin sp. nov.

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

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Новый род строением несколько напоминает *Charnia* Ford [Ford, 1958], а отличается тем, что овальные тела, отвечающие, возможно, первичным ветвям *Charnia*, не несут сегментации или вторичных ветвей.

Zolotytsia biserialis sp. nov.

Табл. III, 7

Голотип. ГИН, № 4482/158. Валдайская серия (венд). Зимний берег Белого моря.

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

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

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

Материал. 2 экз. неполных из слоя 1 разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря между ручьями Медвежьим и Еловым и 1 экз., относящийся, возможно, к этому виду из осыпи в том же местонахождении.

Род *Pseudorhizostomites* Sprigg, 1949

Pseudorhizostomites howchini Sprigg

Табл. II, 3; XXXII, 5

Pseudorhizostomites howchini Sprigg: Sprigg, 1949, табл. XII, фиг. 1, 3 (справа); Treatise... , 1956, с. 52, фиг. 41 (2, 3); Glaessner, Wade, 1966, с. 609, табл. 103, фиг. 2-4; Wade, 1968, фиг. 2, а, b (справа), 4-6.

Описание. Тонкие бороздки, радиально отходящие от центра, беспорядочно ветвятся: к периферии, делаются мельче и исчезают. Центральная часть обычно значительно углублена (негативный гипорельеф). Бокового ограничения структур не наблюдалось.

Размеры. Ширина радиальных структур от 9-10 до 50-60 мм.

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

Материал. Около 20 экз. из разреза валдайской серии на Зимнем берегу Белого моря (между Вепревским и Зимнегорским маяками).

Род *Inkrylovia* Fedonkin 1979

Типовой вид. *Inkrylovia lata* Fedonkin.

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

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Новый род своей сегментацией напоминает отпечатки гладко-сегментированных *Pteridinium* (Gürich) [Richter, 1955], однако сегменты *Inkrylovia* отличаются практически неизменной длиной (измеряемой в продольном направлении) и не заостряются к внешним их концам. От *Baikalina* Sokolov [Соколов, 1972] новый род отличается формой сегментов, билатеральностью и значительно большими размерами.

Inkrylovia lata Fedonkin

Табл. VII, 6; VIII, 1-4; IX, 1-4

Голотип. ГИН, № 4464/147. Валдайская серия (венд). Онежский полуостров, правый берег р. Сюзьмы в 5 км выше ее устья.

Описание. Тело *Inkrylovia* было, по-видимому, очень эластичным, о чем свидетельствуют пологие случайные складки, образовавшиеся при захоронении. На одном из слепков (табл. IX, 4) медианная борозда заканчивается треугольным углублением, которое, возможно, отвечает ротовому отверстию, однако ни на одном экземпляре нет каких-либо признаков внутренних органов. На одном из образцов (табл. VIII, 4) видно, как от конца *Inkrylovia* отходит небольшое

листовидное сегментированное тело, близкое по характеру сегментации. Не исключено, что это более юная особь, не отделившаяся от материнской. На другом экземпляре (табл. IX, 2) наблюдается небольшое расширение терминальной части *Inkrylovia*. Если эти факты подтверждаются дополнительным материалом, то можно предположить, что описанная форма была мягкотелым мешкообразным организмом, который вел прикрепленный образ жизни и размножался почкованием.

Размеры (в мм). Ширина мешковидного тела 40–60, видимая длина полностью сохранившегося экземпляра (табл. VIII, 3) около 70, но судя по фрагментам может достигать и 100. Длина сегментов варьирует от 4,5 до 6,5, но у каждого экземпляра она постоянна.

Распространение. Венд, валдайская серия, Онежский полуостров.

Материал. 15 экз. из песчанистой толщи разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше устья (Онежский полуостров).

ТИП PLATHELMINTHES

Род *Palaeoplatoda* Fedonkin.

Типовой вид. *Palaeoplatoda segmentata* Fedonkin.

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

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Новый род и его типовой вид формой тела и тонкой сегментацией напоминают род *Dickinsonia* Sprigg, особенно *D. elongata* Glaessner et Wade; отличается латеральным сужением средней части тела, характером изогнутости сегментов и их меньшей длиной.

Palaeoplatoda segmentata Fedonkin

Табл. XII, 1–3, 6–8

Голотип. ГИН, № 4464/101. Валдайская серия (венд). Архангельская область, правый берег р. Сюзьмы в 5 км выше устья.

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

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

Распространение. Венд, валдайская серия, Онежский полуостров.

Материал. 12 экз. различной сохранности из нижней песчанистой толщи разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше ее устья (Онежский полуостров).

Род *Dickinsonia* Sprigg, 1947

Dickinsonia costata Sprigg

Табл. X, 1–4, 6; XI, 1–3, 5

Dickinsonia costata Sprigg: Sprigg, 1947, с. 221, табл. III, фиг. 2; Sprigg, 1949, с. 95, табл. 18, фиг. 2, табл. 19, фиг. 1, 2, табл. 20, фиг. 1, 2, табл. 21, фиг. 1–4; Treatise..., 1956, с. F24, фиг. 14; Glaessner, 1959, с. 526, фиг. 4; Glaessner, 1961, с. 74, фигура; Glaessner, Wade, 1966, с. 620, табл. 101, фиг. 4; Glaessner, 1971, с. 458, фиг. 6; Wade, 1968, с. 252, фиг. 17, с. 264, фиг. 27, 28; Wade, 1972a, с. 173, фиг. 3, табл. 5, фиг. 1–8, табл. 6, фиг. 1–4; Глесснер, 1963, таблица, фиг. 4, 5; Келлер, Федонкин, 1976, с. 40, табл. 1, фиг. 5, табл. 2, фиг. 1–3; Стратиграфия СССР, 1963, табл. XVIII, фиг. 5; Боровиков, 1976, с. 1182, рис. 3.

Papilionata eyrei Sprigg: Sprigg, 1947, табл. IV, фиг. 2; Harrington, Moore, 1956, с. F159.

Dickinsonia minima Sprigg: Harrington, Moore, 1956, с. F27, фиг. 15.

Dickinsonia: Паун, Стэнли, 1974, фото XXXIV, фиг. А.

Описание. Плоское оvoidальное билатерально-симметричное тело, отчетливо сегментированное, длина которого близка ширине. На некоторых отпечатках видна продольная медианная бороздка. Тело подразделяется на узкие и длинные сегменты, слегка расширяющиеся к внешним их 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. На одном из отпечатков видно, что вдоль медианной борозды по обе стороны идут два валика, от которых и берут начало сегменты (табл. X, 4). Наиболее мелкие экземпляры имеют округлую форму (табл. XI, 4, 5).

Размеры (в мм). Длина наименьшего полного отпечатка *D. costata* (табл. XI, 2) 10, ширина 9, количество сегментов 26. Наибольший отпечаток, к сожалению, неполный, имеет ширину 50, видимую длину 40, видимое количество сегментов 30 (табл. X, 2). Судя по фрагментам, существовали и более крупные экземпляры.

Распространение. Венд, валдайская серия, Онежский полуостров (Летний берег) и Зимний берег Белого моря; кварциты Паунд Южной Австралии.

Материал. 11 экз. хорошей сохранности из разреза валдайской серии по р. Сюэме (Онежский полуостров) и на Зимнем берегу Белого моря (между Вепревским и Зимнегорским маяками).

Dickinsonia cf. tenuis Glaessner et Wade

Табл. XI, 4

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

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

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

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

Dickinsonia lissa Wade, 1972

Табл. XI, 6

Dickinsonia lissa Wade: Wade, 1972a, табл. 6, фиг. 6, табл. 7, фиг. 1, 4.

Описание. Удлиненно-листовидное тело деформировано в передней части. Очень тонкие сегменты составляют острый угол (50–60°) с медианной линией и имеют наклон к задней части тела. Медианный валик высоко приподнят и не утоняется к заднему концу.

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

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

Материал. 1 экз. хорошей сохранности из слоя 11 разреза валдайской серии по руч. Медвежьему на Зимнем берегу Белого моря (между Вепревским и Зимнегорским маяками).

ТИП ANNELIDA

Род *Spriggina* Glaessner, 1958

Spriggina borealis Fedonkin

Табл. X, 5

Голотип. ГИН, № 4464/110. Валдайская серия (венд). Архангельская область, правый берег р. Сюзьмы в 5 км выше устья.

Описание. Простомиям подковообразный, чуть превышающий по ширине сегментированное тело в его наиболее широкой средней части. Сегменты средней части — наиболее длинные, широкие и слегка загнуты к хвостовому концу. Задние сегменты короткие и прямые. Неглубокая медианная бороздка местами сужена небольшими бугорками, которыми начинаются сегменты.

Размеры (в мм). Длина с простомиямом 55, ширина сегментированной части тела до 20, длина сегмента максимальная 2,5, ширина медианной борозды до 1,5, видимое количество сегментов 19.

Сравнение. Строением головы и характером сегментации описанная форма близка к *Spriggina floundersi* Glaessner [Glaessner, 1958; Glaessner, Wade, 1966]; отличается от нее значительно меньшим количеством и формой сегментов, а также относительно большими размерами тела.

Распространение. Венд, валдайская серия, Онежский полуостров.

Материал. 1 экз. хорошей сохранности и несколько фрагментов, относящихся, возможно, к этому виду, из песчанистой толщи разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше устья (Онежский полуостров).

Род *Onega* Fedonkin, 1976

Onega stepanovi Fedonkin, 1976

Табл. XIII, 5, 6

Onega stepanovi Fedonkin: Келлер, Федонкин, 1976, с. 42, табл. I, фиг. 3, 6.

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

Размеры (в мм). Длина тела голотипа 6, ширина тела 3,8, ширина рельефной сегментированной зоны 1,9, длина рельефной сегментированной зоны 2,8, ширина лопастей 0,3. Из четырех отпечатков, которые были найдены на нижней поверхности пласта глинистых песчаников, два (один из них голотип) имеют близкие размеры и одинаковое строение. Третий отпечаток, 4 в длину и около 2,5 в ширину, имеет всего три сегмента, плохо различимых из-за недостаточной сохранности.

Распространение. Венд, валдайская серия, Онежский полуостров.

Материал. Четыре отпечатка хорошей сохранности из нижней песчанистой толщи разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше устья (Онежский полуостров).

ТИП ARTHROPODA (?)

Род *Vendomia* Keller, 1976

Vendomia menneri Keller, 1976

Табл. XIII, 2

Vendomia menneri Keller: Келлер, Федонкин, 1976, с. 43, табл. I, фиг. 4.

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

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

Распространение. Венд, валдайская серия, Онежский полуостров.

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

ТИП ECHINODERMATA

Род *Tribrachidium* Glaessner, 1959

Tribrachidium heraldicum Glaessner, 1959

Табл. III, 1, 3

Tribrachidium heraldicum Glaessner: Glaessner, Daily, 1959, с. 389, табл. 47, фиг. 7, 8; Glaessner, 1960, с. 60, 62; Glaessner, 1962, с. 484, табл. 1, фиг. 6; Glaessner, 1966, с. 311, табл. 1, фиг. 7; Glaessner, Wade, 1966, табл. 97, фиг. 9, табл. 99, фиг. 5, табл. 101, фиг. 5; Glaessner, 1971, с. 458, фиг. 8; Глесснер, 1963, с. 73, фиг. 9; Stanley, 1976, с. 64, табл. 1-B; Стратиграфия СССР, 1963, табл. XVIII, фиг. 3.

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

Размеры (в мм). Диаметр наименьшего экземпляра 7, наибольшего — 10, ширина рук в центральной части соответственно 0,7 и 1, ширина шупальцев 0,3, их наибольшая длина 1,1.

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

Материал. Два полных отпечатка из слоя 11 разреза валдайской серии по руч. Медвежьему на Зимнем берегу Белого моря (между Вепревским и Зимнегорским маяками).

INCERTAE SEDIS

Род *Archangelia* Fedonkin, 1979

Типовой вид. *Archangelia valdaica* Fedonkin.

Диагноз. Билатерально-симметричное животное, тело которого имеет овоидальную форму. Осевая зона представляет собой последовательность широких и коротких сегментов, образующих в продольном вертикальном срезе зигзаго-

образную линию. Размеры сегментов постепенно уменьшаются в одном направлении. Латеральные части имеют поперечную пологую волнистость.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Новый род несколько напоминает очертаниями тела и поперечной волнистостью латеральных частей *Inkrylovia* и *Pteridinium* (Gürich), описанных в настоящей работе, отличается широкой сегментированной осевой зоной, которая для названных родов не характерна.

Archangelia valdaica Fedonkin

Табл. XII, 4, 5

Голотип, ГИН, № 4464/50. Валдайская серия (венд). Архангельская область. Летний берег, р. Сюзьма в 5 км выше устья.

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

Размеры (в мм). Видимая длина тела 45, ширина 27; длина сегментов осевой зоны: максимальная 4,5, минимальная 2,5; ширина сегментов осевой зоны: максимальная 7, минимальная 5.

Распространение. Венд, валдайская серия, Онежский полуостров.

Материал. Один слепок и фрагменты противотпечатка из песчанистой толщи разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше устья (Онежский полуостров).

Проблематика № 1

Табл. IV, 3

Описание. Небольшой плоскоконический слепок, состоящий из центрального бугорка и радиально отходящих от него пяти лопастей, слегка расширяющихся к периферии. Лопасты разделены более широкими зонами, углубляющимися и расширяющимися к неровно-волнистому краевому ограничению.

Размеры (в мм). Размеры тела 16, диаметр центрального бугорка 4, ширина длинных радиальных валиков в проксимальной части до 2.

Сравнение. Пятилучевая симметрия, являющаяся диагностическим признаком типа Echinodermata, впервые встречается среди окаменелостей эдиакарского типа. Не исключено, что в данном случае мы имеем дело с представителями иглокожих, однако небольшой материал и плохая сохранность не позволяют пока отнести этот организм к какому-либо роду.

Распространение. 2 экз. плохой сохранности найдены в глинистой толще разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 6,5 км выше устья (Онежский полуостров).

Проблематика № 2

Табл. IV, 4

Описание. Небольшой округлый слепок (позитивный гипорельеф), состоящий из внешнего широкого и выпуклого кольца с узкой краевой зоной, отделенного от центрального диска глубокой, но не полностью сохранившейся бороздой. Радиус центрального диска меньше, чем ширина внешнего кольца.

Размеры (в мм). Диаметр "зонтика" 8, ширина центрального диска 2,5, ширина краевой зоны 0,8.

Сравнение. Описанная форма морфологически близка к *Medusinites asteroides* (Sprigg), однако отсутствие тонких радиальных бороздок на внешнем кольце, характерных для *M. asteroides*, не позволяет относить описанную проблематику к этому роду.

Распространение. 1 экз. найден в глинистой толще разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5,5 км выше устья (Онежский полуостров).

Проблематика № 3

Табл. IV, 5

Круглые плоские отпечатки с четким краевым ограничением без следов концентрических или радиальных структур. Встречаются в нижней и верхней толще по правому берегу р. Сюзьмы в 5–6 км выше устья. Валдайская серия (венд).

Проблематика № 4

Табл. XIII, 1

Отпечаток и слепок крупного эластичного тела, с несколько более жесткой осевой частью, напоминающего по форме головной щит трилобита или зонтик медузы. Встречен на одной плите вместе с фрагментами *Dickinsonia costata*.

Песчаная толща разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше устья, Онежский полуостров.

Проблематика № 5

Табл. XIII, 3

Рельефное образование, чрезвычайно похожее на хвостовую часть трилобитов. С одной стороны сохранились четыре плевроподобных длинных выступа. "Рахис" несет парные осевые бугорки.

Песчаная толща разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше устья, Онежский полуостров.

Проблематика № 6

Табл. XIII, 4

Сложный отпечаток крупного тела (фрагмент) с обособленной чашевидной частью, от которой веерообразно отходят шесть или более коротких лепестков (щупальца?).

Песчаная толща разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше устья, Онежский полуостров.

ИСКОПАЕМЫЕ СЛЕДЫ

Описания ископаемых следов традиционно сгруппированы по этологическому принципу в соответствии с классификацией А. Зейлахера [Seilacher, 1953], хотя поведенческая интерпретация следов не всегда может быть однозначной. В виду того, что классификационные и номенклатурные проблемы палеоихнологии находятся в стадии бурного обсуждения и далеки от решения, описания ископаемых следов не сопровождаются синонимикой, а рубрикация дается лишь при описании новых родов и видов.

ГРУППА DOMICHRNIA SEILACHER, 1953

Род *Diplocraterion* Torell, 1870

Diplocraterion parallelum Torell, 1870

Табл. XXVII, 1, 2, 4

Вертикальные U-образные норки с одинаково изогнутыми "перемычками" между вертикальными компонентами норки. Расстояние между трубками от 18 до 34 мм, диаметр трубок от 2 до 4,5 мм, высота норки от 47 до 105 мм. По Ф. Фюрзиху [Fürsich, 1974 b], "перемычки" (Spreiten) являются следами прежних норок, которые неоднократно перерывались животным в ответ на изменения среды (быстрое накопление или эрозия осадка) с тем, чтобы держаться

на постоянном расстоянии от поверхности дна, оптимальном для питания и дыхания.

Вентавская свита нижнего кембрия (люкатиский горизонт) Западной Латвии. Мазовецкая свита (субхолмиевый горизонт) и завишинские слои (зона *Mobergella*) нижнего кембрия Восточной Польши.

Род *Skolithos* Haldemann, 1840

Skolithos linearis Haldemann, 1840

Табл. XXVII, 3, 5

Вертикальные норки, от цилиндрических до субцилиндрических, прямые до слегка искривленных, иногда чуть наклонные. Стенки норок различимы. В поперечном сечении норки часто наблюдается концентрическое распределение материала: по краям, как правило, расположены белые кварцевые зерна, в центре — пятно темноцветных зерен, в середине которого иногда опять выступают светлые зерна кварца. Нередко контакт норки с вмещающей породой ожелезнен.

Диаметр норок 1–4 мм, преобладает 2 мм, длина до 50 см и более. Максимальное количество норок на 1 см² достигает 8. Иногда наблюдается последовательность (4–6) норок, соприкасающихся стенками, что в поперечном сечении выглядит как цепочка с округлыми звеньями.

Описанные норки являются, по-видимому, жилищами аннелид или форонид [Häntzschel, 1962; Alpert, 1974], хотя имеется и ряд других интерпретаций [Häntzschel, 1975]. Обычно они встречаются в песчаных осадках, являются индикатором среды прибрежного мелководья — фации *Skolithos* шкалы батиметрической зональности [Seilacher, 1967a].

Овишская свита нижнего кембрия (люкатинский горизонт) Западной Латвии.

Род *Bergaueria* Prantl, 1946

Bergaueria sp.

Табл. XXII, 7

Нижний конец норки округлый, гладкий, без следов апикальной депрессии. Стенки снизу субвертикальные, но в средней части довольно резко переходят в наклонные, образуя подобие воронки. Глубина норки 16 мм, диаметр нижней части норки 15 мм, диаметр верхней части норки 40 мм. Подобные норки обычно приписывают седентарным кишечнополостным, в частности морским анемонам [Arai, McGugan, 1968; Alpert, 1973].

Завишинские слои (зона *Mobergella*), Восточная Польша.

Род *Monocraterion* Torell, 1870

Monocraterion sp.

Табл. XXII, 6; XXVII, 6

Устье норки расширено в виде воронки. Горизонтальный срез показывает концентрическое строение песчаного заполнения. Диаметр устья 20–35 мм диаметр узкой части вертикальной норки 7–8 мм, видимая глубина норки до 50 мм.

Капловоская свита (зона *Holmia*), Восточная Польша.

ГРУППА CUBICHNIA SEILACHER, 1953

Род *Rusophycus* Hall, 1852

Rusophycus sp. A

Табл. XXIII, 1

След сохранился в виде слепка (позитивный гипорельеф) широкой корытообразной выемки с уплощенным дном и почти вертикальными боковыми стенка-

ми. На слепке отчетливо виден глубокий, но неровный медианный желоб, который прерывается и теряется в более узкой части следа. Поперечные морщины (следы загребания эндоподитов) узкие и четкие, расположены одна от другой на расстоянии 0,5–1,5 мм и под углом 70° к медианному желобку. Ширина слепка 40 мм, видимая длина 50 мм.

След покоя крупного трилобита выполнен тонкозернистым слоистым песчаником в глинистой матрице.

Вентавская свита нижнего кембрия Латвии.

Rusophycus sp. B

Табл. XXIII, 2

Следы загребания эндоподитов относительно широкие (до 3 мм) и рельефные. Медианная борозда глубокая, чуть искривленная. Ширина следа 45 мм. Угол между следами эндоподитов и медианный бороздой не выдержан.

Каплоносская свита (зона Holmia), Восточная Польша.

Rusophycus sp. C

Табл. XXIII, 4, 5

Фрагмент широкого и глубокого билатерального следа зарывания с поперечно-исштрихованными лопастями. Глинистый осадок в момент движения животного был, видимо, перекрыт слоем песчаника, чем объясняется характер заполнения и сохранности следа (табл. XXIII, 4). Характер поперечной исштрихованности несколько отличается от более правильной и регулярной штриховки атдабанских видов *Rusophycus*.

Одна из лопастей *Rusophycus* пересекает норку округлого сечения. Это явление отмечается довольно часто и, возможно, свидетельствует о нападении трилобитов на грунтоедов [Bergström, 1973].

Мазовецкая свита (субхолмиевые слои), Восточная Польша.

Род *Vendichnus* Fedonkin ichnogen. nov.

Типовой вид. *Vendichnus vendicus* Fedonkin ichnosp. nov.

Диагноз. Короткий билатерально-симметричный след покоя (лежания), разделенный на две половины неровным валиком, вдоль которого по обе стороны расположены продолговатые мелкие углубления крыловидной формы с поперечными валиками и бороздками.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Новый род очертаниями несколько напоминает *Kingella* Savage [Häntzschel, 1975], отличается относительно большей шириной, строением осевой части следа и отсутствием отпечатков антенн спереди.

Vendichnus vendicus Fedonkin ichnosp. nov.

Табл. XVI, 3

Голотип. ГИН, № 4464/4. Валдайская серия (венд). Архангельская область, р. Сюзьма в 5 км выше устья.

Описание. Следы сохраняются в позитивном гипорельефе в виде выпуклых неправильной формы образований с медианной бороздой, выступающих на 1,5–2 мм над поверхностью напластования. Оконтуривающие эти образования мелкие и широкие желобки соответствуют внешним валикам осадка, вытесненного животным при зарывании. Поперечные валики и бороздки разной ширины. Длина наибольшего следа 35 мм, наименьшего – 10 мм, при ширине соответственно 20 и 8 мм.

Замечания. Поперечные короткие бороздки, наблюдающиеся на обеих половинах следа, образовались, вероятно, в результате движений конечностей животного. Отмечается ориентировка следов параллельно линейным знакам течения, что отражает реакцию организмов на движение воды (реотаксис), свойственную большинству из нынеживущих билатерально-симметричных организмов. Черты

сходства, сближающие описанные следы с некоторыми следами, приписываемыми трилобитам, в частности с *Ixalichnus* Callison, 1970 [Häntzschel, 1975], позволяют предположить, что продюсером *Vendichnus* было билатерально-симметричное животное, которое, скорее, активно плавало, чем ползало по дну, так как следов ползания сходной морфологии не обнаружено.

Распространение. 2 экз. из нижней толщи валдайской серии на правом берегу р. Сюэмы в 5 км выше устья.

Следы крупного червеобразного организма

Табл. XVI, 4

Сохранившийся в виде слепка (позитивный гипорельеф) и противоположного след покоя крупного червеобразного организма имеет гладкое дно с пологими поперечными валиками и разделяющими их желобками. Валики и желобки изогнуты в одну сторону. Длина следа около 150, ширина (максимум) около 30 мм.

Один экземпляр найден в нижней песчанистой толще разреза валдайской серии по р. Сюэме в 5 км выше устья.

ГРУППА PASCICHNIA SEILACHER, 1953

Род *Palaeopascichnus* Palij, 1976

Palaeopascichnus delicatus Palij, 1976

Табл. XV, 4

Серии параллельных, чаще всего слегка дугообразно изогнутых, тесно прилегающих друг к другу мелких желобков (негативный эпирельеф) на поверхности алевролита. В позитивном гипорельефе им соответствуют такие же валики. Окончания желобков неясные, постепенно переходящие в поверхность породы или закругленные. Количество желобков в серии от 4–5 до нескольких десятков. Длина желобков 5–6, ширина – до 1 мм.

Валдайская серия, Онежский полуостров (Летний берег) и Зимний берег Белого моря.

Palaeopascichnus sinuosus Fedonkin sp. nov.

Табл. XV, 3

Голотип. ГИН, № 4310/202–6А. Валдайская серия (венд). Онежский полуостров.

Описание. Последовательность коротких прилегающих один к другому желобков, образующих широко меандрическую членистую полосу. Сохраняется как позитивный гипорельеф на подошве алевролита, реже – как негативный эпирельеф. Ширина желобков до 1, длина 2–2,5 мм, размах синусоиды до 30 мм.

Сравнение. От типового вида *P. delicatus* Palij [Палий, 1976] отличается более короткими желобками и синусоидальной траекторией. Не исключено, что оба вида могут переходить один в другой.

Валдайская серия Онежского полуострова (Летний берег) и Зимнего берега Белого моря.

Род *Nenoxites* Fedonkin, 1976

Nenoxites curvus Fedonkin

Табл. XV, 5, 6

Синусоидальный мелкорельефный след (негативный эпирельеф) шириной около 5 мм, простирающийся в плоскости напластования в виде чередования поперечных продолговатых углублений и выступов, размеры которых не строго выдержаны, но ширина не превышает 1 мм. Выступы и впадины, многие из которых слабо изогнуты в одну сторону, не всегда пересекают весь след

от края до края — некоторые из них смещены к боковой части следа или расположены в середине. Размах синусоиды 20–30, шаг — 35–40 мм, но может значительно варьировать у разных экземпляров.

Описываемый след может отражать движение, свойственное, скорее всего, брюхоногим моллюскам, когда по центральной части ноги проходят волны перистальтики. Синусоидальность движения весьма характерна для гастропод, когда они заняты поеданием корма с поверхности субстрата.

Пять экземпляров обнаружены на свежих сколах по плоскостям напластования в известковистых алевролитах верхней глинистой толщи валдайской серии по р. Сюэзме Онежского полуострова.

Род *Treptichnus* Miller, 1889

Treptichnus cf. *bifurcus* Miller

Табл. XXIV, 2, 6, 7

Прямые или слегка искривленные последовательности коротких норк равной длины левой и правой ориентации, чередующиеся между собой. Внешние концы норк загнуты вверх, так что на кровле слоя, куда они выходят, наблюдается двойной ряд мелких бугорков (табл. XXIV, 7). Длина ответвлений от 3–4 до 20 мм.

Мазовецкая свита (субхолмиевые слои), Восточная Польша.

Treptichnus sp.

Табл. XXIV, 1, 5

Часто и нерегулярно чередующиеся левые и правые ответвления круто направлены вверх. Траектория следа обычно сильно искривленная. Ширина следа 6–8, диаметр ответвлений 1,5–2 мм.

Мазовецкая свита (субхолмиевые слои), Восточная Польша.

ГРУППА FODINICHNIA

Род *Rhizocorallium* Zenker, 1836

Rhizocorallium cf. *jenense* Zenker

Табл. XX, 1, 5

Субгоризонтальные длинные норки U-образной формы, обычно протрузивные, с многочисленными шпрентами, которые начинаются не у самого начала норки. Боковые трубки гладкие, их диаметр 4–6 мм, расстояние между ними большей частью остается постоянным (2–3 см), хотя иногда наблюдаются и отклонения. Видимая длина U-образных норк до 20 км, но, вероятно, имеются и более длинные.

Пестрцветная свита (томмотский ярус), р. Алдан.

Rhizocorallium sp.

Табл. XXVIII, 5–7

Боковые трубки входят в осадок косо к поверхности напластования, затем принимают горизонтальное направление. Хорошо видна вертикально-ретрузивная структура обеих трубок, свидетельствующая о том, что пролюсер периодически перерывал нору, поднимаясь вверх, чтобы держаться на постоянном расстоянии от поверхности осадконакопления [Fürsich, 1974b]. Диаметр трубок у наиболее мелких норк 5 мм, расстояние между ними 9 мм.

Мазовецкая свита (субхолмиевые слои), Восточная Польша.

Крупные прямолинейные или плавно изгибающиеся норы, иногда пересекающие одна другую, поперечное сечение овальное, ширина 15–22 мм. По заполнению нор развиты многочисленные ветвящиеся норки меньшего диаметра (1,5–5 мм), обычно ориентированные вдоль главной норы.

Пестроцветная свита (томмотский ярус), р. Алдан.

Род *Chondrites* von Sternberg, 1833

Chondrites sp.

Табл. XIX, 1, 6; XX, 3

Беспорядочно ветвящиеся субгоризонтальные норки постоянного диаметра (1–4 мм), обычно не пересекающие одна другую. Иногда заметно, что ветвящиеся норки исходят из одной точки, однако системы ветвления норок не называют той упорядоченности или единообразия, какое наблюдается у некоторых представителей этого рода в более молодых отложениях [Häntzschel, 1975]. Пестроцветная свита (томмотский ярус), р. Алдан.

Teichichnus Seilacher, 1955

Teichichnus cf. *rectus* Seilacher

Табл. XXI, 5, 7, 8; XXVIII, 1–4

Длинные горизонтальные норы с гладкими стенками, иногда чуть суженные в начале, овального сечения, венчающие серию вложенных друг в друга желобообразных тел (*Spreiten*), месяцевидных в поперечном сечении (полный рельеф). Эти желоба образуются в результате частичного уничтожения каждой норы при вырывании строго над ней следующей и т.д.; при этом каждая новая нора, как правило, начинается из одной и той же точки и постепенно поднимается над предшествующей (вертикально-ретрузивные формы). Ширина терминальной норы до 10, видимая высота – до 25 мм.

Мазовецкая свита (субхолмиевые слои), Восточная Польша.

Teichichnus sp. A

Табл. XXI, 1, 9

Очень мелкие субвертикальные ретрузивные последовательности шпреитов шириной до 3 мм, которые в поперечном сечении выглядят как последовательность месяцевидных срезов, разделенных глинистой матрицей. Число шпреитов достигает 8.

Мазовецкая свита (субхолмиевые слои), Восточная Польша.

Teichichnus sp. B

Табл. XXI, 2–4

Короткая и глубокая нора с дугообразно изогнутыми шпреитами. Ширина норок около 10, видимая длина – около 70 мм, глубина зарывания 24 мм.

Мазовецкая свита (субхолмиевые слои), Восточная Польша.

Teichichnus sp. C

Табл. XXI, 6

Широкая нора (15 мм) с многочисленными тонкими шпреитами (около 1 мм толщиной) и редкими продольными бороздками, идущими по нижней части норки. Мазовецкая свита (субхолмиевые слои), Восточная Польша.

Род *Gyrolithes* de Saporta, 1884

Gyrolithes polonicus Fedonkin sp. nov.

Табл. XXII, 1-5, 8

Голотип. ГИН, № 4473/28-1. Субхолмиевые слои. Скважина Радзиль (Восточная Польша), глубина 1476-1468 м.

Описание. Небольшие спирально-закрученные вертикально-ориентированные норки, выполненные обычно песчаным материалом в глинистой матрице. Сечение норки от круглого до овального, стенки гладкие. У мелких экземпляров витки расположены теснее, чем у крупных.

Размеры (в мм). Диаметр норки 1,5-8, диаметр спирали 5-30, количество витков 3-4, глубина зарывания до 30-40.

Сравнение. Новый вид отличается от известных видов рода *Gyrolithes* [Häntzschel, 1975] на порядок меньшими размерами, отсутствием ornamentации стенок норки, которая нередко встречается у крупных форм. Описанные до сих пор виды *Gyrolithes* обычно приписывались десятигогим ракообразным, чего нельзя сказать о новом виде. Продюсером нового вида был, вероятно, организм червеобразной формы, однако сходство или идентичность реализации пространства позволяет относить его к роду *Gyrolithes*.

Мазовецкая свита (субхолмиевые слои), скважина Радзиль (Восточная Польша), глубина 1476-1468 м.

ГРУППА REPICHNIA SEILACHER, 1953

Род *Scolicia* de Quatrefages, 1849

Scolicia sp. A

Табл. XXVI, 2

Фрагмент норки (полный рельеф), нижняя часть которой имеет форму двух широких желобков, разделенных узким невысоким валиком, верхняя часть - округлая. Высота норки около 5, ширина - 9 мм.

Каплонская свита (зона Holmia), Восточная Польша.

Scolicia sp. B

Табл. XXVI, 6

Билатерально-симметричный прямолинейный протяженный след (полный рельеф), который в эпирельефе проявляется в виде валика с продольным медианным желобком и гладкими пологими склонами. На поперечном срезе видно, что "дно" следа представляет собой два неглубоких желобка, разделенных невысоким широким медианным валиком. Ширина следа 7, высота - 3 мм, ширина медианного желобка 1-1,5 мм.

Изменчивость описанного следа проявляется в том, что в эпирельефе валик с медианным желобком может переходить в два параллельных низких и узких валика, разделенных широкой и почти плоской зоной. Эта изменчивость может объясняться изменением способа передвижения животного (например, переход от ползания по поверхности осадка к ползанию внутри осадка). Внутренние следы ползания, сохраняющиеся в виде полнорельефных норок и сходные с описанным следом, относят к подгруппе *Subphyllochorda* Gotzinger et Becker, 1932 группы *Scolicia* и интерпретируют как следы ползания или (и) питания роющих гастропод [Häntzschel, 1975].

Курсаская свита среднего (?) кембрия Латвии, скважина Вентспилс.

Род *Bilinichnus* Fedonkin et Palij.

Два неглубоких узких равных по ширине желобка, идущих параллельно один другому и образующих плавно изгибающийся след.

Типовой вид: *Bilinichnus simplex* Fedonkin et Palij.

Голотип. ГИН, № 4464/42. Верхняя глинистая толща разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5,2 км выше устья. Онежский полуостров.

Описание. Два параллельных узких желобка (негативный эпирельеф), образующих длинный плавно изгибающийся след. Нередко сохраняются в виде параллельных узких валиков на нижней поверхности прослоев алевролита (позитивный гипорельеф). Ширина желобков 0,8–0,9 мм, расстояние между желобками 2,5 мм, глубина желобков 0,2–0,3 мм.

Замечания. Следы, подобные описанным, оставляют мелкие гастроподы, ползающие по влажному алевролитовому субстрату; при этом желобки образуются латеральными частями ноги, которые несколько глубже погружены в осадок, чем центральная часть ноги.

Валдайская серия, верхняя толща, р. Сюзьма, Онежский полуостров.

Bilinichnus sp.

Следы в виде парных параллельных бороздок, которые иногда образуют ветвящиеся системы. Расстояние между бороздками у каждого экземпляра строго выдержано, а у разных колеблется от 1 до 2,5 мм.

Мазовецкая и каплоноская свиты нижнего кембрия Восточной Польши.

Род *Neonereites* Seilacher, 1960

Neonereites uniserialis Seilacher, 1960

Описание. Округлые тельца диаметром 0,5–5 мм, прижатые друг к другу, образующие прямые и изогнутые цепочки, которые иногда пересекают плоскость напластования. Сохраняются в позитивном гипорельефе. Анализ размеров телец показывает, что по мере увеличения последних траектория следа становится более спрямленной, а сами тельца – овальными, слегка сплюснутыми по осевой линии следа. Характерно строение отдельных телец: их внешняя оболочка сложена частицами более крупными, чем зерна вмещающей породы (тонкозернистый алевролит), а внутренняя часть пеллет – тонкозернистым материалом, который часто выкрашивается, образуя пустоты внутри пеллет.

Описанные цепочки мелких телец являются, видимо, фекальными пеллетами – следами перистальтического ползания грунтоедов достаточно высокой организации, которые пропускали осадок через пищеварительную систему. Нередко встречаются участки почти полной переработки поверхности питательного субстрата (табл. XIV, 3, 4).

В массовом количестве встречены в валдайской серии особенно в верхней толще по р. Сюзьме (Онежский полуостров).

Neonereites biserialis Seilacher, 1960

Мелкие пеллеты не более 1 мм в диаметре, образующие двойные цепочки, в которых пары пеллет ориентированы косо к продольной оси следа. На некоторых наиболее крупных пеллетах видны небольшие вмятины с одной стороны, образованные, вероятно, в результате отталкивания животного при передвижении в осадке.

Валдайская серия, верхняя толща по правому берегу р. Сюзьмы в 6 км выше устья (Онежский полуостров).

Neonereites sp.

Табл. XIV, 3, 4

Округлые пеллеты, близкого диаметра (1–1,5 мм), сохранившиеся на по-
дошве алевролитов в виде сплошного слоя или небольших скоплений.

Валдайская серия (венд), верхняя толща по правому берегу р. Сюзьмы
(Онежский полуостров).

Род *Planolites* Nicholson, 1873

Planolites cf. *serpens* (Webby, 1970)

Табл. XVII, 1, 2

Тонкие субгоризонтальные беспорядочно изогнутые норки округлого сече-
ния с гладкой поверхностью (позитивный гипорельеф). Терминальные части но-
рок иногда чуть расширены. Диаметр норок 1,5–2,5 мм, длина до 10 см и
более.

Валдайская серия, Онежский полуостров, р. Сюзьма, правый берег в 6 км
выше устья, верхняя толща.

Planolites cf. *beverlejensis* (Billings, 1862)

Табл. XVIII, 2, 6, 7

Плавно изогнутые норы (позитивный гипорельеф) округлого и овального се-
чения с гладкими стенками. Диаметр 4–5, иногда до 10 мм. Норки обычно пе-
рекрывают одна другую, реже – пересекают.

Юдомская свита, р. Алдан, обнажение Дворцы в 60 м ниже пестроцветной
свиты. Пестроцветная свита, р. Алдан, обнажение Улахан–Сулугур.

Planolites striatus (Hall, 1847–1852)

Табл. XVIII, 2, 4

Крупные субгоризонтальные норы до 15 мм в диаметре с тончайшей продоль-
ной штриховкой (позитивный гипорельеф). Ширина штрихов 0,2–0,3 мм, их дли-
на и расстояние между ними не постоянны.

Низы пестроцветной свиты (томмотский ярус нижнего кембрия), р. Алдан, ле-
вый берег, обнажение Улахан–Сулугур.

Planolites cf. *annularius* Walcott, 1890

Табл. XXV, 4

Норки округлого сечения с небольшими регулярными пережимками. Диаметр
норок 3 мм, расстояние между пережимками в среднем 1,5 мм.

Каплонская свита (зона *Holmia*), Восточная Польша.

Planolites sp. A

Табл. XIX, 4

Тонкие до 2 мм в диаметре норки, заполнение которых имеет двойное строе-
ние: внутренняя стержневая зона обычно более светлая, окружающая ее внешняя
зона более темная. Беспорядочно пронизывают известняк.

Пестроцветная свита, левый берег р. Алдан, обнажение Улахан–Сулугур.

Planolites sp. B

Табл. XXV, 1

Прямые или чуть искривленные норы (полный рельеф), обычно перекрывают
друг друга, не пересекаясь. Ответвления редки. Диаметр норок до 6 мм.

Мазовская свита (субхолмиевые слои), Восточная Польша.

Planolites sp. C

Табл. XVIII, 1

Тонкие горизонтальные норки, обычно слабо изогнуты, реже синусоидально изогнутые, как *Cochlichnus Hitchcock*, иногда ветвящиеся. Диаметр норок 2–4 мм. Юдомская свита, р. Алдан, обнажение Дворшы.

Род *Taphrelminthopsis* Sacco, 1888

Taphrelminthopsis sp.

Табл. XXVI, 3–5, 7

Следы в виде двойных валиков, разделенных узкой центральной бороздой (позитивный гипорельеф). Траектория обычно спрямленная. Ширина варьирует от 3 до 6 мм.

Капלוноская свита (зона *Holmia*), Восточная Польша.

Род *Curvolithus* Fritsch, 1908

Curvolithus sp.

Табл. XXVI, 1

Широкие следы ползания в осадке, состоящие из двух латеральных валиков, разделенных широким медианным желобком с крутыми стенками и гладким дном (позитивный гипорельеф). Ширина норок до 8 мм, ширина медианного желобка 2,5 мм. Мазовецкая свита (субхолмиевые слои), Восточная Польша.

Крупные норы

Табл. XXV, 2, 3, 5, 6

Крупные субгоризонтальные норы с высокими слегка вогнутыми стенками и несколько расширенным основанием. Ширина норок 20–30, глубина 20–38 мм. Траектория обычно спрямленная.

Мазовецкая свита (субхолмиевые слои), Восточная Польша.

Род *Diplichnites* Dawson, 1873

Diplichnites sp.

Табл. XXIII, 3

Две параллельные серии тонких валиков (длиной 15–20, шириной до 1,5 мм). Валики располагаются косо по отношению к оси следа.

Каплуноская свита (зона *Holmia*), Восточная Польша.

След ползания с участием параподий

Табл. XVII, 4

Центральная часть следа (эпирельеф) представляет собой широкий плоский валик, от которого косо отходят в обе стороны более тонкие валики, разделяющие довольно глубокие продолговатые депрессии (вероятно, отпечатки параподий). Ширина следа 27, видимая длина – около 100 мм, ширина медианного валика 8 мм, ширина отпечатков параподий 1–2,5, длина – 6–8 мм.

Валдайская серия, р. Сюэма, в 5 км выше устья, Онежский полуостров.

След ползания, близкий к *Cochlichnus Hitchcock*, 1858

Табл. XVII, 3

Неравномерно меандрирующий след ползания небольшого червеобразного организма. Ширина желобка 2 мм, размах меандров до 8 мм, длина следа 85 мм.

Валдайская серия, р. Сюэма, в 5 км выше устья, Онежский полуостров.

Табл. XIX, 5

Норки многократно пересекают плоскость напластования, траектории искривленные, ветвления короткие, случайные. Диаметр норок 1–3 мм.
Пестроцветная свита, р. Алдан, обнажение Улахан–Сулугур.

Плоские ветвящиеся следы

Табл. XIX, 3

Плоские узкие ветвящиеся следы шириной до 2–2,5 мм, иногда образующие густую неправильную сетку на поверхности напластования известняков.
Пестроцветная свита, р. Алдан, обнажение Улахан–Сулугур.

Двойной след

Табл. XV, 1

Мелкорельефный дугообразно изогнутый след ползания, сохранившийся в виде двух широких пологих валиков, разделенных медианным желобком (позитивный гипорельеф). Ширина следа 8 мм, ширина медианного желобка 1,5 мм.

Верхняя толща разреза валдайской серии по р. Сюзьме в 5 км выше устья, Онежский полуостров.

INCERTAE SEDIS

Род *Suzmites* Fedonkin, 1976

Suzmites volutatus Fedonkin

Табл. XVI, 5

Последовательность одинаково изогнутых параллельных друг другу узких и длинных валиков равной ширины (около 1 мм), разделенных участками гладкого пространства. Боковое ограничение отсутствует, рельеф низкий. Некоторые валики, расположенные ближе к "центру вращения", имеют с одного края более крутую кривизну. Ширина гладких участков постепенно уменьшается от 5,5–6 мм в том месте, где концы валиков загибаются круче, до 4–4,5 мм в противоположном конце.

В двух образцах на сколе, перпендикулярном к кровле слоя, наблюдались отпечатки *Pteridinium*, расположенные в непосредственной близости от плоскости, несущей следы, и ориентированные своей длинной осью параллельно плоскости напластования. Сходство ширины интерваллюмов отпечатка *Pteridinium* и ширины гладких участков между узкими концентрическими изогнутыми валиками описываемого следа подсказало, что последний мог быть образован ребристой зоной особи *Pteridinium* при скольжении ее по субстрату.

Валдайская серия, нижняя песчанистая толща на р. Сюзьме, Онежский полуостров.

Suzmites tenuis Fedonkin sp. nov.

Табл. XVI, 1, 2

Голотип: ГИН, № 4464/181. Валдайская серия, Онежский полуостров.

Описание. В последовательности концентрических валиков намечается чередование широких и более узких валиков начиная с широкого короткого. В области "центра вращения" видно несколько мелких бугорков. Расстояние между парными валиками варьирует у разных экземпляров, но закономерно увеличивается в сторону от "центра вращения". Размер сектора дуг в среднем 30–45°, расстояние между крайними валиками 7 мм.

Сравнение. Новый вид отличается от *Suzmites volutatus* Fedonkin значительно меньшими размерами и попарным расположением концентрических бородок.

Описанный след, возможно, был оставлен конусовидным организмом неизвестной природы, на поверхности которого располагались парные кольцевые ребра. Мелкие бугорки в области "центра вращения", возможно, являются следами прикрепления организма к субстрату. По мнению В.В. Манныера, похожий отпечаток мог оставить организм, близкий по строению к мшанке *Archimedes*, имеющей форму конической спирали.

Валдайская серия, Онежский полуостров, правый берег р. Сюзьмы в 5 км выше устья, нижняя толща.

Проблематика, близкая к *Bergaueria* Pranti, 1946

Табл. XVIII, 3-5

Округлые в плане неглубокие депрессии с полусферическим дном, в апикальной части которого обычно имеется небольшое углубление. Диаметр депрессий 7-22, глубина 2-7 мм, диаметр центрального углубления на их дне 1-2 мм. В позитивном гипорельефе депрессиям обычно соответствуют слепки.

Юдомская свита, р. Алдан, обнажение Дворцы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В вендских отложениях на севере Русской платформы выявлена и впервые описана в настоящей работе крупная ассоциация докембрийских Metazoa, названная беломорской биотой. Эта биота характеризует уровень редкинской свиты валдайской серии и приурочена к отложениям, которые накапливались в нормально морских относительно мелководных условиях эпиконтинентального моря. По обилию и разнообразию представленных форм беломорская биота не имеет себе равных среди аналогичных докембрийских биот, известных в северном полушарии.

2. Беломорская биота представлена сообществом 36 видов планктонных, нектонных и бентосных бесскелетных Metazoa, которые относятся по меньшей мере к пяти типам царства животных. Подавляющее большинство (около 70%) представителей описанной биоты относится к кишечнополостным (классы Hydrozoa, Scyphozoa и Anthozoa). Заметную долю от общего числа видов биоты составляют плоские черви (примерно 17%), значительно меньшую – аннелиды, членистоногие и, возможно, иглокожие, а также другие морфологически сложные организмы неясного систематического положения. Некоторые животные демонстрируют характерные черты более чем одного типа и, возможно, представляют переходные стадии эволюционного развития между этими типами. Этот факт, как и выявление биоты в целом, имеет большое значение для познания ранних этапов эволюции Metazoa.

3. Сравнительный анализ наиболее изученных биот древнейших Metazoa, проведенный с учетом данных по составу и уровню организации фауны, ископаемым следам, фашиальной приуроченности и другим показателям, свидетельствует о принципиальной возможности применять классический палеозоологический метод для расчленения и корреляции докембрийских (вендских) отложений, используя для этой цели бесскелетную фауну эдиакарского типа. Так, беломорская биота, по-видимому, синхронна с эталонной эдиакарской биотой Южной Австралии. Эти биоты сближают девять форм Metazoa на видовом и три формы на родовом уровнях, а также общие формы ископаемых следов. Наряду с этим существуют биоты бесскелетных Metazoa более молодые, чем беломорская (в частности, ассоциация фауны из серии Нама Юго-Западной Африки), и, возможно, более древние, существенно различающиеся по составу фауны и ископаемых следов.

4. Вендские отложения севера Русской платформы характеризуются специфичными ихноценозами, которые наряду с особенностями, свойственными докембрию вообще, отличает широкое распространение следов с повторяющимися элементами симметрии. Они указывают на высокий уровень организации подвижного бентоса венда. Существенные отличия нижнекембрийских ихноценозов от вендских и специфичность последних указывают на стратиграфическое значение ископаемых следов и, в частности, могут служить критерием проведения границы между докембрием и кембрием. Это особенно важно при изучении терригенных фаций, в которых другие окаменелости часто отсутствуют.

5. Выявление основных тенденций в эволюции поведения грунтоедов, которая выражается, в усложнении и оптимизации способов реализации пространства, а также введение понятий элементарных и сложных пространственных реализаций, отражающих основные черты этой эволюции, позволяют наметить принципиально новый подход к классифицированию ископаемых следов с повторяющимися элементами симметрии.

ЛИТЕРАТУРА

- Аксенов Е.М., Иголкина Н.С. О выделении редкинской свиты валдайской серии на севере Русской платформы. — Изв. вузов. Геол. и разв., 1969, № 8, с. 22-25.
- Аксенов Е.М., Келлер Б.М. Русская платформа и смежные прогибы. — В кн.: Вендомий (терминальный рифей) и его региональные подразделения. М.: ВИНТИ, 1974, с. 13-26. (Итоги науки. Стратигр. и палеонтол.; Т. 5).
- Аренъ Б., Лендзион К., Яворовский К. Литологическая и стратиграфическая характеристика платформенных отложений венда и основания нижнего кембрия. — В кн.: Корреляция докембрия. М.: Наука, 1977, т. 2, с. 65-74.
- Асеева Е.А. Микрофитофоссилии и водоросли из отложений верхнего докембрия Вольно-Подольи. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы. Киев: Наук. думка, 1976, с. 40-63.
- Беккер Ю.Р. Первые палеонтологические находки в рифее Урала. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1977, № 3, с. 90-100.
- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Сов. наука, 1952. 698 с.
- Бессонова В.Я., Чумаков Н.М. О ледниковых отложениях в позднем докембрии Белоруссии. — Докл. АН СССР, 1968, т. 178, № 4, с. 905-908.
- Боровиков Л.И. Первая находка ископаемых остатков *Dickinsonia* в нижнекембрийских отложениях на территории СССР. — Докл. АН СССР, 1976, т. 231, № 5, с. 1182-1184.
- Васица Р.А. Следы жизнедеятельности животных в докембрии. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология. М.: ВИНТИ, 1975, с. 85-92. (Итоги науки. Стратигр. и палеонтол.; Т. 6).
- Вассоевич Н.Б. О некоторых флишевых текстурах (знаках). — Тр. Львов. геол. о-ва. Сер. геол., 1953, № 3, с. 17-85.
- Великанов В.А. Стратиграфия верхнедокембрийских образований юго-западного склона Украинского щита. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы. Киев: Наук. думка, 1976, с. 15-40.
- Волкова Н.А. Распределение акритарх в разрезах Северо-Восточной Польши. — В кн.: Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. М.: Наука, 1969, с. 74-76. (Тр./ГИН АН СССР; Вып. 206).
- Вялов О.С. До питання класифікації слідів життєдіяльності організмів і текстурних знаків у моласових флішових товщах. — Геол. журн. АН УРСР, 1963, т. 23, вип. 1, с. 16-29.
- Вялов О.С. Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение. Киев: Наук. думка, 1966. 219 с.
- Вялов О.С. Классификация ископаемых следов жизни. — В кн.: Палеонтология. М.: Наука, 1972а, с. 20-30. (МГК. XXIV сес. Докл. сов. геол. Пробл. 7).
- Вялов О.С. Принципы классификации следов жизни. — Палеонтол. сб. Львов. ун-та, 1972б, № 9, с. 60-66.
- Вялов О.С. О нижних и верхних биоглифах. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1976, № 10, с. 130-132.
- Геккер Р.Ф. Введение в палеоэкологю. М.: Госгеолтехиздат, 1957. 124 с.
- Геккер Р.Ф. Современное состояние изучения следов вымерших беспозвоночных (палеоихнология беспозвоночных). — В кн.: Вопросы закономерностей и форм развития органического мира. М.: Недра, 1964, с. 178-192.
- Геккер Р.Ф. Палеоихнология беспозвоночных и ее значение для познания древней жизни. — В кн.: Всесоюзный симпозиум по палеонтологии докембрия и раннего кембрия: Тез. докл. Новосибирск, 1965, с. 11-13.
- Глесснер М.Ф. Древнейшие бесскелетные организмы. — Природа, 1963, № 11, с. 73-78.
- Глесснер М.Ф. Эдиакарская фауна и ее место в эволюции. — В кн.: Корреляция докембрия. М.: Наука, 1977, т. 1, с. 257-268.
- Гниловская М.Б. Древнейшие водные растения венда Русской платформы. — Палеонтол. журн., 1971, № 3, с. 101-107.
- Гниловская М.Б. Древнейшие *Metaphyta*. — В кн.: Палеонтология. Морская геология. М.: Наука, 1976, с. 10-14. (МГК. XXV сес. Докл. сов. геол.).
- Догель В.А. Зоология беспозвоночных. 6-е изд. М.: Высш. школа, 1975. 500 с.

- Дэли Б. Новые данные об основании кембрия в Южной Австралии. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1976, № 3, с. 45–52.
- Журавлева З.А. Онколиты и катаграфии рифея и нижнего кембрия и их стратиграфическое значение. М.: Наука, 1964. (Тр./ГИН АН СССР; Вып. 114).
- Журавлева З.А., Комар Вл.А. К стратиграфии рифея (синия) Анабарского массива. — Докл. АН СССР, 1962, т. 144, № 1, с. 197–200.
- Заика-Новацкий В.С. Новые проблематические отпечатки из верхнего докембрия Приднестровья. — В кн.: Всесоюзный симпозиум по палеонтологии докембрия и раннего кембрия: Тез. докл. Новосибирск, 1965, с. 98–99.
- Заика-Новацкий В.С., Великанов В.А., Коваль А.П. Первый представитель эдиакарской фауны в венде Русской платформы (верхний докембрий). — Палеонтол. журн., 1968, № 2, с. 269–270.
- Заика-Новацкий В.С., Палий В.М. Новые данные относительно проблематических отпечатков из вендских отложений Приднестровья. — Палеонтол. сб. Львов. ун-та, 1968, № 5, вып. 1, с. 130–135.
- Заика-Новацкий В.С., Палий В.М. Древнейшие ископаемые организмы в отложениях вендского комплекса Приднестровья. — Палеонтол. сб. Львов. ун-та, 1974, № 11, вып. 1, с. 59–65.
- Зенкевич Л.А. История системы беспозвоночных. — В кн.: Руководство по зоологии. М.; Л.: Биомедгиз, 1937, т. 1, с. 1–54.
- Зенкевич Л.А. Очерки по эволюции двигательного аппарата животных. — Журн. общ. биол., 1944, т. 5, № 3, с. 17–22.
- Зоричева А.И. К стратиграфии палеозойских отложений севера Русской платформы. — В кн.: Материалы ВСЕГЕИ. Нов. сер., 1956, вып. 14, с. 153–168.
- Зоричева А.И. Север Русской платформы. — В кн.: Геология СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1963, т. 2, ч. 1, с. 79.
- Иголкина Н.С. О возможности выделения балтийского комплекса нижнего кембрия на севере Русской платформы. — Информ. сб. ВСЕГЕИ, 1959, № 11, с. 17–23.
- Иголкина Н.С. Докембрийские отложения осадочного чехла на севере Русской платформы. — Информ. сб. ВСЕГЕИ, 1961, № 43, с. 3–10.
- Кальберг Э.А. Геологическое описание Онежского полуострова. — Тр. Севгеолупр., 1940, вып. 5, 62 с.
- Кауи Д.В., Розанов А.Ю. Отчет международной рабочей группы о симпозиуме по проблеме границы кембрия и докембрия. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1973, № 12, с. 72–82.
- Келлер Б.М. Отпечаток неизвестного животного из валдайской серии Русской платформы. — В кн.: Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. М.: Наука, 1969, с. 175–176. (Тр./ГИН АН СССР; Вып. 206).
- Келлер Б.М. Новая находка древнейших животных. — Природа, 1975, № 7, с. 85–87.
- Келлер Б.М. Бесскелетные животные докембрия и их стратиграфическое значение. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1976, № 8, с. 68–77.
- Келлер Б.М., Кратц К.О., Митрофанов Ф.П., Семихатов М.А., Соколов Б.С., Соколов В.А., Шуркин К.А. Общая стратиграфическая шкала докембрия СССР. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1977, № 11, с. 16.
- Келлер Б.М., Меннер В.В., Степанов В.А., Чумаков Н.М. Новые находки Metazoa в вендомии Русской платформы. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1974, № 12, с. 130–134.
- Келлер Б.М., Федонкин М.А. Новые находки окаменелостей в валдайской серии докембрия по р. Сюэме. — Изв. АН СССР, Сер. геол., 1976, № 3, с. 38–44.
- Кирсанов В.В. К вопросу о стратиграфии и корреляции отложений вендского комплекса на восточной окраине Русской платформы. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1968, № 6, с. 86–103.
- Кирьянов В.В., Крашенінікова О.В. Західний схил Українського шита в області Подільського виступу фундаменту. — В кн.: Стратиграфія УРСР. Київ: Наук. думка, 1972, т. 3, ч. 1, с. 62.
- Лучинина В.А., Мешкова Н.П. Первая находка *Dactyloides asteroides* в нижнем кембрии Сибири. — В кн.: Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1969, с. 180–181.
- Мамаев Н.Ф. Проблематические органические остатки в песчаниках тогузак-аятской свиты в Южном Зауралье. — Тр. Ин-та геол. и геохим. Урал. фил. АН СССР, 1970, вып. 87.
- Махнач А.С., Веретенников Н.В., Шкуратов В.И. Стратиграфическая схема верхнего протерозоя Белоруссии. — Докл. АН БССР, 1974, т. 18, № 5, с. 73–78.
- Махнач А.С., Веретенников Н.В., Шкуратов В.И., Бордон В.Е. Рифей и венд Белоруссии. Минск: Наука и техн., 1976. 360 с.
- Палий В.М. Подвійні сліди (білобіти) у відкладах балтійської серії Придністров'я. — Доп. АН УРСР. Сер. Б, 1974а, № 6, с. 499–504.
- Палий В.М. Про знахідку сліду життєдіяльності в рифейських відкладах Овруцького краю. — Доп. АН УРСР, Сер. Б, 1974б, № 1, с. 34–37.
- Палий В.М. Фаунистические остатки из верхнедокембрий отложений Подоль-

- ского Приднестровья. — В кн.: Тез. докл. совещания по верхнему докембрию (риффею) Русской платформы. М., 1974в, с. 32–36.
- Палий В.М. Остатки бесскелетной фауны и следы жизнедеятельности из отложений верхнего докембрия и нижнего кембрия Подолии. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской палеонтол.; Киев: Наук. думка, 1976, с. 63–77.
- Рауп Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. М.: Мир, 1974, 390 с.
- Розанов А.Ю. Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука, 1973, 164 с. (Тр./ГИН АН СССР; Вып. 241).
- Розанов А.Ю., Чумаков Н.М. Африка. — В кн.: Вендомий (термальний рифей) и его региональные подразделения. М.: ВИНТИ, 1974, с. 56–60. (Итоги науки. Стратигр. и палеонтол.; Т. 5).
- Семихатов М.А., Комар Вл.А., Серебряков С.Н. Юдомский комплекс стратотипической местности. М.: Наука, 1970, 207 с. (Тр./ГИН АН СССР; Вып. 210).
- Соколов Б.С. О возрасте древнейшего осадочного покрова Русской платформы. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1952, № 5, с. 21–31.
- Соколов Б.С. Проблема нижней границы палеозоя и древнейшие отложения досинийских платформ Евразии. — Тр. ВНИГРИ, 1958, вып. 126. Геол. сб., № 3, с. 5–67.
- Соколов Б.С. Вендский комплекс (венд) и проблема границы докембрия и палеозойской группы. — В кн.: Геология докембрия. М.: Недра, 1964, с. 137–150. (МГК. XXII сес. Докл. сов. геол. Пробл. 10).
- Соколов Б.С. Древнейшие погонофоры. — Докл. АН СССР, 1967, т. 177, № 1, с. 201–204.
- Соколов Б.С. Вендский этап в истории Земли. — В кн.: Палеонтология. М.: Наука, 1972, с. 114–124. (МГК. XXIV сес. Докл. сов. геол. Пробл. 7).
- Соколов Б.С. Ихнология древнейших Metazoa: некоторые проблемы и перспективы. — Геол. и геофиз., 1974а, № 5, с. 37–48.
- Соколов Б.С. Проблемы границы докембрия и кембрия. — Геол. и геофиз., 1974б, № 2, с. 3–29.
- Соколов Б.С. О палеонтологических находках в доусольских отложениях Иркутского амфитеатра. — Тр./ИГиГ СО АН СССР, 1975, вып. 232, с. 112–117.
- Соколов Б.С. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации. — Вестн. АН СССР, 1976а, № 1, с. 126–143.
- Соколов Б.С. Metazoa докембрия и вендокембрийский рубеж. — Палеонтол. журн., 1976б, № 1, с. 13–18.
- Солонцов Л.Ф., Аксенов Е.М. Рифей Восточно-Европейской платформы. — Изв. вузов. Геол. и разв., 1969, № 10, с. 3–14.
- Станковский А.Ф. Веричев Е.М., Константинов Ю.Г., Скрипниченко В.А., Южаков В.М. Первая находка эффузивов среди редкинских отложений венда на севере Русской платформы. — Докл. АН СССР, 1977, т. 243, № 3, с. 661–664.
- Стратиграфия СССР. Верхний докембрий. М.: Госгеолтехиздат, 1963, 716 с.
- Термье А., Термье Ж. Эдиакарская фауна и эволюция животного мира. — Палеонтол. журн., 1976, № 3, с. 22–29.
- Тимофеев Б.В. Микрорифейтологическое исследование древних свит. М.; Л.: Наука, 1966, 147 с.
- Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. М.: Наука, 1969, 380 с. (Тр./ГИН АН СССР; Вып. 206).
- Федонкин М.А. Палеоихнология докембрия и раннего кембрия. — В кн.: Всесоюзный симпозиум "Палеонтология докембрия и раннего кембрия": Тез. докл. Новосибирск, 1976а, с. 23–26.
- Федонкин М.А. Следы многоклеточных из валдайской серии. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1976б, № 4, с. 129–132.
- Федонкин М.А. Новое местонахождение бесскелетных Metazoa в венде Зимнего берега. — Докл. АН СССР, 1978, т. 239, № 6, с. 1423–1426.
- Федонкин М.А. Новые представители докембрийских кишечнополостных на севере Русской платформы. — Палеонтол. журн., 1980, № 2, с. 7–15.
- Хоментовский В.В. Венд. Новосибирск: Наука, 1975, 270 с. (Тр./ИГиГ СО АН СССР; Вып. 243).
- Чумаков Н.М. Позднекембрийское опеденение Европы и некоторые связанные с ним проблемы. — В кн.: Геология докембрия. Л.: Наука, 1972, с. 6–17. (МГК. XXIV сес. Докл. сов. геол. Пробл. 1).
- Шевырев А.А. Проблема древнейших организмов. — В кн.: Стратиграфия. Палеонтология. М.: ВИНТИ, 1967, с. 54–79. (Итоги науки. Сер. геол.).
- Шульга П.Л., Заика-Новацкий С.В. Верхнедокембрийские образования Вольно-Подолья. — В кн.: Тез. докл. совещания по верхнему докембрию (риффею) Русской платформы. М., 1974, с. 55–58.
- Янкаускас Т.В. Крибрициаты нижнего кембрия Сибири. — В кн.: Проблемы биостратиграфии и палеонтологии нижнего кембрия Сибири. М.: Наука, 1972, с. 161–182.
- Abel O. Vorzeitliche Lebbeuspuren. Jena: G. Fischer, 1935, 15. 644 S.
- Alpert S.P. *Bergaueria* Prantl (Cambrian and Ordovician), a probable actiuian trace fos-

- sil. - J. Paleontol., 1973, 47, N 5, p. 919-924.
- Alpert S.P. Systematic review of the genus *Skolithos*. - J. Paleontol., 1974, 48, N 4, p. 661-669.
- Alpert S.P. Trilobite and star-like trace fossils from the White-Inyo Mountains, California. - J. Paleontol., 1976, 50, N 2, p. 226-239.
- Alpert S.P. Trace fossils and the basal Cambrian boundary. - In: Trace fossils. 2. Liverpool: Seel House Press, 1977, p. 1-8. (Geol. J. Spec. Iss., N 9).
- Arai M.N., McGugan A. A problematical coelenterate(?) from the Lower Cambrian, near Moraine Lake, Banff Area, Alberta. - J. Paleontol., 1968, 42, N1, p. 205-209.
- Aren B., Lendzion K. Organic remains at the Vendian-Cambrian boundary in the platform sediments in Poland. - Bull. Acad. pol. sci. Ser. sci. terre, 1974, 22, N 1, p. 49-53.
- Banks N.L. Trace fossils from the Late Precambrian and the Lower Cambrian of Finnmark, Norway. - Geol. J. Spec. Iss., 1970, N 3, p. 19-34.
- Banks N.L. Trace fossils in the Halkkavarre section of the Dividal Group (? Late Precambrian - Lower Cambrian), Finnmark. - Norg. geol. unders., 1973, 14, N 288, p. 1-6.
- Barnes W.C., Smith A.G. Some markings associated with ripplemarks from the Proterozoic of North America. - Nature, 1964, 201, N 4923, p. 1018-1019.
- Bassler R.S. A supposed jellyfish from the Precambrian of Grand Canyon. - In: Proc. U.S. Nat. Mus., 1941, 89, p. 519-522.
- Beer E.J. Note on a spiral impression on Lower Vindhyan Limestone. - Rec. Geol. Surv. India, 1919, 50, p. 139.
- Bell B.M. Phylogenetic implications of ontogenetic development in the class Edrioasteroidea (Echinodermata). - J. Paleontol., 1976, 50, N 6, p. 1001-1019.
- Bergström J. *Rusophycus* as an indication of early Cambrian age. - In: Trace fossils. Liverpool: Seel-House-Press, 1970, p. 35-43.
- Bergström J. Organization, life and systematics of trilobites. - Fossils and Strata, 1973, N 2, p. 1-69.
- Byers C.W. Bioturbation and the origin of the metazoans: evidence from the Belt Supergroup, Montana. - Geology, 1976, 4, N 9, p. 565-567.
- Chamberlain C.K. Morphology and ethology of trace fossils from the Ouachita Mountains, southeast Oklahoma. - J. Paleontol., 1971, 45, N 2, p. 212-246.
- Chapman D.M. Evolution of the scyphostoma. - In: The Cnidaria and their evolution/ Ed. W.J. Rees. L., 1966, p. 51-75. (Zool. Soc. London Symp., vol. 16).
- Clark R.B. Dynamics in metazoan evolution. Oxford: Clarendon Press, 1964, 313 p.
- Clemmey H. World's oldest animal traces. - Nature, 1976, 261, N 5561, p. 576-578.
- Cloud P.E. Premetazoan evolution and the origin of the Metazoa. - In: Evolution and environment. New Haven; L., 1968. p. 1-72.
- Cloud P.E. Pseudofossils: a plea for caution. - Geology, 1973, 1, p. 123-127.
- Cloud P.E. Beginning of biospheric evolution and their biogeochemical consequences. - Paleobiology, 1976, 2, N 4, p. 351-387.
- Cloud P., Wright J., Glover L. Traces of animal life from 620-million-year-old rocks in North Carolina. - Amer. Sci., 1976, N 4, p. 396-406.
- Cowie J.W. Life in Pre-Cambrian and early Cambrian times. - In: The Fossil Record. London, 1967, p. 17-35.
- Cowie J.W., Spencer A.M. Trace fossils from the Late Precambrian/Lower Cambrian of East Greenland. - In: Trace fossils. Liverpool, 1970, p. 91-101. (Geol. J. Spec. Iss., N 3).
- Crimes T.P. The significance of trace fossils in sedimentology; stratigraphy and paleontology with examples from Lower Palaeozoic strata. - In: Trace fossils. Liverpool: 1970, p. 101-127. (Geol. J. Spec. Iss., N 3).
- Crimes T.P. Colonization of the early ocean floor. - Nature, 1974, 248, p. 328-330.
- Crimes T.P. The stratigraphical significance trace fossils. - In: The Study of Trace Fossils. B., 1975, p. 109-130.
- Crimes T.P. Trace fossils from the Bray Group (Cambrian) at Howth, Co. Dublin. - Bull. Geol. Surv. Ireland. 1976, 2, p. 53.
- Daily B. The Cambrian in South Australia. - In: El sistema Cambrico, su paleogeografía y el problema de su base: Intern. Geol. Congr. XX Sess. Mexico, 1956, p. 91-148.
- Daily B. The base of the Cambrian and the first Cambrian faunas. Centre for Precambrian research. Univ. Adelaide, 1972, Spec. Pap., N 1, p. 13-42.
- Daily B. Discovery and significance of basal Cambrian *Uratanna* formation, Mt Scott Range, Flinders Ranges, South Australia. - Search, 1973, 4, N 6, p. 202-205.
- Dunn P.R., Thomson B.P., Rankama K. Late Precambrian glaciation in Australia as a stratigraphic boundary. - Nature, 1971, 231, N 6, p. 498-502.
- Evans A.M., Ford T.D., Allen J.R.L. Precambrian rocks. - In: The Geology of the East Midlands. Leicester: Univ. Press, 1968. 400 p.
- Fedonkin M.A. Precambrian-Cambrian ichno-coenosis of East-European platform. - Geol. J. Spec. Iss., 1977, N 9, p. 183-194.
- Ford T.D. Pre-Cambrian fossils from Charnwood Forest. - Proc. Yorksh. geol. Soc., 1958, 31, p. 211-217.
- Ford T.D. *Pteridinium* and the Precambrian-Cambrian boundary. - Science, 1967, 157, p. 957.
- Frey R.W. Ichnology - the study of fossil and recent lebensspuren. - In: Trace fossils, a field guide to selected localities in Pen-

- nsylvanian, Permian, Cretaceous, and Tertiary rocks of Texas, and related papers/ Ed. B.F. Perkins. Louisiana State Univ., School Geosci., 1971, Misc. Publ. 71-1, p. 91-125.
- Frey R.W. Concepts in the study of biogenic sedimentary structures. - J. Sediment. Petrol., 1973, 43, N 1, p. 6-19.
- Frey R.W. The realm of ichnology, its strengths and limitations. - In: The Study of Trace Fossils. B., 1975, p. 13-38.
- Frey R.W., Howard J.D. Comparison of Upper Cretaceous ichnofaunas from siliceous sandstones and chalk, Western Interior Region, U.S.A. - Geol. J. Spec. Iss., 1970, N 3, p. 141-166.
- Fuchs Th. Studien über Fucoiden und Hieroglyphen. - Denkschr. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl., 1895, 62, S. 369.
- Fürsich F. T. Ichnotigenus *Rhisocorallium*. - Paläontol. Ztschr., 1974a, 48, N1/2, S. 16-28.
- Fürsich F.T. On *Diplocraterion* Torell 1870 and the significance of morphological features in vertical, spreitenbearing, U-shaped trace fossils. - J. Paleontol., 1974b, 48, N 5, S. 952-962.
- Germis G.J.B. Discovery of a new fossil in the Nama System, South-West Africa. - Nature, 1968, 219, N 5149, p. 53-54.
- Germis G.J.B. New shelly fossils from Nama Group, South-West Africa. - Amer. J. Sci., 1972a, 272, p. 752-761.
- Germis G.J.B. Trace fossils from the Nama Group, South-West Africa. - J. Paleontol., 1972b, 46, N 6, p. 864-870.
- Germis G.J.B. A reinterpretation of *Rangescheiderhoehni* and the discovery of a related new fossil from the Nama Group South-West Africa. - Lethaia, 1973a, 6, p. 1-10.
- Germis G.J.B. Possible Sprigginid worm and a new trace fossil from the Nama Group, South-West Africa. - Geology, 1973b, N10, p. 69-71.
- Germis G.J.B. The Nama group in South-West Africa and its relationship to the pan-African geosyncline. - J. Geol., 1974, 82, p. 301-317.
- Glaessner M.F. The oldest fossil faunas of South Australia. - Geol. Rdsch., 1958, 47, S. 522-531.
- Glaessner M.F. Precambrian Coelenterata from Australia, Africa and England. - Nature, 1959, 183, N 4673, p. 1472-1473.
- Glaessner M.F. Precambrian fossils from South Australia. - In: Proc. XXI st Intern. Geol. Congr. Copenhagen, 1960, pt 22, p. 59-64.
- Glaessner M.F. Pre-Cambrian animals. - Sci. Amer., 1961, 204, N 3, p. 72-78.
- Glaessner M.F. Precambrian fossils. - Biol. Revs. Cambridge Phil. Soc., 1962, 37, p. 467-494.
- Glaessner M.F. Zur Kenntniss der Nama - Fossilien Südwest-Afrikas. - Ann. Naturhist. Mus. Wein, 1963, 66, S. 113-120.
- Glaessner M.F. Precambrian palaeontology. - Earth-Sci. Revs, 1966, 1, N1, p. 29-50.
- Glaessner M.F. Biological events and the Precambrian time scale. - Can. J. Earth Sci., 1968, 5, p. 585-590.
- Glaessner M.F. Trace fossils from the Precambrian and Basal Cambrian. - Lethaia, 1969, 2, N 4, p. 369-393.
- Glaessner M.F. Geografic distribution and time range of the Ediacara Precambrian fauna. - Bull. Geol. Soc. Amer., 1971, 82, N 2, p. 509-514.
- Glaessner M.F. Precambrian palaeozoology. Univ. Adelaide, 1972, Spec. Pap., N 1, p. 43-52.
- Glaessner M.F. A new genus of Late Precambrian polychaete worms from South Australia. - Trans. Roy. Soc. S. Austral., 1976, 100, N 3, p. 169-170.
- Glaessner M.F. Precambrian. - In: Treatise on invertebrate paleontology. Part A. Introduction. Fossilization (taphonomy). Biogeography and biostratigraphy. Geol. Soc. Amer. and University of Kansas, 1979, p. A79-118.
- Glaessner M.F., Daily B. The geology and Late Precambrian fauna of the Ediacara Fossil Reserve. - Rec. Austral. Mus., 1959, 13, p. 363-401.
- Glaessner M.F., Parkin L.W. The geology of South Australia. Melbourne: Geol. Soc. Austral., 1958. 58 p.
- Glaessner M.F., Wade M. The Late Precambrian Fossils from Ediacara, South Australia. - Palaeontology, 1966, 9, pt 4, p. 599-628.
- Glaessner M.F., Wade M. *Praecambridium* - a primitive arthropoda. - Lethaia, 1971, 4, p. 71-77.
- Glaessner M.F., Walter M.R. New Precambrian fossils from the Arumbera Sandstone, Northern Territory, Australia. - Alcheringa, 1975, 1, p. 59-69.
- Goldring R., Curnow C.N. The stratigraphy and facies of the Late Precambrian at Ediacara, South Australia. - J. Geol. Soc. Austral., 1967, 14, N 2, p. 195-214.
- Gürich G. Die bislang ältesten Spuren von Organismen in Südafrika. - In: Compt. rend. Intern. geol. Congr. XV, S. Africa (1929), 1930a, 2, p. 670-680.
- Gürich G. Über den Kuibisquarzit in Südwest-Afrika. - Ztschr. Dtsch. geol. Ges., 1930b, 82, S. 637.
- Gürich G. Die Kuibis-Fossilien der Nama Formation von Südwestafrika. - Paläontol. Ztschr., 1933, 15, S. 137-154.
- Häntzschel W. Trace fossils and problematica. - In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt W. Miscellaneous. Univ. Kansas Press and Geol. Soc. Amer., 1962, p. W177-W245.
- Häntzschel W. Trace fossils and problematica. - In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt W. Miscellaneous. Suppl. I. Univ. Kansas Press and Geol. Soc. Amer., 1975. 269 p.

- Harrington H.J., Moore R.C. Dipleurozoa. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology, F. Coelenterata, Univ. Kansas Press and Geol. Soc. Amer., 1956, p. F24–F27.
- Houghton S.H. An archaeocyathid from the Nama System. — Trans. Roy. Soc. S. Africa, 1960, 36, p. 57–59.
- Hessler R.R., Newman W.A. A trilobitormorph origin for the Crustacea. — Fossils and Strata, 1975, 4, p. 437–459.
- Hitchcock E. Final report on the geology of Massachusetts. Northampton, 1841, 2, p. 301–831.
- Hitchcock E. Report on ichnolithology or fossil footmarks. — Amer. J. Sci., 1844, 47, p. 292–322.
- Hofmann H.J. Precambrian fossils, pseudo-fossils, and problematica in Canada. — Bull. Geol. Surv. Can., 1971, N 189. 146 p.
- Hyman L.H. The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora. N.Y.; L.: McGraw-Hill Book Co., 1940. 726 p.
- James J.F. Studies in problematic organisms — the genus *Scolithus*. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1892, 3, p. 132–144.
- Kauffman E.G., Steidtmann J.R. Are they fossils? — In: Annu. Meet. G.S.A. Abstracts with programm. Denver, 1976, p. 63.
- Krejci-Graf K. Definition der Begriffe Marken, Spuren, Fährten, Bauten, Hieroglyphen und Fucoiden. — Senckenbergiana, 1932, 14, S. 14–39.
- Ksiazkiewicz M. Observations on the ichnofauna of the Polish Carpathians. — In: Trace fossils. Liverpool, 1970, p. 283–322.
- Ksiazkiewicz M. Trace fossils in the flysch of the Polish Carpathians. — Palaeontol. pol., 1977, N 36. 208 p.
- Lendzion K. Stratigraphia Kambru dolnego obszaru Podlasia. — Biul. Inst. geol., 1972, N 223, s. 148.
- Lendzion K. Kambr. — Profile glebokich otworów wiertniczych Instytutu Geologicznego. — In: Prabusy IG I. Warszawa, 1975, 27, S. 51–59.
- Lessertisseur J. Trace fossils d'activité animale et leur signification paleobiologique. — Mém. Soc. géol. France, N.s., 1955, 34 (4), N 74, 150 p.
- Macurda D.B. The blastoid *Pentremites* Say — a trimerous mutant and some new occurrences. — J. Paleontol., 1964, 38, p. 705–710.
- Martinson A. Aspects of a Middle Cambrian thanatope on Öland. — Geol. fören. Stockholm förhandl., 1965, 87, s. 230.
- Martinson A. Toponomy of trace fossils. — In: Trace fossils. Liverpool, 1970, p. 323–330.
- Müller A.H. Zur Ichnologie, Taxiologie und Ökologie fossiler Tiere. — Freiberg. Forschungsh. C, 1962, 151, p. 5–49.
- Nathorst A.C. Om noagra formodade växtfossilier: Oversigt af K. Vetensk. — Akad. förhandlingar, Stockholm, 1873, N 9, p. 25–32, pl. 15–19.
- Nathorst A.G. Nouvelles observations sur des traces d'animaux et autres phénomènes d'origine purement mécanique décrits comme "Algues fossiles". — Kgl. svens. vetenskapskad. handl., 1886, 21, N 14, p. 58.
- Osgood R.G. Trace fossils of the Cincinnati area. — Palaeontographica Americana, 1970, 6, N 41, p. 281–444.
- Osgood R.G. The history of invertebrate ichnology. — In: The Study of Trace Fossils. B., 1975, S. 3–12.
- Öpik A.A. Cambrian geology of the Northern Territory. — In: El Sistema Cambrico, Su Paleogeografía y el Problema de su Base: XX Intern. Geol. Congr. Mexico. Mexico, 1956, pt 2. A. 25–54.
- Pflug H.D. Neue Fossilreste aus den Nama-Schichten in Südwest-Afrika. — Paläontol. Ztschr., 1966, 40, N 1/2, S. 14–25.
- Pflug H.D. Zur Fauna der Nama-Schichten in Südwest-Afrika. I. Pteridinia, Bau und systematische Zugehörigkeit. — Palaeontographica, A, 1970 a, 134, p. 226–262.
- Pflug H.D. Zur fauna der Nama-Schichten in Südwest-Afrika II. Rangeidae Bau und systematische Zugehörigkeit. — Palaeontographica, A, 1970b, 135, p. 198–231.
- Pflug H.D. Neue Fossilfunde im Jung-Präkambrium und ihre Aussagen zur Entstehung der höheren Tiere. — Geol. Rdsch., 1971, 60, N 4, S. 1340–1350.
- Pflug H.D. Systematik der jungpräkambrischen Petalonamae Pflug 1970. — Paläontol. Ztschr., 1972a, 46, S. 56–67.
- Pflug H.D. Zur Fauna der Nama-Schichten in Südwest-Afrika III. Ernettomorpha, Bau und Systematik. — Palaeontographica A, 1972b, 139, S. 134–170.
- Pflug H.D. Zur Fauna der Nama-Schichten in Südwest-Afrika. IV. Mikroskopische Anatomie der Petalo-Organismen. — Palaeontographica A, 1973, 144, N 4–6, S. 166–202.
- Pflug H.D. Feinstruktur und Ontogenie der jung-präkambriischen Petalo-Organismen. — Paläontol. Ztschr., 1974, 48, S. 77–109.
- Richter R. Flachseebachtungen zur Paläontologie und Geologie. XII–XIV. — Senckenbergiana, 1926, 8, p. 200–224.
- Richter R. Risse durch Innenschrumpfung und Risse durch Dufttrocknung. — Senckenbergiana, 1941, 23, S. 165–167.
- Richter R. Die ältesten Fossilien Süd-Afrikas. — Senckenberg. Iethaea, 1955, 36, S. 243–289.
- Sabrodin W. Leben im Präkambrium. Ideen des exacten Wissens. Stuttgart, 1971, 12, S. 835–842.
- Salter J.W. On annelide-burrows and surface markings from the Cambrian rocks of the Longmynd. — Geol. Soc. London, Quart. J., 1857, 13, p. 199–206.
- Seilacher A. Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. — Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh., 1953, 96, S. 421.

- Seilacher A. Die geologische Bedeutung fossiler Lebensspuren. — Ztschr. Dtsch. geol. Ges., 1954, 105, S. 214–227.
- Seilacher A. Spuren und Fazies im Unterkambrium. — In: Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range (Pakistan)/ Ed. O.H. Shindewolf, A. Seilacher. Mainz, 1955, S. 342.
- Seilacher A. Der Beginn des Kambrium als biologische Wende. — Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh., 1956, 103, S. 155–180.
- Seilacher A. Biogenic sedimentary structures. — In: Approaches to paleoecology. N.Y.: Wiley, 1964a, p. 296–316.
- Seilacher A. Sedimentological classification and nomenclature of trace fossils. — Sedimentology, 1964b, 3, p. 253–256.
- Seilacher A. Bathymetry of trace fossils. — Mar. Geol., 1967a, 5, p. 413–428.
- Seilacher A. Fossil behavior. — Sci. Amer., 1967b, 217, N 2, p. 72–80.
- Seilacher A. Vorzeitliche Mäanderspuren. Straben Tiere. Braunschweig, 1967c, S. 294–306.
- Seilacher A. Crusiana stratigraphy of "non-fossiliferous" Palaeozoic sandstones. — In: Trace fossils. Liverpool, 1970, p. 447–476.
- Seilacher A. Flish trace fossils: evolution of behavioural diversity in the deep-sea. — Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 1974, H. S. 233–245.
- Sellwood B.W. The relation of trace fossils to small scale sedimentary cycles in the British Lias. — Geol. J. Spec. Iss., 1970, N 3, p. 489–504.
- Simpson S. Classification of trace fossils. — In: The Study of Trace Fossils. B., 1975, p. 39–54.
- Singh I.B. Primary sedimentary structures in Precambrian quartzites of Telemark, Southern Norway and their environmental significance. — Norsk geol. tidsskr., 1969, 49, S. 1–31.
- Sokolov B.S. Vendian and Early Cambrian Sabelliditida (Pogonophora) of the USSR. — In: Proc. Intern. Paleontol. Union. 23 Sess. Intern. Geol. Congr. Warszawa, 1972, p. 79–86.
- Sokolov B.S. Vendian of northern Eurasia. — In: Proc. Sec. Int. Symp. Arctic Geology. San Francisco (1971). Amer. Assoc. Petrol. Geol. Mem., 1973, N 19, p. 204–218.
- Sprigg R.C. Early Cambrian (?) jellyfishes from the Flinders Ranges, South Australia. — Trans. Roy. Soc. S. Austral., 1947, 71, pt 2, p. 212–224.
- Sprigg R.C. Early Cambrian "jellyfishes" of Ediacara, South Australia and Mount John, Kimberley District, Western Australia. — Trans. Roy. Soc. S. Austral., 1949, 73, p. 72–99.
- Squire A.D. Discovery of Late Precambrian trace fossils in Jersey, Channel Islands. — Geol. Mag., 1973, 110, N 3, p. 223–226.
- Stanley S.M. Fossil data and the Precambrian–Cambrian evolutionary transition. — Amer. J. Sci., 1976, 276, N 1, p. 56–76.
- Termier H., Termier G. Sur les modalités de l'apparition des premiers coelomates. — Compt. rend. Acad. sci., 1966, 262, p. 1684–1688.
- Termier H., Termier G. Evolution et biocinèse. Les invertébrés dans l'histoire du monde vivant. P.: Masson & Co., 1968. 241 p.
- The study of trace fossils: A synthesis of principles, problems and procedures in ichnology/ Ed. R.W. Frey. B.: Springer, 1975. 562 p.
- Thomson B.P. Adelaide System. — In: Handbook of South Australian Geology. — Geol. Surv. S. Austral., 1969, 49, p. 49–83.
- Trace fossils/ Ed. T.P. Crimes, J.S. Harper. Liverpool: Seel House Press (Geol. J. Spec. issue, N 3), 1970, 547 p.
- Trace fossils 2/ Ed. T.P. Crimes, J.C. Harper. Liverpool: Seel House Press, 1977. 351 p. (Geol. J. Spec. issue, N 9).
- Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt F. Coelenterata. — Univ. Kansas Press and Geol. Soc. Amer., 1956. 498 p.
- Wade M. Preservation of soft-bodied animals in Precambrian sandstones at Ediacara, South Australia. — Lethaia, 1968, 1, p. 238–67.
- Wade M. Medusae from Uppermost Precambrian or Cambrian sandstones, Central Australia. — Palaeontology, 1969, 12, N3, p. 351–365.
- Wade M. The stratigraphic distribution of the Ediacara fauna in Australia. — Trans. Roy. Soc. S. Austral., 1970, 94, p. 87–104.
- Wade M. Bilateral Precambrian Chondrophores from the Ediacara Fauna, South Australia. — Proc. Roy. Soc. Victoria, 1971, 84, pt 1, p. 183–188.
- Wade M. *Dickinsonia*: polychaete worms from the Late Precambrian Ediacara fauna, South Australia. — Mem. Queensland Mus., 1972a, 16, N2, p. 171–190.
- Wade M. Hydrozoa and Scyphozoa and other medusoids from the Ediacara fauna, South Australia. — Palaeontology, 1972b, 15, N2, p. 197–225.
- Walcott C.D. Pre-Cambrian fossiliferous formations. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1899, 10, p. 199–244.
- Walter M.R., Oehler J.H., Oehler D.Z. Megascopic algae 1300 million years old from the Belt Super-group, Montana: a reinterpretation of Walcott's *Helminthoidichnites*. — J. Paleontol., 1976, 50, N 5, p. 872–881.
- Webby B.D. Trace fossils (Pascichnia) from the Silurian of New South Wales, Australia. — Paläontol. Ztschr., 1969, 43, p. 81–94.
- Webby B.D. Late precambrian trace fossils from New South Wales. — Lethaia, 1970, 3, N1, p. 79–109.
- Young F.C. Early Cambrian and older trace fossils from the Southern Cordillera of Canada. — Can. J. Earth Sci., 1972, 2, N 1, p. 1–17.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ *
(коллекционные номера Геологического института АН СССР)

Таблица I

1-6 - *Beltanelliformis brunsaе* Menner, позитивный гипорельеф: 1 - экземпляр с резкими ветвящимися бороздками, № 4464/116; 2,3 - наиболее крупные экземпляры с углублениями около центра, ×2, № 4464/115, 4464/143; 4 - экземпляр с очень тонкими морщинками, ×2, № 4464/142; 5 - фрагмент, показывающий, что стенка была довольно тонкой, ×1, № 4464/141; 6 - скопление мелких особей, лишенных концентрических морщин, ×2, № 4464/310. Валдайская серия, Онежский полуостров.

Таблица II

1 - *Cyclomedusa radiata* Sprigg, частые радиальные бороздки лучше сохранились в периферической части тела, ×1, № 4482/167. Валдайская серия, Зимний берег Белого моря.
2 - *Cyclomedusa delicata* sp. nov., ×1, голотип, № 4464/336. Валдайская серия, Онежский полуостров.
3 - *Pseudorhizostomites howchini* Sprigg, ×1, № 4482/27. Валдайская серия, Зимний берег Белого моря.
4 - *Tirasiana disciformis* Palij, ×0,7, № 4482/153. Местонахождение то же.
5, 6 - *Cyclomedusa davidi* Sprigg, ×1, позитивный гипорельеф, № 4482/153, 4482/6. Местонахождение то же.
7 - *Cyclomedusa* cf. *plana* Glaessner et Wade, позитивный гипорельеф, аборальная часть (?), зонтик местами расчленен нерегулярными радиальными бороздками, ×1, № 4482/179. Местонахождение то же.

Таблица III

1,3 - *Tribrachidium heraldicum* Glaessner, позитивный гипорельеф: 1 - видны многочисленные короткие щупальца, идущие по краю тела, ×5, № 4482/150; 3 - № 4482/80, ×2. Валдайская серия, Зимний берег Белого моря.
2,9 - *Nemiana simplex* Palij, позитивный гипорельеф, ×1, № 4482/151, 4482/157. Местонахождение то же.
4 - *Cyclomedusa* cf. *plana* Glaessner et Wade, позитивный гипорельеф, воронковидное образование в центральной части зонтика, имеющее концентрическое строение, возможно, отвечает ротовому аппарату, ×1,5, № 4482/43. Местонахождение то же.
5, 6 - *Charnia* sp., позитивный гипорельеф: 5 - фрагмент небольшой колонии, ×1, № 4482/201; 6 - фрагмент крупной колонии, ×0,7, № 4482/65 А. Местонахождение то же.
7 - *Zolotytsia biserialis* gen. et sp. nov., позитивный гипорельеф, слева небольшой округлый отпечаток неясного происхождения, ×1, голотип, № 4482/158. Местонахождение то же.
8 - *Charniodiscus* sp., № 4482/14, ×1, позитивный гипорельеф. Местонахождение то же.

Таблица IV

1,6 - *Albumares brunsaе* Fedonkin, негативный гипорельеф, ×3,5: 1 - голотип, № 4464/14; 6 - № 4464/15. Оба отпечатка соответствуют оральной части тела медузы или субумбрелле. Валдайская серия. Онежский полуостров.
2 - *Cyclomedusa minuta* sp. nov., позитивный гипорельеф, ×3, голотип, № 4464/112. Местонахождение то же.
3 - проблематика № 1, позитивный гипорельеф, ×2. Местонахождение то же.
4 - проблематика. 2, позитивный гипорельеф, ×3. Местонахождение то же.
5 - проблематика № 3, в правой части снимка видны следы, близкие к *Neonereites*, ×1. Местонахождение то же.

* Фототаблицы см. между с. 64-65.

Таблица V

1-5 - *Pteridinium nepoxa* Keller: 1 - фрагмент крупного экземпляра с плоскими сегментами, позитивный эпирельеф, $\times 1$, № 4310/6=4; 2, 5 - слепок, переходящий с плоскости напластования (2 - позитивный гипорельеф) на скол, перпендикулярный этой плоскости (5), $\times 1$, № 4464/160; 3 - крупный экземпляр с резкорельефными сегментами, вблизи осевой линии (слева от нее) видны мелкие бугорки - по одному в каждом сегменте, $\times 0,75$, № 4464/400; 4 - фрагмент очень крупного экземпляра, внешние концы сегментов (снизу на снимке) сорваны и смещены, $\times 0,5$, № 4464/168. Валдайская серия, Онежский полуостров.

Таблица VI

1-9 - *Pteridinium nepoxa* Keller: 1-4, 7-9 - фрагменты с резкорельефными сегментами, $\times 1$, № 4464/13, 8=4, 9=4A, 166, 167; 5 - экземпляр с уплощенными сегментами, в параллельной плоскости - небольшой фрагмент с резкорельефными сегментами, $\times 1$, № 4464/8. Валдайская серия. Онежский полуостров.

Таблица VII

1-3, 5, 7 - *Pteridinium nepoxa* Keller, $\times 1$, № 4464/163, 164, 161, 4310/8=4г, 4464/162, 170 (7 - фрагмент крупного экземпляра плохой сохранности, вдоль осевой линии хорошо видны отпечатки комиссурных бугорков, $\times 0,5$, № 4464/170). Валдайская серия, Онежский полуостров.

4 - *Pteridinium cf. nepoxa* Keller?, на внешних концах относительно коротких сегментов видны раздвснения в виде парных коготков или щетинок, $\times 1$, № 4310/8=4г. Местонахождение то же.

6 - *Inkrylovia lata* Fedonkin, $\times 1$, фрагмент, № 4464/152. Местонахождение то же.

Таблица VIII

1-4 - *Inkrylovia lata* Fedonkin, $\times 1$: 1 - отпечаток, правая часть которого слегка деформирована, № 4464/156; 2 - неполный слепок, № 4464-150 и 4 - его противоположный отпечаток, от которого отходит небольшое листовидное тело (верхняя часть снимка), сходным образом сегментированное, № 4464/149; 3 - два экземпляра, из которых нижний на снимке - голотип, № 4464/147. Валдайская серия, Онежский полуостров.

Таблица IX

1-4 - *Inkrylovia lata* Fedonkin, $\times 1$: 2 - терминальная часть заканчивается небольшим утолщением, № 4464/155; 3 - фрагмент крупного экземпляра (справа внизу), перекрытый отпечатком другого сильно смятого организма неясной систематической принадлежности, № 4464/151; 4 - медианная бороздка заканчивается треугольным утолщением, возможно, отвечающим ротовому отверстию, № 4464/157.

Таблица X

1-4, 6 - *Dickinsonia costata* Sprigg: 1 - отпечаток молодой особи, негативный гипорельеф, $\times 2$, № 4464/57; 2, 6 - противоположные отпечатки, на одном из которых запечатлелась дорсальная (?) сторона с явно выраженной медианной зоной (2), на другом - эта зона еле заметна (6), $\times 1$, № 4464/17, 4464/12; 3 - фрагмент двух особей, $\times 2$, № 4464/154 Б; 4 - фрагмент дорсальной стороны с медианным желобком (справа), по обе стороны которого идут узкие валики, $\times 1$, № 4464/17А, слева - фрагменты *Inkrylovia*. Валдайская серия, Онежский полуостров.

5 - *Spriggina borealis* Fedonkin, $\times 1$, голотип, № 4464/110. Местонахождение то же.

Таблица XI

1-3, 5 - *Dickinsonia costata* Sprigg: 1 - негативный гипорельеф, $\times 1$, № 4482/152; 2, 5 - негативный эпирельеф, $\times 2$, № 4482/4, 4482/2; 3 - негативный эпирельеф, $\times 2$, № 4482/3. Валдайская серия, зимний берег Белого моря.

4 - *Dickinsonia cf. tenuis* Glaessner et Wade, негативный гипорельеф, $\times 1$, 5, № 4482/203 А. Местонахождение то же.

6 - *Dickinsonia lissa* Wade, негативный гипорельеф, $\times 2$, № 4482/77. Местонахождение то же.

Таблица XII

1-3, 6-8 - *Palaeoplatoda segmentata* Fedonkin: 1 - ×1,4, № 4464/102; 2 - ×1,4, № 4464/103; 3 - ×1, голотип, № 4464/101; 6 - ×1, № 4464/106; 7 - ×1, № 4464/105; 8 - ×2, № 4464/104. Валдайская серия, Онежский полуостров. 4, 5 - *Archangelia valdaica* Fedonkin, ×1: 4 - слепок, голотип, № 4464/59; 5 - противоотпечаток. Местонахождение то же.

Таблица XIII

1 - проблематика № 4, ×1, № 4464/154. Валдайская серия, Онежский полуостров.
2 - *Vendomia menneri* Keller, ×5, голотип, № 4464/57 А. Местонахождение то же.
3 - проблематика № 5, ×1, № 4464/400. Местонахождение то же.
4 - проблематика № 6, ×1, № 4464/169. Местонахождение то же.
5, 6 - *Onega stepanovi* Fedonkin: 5 - ×1, 4464/57г; 6 - ×9, голотип, 4464/57в. Местонахождение то же.

Таблица XIV

1 - *Neonereites uniserialis* Seilacher, ×2, № 4464/8-5. Валдайская серия, Онежский полуостров.
2, 5 - *Neonereites biserialis* Seilacher, ×2, № 4464/180, 179. Местонахождение то же.
3, 4 - участки интенсивной переработки осадка илоячными животными, оставившими следы *Neonereites*, ×1, № 4464/177, 4464/178. Местонахождение то же.

Таблица XV

1 - двойной след ползания, ×1, № 4464/184. Валдайская серия, Онежский полуостров.
2 - *Bilinichnus simplex* Fedonkin et Palij, ×1, голотип, № 4464/42. Местонахождение то же.
3 - *Palaeopascichnus sinuosus* sp. nov., ×1,5 голотип, № 4310/202-6А. Местонахождение то же.
4 - *Palaeopascichnus delicatus* Palij (слева на снимке), ×1,5, № 4310/202-6. Местонахождение то же.
5, 6 - *Nenoxites curvus* Fedonkin: 5 - изгибы незначительные, ×1; 6 - голотип, меандры более широкие, ×0,7, № 4310/202-4. Местонахождение то же.

Таблица XVI

1, 2 - *Suzmites tenuis* sp. nov., позитивный гипорельеф, ×3: 1 - голотип, № 4464/181; 2 - № 4464/182. Валдайская серия, Онежский полуостров.
3 - *Vendichnus vendicus* gen. et sp. nov., позитивный гипорельеф, ×1, голотип, № 4464/4. Местонахождение то же.
4 - след покоя крупного червеобразного организма, позитивный гипорельеф, ×1, № 4464/48. Местонахождение то же.
5 - *Suzmites volutatus* Fedonkin, позитивный гипорельеф, ×0,7, голотип, № 4310/18=4. Местонахождение то же.

Таблица XVII

1, 2 - *Planolites* cf. *serpens* (Webby), позитивный гипорельеф, ×1, № 4464/174, 4464/173. Валдайская серия, Онежский полуостров.
3 - след ползания, близкий к *Sochlichnus*, позитивный гипорельеф, ×1, № 4464/62. Местонахождение то же.
4 - след ползания с участком паралодий, негативный гипорельеф, ×4, № 4464/41=4. Местонахождение то же.

Таблица XVIII

1 - *Planolites* sp. C., ×1, № 4464/47. Юдомская свита, р.Алдан, обнажение Дворцы.
2, 6, 7 - *Planolites* cf. *beverlejensis* (Billings), позитивный гипорельеф, ×1, № 4466/86, 4466/85, 4466/87. Местонахождение то же.
3-5 - проблематичные образования, близкие к *Bergaueria*, ×1, № 4466/19 А,Б,В. Местонахождение то же.

Таблица XIX

1, 6 - *Chondrites* sp., ×1, № 4466/100, 4466/101. Пестроцветная свита, р.Алдан, обнажение Улахан-Сулугур.

- 2 - норы с двойной переработкой осадка, $\times 1$, № 4466/105. Местонахождение то же.
 3 - плоские ветвящиеся следы ползания, $\times 1,5$, № 4466/107. Местонахождение то же.
 4 - *Planolites* sp. A, № 4466/146. Местонахождение то же.
 5 - норки, близкие к *Palaeophycus*, $\times 1$, № 4466/108. Местонахождение то же.

Таблица XX

- 1, 5 - *Rhizocorallium jenense* Zenker, $\times 1:1$ - терминальная часть, № 4466/110; 5 - две перекрещивающиеся норки, № 4466/111. Пестроцветная свита, р.Алдан, обнажение Улахан-Сулугур.
 2, 6 - *Planolites striatus* (Hall), $\times 1$, № 4466/115, 4466/116. Местонахождение то же.
 3 - *Chondrites* sp., $\times 1$, № 4466/103. Местонахождение то же.
 4 - норы с двойной переработкой осадка, $\times 1$, № 4466/105. Местонахождение то же.

Таблица XXI

- 1, 9 - *Teichichnus* sp. A, $\times 5$, № 4473/25=2, 4473/25=3. Томмотский ярус, скважина Радзень (интервал 1468-1472 м), Восточная Польша.
 2-4 - *Teichichnus* sp. B, $\times 1$, № 4473/25=1. Местонахождение то же.
 5, 7, 8 - *Teichichnus* cf. *rectus* Seilacher, № 4473/21=2: 8 - поперечное сечение норки в ее начале (слева на снимке 5), $\times 1,5$; 7 - поперечное сечение норки в ее средней части, $\times 1,5$; В конце норки количество шпreitов увеличивается до 4 (справа на снимке 5). Скважина Радзень, глубина 1508 м, Восточная Польша.
 6 - *Teichichnus* sp. C, $\times 1$, № 4473/21=1. Шпрейты видны в левой части снимка на косом скеле. Местонахождение то же.

Таблица XXII

- 1-5, 8 - *Gyrolithes polonicus* sp. nov.: 1-голотип, $\times 1$, № 4473/28=1; 4 - $\times 1$, № 4473/28=2. Томмотский ярус, скважина Радзень, глубина 1476 м; 5, 8 - мелкие экземпляры, $\times 2$, № 4473/25 А,Б. Томмотский ярус, скважина Радзень, интервал 1468-1472 м;
 2, 3 - $\times 1$, № 4473/33: 2 - вид сверху, 3 - в вертикальном срезе видны поперечные сечения витков в виде парных белых пятен. Зона Holmia, скважина Прабуты, глубина 3790 м. Восточная Польша.
 6 - *Monocraterion* sp., $\times 1$, № 4473/45. Зона Holmia, скважина Прабуты, глубина 3771 м, Восточная Польша.
 7 - *Bergaueria* sp., $\times 1$, № 4473/13. Зона Mobergella, скважина Каплоньсы, интервал 1216-1220 м, Восточная Польша.

Таблица XXIII

- 1 - *Rusophycus* sp. A, позитивный гипорельеф, $\times 1$, № 4472/8. Вентавская свита, вергальский горизонт (атдабанский ярус), скв. Д-3 Вентспилс, Западная Латвия.
 2 - *Rusophycus* sp. B, № 4472/42. Зона Holmia, скважина Прабуты, глубина 3775 м, Восточная Польша.
 3 - *Diplichnites* sp., № 4472/43. Зона Holmia, скважина Прабуты, глубина 3774 м, Восточная Польша.
 4, 5 - *Rusophycus* sp. C., № 4473/20: 4 - поперечное вертикальное сечение, $\times 1$; 5 - позитивный гипорельеф, $\times 0,7$. Томмотский ярус, скважина Радзень, глубина 1525 м, Восточная Польша.

Таблица XXIV

- 1, 5 - *Treptichnus* sp., позитивный гипорельеф, $\times 1$, № 4472/26. Ответвления нерегулярны и круто загнуты вверх. Томмотский ярус, скважина Радзень, глубина 1472 м, Восточная Польша.
 2 - *Treptichnus* cf. *bifurcus* Seilacher, $\times 0,7$, № 4472/27А. Томмотский ярус, скважина Радзень, глубина 1473, Восточная Польша.
 6, 7 - *Treptichnus* cf. *bifurcus* Seilacher, форма minor, № 4473/27 б: 6 - позитивный гипорельеф, норка имеет перистое строение, $\times 1$, 7 - позитивный эпирельеф, устья ответвляющихся норок видны в виде параллельных рядов мелких бугорков, $\times 0,7$.
 3, 4 - *Vilmichnus* sp.: 3 - $\times 1$, № 4472/34. Зона Holmia, скважина Прабуты, глубина 3789 м; 4 - $\times 2$, № 4472/27-3. Томмотский ярус, скважина Радзень, глубина 1473 м, Восточная Польша.

Таблица XXV

- 1 - *Planolites* sp. B, $\times 1$, № 4473/18. Томмотский ярус, скважина Радзень, глубина 1594 м, Восточная Польша.

2, 3, 5, 6 - крупные субгоризонтальные норы, № 4473/29: 2, 6 - позитивный гипорельеф, $\times 0,7$; 3, 5 - поперечные сечения нор, $\times 1$. Томмотский ярус, скважина Радзень, глубина 1482 м, Восточная Польша.

4 - *Planolites cf. annularis* Walcott, № 4473/51. Зона *Holmia*, скважина Прабуты, глубина 3746 м, Восточная Польша.

Таблица XXVI

1 - *Curvolithus* sp., $\times 1$, № 4473/27-1. Томмотский ярус, скважина Радзень, глубина 1473 м, Восточная Польша.

2 - *Scolicia* sp. A, $\times 1$, № 4473/41. Зона *Holmia*, скважина Прабуты, глубина 3776 м, Восточная Польша.

3-5, 7 - *Taphrelminthopsis* sp., $\times 1$, № 4473/36, 4473/33A, 4473/52, 4473/43. Зона *Holmia*, скважина Прабуты, Восточная Польша.

6 - *Scolicia* sp. B, $\times 1$, № 4472/33. Курсаская свита (нижний - средний кембрий), скв. Д-3 Вентспилс, Западная Латвия.

Таблица XXVII

1, 2, 4 - *Diplocraterion parallelum* Torell: 1 - вертикальный срез следа, сохранился фрагмент вертикальной трубки, заполненный песчаником, $\times 1$, № 4473/48. Зона *Holmia*, скважина Прабуты, глубина 3755 м; 2 - горизонтальный срез, напоминавший *Bifungites*, $\times 1$, № 4473/30. Томмотский ярус, скважина Радзень, глубина 1439 м; 4 - $\times 1,5$, № 4473/31. Зона *Mobergella*, скважина Прабуты, глубина 3889-3898 м, Восточная Польша.

3, 5 - *Skolithos linearis* Haldemann, поперечные горизонтальные сечения норок, $\times 2$, № 4472/7, 4472/5 (на снимке 5 видно концентрически зональное распределение материала). Овишская свита (атдабанский ярус), скв. Д-3 Вентспилс, глубина 1105 и 1135 м, Восточная Латвия.

6 - *Monocraterion* sp., вертикальное сечение норки с широкой воронкой в верхней части, $\times 1$, № 4473/47. Зона *Holmia*, скважина Прабуты, глубина 3761 м, Восточная Польша.

Таблица XXVIII

1-4 - *Teichichnus cf. rectus* Seilacher, $\times 1$: 1 - позитивный гипорельеф, вторая снизу норка сохранилась практически целиком, оба конца ее узкие и овальные в сечении, а в средней части она делается шире и глубже за счет шпрентов, № 4473/2. Зона *platysolenites*, скважина Каплоносы, глубина 1304 м; 2 - № 4473/38. Зона *Holmia*, скважина Прабуты, глубина 3779 м; 3 - начальная часть, где простая норка переходит в шпрентовую структуру, № 4473/4. Зона *Platysolenites*, скважина Каплоносы, глубина 1305 м; 4 - ветвящаяся форма, № 4473/7. Зона *Platysolenites*, скважина Каплоносы, глубина 1272 м, Восточная Польша.

5 - *Rhizocorallium* sp., вертикально-ретрузивная форма с тонкими шпрентами, $\times 1$, № 4473/23. Томмотский ярус, скважина Радзень, глубина 1495 м, Восточная Польша.

6, 7 - вертикально-ретрузивные норки, относящиеся, возможно, к *Rhizocorallium*, $\times 1$, № 4473/12: 6 - позитивный гипорельеф; 7 - вертикальное сечение. Зона *Platysolenites*, скважина Каплоносы, глубина 1235 м, Восточная Польша.

Таблица XXIX

1 - *Charnia masoni* Ford, $\times 1$, № 4482/1=15. Валдайская серия, Зимний берег моря.

2 - *Pteridinium nepoka* Keller, $\times 1$, № 4464/309. Валдайская серия, Летний берег Белого моря, Онежский полуостров, р.Скузьма.

3 - *Ramellina pennata* Fedonkin, $\times 2$, голотип, № 4482/47. Валдайская серия, Зимний берег Белого моря.

Таблица XXX

1-3 - *Pinegia stellaris* Fedonkin: 1 - $\times 1$ № 4482/20; 2 - $\times 1,5$, голотип, № 4482/25; 3 - $\times 1,5$, № 4482/33 (1, 2 - негативный эпирельеф, 3 - позитивный гипорельеф). Валдайская серия, Зимний берег Белого моря.

4 - *Potoria scrolliformis* Fedonkin, манубриум у левой особи сжат, $\times 1,3$, справа голотип, № 4482/203 а, б. Местонахождение то же.

5-7 - *Bonata septata* Fedonkin: 5 - $\times 1$, № 4482/53; 6 - $\times 1$, голотип, № 4482/52=7;

7 - юная особь (внизу) с небольшим количеством клиновидных лопастей, краевая зона отсутствует или не сохранилась, $\times 1$, № 4482/51=29. Местонахождение то же.

Таблица XXXI

1 - *Veprina undosa* Fedonkin, ×1, голотип, № 4482/29. Валдайская серия, Зимний берег Белого моря.

2-3 - *Paliella patelliformis* Fedonkin: 2 - три экземпляра различного индивидуального возраста, у наиболее крупного (снизу голотип) зонтик по периферии рассечен бороздками, ×1, № 4482/51=1; 3 - особь средних размеров с многочисленными радиальными морщинками, деформированными краями зонтика, ×1,2, № 4482/24. Местонахождение то же.

4-6 - *Protodipleurosoma rugulosum* Fedonkin: 4 - юная особь, число морщин невелико, хорошо видно продолговатое центральное углубление, возможно, отвечающее гастральной полости, № 4482/23; 5 - слева и снизу видны полукруглые выросты, возможно, отвечающие репродуктивным органам или отпочковывающимся дочерним особям, ×0,7, голотип, № 4482/21; 6 - юная особь, хорошо сохранилась более морщинистая половина тела, ×2, № 4482/21=4. Местонахождение то же.

Таблица XXXII

1-2 - *Paliella patelliformis* Fedonkin: 1 - фрагмент зонтика, ×1,5, № 4482/51=35;

2 - пара юных особей, окаймленных общей краевой зоной, что может отвечать стадии деления, ×1, № 4482/51=4. Валдайская серия, Зимний берег Белого моря.

3,6 - *Nimbia occlusa* Fedonkin: 3 - видны слабые пережимы и поперечные бороздки внешнего валика, ×1, голотип, № 4482/119; 6 - позитивный гипорельеф, ×1,25, № 4482/184. Местонахождение то же.

4 - *Armillifera parva* Fedonkin, негативный гипорельеф, голотип, ×2. Местонахождение то же.

5 - *Pseudorhizostomites howchini* Sprigg, ×0,7, № 4482/50. Местонахождение то же.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава первая	
Геологическая характеристика местонахождений Metazoa и ископаемых следов в вендских отложениях севера Русской платформы.	5
Глава вторая	
Вендские Metazoa беломорской биоты.	14
Глава третья	
Ископаемые следы валдайской серии, их значение для палеонтологии и стратиграфии	24
Глава четвертая	
Стратиграфическое положение бесскелетной фауны эдиакарского типа	34
Глава пятая	
Принципы систематики ископаемых следов	47
Глава шестая	
Систематическое описание фауны и ископаемых следов	57
Metazoa	57
Ископаемые следы.	74
Заключение.	86
Литература.	87
Объяснения к таблицам.	94

CONTENTS

Introduction	3
Chapter one	
Geological characteridtics of localities of Metazoa and trace fossils in Vendian deposits of Russian Platform north	5
Chapter two	
Vendian Metazoa of the White Sea biota	14
Chapter three	
Trace fossils of the Valdai series, their importance for paleontology and stratigraphy . .	24
Chapter four	
Stratigraphic position of the Ediacarian type non-skeletal fauna	34
Chapter five	
Principles of trace fossils systematics	47
Chapter six	
Systematic description of fauna and trace fossils	57
Metazoa	57
Trace fossils	74
Conclusion	86
Bibliography	87
Explanations to plates	94

1 р. 80 к.