

НОВАЯ МЯГКОТЕЛАЯ БИОТА ИЗ ВЕРХНЕГО ПРОТЕРОЗОЯ (РИФЕЯ) УРАЛА И УСЛОВИЯ ОБРАЗОВАНИЯ СОДЕРЖАЩИХ ЕЕ ОТЛОЖЕНИЙ

С.В. Наугольных¹, Д.В. Наумкин²

¹Геологический институт РАН, г. Москва

²Горный институт УрО РАН, г. Пермь

Аннотация: Статья посвящена открытию нового комплекса мягкотелой биоты из верхнепротерозойских (рифейских) отложений Южного Урала (республика Башкортостан, Российская Федерация). В ней также дана характеристика протерозойских образцов палеонтологической коллекции музея карста и спелеологии (Кунгурский стационар) Горного института УрО РАН (г. Пермь). Коллекция ископаемых остатков мягкотелых организмов была собрана из мелководных отложений, перекрывающихся аридной позднепротерозойской палеопочвой (FPS-профилем) в разрезе Инзер-Туз. Местонахождение Инзер-Туз относится к инзерской свите каратавской серии. Особое внимание уделено находке ископаемых остатков организма, предположительно, родственного членистоногим. Возможно, это филогенетический предшественник всей филетической линии артропод в эволюции беспозвоночных. Считается, что билатерии имеют докембрийское происхождение и представляют собой важные, но относительно редко встречающиеся компоненты древних экосистем. Несмотря на наличие доказанных докембрийских билатерий, среди них существует очень мало организмов, которые могут быть убедительно интерпретированы как возможные членистоногие. Отчетливо выраженная двусторонняя симметрия тела беспозвоночного из местонахождения Инзер-Туз с тремя основными отделами и структурами, похожими на конечности, указывает на то, что это животное может быть родственником предшественникам членистоногих. Возникновение Bilateria, включая артропод, скорее всего, произошло существенно раньше, чем считалось, а именно не позднее, чем в рифее.

Ключевые слова: Bilateria, Arthropoda, эволюция, докембрий, неопротерозой, рифей.

Введение

Филогенетические корни большинства палеозойских беспозвоночных прослеживаются глубоко в геологическое прошлое, но в позднем протерозое найти какие-либо четко выраженные линии, связывающие палеозойские и протерозойские группы беспозвоночных, очень трудно.

В настоящей статье речь идет о неожиданной находке комплекса мягкотелых организмов, включая формы, возможно, родственные предкам членистоногих, в отложениях верхнего протерозоя (рифей) Южного Урала. Оценки, основанные на методах «молекулярных часов», позволяют предположить, что билатерии возникли в эдиакарии или даже криогении [1; 2; 3; 4-5; 6-7]. Эволюция ранних беспозвоночных с сегментированным телом, начавшаяся еще до эдиакария (или венда), но ставшая масштабной именно в венде, возможно, отражает один из первых крупных морфогенетических скачков в формировании базовых архетипов беспозвоночных [8-9; 10; 11; 12-16]. Хотя родство этих докембрийских форм является предметом постоянных дискуссий, большинство исследователей сходится во мнении, что в эдиакарской фауне присутствует сочетание «стволовых» и «crown»-групп, а также полностью вымершие клады [7; 17; 18; 19]. Высказывались также предположения о докембрийском происхождении всего типа членистоногих [2; 20]. Однако на сегодняшний день нет убедительных доказательств существования достоверных ископаемых членистоногих докембрийского возраста [4; 21; 22; 23; 24; но см.: [25] о *Parvancorina*). Это вызывает некоторое удивление, поскольку к настоящему времени описано уже более 200 видов различных ископаемых организмов из более чем сорока докембрийских местонахождений [18; 26; 27; 28]. Материалы из неопротерозоя (рифей) Южного Урала, предварительно охарактеризованные в этой статье, могут помочь расширить наши представления о разнообразии докембрийских организмов.

Музей карста и спелеологии Горного института УрО РАН был учрежден при Кунгурской лаборатории-стационаре 23 октября 2003 г. приказом № 65 за подписью директора Горного института члена-корреспондента РАН проф. А.Е. Красноштейна. Музей представляет собой естественнонаучный музей геологического профиля, отражающий специфику работы и историю лаборатории карста и спелеологии. В течение 2004 г. шли ремонтно-строительные и оформительские работы, и с осени 2004 г. начал функционировать выставочный зал [29-30]. В 2024 г. музею исполнилось 20 лет. За это время музей стал известен среди геологов, карстоведов и палеонтологов. Сейчас он пользуется заслуженной популярностью как элемент припещерной инфраструктуры, связанной с обслуживанием посетителей Кунгурской Ледяной пещеры.

Музей занимает три зала на первом этаже здания лаборатории. В одном зале расположена постоянная выставка минералов и горных пород, в другом – основная экспозиция, посвященная карсту и пещерам. Оборудован также небольшой конференц-зал на 25 мест. Общая экспозиционная площадь составляет около 100 м². Фондовая основа музея в настоящее время превысила 6000 единиц хранения. В основном это натурные экспонаты. Система музейного учета и хранения соответствует нормативам, принятым для муниципальных и государственных музеев Российской Федерации. Музей ведет работу по основным направлениям, характерным для всех музейных учреждений страны, в которую входит экспозиционная, выставочная, фондовая и издательская деятельность. Несмотря на общую «камерность» и небольшие размеры экспонатов, в настоящее время в Кунгуре нет аналогичных геологических экспозиций. Общее число минеральных видов, представленных в коллекциях музея, достигает 140.

Каменный материал, основу которого составляют минералогические и петрографические коллекции, представлен в музее также и палеонтологическими сборами. В выставочном зале палеонтологические образцы занимают две витрины, одна из которых посвящена исключительно палеонтологии пермской системы [31]. Учитывая то огромное значение, которое в настоящее время имеет популяризация естественнонаучных знаний (на фоне усиливающегося влияния на школу и социум со стороны как традиционных конфессий, так и всевозможных неоязыческих и эзотерических культов), причем во всех слоях общества (не только школьников), сотрудники музея подготовили довольно объемную экспозицию по истории развития жизни на Земле в большой витрине, материал в которой представлен в хронологическом порядке. Для ее оформления потребовалось целенаправленное коллектирование образцов, характеризующих разные разделы геохронологической шкалы [32], включая самые ранние (докембрий и ранний палеозой).

Коллекция музея, посвященная докембрию, включает отпечатки сферических организмов *Nemiana simplex* Paliĵ на плитке алевролита (верхний венд, могилевская свита, верхняя часть ямпольских слоев; левый берег р. Днестр, карьер ниже плотины Новоднестровской ГЭС, Украина), а также других представителей древней эдиакарской биоты: микробиальные текстуры *Arumberia banksi* Glaessner et Walter (три единицы хранения), первоначально описанные из Австралии, и фрагментарный отпечаток *Dickinsonia* sp. из района г. Губахи, Пермский край. Образцы с арумбериями и дикинсонией происходят из местонахождения, расположенного на берегу Широковского водохранилища (левый берег р. Косьвы напротив плотины и пос. Широковский; верхний венд, сыльвицкая серия, чернокаменная свита) [33]. Остальная часть докембрийской коллекции (три образца) представлена строматолитами. Два наиболее представительных из них показаны на рис. 1. Все они выставлены в постоянной экспозиции музея. Размеры (высота, длина, ширина) ниже даны в см.

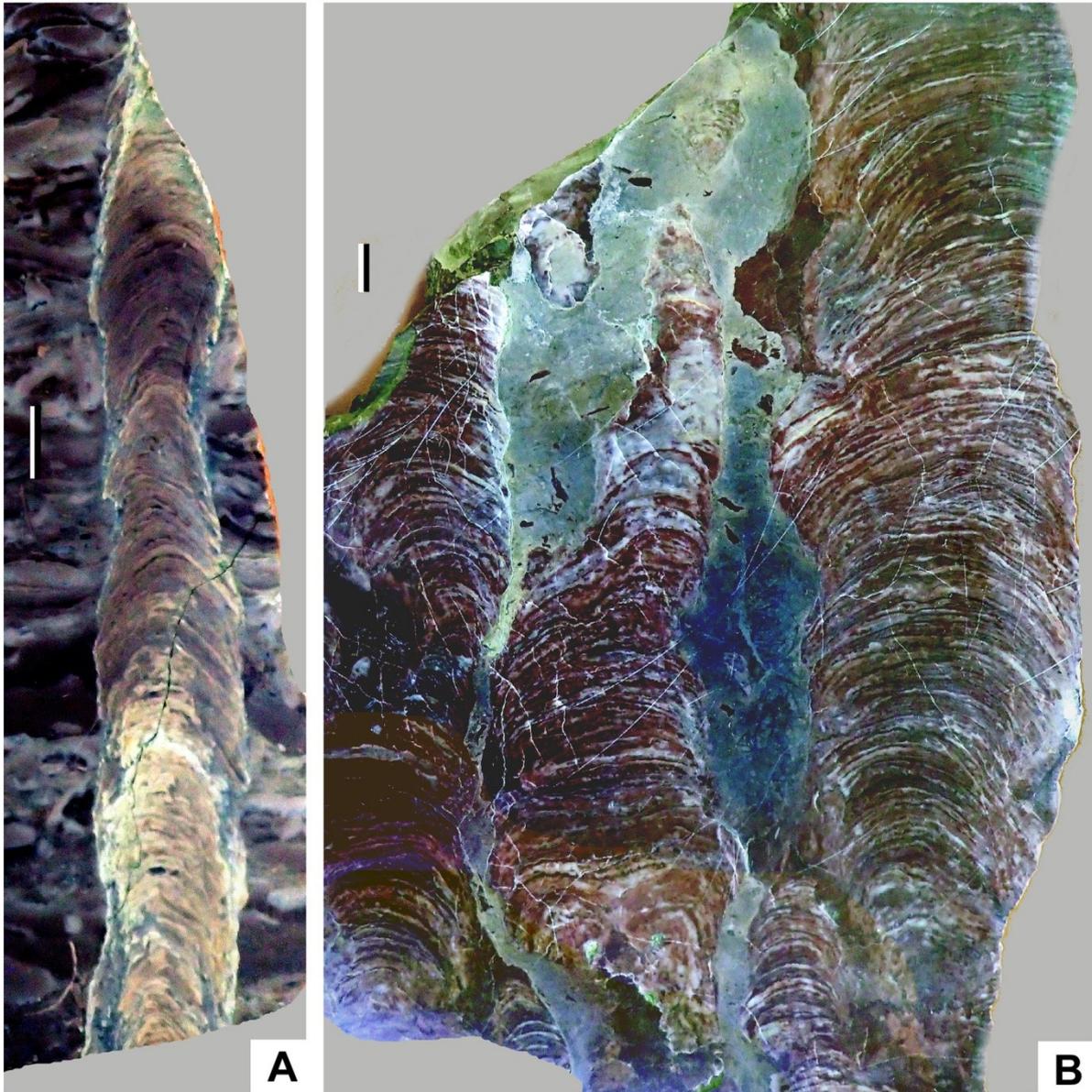


Рис. 1. Строматолиты из коллекции музея карста и спелеологии Горного института УрО РАН.
Длина масштабной линейки – 1 см

МКС ОФ 35/10 – полированная пластина (спил) коричневого цвета и характерной текстуры. Поселок Инзер, Белорецкий район (Башкортостан). Дар П.Н. Сивинских, 2004. 2×16,5×8 (рис. 1А).

МКС ОФ 35/11 – полированная пластина (спил) коричневого цвета и характерной текстуры. Поселок Инзер, Белорецкий район (Башкортостан). Дар П.Н. Сивинских, 2004. 1,6×12,7×12.

МКС ОФ 236/1 – полированный монолит бордового (вишневого) цвета и характерной текстуры. Окр. с. Бедярыш, Катав-Ивановский район (Челябинская обл.). Дар А.А. Григорьева (ИЭРиЖ, г. Екатеринбург), 2019. 27×19×11 (рис. 1В).

По-видимому, все три образца представлены одним родом *Inzeria* sp., но один из имеющихся экземпляров также сходен с видом *Jurusania cylindrica* Krylov. Возраст этих строматолитов – верхний рифей (каратавская серия, катавская и инзерская свиты). Образец МКС ОФ 236/1 происходит с Лемезинского месторождения строматолитовых известняков, известных под коммерческим названием «лемезит», расположенного в 1 км

к югу от села Бедярыш. Рифейды каратавской серии, помимо Западного Урала, имеют широкое распространение в пределах Русской платформы. Материал из местонахождения Инзер-Туз (Белорецкий район, Башкортостан) подробно охарактеризован ниже.

Геологический обзор

Изученный материал происходит из единственного, но вполне представительного разреза верхнепротерозойских (рифейских) отложений, обнаженного в районе села Асы на правом берегу реки Туз (Тузельга, или Соленая речка), являющейся правым притоком реки Инзер (рис. 2). GPS-координаты основного обнажения: 54.375503, 57.560708. Материал был собран одним из авторов (С.В.Н.) во время полевого сезона 2021 г. Местонахождение представляет собой обнажение высотой в общей сложности около 4 м с выходами плитчатых аргиллитов, алевролитов и мелкозернистых песчаников от коричневого до серовато-желтого цвета (рис. 3С, D). Местонахождение ископаемых остатков названо Инзер-Туз по местным топонимам: Инзер (название реки) и Туз (название правого притока реки Инзер). Далее в тексте изученное местонахождение цитируется как «Инзер-Туз».

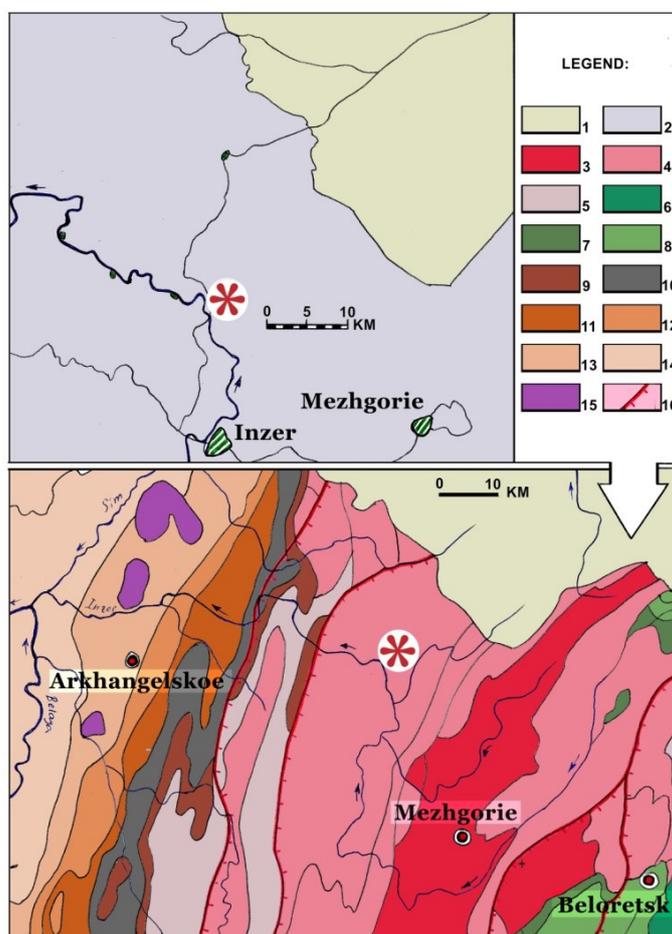


Рис. 2. Географическое и стратиграфическое положение изученного местонахождения (положение местонахождения отмечено красным астериском). Геологическая карта модифицирована по: [36].

1 – район Челябинской области; 2 – территория Республики Башкортостан; 3 – нижний рифей, бурзянская серия; 4 – средний и верхний рифей (юрматинская и каратавская серии); 5 – венд; 6 – нижний палеозой, нерасчлененный; 7 – ордовик; 8 – силур; 9 – девон; 10 – карбон; 11 – нижняя пермь, ассельский и сакмарский ярусы; 12 – нижняя пермь, артинский и кунгурский ярусы; 13 – средняя пермь; 14 – верхняя пермь; 15 – триас; 16 – разломы

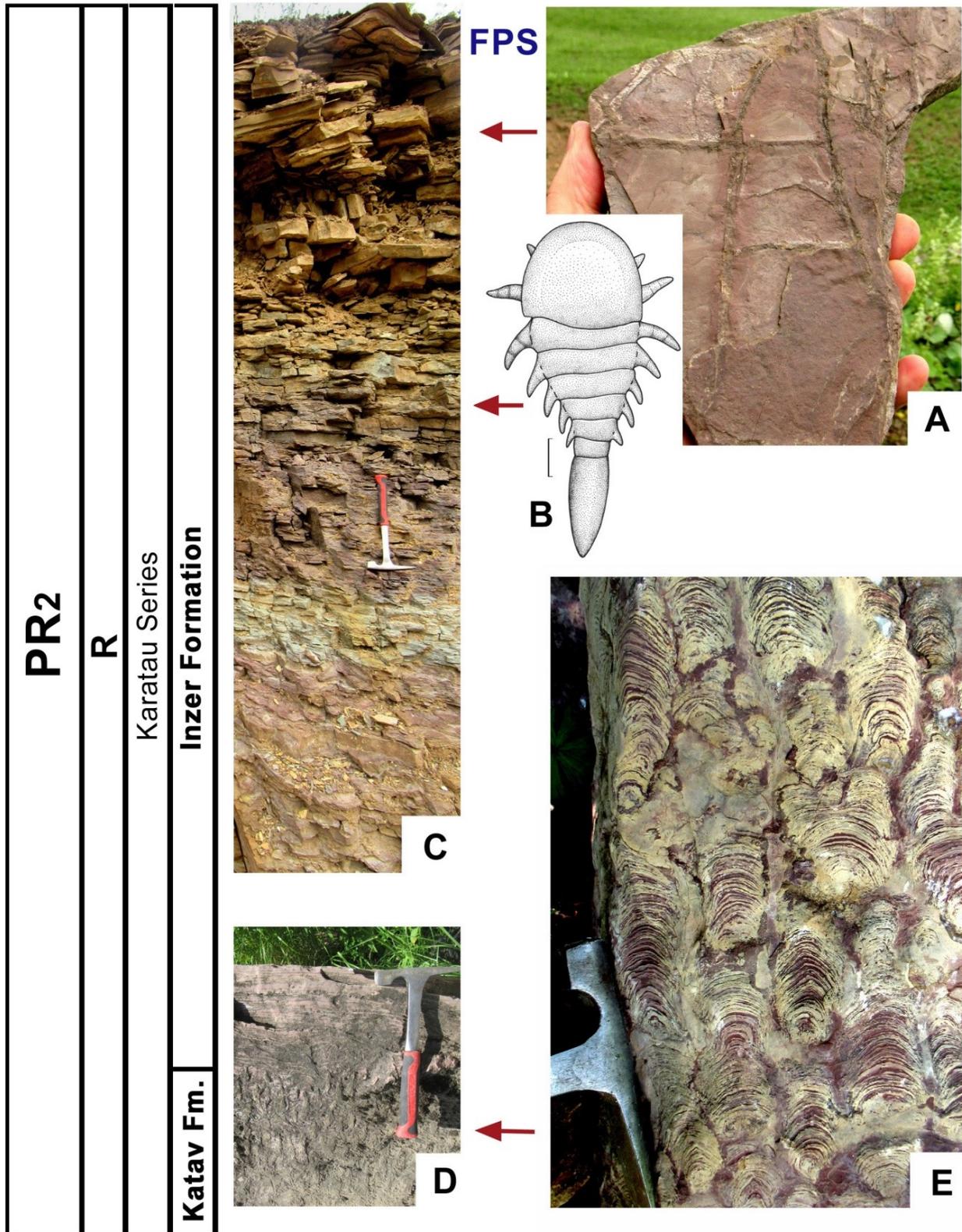


Рис. 3. Общая стратиграфическая последовательность, литологические особенности и некоторые из ископаемых остатков из рифейских отложений изученного разреза. А – трещины усыхания; В – предполагаемый представитель анцестральных артропод (см. текст статьи); С – общий вид местонахождения; D – строматолиты нижней части изученного разреза; I – *Inzeria tjomusi* Krylov из нижней части разреза. Для масштаба использованы геологический молоток и человеческая рука (А, С, D, Е). На рис. В длина масштабной линейки равна 1 см

Отложения, обнаженные в местонахождении Инзер-Туз, относятся к инзерской свите, развитой на западном склоне Южного Урала. Ее отложения представлены пестрыми песчаниками и алевролитами, плитчатыми аргиллитами, а также известняками со строматолитами. В палеонтологическом и биостратиграфическом отношении эти отложения охарактеризованы комплексами строматолитов и микрофоссилий. Общая мощность инзерской свиты варьируется от 30-40 м до 1000 м [34; 35]. Инзерская свита входит в каратавскую серию (каратавий).

Она залегает на строматолитовых известняках и мраморах катавской свиты (рис. 3D, E) и перекрыта доломитами миньярской свиты [36]. Район выхода пород инзерской свиты близ с. Ассы на р. Инзер широко известен благодаря знаменитым минеральным водам и расположенной здесь зоне отдыха.

В состав микробиоты инзерской свиты входят *Leiosphaeridia crassa* (Naum.) Jank., *L. holtedahlii* (Tim.) Jank., *L. jacutica* (Tim.) Mikh. et Jank., *L. kulgunica* Jank., *Chuariacircularis* Walc., *Satka* sp., *Pterospermopsimorpha insolita* (Tim.) Mikh., *P. peleiformis* (Tim.) Mikh., *P. granulata* Mikh., *Trachyhystrichosphaera* sp., *T. parva* Mikh., *T. amica* Herm., *T. truncata* Herm. et Jank., *T. vidalii* Knoll, *Prolatoforma aculeata* Mikh., *Simia simica* Yank., *S. nerjenica* A.Weiss, *Leiofusidium dubium* Jank., *Tasmanites ripheicus* Jank. (этот вид был идентифицирован со знаком вопроса), *Symplassosphaeridium* sp., *Synsphaeridium* sp., *Germinosphaera tadsii* A.Weiss, *Eosacchoromyces ramosus* Herm., *Leiotrichoides typicus* Herm., *Oscillatoriopsis* sp., *O. zilimica* Jank., *Clavitrichoides rugosus* Mikh., *Botuobia* sp., *Caudiculophycus* sp. (две последние микробиоморфы отмечены знаком вопроса), *Archaeotrichion lacerum* Herm. и микробиоморфы, родственные водорослям и грибам [37; 38].

Абсолютный возраст инзерской свиты определен К-Ar-методом и составляет 850-890 млн. лет [34; 35]. Как следует из современных геологических данных, изученные ископаемые остатки происходят из слоя, расположенного непосредственно под границей рифея и венда. Нижняя часть изученного разреза относится к катавской свите и представлена мощными массивными известняками, содержащими многочисленные строматолиты *Inzeria tjomusi* Krylov и *Jurusania cylindrica* Krylov [39]. Такие же строматолиты типа *Inzeria* и *Jurusania* известны из отложений верхнего докембрия других регионов мира, например, Африки [40].

Таксономический состав Инзерской палеобиоты

Комплекс палеобиоты местонахождения Инзер-Туз включает макрофоссилии нескольких морфотипов. Наиболее часто встречающийся морфотип предварительно можно определить как *Arumberia* sp. Подобные структуры широко известны из верхне-докембрийских отложений по всему миру (см., например, [41, табл. 2]). Структуры *Arumberia banksi* Glaessner и Walter, практически идентичные *Arumberia*-подобным формам, обнаруженным в местонахождении Инзер-Туз, были описаны из песчаников формации Джодхпур, имеющей эдиакарский возраст (супергруппа Марвар) из Индии [41].

Морфологически структуры типа *Arumberia* из местонахождения Инзер-Туз представлены серией крупных (от 10 до 30 см в наибольшем размере) образований овоидных очертаний, покрытых субпараллельными гребнями и бороздами, некоторые из которых могут дихотомировать один или два раза. Встречаются морфотипы с прямыми или слегка изогнутыми гребнями (рис. 4F), а также модификации с волнообразными гребнями (рис. 4B). Довольно часто структуры типа *Arumberia* имеют четкие, вполне дефинитивные границы, соответствующие месту контакта осадочного матрикса и организма или высокоинтегрированной бактериальной колонией (комментарии см. в тексте ниже). Краевые части *Arumberia* часто имеют лентовидную уплощенную периферическую зону, ширина которой пропорционально связана с размером ребер и борозд основной поверхности арумберии.

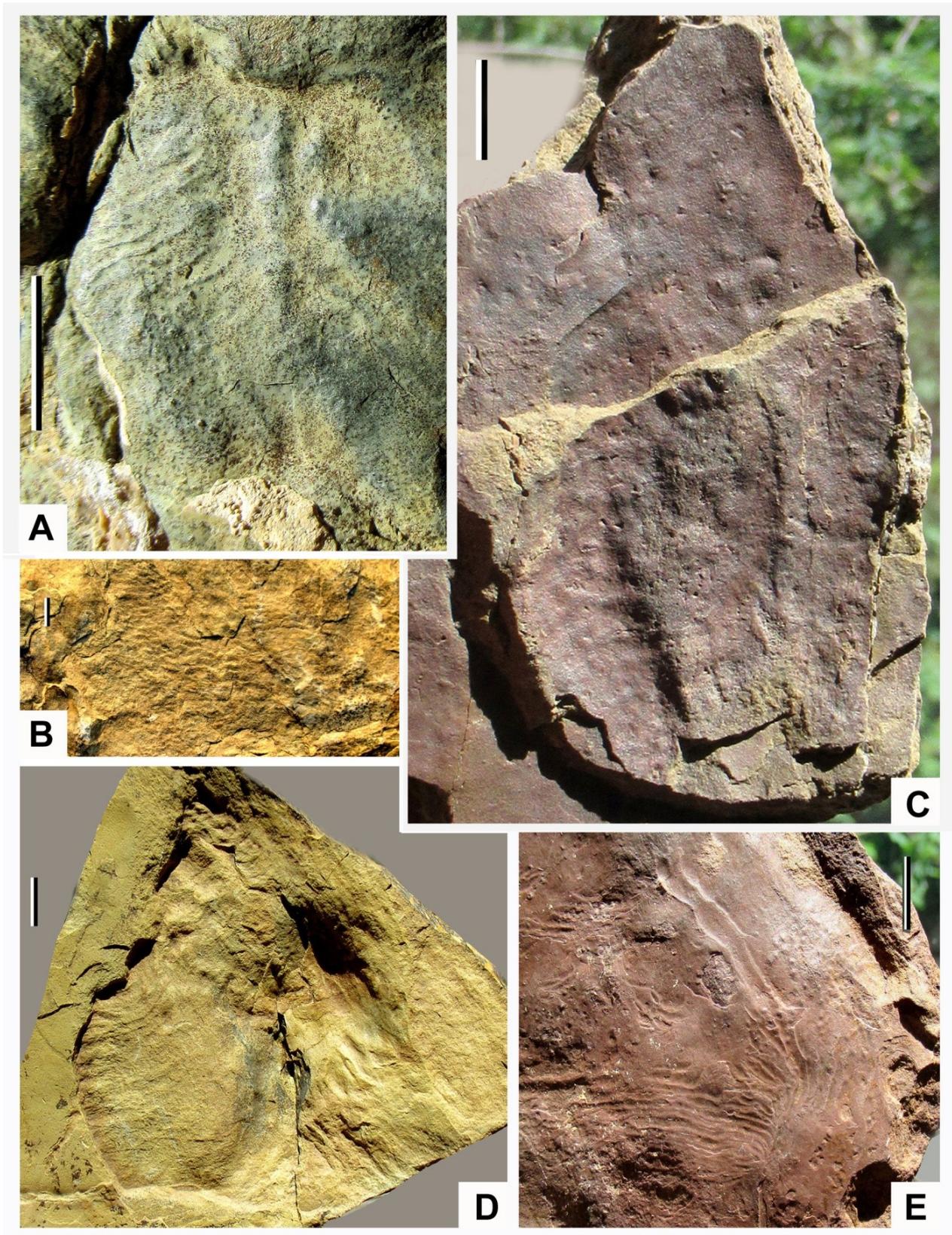


Рис. 4. Комплекс палеобиоты Инзер-Туз.

А – двусторонний организм, внешне похожий на *Dickinsonia*; В, Е – *Arumberia* sp.;
С – двусторонний организм с уплощенными латеральными структурами, напоминающими плавники;
D – базальная часть предполагаемого донного многоклеточного организма cf. *Inaria* sp.

Масштабная линейка – 1 см

Важно отметить, что ширина краевой полосы арумберий пропорционально меняется в соответствии с размером самой арумберии и линейных размеров ее сегментов, образованных ребрами и бороздками. Чем больше арумберия, тем крупнее сегменты и тем шире ее краевая уплощенная полоса. Например, *Arumberia*, изображенная здесь (рис. 4E), имеет краевую полосу от 1,5 до 2 см шириной, а сама арумберия достигает в поперечнике 16 см. Средняя ширина параллельно расположенных гребней около 1,5-2 мм, их длина — до 6 см и более.

Несмотря на то, что природа докембрийских макрофоссилий *Arumberia* остается спорной [42-43], авторы настоящей статьи не сомневаются, что обсуждаемые и изображенные здесь структуры имеют органическую природу. По нашему мнению, если арумберия на самом деле представляет собой своего рода бактериальные колонии или симбиотические бактериально-водорослевые маты, то даже в этом случае структуры типа арумберии могли вести себя как интегрированный «сверхорганизм» в соответствии с «концепцией организмизма» современной экологии (по Ф. Клементсу: дополнительную ссылку см. [44]).

В изученной коллекции имеется единственный, но хорошо сохранившийся экземпляр, который можно предварительно интерпретировать как базальную часть донного многоклеточного организма, предварительно определенного как cf. *Inaria* sp. Эта форма представляет собой уплощенную структуру овоидных очертаний с отчетливыми радиальными ребрами и бороздками и округлым углублением вблизи центра структуры (рис. 4D; затененный участок в середине образца). Ископаемые остатки *Inaria*, практически идентичные этому образцу, были описаны и изображены из вендских отложений Архангельской области ([45]; сравните изображенный на рис. 4D экземпляр и экземпляры из: [45, Figs. 2, 3, 5, 6]). Диаметр cf. *Inaria* sp. из местонахождения Инзер-Туз составляет около 8 см.

Также обращает на себя внимание экземпляр с четкой двусторонней симметрией (рис. 4A), с узкой осевой частью и уплощенными боковыми участками, косо сегментированными. Этот экземпляр имеет некоторые общие черты с *Dickinsonia* spp. (см., например, [46, табл. II, рис. 1, 2]), но вряд ли может быть напрямую отнесен к этому роду из-за слишком отчетливого осевого ребра и слишком широких боковых сегментов. Длина изображенного экземпляра составляет 20 мм, ширина, рассчитанная аналитически по полностью сохранившейся левой стороне тела животного, составляет 30 мм. Этот экземпляр сохранился на поверхности бактериального мата, залегающего непосредственно в алевролите с хорошо выраженными трещинами усыхания.

Следует отметить и кратко охарактеризовать еще один необычный экземпляр, вероятно, представляющий новый тип двусторонних организмов. У этого организма четко выражена передняя часть (условная голова), покрытая округлыми структурами, две из которых имеют более крупный размер и располагаются в осевой области головы (рис. 4C). Задняя часть (условное «тело») отделена от «головы» узким пространством. Тело состоит из медиальной удлиненно-яйцевидной части и латеральных частей («плеврообразных» или «плавниковых») с поперечно ориентированными складками. Сходная морфология тела характерна для современных представителей *Nudibranchia*. В состав комплекса также входят донные макрофиты/водоросли, сходные с некоторыми видами *Vendotaenia* Gnilovskaya.

В биоте Инзер-Туз имеются и другие макрофоссилии: возможные базальные диски перистых форм (петалонам), дискоидные планктонные формы, радиально-симметричные звездчатые структуры и т.д., но их обсуждение требует дополнительных наблюдений и детального изучения.

Таким образом, комплекс биоты местонахождения Инзер-Туз включает как макрофоссилии, напоминающие организмы типично эдиакарского облика, т.е. *Arumberia*,

Dickinsonia, *Inaria*, так и некоторые совершенно необычные формы, такие как билатерии, сходные с голожаберниками, и билатерии предполагаемого родства с членистоногими, которые кратко охарактеризованы ниже.

С экологической точки зрения комплекс, существовавший в инзерской палеообстановке, можно интерпретировать как прибрежный биом с доминированием водорослево-бактериальных сообществ, формировавших биогенные пленки и маты на поверхности субстрата. Бактериальные маты в докембрийских осадочных толщах часто связаны с трещинами усыхания [47]. Трещины усыхания, часто наблюдаемые в разрезе Инзер-Туз (см., например, рис. 3А), являются однозначным указанием на существование аэраль-ных обстановок при формировании толщи, обнаженной в разрезе Инзер-Туз, которые привели к формированию слабо развитого FPS-профиля или палеопочвы, перекрывающей слой с биотой мягкотелых организмов.

Терминология

К обсуждаемым ниже ископаемым остаткам невозможно применить традиционную описательную терминологию, используемую для членистоногих. Поэтому авторы предлагают оригинальную и простую систему описания изучаемого материала. Терминологическая система включает три основные категории: «просома» («головогрудь») – для крупной, предположительно передней части тела, «торакс» – для средней части тела, имеющей боковые придатки, которые в описании ниже условно названы конечностями. Задний сегмент тела условно назван «тельсоном» («хвост»). Таким образом, авторами используется обобщенная описательная система, во избежание излишних указаний на возможные гомологии. Иными словами, вслед за Данлопу и Ламселлом [48], термин просома предназначен для предположительно передней части тела, торакс – для средней области тела, а тельсон – для самого последнего (заднего) сегмента.

Палеонтологические наблюдения

В изученной коллекции имеются четыре практически целых экземпляра и три фрагментарно сохранившиеся просомы. На лучшем по сохранности образце (рис. 5А, 6А) организм сохранился сбоку; при этом видны все три части его тела. Головной щит (просома) серповидно-полулунный, длиной 9 мм, шириной 15 мм (рис. 5А, 6А). Торакс овальной формы, слегка изогнут, с шестью боковыми придатками, длиной 5 мм, шириной 2 мм. Тельсон ланцетовидный, длиной 16 мм, шириной 8 мм.

Другой экземпляр (рис. 5В, 6В) деформирован (сжат) дорсовентрально, видны только просома и торакс. Просома полулунных очертаний, длиной 10 мм, шириной 17 мм. Торакс удлинённый, слабо выраженный. На тораксе наблюдаются пять боковых структур (боковые придатки), интерпретируемые как конечности. Максимальная длина придаткоподобных боковых структур 9 мм, максимальная проксимальная ширина придаткоподобных структур 2 мм.

На следующем по полноте сохранности экземпляре (рис. 5D, 6D) хорошо видны просома и торакс. Общая длина экземпляра – 40 мм, ширина – 29 мм. Просома имеет овоидные очертания, с полулунным передним краем. По обеим сторонам торакса видны восемь отчетливых слегка изогнутых структур, похожих на конечности.

На рис. 5С и 6С показаны четыре экземпляра разной степени сохранности. Один из них сохранился практически полностью (рис. 5Са, 6Са); остальные представляют собой фрагменты просом (рис. 5С, b–d; 6С, b–d). Самый полный из сохранившихся на этом образце экземпляров имеет длину 81 мм и ширину 28 мм. Просома полукруглая, со слегка уплощенной передней частью, длиной 27 мм, шириной 28 мм.

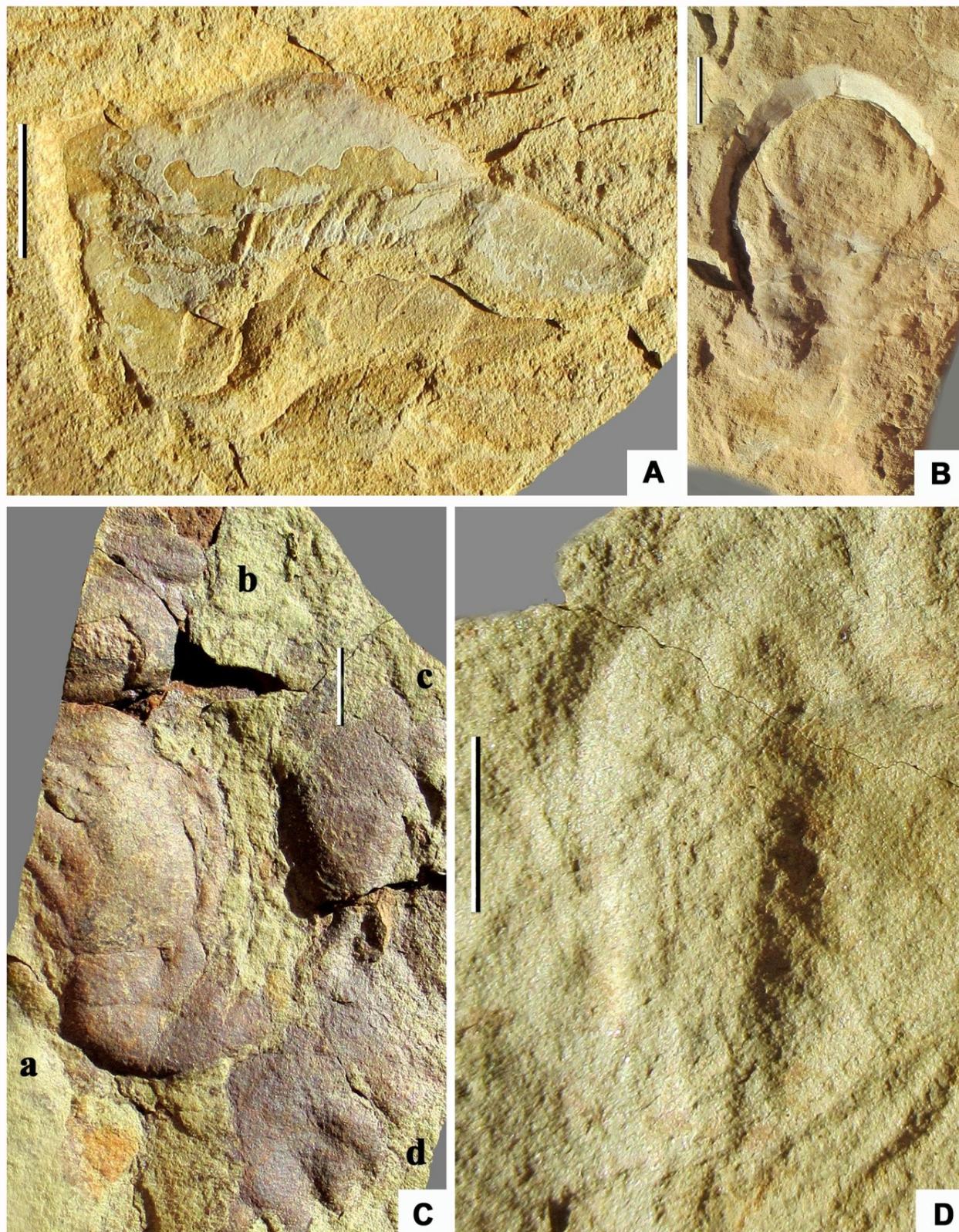


Рис. 5. Предполагаемое членистоногое из местонахождения Инзер-Туз.

A – практически полностью сохранившийся организм, уплощенный (деформированный) латерально;

B – экземпляр, экспонированный вентрально, с сохранившимися боковыми придатками («ногами»);

C – сохранившиеся вместе целый экземпляр и три частично сохранившиеся просомы;

D – почти полный экземпляр с оторвавшимся тельсоном. Местонахождение Инзер-Туз.

Масштабная линейка – 1 см

Возможные конечности наблюдаются по обе стороны торакса. Торакс длиной 54 мм, шириной 21 мм, несет шесть сегментов, сужающихся в направлении хвоста (тельсона). Два сегмента несут боковые структуры, похожие на конечности, одна из которых сегментирована. Тельсон относительно широкий, ланцетовидный, длиной 10 мм, шириной 7 мм. Три фрагментарно сохранившиеся просомы имеют длину от 20 до 27 мм и ширину от 27 до 38 мм (рис. 5С, b–d; 6С, b–d).

Применительно к этому билатерально-симметричному организму из местонахождения Инзер-Туз можно твердо утверждать, что у него были передний и задний концы, а сам организм был способен к активному передвижению.

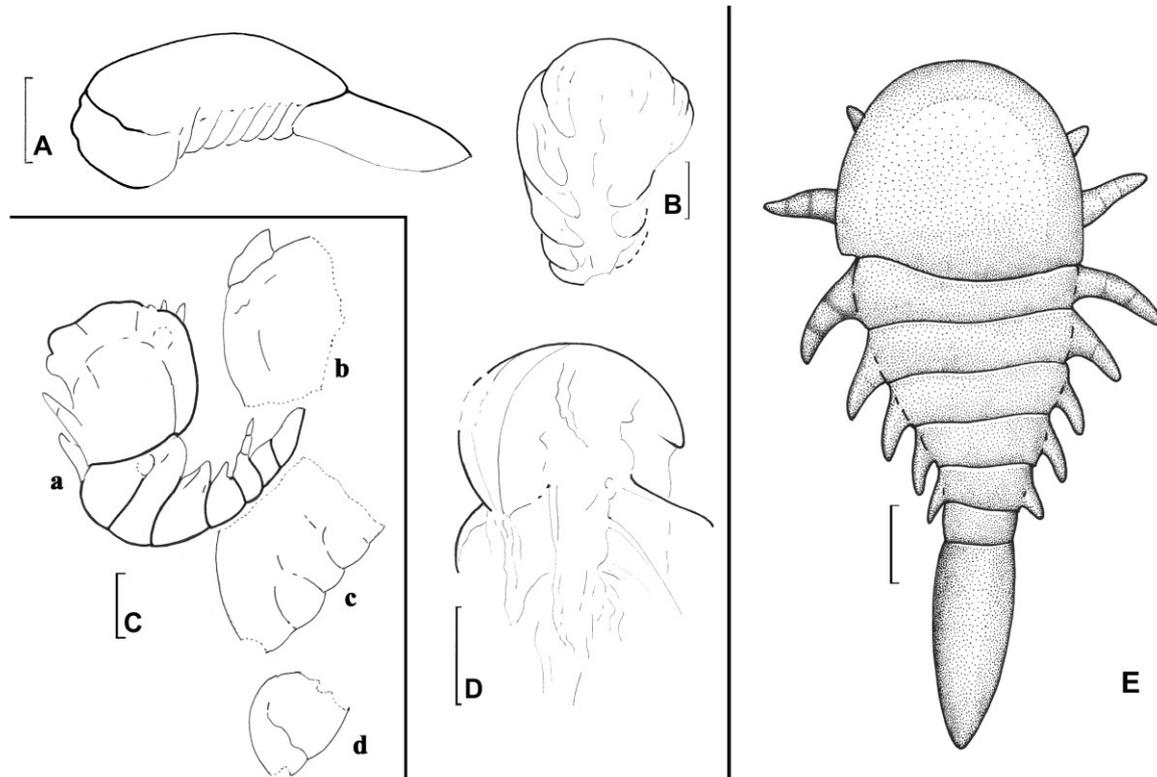


Рис. 6. Предполагаемое членистоногое из местонахождения Инзер-Туз. А–D – line-tracing прорисовки (см. рис. 5) и реконструкция предполагаемого внешнего облика (Е). Масштабная линейка – 1 см

Комментарии

Для общего сравнения с охарактеризованным выше сегментированным организмом из местонахождения Инзер-Туз необходимо отметить вид *Onega stepanovi* Fedonkin из валдайской серии, венд [8; 49]. У этого вида присутствуют три четко выраженных отдела тела, также наблюдаемые у организма из местонахождения Инзер-Туз. Есть некоторое сходство формы из Инзер-Туз и вида *Vendia sokolovi* Keller из усть-пинежской свиты [13; 49], но у вендии отсутствует настоящая двусторонняя симметрия [50].

Говоря о морфологии инзер-тузского организма с точки зрения общих тенденций эволюции членистоногих, т.е. полимеризации и олигомеризации, следует констатировать, что для более молодых «проартропод» из вендских отложений России в целом характерно большее количество неспециализированных метамеров. Таким образом, общая эволюционная тенденция от инзер-тузского организма к предположительно родственным ему вендским таксонам выражается в отчетливой полимеризации, хотя даль-

нейшая эволюция членистоногих демонстрирует обратную закономерность: к олигомеризации и формированию более специализированных метамеров и придатков.

Хотя ранее сообщалось о членистоногих из эдиакарских местонахождений, теперь эти формы считаются примерами проблематичных билатерий [22; 51]. Если новая форма из Инзер-Туз действительно представляет собой предшественника членистоногих, возникает вопрос: как объяснить отсутствие прямой филетической линии, ведущей от форм типа организма из Инзер-Туз к многочисленным и разнообразным кембрийским членистоногим?

На этот вопрос можно ответить с помощью рассмотрения тафономии изученного местонахождения. Ископаемые остатки из инзерской свиты представляют собой отпечатки и слепки тел организмов, сохранившиеся в аргиллитах и очень тонкозернистых алевролитах. Это контрастирует с эдиакарскими местонахождениями Австралии, где, как и во многих местонахождениях вендской фауны в Евразии, макроостатки эдиакарских организмов сохраняются на поверхности напластования песчаника [51; 52], причем кластический осадок, из которого потом эти песчаники образовались, в момент накопления был прямо или косвенно подвержен действию штормовых волн [27]. Более тонкозернистые осадки, отложившиеся, скорее всего, в мелководной лагуне с очень низкой гидродинамикой, обеспечили сохранность биоты мягкотелых организмов Инзер-Туз с высокой степенью морфологических деталей. Именно поэтому сходные организмы не обнаружены во многих более молодых позднепротерозойских биотах.

Изучение мягкотелой биоты Инзер-Туз позволяет сделать предварительные выводы о палеоэкологических особенностях существования исходного сообщества. Помимо макроостатков беспозвоночных, в инзерской свите обнаружены предполагаемые макрофитные водоросли (см. выше). Эта ассоциация позволяет высказать предположение о том, какая трофическая основа могла существовать у билатерий Инзер-Туз, включая организм, охарактеризованный выше. Вероятно, эти организмы в основном питались остатками водорослей и органикой, продуцируемой водорослево-бактериальными сообществами.

Благодарности

Работа осуществлялась в рамках Государственной программы Геологического института РАН. Авторы выражают искреннюю благодарность Расселу Д.К. Бикнеллу (D.C. Bicknell, Palaeoscience Research Centre, School of Environmental and Rural Science, University of New England, Armidale, New South Wales, Australia) за плодотворное обсуждение изученного материала.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Grotzinger J.P., Bowring S.A., Saylor B.Z., Kaufman A.J. Biostratigraphic and geochronologic constraints on early animal evolution // *Science*. – 1995. – V. 270. – P. 598-604.
2. Brusca R.C. Unraveling the history of arthropod biodiversification // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. – 2000. – V. 87. – P. 13-25.
3. Peterson K.J., Cotton J.A., Gehling J.G., Pisani D. The Ediacaran emergence of bilaterians: congruence between the genetic and the geological fossil records // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2008. – V. 363. – P. 1435-1443.
4. Chen Z., Chen X., Zhou C., Yuan X., Xiao S. Late Ediacaran trackways produced by bilaterian animals with paired appendages // *Science Advances*. – 2018. – V. 4. – P. 6691.
5. Chen Z., Zhou C., Yuan X., Xiao S. Death march of a segmented and trilobate bilaterian elucidates early animal evolution // *Nature*. – 2019. – V. 573. – P. 412-415.
6. Evans S.D., Hughes I.V., Gehling J.G., Droser M.L. Discovery of the oldest bilaterian from the Ediacaran of South Australia // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2020. – № 117. – P. 7845-7850.
7. Evans S.D., Droser M.L., Erwin D.H. Developmental processes in Ediacara macrofossils // *Proceedings of the Royal Society B*. – 2021. – V. 288. – Код доступа 20203055.
8. Федонкин М.А. Беломорская биота венда (докембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы. – М.: Наука, 1981. – 100 с.: ил. – (Тр. Геологич. ин-та РАН. Вып. 342).

9. Федонкин М.А. Бесскелетная фауна венда: проморфологический анализ. Систематическое описание вендских Metazoa // Вендская система: Историко-геологич. и палеонтологич. обоснование. В 2 т. Т. 1. Палеонтология. – М., 1985. – С. 10-106.
10. Laflamme M., Xiao S., Kowalewski M. Osmotrophy in modular Ediacara organisms // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2009. – V. 106. – P. 14438-14443.
11. Tarhan L.G., Droser M.L., Gehling J.G., Dzaugis M.P. Taphonomy and morphology of the Ediacara form genus *Aspidella* // Precambrian Research. – 2015. – № 257. – P. 124-136.
12. Иванцов А.Ю. *Vendia* и другие докембрийские «артроподы» // Палеонтологический журнал. – 1999. – № 3. – С. 3-11.
13. Иванцов А.Ю. Новые проартикуляты из вендских отложений Архангельской области Палеонтологический журнал. – 2004. – № 3. – С. 21-26.
14. Иванцов А.Ю. Мелкие вендские поперечно-рассеченные ископаемые // Палеонтологический журнал. – 2007. – № 2. – С. 3-10.
15. Иванцов А.Ю. Палеобиология Proarticulata и проблема становления Bilateria: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 1.6.2 / Иванцов Андрей Юрьевич. – М., 2023. – 46 с.: ил.
16. Ivantsov A.Yu., Zakrevskaya M.A., Nagovitsyn A.L. Morphology of integuments of the Precambrian animals, Proarticulata // Invertebrate Zoology. – 2019. – V. 16. – № 1. – P. 19-26.
17. Darroch S.A.F., Sperling E.A., Voag T.H., Racicot R.A., Mason S.J., Morgan A.S., Tweedt S., Myrow P., Johnston D.T., Erwin D.H. Biotic replacement and mass extinction of the Ediacara biota // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2015. – V. 282. – Код доступа 20151003.
18. Droser M.L., Gehling J.G. The advent of animals: the view from the Ediacaran // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2015. – № 112. – P. 4865-4870.
19. Darroch S.A.F., Smith E.F., Laflamme M., Erwin D.H. Ediacaran extinction and Cambrian explosion // Trends in Ecology & Evolution. – 2018. – № 33. – P. 653-663.
20. Gehling J.G., García-Bellido D.C., Droser M.L., Tarhan L.G., Runnegar B. The Ediacaran-Cambrian transition: sedimentary facies versus extinction // Estudios Geológicos. – 2019. – V. 75. – P. 99.
21. Droser M.L., Gehling J.G., Jensen S.R. Assemblage palaeoecology of the Ediacara biota: the unabridged edition? // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2006. – V. 232. – P. 131-147.
22. Budd G.E., Telford M.J. The origin and evolution of arthropods // Nature. – 2009. – V. 457. – P. 812-817.
23. Edgecombe G.D., Legg D.A. Origins and early evolution of arthropods // Palaeontology. – 2014. – V. 57. – P. 457-468.
24. Paterson J.R., Gehling J.G., Droser M.L., Bicknell R.D.C. Rheotaxis in the Ediacaran epibenthic organism *Parvancorina* from South Australia // Scientific Reports. – 2017. – № 7. – P. 45-53.
25. Наймарк Е.Б., Иванцов А.Ю. Возрастная изменчивость поздневендских проблематик *Parvancorina* Glaessner // Палеонтологический журнал. – 2009. – № 1. – С. 14-19.
26. Boynton H.E., Ford T.D. Ediacaran fossils from the Precambrian (Charnian Supergroup) of Charnwood Forest, Leicestershire, England // Mercian Geologist. – 1995. – V. 13. – P. 165-182.
27. Hagadorn J.W., Fedo C.M., Waggoner B.M. Early Cambrian Ediacaran-type fossils from California // Journal of Paleontology. – 2000. – V. 74. – P. 731-740.
28. Zakrevskaya M. Paleoeological reconstruction of the Ediacaran benthic macroscopic communities of the White Sea (Russia) // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2014. – V. 410. – P. 27-38.
29. Наумкин Д.В., Лаврова Н.В. Организация Музея карста и спелеологии при Кунгурской лаборатория-станции ГИ УрО РАН // Горное эхо. – 2005. – № 3 (21). – С. 51-53.
30. Наумкин Д.В. Музей карста и спелеологии ГИ УрО РАН: работа над созданием постоянной экспозиции // Стратегия и процессы освоения георесурсов: материалы ежегод. науч. сес. ГИ УрО РАН по результатам НИР в 2005 г. – Пермь, 2006. – С. 66-67.
31. Наумкин Д.В., Осетрова О.И. Пермь в Кунгуре. К популяризации палеонтологического природного наследия музейными средствами // Всероссийские научные чтения памяти Ильменского минералога В.О. Полякова. – 2022. – № 23. – С. 94-99.
32. Наумкин Д.В., Осетрова О.И. Палеонтологическая коллекция музея карста и спелеологии Горного института УрО РАН. Создание постоянной выставки // Грибушинские чтения – 2019. Кунгурский диалог: тез. докл XI Междунар. соц.-культ. форума. – Пермь, 2019. – С. 513-519.
33. Наугольных С.В. Широковское водохранилище // Геологические памятники Пермского края: энцикл. / ГИ УрО РАН. – Пермь, 2009. – С. 153-155.
34. Стратотип рифея. Палеонтология. Палеомагнетизм. – М.: Наука, 1982. – 176 с.: ил. – (Тр. Геологич. ин-та РАН. Вып.368).
35. Стратиграфический словарь. Верхний докембрий / сост. Е.М. Аксенов; отв. ред. М.Е. Раабен. – М.: Наука, 1994. – 347 с.
36. Гареев Э.З. Геологические памятники природы Республики Башкортостан: природ. Условия, классификация геол. памятников природы, объекты геол. наследия. – Уфа: Тау, 2004. – 296 с.: цв. ил., табл.

37. Weis A.F., Kozlova Y.V., Vorobyeva N.G. Organic-walled microfossils of the Rhiphaean type-section (Southern Urals) // Reports of Academy of Sciences of the USSR. Geological Series. – 1990. – № 9. – P. 20-36.
38. Михайлова Н.С., Подковыров В.Н. Новые данные по органостенным микрофоссилиям верхнего докембрия. Урала // Изв. АН СССР. Сер. геол. – 1992. – № 10. – С. 111-123.
39. Крылов И.Н. Строматолиты рифея и фанерозоя СССР. – М.: Наука, 1975. – 243 с.: ил. – (Тр. Геологич. ин-та РАН. Вып.274).
40. Bertrand-Sanfati J. Stromatolites columnaires de certaines formations carbonatées du Précambrien supérieur du bassin Congolais (Bushimay, Lindien, Ouest-Congolien) // Musée Royal de l'Afrique centrale – Teywuren, Belgique annales. Serie in-6, Sciences géologique. – 1972. – V. 74. – 45 p.
41. Kumar S., Pandey S.K. Note on the occurrence of *Arumberia banksi* and associated fossils from the Jodhpur Sandstone, Marwar Supergroup, Western Rajasthan // Journal of the Palaeontological Society of India. – 2009. – V. 54 (2). – P. 171-178.
42. Колесников А.В., Гражданкин Д.В., Маслов А.В. Арумбериформные текстуры в верхнем венде Урала // Докл. Акад. наук. – 2012. – Т. 447, № 1. – С. 66-72.
43. Kolesnikov A.V., Grazhdankin D.V., Maslov A.V. *Arumberia*-type structures in the Upper Vendian of the Urals // Doklady Earth Sciences. – 2012. – Vol. 447(1). – P. 1233-1239.
44. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова, Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / отв. ред. Т.А. Работнов, Ю.А. Злобин. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
45. Grazhdankin D.V. The Ediacaran genus *Inaria*: a taphonomic/morphodynamic analysis // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. – 2000. – V. 216. – 34 p.
46. Keller B.M., Fedonkin M.A. New finds of fossils in the Precambrian Valdai Series on the Sjuzma River // Reports of Academy of Sciences of the USSR. Geological Series. – 1976. – V. 3. – P. 38-44.
47. Kumar S., Pandey S.K. Microbial mat-induced sedimentary structures in the Neoproterozoic Bundi Hill Sandstone, Indargarh area, Rajasthan // Current Science. – 2007. – V. 93 (7). – P. 1009-1012.
48. Dunlop J.A., Lamsdell J.C. Segmentation and tagmosis in Chelicerata // Arthropod Structure & Development. – 2017. – V. 46. – P. 396-418.
49. Соколов Б.С. Очерки становления венда. – М.: КМК, 1997. – 153 с.: ил.
50. Cloud P., Glaessner M.F. The Ediacarian period and system: Metazoa inherit the Earth // Science. – 1982. – V. 217. – P. 783-792.
51. Lin J.-P., Gon S.M., Gehling J.G., Babcock L.E., Zhao Y.-L., Zhang X.-L., Hu S.-X., Yuan J.-L., Yu M.-Y., Peng J. A Parvancorina-like arthropod from the Cambrian of South China // Historical Biology. – 2006. – V. 18. – P. 33-45.
52. Laflamme M., Schiffbauer J.D., Narbonne G.M., Briggs D.E.G. Microbial biofilms and the preservation of the Ediacara biota // Lethaia. – 2011. – V. 44. – P. 203-213.

УДК 069.014

DOI:10.7242/echo.2024.4.5

20 ЛЕТ МУЗЕЮ КАРСТА И СПЕЛЕОЛОГИИ ГОРНОГО ИНСТИТУТА УРО РАН

Д.В. Наумкин

Горный институт УрО РАН, г. Пермь

Аннотация: Музей карста и спелеологии Горного института УрО РАН появился в составе Кунгурской лаборатории института в 2004 г. Приказ о его организации был подписан директором института проф. А.Е. Красноштейном 23 октября 2003 г. Этим же приказом ответственной за организацию музея назначена зав. лабораторией О.И. Кадебская. Музей является естественнонаучным учреждением геологического профиля. Он занимает три зала на первом этаже здания лаборатории. В одном зале расположена постоянная выставка минералов и горных пород, в другом – основная экспозиция, посвященная карсту и пещерам. Оборудован конференц-зал на 25 мест. Фондовая основа музея в настоящее время превысила 6000 единиц хранения, в основном это натурные экспонаты. Система музейного учета и хранения соответствует нормативам, принятым для муниципальных и государственных музеев РФ. Значительную часть научно-вспомогательного фонда составляют архивные документы и фотографии Кунгурского стационара, который существует с 1948 г. Музей ведет работу по основным направлениям, характерным для всех музейных учреждений страны: экспозиционная, выставочная, фондовая и издательская деятельность. В настоящее время он стал извест-