

УДК 551.7+562

СОХРАННОСТЬ МЯГКОТЕЛЫХ ОРГАНИЗМОВ В РАННЕКЕМБРИЙСКИХ КАРБОНАТНЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ

В.В. Марусин^{1,2}, Н.В. Быкова^{1,2}¹*Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН,
630090, Новосибирск, просп. Академика Коптюга, 3, Россия*²*Новосибирский государственный университет, 630090, Новосибирск, ул. Пирогова, 1, Россия*

Сохранность мягкотелых организмов в виде слепков широко распространена в эдиакарской ископаемой летописи и встречается чрезвычайно редко в кембрии. Одним из факторов, негативно влияющих на сохранность мягких тканей, является биотурбация — перемешивание осадка роющими организмами. Именно появление зарывающихся билатерий и связанное с этим развитие биотурбации осадка рассматриваются в качестве одной из главных причин, приведших к исчезновению эдиакарских мягкотелых организмов около 540 млн лет. В рамках настоящего исследования нами изучены ископаемые остатки, сохранившиеся в виде слепков и отпечатков в карбонатных отложениях фортунского яруса кембрия Оленекского поднятия (северо-восток Сибирской платформы) в ассоциации с типичными для этого стратиграфического уровня ископаемыми следами жизнедеятельности. Общая морфология и сохранность этих остатков схожа с эдиакарскими органами прикрепления и микробиально-индуцированными осадочными текстурами. Объемная сохранность изученных остатков обусловлена аутигенной кристаллизацией кальцита и его дальнейшей раннедиагенетической доломитизацией. Хотя верхние интервалы слоев и были умеренно- и интенсивно биотурбированы, нижние интервалы, к которым и приурочены остатки, практически не перемешивались роющими организмами. Наше исследование подтверждает критическую важность специфических условий для сохранности мягкотелых организмов в виде слепков, которые все реже и реже появлялись в кембрии по мере интенсификации и пространственного распространения биотурбации в морских бассейнах.

Эдиакарский тип сохранности, ископаемые следы жизнедеятельности, мягкотелые организмы, кембрий, фортуний, Сибирская платформа

PRESERVATION OF SOFT-BODIED ORGANISMS IN EARLY CAMBRIAN CARBONATES

V.V. Marusin, N.V. Bykova

Preservation of soft-bodied organisms as casts is common in the Ediacaran fossil record and extremely rare in Cambrian rocks. Among the factors, limiting fossilization of soft tissues, there is bioturbation—sediment disturbance by burrowing organisms. It is the emergence of burrowing metazoans and associated sediment bioturbation that is thought to be one of the major causes for the disappearance of Ediacaran soft-bodied organisms from the fossil record around ~540 Ma. Here, we study an assemblage of fossils preserved as casts in the Fortunian carbonates of the Olenek Uplift (northeastern Siberian Platform) in association with a typical Fortunian ichnoassemblage. The overall morphology and preservation of the fossils reveal that they comprise microbially induced sedimentary structures and soft-bodied holdfasts. The latter are vaguely reminiscent of some Ediacaran holdfasts, though it is unlikely that they include their phylogenetic descendants. Three-dimensional preservation of the studied fossils was caused by authigenic crystallization of calcite and its further early-diagenetic dolomitization. Our study confirms the critical importance of specific environmental conditions ensuring preservation of soft-bodied organisms as three-dimensional molds and casts. This unique interplay of environmental factors became rare in the Cambrian Period, which was caused by intensification and expansion of bioturbation in marine basins.

Ediacara-type preservation, trace fossils, soft-bodied organisms, Cambrian, Fortunian, Siberian Platform

ВВЕДЕНИЕ

Одной из ключевых особенностей кембрийского взрыва биоразнообразия является исчезновение загадочной мягкотелой эдиакарской биоты из ископаемой летописи и практически одномоментное появление большинства известных типов зуметазоев в морских экосистемах. Эдиакарская биота представляет собой неформальную группу вымерших организмов, которая включает в себя макроскопические

© Марусин В.В. ✉, Быкова Н.В.

✉ e-mail: MarusinVV@ipgg.sbras.ru

метазоа [Gold et al., 2015; Dunn et al., 2019; Gibson et al., 2019; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021], цианобактериальные колонии [Bobrovskiy et al., 2018], протисты с агглютинированным скелетом [Kolesnikov, Desiatkin, 2022] и организмы неясной филогенетической принадлежности [Dunn et al., 2018; Dunn, Liu, 2019], глобально распространенных в интервале ~ 580—540 млн лет. Однако в последние 10 млн лет до начала кембрия (в терминах Международной стратиграфической шкалы — 539 млн лет) наблюдается резкое сокращение и последующее полное исчезновение эдиакарской биоты [Wood et al., 2019] и широкое распространение червеобразных метазоев («Wormworld») [Schiffbauer et al., 2016]. Этот временной интервал известен как «Котлинский кризис» [Соколов, 1985; Brasier, 1992; Kolesnikov et al., 2015; Muscente et al., 2018] или «первый импульс позднеэдиакарского вымирания» [Darroch et al., 2018].

В настоящее время существуют три модели, объясняющие исчезновение эдиакарской биоты на рубеже эдиакария—кембрия: 1) «катастрофическая модель» — сравнительно резкое массовое вымирание большей части эдиакарских форм, спровоцированное глобальными абиотическими изменениями среды; 2) «биотическое замещение» — постепенное вытеснение эдиакарских организмов распространяющимися в морях эуметазоями; 3) гипотеза «Чеширского кота» — исчезновение эдиакарских мягкотелых бентосных организмов из ископаемой летописи спровоцировано закрытием тафономических окон, т. е. исчезновением необходимых для фоссилизации мягкотелых организмов условий [Laflamme et al., 2013; Darroch et al., 2018; Muscente et al., 2018]. Известны случаи, когда в ископаемой летописи нижнего кембрия встречаются разнообразные микробиальные текстуры, но какие-либо остатки мягкотелых организмов отсутствуют [Buatois et al., 2014], что, казалось бы, ставит под сомнение гипотезу «Чеширского кота». Хотя ископаемая летопись следов жизнедеятельности в терренувии (539—521 млн лет) указывает на большое разнообразие мягкотелых организмов в морских экосистемах [Mángano, Buatois, 2014], их находки в виде объемных слепков чрезвычайно редки [Jensen et al., 1998; Nagadorn et al., 2000]. Поскольку сохранность мягких тканей в ископаемой летописи требует специфических физических и химических условий среды [Seilacher, 1999; Narbonne, 2005; Kenchington, Wilby, 2014; Wilson, Butterfield, 2014], глобальные биотические и экологические перестройки на рубеже эдиакария и кембрия [Zhang et al., 2018; Wood et al., 2019] неизбежно должны были уменьшить вероятность фоссилизации мягкотелых организмов. Одной из причин этих перестроек считается прогрессирующая переработка осадка роющими организмами, начавшаяся в конце эдиакария и продолжившаяся в кембрии (так называемая «Первая агрономическая революция») [Seilacher, Pflüger, 1994; Mángano, Buatois, 2017]. Считается, что биотурбация привела не только к сокращению роли микробных матов, доминировавших в неопротерозойских экосистемах [Seilacher, 1999], но и существенно изменила глобальные геохимические циклы в океане [McIlroy, Logan, 1999; Boyle et al., 2014; Hantsoo et al., 2018].

В настоящей работе нами изучена ассоциация остатков мягкотелых организмов из карбонатных пород фортунского яруса кембрия Международной стратиграфической шкалы — МСШ (539—529 млн лет) Оленекского поднятия северо-востока Сибирской платформы (рис. 1). Сопоставление подразделений позднего докембрия и раннего кембрия Общей стратиграфической шкалы России (ОСШР) и МСШ является предметом дискуссий [Хоментовский, Карлова, 2002; Peng et al., 2020; Vowyer et al., 2023]. Впрочем, наиболее распространенной точкой зрения является корреляция фортунского яруса кембрия МСШ с верхами немакит-далдынского яруса венда ОСШР при условии сопоставления основания второго яруса кембрия МСШ с основанием томмотского яруса кембрия ОСШР в широком его понимании [Grazhdankin et al., 2020]. Чтобы сделать изложение насколько возможно лаконичным и избежать недопонимания при использовании обеих шкал параллельно, в настоящей работе мы применяем термины МСШ (эдиакарий, фортунский ярус, терренувий и т.д.).

Вмещающие остатки доломиты открыто морского генезиса локально биотурбированы и включают типичный для фортунского яруса комплекс ископаемых следов жизнедеятельности [Marusin, Kupre, 2020]. Остатки сохраняются в виде объемных слепков и морфологически сходны с некоторыми эдиакарскими мягкотелыми организмами. На примере этих остатков и ассоциирующего комплекса ихнофоссилий мы пытаемся определить, что поспособствовало сохранности бесскелетных организмов в локально биотурбированных карбонатных отложениях нижнего кембрия.

СТРАТИГРАФИЯ

Остатки происходят из сыаргалахской свиты кессюсинской серии Оленекского поднятия (северо-восток Сибирской платформы) (см. рис. 1). Сыаргалахская свита представляет собой смешанную карбонатно-силикокластическую последовательность мощностью 27 м, преимущественно представленную чередующимися параллельно- и бугорчато-слоистыми известковистыми песчаниками, песчанистыми известняками и доломитами, а также тонкослоистыми алевроаргиллитами [Nagovitsin et al., 2015]. Кослоистые песчаники мощностью 4 м в основании свиты представляют собой результат заполнения карстовых полостей в кровле подстилающей туркутской свиты позднеэдиакарского возраста. За исклю-

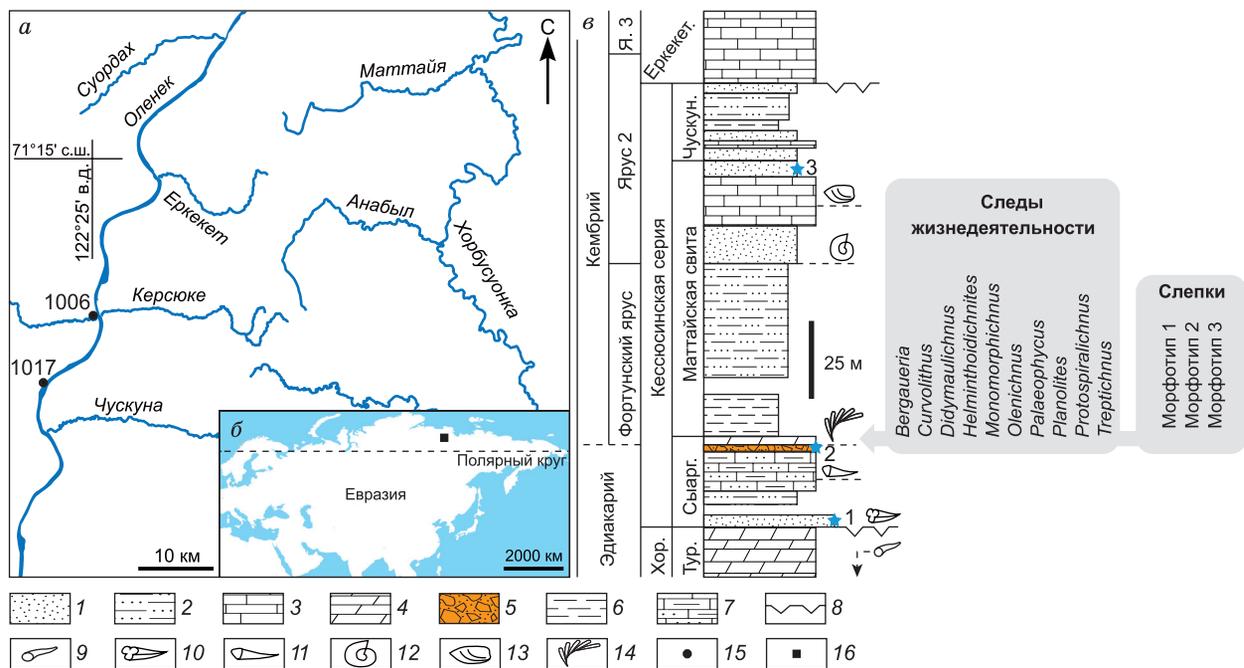


Рис. 1. Географическое положение района работ в пределах Оленекского поднятия (а), на схематичной карте Евразии (б) и стратиграфическое положение изученных остатков в кессюсинской серии (в).

U-Pb возраста (звездочки): 1 — 545 ± 3 млн лет (QZ), по [Vishnevskaya et al., 2017]; 2 — 543.9 ± 0.24 млн лет, по [Bowring et al., 1993]; 3 — 529.7 ± 0.3 млн лет, по [Kaufman et al., 2012].

1 — песчаники; 2 — переслаивание песчаников и алевролитов; 3 — известняки; 4 — доломиты; 5 — стратиформные туфобрекчии Тас-Юряхского вулканического комплекса; 6 — алевролиты и аргиллиты; 7 — глинистые и песчаные доломиты; 8 — несогласие; 9–14 — уровни первого появления стратиграфически значимых остатков, по [Grazhdankin et al., 2020]: 9 — *Cambrotubulus decurvatus*; 10 — *Anabarites trisulcatus*; 11 — *Anabarites korobovi*; 12 — *Aldanella attleborensis*; 13 — *Watsonella crosbyi*; 14 — *Treptichnus pedum*; 15 — номер обозначения; 16 — район исследования. Я. 3 — ярус 3 кембрия МСШ; Еркекет. — еркекетская свита; Чускун. — чускунская свита; Сыарг. — сыаргалахская свита; Хор. — хорбусуонская серия; Тур. — туркютская свита; DZ — обломочные цирконы.

чением базальных песчаников, сыаргалахская свита формировалась в пределах переходной зоны шельфа [Марусин, 2016; Marusin, Kuper, 2020]. Комплекс остатков обнаружен в пласте (2–4 м) желтовато-серых бугорчато-слоистых доломитов, венчающих разрез свиты (см. рис. 1, в). Отдельные интервалы в пределах этого пласта биотурбированы (индекс биотурбации = 2–4) [Marusin, Kuper, 2020]. В пределах биотурбированных интервалов обнаружены разнообразные субгоризонтальные норы (*Curvolithus*, *Didymaulichnus*, *Helminthoidichnites*, *Palaeophycus*, *Planolites*, *Treptichnus*), следы царапания осадка (*Monomorphichnus*), простые вертикальные норы (*Bergaueria*) и трехмерные системы нор (*Olenichnus*) (см. рис. 1, в; 2) [Marusin, Kuper, 2020]. Биостратиграфические [Nagovitsin et al., 2015; Рогов и др., 2015], хемотратиграфические и геохронологические [Grazhdankin et al., 2020] данные говорят о том, что вмещающие остатки отложения относятся к фортуновскому ярусу кембрия (см. рис. 1, в). Геохронологические данные включают U-Pb возраст цирконов 543.9 ± 0.24 млн лет из туфобрекчий тас-юряхского вулканического комплекса [Bowring et al., 1993], стратиформные образования которого встречаются в верхней части свиты [Рогов и др., 2015], а также U-Pb возраст 545 ± 3 млн лет самого молодого кластера обломочных цирконов из базальных песчаников сыаргалахской свиты [Vishnevskaya et al., 2017].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изученный материал включает 44 экземпляра, обнаруженных на 20 образцах. Весь материал происходит из естественных обнажений 1006 ($71^{\circ}04'30''$ с.ш., $122^{\circ}30'00''$ в.д.) и 1017 ($70^{\circ}59'00''$ с.ш., $122^{\circ}19'10''$ в.д.), расположенных на левом берегу р. Оленек в ее среднем течении (см. рис. 1, а). Все образцы хранятся в ЦКП «Коллекция ГЕОХРОН» Института нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН (ИНГГ СО РАН, г. Новосибирск). Номер коллекции 2054.

Макроскопическое изучение остатков включало в себя их фотографирование и снятие морфометрических показателей (диаметр, видимая высота, полнота сохранности, скульптура, наличие/отсут-

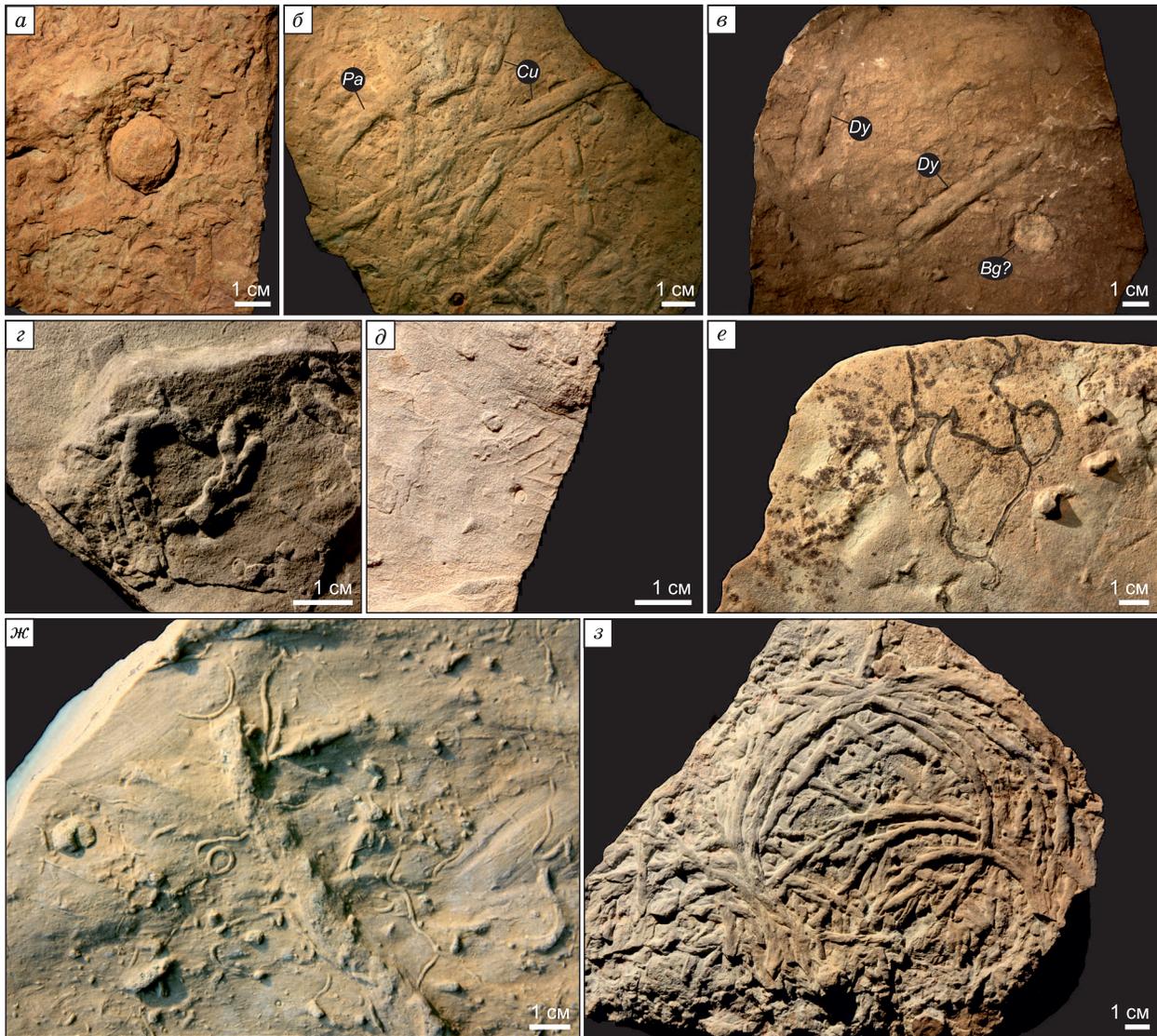


Рис. 2. Ископаемые следы жизнедеятельности из верхней части сыаргалахской свиты [Marusin, Kuper, 2020]:

a — короткие вертикальные цилиндрические норы *Bergaueria*, положительный гипорельеф (ЦСГМ 2054-189); *б* — субгоризонтальные норы *Palaeophycus* (*Pa*) и уплощенные трехлопастные норы *Curvolithus* (*Cu*), положительный гипорельеф (ЦСГМ 2054-191); *в* — субгоризонтальные двулопастные норы *Didymaulichnus* (*Dy*) и плохо сохранившиеся цилиндрические вертикальные структуры, вероятно, представляющие собой норы *Bergaueria* (*Bg?*), положительный гипорельеф (ЦСГМ 2054-192); *г* — субгоризонтальные норы *Treptichnus* с сегментами опробования осадка, положительный гипорельеф (ЦСГМ 2054-121); *д* — серии коротких параллельных царапин *Monomorphichnus*, вероятно, оставленные артроподами, положительный гипорельеф (ЦСГМ 2054-83); *е* — системы открытых пиритизированных нор *Olenichnus*, отрицательный и положительный эпирельеф (ЦСГМ 2054-171); *ж* — тонкие извилистые горизонтальные норы *Helminthoidichnites*, положительный гипорельеф (ЦСГМ 2054-193); *з* — субгоризонтальные спиральные норы с редкими сегментами опробования *Protospiralichnus*, положительный гипорельеф (ЦСГМ 2054-214).

ствие выростов, размеры выростов и пр.). Экземпляры с тонкой скульптурой и/или морфологическими элементами (например, выростами), плохо проявленными в рельефе, были прорисованы с помощью Camera Lucida. Она представляет собой оптический прибор, оснащенный призмой и помогающий перенести изображение, находящееся перед исследователем на бумагу, в том числе и с увеличением или уменьшением размера (в зависимости от используемой призмы). Для изучения состава отложений часть экземпляров была распилена, после чего поперечные сечения преполировывались и сканировались. Петрографический состав и структура заполняющего остатки и вмещающего осадка изучались в шлифах на оптическом микроскопе Carl Zeiss Axio Scope.A1 и на растровом электронном микроскопе Tescan MIRA 3LMU с энергодисперсионной системой микроанализа Aztec Energy и спектрометром Oxford

Instruments X-Max 50+ для элементного анализа вещества на базе ЦКП многоэлементных и изотопных исследований в Институте геологии и минералогии СО РАН (ИГМ СО РАН, г. Новосибирск). Перед изучением на сканирующем микроскопе шлифы покрывались углеродом.

Для идентификации остатков с боковыми выростами нами был использован коэффициент расширения (spreading factor — SF) [Vykova, 2010]: отношение среднего диаметра органа прикрепления к средней длине выроста, который применялся совместно с шириной выростов (w) для выявления отличий между разными видами. Например, вид *Mawsonites pleiomorphus* характеризуется $w = 1.5—4.0$ мм и $SF < 0.5$, вид *M. reticulatus*: $w = 0.5—2.0$ мм и $SF > 1$, вид *M. spriggi*: $w = 12$ мм, а SF для этого вида не может быть вычислен из-за неполной сохранности выростов [Vykova, 2010].

Измерение зерен в остатках и вмещающих отложениях производилось на фотографиях шлифов с использованием программного обеспечения ImageJ. Поскольку цветовой контраст измеряемых зерен и матрикса незначителен, кристаллы выделялись вручную (инструменты «Straight», «Measure»), без использования функции автоматического выделения частиц [Mazzoli, Favoni, 2012]. Зерна сравнивались для выявления статистически значимых различий в размерах путем попарного сравнения между заполняющими остатками и из вмещающей породы с помощью U-теста Манна—Уитни. Он представляет собой непараметрический тест, не предполагающий нормального распределения значений. Исходная гипотеза (H_0) предполагает отсутствие отличий в распределении размеров зерен в сравниваемых популяциях.

Чтобы оценить влияние зарывающихся организмов, образующих те или иные норы в сыаргалахской свите, на экосистему, нами использовался индекс Ecosystem Engineering Impact (EEI), предложенный в работах [Herringshaw et al., 2017; Minter et al., 2017]. Он представляет собой сумму индексов глубины зарывания (tiering) [Buatois et al., 2020], функциональной группы/способа модификации осадка (functional group/sediment modification) [Solan, Wigham, 2005] и биоирригации осадка (bioirrigation) [Herringshaw et al., 2017]. Все их нотаксоны в сыаргалахской свите [Marusin, Kuper, 2020] были классифицированы по категориям в соответствии с [Buatois et al., 2017, 2020]. Классификация и оценка EEI для ихнорода *Protospiralichnus* основаны на его первоописании [Вендская система..., 1985] и последующей ревизии [Марусин, 2016].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Вмещающие остатки отложения преимущественно сложены кристаллическим доломитом (долоспаритом), представленным идиоморфными кристаллами, в подчиненном количестве окатанными зернами кварца, калиевого полевого шпата (до 150 мкм), а также чешуйками и агрегатами глинистых минералов (рис. 3, $k-n$). Кристаллы доломита ромбодрического габитуса неокатанные, характеризуются зональным строением. Размеры кристаллов в среднем составляют ~ 110 мкм и варьируют в значительных пределах (от 30 до 285 мкм; $n = 2566$; рис. 4, $d-z$). Центральная зона кристаллов представлена изолированными идиоморфными кристаллами или их агрегатами (10—80 мкм). Внешняя зона представляет собой монокристалл доломита, обрастающий индивидуальные кристаллы и/или агрегаты кристаллов внутренней зоны (см. рис. 3, n). Центральные зоны кристаллов часто содержат мелкие (1—5 мкм) включения аутигенного кальцита (см. рис. 3, n), что свидетельствует о вторичной диагенетической природе доломита.

Большинство остатков представляют собой округлые (до слабоэллиптических) образования в положительном гипорельефе (выпуклые на подошве пластов) или отрицательном эпирельефе (вогнутые на кровле) (см. рис. 3, 5). При хорошей сохранности они имеют полусферическую или короткую цилиндрическую форму. В положительном гипорельефе базальная часть остатков может отсутствовать, будучи сколотой вплоть до подошвы слоя (см. рис. 3, $a, ж, o$). Для остатков характерна разнообразная скульптура: на базальной поверхности могут встречаться центральные углубления округлой или неправильной формы, радиальные складки, тонкие концентрические борозды на боковой поверхности. Также для некоторых остатков типичны радиальные выросты, отходящие вдоль поверхности напластования. Основываясь на морфологических особенностях, всего могут быть выделены три морфологические разновидности.

Морфотип 1. Остатки (9 экземпляров) представляют собой округлые образования диаметром 11—17 мм в позитивном гипорельефе. Поверхность остатков полусферическая, высотой до 10 мм либо уплощенная с углублением в центральной части (диаметр до 8 мм) (см. рис. 3, $a-ж, o$). На многих экземплярах выступающая над поверхностью напластования часть сколота (см. рис. 3, $a-ж, o$). От внешнего края полусферической части остатка вдоль поверхностей напластования радиально расходятся выросты длиной 2—8 мм. Они проявлены в позитивном гипорельефе и имеют коническую форму (см. рис. 3, $в, o$), либо в негативном гипорельефе в виде отпечатков треугольной формы (угол расхождения от вершины 24—50°) (см. рис. 3, $a, ж, o$). Соотношение видимой длины выростов к их ширине у основания составляет 1:2 до 1:3, SF варьирует от 0.2 до 0.8. На экземплярах с центральным углублением боковые поверхности часто осложнены орнаментацией в виде глубоких радиальных борозд, разделяющих ее центральную (высокорельефную) часть на сегменты, соосные боковым выростам (см. рис. 3, $a-b$). В пределах экземпляра длина выростов может значительно варьировать (см. рис. 3, $o-n$). В коллекции

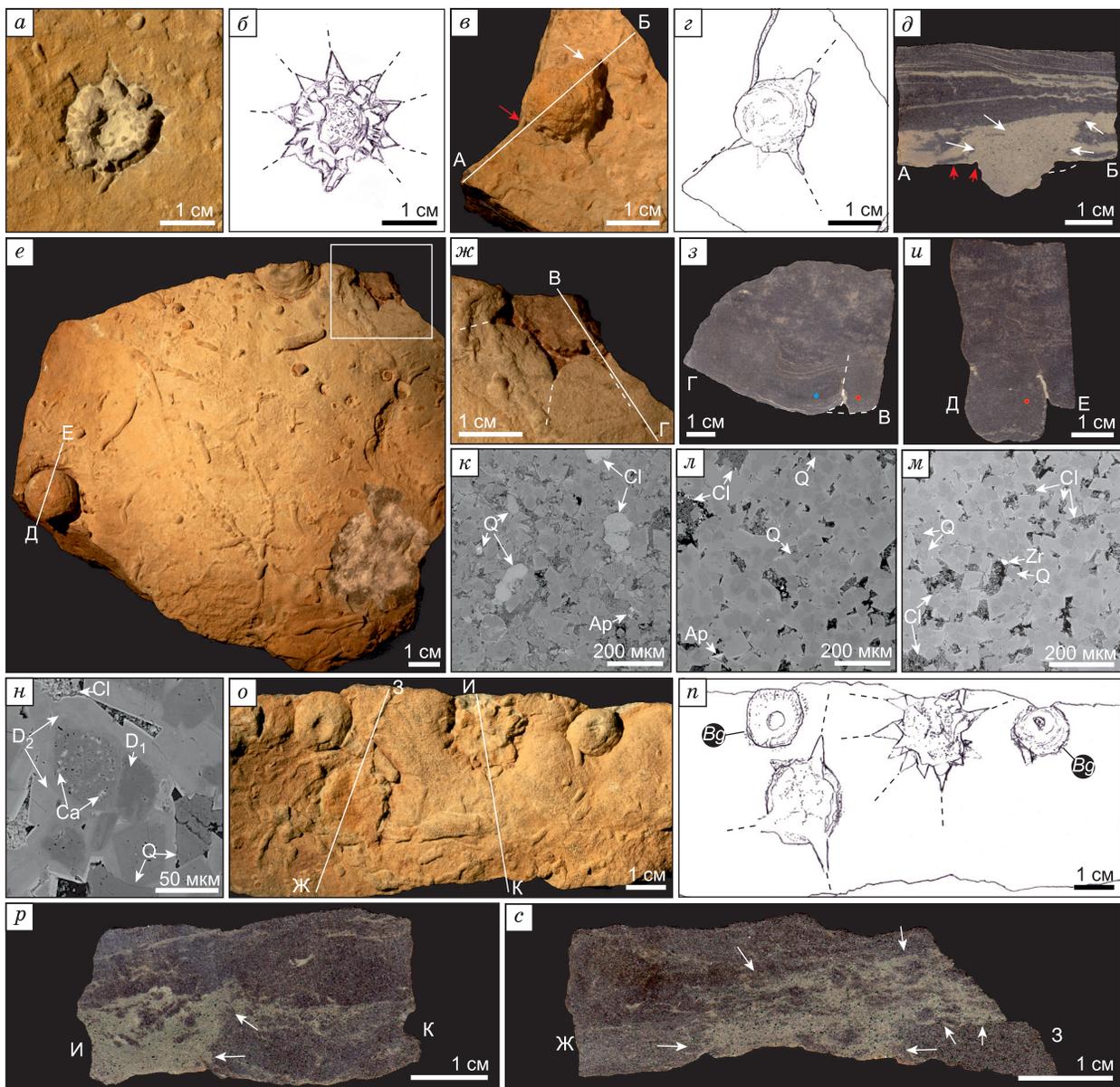


Рис. 3. Морфология и сохранность остатков морфотипа 1 (а–з, к–л, н–с) в сравнении с вертикальными норами *Bergaueria* (е, u, м, о, n):

а — морфотип 1 (ЦСГМ 2054-199; положительный гипорельеф) и его прорисовка (б), демонстрирующие ориентировку и морфологию радиальных выростов и строение центральной части остатка; в — морфотип 1 (ЦСГМ 2054-300, положительный гипорельеф) с полусферической центральной частью (без депрессии) и его прорисовка (г); д — поперечный спил (в) по линии А—Б, на котором красными стрелками и штриховой линией показаны отколовшиеся выросты (красная и белая стрелки на (в)), белыми стрелками — контур остатка, уходящего под углом внутрь слоя от поверхности; е — образец ЦСГМ 2054-299 (положительный гипорельеф) с вертикальной норой *Bergaueria* (слева пересечена линией Е—Д) и остатком морфотипа 1 (вверху справа белый прямоугольник); ж — морфотип 1 на увеличенном фрагменте (е) со сколотой центральной частью и радиальными выростами (оси выростов подчеркнуты пунктирными линиями), сохранившимися в отрицательном рельефе; з — поперечное сечение остатка (ж) по линии В—Г с штриховой линией, показывающей границы остатка, и участками внутри остатка (красная точка) и во вмещающей породе (синяя точка), изученными под сканирующим микроскопом (к и л соответственно); u — поперечное сечение норы *Bergaueria* (е) по линии Е—Д с участком (красная точка), изученным под сканирующим микроскопом (м); н — серый крупный кристалл доломита второй генерации (D_2), обросший агрегат темно-серых кристаллов доломита первой генерации (D_1) с мелкими светлыми реликтами кальцита (Ca) (вмещающая порода в обр. 2054-299); о — обр. ЦСГМ 2054-294 (гипорельеф) и его прорисовка (п) с двумя полусферическими норами *Bergaueria* (Bg) и двумя остатками морфотипа 1; р, с — поперечные сечения двух остатков морфотипа 1 (о) по линиям И—К и Ж—З соответственно (белые стрелки указывают на контуры остатков, уходящие внутрь слоя).

Сокращения: Q — кварц, Zr — циркон, Cl — глинистые минералы, Ap — апатит, KF — калиевый полево шпат, Ca — кальцит, D_1 — доломит первой генерации, D_2 — доломит второй генерации.

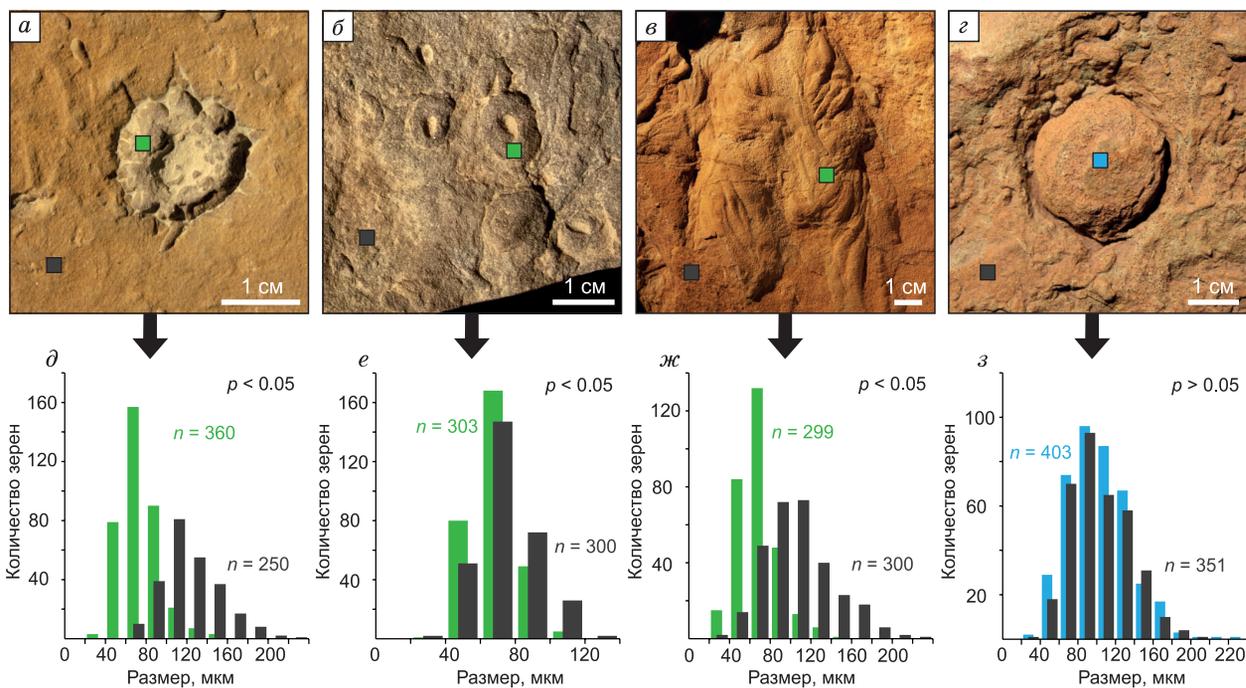


Рис. 4. Статистический анализ распределения размеров кристаллов в остатках морфотипа 1 (а, д; ЦСГМ 2054-199), морфотипа 2 (б, е; ЦСГМ 2054-1017), морфотипа 3 (в, ж; ЦСГМ 2054-1006) и норах *Bergaueria* (з, з; ЦСГМ 2054-189) в сравнении с кристаллами во вмещающей их породе (серые точки на фотографиях и столбцы на диаграммах).

Зеленым цветом показаны случаи, в которых установлена статистически значимая разница в размерах ($p < 0.05$), синим — разница отсутствует ($p > 0.05$).

отсутствуют экземпляры, на которых сохранились все выросты. Угол между выростами варьирует от 30 до 36° на разных экземплярах (см. рис. 3, б, н), что позволяет предположить наличие 10—12 выростов в случае их полной сохранности.

В поперечном сечении остатки и вмещающая порода не имеют резкой границы, но отличаются по составу и/или структуре осадка (см. рис. 3, д, з—и, р—с). Так, например, на экземплярах ЦСГМ 2054-297 и ЦСГМ 2054-300 слепки заполнены зеленовато-серым глинистым доломитом, а вмещающая порода представлена тонким переслаиванием глинистых доломитов и серых кристаллических доломитов (см. рис. 3, д). Другие остатки выполнены незакономерно чередующимися глинистыми доломитами и кристаллическими доломитами с деформированной слоистостью или образующими тонкие линзы, ориентированные субпараллельно поверхностям напластования (см. рис. 3, р, с). Подобные деформации первичной слоистости встречаются только в остатках, но не во вмещающей породе. В большинстве случаев зона внутри остатков, отличающаяся по составу и структуре от вмещающих отложений, прослеживается перпендикулярно или наклонно к слоистости внутрь слоя на некоторую глубину (см. рис. 3, д, р, с). Кристаллы доломита, заполняющие остатки (см. рис. 3, к), имеют размеры от 29.5 до 170.8 мкм (среднее 70.6 мкм, стандартное отклонение (SD) 19.1, количество замеров (n) 400). Они статистически меньше ($p < 0.05$; см. рис. 4, а, д), чем кристаллы доломита во вмещающей породе (см. рис. 3, л; 34.7–221.0 мкм, среднее 95.0 мкм, SD = 24.1, n = 320).

Остатки морфотипа 1 встречаются на поверхностях напластования, практически не затронутых роющими организмами, за исключением вертикальных нор *Bergaueria* (ЦСГМ 2054-1017) и редких мелких *Helminthoidichnites* и *Olenichmus* (см. рис. 3, е). Слои, на подошве которых обнаружены остатки, слабо или вообще не биотурбированы.

Морфотип 2. Остатки представляют собой дисковидные и полусферические формы, диаметром 5–14 мм, сохраняющиеся в положительном гипорельефе (см. рис. 5). Все экземпляры (18 шт.) обнаружены на одной поверхности напластования в пласте бугорчато-слоистых доломитов в верхах сыаргалахской свиты (ЦСГМ 2054-1017; см. рис. 5, а). Остатки имеют округлую или слабоэллиптическую форму. В строении остатков выделяются три зоны (см. рис. 5, з—ж). Центральная зона представляет собой полусферическое образование (диаметр 1—2 мм), поднимающееся примерно на 1 мм над други-

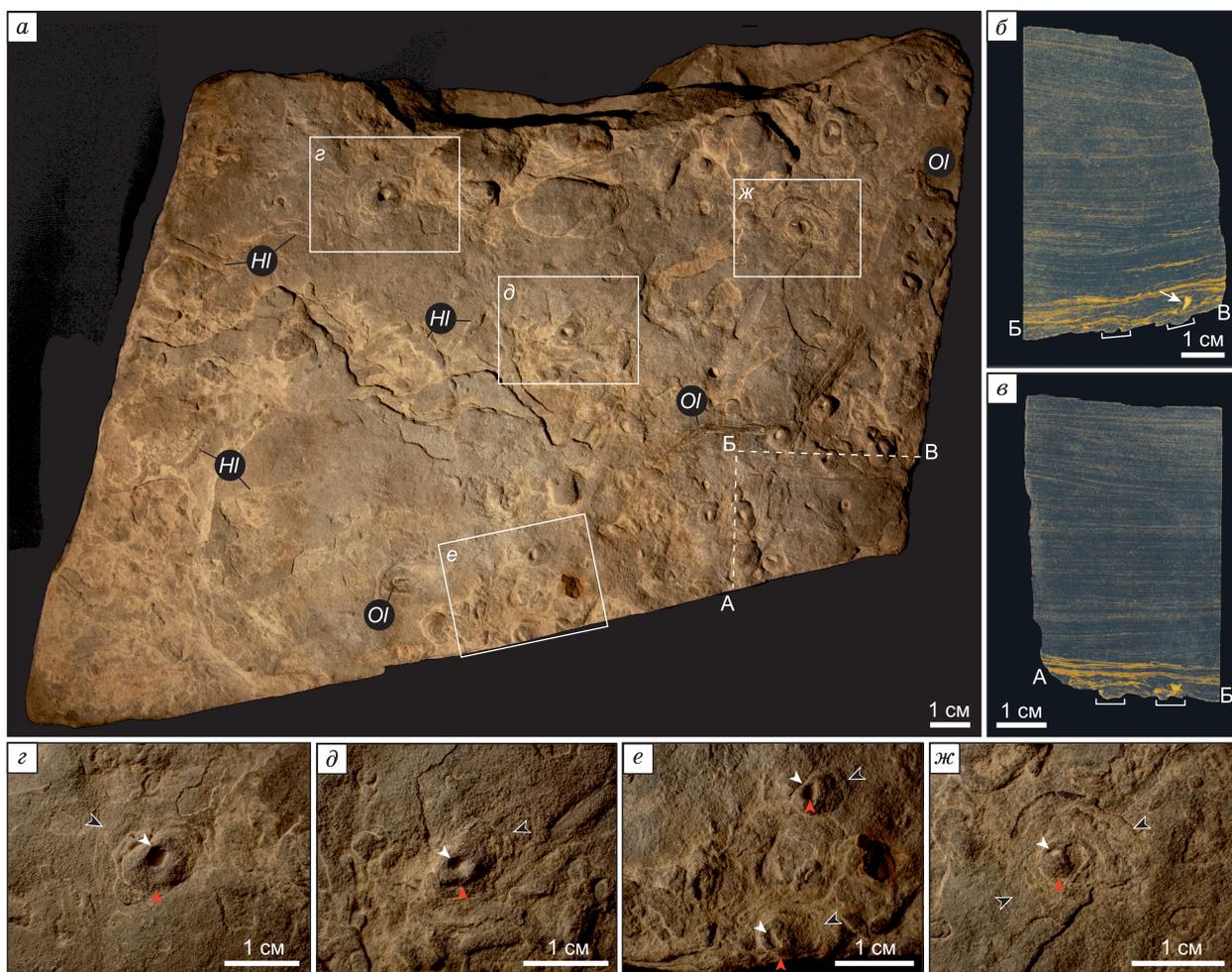


Рис. 5. Морфология остатков морфотипа 2:

a — обр. ЦСГМ 2054-1017 (гипорельеф) с белыми прямоугольниками, показывающими фрагменты, приведенные более детально на (*z*—*ж*). Белая штриховая линия А—Б—В показывает поперечные срезы, приведенные на (*б*) и (*в*); *б*, *в* — остатки морфотипа 2 (белые скобки) в поперечном сечении представляют собой небольшие линзы, перекрытые тонкими слоями желтовато-серого глинистого доломита. Белая стрелка указывает на деформацию перекрывающего осадка, которая может представлять собой фрагмент «стебля», отходящего от органа прикрепления. *z*—*ж* — остатки морфотипа 2 с невыраженной в рельефе внешней зоной (край показан черной стрелкой), уплощенной полусферической центральной зоной (край показан красной стрелкой) и центральной частью (чаще всего — углубление на месте скола, белые стрелки). *HI* — *Helminthoidichnites*, *Ol* — *Olenichnus*.

ми зонами. На изученном материале эта центральная часть чаще всего сколота с образованием на ее месте округлого углубления (до 1 мм глубиной) (см. рис. 5, *z*—*e*). Тафономическая природа углубления подтверждается сходными углублениями и сколами во второй (средней) зоне остатков (см. рис. 5, *ж*). Средняя зона диаметром 4—6 мм имеет полусферическую или уплощенную форму и возвышается над поверхностью напластования на 1—3 мм (см. рис. 5, *z*—*e*). Поверхность зоны гладкая или с тонкими концентрическими складками вблизи ее внешнего края (см. рис. 5, *e*), которые прослеживаются и во внешнюю зону остатков. Внешняя зона шириной 3—6 мм практически не выступает в рельефе над поверхностью напластования и представлена тонкими концентрическими складками (см. рис. 5, *z*—*ж*). Внешняя зона на некоторых экземплярах видна плохо или отсутствует вовсе.

В поперечном сечении остатки и вмещающая порода макроскопически практически неразличимы (см. рис. 5, *б*—*в*). Однако по латерали остатки выклиниваются, а сверху перекрыты тонким слоем желтовато-серого глинистого доломита. На некоторых экземплярах внутрь слоя от остатков под наклоном отходит зона, заполненная глинистым доломитом (см. рис. 5, *б*). Как и в морфотипе 1, размер кристаллов доломита внутри остатков (39.5—111.6 мкм, среднее 68.3 мкм, SD = 13.0, $n = 303$) статистически меньше ($p < 0.05$; см. рис. 4, *б*, *e*), чем во вмещающей породе (34.1—145.6 мкм, среднее 75.1 мкм, SD = 17.2, $n = 300$).

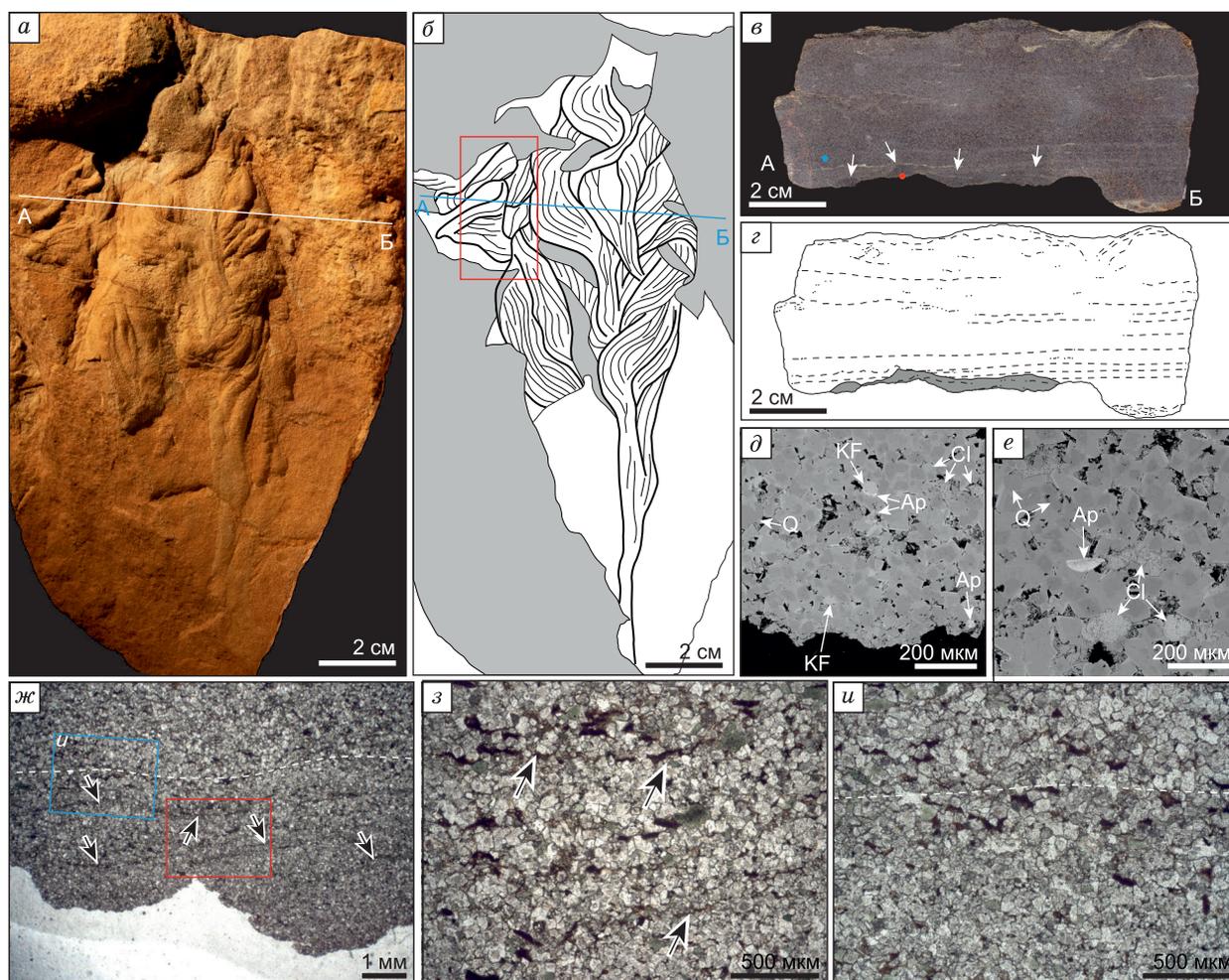


Рис. 6. Морфология и сохранность остатка морфотипа 3 (ЦСГМ 2054-1006):

a — остаток с видимым «ветвлением» и тонкой продольной орнаментацией, сохранившийся внутри слоя, и его прорисовка (*б*). Красным прямоугольником на (*б*) показано наложение двух «ветвей» с ортогональной ориентировкой продольной скульптуры; *в* — поперечное сечение остатка (*a*) по линии А—Б (белыми стрелками показана граница между остатком и вмещающей породой; красная и синяя точки показывают участки, изученные под сканирующим электронным микроскопом (*д* и *е* соответственно); *з* — прорисовка поперечного сечения (*в*) с остатком, выделенным серым цветом; *ж* — шлиф через остаток морфотипа 3 в сечении по линии А—Б. Красным и синим прямоугольниками показаны фрагменты, увеличенные на (*з*) и (*и*). Черные стрелки на *ж*—*и* указывают на тончайшие линзы глинистых минералов внутри остатка, предположительно являющиеся реликтами биоламинитовой слоистости. Граница между остатком и вмещающей породой показана белой пунктирной линией на (*ж*) и (*и*). Сокращения — см. подпись к рис. 3.

Ископаемые следы жизнедеятельности практически отсутствуют на поверхности напластования с остатками, за исключением *Helminthoidichnites* и *Olenichnus* (см. рис. 5, *a*). При этом формирование последних, как ранее показано, происходило уже после накопления вышележащего слоя при реколонизации осадка роющими организмами [Marusin, Kuper, 2020]. В прослое, на подошве которого обнаружены остатки, первичная слоистость не нарушена биотурбацией (см. рис. 5, *б*—*в*).

Морфотип 3. Один из экземпляров в коллекции (ЦСГМ 2054-1006) представляет собой слепок, сохранившийся внутри слоя, с полихотомическим «ветвлением». Визуально на нем несколько длинных (до 7 см) «ветвей» с продольной орнаментацией, подчеркнутую многочисленными тонкими бороздами (0.3—1.0 мм в ширину), как бы расходятся от общего «стебля» (рис. 6, *a*). «Ветви» незакономерно перекрывают и переплетаются друг с другом (см. рис. 6, *б*). Большинство «ветвей» вытянуты в одном направлении, за исключением единственного фрагмента, где соприкасаются две «ветви» с ортогональным расположением продольной орнаментации (см. рис. 6, *б*). Однако обе эти «ветви» представляют собой фрагменты единой структуры, поскольку в поперечном сечении между ними отсутствует какая-либо граница (см. рис. 6, *в*, *з*). В поперечном сечении этот остаток обладает четким рельефом (до 5 мм в толщину) (см. рис. 6, *в*, *з*) и преимущественно сложен серым мелкокристаллическим доломитом. Граница

между остатком и вмещающей породой не подчеркнута какими-либо линзами или слойками (см. рис. 6, в, ж, и), но выражена лишь в изменении размеров кристаллов доломита. Как и в случае первых двух морфотипов, кристаллы доломита внутри остатка (25.9—141.6 мкм, среднее 68.9 мкм, SD = 19.3, $n = 299$; см. рис. 6, д) статистически меньше ($p < 0.05$; см. рис. 4, в, ж), чем кристаллы во вмещающей породе (38.2—225.6 мкм, среднее 107 мкм, SD = 34.1, $n = 300$; см. рис. 6, е). Остаток залегаёт в слое под пологим углом к слоистости и облекается вышележащими слойками (см. рис. 6, з). Хотя в поперечном сечении внутри остатка и встречаются отдельные тончайшие линзочки зеленовато-серого глинистого доломита, они никак не связаны с границами «ветвей» и продольной скульптурой (см. рис. 6, б—г, ж—з).

ОБСУЖДЕНИЕ

Интерпретация остатков. *Морфотип 1.* Зачастую экземпляры сохраняются лишь частично. Однако общая морфология ставит под сомнение их абиогенную природу. В отличие от конкреций и окатанных обломков, остатки характеризуются наличием четких радиальных выростов и поверхностной орнаментацией (центральное углубление, соосные с выростами радиальные борозды; см. рис. 3, а—б). Прослеживающиеся от поверхности внутрь слоя зоны, сложенные аналогичным заполняющему остатку осадком (см. рис. 3, д, р, с), и нечеткие границы между остатками и вмещающей породой также не типичны для конкреций и обломков. В положительном рельефе остатки встречаются изолированно на подошвах пластов, в то время как галечной размерности конкреции во вмещающем остатку пласте приурочены к его кровле и наблюдаются в большом количестве [Marusin, Kuper, 2020, fig. 3B].

Сохраняясь в негативном рельефе, радиальные выросты имеют треугольную форму (см. рис. 3, а, ж), что делает их несколько схожими с отпечатками кристаллов ромбоэдрического габитуса (например, кальцита или доломита). Однако в объемной сохранности видно, что выросты имеют узкоконическую форму (см. рис. 3, з, н), что не соответствует морфологии кристаллов, но, скорее, указывает на биогенную природу образований. Учитывая закономерное расположение и сходную морфологию (см. рис. 3, а—г, ж, о, н), радиальные выросты не являются складками на поверхности осадка — например, деформациями микробного мата под весом объекта, лежащего на поверхности слоя. Одинаковые размеры кристаллов в выростах и в остатках не позволяют интерпретировать первые как сколы породы. Закономерное расположение элементов скульптуры (радиальные борозды и выросты), отсутствие видимого подгибания слойков во вмещающем осадке вокруг остатков и какого-либо центрального канала, протягивающегося от подошвы слоя вверх, отличают изученные остатки от песчаных вулканов или структур дегазации осадка [van Loon, 2008; Menon et al., 2016].

Общая морфология остатков (полусферическая форма, радиальные выросты) и статистически значимая разница между кристаллами доломита, заполняющими остатки и вмещающую породу (см. рис. 4, а, д), указывают на биогенное происхождение изученного материала. Простые вертикальные норы (*Bergaueria*, *Conichnus*) впервые появляются в позднем эдиакарии [Jensen, Runnegar, 2005; Carbone, Narbonne, 2014; Grazhdankin, 2014] и широко распространены в нижнекембрийской ископаемой летописи. Так же как и центральные части остатков морфотипа 1 в сыргалахской свите, эти норы представляют собой короткие полусферические образования на поверхностях напластования. Норы *Bergaueria* встречаются и во вмещающих остатку отложениях в сыргалахской свите [Marusin, Kuper, 2020]. Они отмечены как в ассоциации с остатками морфотипа 1 (см. рис. 3, е, и) в практически небиотурбированных интервалах, так и совместно с другими ихнофоссилиями в интенсивно биотурбированных прослоях. В отличие от описываемых остатков, норы *Bergaueria* не имеют радиальных выростов и заполнены кристаллами доломита (ЦСГМ 2054-299/1: 26.8—241.3 мкм; среднее 102.8 мкм; SD = 32.6; $n = 403$; см. рис. 3, м), статистически одинакового размера (см. рис. 4, з, з) с вмещающей породой (39.2—203.1 мкм; среднее 102.9 мкм, SD = 30.7, $n = 351$).

Среди ихнофоссилий, известных из нижнекембрийских отложений, для некоторых экземпляров цилиндрических вертикальных нор *Monocraterion* характерны многочисленные вытянутые радиальные структуры, расходящиеся из центральной норы вдоль поверхности напластования [Jensen, 1997, figs. 38—40]. Эти структуры интерпретируются как постоянные или временные норы опробования, периодически формируемые обитающим в вертикальной норе организмом [Jensen, 1997]. Но в отличие от нор *Monocraterion*, у которых радиальные сегменты имеют цилиндрическое сечение и крайне разнообразны по форме и длине (некоторые достигают в длину 34 мм), радиальные выросты на изучаемых остатках короткие, прямые, имеют коническую (треугольную в виде отпечатков) форму и встречаются закономерно (углы между выростами 30—36°) (см. рис. 3). Протягивающиеся под углом от остатков, сохранившихся на подошвах пластов, зоны также противоречат их интерпретации в качестве вертикальных нор, поскольку в этом случае радиальные сегменты опробования должны были образовываться организмом, постоянно обитающим в норе в «перевернутом» положении (головой вниз).

Мы считаем, что остатки морфотипа 1 представляют собой слепки мягкотелых организмов, предположительно — органов прикрепления. В этом случае радиальные выросты (см. рис. 3, а—ж, о, н)

служили организму для закоривания в субстрате. Зоны, протягивающиеся от полусферических остатков внутрь слоя (см. рис. 3, *d, p, c*), могут представлять собой фоссилизованные фрагменты «стебля», отходящего от луковичевидного органа прикрепления. Тонкие линзы и деформации осадка внутри остатков (см. рис. 3, *p, c*) могут быть связаны с проникновением и перемещиванием осадка по мере разложения органов прикрепления после их захоронения.

Сохранность органов прикрепления в виде слепков весьма распространена в ископаемой летописи эдиакария [Gehling et al., 2000; Serezhnikova, 2010; Grazhdankin, 2014]. Согласно морфологической систематике, предложенной в работе [Вукова, 2010], эта группа остатков включает два орган-рода без радиальных выростов (*Aspidella*, *Protodipleurosoma*) и два орган-рода с выростами: *Mawsonites* — с неветвящимися выростами, *Hiemalora* — с ветвящимися. Если классифицировать остатки морфотипа 1 по этому принципу, то они наиболее близки к *Mawsonites*. Следует отметить, что, конечно, отнесение изученных остатков из кембрийских отложений непосредственно к этому таксону, характерному для эдиакария, не является правомерным. Таксон *Mawsonites* изначально был интерпретирован как докембрийские медузоиды [Glaessner, Wade, 1966], а в последующем — как следы жизнедеятельности [Seilacher, 1989], органы прикрепления [Dzik, 2003; Вукова, 2010; Grazhdankin, 2014] и псевдофоссилии — песчаные вулканы [Seilacher et al., 2005]. Хотя последняя точка зрения является наиболее распространенной, было показано, что типовой материал *Mawsonites* весьма отличается от песчаных вулканов, а потому должен быть интерпретирован как слепки и отпечатки мягкотелых организмов [van Loon, 2008].

Изученный материал обладает сходными морфометрическими параметрами (*SF*) с центральными частями типового материала *Mawsonites spriggi*, однако весьма отличается от него по морфологии. Таким образом, мы считаем, что изученные остатки морфотипа 1 представляют собой слепки мягкотелых органов прикрепления раннекембрийских закоривающихся в осадке бентосных организмов. Хотя их и можно (исключительно морфологически) сравнивать с представителями эдиакарского таксона *Mawsonites* и условно называть «*Mawsonites*-подобные органы прикрепления», относить их напрямую к этому таксону неправомерно.

Морфотип 2. Ограниченное количество имеющихся в распоряжении экземпляров (все сохранились на одном обр. ЦСГМ 2054-1017), небольшой размер остатков и зачастую их фрагментарная сохранность не позволяют однозначно судить об их филогенетической принадлежности. Однако макроскопические (общая морфология) и микроскопические (сопоставление размеров кристаллов внутри остатков и во вмещающей породе) позволяют предполагать биогенную природу остатков морфотипа 2, а не абригенную, например, структуры дегазации осадка [Menon et al., 2016]. Морфологически изученные остатки наиболее сходны с представителями морфорода *Aspidella* Billings, 1872 [Gehling et al., 2000; Burzynski et al., 2017], которые интерпретируются как органы прикрепления мягкотелых бентосных организмов к субстрату. Как и у *Aspidella*, у остатков морфотипа 2 присутствует внутренняя полусферическая зона с центральным бугорком и внешняя зона, практически не выраженная в рельефе. Последняя у *Aspidella* может быть покрыта разнообразной скульптурой (радиальными бороздами и/или концентрическими складками). Изученные остатки отличаются от дисковидных остатков *Eoporpita* и *Hiemalora*, которые широко распространены в ископаемой летописи эдиакария, отсутствием лопастей, образованных радиальными бороздами, и радиально расходящихся из внешней зоны тонких структур [Burzynski et al., 2017]. От дисковидных остатков *Cyclomedusa*, *Ediacaria* и *Paliella*, которые интерпретируются как фоссилизованные микробные колонии [Grazhdankin, Gerdes, 2007], остатки морфотипа 2 отличаются более выраженной в рельефе центральной частью и отсутствием лопастей и радиальных борозд, характерных для *Ediacaria* и *Paliella*. От полусферических слепков *Beltanelloides* изученные остатки отличаются наличием нескольких зон со специфической для каждой из них формой и скульптурой [Ivantsov et al., 2014]. От вертикальных нор *Bergaueria* они отличаются сложным, многозонным строением и скульптурой (концентрические складки) [Pemberton et al., 1988; Paczeńska, 1996].

Морфотип 3. Тонкая поверхностная орнаментация на остатке (см. рис. 6, *a—б*) расположена не столь закономерно, как в случае осадочных текстур (например, борозды течения, волновая рябь, трещины усыхания, текстуры обезвоживания осадка и т.д.). На то, что остаток не является эрозионной текстурой, указывает и сохранность остатка внутри слоя, а не на его подошве или кровле. Тонкая скульптура и незакономерное ее расположение, скорее, позволяет предположить биогенную природу остатков. Неполная сохранность не позволяет однозначно идентифицировать остаток. Исходя из морфологии, из эдиакарских организмов некоторыми сходными чертами обладают представители рангеоморф — перьевидных бентосных организмов с фрактальной симметрией (*Avalofractus*, *Beothukis*, *Charnia*, *Primocandelabrum*, *Trepassia*) [Laflamme, Narbonne, 2008; Laflamme et al., 2013; Grazhdankin, 2014; Liu et al., 2015]. Перьевидные остатки изредка встречаются в кембрийской ископаемой летописи [Hagadorn et al., 2000; Hu et al., 2023], однако у ранее описанных экземпляров характерные морфологические элементы (перьевидный орган, стебель, орган прикрепления) проявлены гораздо четче, чем на исследуемом материале. У изученного нами остатка нет ни органа прикрепления, ни признака фрактальной организации. Против

интерпретации его как возможного аналога эдиакарских перьевидных организмов говорит и наложение друг на друга сегментов единого организма с ортогональной ориентировкой продольной орнаментации (см. рис. 6, б—г).

Этот остаток может представлять собой микробially индуцированную осадочную текстуру (microbially-induced sedimentary structure—MISS). Эти текстуры широко распространены в континентальных и морских отложениях докембрия и фанерозоя и характеризуются значительной морфологической вариативностью, обусловленной особенностями взаимодействия микробiallyных сообществ с осадком и условиями седиментации [Noffke et al., 2001; Davies et al., 2016]. В частности, образованные в результате деформации и фрагментации современных микробiallyных матов текстуры [Kolesnikov et al., 2017] демонстрируют значительное морфологическое сходство с установленными на изученном экземпляре: незакономерные деформации и наложения фрагментов (см. рис. 6, б), тонкие линзы глинистого вещества, предположительно представляющие реликты биоламинитовой слоистости (см. рис. 6, ж, з). В этом случае продольные структуры на поверхности остатка могут представлять собой руги или структуры сжатия мата, образованные как результат реакции микробiallyных сообществ на стресс и/или гидродинамический режим [Davies et al., 2016; Kolesnikov et al., 2017; McMahon et al., 2022]. Поскольку вмещающие отложения формировались в открыто-морской обстановке переходной зоны шельфа [Marusin, Kuper, 2020], образование этих структур вряд ли было обусловлено субаэральной экспозицией и осушением мата. Ранее было высказано предположение об аноксических условиях в Оленекском палеобассейне в фортунии [Vyukova et al., 2020; Marusin, Kuper, 2020]. Недавно опубликованные геохимические данные свидетельствуют о низком содержании кислорода во время накопления эдиакарской (хорбусуонская серия) и вышележащей кембрийской (маттайская и чускунская свиты кессюсинской серии) частей Оленекского разреза [Cherry et al., 2022], что также косвенно свидетельствует в пользу аноксических условий формирования сыаргалахской свиты. Ранее было высказано предположение, что развитие разнообразных арумбериоморфных текстур микробiallyного происхождения в позднем эдиакарии также связано с нестабильными окислительно-восстановительными условиями в океане [Kolesnikov et al., 2017]. В то же время формирование на изученном остатке продольных структур и их наложение друг на друга могло быть связано с деформацией микробiallyного мата в ходе его переработки волнами и штормами и последующего захоронения [Marusin, Kuper, 2020].

Некоторые из MISS в эдиакарских и нижнекембрийских осадочных последовательностях обладают сходной с наблюдаемой на изученном остатке ветвящейся организацией (например, *Aristophycus*) [Knaust, Hauschke, 2004; Kumar, Ahmad, 2014; Davies et al., 2016]. Разнообразии их морфологии обусловлено большей вариативностью ассоциирующихся режимов седиментации и типов осадка [Kumar, Ahmad, 2014; Davies et al., 2016]. Эти структуры часто встречаются вместе с фоссилизированными микробiallyными матами и интерпретируются как результат специфических процессов в субстрате (взаимодействие нестабильного осадка и перекрывающего мата; перемещение водных растворов под матом при обезвоживании осадка) [Darroch et al., 2021]. Таким образом, хотя сохранность изученного остатка не позволяет достаточно уверенно говорить о его природе, наиболее вероятно он представляет собой микробiallyно индуцированную осадочную текстуру.

Фоссилизация остатков в сыаргалахской свите. Специфической особенностью включающих остатки бугорчато-слоистых доломитов в кровле сыаргалахской свиты является зональность и сравнительно крупные размеры кристаллов доломита (~110 мкм) (см. рис. 3, м, н). Формирование кристаллов доломита происходило в два этапа: 1) диагенетическая перекристаллизация кальцита в доломит, на что указывают реликты кальцита в кристаллах доломита первой генерации; 2) вторичная перекристаллизация с обрастанием доломита внешней зоны групп кристаллов первой генерации.

Существуют несколько моделей образования доломита в экзогенных условиях осадочных бассейнов: 1) формирование первичного или вторичного доломита, связанное с эвапоритами; 2) формирование доломита в морских условиях в результате смешения морской и пресной воды либо в результате взаимодействия осадка с Mg-насыщенными растворами; 3) вторичная доломитизация погребенных осадков [Tusker, Wright, 1990; Flügel, 2004]; 4) формирование доломита в нормально-морских условиях, связанное с деятельностью бактерий серного цикла [Wright, Wacey, 2005; McKenzie, Vasconcelos, 2009]. Именно последняя из перечисленных моделей, связывающая образование первичного доломита с аноксическими условиями [Hood, Wallace, 2018; Li et al., 2021], рассматривается в качестве основной для объяснения широкого распространения доломитов в докембрийских осадочных последовательностях [Hood et al., 2011; Wood et al., 2017].

В сыаргалахской свите, развитие верхней части которой происходило в обстановках переходной зоны шельфа, отсутствуют признаки эвапоритовой седиментации или локальной изоляции части бассейна [Marusin, Kuper, 2020]. Учитывая установленную разницу между размерами кристаллов второй генерации в остатках и во вмещающей породе, маловероятной представляется роль Mg-насыщенных флюидов в формировании крупных ромбоэдрических кристаллов второй генерации на стадии катагене-

за в условиях глубокого погребения толщ. В этом случае доломитизация в равной степени охватывала бы всю толщу с образованием одинаковых по размеру кристаллов. Отсутствие статистически значимой разницы в размере и морфологии кристаллов в норах *Bergaueria* и вмещающем осадке (см. рис. 4, 2, 3) в сыргалахской свите свидетельствует, что норы были захоронены осадком уже в пустом состоянии. Напротив, установленная разница в размерах между кристаллами доломита второй генерации, выполняющих слепки мягкотелых организмов и вмещающий осадок, указывает на их формирование на ранних этапах литификации. Учитывая опубликованные ранее свидетельства аноксических условий в Оленекском бассейне в фортунии [Vyukova et al., 2020; Marusin, Kuper, 2020], образование доломита в верхах сыргалахской свиты, наиболее вероятно, было связано с деятельностью сульфатредуцирующих бактерий. Однако первичный кальцит, оставшийся в виде реликтов в кристаллах доломита первой генерации, позволяет предположить относительно высокое содержание кислорода в морской воде и в приповерхностном слое осадка. Вероятно, доломитизация осадка происходила по мере накопления вышележащих осадков и погружения первичного кальцита в обедненную кислородом зону, располагавшуюся из-за неглубокой переработки осадка роющими организмами всего лишь в нескольких сантиметрах от поверхности дна [Marusin, Kuper, 2020] (рис. 7).

Объемная сохранность в виде заполненных осадком отпечатков и слепков весьма типична для бесскелетных организмов в эдиакарии [Kenchington, Wilby, 2014]. В фанерозойской же ископаемой летописи объемная сохранность в виде слепков встречается сравнительно редко [Jensen et al., 1998; Nagadorn et al., 2000; Samuelsson et al., 2001; Conway Morris, Grazhdankin, 2005]. Для эдиакарских мягкотелых организмов характерны три главных типа сохранности: отпечатки и слепки; органостенные отпечатки; отпечатки, образованные в результате замещения диагенетическими минералами [Kenchington, Wilby, 2014]. Остатки из сыргалахской свиты сохранились в виде объемных слепков, при этом без каких-либо признаков инкрустации поверхности диагенетическими минералами (например, глинистыми минералами или фромбидным пиритом, характерным для модели «посмертной маски» [Gehling, 1999; Liu et al., 2019]) или органостенной сохранности. Фромбидный пирит встречается во вмещающих остатки доломитах, но только в виде инкрустации открытых нор *Olenichnus* [Marusin, Kuper, 2020]. Сохранность мягкотелых организмов в виде отпечатков и слепков наиболее типична для силикокластических отложений [Narbonne, 2005], однако известна она и в карбонатных осадочных последовательностях [Grazhdankin et al., 2008; Chen et al., 2014]. Ведущую роль в формировании отпечатков и слепков в осадочных карбонатах играет ранняя аутигенная цементация включающего остатки осадка, спровоцированная разложе-

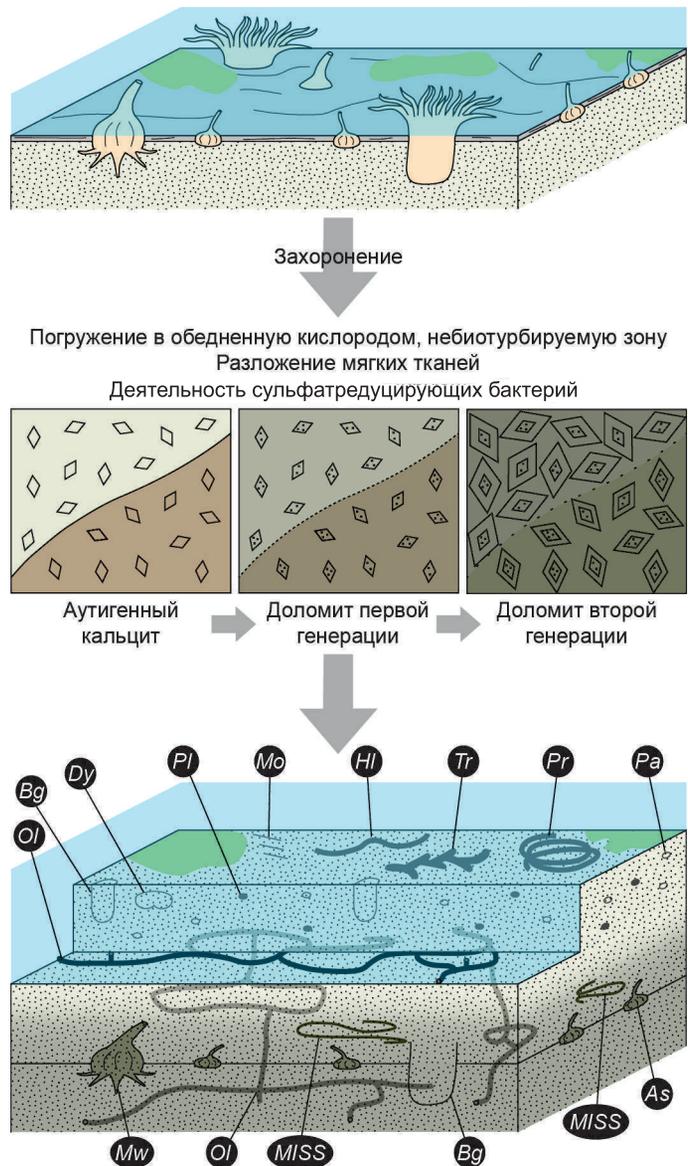


Рис. 7. Модель захоронения и фоссилзации мягкотелых организмов в сыргалахской свите.

На диаграммах в средней части рисунка более светлыми оттенками показана вмещающая порода, более темными — заполняющий остатки осадок. *As* — *Aspidella*-подобные органы прикрепления (морфотип 2), *Bg* — *Bergaueria*, *Dy* — *Didymaulichnus*, *HI* — *Helminthoidichnites*, *MISS* — микробально индуцированные осадочные текстуры (морфотип 3), *Mo* — *Monomorphichnus*, *Mw* — *Mawsonites*-подобные органы прикрепления (морфотип 1), *Ol* — *Olenichnus*, *Pa* — *Palaeophycus*, *Pl* — *Planolites*, *Pr* — *Protospiralichnus*, *Tr* — *Trepitchnus*.

нием мягких тканей [Schiffbauer et al., 2014; Liu, 2016; Выкова et al., 2017]. Именно ранняя цементация карбонатного осадка установлена при изучении размеров кристаллов в остатках из верхов сырагалахской свиты (см. рис. 7).

Биотурбация и фоссилизация мягких тканей. Прогрессирующее увеличение глубины и интенсивности переработки осадка роющими организмами в позднем эдиакарии и кембрии интенсифицировало обмен компонентами между осадком и водой [McIlroy, Logan, 1999; Boyle et al., 2014] и нарушило баланс позднеэдиакарских морских экосистем, тесно связанных с микробиальными матами [Seilacher, 1999; Bottjer et al., 2000]. Наряду с изменением условий среды, появление биотурбации считается одним из главных факторов, спровоцировавших исчезновение мягкотелых эдиакарских макроорганизмов из ископаемой летописи [Darroch et al., 2018; Cribb et al., 2019]. Одна из моделей предполагает постепенное замещение связанных с микробиальными матами экосистем роющими организмами и, как следствие, вымирание эдиакарской биоты (модель «биотического замещения») [Laflamme et al., 2013; Darroch et al., 2016]. В соответствии с другой моделью зарывающиеся организмы негативно повлияли не столько на сами экосистемы эдиакария, сколько на уникальную совокупность биотических и абиотических факторов, необходимых для сохранности мягких тканей (гипотеза «Чеширского кота») [Laflamme et al., 2013].

В ископаемой летописи фортуния известны примеры ископаемых экосистем, связанных с микробными матами, в ассоциации с роющими метазоями, но без мягкотелых остатков [Buatois et al., 2014]. Мягкотелые остатки из сырагалахской свиты, несмотря на проведенные для них нами параллели с некоторыми эдиакарскими таксонами, крайне маловероятно имеют прямую филогенетическую связь с представителями эдиакарской биоты. Однако несомненным является тип сохранности мягкотелых остатков из сырагалахской свиты, характерный для эдиакарских остатков. Но, как упоминалось выше, в пределах вмещающей остатки пачки довольно широко распространена биотурбация (индекс биотурбации = 2—4) [Marusin, Kuper, 2020]. Следовательно, роющие организмы должны были активно перемешивать и вентилировать осадок, стимулируя разложение мягких тканей и органического вещества [Andersen, Kristensen, 1991; Arndt et al., 2013].

Как следует из таблицы, роющие организмы, действительно, оказывали значительное влияние на экосистему при накоплении верхней части сырагалахской свиты. Наибольшую роль играли организмы, формировавшие норы *Bergaueria*, *Olenichnus*, *Palaeophycus*, *Planolites*, *Protospiralichnus*, *Treptichnus*. Организмы, формировавшие норы *Bergaueria*, в эндобентосных экосистемах фортуния, как правило, играли подчиненную роль из-за небольшого размера, сравнительно малой глубины проникновения в осадок и неподвижного образа обитания [Buatois et al., 2020]. Норы *Bergaueria* из сырагалахской свиты являются одними из самых крупных (хотя и не самых глубоких) представителей этого ихнорода в ископаемой летописи фортуния. Однако как в эдиакарии, так и в кембрии известны такого же размера (*Bergaueria* около 10—15 мм в диаметре в верховской свите позднеэдиакарского возраста, Беломорье) [Grazhdankin, 2014] и даже более крупные (до 25 мм в диаметре в фортунской свите Breidvika, Норвегия) [McIlroy, Brasier, 2016] простые вертикальные норы. Следует отметить, что несмотря на высокий индекс EEI, норы *Bergaueria* в сырагалахской свите играют важную роль только в пределах отдельных маломощных (3—5 см) интервалов. Ихноассоциация в целом (количественно) преимущественно сформирована неглубокими инфаунными и полуинфаунными норами (см. таблицу), которые встречаются и значительно нарушают осадок или в маломощных прослоях (1—5 см мощностью), или в верхних нескольких сантиметрах более мощных слоев. При этом нижняя часть этих слоев остается практически нетронутой роющими организмами. Исключение составляют лишь среднелюбинные системы открытых пиритизированных нор *Olenichnus*, которые пронизывают осадок на глубину более 6 см [Marusin, Kuper, 2020]. Однако, как показано ранее, эти норы образованы в результате реколонизации обедненного кислородом осадка уже после захоронения остатков, первичной колонизации слоя роющими организмами (другие элементы ихноассоциации) и накопления вышележащего слоя. Предполагая быструю цементацию карбонатного ила, спровоцированную разложением мягких тканей [Выкова et al., 2017], норы *Olenichnus* могли быть образованы уже после первичной цементации остатков и значительно не влияли на фоссилизацию. Таким образом, хотя верхние сантиметры слоев активно перерабатывались роющими организмами, нижние горизонты, содержащие захороненные органы прикрепления и фрагменты микробиального мата, оставались практически не нарушены биотурбацией (см. рис. 7).

Состав ихноассоциации сырагалахской свиты (см. таблицу; рис. 2) в полной мере соответствует установленным трендам развития взаимодействия организмов и осадка на рубеже эдиакария и кембрия [Mángano, Buatois, 2017; Buatois et al., 2020]. В терренувии (первая эпоха кембрия МСШ; 539—521 млн лет) имели место два этапа «Первой агрономической революции». Начало кембрия ознаменовано появлением разнообразных новых типов поведения организмов в осадке, нашедших свое отражение в ихноразнообразии (так называемая «Кембрийская информационная революция») [Plotnick et al., 2010; Mángano, Buatois, 2017]. Хотя переработка приповерхностного осадка роющими организмами началась еще в позднем эдиакарии [Carbone, Narbonne, 2014; Buatois et al., 2018; Darroch et al., 2021], именно в

Классификация ихнокомплекса сыаргалахской свиты по архитектурным категориям нор, подвижности, типам питания и ЕЕI образующих их организмов

Ихнород	Архитектурная категория	Тг	Подвижность	Тип питания	FG	ВIг	ЕЕI
<i>Bergaueria</i>	Простые короткие вертикальные норы	3	Частично подвижные	1	6	1	10
<i>Curvolithus</i>	Трехлопастные уплощенные норы	2	Подвижные	3—4	3	1	6
<i>Didymaulichnus</i>	Двулопастные норы	2	»	3—4	3—4	1	6—7
<i>Helminthoidichnites</i>	Простые горизонтальные норы	2	»	3	2—3	1	5—6
<i>Monomorphichnus</i>	Поверхностные следы и следы царапания	1	»	3	3	1	5
<i>Olenichnus</i>	Горизонтальные и объемные системы нор	3—4	»	3	6	3	12—13
<i>Palaeophycus</i>	Пассивно заполненные горизонтальные норы	3	Частично подвижные	1 / 4	6	2	11
<i>Planolites</i>	Простые активно заполненные горизонтальные и наклонные норы	3	Подвижные	3	5	2	10
<i>Protospiralichnus</i>	Горизонтальные норы с горизонтальными или вертикальными ответвлениями / Вертикальные спиральные норы	3	»	3	5	2	10
<i>Treptichnus</i>	Горизонтальные норы с горизонтальными или вертикальными ответвлениями	2	»	2	5—6	2—3	9—11

Примечание. Архитектурные категории, по [Buatois et al., 2017]. Тг — глубина зарывания, по [Buatois et al., 2020]: 1 — поверхностные; 2 — полуинфаунные (0—0.5 см); 3 — неглубокие инфаунные (0.5—6.0 см); 4 — промежуточные инфаунные (6—12 см); 5 — глубокие инфаунные (>12 см) — в таблице не показаны. Тип питания, по [Buatois et al., 2020]: 1 — фильтратор; 2 — специализированный илоед; 3 — неспециализированный илоед; 4 — хищник. FG — функциональная группа/способ модификации осадка, по [Solan, Wigham, 2005; Buatois et al., 2020]: 1 — перемещение по поверхности; 2 — переработка приповерхностной части осадка; 3 — биодиффузия — перемещение частиц на небольшие дистанции; 4 — регенерация осадка — перемещение частиц из глубинных частей нор к поверхности; 5 — перемещение частиц на значительные расстояния в пределах нор; 6 — биодиффузия в открытых норах — перемещение частиц на значительные расстояния в пределах открытых нор. ВIг — биоирригация — вероятность того, что в норах происходила циркуляция воды: 1 — весьма маловероятно, 2 — возможно, 3 — вероятно [Herringshaw et al., 2017]. ЕЕI — индекс воздействия на экосистему — сумма индексов глубины зарывания, функциональной группы/способа модификации осадка и биоирригации осадка [Herringshaw et al., 2017].

начале кембрия появились новые типы поведения организмов, позволившие эффективно перемешивать верхние сантиметры осадка [Buatois et al., 2020]. При этом более глубокие уровни слоев оставались практически не биотурбированы вплоть до начала второго века кембрия (Cambrian Stage 2; ~529 млн лет), когда в геологической летописи появились первые полностью перемешанные слои мощностью более 6 см [Gougeon et al., 2018]. Этот рубеж получил название «Кембрийская агрономическая революция» [Mángano, Buatois, 2017]. Сходный состав ихноассоциации в фортунских карбонатных отложениях Оленекского поднятия с одновозрастными ассоциациями в силикокластических осадочных последовательностях [McIlroy, Brasier, 2016; Laing et al., 2019; Buatois et al., 2020] говорит о том, что эволюция взаимодействий организмов и осадка на рубеже докембрия—кембрия проходила по одному сценарию в морских бассейнах с карбонатным и силикокластическим режимами седиментации (как минимум, в пределах переходной зоны шельфа).

Быстрая аутигенная цементация осадка и его сравнительно слабая его биотурбированность, а также аноксические условия, ранее предположенные для сыаргалахской свиты [Vyukova et al., 2020; Marusin, Kureg, 2020], могли являться причиной сохранности мягкотелых организмов в изученных отложениях. Именно совокупность специфических условий, сложившаяся во время накопления сыаргалахской свиты, позволила открыться тафономическому окну эдиакарского типа — обеспечила сохранность мягкотелых организмов в виде объемных слепков. Таким образом, наши исследования хотя и не оспаривают значимость биотического замещения в исчезновении эдиакарской мягкотелой биоты, но указывают и на применимость гипотезы «Чеширского кота» — значимость тафономического барьера, препятствовавшего сохранности бесскелетных организмов по мере развития биотурбации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В сыаргалахской свите фортунского возраста, наряду с типичными для этого временного интервала, обнаружены слепки мягкотелых организмов, интерпретированные как органы прикрепления, а так-

же фоссилизированные микробиально индуцированные осадочные текстуры. Сопоставление слепков и близких по морфологии простых вертикальных нор *Bergaueria* позволило установить, что последние были образованы уже после того, как организм покинул нору, в то время как сохранность остатков обусловлена ранней аутигенной цементацией кальцита и его доломитизацией, связанными с разложением мягких тканей. Это установлено на основании статистически значимых отличий в размерах кристаллов внутри остатков и во вмещающей породе и отсутствия таковых отличий в норах *Bergaueria*. Анализ влияния роющих организмов на экосистему (ЕЕИ) показывает, что, хотя во время накопления верхов сыаргалахской свиты верхние горизонты слоев и перерабатывались роющими организмами, нижние уровни осадка были практически не затронуты биотурбацией. Главными факторами, обусловившими фоссилизацию мягкотелых организмов в фортунических карбонатах, были ранняя аутигенная цементация карбонатного осадка, отсутствие активной биотурбации и, вероятно, аноксические условия. Поскольку идентифицированные в сыаргалахской свите остатки лишь с определенной условностью могут быть сравнены с отдельными представителями эдиакарской биоты, наше исследование, с одной стороны, не опровергает гипотезу биотического замещения, но с другой, — подтверждает критическую важность специфических условий для сохранности мягкотелых организмов в виде объемных слепков, которые все реже и реже появлялись в кембрии по мере интенсификации и пространственного распространения биотурбации в морских бассейнах.

Авторы выражают благодарность сотрудникам ИНГГ СО РАН Д.В. Гражданкину, В.И. Рогову, К.Е. Наговицину и Б.Б. Кочневу за помощь в ходе экспедиционных работ на Оленекском поднятии. Авторы также благодарны М.В. Хлестову (ЦКП многоэлементных и изотопных исследований ИГМ СО РАН) за помощь при изучении остатков под сканирующим электронным микроскопом. Авторы искренне признательны рецензентам — д.б.н. А.Ю. Журавлеву (МГУ, Москва) и второму анонимному рецензенту — за конструктивные замечания и предложения, которые существенно улучшили итоговую статью.

Исследование проведено при финансовой поддержке Российского научного фонда: проект 22-77-00026 (В.В. Марусин: таксономический и ЕЕИ-анализ ихнокомплекса), проект 21-17-00052 (Н.В. Быкова: сканирующая микроскопия, изучение мягкотелых остатков). Тематика исследования скоординирована с программой фундаментальных научных исследований РАН FWZZ-2022-0002.

ЛИТЕРАТУРА

Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. Т. 1. Палеонтология / Под ред. Б.С. Соколова, М.А. Федонкина. М., Наука, 1985, 221 с.

Марусин В.В. Ископаемые следы жизнедеятельности из пограничных отложений венда и кембрия Оленекского поднятия Сибирской платформы: Автореф. дис.... к.г.-м.н. Новосибирск, ИНГГ СО РАН, 2016, 21 с.

Рогов В.И., Карлова Г.А., Марусин В.В., Кочнев Б.Б., Наговицин К.Е., Гражданкин Д.В. Время формирования первой биостратиграфической зоны венда в сибирском гипостратотипе // Геология и геофизика, 2015, т. 56 (4), с. 735–747.

Соколов Б.С. Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование // Вендская система. Историко-геологическое и палеонтологическое обоснование. Т.2. Стратиграфия и геологические процессы. М., Наука, 1985, с. 199—215.

Хоментовский В.В., Карлова Г.А. Граница немакит-далдынского и томмотского ярусов (венд—кембрий) Сибири // Стратиграфия. Геологическая корреляция, 2002, т. 10, № 3, с. 13—34.

Andersen F.Ø., Kristensen E. Effects of burrowing macrofauna on organic matter decomposition in coastal marine sediments // Symp. Zool. Soc. London, 1991, v. 63, p. 69—88.

Arndt S., Jørgensen B.B., LaRowe D.E., Middelburg J.J., Pancost R.D., Regnier P. Quantifying the degradation of organic matter in marine sediments: A review and synthesis // Earth Sci. Rev., 2013, v. 123, p. 53—86, doi: 10.1016/j.earscirev.2013.02.008.

Billings E. On some fossils from the primordial rocks of Newfoundland // Can. Nat. Geol., 1872, v. 6, p. 465—479.

Bobrovskiy I., Hope J.M., Krasnova A., Ivantsov A., Brocks J.J. Molecular fossils from organically preserved Ediacara biota reveal cyanobacterial origin for *Beltanelliformis* // Nat. Ecol. Evol., 2018, v. 2, p. 437—440, doi: 10.1038/s41559-017-0438-6.

Bottjer D.J., Hagadorn J.W., Dornbos S.Q. The Cambrian Substrate Revolution // GSA Today, 2000, v. 10, p. 1—6.

Bowring S.A., Grotzinger J.P., Isachsen C.E., Knoll A.H., Pelechaty S.M., Kolosov P. Calibrating rates of Early Cambrian evolution // Science, 1993, v. 261, p. 1293—1298, doi: 10.1126/science.11539488.

Bowyer F.T., Zhuravlev A.Yu., Wood R., Zhao F., Sukhov S.S., Alexander R.D., Poulton S.W., Zhu M. Implications of an integrated late Ediacaran to early Cambrian stratigraphy of the Siberian Platform, Russia // GSA Bull., 2023, v. 135, p. 2428—2450, doi: 10.1130/B36534.1.

Boyle R.A., Dahl T.W., Dale A.W., Shields-Zhou G.A., Zhu M., Brasier M.D., Canfield D.E., Lenton T.M. Stabilization of the coupled oxygen and phosphorus cycles by the evolution of bioturbation // *Nat. Geosci.*, 2014, v. 7, p. 671—676, doi: 10.1038/ngeo2213.

Brasier M.D. Background to the Cambrian Explosion // *J. Geol. Soc. London*, 1992, v. 149, p. 585—587, doi: 10.1144/gsjgs.149.4.0585.

Buatois L.A., Narbonne G.M., Mángano M.G., Carmona N.B., Myrow P. Ediacaran matground ecology persisted into the earliest Cambrian // *Nat. Commun.*, 2014, v. 5, 3544, doi: 10.1038/ncomms4544.

Buatois L.A., Wisshak M., Wilson M.A., Mángano M.G. Categories of architectural designs in trace fossils: A measure of ichnodisparity // *Earth Sci. Rev.*, 2017, v. 164, p. 102—181, doi: 10.1016/j.earsci-rev.2016.08.009.

Buatois L.A., Almond J., Mángano M.G., Jensen S., Germs G.J.B. Sediment disturbance by Ediacaran bulldozers and the roots of the Cambrian explosion // *Sci. Rep.*, 2018, v. 8, 4514, doi: 10.1038/s41598-018-22859-9.

Buatois L.A., Mángano M.G., Minter N.J., Zhou K., Wisshak M., Wilson M.A., Olea R.A. Quantifying ecospace utilization and ecosystem engineering during the early Phanerozoic — The role of bioturbation and bioerosion // *Sci. Adv.*, 2020, v. 6, eabb0618, doi: 10.1126/sciadv.abb0618.

Burzynski G., Narbonne G.M., Decechi T.A., Dalrymple R.W. The ins and outs of Ediacaran discs // *Precambrian Res.*, 2017, v. 300, p. 246—260, doi: 10.1016/j.precamres.2017.08.012.

Bykova N.V. Ediacaran holdfasts and their systematics // *J. Earth Sci.: Spec. Issue*, 2010, v. 21, p. 1—3, doi: 10.1007/s12583-010-0152-7.

Bykova N., Gill B.C., Grazhdankin D., Rogov V., Xiao S. A geochemical study of the Ediacaran discoidal fossil *Aspidella* preserved in limestones: Implications for its taphonomy and paleoecology // *Geobiology*, 2017, v. 15, p. 572—587, doi: 10.1111/gbi.12240.

Bykova N., Izokh O., Marusin V., Gill B.C. The redox framework of Precambrian-Cambrian transition in the Arctic Siberia // *GSA Abstracts with Programs*, 2020, v. 52 (6), doi: 10.1130/abs/2020AM-360066.

Carbone C., Narbonne G.M. When life got smart: the evolution of behavioral complexity through the Ediacaran and early Cambrian of NW Canada // *J. Paleontol.*, 2014, v. 88, p. 309—330, doi: 10.1666/13-066.

Chen Z., Zhou C., Xiao S., Wang W., Guan C., Hua H., Yuan X. New Ediacara fossils preserved in marine limestone and their ecological implications // *Sci. Rep.*, 2014, v. 4, p. 1—10, doi: 10.1038/srep04180.

Cherry L.B., Gilleaudeau G.J., Grazhdankin D.V., Romaniello S.J., Martin A.J., Kaufman A.J. A diverse Ediacara assemblage survived under low-oxygen conditions // *Nat. Commun.*, 2022, v. 13, 7306, doi: 10.1038/s41467-022-35012-y.

Conway Morris S., Grazhdankin D. Enigmatic worm-like organisms from the Upper Devonian of New York: An apparent example of Ediacaran-like preservation // *Palaeontology*, 2005, v. 48, p. 395—410, doi: 10.1111/j.1475-4983.2005.00449.x.

Cribb A.T., Kenchington C.G., Koester B., Gibson B.M., Boag T.H., Racicot R.A., Mocke H., Laflamme M., Darroch S.A.F. Increase in metazoan ecosystem engineering prior to the Ediacaran–Cambrian boundary in the Nama Group, Namibia // *R. Soc. Open Sci.*, 2019, v. 6, 190548, doi: 10.1098/rsos.190548.

Darroch S.A.F., Boag T., Racicot R.A., Tweedt S., Mason S.J., Erwin D.H., Laflamme M. A mixed Ediacaran-metazoan assemblage from the Zaris Sub-basin, Namibia // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 2016, v. 459, p. 198—208, doi: 10.1016/j.palaeo.2016.07.003.

Darroch S.A.F., Smith E.F., Laflamme M., Erwin D.H. Ediacaran extinction and Cambrian explosion // *Trends Ecol. Evol.*, 2018, v. 33, p. 653—663, doi: 10.1016/j.tree.2018.06.003.

Darroch S.A.F., Cribb A.T., Buatois L.A., Germs G.J.B., Kenchington C.G., Smith E.F., Mocke H., O’Neil G.R., Schiffbauer J.D., Maloney K.M., Racicot R.A., Turk K.A., Gibson B.M., Almond J., Koester B., Boag T.H., Tweedt S.M., Laflamme M. The trace fossil record of the Nama Group, Namibia: Exploring the terminal Ediacaran roots of the Cambrian explosion // *Earth Sci. Rev.*, 2021, v. 212, 103435, doi: 10.1016/j.earsci-rev.2020.103435.

Davies N.S., Liu A.G., Gibling M.R., Miller R.F. Resolving MISS conceptions and misconceptions: A geological approach to sedimentary surface textures generated by microbial and abiotic processes // *Earth Sci. Rev.*, 2016, v. 154, p. 210—246, doi: 10.1016/j.earsci-rev.2016.01.005.

Dunn F.S., Liu A.G. Viewing the Ediacaran biota as a failed experiment is unhelpful // *Nat. Ecol. Evol.*, 2019, v. 3, p. 512—514, doi: 10.1038/s41559-019-0815-4.

Dunn F.S., Wilby P.R., Kenchington C.G., Grazhdankin D.V., Donoghue P.C.J., Liu A.G. Anatomy of the Ediacaran rangeomorph *Charnia masoni* // *Pap. Palaeontol.*, 2019a, v. 5, p. 157—176, doi: 10.5061/dryad.fg14s2r.

Dunn F.S., Liu A.G., Gehling J.G. Anatomical and ontogenetic reassessment of the Ediacaran frond *Arborea arborea* and its placement within total group Eumetazoa // *Palaeontology*, 2019b, v. 62, p. 851—865, doi: 10.1111/pala.12431.

- Dzik J.** Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities // Integr. Comp. Biol., 2003, v. 43, p. 114—126, doi: 10.1093/icb/43.1.114.
- Flügel E.** Microfacies of carbonate rocks. Analysis, interpretation and application. Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 2004, 976 p.
- Gehling J.G.** Microbial mats in terminal Proterozoic siliciclastics: Ediacaran death masks // Palaios, 1999, v. 14, p. 40—57, doi: 10.2307/3515360.
- Gehling J.G., Narbonne G.M., Anderson M.M.** The first named Ediacaran body fossil, *Aspidella ter-ranovica* // Palaeontology, 2000, v. 43, p. 427—456, doi: 10.1111/j.0031-0239.2000.00134.x.
- Gibson B.M., Rahman I.A., Maloney K.M., Racicot R.A., Mocke H., Laflamme M., Darroch S.A.F.** Gregarious suspension feeding in a modular Ediacaran organism // Sci. Adv., 2019, v. 5, eaaw0260, doi: 10.1126/sciadv.aaw0260.
- Glaessner M.F., Wade M.** The late Precambrian fossils from Ediacara, South Australia // Palaeontology, 1966, v. 9, p. 599—628.
- Gold D.A., Runnegar B., Gehling J.G., Jacobs D.K.** Ancestral state reconstruction of ontogeny sup-ports a bilaterian affinity for *Dickinsonia* // Evol. Dev., 2015, v. 17, p. 313—324, doi: 10.1111/ede.12168.
- Gougeon R.C., Mángano M.G., Buatois L.A., Narbonne G.M., Laing B.A.** Early Cambrian origin of the shelf sediment mixed layer // Nat. Commun., 2018, v. 9, 1909, doi: 10.1038/s41467-018-04311-8.
- Grazhdankin D.** Patterns of evolution of the Ediacaran soft-bodied biota // J. Paleontol., 2014, v. 88, p. 269—283, doi: 10.1666/13-072.
- Grazhdankin D., Gerdes G.** Ediacaran microbial colonies // Lethaia, 2007, v. 40, p. 201—210, doi: 10.1111/j.1502-3931.2007.00025.x.
- Grazhdankin D.V., Balthasar U., Nagovitsin K.E., Kochnev B.B.** Carbonate-hosted Avalon-type fos-sils in arctic Siberia // Geology, 2008, v. 36, p. 803—806, doi: 10.1130/G24946A.1.
- Grazhdankin D.V., Marusin V.V., Izokh O.P., Karlova G.A., Kochnev B.B., Markov G.E., Nagovit-sin K.E., Sarsembaev Z., Peek S., Cui H., Kaufman A.J.** Quo vadis, Tommotian? // Geol. Mag., 2020, v. 157 (1), p. 22—34, doi: 10.1017/S0016756819001286.
- Hagadorn J.W., Fedo C.M., Waggoner B.M.** Early Cambrian Ediacaran-type fossils from California // J. Paleontol., 2000, v. 74, p. 731—740, doi: 10.1666/0022-3360(2000)074<0731:ECETFF>2.0.CO;2.
- Hantsoo K.G., Kaufman A.J., Cui H., Plummer R.E., Narbonne G.M.** Effects of bioturbation on car-bon and sulfur cycling across the Ediacaran—Cambrian transition at the GSSP in Newfoundland, Canada // Can. J. Earth Sci., 2018, v. 55, p. 1240—1252, doi: 10.1139/cjes-2017-0274.
- Herringshaw L.G., Callow R.T., McIlroy D.** Engineering the Cambrian explosion: the earliest bio-turbators as ecosystem engineers // Geol. Soc. London, Spec. Publ., 2017, v. 448, p. 369—383, doi: 10.1144/SP448.18.
- Hood A.v.S., Wallace M.W.** Neoproterozoic marine carbonates and their paleoceanographic signifi-cance // Global Planet. Change, 2018, v. 160, p. 28—45, doi: 10.1016/j.gloplacha.2017.11.006.
- Hood A.v.S., Wallace M.W., Drysdale R.N.** Neoproterozoic aragonite-dolomite seas? Widespread ma-rine dolomite precipitation in Cryogenian reef complexes // Geology, 2011, v. 39, p. 871—874, doi: 10.1130/G32119.1.
- Hu S., Zhao F., Liu A.G., Zhu M.** A new Cambrian frondose organism: «Ediacaran survivor» or conver-gent evolution? // J. Geol. Soc., 2023, v. 180 (2), jgs2022-088, doi: 10.1144/jgs2022-088.
- Ivantsov A., Zakrevskaya M.** *Dickinsonia*: mobile and adhered // Geol. Mag., 2022, v. 159 (7), p. 1118—1133, doi: 10.1017/S0016756821000194.
- Ivantsov A.Yu., Gritsenko V.P., Konstantinenko L.I., Zakrevskaya M.A.** Revision of the problematic Vendian macrofossil *Beltanelliformis* (= *Beltanelloides*, *Nemiana*) // Paleontol. J., 2014, v. 48, p. 1415—1440, doi: 10.1134/S0031030114130036.
- Jensen S.** Trace fossils from the Lower Cambrian Mickwitzia sandstone, south-central Sweden // Fossils Strata, 1997, v. 42, p. 1—111.
- Jensen S., Runnegar B.N.** A complex trace fossil from the Spitskopf Member (terminal Ediacaran—?Lower Cambrian) of Southern Namibia // Geol. Mag., 2005, v. 142, p. 561—569, doi: 10.1017/S0016756805000853.
- Jensen S., Gehling J.G., Droser M.L.** Ediacara-type fossils in Cambrian sediments // Nature, 1998, v. 393, p. 567—569, doi: 10.1038/31215.
- Kaufman A.J., Peek S., Martin A.J., Cui H., Grazhdankin D., Rogov V., Xiao S., Buchwaldt R., Bowring S.** A shorter fuse for the Cambrian Explosion? // GSA Abstracts with Programs, 2012, v. 44, p. 326.
- Kennington C.G., Wilby P.R.** Of time and taphonomy: preservation in the Ediacaran // Paleontol. Soc. Pap., 2014, v. 20, p. 101—122, doi: 10.1017/S1089332600002825.

- Knaust D., Hauschke N.** Trace fossils versus pseudofossils in Lower Triassic playa deposits, Germany // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 2004, v. 215, p. 87—97, doi: 10.1016/j.palaeo.2004.08.005.
- Kolesnikov A., Desiatkin V.** Taxonomy and palaeoenvironmental distribution of palaeopascichnids // *Geol. Mag.*, 2022, v. 159, p. 1175—1191, doi: 10.1017/S0016756822000437.
- Kolesnikov A.V., Marusin V.V., Nagovitsin K.E., Maslov A.V., Grazhdankin D.V.** Ediacaran biota in the aftermath of the Kotlinian crisis: Asha Group of the South Urals // *Precambrian Res.*, 2015, v. 263, p. 59—78, doi: 10.1016/j.precamres.2015.03.011.
- Kolesnikov A.V., Danelian T., Gommeaux M., Maslov A.V., Grazhdankin D.** Arumberiamorph structure in modern microbial mats: implications for Ediacaran palaeobiology // *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 2017, v. 188, p. 1—10, doi: 10.1051/bsgf/2017006.
- Kumar S., Ahmad S.** Microbially induced sedimentary structures (MISS) from the Ediacaran Jodhpur Sandstone, Marwar Supergroup, western Rajasthan // *J. Asian Earth Sci.*, 2014, v. 91, p. 352—361, doi: 10.1016/j.jseaes.2014.01.009.
- Laflamme M., Narbonne G.M.** Ediacaran fronds // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 2008, v. 258, p. 162—179, doi: 10.1016/j.palaeo.2007.05.020.
- Laflamme M., Darroch S.A.F., Tweedt S.M., Peterson K.J., Erwin D.H.** The end of the Ediacara biota: Extinction, biotic replacement, or Cheshire Cat? // *Gondwana Res.*, 2013, v. 23, p. 558—573, doi: 10.1016/j.gr.2012.11.004.
- Laing B.A., Mángano M.G., Buatois L.A., Narbonne G.M., Gougeon R.C.** A protracted Ediacaran–Cambrian transition: an ichnologic ecospace analysis of the Fortunian in Newfoundland, Canada // *Geol. Mag.*, 2019, v. 156, p. 1623—1630, doi: 10.1017/S0016756819000141.
- Li M., Wignall P.B., Dai X., Hu M., Song H.** Phanerozoic variation in dolomite abundance linked to oceanic anoxia // *Geology*, 2021, v. 49, p. 698—702, doi: 10.1130/G48502.1.
- Liu A.G.** Framboidal pyrite shroud confirms the ‘death mask’ model for moldic preservation of Ediacaran soft-bodied organisms // *Palaios*, 2016, v. 31, p. 259—274, doi: 10.2110/palo.2015.095.
- Liu A.G., Kenchington C.G., Mitchell E.G.** Remarkable insights into the paleoecology of the Avalonian Ediacaran macrobiota // *Gondwana Res.*, 2015, v. 27, p. 1355—1380, doi: 10.1016/j.gr.2014.11.002.
- Liu A.G., McMahon S., Matthews J.J., Still J.W., Brasier A.T.** Petrological evidence supports the death mask model for the preservation of Ediacaran soft-bodied organisms in South Australia // *Geology*, 2019, v. 47, p. 215—218, doi: 10.1130/G45918.1.
- Mángano M.G., Buatois L.A.** Decoupling of body-plan diversification and ecological structuring during the Ediacaran–Cambrian transition: evolutionary and geobiological feedbacks // *Proc. R. Soc. Ser. B Biol. Sci.*, 2014, v. 281, 20140038, doi: 10.1098/rspb.2014.0038.
- Mángano M.G., Buatois L.A.** The Cambrian revolutions: Trace-fossil record, timing, links and geobiological impact // *Earth Sci. Rev.*, 2017, v. 173, p. 96—108, doi: 10.1016/j.earscirev.2017.08.009.
- Marusin V.V., Kuper K.E.** Complex tunnel systems of early Fortunian macroscopic endobenthos in the Ediacaran–Cambrian transitional strata of the Olenek Uplift (NE Siberian Platform) // *Precambrian Res.*, 2020, v. 340, 105627, doi: 10.1016/j.precamres.2020.105627.
- Mazzoli A., Favoni O.** Particle size, size distribution and morphological evaluation of airborne dust particles of diverse woods by Scanning Electron Microscopy and image processing program // *Powder Technol.*, 2012, v. 225, p. 65—71, doi: 10.1016/j.powtec.2012.03.033.
- McIlroy D., Brasier M.D.** Ichnological evidence for the Cambrian explosion in the Ediacaran to Cambrian succession of Tanfjord, Finnmark, northern Norway // *Geol. Soc. London, Spec. Publ.*, 2016, v. 448, p. 351—368.
- McIlroy D., Logan G.A.** The impact of bioturbation on infaunal ecology and evolution during the Proterozoic–Cambrian transition // *Palaios*, 1999, v. 14, p. 58—72, doi: 10.2307/3515361.
- McKenzie J.A., Vasconcelos C.** Dolomite Mountains and the origin of the dolomite rock of which they mainly consist: historical developments and new perspectives // *Sedimentology*, 2009, v. 56, p. 205—219, doi: 10.1111/j.1365-3091.2008.01027.x.
- McMahon W.J., Davies N.S., Liu A.G., Went D.J.** Enigma variations: characteristics and likely origin of the problematic surface texture *Arumberia*, as recognized from an exceptional bedding plane exposure and the global record // *Geol. Mag.*, 2022, v. 159, p. 1—20, doi: 10.1017/S0016756821000777.
- Menon L.R., McIlroy D., Liu A., Brasier M.D.** The dynamic influence of microbial mats on sediments: fluid escape and pseudofossil formation in the Ediacaran Longmyndian Supergroup, UK // *J. Geol. Soc.*, 2016, v. 173, p. 177—185, doi: 10.1144/jgs2015-036.
- Minter N.J., Buatois L.A., Mángano M.G., Davies N.S., Gibling M.R., MacNaughton R.B., Labandeira C.C.** Early bursts of diversification defined the faunal colonization of land // *Nat. Ecol. Evol.*, 2017, v. 1, 0175, doi: 10.1038/s41559-017-0175.

Muscente A.D., Boag T.H., Bykova N., Schiffbauer J.D. Environmental disturbance, resource availability, and biologic turnover at the dawn of animal life // *Earth Sci. Rev.*, 2018, v. 177, p. 248—264, doi: 10.1016/j.earscirev.2017.11.019.

Nagovitsin K.E., Rogov V.I., Marusin V.V., Karlova G.A., Kolesnikov A.V., Bykova N.V., Grazhdankin D.V. Revised Neoproterozoic and Terreneuvian stratigraphy of the Lena-Anabar Basin and north-western slope of the Olenek Uplift, Siberian Platform // *Precambrian Res.*, 2015, v. 270, p. 226—245, doi: 10.1016/j.precamres.2015.09.012.

Narbonne G.M. The Ediacara Biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 2005, v. 33, p. 421—442, doi: 10.1146/annurev.earth.33.092203.122519.

Noffke N., Gerdes G., Klenke T., Krumbein W.E. Microbially induced sedimentary structures — A new category within the classification of primary sedimentary structures // *J. Sediment. Res.*, 2001, v. 71, p. 649—656, doi: 10.1306/2DC4095D-0E47-11D7-8643000102C1865D.

Paczeńska J. The Vendian and Cambrian ichnocoenoses from the Polish part of the East-European Platform // *Prace Państwowego Instytutu Geologicznego*, 1996, v. 152, p. 1—77.

Pemberton S.G., Frey R.W., Bromley R.G. The ichnotaxonomy of *Conostichus* and other plug-shaped ichnofossils // *Can. J. Earth Sci.*, 1988, v. 25, p. 866—892, doi: 10.1139/e88-085.

Peng S.C., Babcock L.E., Ahlberg P. The Cambrian Period // *Geologic Time Scale 2020*, v. 2 / Eds. F.M. Gradstein, J.G. Ogg, M.D. Schmitz, G.M. Ogg. Amsterdam, Elsevier, 2020, p. 565—629, doi: 10.1016/B978-0-12-824360-2.00019-X.

Plotnick R.E., Dornbos S.Q., Chen J. Information landscapes and sensory ecology of the Cambrian Radiation // *Paleobiology*, 2010, v. 36, p. 303—317, doi: 10.1666/08062.1.

Samuelsson J., Van Roy P., Vecoli M. Micropalaeontology of a Moroccan Ordovician deposit yielding soft-bodied organisms showing Ediacara-like preservation // *Geobios*, 2001, v. 34, p. 365—373, doi: 10.1016/S0016-6995(01)80001-2.

Schiffbauer J.D., Xiao S., Cai Y., Wallace A.F., Hua H., Hunter J., Xu H., Peng Y., Kaufman A.J. A unifying model for Neoproterozoic–Palaeozoic exceptional fossil preservation through pyritization and carbonaceous compression // *Nat. Commun.*, 2014, v. 5, 5754, doi: 10.1038/ncomms6754.

Schiffbauer J.D., Huntley J.W., O’Neil G.R., Darroch S.A.F., Laflamme M., Cai Y. The latest Ediacaran Wormworld fauna: setting the ecological stage for the Cambrian explosion // *GSA Today*, 2016, v. 26, p. 4—11, doi: 10.1130/GSATG265A.1.

Seilacher A. Vendozoa: organismic construction in the Proterozoic biosphere // *Lethaia*, 1989, v. 22, p. 229—239, doi: 10.1111/j.1502-3931.1989.tb01332.x.

Seilacher A. Biomat-related lifestyles in the Precambrian // *Palaios*, 1999, v. 14, p. 86–93, doi: 10.2307/3515363.

Seilacher A., Pflüger F. From biomats to benthic agriculture: A biohistoric revolution // *Biostabilization of Sediments* / Eds. W.E. Krumbein, D.M. Paterson, L.J. Stal. Oldenburg, Bibliotheks- und Informationssystem der Universität Oldenburg, 1994, p. 97—105.

Seilacher A., Buatois L.A., Mángano M.G. Trace fossils in the Ediacaran...Cambrian transition: Behavioral diversification, ecological turnover and environmental shift // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 2005, v. 227, p. 323—356, doi:10.1016/j.palaeo.2005.06.003.

Serezhnikova E.A. Colonization of substrates: Vendian sedentary benthos // *Paleontological J.*, 2010, v. 44, p. 1560—1569, doi: 10.1134/S0031030110120117.

Solan M., Wigham B.D. Biogenic particle reworking and bacterial–invertebrate interactions in marine sediments // *Coastal Estuarine Stud.*, 2005, v. 60, p. 105—124, doi: 10.1029/CE060p0105.

Tucker M.E., Wright V.P. *Carbonate sedimentology*. Oxford, Blackwell, 1990, 482 p.

van Loon A.J. The nature of *Mawsonites* (Ediacara fauna) // *Gondwana Res.*, 2008, v. 14, p. 175—182, doi: 10.1016/j.gr.2007.08.009.

Vishnevskaya I.A., Letnikova E.F., Vetrova N.I., Kochnev B.B., Dril S.I. Chemostratigraphy and detrital zircon geochronology of the Neoproterozoic Khorbusuonka Group, Olenek Uplift, Northeastern Siberian platform // *Gondwana Res.*, 2017, v. 51, p. 255—271, doi: 10.1016/j.gr.2017.07.010.

Wilson L.A., Butterfield N.J. Sediment effects on the preservation of Burgess Shale-type compression fossils // *Palaios*, 2014, v. 29, p. 145—154, doi: 10.2110/palo.2013.075.

Wood R.A., Zhuravlev A.Yu., Sukhov S.S., Zhu M., Zhao F. Demise of Ediacaran dolomitic seas marks widespread biomineralization on the Siberian Platform // *Geology*, 2017, v. 45, p. 27—30, doi: 10.1130/G38367.1.

Wood R., Liu A.G., Bowyer F., Wilby P.R., Dunn F.S., Kenchington C.G., Cuthill J.F.H., Mitchell E.G., Penny A. Integrated records of environmental change and evolution challenge the Cambrian Explosion // *Nat. Ecol. Evol.*, 2019, v. 3, p. 528—538, doi: 10.1038/s41559-019-0821-6.

Wright D.T., Wacey D. Precipitation of dolomite using sulphate-reducing bacteria from the Coorong Region, South Australia: significance and implications // *Sedimentology*, 2005, v. 52, p. 987—1008, doi: 10.1111/j.1365-3091.2005.00732.x.

Zhang F., Xiao S., Kendall B., Romaniello S.J., Cui H., Meyer M., Gilleaudeau G.J., Kaufman A.J., Anbar A.D. Extensive marine anoxia during the terminal Ediacaran Period // *Sci. Adv.*, 2018, v. 4, ean8983, doi: 10.1126/sciadv.aan8983.