

УДК 551.732:56.017.2(517.3)

ПРОБЛЕМАТИЧНЫЕ PORIFERA ИЗ НИЖНЕГО КЕМБРИЯ ЗАПАДНОЙ МОНГОЛИИ

© 2023 г. Е. А. Лужная^a, *, Е. А. Жегалло^a, Л. В. Зайцева^a, А. Л. Рагозина^a

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: serezhnikova@mail.ru

Поступила в редакцию 21.12.2022 г.

После доработки 28.12.2022 г.

Принята к публикации 28.12.2022 г.

Из низов томмотского яруса нижнего кембрия Западной Монголии, хр. Хэвтэ-Цахир-Нуруу описан новый вид проблематичных микрофоссилий рода *Aetholicopalla* Conway Morris in Bengtson et al., 1990, представители которого иногда являются доминантами раннекембрийских тафоценозов. *A. grandipora* sp. nov. — сфероидальные организмы с изначально карбонатным (?) скелетом; определены планктонные и бентосные формы; последние имеют изменчивую форму и площадки прикрепления к донному субстрату. Внешняя стенка ископаемых перфорированная, тонкая, двойная; функциональное значение отверстий непонятно; есть внутренняя полость. По образу жизни эти организмы, вероятно, были фильтраторами. Геохимический анализ различных тафоморф показал, что *A. grandipora* sp. nov. сохраняются, благодаря фосфатной и кремнистой минерализации на ранних стадиях фоссилизации. Совокупность распознанных признаков позволяет относить *Aetholicopalla* к первым скелетным Porifera неясного систематического положения; возможно, это были ювенильные формы организмов, близких к археоциатам.

Ключевые слова: Монголия, нижний кембрий, Porifera, SSF, сферические проблематики, фоссилизация

DOI: 10.31857/S0031031X2303011X, **EDN:** QCBLIR

ВВЕДЕНИЕ

Исследование раннекембрийских фоссилий дает нам важнейшую информацию об экосистемах прошлого, о становлении нынешнего биоразнообразия. Появление множества скелетных организмов в начале кембрийского периода — одно из важнейших геобиологических событий в эволюции. Именно на это время приходится и формирование новых планов строения. Эта проблема актуальна уже не одно десятилетие, поскольку довольно трудно искать связи между большинством раннекембрийских форм, более древними вендскими и фанерозойскими организмами. Очевидно, что это положение ведет к разночтениям в определении филогенетических “корней” фанерозойских типов, времени, скорости и особенностей становления планов строения современных животных.

Ископаемая летопись докембрийских организмов сложна и запутана. В целом, на время происхождения и раннюю диверсификацию животных есть две точки зрения: (1) основные планы строения современных животных возникли на рубеже эдиакария и кембрия при “кембрийском взрыве”; (2) “кембрийскому взрыву” предше-

ствовала долгая скрытая эволюция типов, а в кембрии они просто стали более многочисленны и приобрели жесткий минеральный скелет.

Одной из самых “трудных” для интерпретации групп раннего кембрия являются сфероморфные микрофоссилии — их реконструкции сложны из-за скудости морфологических признаков и значительной тафономической изменчивости. Потому так много вариантов определения их систематического положения — от цист и эмбрионов до простейших, водорослей или многоклеточных животных.

В настоящей статье рассмотрен новый вид сфероморфных микрофоссилий рода *Aetholicopalla* Conway Morris in Bengtson et al., 1990 — группы неясного систематического положения, широко распространенной в отложениях нижнего кембрия разных континентов. Это двустенные свободноплавающие или прикрепленные к субстрату сфероиды, испещренные округлыми отверстиями. Авторы описания рода — С. Бенгтсон с коллегами (Bengtson et al., 1990) — высказали осторожное предположение, что *Aetholicopalla* — это микроскопические губки, в то же время рассмотрев и другие варианты реконструкции.

Представленные ниже данные, полученные при исследовании большой коллекции *Aetholiscopalla* из отложений нижнего томмота Западной Монголии, могут служить дополнительным аргументом в пользу отнесения этих форм к древнейшим проблематичным Porifera с минеральным скелетом.

МАТЕРИАЛ

Изученный ископаемый материал происходит из Дзабханского р-на Западной Монголии, неподалеку от сомона Тайшир (рис. 1, а). Наибольший прогресс в выявлении биостратиграфии вендо-кембрийских отложений этого региона приходится на 1980–1990 гг. (Дроздова, 1980; Коробов, 1980; Воронин и др., 1982; Миссаржевский, 1989; Есакова, Жегалло, 1996; Khomentovsky, Gibsher, 1996 и др.), когда были разработаны детальные стратиграфические схемы на основе биостратиграфии и монографически описано множество таксонов ископаемых организмов. Местность относится к Дзабханской структурно-фациальной зоне Северо-Монгольской складчатой системы. Здесь широко развиты слабодислоцированные карбонатные и терригенно-карбонатные породы венда и нижнего кембрия. Мощность этих отложений свыше 3 км.

Многочисленные ископаемые остатки *Aetholiscopalla grandipora* sp. nov. обнаружены в разрезе хр. Хэвтэ-Цахир-Нуруу в пачке табачно-серых алевролитов с редкими прослоями темно-серых известняков с микрофитолитами и микрофауной (слой 12 разреза на рис. 1, б). На этом же уровне встречены моллюски *Rozanoviella atypica* Miss., *Latouchella sibirica* (Vost.), *L. korobkovi* (Vost.), *L. minuta* Zheg., *Khairkhanina evoluta* Zheg., *Salanyella costulata* Miss., *Postacanthella pelmani* Zheg., зоопроблематики *Siphogonuchites* cf. *triangularis* Qian, *Lopochites latazonalis* Qian, *Halkieria amorpha* (Mesh.), сферические образования – *Archaeooides granulatus* Qian. Определения ископаемых даны Н.В. Есаковой и Е.А. Жегалло (1996). По комплексу органических остатков авторы отнесли вмещающие отложения к слоям с *Ilsanella compressa* и *Halkieria amorpha*, распространенным в Западной Монголии, провели глобальную корреляцию и сопоставили эти слои с томмотским ярусом нижнего кембрия Сибири.

МЕТОДИКА

Фоссилии для исследования извлекались из вмещающих пород по стандартной методике растворения в 10%-ном растворе уксусной кислоты (Методика..., 1973; Физические..., 1988). Из полученных порошков материал отбирался вручную под микроскопом МБС-9. Далее фоссилии наклеивались на столики ровными рядами с помо-

щью углеродного скотча. Сначала ископаемый материал изучался и фотографировался в отраженном свете на микроскопе Leica N-165 С. Затем столики напылялись золотом или сплавом золота и палладия для исследования на сканирующих электронных микроскопах Tescan Vega II (Brno, Czech Republic) и EVO-50 Zeiss с микроанализатором INCA Oxford 350 (Лондон) при 15–20 кВ с применением EDX (энергодисперсионного рентгеновского микроанализа) (см. рис. 2 для сравнения).

Колл. № 3302 хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН.

СФЕРОМОРФНЫЕ СКЕЛЕТНЫЕ ПРОБЛЕМАТИКИ НИЖНЕГО КЕМБРИЯ

Сфероморфные проблематики широко развиты в отложениях нижнего кембрия. Помимо *Aetholiscopalla* Conway Morris, 1990, это *Aksuglobulus* Qian et Xiao, 1984; *Ambarchaeooides* Qian et al., 1979; *Archaeooides* Qian, 1977; *Blastulospongia* Pickett et Jell, 1983; *Gaparella* Missarzhevsky in Missarzhevsky et Mambetov, 1981; *Markuelia* Valkov, 1987; *Nephrooides* Qian, 1977; *Olivoooides* Qian, 1977; *Protosphaerites* (nom. dub.) Chen, 1982; *Pseudooides* Qian, 1977; *Tianshandiscus* Qian et Xiao, 1984.

По данным Бенгтсона с соавт. (Bengtson et al., 1990), которые провели наиболее подробную ревизию сферических микрофоссилий раннего кембрия, такие роды, как *Aksuglobulus*, *Ambarchaeooides* и *Nephrooides* – это, скорее всего, неорганические образования. Той же точки зрения придерживаются П.Ю. Пархаев и Ю.Е. Демиденко (Parkhaev, Demidenko, 2010).

По морфологии сфероморфные проблематики можно условно разделить на три группы: (1) сферы полые орнаментированные с замкнутой внутренней полостью; (2) сферы со сложным внутренним строением; (3) полые сферы с отверстиями, т.е., сообщающиеся с внешней средой (по Есаковой, Жегалло, 1996, с изменениями).

Наиболее типичными представителями *первой группы* являются *Archaeooides* Qian, 1977 – проблематики, широко распространенные в отложениях нижнего кембрия всего мира. Это полые сферы с развитой на внешней поверхности разнообразной скульптурой, чаще всего в виде бугорков. Внутренняя часть сферы не соединяется с внешней средой, хотя по данным А.Л. Рагозиной (2009), стенка *Archaeooides* была пористой. Разные авторы предполагают свой объем этого таксона, сводя в синонимы те или иные роды (см., напр., Bengtson et al., 1990; Есакова, Жегалло, 1996; Рагозина, 2009; Parkhaev, Demidenko, 2010). То же можно сказать и про интерпретации *Archaeooides*. Их считали фораминиферами, акри-

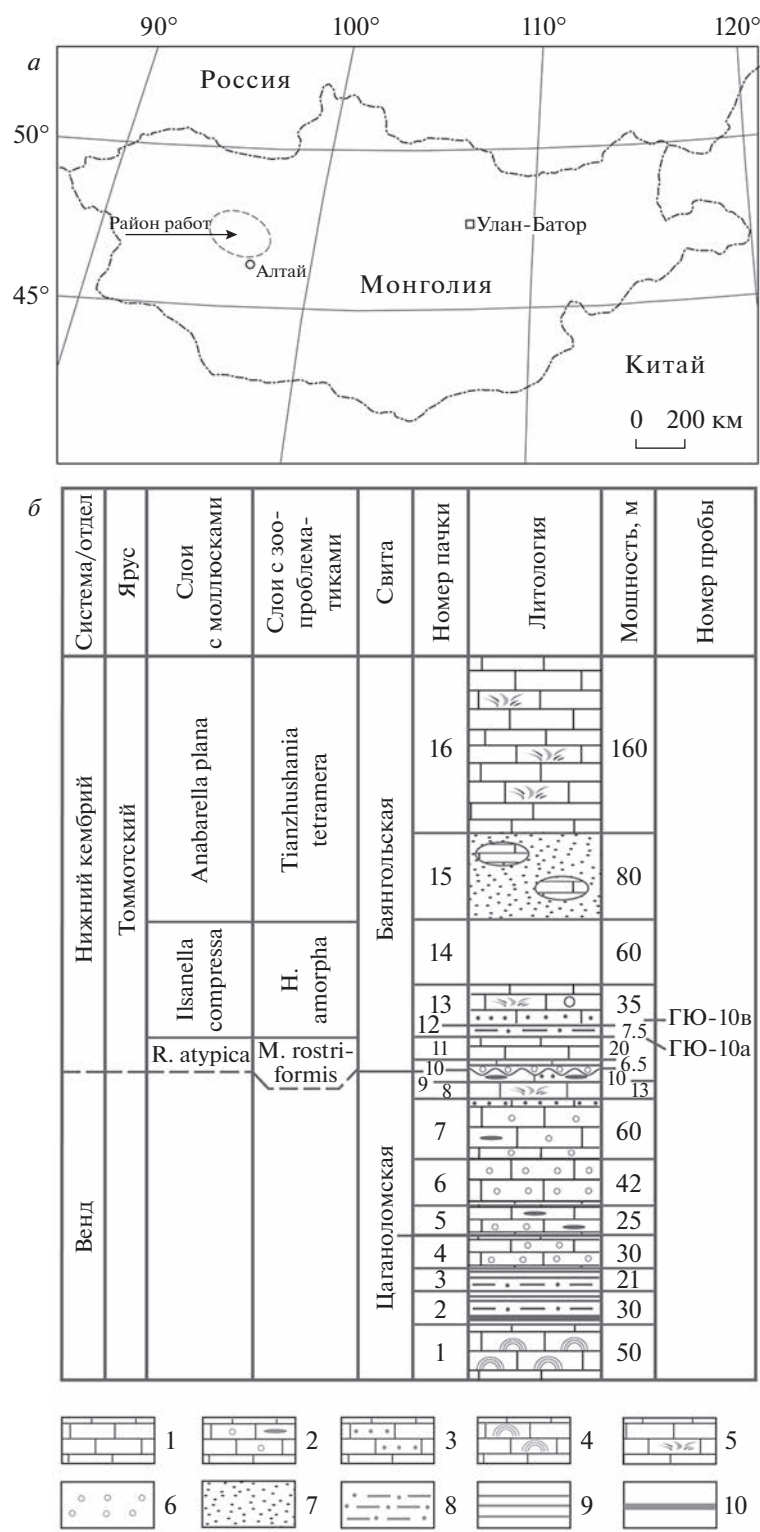


Рис. 1. Местонахождение *Aetholicopalla grandipora* sp. nov.: *a* – схематическая карта Монголии с обозначением места работ; *б* – схематическая стратиграфическая колонка вендских и кембрийских отложений в районе хр. Хэвтэ-Цахир-Нуруу (по: Есакова, Жегалло, 1996, с сокращениями). Обозначения: 1 – известняки, 2 – известняки онколитовые с конкрециями черных кремней, 3 – известняки с замывами песка, 4 – известняки строматолитовые, 5 – известняки водорослевые, 6 – известняки онколитовые, 7 – песчаники мелкозернистые, 8 – аргиллиты, 9 – кремни, 10 – фосфориты.

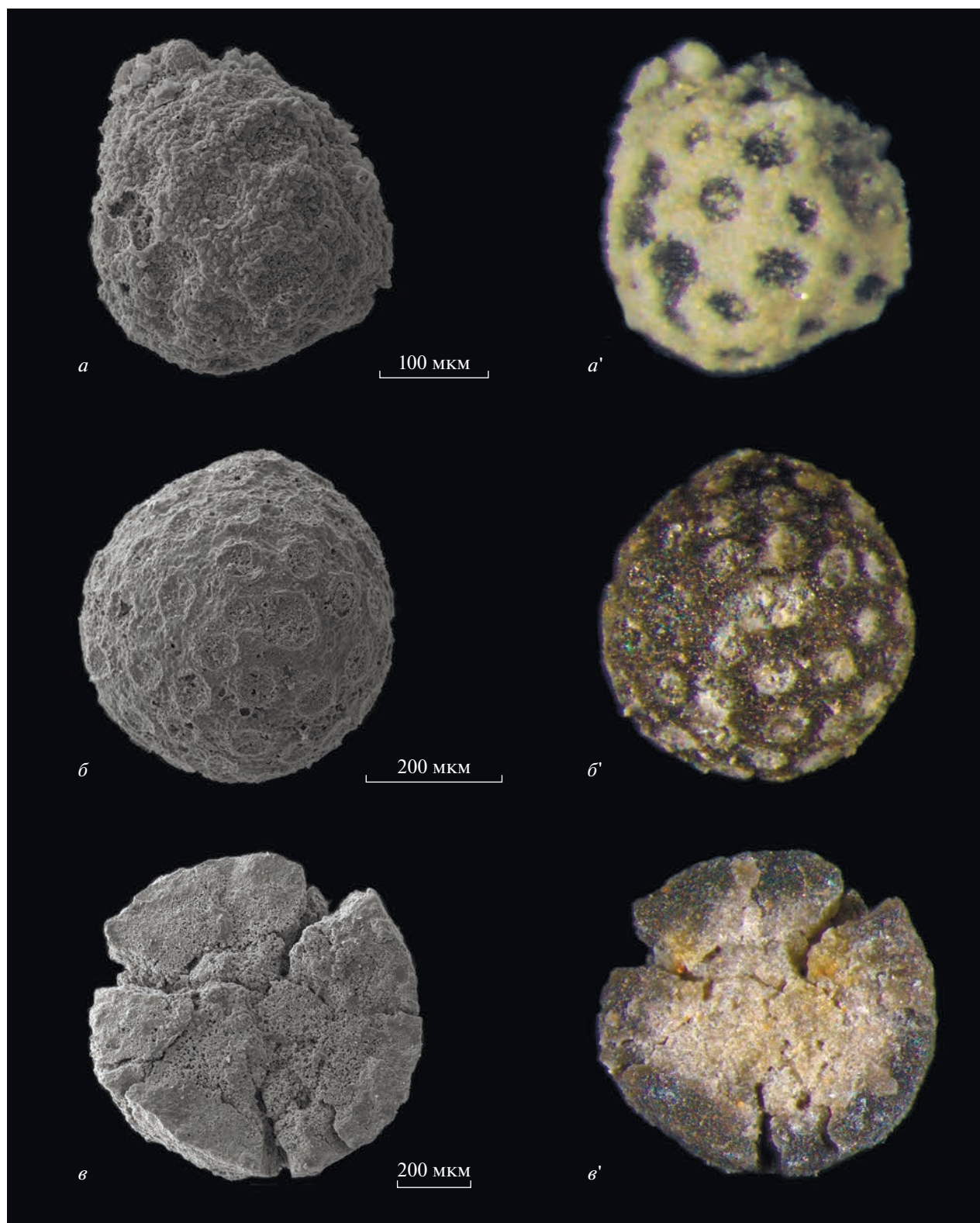


Рис. 2. *Aetholicopalla grandipora* sp. nov.: *a, a'* — экз. ПИН, № 3302/2411; *б, б'* — экз. ПИН, № 3302/2398; *в, в'* — экз. ПИН, № 3302/2008 (*a, б, в* — фотографии под сканирующим электронным микроскопом Tescan Vega II; *a', б', в'* — фотографии тех же экземпляров под световым микроскопом Leica N-165 C).

тархами, яйцевыми капсулами неизвестных животных (см. Parkhaev, Demidenko, 2010, с. 951), либо, возможно, зелеными водорослями (напр., Рагозина, 2009).

Во *вторую группу* входят роды *Olivoooides* Qian, 1977 и *Markuelia* Valkov, 1983. *Olivoooides*, по первоописанию (Qian, 1977), отличаются отсутствием внешней скульптуры и довольно значительной деформацией сфер. Есакова и Жегалло (1996) в объеме этого рода рассматривают также *Pseudoooides* Qian, 1977. В недавних работах было реконструировано внутреннее строение *Olivoooides* и восстановлен жизненный цикл этих ископаемых, от эмбрионов до свободноплавающей личинки (Steiner et al., 2014). Следует также отметить, что стенка *Olivoooides* оказалась гораздо более сложно устроенной — под внешней кожеподобной гладкой оболочкой был обнаружен причудливо скульптурированный слой (см. ссылку выше).

Ископаемые рода *Markuelia* Valkov, 1983 также характеризуются сложным внутренним строением и гладкой внешней оболочкой: внутренняя полость разделена перегородками на ряд камер (Вальков, 1983). В последующие годы была реконструирована морфология *Marquelia*, восстановлен их жизненный цикл (см., напр., Dong et al., 2010). Как и у *Olivoooides*, внешняя стенка *Marquelia* оказалась довольно сложно устроенной, хотя в ископаемом состоянии чаще всего бывает гладкой, инкрустированной.

Сфероморфные микрофоссилии *Tianshandiscus* Qian et Xiao, 1984, известные из нижнекембрийской формации Yurtus в местонахождении Aksu-Wushi, Синьцзян, Китай (Qian, Xiao, 1984), по-видимому, составляют неоднородную группу. Часть из них, возможно, представляет собой одну из форм сохранности *Olivoooides* (см. ниже). Другую часть этих ископаемых сравнивают с расплюснутыми *Archaeooides* (см. Bengtson et al., 1990).

Среди сфероморфных организмов *третьей группы* раньше всего был описан род *Blastulospongia* Pickett et Jell, 1983. Это полые одностенные сферы, пронизанные округлыми отверстиями (Pickett, Jell, 1983). Состав стенки *Blastulospongia* чаще всего кремниевый, что, однако, может быть следствием диагенеза (см. Bengtson, 1986). Описаны четыре вида, различающиеся между собой лишь диаметром сфер, размерами отверстий и числом этих отверстий на единицу площади. Это *B. monothalamos* Pickett et Jell, 1983 из среднего кембрия Нового Южного Уэльса, Австралия (Pickett, Jell, 1983); *B. mindyallica* Bengtson, 1986 из верхнего кембрия Квинсленда, Австралия (Bengtson, 1986); *B. polytretra* Conway Morris et Chen, 1990 из нижнего кембрия Хубэя, Центральный Китай (Conway Morris, Chen, 1990) и *B. minima* Panasen-

ко, 1998 из нижнего кембрия Приморья (низы — середина атдабанского яруса нижнего кембрия), где являются пороодообразующими организмами. *B. minima* в мировой литературе признан *nomen nudum* (напр., Kouchinsky et al., 2017), хотя у вида есть палеонтологическое описание, выделен и изображен голотип (см. Панасенко, 1998). Следует отметить, что *Blastulospongia minima*, скорее всего, относится к какому-то другому таксону микроорганизмов, на что указано в работе А. Кучинского с соавт. (Kouchinsky et al., 2017).

B. monothalamos, помимо типового местонахождения в Австралии, определен также на Сибирской платформе, на Оленекском поднятии, р. Керсюке в основании кембрия, и на р. Алдан в низах пестроцветной свиты, в основании зоны *N. sunnaginicus*, низы томмотского яруса (Хоментовский и др., 1990).

Кроме того, в литературе встречаются упоминания *Blastulospongia* в открытой номенклатуре; иногда эти ископаемые относят к другому таксону. Так, в монографии А.К. Валькова (1987) по биостратиграфии нижнего кембрия востока Сибирской платформы изображена *Blastulospongia*, но определена как *Problematica*; вмещающие отложения относятся к томмотскому ярусу нижнего кембрия. В монографии И.Н. Васильевой (1998) по биостратиграфии нижнего кембрия Сибирской платформы *Blastulospongia* определена как *Markuelia*. В Южном Китае *Blastulospongia* недавно обнаружены в верхней части терранёвия (в томмотском ярусе нижнего кембрия) (Chang et al., 2018). На Сибирской платформе, в западной части Анабарского поднятия они определены в самых низах Серии 2 (атдабанский ярус) (Kouchinsky et al., 2017). На Туруханском поднятии, р. Нижняя Тунгуска, *Blastulospongia* зафиксированы в немакит-далдынских отложениях (Marusin et al., 2019).

Систематическое положение *Blastulospongia* дискуссионно. Их реконструируют как фораминиферы или губок (сфинктозой) (напр., Pickett, Jell, 1983), или как радиолярий (напр., Bengtson, 1986; Панасенко, 1998; Chang et al., 2018). В недавней работе по кембрию Анабарского поднятия Сибири приводятся доказательства того, что скелет *Blastulospongia* был агглютинированным, как у *Platysolenites*, что позволило авторам относить эти ископаемые к простейшим (Kouchinsky et al., 2017). Там также установлено, что скелет сибирских *Blastulospongia* был изначально кремниевым: авторы обнаружили несколько микрофоссилий с разным химическим составом в одной и той же пробе. Из-за скудости признаков *Blastulospongia* вполне очевидно, что виды разных размерностей, которые определяют как разные ви-

ды, могут относиться к разным таксонам надвидового уровня, а может быть, и к разным типам. Кроме того, не исключено, что это могут быть тафоморфы уже известных сфероморфных микрофоссилий, в частности, инкрустации их внешней поверхности.

Наиболее изученным и распространенным организмом *третьей группы* является род *Aetholico-palla* Conway Morris in Bengtson et al., 1990 с единственным видом *A. adnata*. Это полые сфероидальные микрофоссилии с относительно тонкой перфорированной стенкой, при жизни прикрепленные к субстрату (Bengtson et al., 1990). Несмотря на обширные наблюдения, так и не удалось уверенно привязать его к какому-либо современному типу. Лишь в тексте было высказано предположение о принадлежности *Aetholico-palla* к губкам. Авторы таксона исследовали его на основе весьма представительной коллекции из палеобассейна Центральной Австралии, из нижнекембрийских известняков Paraga и Ajax (Bengtson et al., 1990), которые сопоставляются с трилобитовыми зонами Paragaia tatei и Abadiella huoi атдабанского яруса Сибирской платформы. В Австралии *Aetholico-palla* известна также из нижнекембрийских известняков атдабана—ботомы и тойона п-ова Йорк и хребта Флиндерс (Gravestock et al., 2001; Torper et al., 2009). Следует отметить, что еще в 1988 г. М. Кербер описал схожие фоссилии из атдабана—ботомы района Montagne Noir во Франции как *Archaeooides granulatus* (Kerber, 1988). Позднее, во Франции же *Aetholico-palla* была обнаружена в известняках Heraultia томмотского яруса палеобассейна Northern Montagne Noire (Devaere et al., 2013). В Германии *Aetholico-palla* найдены в терригенных породах атдабана—ботомы в синклинии Gorlitz верхней части пачки Людвигсдорф (Elicki, 1998) [ранее этот таксон был описан как *Archaeooides granulatus* Qian, 1977 (Elicki, Shnaider, 1992)]. В Южной Антарктике *Aetholico-palla* встречена в эрратических валунах раннекембрийского (ботомского) возраста (Wrona, 2004). В Италии, на о. Сардиния *Aetholico-palla* известна лишь по единичным находкам из пограничных отложений серии 2–3 (примерно тойонский—амгинский ярус Сибирской платформы) (Elicki, Pillola, 2004). На Сибирской платформе *Aetholico-palla* найдена в Учуро-Майском районе, р. Немкей, в отложениях томмотского яруса (зона N. sunnaginicus), изображена в: Розанов и др. (2010, табл. 54, фиг. 6), но определена как *Archaeooides granulatus* Qian. На севере Сибирской платформы *Aetholico-palla* известна из эмяксинской свиты нижнего кембрия бассейна р. Большая Куонамка; вмещающие отложения относятся к зоне Calodiscus—Erbiella нижней части ботомского яруса (Kouchinsky et al., 2015). На

Анабарском поднятии *Aetholico-palla* обнаружена в низах атдабанского яруса (lowermost Stage 2) и определена как *Archaeooides granulatus* Qian, 1977 (Kouchinsky et al., 2017, фиг. 82G.). В Южном Китае *Aetholico-palla* известна из отложений терранёвского отдела, биозоны Paragloborilus subglobosus—Purella squamulosa (Yang et al., 2014), которая входит в состав томмотского яруса. Наконец, в недавней работе по кембрию севера Ирана описана представительная коллекция этих сфероморфных микрофоссилий (Devaere et al., 2021). Здесь они имеют довольно широкое стратиграфическое распространение — от кембрийской части терранёвия до Отдела 2 включительно, что соответствует интервалу томмот—тойон нижнего кембрия на Сибирской платформе.

Следует заметить, что выделенный десятилетием ранее на хр. Малый Каратау род *Gaparella* Missarzhevsky in Missarzhevsky et Mambetov, 1981 имеет сходную внешнюю морфологию. По представлению автора таксона, стенки этих ископаемых пронизаны многочисленными порами, расположенными на сосочковидных образованиях, равномерно распределенных по поверхности; наиболее крупные экземпляры имеют лепешковидную форму (Миссаржевский, Мамбетов, 1981), что может служить признаком седентарного образа жизни. Систематическое положение *Gaparella* не установлено. В.В. Миссаржевский (Миссаржевский, Мамбетов, 1981) сравнил их сначала с археоциатами *Frasuacyathus*, указав, однако, на значительные отличия в их строении, а в последующем — с фораминиферами (Миссаржевский, 1989).

При изучении нового материала и исследовании тафоморф *Gaparella*, возможно, окажется, что этот род является старшим синонимом *Aetholico-palla*, хотя в современных работах он стоит чаще всего в списках синонимов у рода *Archaeooides* (напр., Рагозина, 2009; Parkhaev, Demidenko, 2010 и др.). С другой стороны, “пористость” *Gaparella* может быть следствием перехода организма в ископаемое состояние или отмывки — изначально не перфорированные сосочки могут обломаться, что приведет к видимости “пористости” стенки. Т.е., необходимо подробно исследовать ряды сохранности *Gaparella* из типового местонахождения.

Из приведенного обзора видно, что *Aetholico-palla* довольно широко распространены географически и стратиграфически. Новые данные о строении нового вида сфероморфных микрофоссилий *A. grandipora* sp. nov. Западной Монголии помогают уточнить морфологию, систематику и распространение этого рода проблематик.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

ТИП PORIFERA (?)

КЛАСС, ОТРЯД INCERTAE SEDIS

INCERTAE FAMILIAE

Род *Aetholicopalla* Conway Morris in Bengtson et al., 1990*Aetholicopalla grandipora* Luzhnaya, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1–8; табл. V, фиг. 1–8 (см. вклейку)

Archaeooides granulatus: Kerber, 1988, с. 189–190, табл. II, фиг. 15 (part.); Воронин и др., 1982, с. 61, табл. VI, фиг. 6, 7; Есакова, Жегалло, 1996, с. 148, табл. VIII, фиг. 15 (part.).

На з в а н и е в и д а от *grandis* *lat.* — большой, крупный и *porus* *lat.* — отверстие.

Г о л о т и п — ПИН, № 3302/2280; Монголия, Дзавханский р-н, хр. Хэвтэ-Цахир-Нуруу (обр. ГЮ-10в-86); нижний кембрий, низы томмотского яруса, низы слоев с моллюсками *Isanel-la compressa*.

О п и с а н и е (рис. 2; 4, *a*; 6). Сфероидальные микрофоссилии с твердым, но гибким минеральным скелетом. Стенка перфорированная, тонкая, двойная; есть внутренняя полость (рис. 6).

Размеры ископаемых от 0.3 до 1.2 мм. Чаще всего с увеличением размеров фоссилии приобретают все более неправильную форму (табл. V, фиг. 1, 5, 8). Гистограмма распределения ископаемых в зависимости от диаметра носит бимодальный характер (рис. 5, *a*), что свидетельствует о наличии двух размерных классов — вероятно, жизненных форм, например, планктонной и бентосной. Планктонные формы почти шаровидные (табл. IV), а бентосные — изометрической формы и имеют площадки прикрепления к донному субстрату (табл. V).

Отверстия на поверхности стенок круглые, их диаметр составляет от 0.04 до 0.09 мм; по большей части он увеличивается по мере увеличения размеров самих ископаемых (рис. 5, *b*); отверстия довольно равномерно распределены по поверхности с разной частотой у разных экземпляров — от четырех до восьми на единицу площади (напр., табл. IV, фиг. 2, 7). У одного и того же ископаемого отверстия могут быть разного диаметра (табл. V, фиг. 1). Внешняя поверхность стенки между отверстиями часто имеет ретикулярную структуру (табл. IV, фиг. 2, 6; табл. V, фиг. 1), что может быть как отражением первоначального волокнистого сетчатого строения, так и следствием ячеистого выветривания однородного вещества.

По образу жизни эти организмы, вероятно, были фильтраторами.

Р а з м е р ы в м м: D — диаметр описанной вокруг ископаемого окружности, d — диаметр

вписанной окружности, *dp* — диаметр отверстий, S — густота отверстий на единицу площади.

№ п/п	Экз. ПИН, №	D, мм	d, мм	dp, мм	S
01	3302/2411	0.299	0.264	0.054	5.50
02	3302/2402	0.304	0.281		
03	3302/2401	0.319	0.268		
04	3302/2084	0.326	0.303	0.056	6.00
05	3302/2189	0.394	0.366	0.053	5.00
06	3302/2198	0.405	0.362	0.053	8.00
07	3302/2404	0.410	0.336	0.048	
08	3302/2231	0.424	0.391	0.052	7.00
09	3302/2420	0.429	0.385	0.065	4.00
10	3302/2139	0.442	0.388	0.062	4.00
12	3302/2078	0.452	0.350	0.042	
12	3302/2175	0.452	0.411	0.079	5.00
13	3302/2399	0.454	0.413	0.059	5.00
14	3302/2050	0.458	0.435	0.066	
15	3302/2413	0.467	0.434	0.052	5.50
16	3302/2397	0.470	0.433	0.053	
17	3302/2416	0.474	0.439	0.058	5.00
18	3302/2222	0.479	0.435	0.077	5.00
29	3302/2398	0.488	0.457	0.054	5.00
20	3302/2405	0.488	0.456	0.061	5.00
21	3302/2235	0.501	0.457	0.063	7.50
22	3302/2167	0.521	0.472	0.058	5.00
23	3302/2394	0.527	0.468	0.074	4.00
24	3302/2021	0.553	0.515		
25	3302/2042	0.572	0.444	0.071	6.00
26	3302/2391	0.573	0.540	0.062	4.50
27	3302/2028	0.578	0.527	0.054	
28	3302/2073	0.578	0.530	0.063	6.00
29	3302/2409	0.611	0.571	0.071	5.00
30	3302/2143	0.613	0.524	0.080	4.00
31	3302/2001	0.627	0.534	0.071	5.00
32	3302/2157	0.630	0.583	0.076	4.00
33	3302/2005	0.665	0.616	0.065	5.00
34	3302/2107	0.694	0.609	0.066	6.00
35	3302/2102	0.720	0.695	0.073	6.50
36	3302/2029	0.837	0.798		
37	3302/2113	0.918	0.853	0.080	3.50
38	3302/2034	1.006	0.949		
39	3302/2241	1.015	0.770	0.099	4.00
40	3302/2071	1.051	0.653	0.077	5.00
41	3302/2280	1.149	0.901	0.079	4.00
42	3302/2024	1.238	1.124	0.071	4.50

С р а в н е н и е. От *A. adnata* Conway Morris in Bengtson et al., 1990 — типового вида рода — отличается более округлыми и крупными отверстиями

на поверхности стенки. Кроме того, у *A. adnata* описаны червеобразные внутренние структуры, которые, на наш взгляд, являются артефактом.

Распространение. Помимо типового местонахождения, нижний кембрий, атдабан-ботома Франции, район Montagne Noir; томмотский ярус Западной Монголии.

Материал. Помимо голотипа, 41 паратип и более 30 экз. из типового местонахождения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Тафономия и реконструкция. Чаще всего в нашем материале *Aetholicopalla grandipora* sp. nov. сохраняются в виде шаровидных остатков размером менее миллиметра, с мелкими выпуклыми или вогнутыми округлыми образованиями, рассеянными по внешней поверхности ископаемых. В световом микроскопе внешняя поверхность либо светлая с темными крапинами, либо, наоборот, темная со светлыми (рис. 2, *a'*, *б'*). В сканирующем электронном микроскопе замечен рельеф — “крапины” либо слабовогнутые (табл. IV, фиг. 3, 4), либо выпуклые (табл. V, фиг. 7), причем гранулометрический состав породы на поверхности ископаемого и на его выпуклых частях различается (табл. IV, фиг. 8). Таким образом, мы имеем две формы сохранности — (1) остатки внешней тонкой двустенной перфорированной оболочки организмов и (2) внутренние ядра, отливки формы и рельефа внутренней полости, где столбики — остатки засыпанных осадком отверстий (об этом свидетельствует и разница гранулометрического состава поверхности). Тонкая стенка была достаточно жесткой, минеральной — встречаются экземпляры с расколотой трещинами растяжения внешней поверхностью (табл. IV, фиг. 5). В то же время она обладала некоторой гибкостью, поскольку некоторые ископаемые несколько деформированы (табл. IV, фиг. 3). На расколотых экземплярах видно, что стенка была двуслойная, перфорированная (рис. 3; табл. IV, фиг. 6). Встречаются разбитые формы в виде конкреций, у которых отчетливо видна внутренняя полость (рис. 2, *в*).

Таким образом, ископаемое можно реконструировать как полый тонкостенный сфероид, испещренный круглыми отверстиями. Возможно, эти отверстия представляли собой поры, но тогда трудно объяснить, как происходил ток воды в этой системе. Можно предположить также наличие более мелких отверстий, которые не сохраняются из-за малых размеров. В пользу этого предположения свидетельствует наличие ретикулярной структуры у некоторых экземпляров (табл. IV, фиг. 6; табл. V, фиг. 1). Тогда можно допустить и наличие мелких пор — для входящего

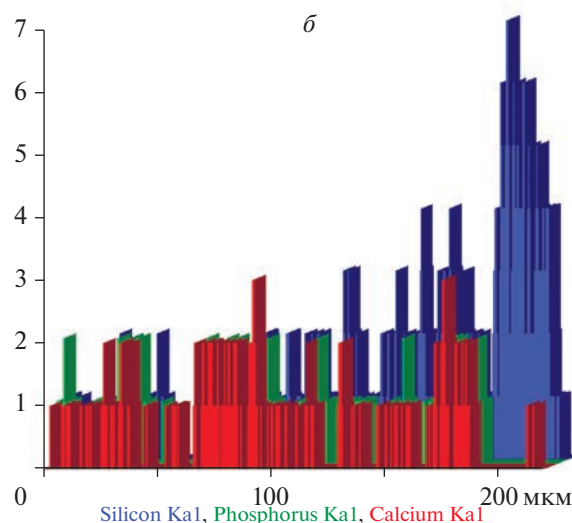
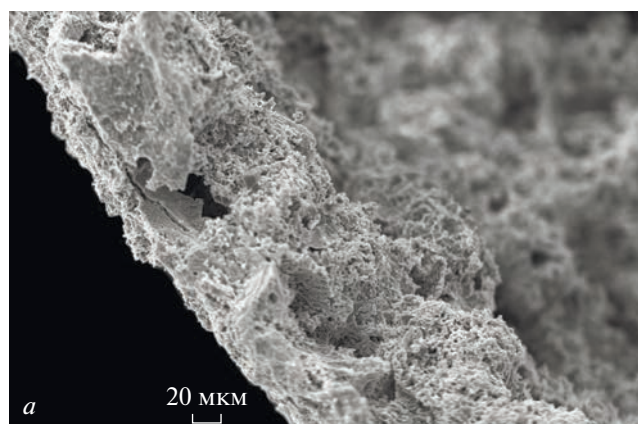


Рис. 3. Химический состав стенки *Aetholicopalla grandipora* sp. nov., экз. ПИН, № 3302/2024 (по вертикали отложена процентная доля элемента).

потока, и наличие округлых устьев — для исходящего. Но этот вопрос требует дополнительной проработки.

Минеральный состав. Поверхность *A. grandipora* sp. nov. имеет примерно тот же минеральный состав, что и прочие моллюски и мелкие скелетные проблематики (SSF) этого местонахождения — среди преобладающих элементов определены углерод, кальций и фосфор (рис. 4). Это свидетельствует о значительных посмертных изменениях вещества скелетов; кроме того, состав мог измениться в процессе отмычки материала в уксусной кислоте.

Следует отметить, что у сфероморфных фоссилий состав поверхности неоднородный — на столбиках наблюдается повышенное содержание кремнезема (рис. 4, *a*, 1), что подтверждает заключение о посмертном заполнении мелких отверстий стенки терригенным материалом. Кроме того, у них на внутренних частях стенки повы-

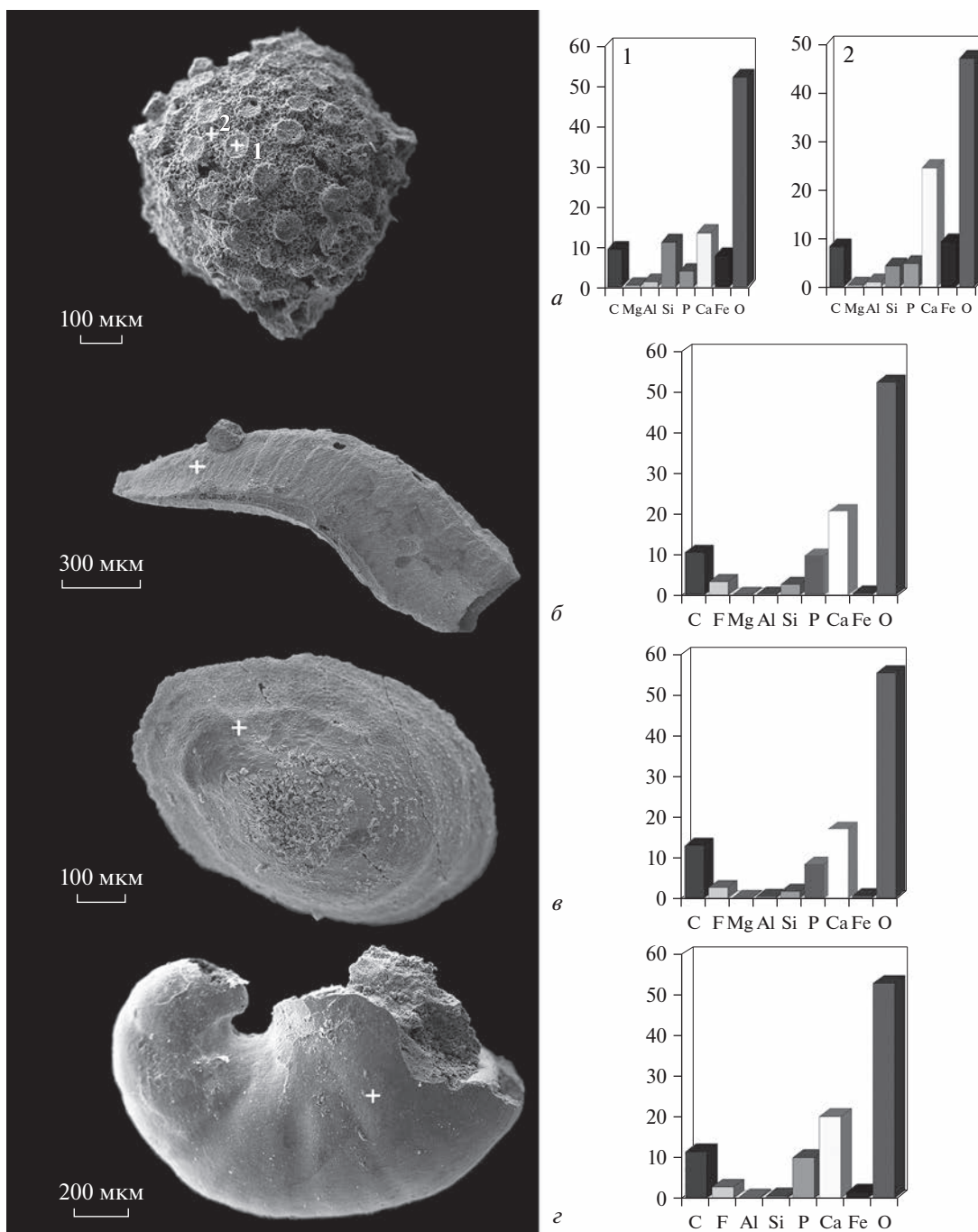


Рис. 4. Элементный состав микрофоссилий: *а* – *Aetholicopalla grandipora* sp. nov., экз. ПИН, № 3302/2353; *б* – *Lorochites* sp., экз. ПИН, № 3302/2287, *в* – *Scenella* sp., экз. ПИН, № 3302/2346; *з* – *Latouchella korobkovi* (Vostokova, 1962), экз. ПИН, № 3302/2352 (определения проблематик и моллюсков Ю.Е. Демиденко и П.Ю. Пархаева); крестиками помечены точки анализов.

шенное содержание кремнезема (рис. 3, *б*). Таким образом, *A. grandipora* sp. nov. в данном местонахождении сохраняются, благодаря фосфатной и кремнистой минерализации.

Установлено, что кембрийские моллюски и скелетные проблематики изначально имели кар-

бонатные раковины. Вполне разумно предположить аналогичный состав и для стенки *A. grandipora* sp. nov.

Систематическое положение. При обзоре кембрийских сфероморфных микрофоссилий (см. выше) упоминалось о различных вариантах их ре-

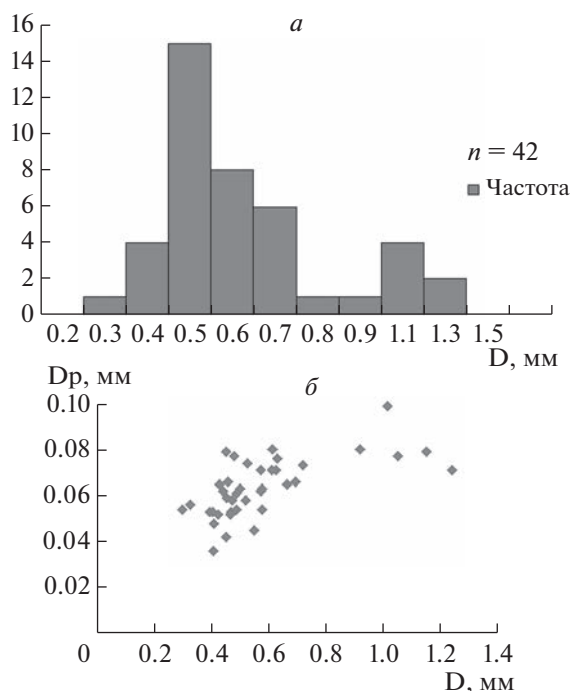


Рис. 5. Морфометрические показатели *Aetholicopalla grandipora* sp. nov.: *a* — график распределения экземпляров в зависимости от их диаметров (*D*); *б* — диаграмма рассеяния параметров *D/dp*, где *D* — диаметр ископаемого, *dp* — диаметр отверстий.

конструкции — от простейших, губок до эмбрионов и растений. Морфологические признаки, выявленные при изучении нашего материала, позволяют относить род *Aetholicopalla* к пробле-

матичным скелетным Porifera, но без привязки к какому-либо таксону более низкого ранга. Наиболее близкими к *Aetholicopalla* по внешней морфологии являются ювенильные однокамерные стадии сфинктозой, микроскопические одностенные археоциаты и мелкие шаровидные губки, но с уверенностью судить о родстве *Aetholicopalla* с этими таксонами пока не получается. От сфинктозой и археоциат их отличает внешняя форма, а от известковых губок — отсутствие спикул. Кроме того, сфинктозой появляются в ископаемой летописи гораздо позже.

Ранняя летопись Porifera. По последним данным молекулярных часов, тип Porifera должен был появиться на отметке примерно 1000 млн лет назад, в неопротерозое (Dohrmann, Wörheide, 2017). Ископаемая летопись свидетельствует о его более позднем появлении. Остановимся на наиболее ярких находках.

Недавно были открыты микроскопические червеобразные структуры, которые напоминают белковый скелет современных роговых губок (Turner, 2021), в строматолитах рифов Little Dal с возрастом 890 млн лет на северо-западе Канады. Эти находки были названы древнейшими телесными остатками губок, но не все исследователи согласны с этим мнением. У *Otavia* из тония (760 млн лет) и эдиакария Намибии, интерпретированных как древние губки (Brain et al., 2012), отсутствуют регулярная пористость на поверхности стенки и зона крепления к субстрату. *Eosuthispongia* из эдиакария Китая (Yin et al., 2015) описана по единственному экземпляру, поэтому

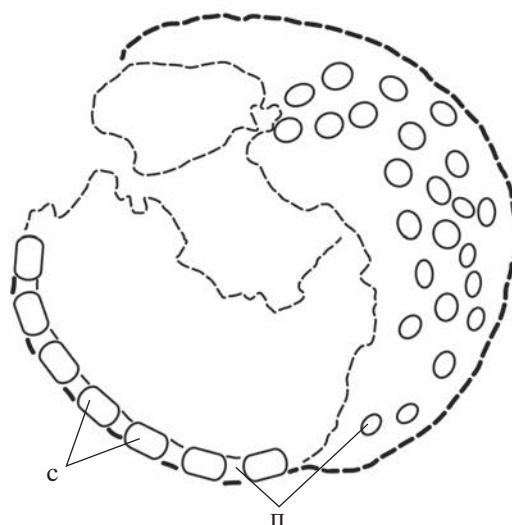
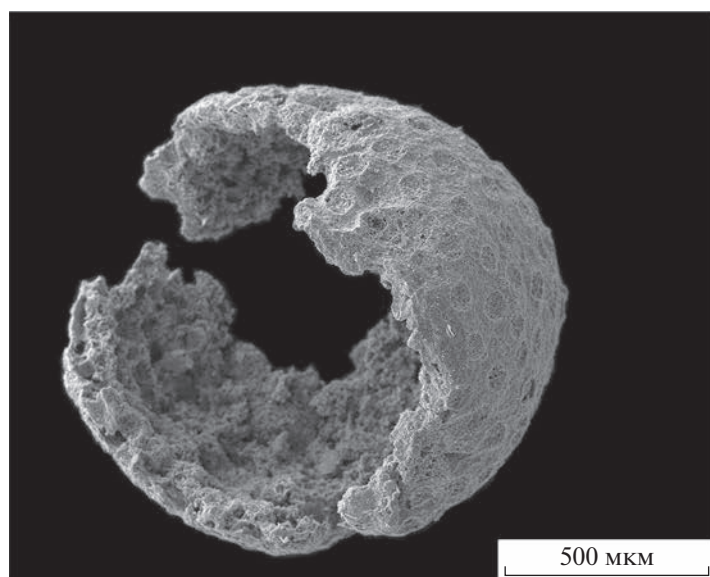


Рис. 6. Интерпретационная прорисовка *Aetholicopalla grandipora* sp. nov., экз. ПИН, № 3302/2024: *с* — стенка, *п* — отверстия.

ее морфология охарактеризована недостаточно. Вендские формы, известные из разрезов Юго-Восточного Беломорья, Австралии и Монголии, нельзя с уверенностью относить к губкам — у части из них неизвестна перфорация стенок, у других неподходящая для фильтраторов гидродинамика, спикулы третьих вообще оказываются кристаллами (см. Antcliffe et al., 2014). Обзор многих вендских скелетных организмов приведен в работе Е.А. Сережниковой (Serezhnikova, 2014), но все они представляют собой весьма проблематичные формы.

По вопросу определения биомаркеров древних губок также существует обширная литература, но и по этой проблеме нет единого мнения. В недавней работе И.М. Бобровского с соавт. (Bobrovskiy et al., 2021) показано, что биомаркеры, определяемые как типичные для губок (C_{30} 24-isopropylcholestone) могут быть продуктом изменения C_{29} стеролов, которые обычны для зеленых водорослей.

Таким образом, получается, что докембрийская история Porifera сложна и неоднозначна, и что раннекембрийские проблематичные формы, такие как *Aetholicoralla*, могут стоять в самом начале ископаемой летописи скелетных губок в широком смысле.

* * *

Авторы признательны акад. А.Ю. Розанову за общее руководство темой исследования, акад. М.А. Федонкину за неизменное дружеское участие и плодотворное обсуждение рукописи, А.Ю. Иванцову за обсуждение материала, критическое прочтение рукописи и полезные замечания, Р.А. Ракитову за помощь в микроскопических исследованиях, Ю.Е. Демиденко и П.Ю. Пархаеву за определение кембрийских микрофоссилий и консультации по научной обработке материала, И.М. Бобровскому, А.Ю. Журавлеву и А.Л. Наговицыну за помощь в подборе иностранной литературы.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 20-55-44010 Монг_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вальков А.К. Биостратиграфия нижнего кембрия востока Сибирской платформы (Юдомо-Оленекский регион). М.: Наука, 1987. 136 с.
- Васильева Н.И. Мелкая раковинная фауна и биостратиграфия нижнего кембрия Сибирской платформы. СПб., 1998. 139 с.
- Воронин Ю.И., Воронова Л.Г., Григорьева Н.В. и др. Граница докембрия и кембрия в геосинклинальных областях (опорный разрез Саланы-Гол, МНР). М.: Наука, 1982. 152 с. (Тр. ССМПЭ. Вып. 18).
- Дроздова Н.А. Водоросли в органогенных постройках нижнего кембрия Западной Монголии. М.: Наука, 1980. 137 с. (Тр. ССМПЭ. Вып. 10).
- Есакова Н.В., Жегалло Е.А. Биостратиграфия и фауна нижнего кембрия Монголии. М.: Наука, 1996. 216 с. (Тр. ССМПЭ. Вып. 46).
- Коробов М.Н. Биостратиграфия нижнего кембрия и карбона Монголии. М.: Наука, 1980. 192 с. (Тр. ССМПЭ. Вып. 26).
- Методика палеонтологических исследований / Ред. Каммел Б., Рауп Д. М.: Мир, 1973. 392 с.
- Миссаржевский В.В. Древнейшие скелетные окаменелости и стратиграфия пограничных толщ докембрия и кембрия. М.: Наука, 1989. 238 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 443).
- Миссаржевский В.В., Мамбетов А.М. Стратиграфия и фауна пограничных слоев кембрия и докембрия Малого Каратау. М.: Наука, 1981. 92 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 326).
- Панасенко Е.С. Новые необычные микрофоссилии из пелагических кремнистых отложений кембрия. Владивосток: Дальневосточный геологический институт РАН, 1998. <http://www.fegi.ru/primorye/geology/panas.htm>.
- Рагозина А.Л. Акритархи, микрофоссилии и проблематики вендо-кембрийских отложений // Палеонтология Монголии. Флора фанерозоя. М.: ГЕОС, 2009. С. 18–22.
- Розанов А.Ю., Пархаев П.Ю., Демиденко Ю.Е. и др. Ископаемые стратотипы ярусов нижнего кембрия. М.: ПИН РАН, 2010. 380 с.
- Физические и химические методы исследования в палеонтологии. М.: Наука, 1988. 189 с.
- Хоментовский В.В., Вальков А.К., Карлова Г.А. Новые данные по биостратиграфии переходных зон вендо-кембрийских слоев в бассейне среднего течения р. Алдан // Поздний докембрий и ранний палеозой Сибири. Вопросы региональной стратиграфии. Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1990. С. 3–57.
- Antcliffe J.B., Callow R.H., Brasier M.D. Giving the early fossil record of sponges a squeeze // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 2014. V. 89. P. 972–1004.
- Bengtson S. Siliceous microfossils from the Upper Cambrian of Queensland // Alcheringa. 1986. V. 10. № 3. P. 195–216.
- Bengtson S., Conway Morris S., Cooper B.J. et al. Early Cambrian Fossils from South Australia. Brisbane: Assoc. of Australasian Palaeontologists, 1990. 364 p.
- Bobrovskiy I., Hope J.M., Nettersheim B.J. et al. Algal origin of sponge sterane biomarkers negates the oldest evidence for animals in the rock record // Nat. Ecol. Evol. 2021. V. 5. № 2. P. 165–168.
- Brain C.K.B., Prave A.R., Herd D.A. et al. The first animals: ca. 760-million-year-old sponge-like fossils from Namibia // South Afr. J. Sci. 2012. V. 108. № 1/2. P. 83–90. <https://doi.org/10.4102/sajs.v108i1/2.658>
- Chang Sh., Feng Q., Zhang L. New siliceous microfossils from the Terreneuvian Yanjiahe Formation, South China:

- The possible earliest radiolarian fossil record // J. Earth Sci. 2018. V. 29. № 4. P. 912–919.
- Conway Morris S., Chen M. Blastulospongia polytretra n. sp., an enigmatic organism from the Lower Cambrian of Hubei, China // J. Paleontol. 1990. V. 64. № 1. P. 26–30.
- Devaere L., Clausen S., Steiner M. et al. Chronostratigraphic and palaeogeographic significance of an early Cambrian microfauna from the Hérault Limestone, northern Montagne Noire, France // Palaeontol. Electron. 2013. V. 16. № 2. 17A. 91p.
- Devaere L., Korn D., Ghaderi A. et al. New and revised small shelly fossil record from the lower Cambrian of northern Iran // Papers in Palaeontol. 2021. V. 7. Pt 4. P. 2141–2181.
- Dohrmann M., Wörheide G. Dating early animal evolution using phylogenomic data // Sci. Rep. 2017. V. 7. № 3599. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03791-w>
- Dong X.-P., Bengtson S., Gostling N.J. et al. The anatomy, taxonomy, and systematic affinity of Markuelia: Early Cambrian to Early Ordovician scalidophorans // Palaeontology. 2010. V. 53. Pt 6. P. 1291–1314.
- Elicki O. First report of Halkieria and enigmatic globular fossils from the central European Marianian (Lower Cambrian, Görlitz syncline, Germany) // Rev. Esp. paleontol. 1998. N° extraordinario, Homenaje al prof. Gonzalo Vidal. P. 51–64.
- Elicki O., Pillola G.L. Cambrian microfauna and palaeoecology of the Campo Pisano Formation at Gutturu Pala (Iglesiente, SW Sardinia, Italy) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2004. V. 43. P. 383–401.
- Elicki O., Schneider J. Lower Cambrian (Atdabanian/Botomian) shallow-marine carbonates of the Gorlitz Synclorium (Saxony/Germany) // Facies. 1992. V. 26. P. 55–66.
- Gravestock D.I., Alexander E.M., Demidenko Yu.E. et al. The Cambrian Biostratigraphy of the Stansbury Basin, South Australia. Moscow: IAPC “Nauka/Interperiodica”, 2001. 344 p. (Trans. Palaeontol. Inst. RAS. V. 282).
- Kerber M. Mikrofossilien aus unterkambrischen Gesteinen der Montagne Noire, Frankreich // Palaeontogr. A. 1988. V. 202. S. 127–203.
- Khomentovsky V.V., Gibsher A.S. The Neoproterozoic–lower Cambrian in northern Gobi-Altay, western Mongolia: regional setting, lithostratigraphy and biostratigraphy // Geol. Mag. 1996. V. 133. № 4. P. 371–390.
- Kouchinsky A., Bengtson S., Clausen S., Vendrasco M.J. An early Cambrian fauna of skeletal fossils from the Emyaksin Formation, northern Siberia // Acta Palaeontol. Pol. 2015. V. 60. № 2. P. 421–512.
- Kouchinsky A., Landing E., Steiner M. et al. Terreneuvian stratigraphy and faunas from the Anabar Uplift, Siberia // Acta Palaeontol. Pol. 2017. V. 62. P. 311–440.
- Marusin V.V., Kochnev B.B., Karlova G.A., Nagovitsin K.E. Resolving Terreneuvian stratigraphy in subtidal–intertidal carbonates: palaeontological and chemostratigraphical evidence from the Turukhansk Uplift, Siberian Platform // Lethaia. 2019. V. 52. № 4. P. 464–485.
- Parkhaev P.Yu., Demidenko Yu.E. Zooproblematica and Mollusca from the Lower Cambrian Meishucun section (Yunnan, China) and taxonomy and systematics of the Cambrian small shelly fossils of China // Paleontol. J. 2010. V. 44. № 8. P. 883–1161.
- Pickett J., Jell P.A. Middle Cambrian Sphinctozoa (Porifera) from New South Wales // Mem. Assoc. Australas. Palaeontol. 1983. V. 1. P. 85–92.
- Qian J., Xiao B. An Early Cambrian small shelly fauna from Aksu-Wushi region, Xinjiang // Prof. Pap. Stratigr. Palaeontol. 1984. V. 13. P. 65–90.
- Qian Yi. Hyolitha and some problematica from the Lower Cambrian Meishucun Stage in Central and SW China // Acta Palaeontol. Sin. 1977. V. 16. № 2. P. 255–278 [in Chinese].
- Serezhnikova E.A. Skeletogenesis in problematic Late Proterozoic lower Metazoa // Paleontol. J. 2014. V. 48. № 14. P. 1457–1472.
- Steiner M., Qian Y., Li G. et al. The developmental cycles of early Cambrian Olivoidae fam. nov. (?Cycloneuralia) from the Yangtze Platform (China) // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2014. V. 398. P. 97–124.
- Topper T.P., Brock G.A., Skovsted C.B., Paterson J.R. Shelly fossils from the lower Cambrian Pararaia bunyeroensis Zone, Flinders Ranges, South Australia // Mem. Assoc. Australas. Palaeontol. 2009. V. 37. P. 199–246.
- Turner E.C. Possible poriferan body fossils in early Neoproterozoic microbial reefs // Nature. 2021. V. 596. № 7870. P. 87–91.
- Wrona R. Cambrian microfossils from glacial erratics of King George Island, Antarctica // Acta Palaeontol. Pol. 2004. V. 49. № 1. P. 13–56.
- Yang B., Steiner M., Li G. et al. Terreneuvian small shelly faunas of east Yunnan (South China) and their biostratigraphic implications // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2014. V. 398. P. 28–58.
- Yin Z., Zhu M., Davidson E.H. et al. Sponge grade body fossil with cellular resolution dating 60 Myr before the Cambrian // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2015. V. 112. P. E1453–E1460.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–8. *Aetholicopalla grandipora* sp. nov.: 1 – экз. ПИН, № 3302/2139; 2 – экз. ПИН, № 3302/2189; 3 – экз. ПИН, № 3302/2042; 4 – экз. ПИН, № 3302/2398; 5 – экз. ПИН, № 3302/2053; 6 – экз. ПИН, № 3302/2005; 7, 8 – экз. ПИН, № 3302/2102; Монголия, Дзабханский р-н, хр. Хэвтэ-Цахир-Нуруу; нижний кембрий, низы томмотского яруса, низы слоев с моллюсками *Ilsanella compressa*.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1–8. *Aetholicopalla grandipora* sp. nov.: 1 – голотип ПИН, № 3302/2280; 2 – экз. ПИН, № 3302/2241; 3 – экз. ПИН, № 3302/2328; 4 – экз. ПИН, № 3302/2326; 5 – экз. ПИН, № 3302/2071; 6 – экз. ПИН, № 3302/2333; 7 – экз. ПИН, № 3302/2375; 8 – экз. ПИН, № 3302/2311; Монголия, Дзабханский р-н, хр. Хэвтэ-Цахир-Нуруу; нижний кембрий, низы томмотского яруса, низы слоев с моллюсками *Ilsanella compressa*.

Problematical Porifera from the Lower Cambrian of Western Mongolia

E. A. Luzhnaya¹, E. A. Zhegallo¹, L. V. Zaitseva¹, A. L. Ragozina¹

¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

From the lower part of the Tommotian Stage of the Lower Cambrian of Western Mongolia, ridge Hevte-Tsakhir-Nuruu described a new species of problematical microfossils of the genus *Aetholicopalla* Conway Morris in Bengtson et al., 1990, whose representatives are sometimes the dominants of the Early Cambrian taphocoenoses. *A. grandipora* sp. nov. — spheroidal organisms with initially carbonate (?) skeleton; planktonic and benthic forms described; the latter have a variable shape and attachment sites to the bottom substrate. The outer wall of the fossils is perforated, thin, double; the functional implication of the holes is unclear; be present an internal cavity. By mode of existence, these organisms were probably filter feeders. Geochemical analysis of various taphomorphs showed that *A. grandipora* sp. nov. preserved by phosphate and siliceous mineralization in the early stages of fossilization. The set of recognized characters allows us to attribute *Aetholicopalla* to the first skeletal Porifera of an unclear taxonomic position; perhaps these were juvenile forms of organisms close to archaeocyates.

Keywords: Mongolia, Lower Cambrian, Porifera, SSF, spherical problematics, fossilization

