

На правах рукописи



ИВАНЦОВ Андрей Юрьевич

**ПАЛЕОБИОЛОГИЯ PROARTICULATA
И ПРОБЛЕМА СТАНОВЛЕНИЯ BILATERIA**

Специальность 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва – 2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Палеонтологическом институте им. А.А. Борисьяка Российской академии наук (ПИН РАН)

Официальные оппоненты:

Островский Андрей Николаевич

доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии беспозвоночных Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Толмачева Татьяна Юрьевна

доктор геолого-минералогических наук, заместитель директора по научной работе Федерального государственного бюджетного учреждения Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского («ВСЕГЕИ»)

Малахов Владимир Васильевич

доктор биологических наук, академик РАН, заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН)

Защита состоится 27 марта 2024 г. в 14:00 на заседании диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01) на базе ПИН РАН по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (г. Москва, Ленинский пр-т, д. 33) и на официальном сайте ПИН РАН: <https://www.paleo.ru/upload/medialibrary/f2a/674xhppahtxelauv1lgnv71rgkddfbpe.pdf>

Отзывы на автореферат (в двух экземплярах, заверенных печатью) просим направлять по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123, ПИН РАН, ученому секретарю диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01); факс +7 (495) 339-12-66

Автореферат разослан « » января 2024 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
к.г.-м.н.



В.А. Коновалова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы

Этапы зарождения и ранней эволюции сложной многоклеточной жизни на нашей планете во многом фиксируются окаменелостями докембрийской мягкотелой биоты. Эти окаменелости встречаются по всему миру в отложениях эдиакарского (вендского) периода и представляют разнообразный набор некогда обитавших в морской среде существ, в том числе, животных. Хотя эти исключительно сохранившиеся ископаемые обычно трудно соотнести с ныне живущими организмами, изучение морфологии, экологии и тафономии дает ключи к пониманию их взаимоотношений с современными таксонами. В интервале длительностью около 35 млн. лет эдиакарские макрофоссилии демонстрируют появление мобильности, гетеротрофии, полового размножения и формирование сложных экосистем, которые являются атрибутами современных животных (Droser, Gehling, 2015). Одной из наиболее представительных групп докембрийской мягкотелой макробиоты являются проартикуляты (Proarticulata Fedonkin, 1983) – крупные подвижные животные с поперечно-расчлененным, суббилатеральным телом. Проартикуляты и, прежде всего, род дикинсония (Dickinsonia Sprigg, 1947) – это своеобразный символ позднего докембрия, во многом по ним судят об уровне развития и о природе в целом всей макробиоты, предшествующей кембрийской радиации животных (напр., Seilacher, 1989). Дикинсонии являются знаковыми ископаемыми позднего эдиакария Южной Австралии и Восточной Европы; они представлены в коллекциях тысячами отпечатков тел и следов жизнедеятельности (Evans et al., 2017; Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). Кроме этого, похожие на дикинсоний макрофоссилии, а также напоминающие их седиментологические структуры и псевдофоссилии обнаружены в эдиакарии Южного Китая, Индии и раннем кембрии Казахстана (Боровиков, 1976; Retallack et al., 2021; Wang et al., 2021; Meert et al., 2023; Pandey et al., 2023). Изучение ископаемого материала по дикинсониям и близким к ним организмам из Юго-Восточного Беломорья (Россия, Архангельская обл.), наилучшего по сохранности, но на то время сравнительно небогатого, дало основание для объединения

этих вымерших многоклеточных животных в особый тип *Proarticulata*, занимающий промежуточное положение между «кишечнополостными» и сегментированными *Bilateria* (Федонкин, 1983б, 1985а, б, 1987). И хотя большинством исследователей дикинсонии, «дикинсониморфы» или проартикуляты считаются принадлежащими к *Eumetazoa*, жаркая дискуссия о природе этих существ, разгоревшаяся тридцать лет назад, не утихает до сих пор (напр., Seilacher, 1989; Zhuravlev, 1993; Evans et al., 2021b; Retallack, 2022).

С 1994 г. автором настоящей работы впервые в практике исследования местонахождений докембрийских макрофоссилий стали проводиться площадные раскопки в Юго-Восточном Беломорье. В результате многолетних работ Беломорского экспедиционного отряда ПИН РАН была собрана крупнейшая в мире камерная (хранящаяся в закрытом помещении) коллекция эдиакарских макрофоссилий и накоплен значительный объем сопутствующей геологической информации. Сведенные вместе эти материалы позволяют проводить изучение всех основных групп макроорганизмов позднего эдиакария по большинству разрабатываемых в мировой науке направлений. Видное место в наших сборах принадлежит проартикулятам и, прежде всего, дикинсониям. Вскрытие поверхностей с ископаемыми на большой площади дало возможность выявить следы и комбинированные телесно-следовые ископаемые остатки проартикулят и других многоклеточных организмов (ранее, при меньших масштабах подъемного материала из осыпей, такие ископаемые считались необычными остатками тел). Комбинированные ископаемые позволяют связать следы с определенными видами и конкретными особями животных. Они являются источником прямых данных о функциональной морфологии и поведении вымерших организмов. Судя по фактическому появлению комбинированных остатков в разрезах, проартикуляты являются древнейшими из известных в настоящее время животных, подвижность которых подтверждается непосредственно находками ископаемых.

Интерпретация проартикулят как примитивных подвижных эуметазой, своеобразная двусторонняя симметрия тела и глубокая древность ископаемых остатков дают веские основания для сопоставления их с ранними представителями *Bilateria* – крупнейшей совокупности типов многоклеточных животных. Время возникновения *Bilateria*, рассчитанное на основе, прежде всего, молекулярных данных,

относится к криогению, ~720–635 млн. лет назад (Erwin et al., 2011; Erwin, 2020). Однако в ископаемой летописи большинство современных типов билатеральных животных появляется только в кембрии (напр., Rozhnov, 2010) – более 100 млн. лет позднее. Среди организмов эдиакарского периода мы вправе ожидать присутствие «промежуточных» групп и целых филогенетических линий, как ведущих к фанерозойским типам, так и тупиковых, зафиксировавших «попытки» формирования Bilateria. Одной из таких групп, по-видимому, являются проартикуляты, ископаемые остатки которых здесь предполагается рассмотреть как палеонтологические свидетельства процесса становления билатерий.

Цели и задачи

Целью настоящей работы является реконструкция плана строения и различных аспектов биологии позднекембрийских животных типа Proarticulata (с опорой на ключевой род Dickinsonia и материалы из Юго-Восточного Беломорья), обоснование положения проартикулятов в системе органического мира и определение их возможного участия в становлении Bilateria.

Для достижения поставленной цели предполагалось решить следующие задачи:

1) изучить особенности распределения макрофоссилий в вендских отложениях Юго-Восточного Беломорья; собрать коллекцию как можно более разнообразных по сохранности ископаемых остатков проартикулятов, как телесных, так и следов жизненной активности; обобщить данные по условиям захоронения и обстановкам обитания этих животных;

2) провести всестороннее изучение собранной коллекции ископаемых, в том числе с применением современных средств инструментального исследования;

3) выполнить таксономическую ревизию Proarticulata и дать монографическое описание новых таксонов проартикулятов;

4) на основании полученных данных создать максимально обоснованную реконструкцию основных анатомических структур, образа жизни, индивидуального развития и других особенностей ископаемых проартикулятов, пригодную для неонтологических сопоставлений;

5) проанализировать ряд основных гипотез о биологической природе проартикулятов как своеобразных ранних билатерально-

симметричных подвижных животных; сопоставить собственные наблюдения с иными палеонтологическими свидетельствами присутствия билатерий в позднем докембрии; определить степень возможности участия проартикулят в становлении Bilateria.

Защищаемые положения

1. Тип Proarticulata включает 3 класса (1 новый), 18 родов (8 новых) и 22 вида (9 новых) позднедокембрийских макроорганизмов.

2. Присутствие проартикулят в морских бентосных ассоциациях определялось, прежде всего, распространением микробных матов и мало зависело от глубин, вещественного состава минеральных грунтов, солености воды.

3. В верхневендских отложениях Юго-Восточного Беломорья остатки проартикулят присутствуют только в захоронениях флиндерско-беломорского стиля сохранности; при этом организмы были погребены в прижизненном прикрепленном положении.

4. Второй компонент комбинированных телесно-следовых ископаемых остатков проартикулят представляет собой след жизненной активности этих животных – питания, движения, прикрепления к субстрату, бегства из-под выпавшего осадка.

5. Согласно авторской реконструкции анатомического строения дикинсоний, кроме ранее описанных признаков (выдержанная форма тела без боковых придатков и временных выростов, суббилатеральное поперечное расчленение, передне-задняя полярность), у проартикулят предполагается наличие дорсо-вентральной дифференциации, ресничного слизевыделяющего эпителия, подстилаемого базальной пластинкой, двух рядов слепых вентральных карманов, нервной системы диффузного типа, осевого опорного тяжа и мышц.

6. В процессе роста дикинсоний происходило заднее терминальное добавление своеобразных поперечных элементов – изомеров и последующее их разрастание, при этом рост был неопределенным и имел аллометрический характер.

7. Дикинсонии – древнейшие из известных животных, обладавших способностью к регенерации поврежденных участков тела, которая, по-видимому, являлась проявлением процесса обычного роста этих организмов.

8. Выявленный набор признаков указывает на близость дикинсоний (и Proarticulata в целом) к Urbilateria – гипотетическому предку

современных билатерально-симметричных животных. В то же время, присущий проартикулятам ансамбль элементов симметрии сближает их с Vendobionta – группой своеобразных докембрийских радиальных организмов. Таким образом, отношение проартикулят к фанерозойским Bilateria остается неопределенным.

Личный авторский вклад в работу

Диссертационная работа является результатом многолетних (1994–2022 гг.) полевых и камеральных исследований автора в области палеобиологии докембрийских макроорганизмов. Она полностью оригинальна: автором лично определены цели работы, поставлены задачи и сформулированы выводы.

Научная новизна исследования

Собран обширный, качественно новый материал, на котором проведены исследования морфологии, онтогенеза, особенностей питания и поведения ряда позднекембрийских животных. Существенно расширена характеристика типа Proarticulata. Объем типа дополнен 18 новыми таксонами различного ранга.

Впервые:

- получены прямые свидетельства животной природы проартикулят;
- обнаружены, описаны и интерпретированы следы питания и движения этих организмов, описаны особенности их поведения, реконструирован механизм питания;
- зафиксированы самые ранние в истории животных прижизненные повреждения с последующей регенерацией органов и тканей;
- описаны или по-новому интерпретированы элементы внутреннего строения дикинсоний и других проартикулят;
- показано сходство иерархического набора элементов симметрии, определяющего планы строения «вендобионтов» – петалонам, трилобозой, протехиурид и проартикулят;
- выдвинуто и обосновано предположение о близости проартикулят к Urbilateria, гипотетическому предку билатерально-симметричных животных.

Теоретическое и практическое значение

Автором введен в практику полевых работ на докембрийских местонахождениях метод площадных раскопок, что резко повысило

объем, разнообразие и качество получаемой первичной информации. Собрана крупнейшая в мире камерная коллекция эдиакарских макрофоссилий, позволяющая проводить изучение всех основных групп макроорганизмов этого периода геологической истории по большинству развиваемых в мировой науке направлений. Разработки автора в области палеобиологии проартикулят и других макроорганизмов дали начало новым направлениям исследований эдиакарской биоты, в их числе: палеоэкология древнейших сообществ бентосных макроорганизмов, этология конкретных видов первых животных, изучение регенерации их органов и тканей, палеобioхимия собственного органического вещества ранних животных. Создана максимально обоснованная реконструкция плана строения и основных особенностей биологии проартикулят – одной из ключевых групп эдиакарских животных, дающая надежное основание для дальнейших обобщений в различных областях биологии. Предложенная гипотеза о близости проартикулят к Urbilateria открывает возможности для проверки теоретических рассуждений неонтологов о путях становления Bilateria на реальном палеонтологическом материале.

Апробация работы и публикации

По проблемам, затронутым в настоящем исследовании, автором лично или в соавторстве опубликованы 2 монографии и 63 статьи в различных научных изданиях (41 из перечня ВАК). Также непосредственно по теме диссертации опубликовано 37 статей в материалах конференций и тезисов докладов. Текущие результаты исследования докладывались на 33 научных конференциях различного уровня, в том числе XXXIII Международном геологическом конгрессе (2008 г.), IV Международном конгрессе по морфологии беспозвоночных (2017 г.), V Международном палеонтологическом конгрессе (2018 г.).

Структура и объем работы

Диссертация состоит из введения, шести глав (1. Тип Proarticulata: общая характеристика, история изучения, систематический состав, распространение и места обитания; 2. Ископаемые остатки проартикулят в верхневендских отложениях Юго-Восточного Беломорья; 3. Следы жизненной активности проартикулят; 4. Реконструкция анатомического строения проартикулят; 5. Рост, онтогенетические преобразования и регенерация у дикинсоний; 6. Систематическое

положение проартикулят и происхождение Bilateria), заключения, списка литературы из 344 наименований (из них 227 на английском языке), 36 рисунков, 25 фототаблиц и приложения (I. Ископаемый материал). Объем составляет 224 машинописных страницы основного текста и 14 машинописных страниц приложения.

Благодарности

Автор глубоко благодарен академику РАН М.А. Федонкину, открывшему для него мир докембрия, красоту и своеобразие вендских ископаемых; к.г.-м.н. М.А. Закревской – соавтору многих научных публикаций; Я.Е. Малаховской и М.В. Леонову, а также Я.А. Афанасьеву, И.М. Бобровскому, Н.В. Бочкаревой, Б. Ваггонеру, д.г.-м.н. Д.В. Гражданкину, А. Коллинзу, к.г.-м.н. А.В. Красновой, А.В. Краюшкину, к.б.н. Е.А. Лужной (Сережниковой), С.В. Рожнову (младшему), П.В. Рычкову, к.г.-м.н. Ю.В. Шуваловой – коллегам и товарищам по беломорским экспедициям; С.В. Багирову и А.В. Мазину, штатным фотографам ПИН РАН – за великолепные фотографии каменного материала и М.К. Емельяновой за помощь в оформлении автореферата. Особую признательность автор выражает А.Л. Наговицыну (Архангельский краеведческий музей), благодаря крайне бережному отношению к ископаемым остаткам и исключительной внимательности которого стало возможным обнаружение прижизненных повреждений и следов движения дикинсоний Лямецкого местонахождения. Автор высоко оценивает доброжелательную критику и рекомендации коллег: д.г.-м.н. А.С. Алексеева, д.б.н. А.Н. Кузнецова, д.г.-м.н. Т.Б. Леоновой, д.б.н. П.Ю. Пархаева, акад. М.А. Федонкина, благодаря которым работа приняла настоящий вид.

Фактический материал

Основным материалом для работы послужила коллекция ископаемых остатков проартикулят, собранная автором при участии коллег из числа сотрудников лаборатории докембрийских организмов ПИН РАН и волонтеров (1946 экз. отпечатков тела и 97 экз. одиночных следов питания и их групп), а также личные тафономические и палеоэкологические наблюдения, выполненные автором во время полевых работ на вендских местонахождениях Юго-Восточного Беломорья в 1994–2021 гг.

ОПИСАНИЕ РАБОТЫ ПО ГЛАВАМ

Глава 1. ТИП PROARTICULATA: ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА, ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ, СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СОСТАВ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И МЕСТА ОБИТАНИЯ

(защищаемые положения 1, 2)

По определению М.А. Федонкина (1985б), тип Proarticulata объединяет многоклеточных животных, обладающих плоским тонким телом, полимерной гомономной метамерией, чередующимся расположением поперечных элементов, терминальным задним расположением зоны роста и ее сохранением в течение всей жизни организма (рис. 1). Первоначально в состав типа входили два класса (Dipleurozoa и Vendiamorpha) и 5 родов: Dickinsonia, Cephalonega (=Onega), Palaeoplatoda, Vendia и Vendomia (Федонкин, 1983б, 1985а, б). Затем к нему были добавлены роды Andiva и Ovatoscutum (Fedonkin, 2002). Автором настоящего исследования концепция типа была доработана и выделен третий класс Cephalozoa (Ivantsov, 2004); объем типа дополнен 13 родами, 8 из которых – Archaeaspinus, Cyanorus, Ivovicia, Karakhtia, Lossinia, Paravendia, Tamga и Yorgia – новые (Иванцов и др., 2019б); описано 9 новых видов: Archaeaspinus fedonkini, Cyanorus singularis, Ivovicia rugulosa, Karakhtia nessovi, Lossinia lissetskii,

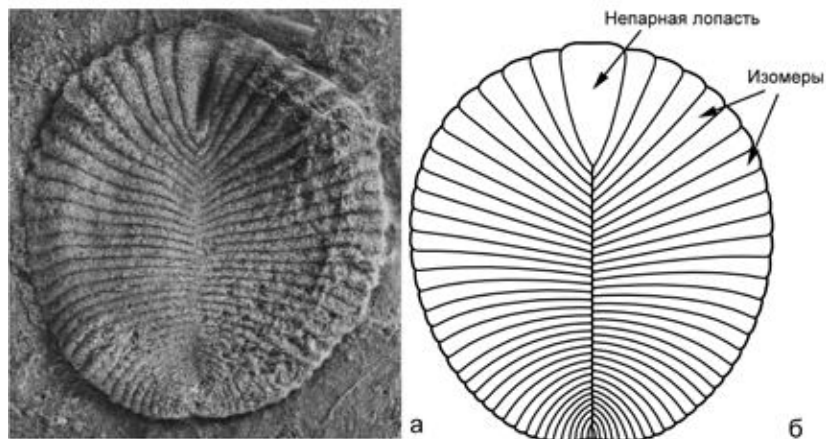


Рис. 1. Типичная проартикулята (*Dickinsonia costata*), вид с верхней стороны:
а – латексный слепок с естественного отпечатка, экз. ПИН, № 3993/5107,
б – схема, показывающая основные элементы его строения.

Paravendia janae, *Tamga hamulifera*, *Vendia rachiata*, *Yorgia waggoneri* (Иванцов, 1999, 2001б, 2004а, 2007а). В то же время, из состава группы выведена многолопастная, близкая к петалонамам *Palaeoplatoda*, а род *Vendomia* сведен в синонимику *Dickinsonia* (Иванцов, 2007а). Основные различия между классами проартикулят заключаются в морфологии переднего конца тела и, прежде всего, передней лопасти, которая у цефалозой сохраняет крупные размеры и общую форму в течение всего наблюдаемого онтогенетического цикла, у взрослых диплеврозой практически неотличима от ближайших поперечных элементов туловищного отдела, а у вендиаморф отсутствует (рис. 2) (Ivantsov, 2004а; Иванцов, Закревская, 2014; Иванцов и др., 2019б).

Некоторыми специфическими признаками перекрестно связаны отдельные роды проартикулят, принадлежащие к различным классам. Так передняя пара изомеров или передняя лопасть полностью охватывают с боков расчлененную часть у *Paravendia* (*Vendiamorpha*), молодых экземпляров *Ovatoscutum* (*Cephalozoa*) и у *Cephalonega*, *Tamga* (*Incertae classis*); идентичный по виду сдвоенный осевой тяж присутствует на отпечатках *D. lissa* (*Dipleurozoa*) и *Ivovicia* (*Cephalozoa*); бугристые спинные покровы иногда сохраняются у *D. tenuis* (*Dipleurozoa*), *Archaeaspinus*, *Yorgia*, *Lossinia* (*Cephalozoa*) и *Cephalonega* (*Incertae classis*); сходные следы питания рода *Eribaion* формируют *Dickinsonia* (*Dipleurozoa*) и *Yorgia* (*Cephalozoa*). В ряде случаев трудно отличить переднюю лопасть цефалозой от сросшихся изомеров передней пары вендиаморф, а молодые экземпляры дикинсоний крупной передней лопастью напоминают цефалозой. Ископаемые остатки проартикулят могут быть весьма похожи на билатеральные или бирадиальные кроны некоторых перовидных петалонам или фрондоморф (например, *Charnia* или *Spicodiscus*), у которых наблюдаются почти все основные признаки проартикулят. Однако поперечные элементы кроны фрондоморф, в отличие от изомеров проартикулят, всегда сегментированные или фрактально ветвящиеся. Кроме того, кроны фрондоморф практически не встречаются на плоскостях напластования флиндерско-беломорских захоронений.

Первые два своеобразных дисковидных и сильно расчлененных отпечатка были найдены Р. Сприггом весной 1946 г. в кварците Паунд хребтов Флиндерс в Аделаидском складчатом поясе Южной Австралии (Sprigg, 1988). А уже через год после первой находки было

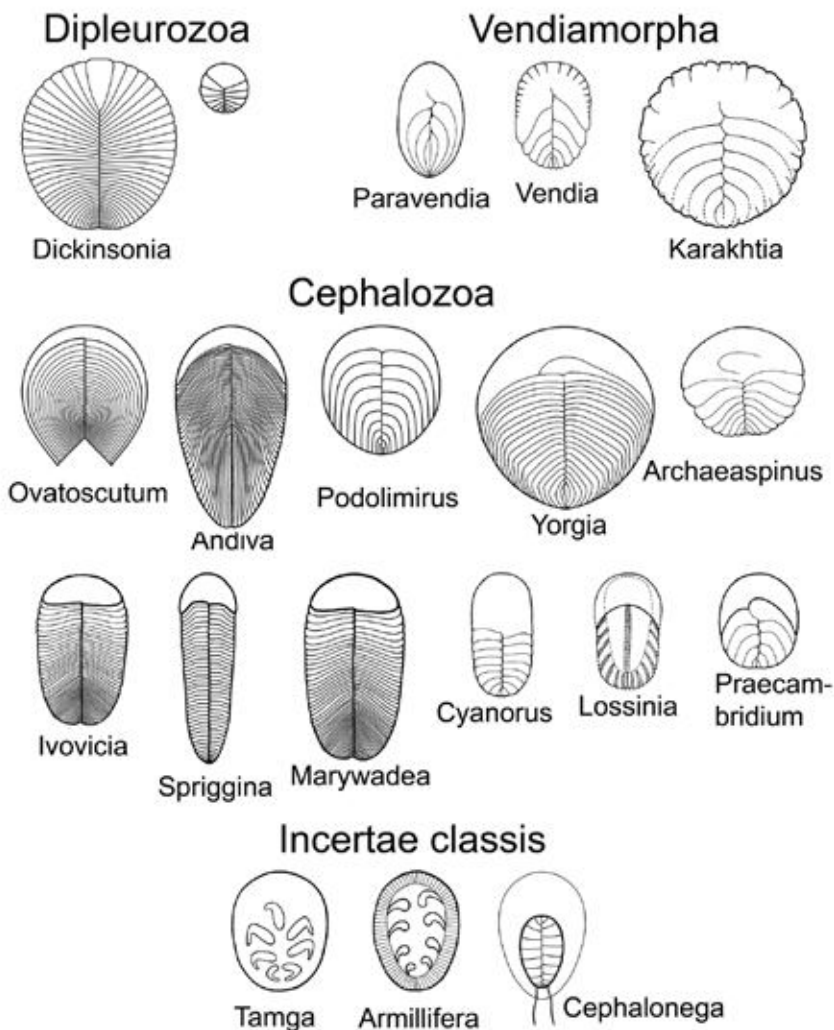


Рис. 2. Разнообразие проартикуляты; род *Vendia* представлен *V. rachiata*, род *Dickinsonia* – двумя возрастными стадиями *D. costata* (молодой экземпляр справа), остальные роды – моновидовые (Иванцов, 2008, с изменениями).

опубликовано описание рода *Dickinsonia* и его типового вида *D. costata* (Sprigg, 1947). «Героический период» в систематике дикинсоний и близких к ним организмов составили работы М. Глесснера, М. Вейд и Р. Дженкинса, собравших сотни ископаемых образцов с плоскостей напластования слоев кварцита Паунд. Дикинсоний эти исследователи считали билатеральными, сегментированными (предполагая,

что половинки переднего сегмента срослись вокруг гипотетического простомиума и сформировали лопасть вытянутой субтреугольной формы) и прямо сближали с аннелидами (Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972; Glaessner, 1979). Одним из оснований для такой интерпретации стало открытие внутренних структур – заполненных песком вентральных карманов, понятых как части разветвленного кишечника (Glaessner, Wade, 1966; Jenkins, 1992). Проводимые исследования захоронений эдиакарских макрофоссилий в Южной Австралии стали особенно масштабными в последние десятилетия. В Национальном парке Нильпена-Эдиакара уже раскопано 33 последовательно расположенных поверхности с отпечатками макроорганизмов, общая вскрытая площадь которых достигла порядка 350 м² (Droser et al., 2022). Эти раскопки поставили огромный фактический материал, в том числе, по дикинсониям. Например, для публикаций 2019 г. Эвансом с коллегами было привлечено к обработке более 1300 отпечатков тел этих организмов (большая часть экземпляров оставлена на месте находки) (Evans et al., 2019a, b). На этом новом фактическом материале проанализированы особенности индивидуального развития, морфологии и поведения обычной для хребтов Флиндерс *D. costata* (Gehling et al., 2005; Evans et al., 2015, 2017, 2019a, 2021a; Hoekzema et al., 2017; Dunn et al., 2018; Reid et al., 2018).

Первые для Восточной Европы четыре отпечатка дикинсоний, определенные как *D. costata*, были найдены М.А. Федонкиным в 1975 г. в обнажении верхневендских пород на р. Сюзьме (Архангельская обл., Юго-Восточное Беломорье). Вместе с ними были встречены остатки нескольких сходным образом расчлененных ископаемых форм, названных *Vendomia menneri* Keller, 1976 и *Onega stepanovi* Fedonkin, 1976 (Келлер, Федонкин, 1976), а после *Palaeoplatoda segmentata* Fedonkin, 1979 и *Spriggina borealis* Fedonkin, 1979 (Палий и др., 1979). Ранее к югу от побережья Белого моря в скважине Яренск Б.М. Келлер обнаружил отпечаток небольшого, поперечно расчлененного организма *Vendia sokolovi* Keller, 1969, первоначально отнесенного к членистоногим (Меннер, 1963; Келлер, 1969). Затем последовало открытие крупнейшего Зимнегорского местонахождения, в котором были диагностированы остатки *D. costata*, *D. lissa*, *D. tenuis*, *D. elongata* и *Ovatoscutum concentricum* (Федонкин, 1978, 1981б, 1985б). Здесь же был найден своеобразный отпечаток, описанный как сжатый с боков экземпляр

медузы особого рода и вида *Armillifera parva* (Федонкин, 1980б). Все эти ископаемые собирались, преимущественно, из осыпей, поэтому продуктивность первоначальных сборов была невысокой. За 10 лет было добыто лишь 18 экземпляров дикинсоний и 15 экземпляров других проартикулят (Федонкин, 1985б).

В ходе интенсивных полевых работ Беломорского экспедиционного отряда ПИН РАН 1994–2021 гг. в поздневендских отложениях Юго-Восточного Беломорья ископаемые остатки дикинсоний и других проартикулят были выявлены, кроме Сюзьминского и Зимнегорского, также в Карахтинском, Солзинском и Лямецком местонахождениях. Количество экземпляров беломорских проартикулят, сконцентрированное в коллекции ПИН РАН, выросло почти на два порядка, а таксономическое разнообразие пополнилось 9 новыми родами и 10 видами (Иванцов и др., 2019а). В разрезах позднего венда Беломорья встречены остатки 14 или 15 (если включать *Spriggina?* sp.) из 18 валидных родов проартикулят, 9 из них, в том числе все роды, составляющие класс *Vendiamorpha*, эндемичны для этого региона. Массовый материал и привлечение различных захоронений, имеющих собственные особенности сохранности ископаемых остатков, сделали возможным собрать широкие онтогенетические серии, выявить ключевые детали анатомического строения, обнаружить экземпляры дикинсоний с признаками регенерации прижизненных повреждений, выявить следы и комбинированные телесно-следовые ископаемые остатки проартикулят (Иванцов, 1999, 2001б, 2011б, 2013а; Иванцов, Малаховская, 2002; Иванцов, Федонкин, 2001; Dzik, Ivantsov, 2002; Fedonkin et al., 2007а, с; Zakrevskaya, Ivantsov, 2017а; Ivantsov et al., 2019а, с, 2020b; Ivantsov, Zakrevskaya, 2022, 2023).

Ископаемые остатки проартикулят найдены в пяти районах мира (Хребты Флиндерс, Юго-Восточное Беломорье, Средний Урал, Подолия, Ущелья Янцзы), которые в позднем эдиакарии располагались как на относительно низких, так и высоких палеоширотах (Boddy et al., 2021). В положении *in situ* проартикуляты встречаются в захоронениях одного типа, в большинстве случаев формировавшихся на глубинах, близких к базисам волн спокойной погоды и штормов (Grazhdankin, 2004; Droser et al., 2006, 2019, 2020, 2022). Уральские дикинсонии предположительно могли населять самые мелководные участки

бассейна, вплоть до приливо-отливной зоны, с соленостью, отклоняющейся от нормальной (Bobkov et al., 2019; Sozonov et al., 2019; Mitchell et al., 2020). Двойственность поведения, включающего подвижность в гидродинамически спокойных условиях и прикрепление к субстрату в стрессовых обстоятельствах, а также способность выбираться из-под слоя осадка небольшой мощности, свидетельствует об адаптации дикинсоний к жизни в крайне нестабильной обстановке (Ivantsov et al., 2020a; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a). Все достоверные находки ископаемых остатков проартикулят приурочены к силикокластическим породам, однако недавнее сообщение из Китая (Wang et al., 2021) указывает на возможное присутствие дикинсоний также и в бассейнах с карбонатным осадконакоплением. Отпечатки тел проартикулят и следы их жизненной активности обычно ассоциированы с так называемыми текстурированными органическими поверхностями (TOS). Судя по ним, проартикуляты населяли органические субстраты, состоящие из микробных матов и различных комплексов макроскопических эукариот (Gehling, Droser, 2009; Droser et al., 2019, 2022). Приведенные наблюдения позволяют предполагать, что присутствие дикинсоний и в целом проартикулят в бентосных ассоциациях морских водоемов позднего эдиакария мало зависело от глубины, вещественного состава минеральных грунтов, солености воды и определялось, прежде всего, распространением микробных матов.

Глава 2. ИСКОПАЕМЫЕ ОСТАТКИ ПРОАРТИКУЛЯТ В ВЕРХНЕВЕНДСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ ЮГО-ВОСТОЧНОГО БЕЛОМОРЬЯ

(защищаемое положение 3)

Юго-Восточным Беломорьем называется область распространения на дневной поверхности и под четвертичными отложениями эдиакарских (поздневендских) пород в Архангельской области (Станковский, 1997; 2000а, б; Станковский и др., 1981, 1985). Вендские отложения здесь представлены мощной толщей слабо литифицированных терригенных осадочных пород морского генезиса – преимущественно зеленоцветных мелкозернистых песчаников, алевролитов и аргиллитов. Толща относится к редкинскому и котлинскому горизонтам и, согласно постановлениям МСК, подразделяется на свиты: усть-пинезскую (редкинский горизонт), мезенскую и падунскую

(котлинский горизонт) (Объяснительная записка..., 1978; Аксенов, 1985; Станковский и др., 1985). А.Ф. Станковским эти свиты были разделены на слои: тамичские, лямичские, архангельские, верховские, сюзьминские, вайзицкие, зимнегорские (усть-пинезская свита), ергинские, мельские (мезенская свита), золотицкие и товские (падунская свита) (Станковский и др., 1985). Д.В. Гражданкин (2003) предложил иной вариант расчленения беломорского венда: вместо усть-пинезской свиты им различаются лямичская, верховская и зимнегорская свиты, а мезенская свита переименована в ергинскую. Падунская свита была выведена из состава вендского комплекса, поскольку содержит кембрийские ископаемые следы родов *Diplocraterion*, *Scolithos* и трубки *Sabellidites cambriensis* (Алексеев и др., 2005; Гражданкин, Краюшкин, 2007). В настоящей работе для исследованного фрагмента верхневендских отложений Беломорья принимается традиционная схема Станковского (рис. 3).

За полувековую историю палеонтологических исследований в отложениях позднего венда Юго-Восточного Беломорья обнаружено шесть крупных местонахождений остатков макроорганизмов (Зимнегорское, Солзинское, Карахтинское, Сюзьминское, Лямичское, Ярнемское) и несколько мелких (Иванцов, 2018) (рис. 3). Все они приурочены к современным морским и речным береговым обнажениям. Также присутствие единичных экземпляров отмечено в ряде скважин. Остатки макроорганизмов сохраняются в вендских породах либо в виде отпечатков и плоских слепков на подошвах слоев песчаников и алевролитов (флиндерско-беломорский стиль сохранности), либо в виде объемных слепков внутри более или менее толстых линз однородных или неясно-слоистых песчаников (намский стиль сохранности). Ископаемые рассеяны по слоям или концентрируются в редких, но относительно плотных скоплениях, образовавшихся в результате разовых массовых захоронений бентосных макроорганизмов. Известные скопления (захоронения) на подошвах пластов имеют сравнительно небольшие размеры; их площадь обычно не превышает 40–50 м². Захоронения в линзах еще меньше, и могут занимать площадь менее 1 м². Некоторые из таких маленьких захоронений содержат ископаемые, не встречающиеся нигде больше не только в Архангельской области, но и в мире.

С начала 1990-х гг. автором стал целенаправленно применяться метод поиска скоплений ископаемых остатков в коренном залегании с их последующими площадными раскопками и детальным изучени-

ем. Из числа найденных захоронений 27 было раскопано (при этом вскрыто до 200 м² несущих макрофоссилии поверхностей) и каталогизировано, а информация о них опубликована в открытой печати и отчетах (Grazhdankin, Ivantsov, 1996; Иванцов, 1999, 2004а, 2007а, 2011а, б; Grazhdankin, 2000, 2004; Иванцов, Малаховская, 2002; Ivantsov, Fedonkin, 2002; Сержникова, 2005, 2007, 2013; Leonov, 2007; Leonov et al., 2007; Zakrevskaya, 2014). Остатки проартикулят найдены в 18 локальных захоронениях флиндерско-беломорского стиля сохранности, распределенных по всей охарактеризованной макрофоссилиями толще вендских отложений (рис. 3). Дикинсониям принадлежит более 2/3 от числа ископаемых остатков беломорских проартикулят, и среди них можно различить 4 вида: *Dickinsonia costata*, *D. tenuis*, *D. lissa* и *D. menneri*. Еще две ископаемые формы определены в открытой номенклатуре. Остальные проартикуляты Беломорья принадлежат 14 родам и 14 видам: *Andiva ivantsovi*, *Archaeaspinus fedonkini*, *Armillifera parva*, *Cephalonega stepanovi*, *Cyanorus singularis*, *Ivovicia rugulosa*, *Karakhtia nessovi*, *Lossinia lissetskii*, *Ovatoscutum concentricum*, *Paravendia janae*, *Spriggina? sp.*, *Tamga hamulifera*, *Vendia rachiata*, *V. sokolovi*, *Yorgia waggeroni*. Разнообразие форм сохранности остатков беломорских проартикулят представлено: отпечатками и слепками верхней и нижней сторон тела в различных стадиях компрессии и разложения, расположенными на подошвах слоев и линз песчаников (часто подчеркнутыми примазкой органического вещества коричневого цвета), их естественными противоотпечатками на кровле подстилающих аргиллитов/алевролитов; комбинированными остатками, состоящими из отпечатка тела и следов жизненной активности; объемными слепками и минеральными (пирит и гидроокислы железа) псевдоморфозами внутренних структур (Ivantsov, Zakrevskaya, 2022).

На то, что TOS, на которых обитали проартикуляты, представляли собой достаточно плотные покровы, указывают особенности их контакта с эрозионными структурами. В захоронении Z2(III) Зимнегорского местонахождения на границах участков, несущих TOS и участков, подвергнувшихся эрозии, края TOS завернуты вверх подобно краям ковра и подняты в несущий слой песчаника, где формируют поверхности отдельности (Иванцов, 2011б, 2013а). Вместе с ними оказываются поднятыми и образования, интерпретируемые автором как следы питания проартикулят. Это означает, что следы данного

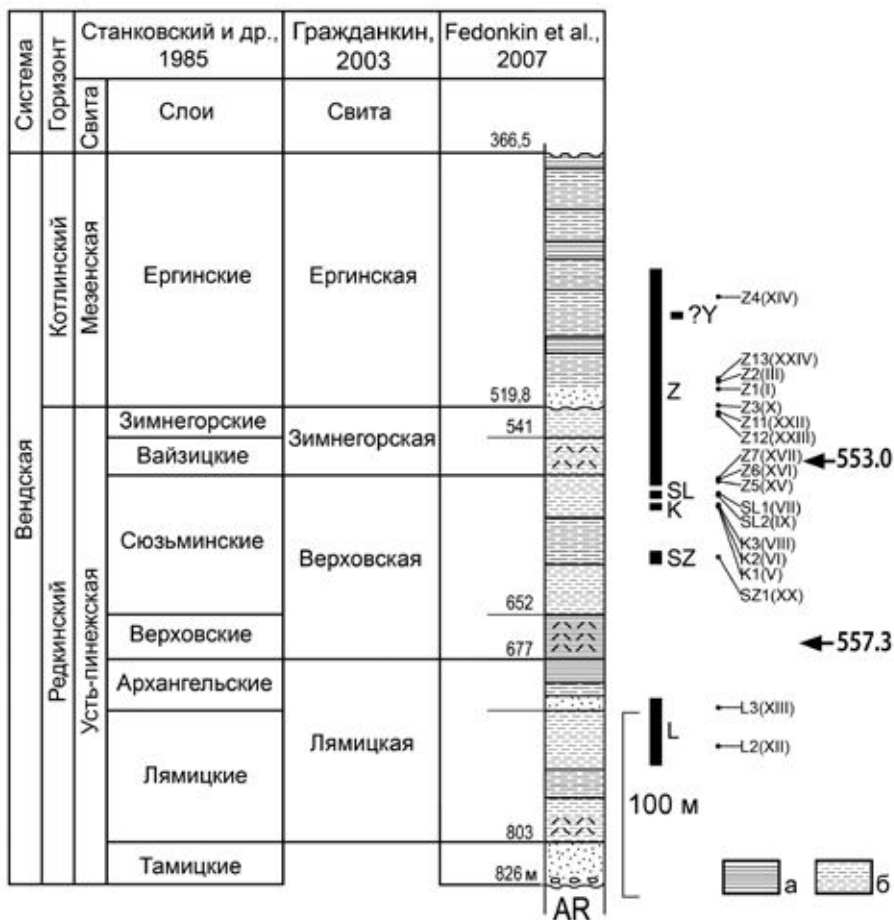


Рис. 3. Распространение проартикулята в стратиграфической последовательности вендских отложений Юго-Восточного Беломорья; условные обозначения: а – аргиллиты, б – алевролиты, в – переслаивание алевролитов и песчаников, г – песчаники; д – базальный конгломерат, е – прослои, обогащенные вулканогенным материалом; ж – местоположение изученных локальных захоронений,

типа были внедрены в самую структуру мата, но не прорывали его насквозь. Сила потока при формировании ряда беломорских захоронений была значительной, достаточной для срыва кусков микробного мата площадью в десятки квадратных метров, для образования промоин и перемещения крупных глинистых окатышей. Однако ди-

Dipleurozoa

Dickinsonia cf. menneri
 D. menneri
 D. cf. tenuis
 D. tenuis
 D. costata
 D. lissa

Epibaion axiferus
 E. costatus
 E. wagneris

Vendia- morpha

Karakhtia nessovi
 Vendia rachiata
 Paravendia janae

Cephalozoa

Gen. et sp. indet.
 Archaeaspinus fedonkini
 Cyanorus singularis
 Lossinia lissetskii
 Spriggina? sp.
 Andiva ivantsovi
 Yorgia wagneri
 Ilovicia rugulosa
 Ovatoscutum concentricum
 Tamga hamulifera
 Cephalonega stepanovi
 Armillifera parva



содержащих остатки проартикуляты; широкими темными отрезками показаны интервалы, приблизительно соответствующие разрезам местонахождений: L – Лямыцкого, SZ – Сюзьминского, K – Карахтинского, SL – Солзинского, Z – Зимнегорского; ?Y – предполагаемое положение Ярнемяского местонахождения; значения абсолютных датировок взяты из (Yang et al., 2021).

кинсонии вместе с рядом других организмов оставались на поверхности мата. Такое сопротивление переносу вряд ли возможно для свободно лежащих на дне органических тел, плотность которых приближается к плотности воды (Schopf, Baumiller, 1998; Retallack, 2007). Характерно распределение крупных объектов в слое, содержащем

захоронение L2(XII) Лямыцкого местонахождения (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a). Внизу, на подошве слоя, располагаются отпечатки мягкотелых организмов, выше над ними – глинистые окатыши (исходная плотность которых, очевидно, была выше, чем у органических тел), а еще выше – переотложенные фрагменты микробного мата (плотность вещества которого, вероятно, была того же порядка, что и у организмов). Окатыши и куски микробного мата занимают положение, соответствующее разнице в их плотности, тогда как отпечатки находятся там, где можно ожидать встретить кварцевые гальки, но не тела бесскелетных организмов. Сопротивление дикинсоний и других проартикулят переносу и подъему вверх в потоке взвеси объясняется прикреплённостью этих организмов к субстрату во время тафономического события (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a).

Глава 3. СЛЕДЫ ЖИЗНЕННОЙ АКТИВНОСТИ ПРОАРТИКУЛЯТ

(защищаемое положение 4)

Вскрытие на большой площади несущих ископаемые остатки поверхностей позволило обнаружить и впервые для эдиакария диагностировать комбинированные остатки, состоящие из отпечатка тела и следов жизненной активности различного генезиса. Ранее, при меньших масштабах подъемного материала из осыпей, такие ископаемые считались необычными остатками тел. Комбинированные остатки прямо указывают на способность определенного вымершего организма к движению, а также дают основания для обоснованных суждений о его анатомии, функциональной морфологии и поведении. К настоящему времени удалось обнаружить комбинированные остатки проартикулят (*Yorgia waggoneri* и двух видов рода *Dickinsonia*), трилобозой (*Tribrachidium heraldicum*), моллюскоподобного животного *Kimberella quadrata*. Среди многообразия следов дикинсоний диагностируются следы питания, движения, прикрепления к субстрату и бегства (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a).

Следы питания представлены позитивными отпечатками вентральной стороны тела (естественными слепками с отпечатков на микробном мате), которые часто образуют длинные вереницы, завершающиеся отпечатком тела организма-слеодообразователя. Характерными особенностями следов является слабая выраженность

боковых границ (к краям след постепенно исчезает, как бы «растворяясь» в рельефе микробного мата), четкая проработка самых тонких деталей, сохранение структур каждого из следов при наложении их друг на друга. Вереницы следов питания помогают определить переднезаднюю ориентировку тела проартикулят: на переднем конце по ходу перемещения животного находилась непарная лопасть, на заднем – зона роста (Иванцов, 2001б, 2011б, 2013а; Gehling et al., 2005; Evans et al., 2019а).

Следы направленного движения на отпечатках имеют вид тонких параллельных бороздок и небольших депрессий, отходящих от заднего конца дикинсонии. Структуры сдвига, протягивания и отрыва краев тела от субстрата состоят из более коротких борозд, часто изогнутых, имеющих Y-образные или более сложные очертания. Как следы прикрепления интерпретируются уплощенные кольца и дуги алевритового материала, каймой окружающие отпечаток тела дикинсонии, или формирующие короткие однонаправленные серии. Исходно все они представляли собой невысокие образования, закрепленные на поверхности микробного мата. Предполагается, что эти образования состояли из смеси глинистых/алевритовых частиц и слизи, выделенной животным в стрессовой ситуации (рис. 4). След бегства дикинсонии из-под слоя осадка представлен нечетким отпечатком тела на подошве слоя и отходящей вверх к его кровле неровной поверхности, нарушающей естественную микрослоистость осадка (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021а).

Некоторые детали морфологии следов проартикулят позволяют судить о способе их создания. Так, составляющие след питания бороздки и гребни обычно очень четкие, даже если изомеры тела животного были узкими. При наложении этих следов друг на друга четкость их выражения не уменьшается, в результате чего создается сетчатый рисунок. Подобное было бы невозможно при образовании следа за счет раствора пищеварительных ферментов, если бы животное выделяло их во внешнюю среду, а затем поглощало питательные вещества брюшной подошвой (Sperling, Vinther, 2010). Более вероятно предположение о механическом способе образования следа за счет фагоцитоза клетками нижней стороны тела проартикуляты или путем расчесывания верхнего слоя микробного мата ресничками и их агрегатами (Ivantsov, 2004, 2008; Иванцов, 2006б, 2008, 2011б, 2013а). Фагоцитозом легче объяснить состав реликтового органического вещества, сохранившего

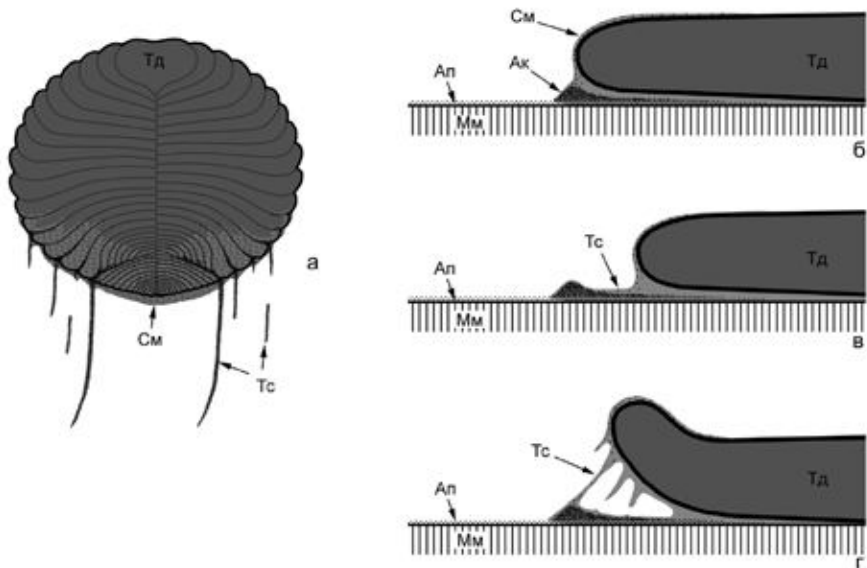


Рис. 4. Схематическая реконструкция механизма образования различных структур, демонстрирующих подвижность дикинсоний: а – следов направленного движения, б – алевро-песчаной каймы (следа прикрепления), в – структур протягивания, г – структур отрыва (Мм – микробный мат, См – смесь слизи и минеральных частиц, Ап – алевритовая присыпка, Тд – тело дикинсонии, Ак – алевритовое кольцо, Тс – тяжи смеси слизи и минеральных частиц) (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a).

гося на отпечатках беломорских дикинсоний (Bobrovskiy et al., 2018b; Runnegar, 2021). Тем не менее, ресничное расчесывание с перемещением добытых частиц в специальные пищевборные/пищеварительные полости (Иванцов, Малаховская, 2002; Иванцов, 2008, 2011б, 2013а) лучше согласуется с наличием вентральных карманов. Объединяющее предположение состоит в том, что фагоцитоз происходил именно внутри вентральных карманов. Следы направленного движения и расчищенные от наилка площадки временного прикрепления также более адекватно могут быть объяснены как результат воздействия на субстрат слизистых выделений поверхности тела и ресничных движений (Ivantsov et al., 2019a; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a). Таким образом, можно реконструировать наличие у проартикулят покровного эпителия, способного выделять слизь и несшего, по крайней мере, на вентральной стороне тела реснички (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023).

ГЛАВА 4. РЕКОНСТРУКЦИЯ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ДИКИНСОНИЙ

(защищаемое положение 5)

Дикинсонии имели овальную форму со слегка различающимися концами: одним несколько притупленным, а другим чуть зауженным. У них отсутствовали какие-либо постоянные придатки или временные выросты, как и у других проартикулят, за исключением *Serphalonega*, на спинной стороне которой различимы длинные нитевидные отростки (Иванцов и др., 2019а). Характерные отпечатки дикинсоний демонстрируют расчленение на множество узких поперечных элементов, названных автором изомерами (Иванцов, 2001в). Обычно изомеры достигают максимальной длины (здесь измеряется в направлении поперек продольной оси тела) в средней части тела и уменьшаются к его концам. На притупленном, переднем, конце тела выделяется особая лопасть (рис. 1). На противоположном, заднем, конце изомеры могут быть крошечными, и настолько приближаются по величине к зернам несущей породы, что становятся практически неразличимыми. Многочисленные наблюдения, описанные ниже, позволяют утверждать, что дикинсонии имели сложное, тканевое внутреннее строение.

Большинство известных отпечатков тела дикинсоний сформировано неким расчлененным образованием. Оно окружало тело со всех сторон и, по-видимому, изначально имело форму мешка, который в ходе фоссилизации и разложения заключенного внутри него органического вещества складывался до двухслойной лепешки (Ivantsov et al., 2019с). Связи между верхним и нижним слоями расчлененного образования были весьма непрочными, и в ходе складывания слои могли смещаться друг относительно друга. При захоронении дикинсонии был возможен вторичный сдвиг рядов изомеров вдоль оси тела и надвиг рядов друг на друга в поперечном направлении. На то, что внутренние области тела не имели расчленения, или были поделены иначе, чем покровы, указывает строение загадочной внутренней структуры зимнегорской *D. cf. tenuis*, боковые ветви которой располагались вкрест простирания изомерных границ, а их число было многократно меньше, чем число изомеров (рис. 5). Анализ тафономических особенностей показывает, что расчлененное образование дикинсоний состояло из достаточно прочного механически и устойчивого к биохимической деструкции материала. Этот материал мог содержать в своем составе биополиме-

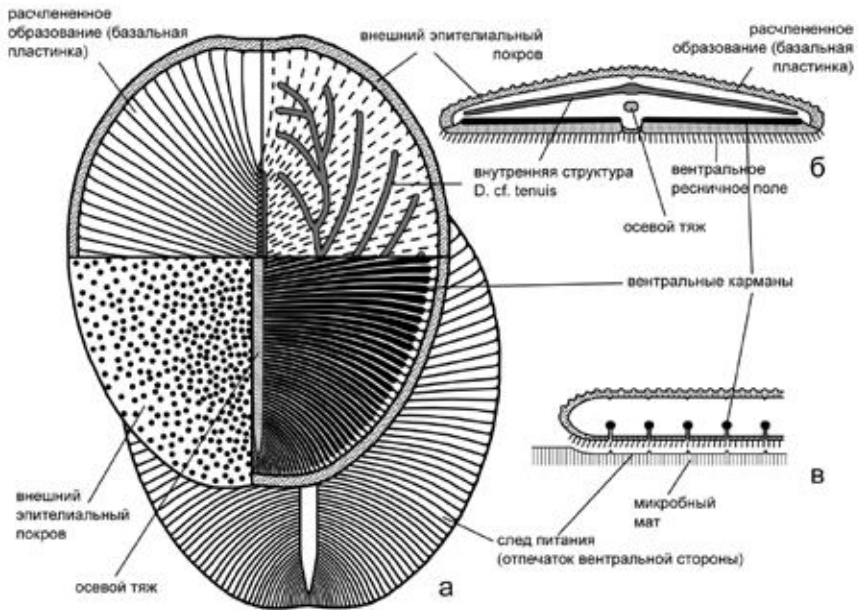


Рис. 5. Обобщенная схема строения тела дикинсонии:
 а – вид сверху, б – в поперечном сечении,
 в – в продольно-тангенциальном сечении
 (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023).

ры наподобие коллагена, кератина или эластина (Bobrovskiy et al., 2019; Evans et al., 2019b). Автор интерпретирует расчлененное образование дикинсоний как базальную пластинку, поверх которой располагался покровный эпителий (Ivantsov et al., 2019c, 2020a; Ivantsov, Zakrevskaya, 2023). Этот покров на верхней стороне тела проартикулят (и дикинсоний в их числе) не был расчленен, а его внешняя поверхность несла многочисленные, тесно расположенные бугорки (Ivantsov et al., 2019a, c). На нижней стороне тела, как показывают следы питания, покров был расчленен, а на его оси, по крайней мере, у двух видов дикинсоний располагалась широкая продольно ориентированная лопасть (рис. 5).

Вблизи нижней поверхности тела, но глубже расчлененного образования у дикинсоний располагалась система удлиненных поперечно ориентированных полостей, называемых вентральными карманами (Иванцов, 2008, 2011б, 2013а). Изучение с помощью КТ объемных ископаемых, сохранившихся в виде пиритовых инкрустаций по орга-

ническому веществу, показало, что карманы открывались на внешнюю поверхность узкими щелями (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023). По предположению автора, полости карманов служили для накопления и переваривания пищевых частиц, передаваемых с вентральной стороны тела движением ресничек (Иванцов, 2008, 2011б, 2013а).

На верхней поверхности коллапсировавшего тела дикинсонии часто присутствует призрачный след некоей осевой структуры, выраженный как заостряющийся или выполаживающийся на концах валик равномерной ширины (желобок на отпечатке) (рис. 5). Структура проходит по оси тела вдоль внутренних концов изомеров и, соответственно, она не доходит ни до заднего, ни до переднего концов тела и интерпретируется здесь как осевой тяж. Иногда этот осевой тяж явным образом распадается на два параллельных стержня. Одиночный или двойной, он не имеет боковых отростков и не соединяется с вентральными карманами. Материал, из которого состоял осевой тяж, был гибким и при фоссилизации вел себя иначе, чем вещество окружающих областей тела. Он был более плотным, но менее стойким к биохимическому разложению, чем вещество расчлененного образования. Наиболее вероятным назначением осевого тяжа была внутренняя опора при мышечно-обусловленном движении. Различие в степени его развитости у разных видов дикинсоний может быть связано с преобладанием у них или ресничного, или мышечного способа движения (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023). Сильное сопротивление изгибанию при жизни и сжатию при фоссилизации позволяет предполагать, что вещество осевого тяжа дикинсоний по плотности и упругости приближалось к вакуолизированным клеткам ното хорда хордовых. В то же время, сдвоенность структуры сближает ее с аксохордом первичноротых, мышечные тяжи которого также образуют пару (Lauri, 2014; Brunet et al., 2015).

Тело дикинсонии было способно растягиваться и сжиматься в широких пределах (Wade, 1972; Runnegar, 1982; Evans et al., 2019a, b). Эта способность и иногда наблюдаемые концентрические складки могут быть косвенными признаками, позволяющими предполагать наличие у дикинсоний мышечной системы, хотя остатки мышечных волокон на отпечатках не фиксируются (Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972; Runnegar, 1982; Gehling, 1991; Jenkins, 1992; Gehling et al., 2005). На то, что мышцы использовались дикинсонией при движении, может указывать часто наблюдаемая асимметрия правой и левой сторон тела

Таблица 1. Ключевые особенности дикинсоний, по результатам изучения отпечатков тел и комбинированных телесно-следовых ископаемых (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023).

<p>Признаки, непосредственно наблюдаемые или полученные путем интерпретации видимых структур</p>	<ul style="list-style-type: none"> - выдержанная форма тела, отсутствие боковых придатков и временных выростов; - передне-задняя полярность и дорсо-вентральная дифференциация; - квазисегментное (изомерное) расчленение, которое, возможно, не полностью затрагивало внутренние области тела; - осевая опорная структура; - отсутствие рта, ануса и осевой кишки в целом; - уникальная пищеварительная? система в виде двух рядов поперечно вытянутых несвязанных друг с другом вентральных карманов; - мышцы; - развитие прямое, но ювенильная особь, по-видимому, была лишена изомеров; - высокий уровень регенерационной способности; - подвижность, способность активно воздействовать на субстрат обитания.
<p>Реконструированные признаки</p>	<ul style="list-style-type: none"> - сложное внутреннее (по-видимому, тканевое) строение; - наличие эпителиев и плотной базальной пластинки; - ресничный слизе выделяющий покровный эпителий на вентральной стороне тела, участие ресничек в передвижении и захвате пищи; - терминальное заднее добавление поперечных элементов; - механический способ захвата пищевых объектов (расчесывание микробного мата ресничками, транспортировка и накопление пищевых частиц внутри специализированных полостей – вентральных карманов) с последующим их фагоцитозом или внеклеточным перевариванием; - отсутствие (нет прямых свидетельств наличия) органов выделения, копулятивных органов, гонад; - нервная система диффузного типа; - предполагаемый способ передвижения – скольжение на ресничках, плюс мышечные сокращения; - способность к ориентации в пространстве характерна, но выраженных рецепторов и органов ориентации в пространстве не обнаружено; - размножение половое (свидетельств вегетативного деления не обнаружено).

по длине и ширине (Evans et al., 2019a; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a), а также способность животного проталкиваться сквозь песчаный осадок (табл. 1) (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a).

ГЛАВА 5. РОСТ, ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ И РЕГЕНЕРАЦИЯ У ДИКИНСОНИЙ

(защищаемые положения 6, 7)

Особенности роста дикинсоний рассматриваются во многих публикациях. Считается, что он осуществлялся за счет двух процессов: прибавления новых изомеров и их разрастания (Runnegar, 1982; Evans et al., 2017, 2021; Hoekzema et al., 2017; Dunn et al., 2018; Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). Несмотря на увеличение числа изомеров, самые длинные из них постоянно находятся вблизи середины тела дикинсонии (Hoekzema et al., 2017), или на расстоянии около 1/3 от переднего конца (Evans et al., 2021). Это подразумевает, что скорость их разрастания должна была изменяться в зависимости от их относительного положения в теле (Evans et al., 2017, 2021; Hoekzema et al., 2017). С увеличением длины тела размер передних изомеров систематически возрастает, а задних остается более или менее одинаковым и минимальным (Evans et al., 2021), что может служить косвенным свидетельством терминального заднего расположения места их генерации. Также предполагается, что скорость прибавления уменьшалась в ходе онтогенеза (Sperling, Vinther, 2010; Evans et al., 2017; Hoekzema et al., 2017; Dunn et al., 2018). Вариациями соотношения скоростей прибавления и разрастания, а не способностью дикинсонии к сжатию, может быть объяснено существование отпечатков с узкими или же с экстремально широкими изомерами. Однако взаимодействие процессов прибавления новых изомеров и их разрастания в ходе развития дикинсоний изучено недостаточно. В конкретных онтогенезах, кроме асинхронности этих процессов (Evans et al., 2021) вероятно, было возможно прекращение генерации, а также сокращение размеров уже разросшихся изомеров.

Среди всех видов дикинсоний ряд онтогенетических преобразований в наиболее полной мере установлен для *D. costata* (Evans et al., 2017, 2021; Reid et al., 2018; Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). Самые маленькие беломорские экземпляры, демонстрирующие признаки *D. costata*, имеют длину 1,5–2 мм. Число видимых изомеров у них не превышает 5–7, а передняя лопасть занимает половину от общей площади отпечатка. Однако в моновидовом захоронении Z3(X), где все экземпляры подчеркнуты органическим веществом, встречаются также аналогичные округлые отпечатки и меньшего размера. Поперечное расчленение у них

менее заметно и число изомеров установить не удастся. У наименьших по размеру экземпляров из этого захоронения (диаметром 1–1,2 мм) расчленение совсем не проявляется; что может объясняться неблагоприятным соотношением плотности тонкого тела и величины зерна несущей породы. Однако, судя по тренду умножения числа изомеров с увеличением размера тела, *D. costata* не имела расчленения при длине менее 0,4 мм. Такая мало расчлененная или нерасчлененная форма дикинсоний могла распространяться в планктоне (Иванцов, 2007а; Ivantsov, Zakrevskaya, 2022). Не сформировавшие изомеров индивиды не имели и вентральных карманов, поскольку те напрямую связаны с разделяющими изомеры бороздами. Такие индивиды, вероятно, питались иначе, чем расчлененные особи, может быть, не питались совсем. Исходя из этого, мы можем предположить, что дикинсонии имели планктонную, возможно, не питающуюся личинку. В ходе онтогенеза облик *D. costata* претерпевает явные изменения: увеличивается степень расчлененности тела, а передняя лопасть, очень крупная у молодых экземпляров, с возрастом сокращается по своим относительным размерам и площади (Runnegar, 1982; Иванцов, 2008; Dunn et al., 2018); ее форма изменяется от почти полукруглой до субтреугольной, а затем лентовидной. У самого крупного экземпляра, длиной около 40 см, число видимых изомеров превышает 225 пар; при этом изомеры заднего конца сохраняют маленькие размеры. Это позволяет заключить, что рост дикинсоний имел аллометрический характер и был неопределенным, поскольку прибавление изомеров происходило в течение всего доступного для наблюдения отрезка их жизненного цикла.

Прижизненные повреждения и регенерация у дикинсоний

Просмотр многочисленных, хорошо сохранившихся отпечатков тел беломорских дикинсоний позволил выявить признаки разнообразных прижизненных повреждений. Среди них различаются исцеленные травмы, дефекты роста и закладки изомеров, напоминающие опухоль разрастания. Максимальный интерес представляют исцеленные травмы – залеченные повреждения заднего конца тела дикинсоний захоронения L2(XII) Лямецкого местонахождения (Иванцов и др., 2020; Ivantsov et al., 2020a).

Ответная реакция организма дикинсоний на повреждения выражена в облекании здоровыми изомерами поврежденных участков, в искривлении, компенсирующем потерю части плоти, в частичном восстановлении утраченных частей. Это свидетельствует о прижизненном нелетальном характере негативного воздействия. Следует отметить, что у лямыцких дикинсоний мы не видим первой реакции организма на повреждение; на отпечатках зафиксированы достаточно поздние стадии регенерации, когда уже успело сформироваться несколько десятков пар новых изомеров.

Из трех разделенных по времени этапов регенерации (заживление раны, мобилизация клеточных предшественников и морфогенез; Tiozzo, Corpley, 2015) у лямыцких дикинсоний мы можем наблюдать лишь результаты последнего. У всех особей была утрачена, а затем частично восстановлена задняя область тела, в результате чего сократилась общая длина, в некоторых случаях ставшая меньше ширины. Кроме того, у некоторых экземпляров было зафиксировано повреждение боковых краев. В редких случаях крайние изомеры передней области не были повреждены, и росли параллельно с изомерами восстановленного заднего конца. Однако обычно утрата задней области сопровождалась повреждением дистальных или проксимальных концов крайних изомеров оставшейся передней области. Поврежденные изомеры продолжали разрастаться вместе с другими. При этом основной рост происходил вблизи оси тела; в результате чего поврежденные участки постепенно отодвигались к боковым краям. Передняя область и восстановленная задняя область отделены друг от друга «линией раздела» – швом, выглядящим как узкая глубокая борозда (валик на отпечатке). Этот шов, по-видимому, представлял достаточно плотную преграду. Так, при регенерации, у экз. ПИН, № 4716/5170 нарастающие проксимальные концы поврежденных изомеров, заблокированные швом и не имеющие пространства для нормального роста, испытали сильнейшие деформации, а создавшееся напряжение привело к изгибу неповрежденных изомеров, передававшемуся с постепенным затуханием далеко в сторону переднего конца тела. На изомеры восстановленной задней области это напряжение практически не оказало влияния. Можно заметить, что длина регенерировавших концов уменьшается при удалении изомеров от оси тела. Явных признаков восстановления дистальных концов изомеров не наблюдается даже по прошествии

значительного времени (о длительности можно судить по количеству новообразованных изомеров). Отсутствие восстановления можно видеть и в том случае, когда изомеры были уничтожены на всю свою длину, вплоть до оси тела. У некоторых особей в ходе регенерации задней области слегка сместилась вбок восстановленная часть продольной оси, у других произошло расщепление оси и образовалось два задних конца. Большой интерес представляет сильно деформированный экз. ПИН, № 4716/5182. Однажды на стадии роста примерно в 30–35 пар изомеров им была утрачена зона генерации, а также более 30% тела, в том числе около половины приосевой области. Тем не менее, он сохранил жизнеспособность, восстановил зону генерации и нарастил еще 17–20 пар изомеров, прежде чем погиб в основном тафономическом событии (Иванцов и др., 2020; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021a, 2023). При этом остальные утраченные фрагменты, в том числе участок осевого тяжа, не регенерировали, из-за чего в последующем в ходе неравномерного роста тело сильно изогнулось вправо. Индивид не потерял способности к движению, о чем свидетельствуют оставленные им следы. Однако передним по ходу движения концом у него стал выгнутый левый край тела. У одного экземпляра *D. tenuis* из Карахтинского местонахождения передняя лопасть полностью отсутствует, а ближайшие изомеры экстремально короткие. На месте освободившегося объема появилась очень глубокая вырезка. Каких-либо иных изменений экземпляр не демонстрирует, что говорит о продолжении организмом нормальной жизнедеятельности вплоть до момента тафономического события.

В результате изучения прижизненных повреждений было установлено, что зона роста (место, где происходила закладка новых изомеров) у дикинсоний занимала терминальное положение на заднем конце тела. В передней лопасти дикинсоний и в приосевой части их тела отсутствовали жизненно важные органы: в передней лопасти, по-видимому, не было значимых сенсорных структур и скоплений нервных клеток, а в приосевой области отсутствовал сквозной кишечный тракт и нервные тяжи. Нервная система этих животных, скорее всего, имела диффузное строение (табл. 1) (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023). Дикинсонии обладали высокой жизнеспособностью и способностью к регенерации; они могли существовать при потере значительных участков тела, передней лопасти и части приосевой области. Также

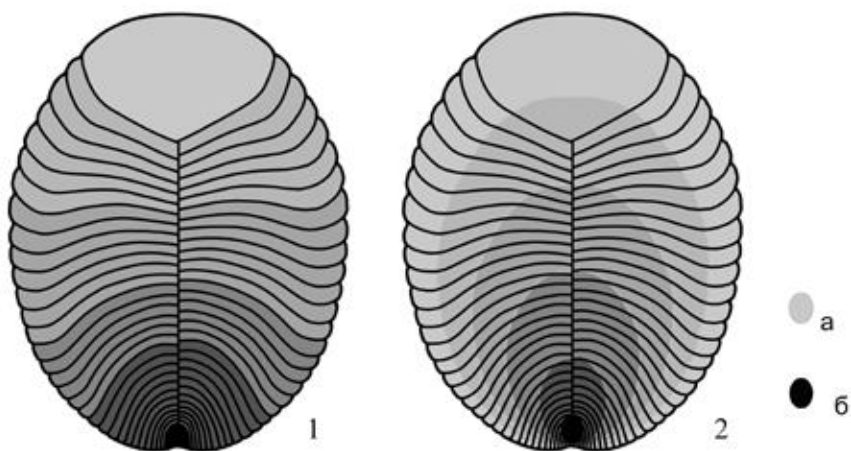


Рис. 6. Градиенты потенциала новообразований у дикинсоний (а – низкий потенциал, б – высокий потенциал): 1 – обычный рост (добавление новых изомеров + разрастание существующих частей), 2 – регенерация (восстановление зоны генерации + нарастание поврежденных участков).

они могли сравнительно легко восстанавливать зону роста и проксимальные части изомеров в случае их утраты. Однако регенерация у дикинсоний, была частичной, поскольку отсутствуют свидетельства восстановления дистальных концов изомеров, не восстанавливается потерянная передняя лопасть, а окружающие ее изомеры уменьшаются в размерах. И хотя в процессе восстановления зоны роста могли случаться сбои, и даже раздвоение оси тела, каких-либо признаков бесполого размножения у этих организмов выявлено не было. Процессы обычного роста и регенерации у дикинсоний достаточно сходны. Оба они осуществляются через образование и разрастание изомеров; при этом область активного проявления регенерационной способности и область усиленного роста пространственно совпадают, тяготея к осевой части тела и его заднему концу (рис. 6). Такое сходство может свидетельствовать о том, что оба процесса контролировались одной системой внутренних регуляторов, и что регенерация у дикинсоний является проявлением обычного роста этих организмов.

ГЛАВА 6. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ПРОАРТИКУЛЯТ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ BILATERIA (защищаемое положение 8)

За редким исключением (напр., Seilacher, 1989; Zhuravlev, 1993; Retallack, 1994, 2022) проартикуляты (дикинсонии) описывались как различные эуметазои: гребневики (Zang, Reitner, 2006), плакозои (Rozhnov, 2009; Sperling, Vinther, 2010), медузы (Sprigg, 1947, 1949; Harrington, Moore, 1956), коралловые полипы (Valentine, 1992), плоские черви (Термье и Термье, 1976, Федонкин, 1981б), целомические билатерии (Gehling, 1991 и др.), аннелиды (Glaessner, 1959; Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972; Runnegar, 1982; Conway Morris, 1989; Jenkins 1992) и хордовые (Dzik, 2000, 2003). Основываясь на изложенных выше результатах наблюдений над ископаемыми остатками, можно реконструировать следующий набор ключевых особенностей дикинсоний (табл. 1). С определенными оговорками его можно распространить на всех проартикулят и провести тестирование основных гипотез родства этих животных (Ivantsov, Zakrevskaya, 2023).

- Гипотеза Placozoa. Сопоставление дикинсоний с Trichoplax (Rozhnov, 2009; Sperling, Vinther, 2010) базируется, среди прочего, только на одном наблюдении над ископаемым материалом, вернее, предположении о том, что след питания образован воздействием некой пищеварительной подошвы, соответствующей всей вентральной стороне тела ископаемого организма. По заключению автора, у проартикулят уже имелись специализированные пищеварительные полости, хотя и открытые на всем своем протяжении во внешнюю среду (Иванцов, Малаховская, 2002; Иванцов, 2008, 2011б, 2013а). Конечно, нельзя исключить того, что различные анатомические структуры древнего предка подверглись тотальной редукции у Trichoplax. Но тогда большой проблемой будет выявление объединяющих их апоморфий.

- Гипотеза Stenophora. Сопоставление дикинсоний с гребневиками (Zang, Reitner, 2006) соответствует представлению о бирадиальности их тел (с осью, ориентированной горизонтально) и основано на одном экземпляре зимнегорской *D. cf. tenuis*, фрагментарно сохранившаяся внутренняя структура которого была своеобразно интерпретирована. Поскольку у данного экземпляра имелось только 4 пары боковых ответвлений внутренней структуры, они были гомологизированы с меридианальными каналами гастровакулярной систе-

мы гребневиков (Zang, Reitner, 2006). Однако экземпляры с более полно сохранившейся структурой демонстрируют существенно большее число боковых отростков, многократное ветвление передних из них и чередующееся расположение относительно продольного канала. И это, конечно, резко не соответствует строению гребневиков.

- Гипотеза полипоидных Cnidaria. Дж. Валентайн (Valentine, 1992) считает дикинсоний радиально-симметричными, видит у них дорзальную ротовую щель, ведущую в слепой кишечник, а изомеры представляет его дивертикулами, предлагая в качестве модели для сравнения скелет современной склерактинии *Fungia scutaria*. Ни одна из позиций этой интерпретации не находит подтверждения на ископаемом материале. Скелет склерактинии может напоминать дикинсонию лишь в очень грубом приближении. Кроме того, разрастание тела дикинсоний наиболее активно происходит в его внутренних областях, тогда как разрастание коралла идет посредством добавления концентрических колец с внешней стороны (Gold et al., 2015).

- Гипотеза неопределенных «Coelenterata». Традиционное видение осевого тяжа как заполненного пищей кишечника, дополненное предположением о сочленении с ним вентральных карманов и наблюдением над механизмом формирования следов питания, позволяет интерпретировать эту структуру как разветвленную гастральную полость, на всем своем протяжении открытую на нижнюю сторону организма (Иванцов, 2008, 2011б). В таком виде дикинсония может быть сравнима с неким полипообразным животным, повернутым к субстрату своей оральной стороной. Гипотеза рассыпается с реинтерпретацией осевого тяжа как плотной неполой структуры, иной природы, нежели вентральные карманы и явным отсутствием жизненно-важных структур (к которым, очевидно, относится центральная гастральная полость) в приосевой области тела дикинсонии. Строение проартикулят сложнее, чем книдарий. Вместе с тем, лишённые гастральной полости и щупальцев, они кажутся более примитивными, чем даже гребневики.

- Гипотеза Bilateria целомического уровня организации. По заключению Дж. Гелинга (Gehling, 1991) дикинсонии были нормально сегментированными билатеральными животными, имели мышцы и сквозной кишечник. Однако даже если считать изомеры дикинсоний соединенными попарно, их вряд ли правомерно рассматривать в ка-

честве настоящих сегментов (Evans et al., 2017, 2021a, b), а сдвоенный осевой тяж *D. lissa* имеет мало сходства с кишечником.

- Гипотеза Annelida. Фактическим обоснованием гипотезы можно считать только явную передне-заднюю асимметрию и кажущуюся сегментированность тела. Другие описанные признаки и структуры, которые могли бы свидетельствовать о сложности устройства дикинсоний, такие как кишечный тракт, простомуим, *intestinal caeca* (Glaessner, Wade, 1966; Wade, 1972; Gehling, 1991; Jenkins, 1992; Dzik, 2000) были недостаточно хорошо документированы.

- Гипотеза анцестральных хордовых. По представлениям Е. Дзика расчлененное образование являлось обособленным органом, располагавшимся на спинной стороне тела дикинсонии. Его коллагеновая базальная мембрана ограничивала мышечные блоки, гомологичные миомерам хордат (Dzik, 1999, 2000, 2003). Автор придерживается похожей интерпретации расчлененного образования проартикулят, сопоставляя его с базальной пластиной, но предполагает, что оно окружало тело со всех сторон (Ivantsov et al., 2019c, 2020a; Ivantsov, Zakrevskaya, 2023). Осевой тяж проартикулят можно сопоставить как с нотохордом хордовых, так и с аксохордом первичноротых; он может представлять исходное состояние для обеих структур. В целом, каких-либо структур, специфичных исключительно для вторичноротых, у проартикулят не обнаружено.

- Гипотеза Xenacoelomorpha (=Acoela + Nemertodermatida и Xenoturbella, сестринская группа для всех оставшихся Bilateria (=Nephrozoa или первичноротые + вторичноротые)) (Jondelius et al., 2002; Haszprunar, 2015; Cannon et al., 2016; Hejnol, Pang, 2016). Совокупность признаков ксенацеломорф, наличие которых, так или иначе, можно выявить на ископаемых остатках, включает: билатеральную симметрию, слепо замкнутую кишку (или ее отсутствие), сетчатую нервную систему, кольцевые и продольные мышцы, отсутствие нефридиев, питание за счет фагоцитоза, способ передвижения за счет слизисто-цилиарного скольжения, прямое развитие (Haszprunar, 2015; Cannon et al., 2016; Hejnol, Pang, 2016). Все эти признаки мы находим у дикинсоний. Особенно примечательна замкнутая кишка ксенацеломорф, выстланная фагоцитирующими клетками, с различным положением на теле ротового отверстия. Здесь мы можем найти гомологию с вентральными карманами дикинсоний. Очевидное

отличие дикинсоний от ксенацеломорф состоит в наличии у них поперечного расчленения и осевого опорного тяжа, признаков распространенных у Nephrozoa. Такое «промежуточное» положение между двумя основными ветвями билатерий дает основание для сравнения дикинсоний с Urbilateria (гипотетическим ближайшим общим предком билатерий; De Robertis, Sasai, 1996).

- Гипотезы Urbilateria. Воззрения на организацию ближайшего общего предка билатерий разделяются на две конкурирующие группы гипотез (Genikhovich, Technau, 2017), в основе которых лежит различное размещение Acoela – вне совокупности первичноротых и вторичноротых или внутри нее. В первом случае (гипотеза «простой урбилатерии») это был бентосный, маленький, сравнительно простой организм, напоминающий ресничного червя, имевший единственное отверстие в эпителиальной кишке и диффузную нервную сеть (Hejnol, Martindale, 2008; Cannon et al., 2016; Hejnol, Pang, 2016). Под эпидермисом у него располагалась фиброзно-мышечная система; целом, ультрафилтрационные клетки и органы выделения полностью отсутствовали; также отсутствовала эпителиальная стенка гонад и гаметы свободно располагались в полости тела; движение осуществлялось способом мукоцилиарного скольжения; у урбилатерии была высоко развита способность к регенерации, а развитие было прямое без настоящей личиночной стадии (Haszprunar, 2015). Во втором случае (гипотеза «сложной урбилатерии») это было относительно большое животное, с сегментированным телом, имевшее сквозную кишку, центральную нервную систему с передним мозгом, целом, систему кровообращения и нефридии (Balavoine, Adoutte, 2003). У такой урбилатерии уже была похожая на аксохорд (парная вентральная осевая мышца) структура (Brunet et al., 2015).

Очевидно близкое совпадение выявленного здесь набора признаков дикинсоний с характеристикой «простой урбилатерии». Существенным расхождением являются гигантские размеры дикинсоний и других проартикулят, что предполагает вероятное развитие у них выделительной системы, а также поперечное членение тела. Оба признака принадлежат «сложной урбилатерии» – гипотетическому предку нефрозой.

Развитие последовательно повторяющихся структур у Bilateria часто происходит в передне-заднем градиенте, одновременно с задним

удлинением первичной оси; по-видимому, терминальное заднее положение зоны генерации является синапоморфией билатеральных животных (Gold et al., 2015; Isaeva, Kasyanov, 2021). У проартикулят генерация изомеров также происходит на заднем конце тела, что сближает их с билатериями. Даже своеобразная симметрия скользящего отражения не является непреодолимым препятствием для такого сближения. Конечно, у современных животных этот вид симметрии не имеет настолько широкого распространения, как у проартикулят. Но все же он встречается у Nephrozoa, как у первичноротых, так и у вторичноротых. Иногда он проявляется как результат заполнения пространства изоморфными элементами (вариант плотнейшей упаковки). Таким способом распределяются роговые щитки панциря черепах (напр., Черепанов, 2013) или склериты кольчатых червей и близких к ним ископаемых организмов (Dzik, 1993; Waggoner, 1996; Hoekzema et al., 2017). В плане строения вторичноротых симметрия скользящего отражения укоренена наиболее глубоко. Например, ее можно наблюдать в организации скелета и амбулакральной системы иглокожих, в расположении жаберных пор некоторых кишечнодышащих и парных элементов ланцетника, включая сегменты тела, содержащие мышечные блоки, иннервирующие их аксоны, нейроны внутри нервной трубки, жаберные щели и гонады (Ruppert et al., 2004; Schultz, 2015; Soukup, 2017; Isaeva, Kasyanov, 2021; Kuznetsov, 2023). В парадигме противопоставления ксеноцеломорф и нефрозой расположить дикинсоний, а с ними и всех проартикулят, можно вблизи точки расхождения этих двух ветвей Bilateria, возможно, с некоторым смещением в сторону Nephrozoa.

Значительную часть разнообразия макробиоты позднего эдиакария составляют так называемые Vendozoa или Vendobionta (Seilacher, 1989, 1992). К вендобионтам может быть отнесено 3 эдиакарских таксона надродового ранга: Petalonamae Pflug, 1972, Trilobozoa Fedonkin, 1984, Protechiuridae Ivantsov, 2019, а также Proarticulata (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021c). По представлениям А. Зейлахера, основным конструкционным элементом этих организмов являлась полая камера или трубка, имеющая тонкие гибкие стенки; серии плотно прилегающих друг к другу камер создавали подобие «надувного матраса», формировавшего тело вендобионта (Seilacher, 1989). В последующих исследованиях эта концепция не получила поддержки. Широкое развитие трубчатых структур и камер показано только у петалонам,

например, у *Ernietta* (Jenkins, 1992; Elliott et al., 2016; Ivantsov et al., 2016). Тем не менее, объединяющим признаком для перечисленных выше таксонов может быть развитый у них и нетипичный для унитарных многоклеточных животных ансамбль элементов симметрии, находящихся в определенной системе взаимного подчинения (Ivantsov, Zakrevskaya, 2021c). Основным элементом симметрии тела вендобрионтов является радиальная поворотная ось 2, 3 или 6 порядка, организующая расположение продольных антимер организма. Следующие по значимости – плоскости скользящего отражения, которые связывают между собой поперечные части тела. Низшими являются преобразования ветвления и фрактального умножения, проявляющиеся в организации мелких вторичных частей, в том числе различных внутренних структур. Три из четырех таксонов вендобрионтов могут быть отнесены к радиатам, но они вряд ли принадлежали к какому либо типу фанерозойских «кишечнополостных» (Иванцов, 2016a; Ivantsov, Zakrevskaya, 2021c). План строения проартикулят может быть выведен из плана строения петалонам. Например, у вендогируса выявлено наличие внешнего покрова, тонкостенного расчлененного образования, состоящего из рядов камер, опорного осевого стержня и системы тонких, характерно ветвящихся каналов, протягивающихся вдоль разделяющих антимеры продольных септ (Иванцов, Гражданкин, 1997; Иванцов, 2001a, 2003; Fedonkin, Ivantsov, 2007). Вероятные гомологи этих структур мы обнаруживаем у дикинсоний. В ископаемой летописи проартикуляты появляются примерно на 20 млн. лет позже, и могут быть потомками каких-то стебельчатых петалонам из богатого авалонского сообщества. Трансформация вертикально стоящего радиально-симметричного организма в билатеральный с редукцией всех антимер, кроме одной могла быть связана: (1) со сменой образа жизни на взрослой стадии онтогенеза – переходе сначала к лежанию на одной из антимер, а после к направленному движению вперед концом, противоположным зоне генерации поперечных элементов; (2) с сохранением свойственной личинке способности к движению при ее оседании на дно и начале генерации поперечных элементов (предполагается, что личинка как петалонам, так и проартикулят была пелагической, подвижной и нерасчлененной).

План строения билатерий определяется двумя взаимно перпендикулярными осями – передне-задней и дорсовентральной. Обычно

к билатериям относят только трехслойные организмы (Triploblastica) (например, Genikhovich, Technau, 2017). Но также существует более широкое понимание объема Bilateria, и к ним добавляются двуслойные Cnidaria, в организации которых билатеральная симметрия признается исходной. Предполагается, что общим предком Bilateria s.l. (Cnidaria + Triploblastica) был полипообразный организм, кроме исходной билатеральной симметрии обладавший гастральной полостью и двумя кругами щупалец (Malakhov, Gantsevich, 2022). И «вендские бентосные билатерии», под которыми понимаются, прежде всего, проартикуляты, кажутся хорошими кандидатами на роль предка фанерозойских билатерий, представляя промежуточное звено между некими пелагическими радиатами и Bilateria s.l. (напр., Малахов, 2004а, рис. 7, 12) или между «медузоидами» и сегментированными животными (Федонкин, 1987). Но для того, чтобы «встроиться» в такие схемы на отводимом им месте, проартикуляты должны были приобрести (или уже иметь) гастральную полость и щупальца, а в остальном существенно упростить свое строение. Палеонтологических примеров таких превращений мы не находим. Кроме того, существенное различие предполагаемого предка Bilateria и проартикулят заключается в природе передне-задней оси тела. Исходя из «метамерных», наиболее обоснованных (Малахов, 2004а, б, в) гипотез происхождения Bilateria, передне-задняя ось билатерий должна соответствовать «директивной» оси билатерально-симметричных полипов, которая направлена ортогонально к орально-аборальной оси их тела (главной оси симметрии радиальных форм полипов и медуз). У современных цериантарий вдоль «директивной» оси вытянута глотка, а на одном из ее концов расположена зона роста (место, где формируются новые септы и щупальца) (Малахов, 2004б; Genikhovich, Technau, 2017; Malakhov, Gantsevich, 2022). Однако передне-задняя ось проартикулят, скорее всего, гомологична первичной оси радиальной симметрии петалонам и других вендобионтов. Добавляющиеся в течение жизни элементы у полипа представляют собой, по сути, новые антимеры, тогда как у проартикулят и петалонам это подразделения антимер. Иными словами, членение тела у этих групп организмов происходит по различным, взаимно перпендикулярным направлениям.

Несмотря на комплекс фактов, свидетельствующих о сходстве проартикулят и прежде всего дикинсоний с урбилатерией,

с уверенностью заключить, что эти докембрийские организмы имеют прямое отношение к фанерозойским Bilateria, нельзя. В отложениях позднего эдиакария вместе с отпечатками проартикулят присутствуют и остатки иных, достаточно сложных билатерально-симметричных животных. По своему строению эти существа значительно отличаются как от проартикулят, так и от гипотетической урбилатерии, но в то же время они могут представлять стволовые группы Lophotrochozoa и Ecdysozoa (Fedonkin, Waggoner, 1997; Иванцов, 2010a; Ivantsov, 2010, 2012, 2017a). Очевидно, что эти первые известные нам по ископаемым остаткам «типичные» билатеральные животные прошли длительный эволюционный путь от общего с книдариями предка, более насыщенный морфологическими преобразованиями, чем путь проартикулят. В ископаемой летописи проартикуляты появляются позднее первых книдарий (если *Naotia quadriformis* и *Auroralumina attenboroughii* (Liu et al., 2015; Dunn et al., 2022) – это действительно книдарии) и своих возможных предков – петалонам, но практически одновременно с более продвинутыми билатериями. Это может означать, что:

проартикуляты были крайне консервативной группой, на несколько десятков миллионов лет сохранившей в своем плане строения ряд базовых черт общего предка «докнидариевых» билатерий;

билатеральность проартикулят – сравнительно позднее приобретение, полученное ими независимо от других Eumetazoa.

Если второе предположение окажется верным, гипотетическую «урбилатерию» нужно будет понимать как некую стадию в процессе перехода от радиально-симметричных сидячих к билатеральным подвижным организмам, которую могли проходить различные группы животных на пути формирования Bilateria. Но на настоящем этапе исследования отдать предпочтение какому-то из этих двух предположений затруднительно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение Proarticulata – вымершего типа многоклеточных животных – длится уже более 75 лет с момента находки двух необычных поперечно-рассеченных отпечатков в докембрийских отложениях окрестностей г. Аделаида (Австралия). Тридцать лет в нем принимает участие автор представленной диссертационной работы. В рамках полевых работ по теме исследования на вендских разрезах

Юго-Восточного Беломорья (Россия, Архангельская область) автором введена в практику крайне результативная методика площадных раскопок локальных захоронений докембрийских макрофоссилий. В результате целенаправленных раскопок захоронений флиндерско-беломорского стиля сохранности была собрана крупнейшая в мире камерная коллекция ископаемых остатков проартикулятов, включающая 1946 экз. отпечатков тела и 97 экз. изолированных следов питания и их групп (2/3 от числа ископаемых остатков принадлежат роду *Dickinsonia*); получен обширный, качественно новый материал для сравнительно-морфологических, онтогенетических и палеоэкологических исследований.

В ходе проведенного исследования:

1) Дана расширенная характеристика типа *Proarticulata*, изменен объем типа, который теперь включает 3 класса (1 новый), 18 валидных родов (8 новых) и 22 вида (9 новых).

2) Установлено, что проартикуляты были бентосными животными, населявшими органические субстраты, состоявшие из микробных матов и различных комплексов макроскопических эукариот. Места их обитания располагались в гидродинамически неспокойных обстановках в пределах фотической области от приливно-отливной зоны до глубин проникновения штормовых волн. Однако присутствие проартикулятов в бентосных сообществах позднего эдиакария определялось распространением микробных матов, и мало зависело от глубины, вещественного состава минеральных грунтов, солености воды.

3) Впервые идентифицированы и описаны крайне своеобразные, не имеющие аналогов в палеоихнологии, следы питания проартикулятов и следы двигательной активности, в том числе ползания, прикрепления к поверхности субстрата и бегства из-под внезапно выпавшего осадка. Определено, что в момент захоронения тела проартикулятов были закреплены на субстрате.

4) Впервые описаны прижизненные повреждения, а также древнейшие в ископаемой летописи животных признаки регенерации части тела у дикинсоний. Реакция организма на нелетальные повреждения, протекание процесса регенерации и его отклонения подтверждают известное представление о локализации зоны роста на заднем конце тела.

5) Установлено, что рост дикинсоний был неопределенным и имел аллометрический характер. Выявленное сходство осуществления

процессов роста и регенерации у дикинсоний позволяет предположить, что оба процесса контролировались одной системой внутренних регуляторов, и что регенерация у дикинсоний является проявлением обычного роста этих организмов.

6) Выполнена новая реконструкция плана строения проартикулятов (дикинсоний). Кроме ранее описанных признаков (выдержанная форма тела без боковых придатков и временных выростов, суббилатеральное поперечное расчленение, передне-задняя полярность), у этих организмов предполагается наличие дорсо-вентральной дифференциации, ресничного слизевыделяющего эпителия, подстилаемого базальной пластинкой, двух рядов слепых вентральных карманов, нервной системы диффузного типа, осевого опорного тяжа и мышц.

7) Выявленный набор признаков указывает на близость дикинсоний (и Proarticulata в целом) к Urbilateria – гипотетическому предку современных билатерально-симметричных животных. В то же время, присущий проартикулятам ансамбль элементов симметрии сближает их с Vendobionta – группой своеобразных докембрийских радиат; а какие-либо ископаемые свидетельства преобразования изомерно построенных организмов в метамерные отсутствуют. Таким образом, отношение проартикулятов к фанерозойским Bilateria пока остается неопределенным.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК

1. *Иванцов, А. Ю.* Новый представитель дикинсоний из верхнего венда Зимнего Берега Белого моря (Россия, Архангельская область) / А. Ю. Иванцов // Палеонтол. журн. – 1999. – № 3. – С. 3–11.
2. *Иванцов, А. Ю.* Vendia и другие докембрийские «артроподы» / А. Ю. Иванцов // Палеонтол. журн. – 2001в. – № 4. – С. 3–10.
3. *Иванцов, А. Ю.* Вендский организм опознается по отпечаткам / А. Ю. Иванцов // Природа. – 2003. – № 10. – С. 3–9.
4. *Иванцов, А. Ю.* Новые проартикуляты из вендских отложений Архангельской области / А. Ю. Иванцов // Палеонтол. журн. – 2004а. – № 3. – С. 21–26.
5. *Иванцов, А. Ю.* Мелкие вендские поперечно-рассеченные ископаемые / А. Ю. Иванцов // Палеонтол. журн. – 2007а. – № 2. – С. 3–10.
6. *Иванцов, А. Ю.* Новая реконструкция кимбереллы – проблематичного вендского многоклеточного животного / А. Ю. Иванцов // Палеонтол. журн. – 2009. – № 6. – С. 3–12.

7. *Иванцов, А. Ю.* Следы питания проартикулят – вендских многоклеточных животных / А. Ю. Иванцов // Палеонтол. журн. – 2011б. – № 3. – С. 3–13.
8. *Иванцов, А. Ю.* Следы жизнедеятельности докембрийских многоклеточных животных – «вендобрионтов» и «моллюсков» / А. Ю. Иванцов // Стратигр. Геол. кор. – Т. 21. – № 3. – 2013а. – С. 8–21.
9. *Иванцов, А. Ю.* Новые данные о поздневендских проблематических ископаемых рода *Harlaniella* / А. Ю. Иванцов // Стратигр. Геол. кор. – Т. 21. – № 6. – 2013б. – С. 25–34.
10. *Иванцов, А. Ю.* Реконструкция *Charniodiscus yorgensis* (макробиота венда Белого моря) / А. Ю. Иванцов // Палеонтол. журн. – 2016а. – № 1. – С. 3–13.
11. *Иванцов, А. Ю.* Новый представитель петалонам из верхнего венда Архангельской области / А. Ю. Иванцов, Д. В. Гражданкин // Палеонтол. журн. – 1997. – № 1. – С. 3–18.
12. *Иванцов, А. Ю.* Гигантские следы вендских животных / А. Ю. Иванцов, Я. Е. Малаховская // Докл. АН. – 2002. – Т. 385. – № 3. – С. 382–386.
13. *Иванцов, А. Ю.* Некоторые проблематики из вендских отложений Юго-Восточного Беломорья / А. Ю. Иванцов, Я. Е. Малаховская, Е. А. Сережникова // Палеонтол. журн. – 2004. – № 1. – С. 3–9.
14. *Иванцов, А. Ю.* *Sephalonega*, новое родовое название и система вендских проартикулят / А. Ю. Иванцов, М. А. Федонкин, А. Л. Наговицын и др. // Палеонтол. журн. – 2019б. – Т. 53. – № 5. – С. 1–9.
15. *Наймарк, Е. Б.* Возрастная изменчивость поздневендских проблематик *Parvancorina Glaessner* / Е. Б. Наймарк, А. Ю. Иванцов // Палеонтол. журн. – 2009. – № 1. – С. 14–19.
16. *Bobrovskiy, I.* Molecular fossils from organically preserved Ediacara Biota reveal cyanobacterial origin for Beltanelliformis / I. Bobrovskiy et al. // Nature Ecology & Evolution. – 2018а. – P. 437–440.
17. *Bobrovskiy, I.* Ancient steroids establish the Ediacaran fossil Dickinsonia as one of the earliest animals / I. Bobrovskiy, J. M. Hope, A. Yu. Ivantsov et al. // Science. – 2018б. – V. 361. – P. 1246–1249.
18. *Bobrovskiy, I.* Simple sediment rheology explains the Ediacara biota preservation / I. Bobrovskiy, A. Krasnova, A. Yu. Ivantsov et al. // Nature Ecology & Evolution. – 2019. – V. 3. – P. 582–589.
19. *Dzik, J.* An asymmetric segmented organism from the Vendian of Russia and the status of the Dipleurozoa / J. Dzik, A. Yu. Ivantsov // Historical Biology. – 1999. – V. 13. – P. 255–268.
20. *Dzik, J.* Internal anatomy of a new Precambrian dickinsoniid dipleurozoan from northern Russia / J. Dzik, A. Yu. Ivantsov // Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie. – 2002. – V. 7. – P. 385–396.
21. *Grazhdankin, D. V.* Reconstruction of biotopes of ancient Metazoa of the Late Vendian White Sea Biota / D. V. Grazhdankin, A. Yu. Ivantsov // Paleontol. J. – 1996. – V. 30, № 6. – P. 676–680.

22. *Hall, M.* Stratigraphy, palaeontology and geochemistry of the late Neoproterozoic Aar Member, southwest Namibia: Reflecting environmental controls on Ediacara fossil preservation during the terminal Proterozoic in African Gondwana / M. Hall, A. J. Kaufman, P. Vickers-Rich, A. Yu. Ivantsov et al. // *Precambrian Res.* – 2013. – V. 238. – P. 214–232.
23. *Иванцов, А. Ю.* Ordovician trilobites of the subfamily Asaphinae of the Ladoga Glint / A. Yu. Ivantsov // *Paleonol. J.* – 2003. – V. 37. – № 3. – P. 229–336.
24. *Иванцов, А. Ю.* Paleontological evidence for the supposed Precambrian evolution of mollusks / A. Yu. Ivantsov // *Paleontol. J.* – 2010. – V. 44. – № 12. – P. 1552–1559.
25. *Иванцов, А. Ю.* The most probable Eumetazoa among late Precambrian macrofossils / A. Yu. Ivantsov // *Invertebr. Zool.* – 2017a. – V. 14. – № 2. – P. 127–133.
26. *Иванцов, А. Ю.* Vendian macrofossils of the Yudoma Group, southeast of the Siberian Platform / A. Yu. Ivantsov // *Paleonol. J. Suppl.* – 2018. – V. 52, № 12. – P. 1335–1346.
27. *Ivantsov, A. Yu.* Conulariid-like fossil from the Vendian of Russia: a Metazoan clade across the Proterozoic/Palaeozoic boundary / A. Yu. Ivantsov, M. A. Fedonkin // *Palaeontology.* – 2002. – V. 45. – № 6. – P. 1219–1229.
28. *Ivantsov, A. Yu.* Revision of the problematic Vendian macrofossil Beltanelliformis (=Beltanelloides, Nemiana) / A. Yu. Ivantsov et al. // *Paleontol. J.* – 2014. – V. 48. – № 13. – P. 1–26.
29. *Ivantsov, A. Yu.* Traces of locomotion of Ediacaran macroorganisms / A. Yu. Ivantsov, A. L. Nagovitsyn, M. A. Zakrevskaya // *Geosciences.* – 2019a. – V. 9, 395.
30. *Ivantsov, A. Yu.* Elucidating Ernietta: Exceptional specimens from the Ediacaran of Namibia. / A. Yu. Ivantsov et al. // *Lethaia.* – 2016. – V. 49. – P. 540–554.
31. *Ivantsov, A. Yu.* Conical thecae of Precambrian macroorganisms / A. Yu. Ivantsov et al. // *Paleontol. J.* – 2019b. – V. 53. – № 11. – P. 1134–1146.
32. *Ivantsov, A. Yu.* Dickinsonia: Mobile and adhered / A. Yu. Ivantsov, M. A. Zakrevskaya // *Geol. Mag.* – 2021a. – P. 1–16.
33. *Ivantsov, A. Yu.* Trilobozoa, Precambrian triradial organisms / A. Yu. Ivantsov, M. A. Zakrevskaya // *Paleontol. J. Suppl.* – 2021b. – V. 55. – Iss. 7. – P. 13–27.
34. *Ivantsov, A. Yu.* Symmetry of Vendobionta (Late Precambrian Metazoa) / A. Yu. Ivantsov, M. A. Zakrevskaya // *Paleontol. J. Suppl.* – 2021c. – V. 55. – Iss. 7. – P. 3–12.
35. *Ivantsov, A. Yu.* Dickinsonia costata of the Winter Mountains: Features of morphology and ontogenesis / A. Yu. Ivantsov, M. A. Zakrevskaya // *Precambrian Res.* – 2022 – V. 379: 106788. – P. 1–16.
36. *Ivantsov, A. Yu.* Body plan of Dickinsonia, the oldest mobile animals / A. Yu. Ivantsov, M. A. Zakrevskaya // *Earth Environ. Sci. Trans. R. Soc. Edinb.* – 2023. – P. 1–14.

37. *Ivantsov, A. Yu.* Morphology of integuments of the Precambrian animals, Proarticulata / A. Yu. Ivantsov, M. A. Zakrevskaya, A. L. Nagovitsyn // *Invertebr. Zool.* – 2019c. – V. 16. – № 1. – P. 19–26.
38. *Ivantsov, A. Yu.* Intravital damage to the body of Dickinsonia (Metazoa of the late Ediacaran) / A. Yu. Ivantsov et al. // *J. Paleontol.* – 2020b. – V. 94. – Iss. 6. – P. 1019–1033.
39. *Luzhnaia (Serezhnikova), E.A.* Skeletal nets of the Ediacaran fronds / E. A. Luzhnaia (Serezhnikova), A. Yu. Ivantsov // *Paleontol. J.* – 2019. – V. 53. – № 7. – P. 667–675.
40. *Vickers-Rich, P.* Reconstructing Ranges: new discoveries from the Ediacaran of Southern Namibia / P. Vickers-Rich, A. Yu. Ivantsov, P. W. Trusler et al. // *J. Paleontol.* – 2013. – V. 87, № 1. – P. 1–15.
41. *Zakrevskaya, M.A.* Dickinsonia costata – the first evidence of neoteny in Ediacaran organisms / M. A. Zakrevskaya, A. Yu. Ivantsov // *Invertebr. Zool.* – 2017a. – V. 14. – P. 92–98.

Коллективные монографии и главы в них

42. *Иванцов, А. Ю.* Макрофоссилии верхнего венда Восточной Европы. Среднее Приднестровье и Волынь. / А. Ю. Иванцов, В. П. Гриценко, В. М. Палий и др. – М.: ПИН РАН, 2015. – 143 с.
43. *Иванцов, А. Ю.* Макрофоссилии верхнего венда Восточной Европы. Средний и Южный Урал / А. Ю. Иванцов, А. А. Разумовский, М. А. Закревская. – М.: ПИН РАН, 2018б. – 190 с.

Статьи в сборниках и прочих изданиях

44. *Иванцов, А. Ю.* Зависимость реконструкций от характера сохранности эдиакарских организмов / А. Ю. Иванцов // *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы.* – М.: ПИН, 2001а. – Вып. 4. – С. 64–67.
45. *Иванцов, А. Ю.* Следы самостоятельного перемещения крупных поздневендских Metazoa по поверхности осадка / А. Ю. Иванцов // *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы.* – М.: ПИН, 2001б. – Вып. 4. – С. 119–120.
46. *Иванцов, А. Ю.* Парность, билатеральность и метамерия древних многоклеточных животных / А. Ю. Иванцов // *Биниология, симметрия и синергетика в естественных науках.* Тр. 5 международной конференции. – Тюмень: ТюмГНГУ, 2007б. – С. 139–142.
47. *Иванцов, А. Ю.* Проартикуляты – вымерший в докембрии тип многоклеточных животных / А. Ю. Иванцов // *Эволюционная морфология животных.* К столетию со дня рождения акад. А.В. Иванова. Ч. I. (Тр. С.-Петерб. об-ва естествоиспытателей. Сер. 1. Т. 97). – СПб.: Изд-во СПбГУ, 2008. – С. 32–42.
48. *Иванцов, А. Ю.* Многоклеточное животное кимберелла: пример интерпретации вендских ископаемых остатков / А. Ю. Иванцов // *Чарльз*

- Дарвин и современная биология (Тр. международной научной конференции 21-23 сентября 2009 г.) – Санкт-Петербург, 2010. – С. 406–419.
49. *Иванцов, А. Ю.* Уникальный природный объект всемирного значения – Зимнегорское местонахождение отпечатков вендских многоклеточных животных / А. Ю. Иванцов // Геолог Украины. – 2011а. – № 3-4. – С. 89–98.
50. *Иванцов, А. Ю.* *Margaritiflabbellum anatolii* – новое проблематическое ископаемое из вендских отложений Юго-Восточного Беломорья / А. Ю. Иванцов // Тр. архангельского центра РГО. – Архангельск, 2014. – Вып. 2. – С. 123–126.
51. *Иванцов, А. Ю.* Южно-африканский элемент в сообществе вендских организмов Архангельской области / А. Ю. Иванцов // Тр. архангельского центра РГО. – Архангельск, 2015. – Вып. 3. – С. 194–201.
52. *Иванцов, А. Ю.* Беломорская рангея (макроорганизм позднего докембрия) / А. Ю. Иванцов // Тр. архангельского центра РГО. – Архангельск, 2017. – Вып. 5. – С. 279–285.
53. *Иванцов, А. Ю.* Беломорские местонахождения ископаемых остатков вендских организмов / А. Ю. Иванцов // Академик Юрий Александрович Орлов. К 120-летию со дня рождения (Сборник статей). – М.: ПИН РАН, 2018. – С. 121–149.
54. *Иванцов, А. Ю.* Конические докембрийские ископаемые Намибии и России / А. Ю. Иванцов, П. Викерс-Рич, М. А. Закревская // Тр. архангельского центра РГО. – Архангельск, 2018а. – Вып. 6. – С. 249–258.
55. *Иванцов, А. Ю.* Вклад Л.А. Несова в изучение Ярнемского местонахождения докембрийских ископаемых / А. Ю. Иванцов, М. А. Закревская // Фундаментальная и прикладная палеонтология (Мат-лы LXIV сессии Палеонтологического общества). – СПб: ВСЕГЕИ, 2018а. – С. 167–169.
56. *Иванцов, А. Ю.* Феномен исключительной сохранности позднедокембрийских макрофоссилий / А. Ю. Иванцов, М. А. Закревская // Тр. Палеонтологического общества. – М.: ПИН РАН, 2018б. – Т. I. – С. 46–53.
57. *Иванцов, А. Ю.* Комплекс вендских макрофоссилий Ярнемского местонахождения (Архангельская область) и вклад Л.А. Несова в его изучение / А. Ю. Иванцов, М. А. Закревская // Тр. Палеонтологического общества. – М.: ПИНРАН, 2019а. – Т. II. – С. 50–59.
58. *Иванцов, А. Ю.* Первые инвалиды в райском «Саду Эдиакары» / А. Ю. Иванцов, М. А. Закревская, А. Л. Наговицын // Тр. архангельского центра РГО. – Архангельск, 2020. – Вып. 8. – С. 114–119.
59. *Иванцов, А. Ю.* Отпечатки вендских животных – уникальные палеонтологические объекты Архангельской области / А. Ю. Иванцов, М. В. Леонов. – Архангельск, 2009а. – 91с.
60. *Сережникова, Е. А.* *Beltanelliformis brunsae* Menner, 1974, *Chuaris circularis* Walcott, 1899, докембрийские макро- и микрофоссилии с «пересекающимися» признаками / Е. А. Сережникова, А. Ю. Иванцов // Современная микропалеонтология (Тр. XVI Всероссийского микропалеонтологического совещания). – Калининград, 2015. – С. 454–457.

61. *Fedonkin, M. A.* Ventogyrus, a possible Siphonophore-like trilobozean coelenterate from the Vendian sequence (late Neoproterozoic), northern Russia / M. A. Fedonkin, A. Yu. Ivantsov // The rise and fall of the Ediacaran biota (Geol. Soc. London Spec. Publ.). – London, 2007. – V. 286. – P. 187–194.
62. *Fedonkin, M. A.* Dynamics of evolution and biodiversity in Late Vendian: A view from the White Sea / M. A. Fedonkin et al. // The rise and fall of the Vendian (Ediacaran) biota. Origin of the modern biosphere (Transaction of the International Conference on the IGCP Project 493). – Moscow: Geos, 2007b. – P. 6–9.
63. *Fedonkin, M. A.* New data on Kimberella, the Vendian mollusc-like organism (White Sea region, Russia): palaeoecological and evolutionary implications / M. A. Fedonkin, A. Simonetta, A. Yu. Ivantsov // The rise and fall of the Ediacaran biota (Geol. Soc. London Spec. Publ.). – London, 2007c. – V. 286. – P. 157–179.
64. *Ivantsov, A. Yu.* Paleontological data on the possibility of Precambrian existence of mollusks / A. Yu. Ivantsov // Mollusks: morphology, behavior and ecology. – N.Y.: Nova Sci. Publ., 2012. – P. 153–179.
65. *Leonov, M. V.* Guidebook of the field paleontological excursion. Zimnie Gory / M. V. Leonov, A. Yu. Ivantsov, M. A. Zakrevskaya. – Moscow: PIN, 2007. – 27 p.

Подписано в печать 18 декабря 2024 г. Формат 60x84/16
Бумага офсетная. Печать цифровая.
Тираж 100 экз.

Отпечатано в ИТО ПИН РАН
Москва, Профсоюзная, 123