

О КОЛОНИАЛЬНОСТИ ДОКЕМБРИЙСКИХ ОРГАНИЗМОВ

Е.А. Лужная (Серезжникова)

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, serezhnikova@paleo.ru

Проблема колониальности, модульной организации и индивидуальности у животных, растений, грибов и др. организмов, ископаемых и современных, широко обсуждается в последние десятилетия (Марфенин, 1999; Ересковский, 2003; Первушов, 2014 и др.). Это особенно актуально для изучения эволюционной биологии находок неясного происхождения и систематического положения.

Докембрийские остатки, которые были интерпретированы как колониальные организмы. Pro et contra

Франсвилльская биота. Древние загадочные остатки – долговатые, продолговатые, округлые, палочковидные размера от первых сантиметров до 10–12 см – были обнаружены в раннепротерозойских морских отложениях, черных сланцах в Африке, на юго-востоке Габона (El Albani, Bengtson et al., 2010, 2014). Возраст осадочной толщи, в которой заключены остатки, составляет 2100±30 млн лет. Т. о., габонские находки можно было бы считать самым древним документом многоклеточности в ископаемой летописи.

С обоснованной критикой выступил А. Зейлахер (см. Maehnen, 2010), назвав находки псевдофоссилиями, пиритовыми конкрециями, которые, как он установил ранее, могут иметь сложную и разнообразную морфологию (Seilacher, 2001).

Удодания. Удодания известны из нижнепротерозойских отложений Северного Забайкалья, U-Pb возраст вмещающих отложений 1867±3 млн лет и 1876±4 млн лет (Попов и др., 2009). Впервые они были описаны А.М. Лейтесом (1965) под названием *Udodania problematica*. Это четырехгранные конусовидные образования размером до 1 см по длинной оси с внутренней «полостью» и поперечными «перегородками». Остатки были отнесены к червям-трубкожилам. Позже наиболее подробное изучение удоданий было сделано Т.А. Саютиной и Е.С. Вильмовой (1990), которые провели ревизию работы Лейтеса и установили еще один вид удоданий, *Udodania leitesii* – трубчатые формы, образующие «колонии». Они были отнесены к табулятоморфным кораллам. Позднее Е.С. Ильмова (2011) установила несколько форм «ветвления» у *U. leitesii* и выделила еще один вид, *U. terleevi*. В результате этих исследований сложилось мнение, что находки удоданий убедительно доказывают существование Metazoa в раннем протерозое (Розанов, 2004, 2010).

Трактовка удоданий как биогенных остатков сразу вызвала полемику. Так, Л.И. Салоп (1973) счел удоданий кристаллами, к его мнению присоединились Б.С. Соколов (1976), В.В. Хоментовский (1987) и др. А.В. Колесников (2011) изучил обширную коллекцию удоданий. По его мнению, все «животные» признаки удоданий легко объясняются в рамках теории образования и преобразования метакристаллов. В эту теорию укладываются основные признаки удоданий: трубчатое строение, наличие стенки, изгибания и ветвления, кустистые образования, поперечные перегородки, однорядные скопления, продольная гофрировка. Таким образом, удоданию вряд ли можно считать палеонтологическим объектом.

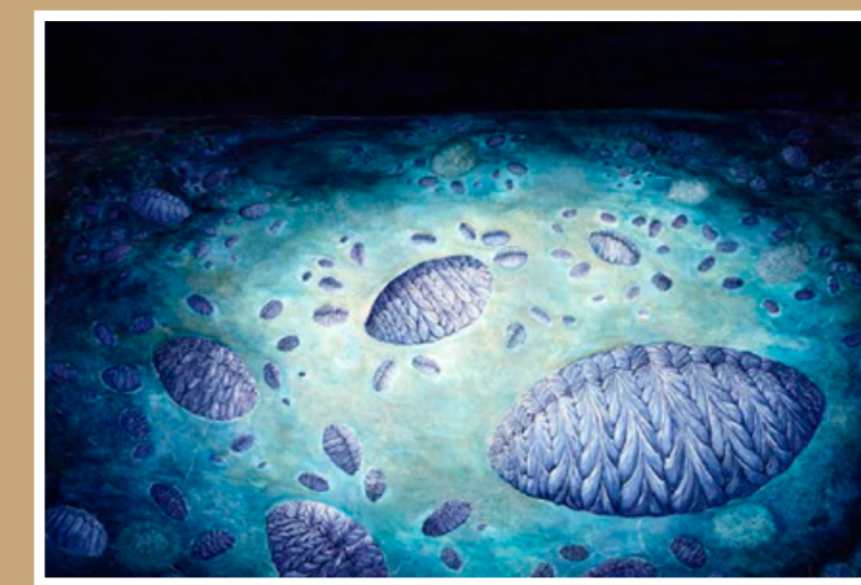
Городиския. Остатки городиский были впервые описаны Е.Л. Йохельсоном и М.А. Федонкиным (Yochelson, Fedonkin (2000), Fedonkin, Yochelson, (2002)), первое упоминание о них содержится у Р.Дж. Городиски (Hogodiski, 1982). Остатки городиский обильны, их находят в терригенных породах в мезопротерозойских отложениях, возрастом около 1.5 млрд лет в Северной Америке и в Австралии (Grey et al., 2010), сходные по морфологии формы также описаны из эдиакария Китая (Chen et al., 2007). Городиский – это однорядные «цепочечные» формы, которые выглядят как аккуратно нанизанные разомкнутые ожерелья из бусинок почти одинакового размера; «ожерелья» в различной степени плавно изогнуты и имеют разную длину. Диаметр «бусинок» от нескольких миллиметров до 1 см, в каждом «ожерелье» их размер довольно строго выдержан, и располагаются они через постоянный небольшой интервал, отличающийся в разных «ожерельях». Они были реконструированы как колониальные многоклеточные тканевого уровня организации, со столональным размножением. По мнению авторов, из современных аналогов более всего городиский напоминают простые колонии гидроидов (Fedonkin, Yochelson, 2002, с. 25). Предполагалось, что городиский – это колонии индивидов конической формы, полупогруженные в осадок и соединенные столонем.

Поскольку ископаемые имеют скудную морфологию и обильные захоронения, их реконструировали самыми разными способами: как псевдофоссилии, сомнительные фоссилии, колонии прокариот, агглютинирующие фораминиферы, слизевки, грибы-дождевики, бурые водоросли, губки, цепочки из фекалий (см. Retallack, 2013). Автор процитированной работы предложил реконструкцию городиский как микоспор грибов, современным

Эра		Период	Время (млн лет)
Фанерозой	Кайнозой		0
	Мезозой		65.5
	Палеозой		251
Протерозой	Эдиакарий	Криогений	542
		Тоний	635
		Степий	850
	Мезопротерозой	Эквизий	1000
		Калпаний	1200
		Слатерий	1400
	Палеопротерозой	Ороэрий	1600
		Риспий	1800
		Сиверий	2050
		Сиверий	2300
		2500	

Колониальные (?) организмы докембрия

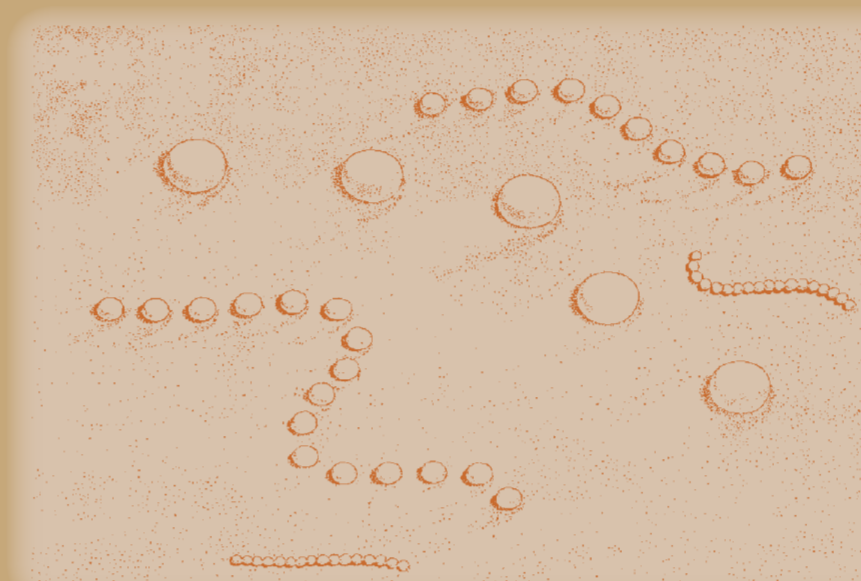
- 553–542 *Cloudina* (Germis, 1972; Hua et al., 2005; Corljo et al., 2010)
- 635–542 *Petalonamae* (включая *Cyclonema*) (Sprigg, 1949; Glaessner, Wade, 1966; Федонкин, 1985 и др.); *Funisia*, уровень губок или кишечнополостных (Droser, Gehling, 2008);
- 635–551 *Sinocyclocliticus* (кишечнополостные, Xiao et al., 2000);
- Ramitubus* (возм. кишечнополостные, Liu et al., 2008)
- 635–551 *Demospongia* (Li et al., 1998; псевдофоссилии; Antcliffe et al., 2011)
- 1465–1070 *Horodyskia* (зукариоты, возм. Metazoa: Fedonkin, Yochelson, 2002; водоросли; Grey, Williams, 1990; грибы; Retallack, Dunn, 2013)
- 1867±3 *Udodania* (кишечнополостные; Саютина, Вильмова, 1990; Вильмова, 2011; кристаллы; Салоп, 1973; Колесников, 2010)
- 2100 Колониальные (?) организмы Франсвилльской биоты; El Albani et al., 2014



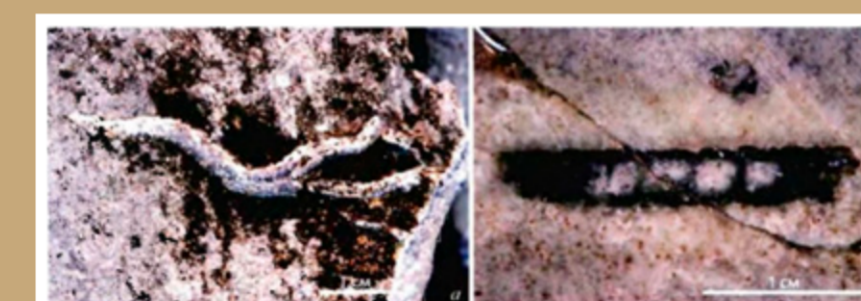
Фиг. 5а, б. Fractofusus, эдиакарий, Ньюфаундленд, Канада (Mitchell et al., 2015).



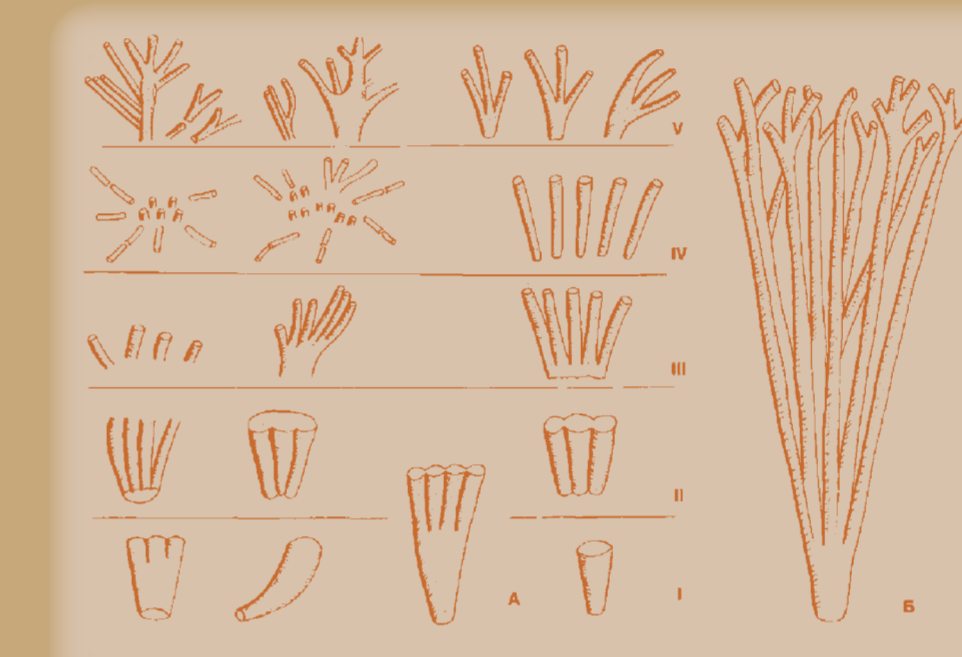
Фиг. 6. Эдиакарская биота (рисунок из работы Jenkins, 1992).



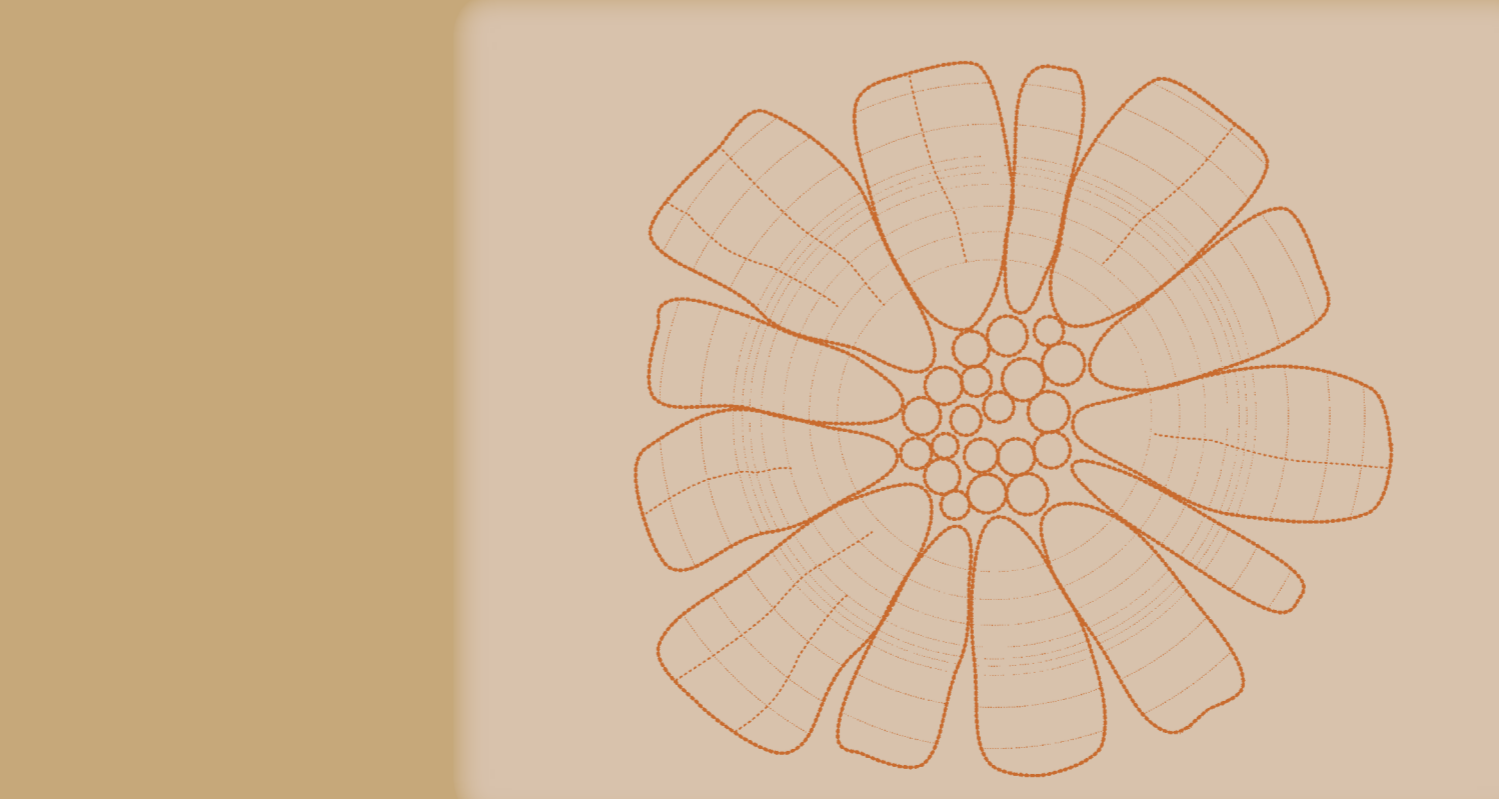
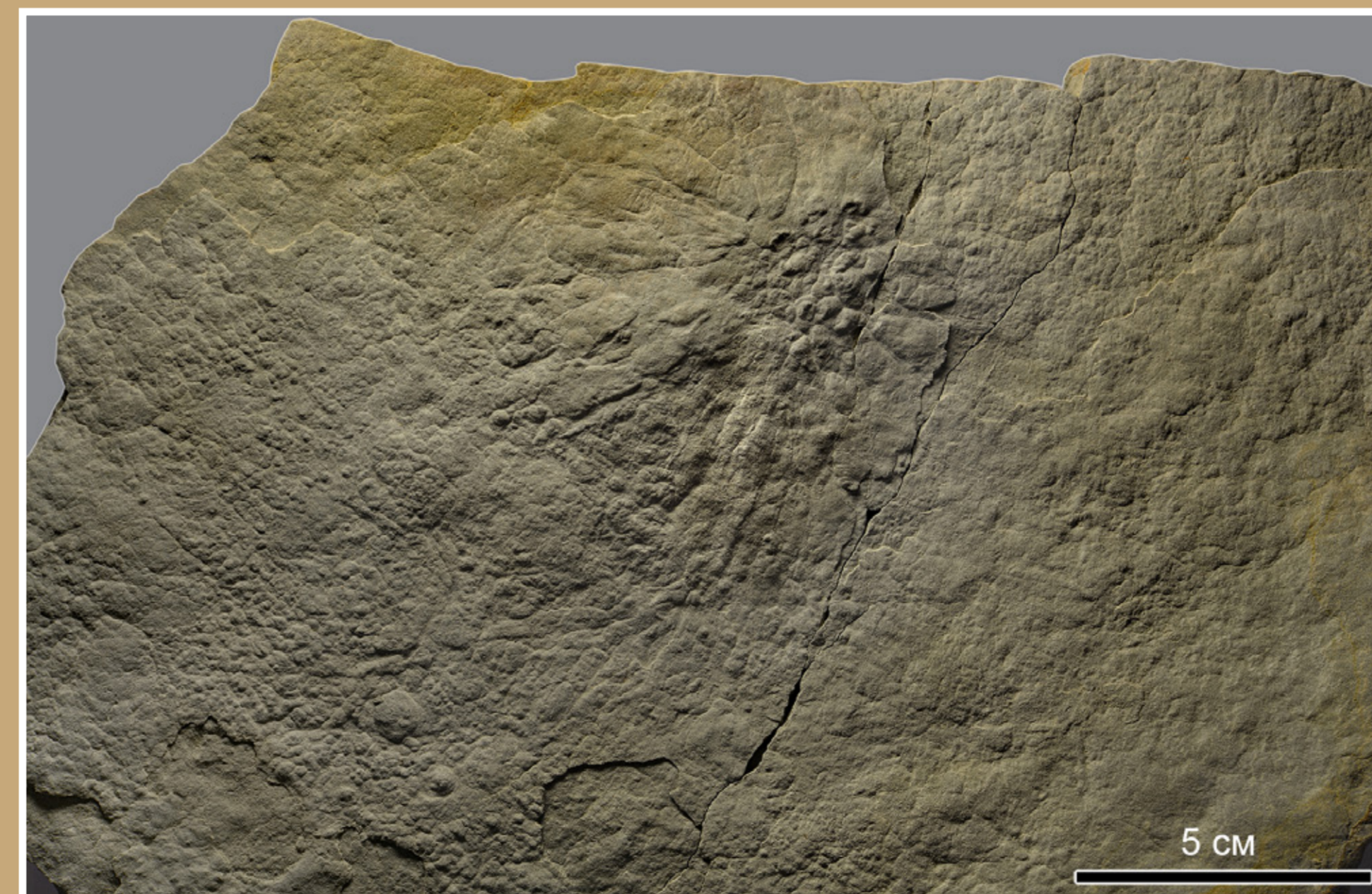
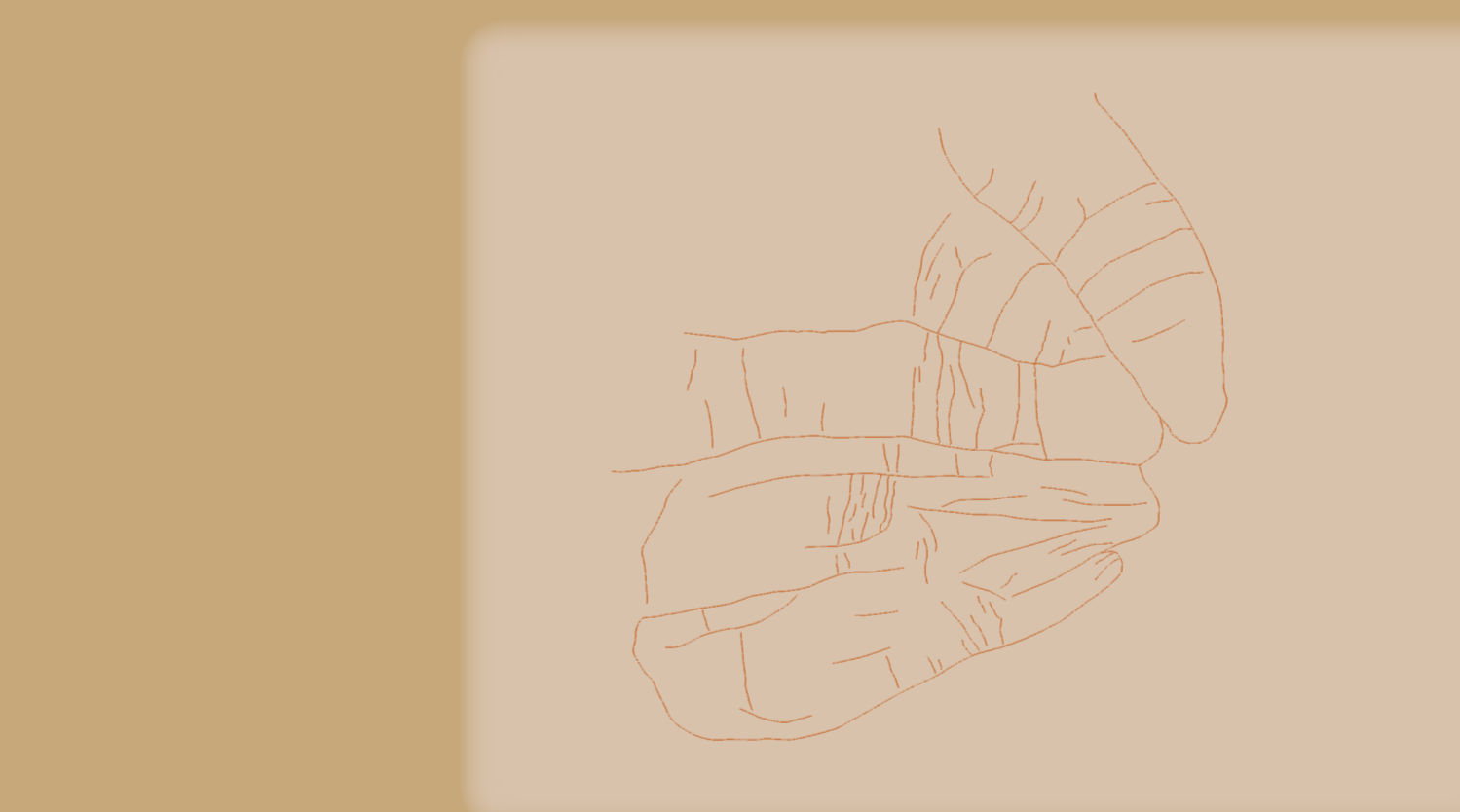
Фиг. 4. Horodyskia moniliformis Yochelson et Fedonkin, 2002.



Фиг. 3а, б. Udokania problematica Leytes, 1965.



Фиг. 2а, б. Макроскопические организмы Франсвилльской биоты (El Albani et al., 2014).



Фиг. 7-9. Новый проблематичный организм из венда Юго-Восточного Беломорья и его предполагаемая реконструкция (вид снизу).

аналогом которых является *Geosiphon pyriformis*. Примечательно, что *Geosiphon* образует симбиоз с цианобактериальными фотосимбионтами *Nostoc punctiforme*. Нужно отметить, что автор сам указал на слабые стороны своей реконструкции: *Geosiphon* имеет другую форму, цепочки образует только на самых ранних стадиях развития, к тому же он наземный. Так что реконструкция эта вряд ли приемлема.

По-видимому, наиболее правдоподобно сравнение городиский с остатками микробных колоний, о котором говорит Э. Нолл с соавторами (Knoll et al., 2006). В изобилии остатки микробных колоний, правда, не образующие цепочек, встречаются уже в эдиакарских отложениях. Это *Beltanelliformis*, самое массовое эдиакарское ископаемое, распространенное практически повсеместно в эдиакарских последовательностях (Ivantsov et al., 2014; Bobrovskiy et al., 2018).

Эдиакарские макроорганизмы. Среди эдиакарских животных начинают встречаться как несомненные, так и весьма спорные колониальные формы, а также животные с признаками вегетативного размножения.

Так, эдиакарские первичные организмы интерпретировались как высоко интегрированные колонии – морские перья с соответствующим колониальным устройством – в виде крупного первичного зооида, который служил для закоривания в грунте и множества отходящих от рахиса вторичных зооидов (напр., Glaessner, 1984; Федонкин, 1985). С другой стороны, в работах Зейлахера обсуждается совершенно иное устройство «перьев» – как листоватоподобных неподвижных организмов, не имеющих современных аналогов, вымершую сестринскую группу книдарий без книд; в дальнейшем вендобии стали интерпретироваться этим автором как гигантские простейшие (см. Seilacher, 1989; Buss, Seilacher, 1994; Seilacher et al., 2003). Нужно сказать, что для эдиакарских «перьев» известно множество различных взаимоисключающих реконструкций от лишайников до грибов и растений (см. обзор Serezhnikova, 2014). Тем не менее, можно говорить о модульном строении эдиакарских «перьев».

Еще один организм с модульным строением и, возможно, с колониальной организацией известен из позднепротерозойских отложений Намибии с возрастом около 549 млн лет (Grotzinger et al., 1995). *Namapoikia* – крупные, до 1 м в длину, пластовые модульные организмы, обраставшие рифогенные образования; их скелет состоял из многочисленных трубочек, образующих лабиринтоподобную или полигональную структуру; вероятно, соответствовали уровню организации губок (хететид) или простых колониальных кишечнополостных; *Namapoikia* сравнивают с нижнекембрийскими цериоидными формами *Yaworipora*, *Labyrinthus* и *Rosellatana* (Wood et al., 2002).

Кроме того, для некоторых эдиакарских организмов реконструируют разные формы вегетативного размножения. Так, для «перьев» предполагалось почкование или деление в области прикрепительного диска (в те времена, когда диски реконструировались как медузы) (см. Sprigg, 1949; Wade, 1972). Позднее Дж. Гелинг (Gehling, 2000) довольно убедительно показал, что кластеры прикрепительных дисков есть лишь случайные агрегации особей, соревнование за пространство.

Простое продольное деление было характерно для эдиакарского животного *Cloudina* со скелетом, состоящим из тонких вставленных друг в друга воронок; это ископаемое было широко распространено в терминальных последовательностях эдиакария (см. обзоры Grant, 1990; Zhuravlev et al., 2012). Простое продольное деление описано также у *Sinocyclocliticus*, эдиакарского микроскопического тубулярного организма из Китая (Xiao et al., 2000), отнесенного его авторами к кишечнополостным. К кишечнополостным отнесен и тубулярный *Ramitubus* того же размера порядка с характерным дихотомическим ветвлением (см. Liu et al., 2008). Из эдиакарских макроорганизмов дихотомическое ветвление установлено для *Funisia* (Droser, Gehling 2008).

Развитие других форм бесполого размножения также предполагалось. Так, Е.Г. Митчелл с соавторами (Mitchell et al., 2015) проанализировали пространственное расположение *Fractofusus* из разных докембрийских обнажений Авалонского п-ова на основе статистических методик и пришли к выводу, что фрактофузусы расселялись, находясь в плавающей стадии, а в дальнейшем размножались с помощью столон, образуя своеобразные колониальные поселения, иногда 2-х порядков.

В коллекции лаборатории Докембрийских организмов на доизучении находятся мешковидные формы с синхронным ростом, которые образовывали колониальные поселения (см. Серезжникова, Иванцов, 2016).

Таким образом, данный обзор показывает, что в доэдиакарское время находки несомненных колониальных животных неизвестны. Колонии появились уже позднее, в терминальном протерозое.