

## НАЙДАВНІШІ CNIDARIA В ЕКОСИСТЕМІ ВОЛИНО-ПОДІЛЬСЬКОГО СЕДИМЕНТАЦІЙНОГО БАСЕЙНУ НА МЕЖІ ПРОТЕРОЗОЮ І ПАЛЕОЗОЮ

### THE OLDEST CNIDARIA IN THE ECOSYSTEM OF THE VOLYNO-PODILSKY SEDIMENTATION BASIN ON THE BORDER OF THE PROTEROZOIC AND PALEOZOIC

**А. І. Мартишин**  
**Andrii I. Martyshyn**

Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine, 55-b O. Honchara Str., Kyiv, Ukraine, 01601  
(podolimirus@gmail.com)

У відкладах верхнього едіакарію на Поділлі автором зібрано велику кількість скам'янілостей, які не мають систематичного опису. Морфологія і палеоекологія цих скам'янілих решток свідчать про їх ймовірну належність до найдавніших пелагічних медуз (Medusozoa), поліпів групи морських анемонів (Anthozoa) та предків вимерлих у кінці палеозою *Sphenothallus* (Conulariida). Такий комплекс біотичних решток у відкладах едіакарію виявлено вперше у світовій практиці. Відсутність аналогічних знахідок в інших регіонах дає підстави вважати Волино-Подільський седиментаційний басейн едіакарського періоду найважливішим центром спеціації (зародження та дивергенції) основних груп Cnidaria. Вперше в історії палеонтологічних досліджень виявлено монотопний ряд скам'янілих решток, які ілюструють етапи метаморфоз найдавніших організмів, наближені до стадій онтогенезу сучасних пелагічних Scyphozoa (Medusozoa). Виходячи з того, що сучасні медузи та морські анемони є хижаками і немає жодних свідчень, що вони мали предків з іншим способом існування, та на основі опублікованих даних молекулярних досліджень генома різних груп Cnidaria висунуто гіпотезу, що в екосистемі Волино-Подільського седиментаційного басейну едіакарського періоду виявлено найдавніших представників хижацтва. Отримані результати суперечать поширеній точці зору про відсутність хижацтва в екосистемі неопротероною.

**Ключові слова:** едіакарій, венд, Поділля, кнідарії, медузи, поліпи.

The author found many fossils in the Upper Ediacaran deposits of Podillia, which have not been systematically described. The morphology and paleoecology of some of these fossilized remains indicate their probable belonging to the oldest pelagic jellyfish (Medusozoa), polyps of the group of sea anemones (Anthozoa), and ancestors of *Sphenothallus* (Conulariida), extinct at the end of the Paleozoic. Such a complex of biotic remains in Ediacaran sediments was discovered for the first time in world practice. The absence of similar findings in other regions gives reason to consider the Volyn-Podilskyi sedimentation basin of the Ediacaran period as the most crucial center of speciation (origin and divergence) of the main groups of Cnidaria. For the first time in the history of paleontological research, a monotopic series of fossilized remains was collected, which illustrate the stages of metamorphosis of the oldest organisms, close to the stages of ontogenesis of modern pelagic Scyphozoa (Medusozoa). Based on the fact that modern jellyfish and sea anemones are predators and there is no evidence that they had ancestors with a different way of life, and based on published data of molecular studies of the genome of various groups of Cnidaria, it is hypothesized that the oldest organisms were found in the Volyn-Podilsky sedimentary basin ecosystem of the Ediacaran period representatives of predation. The results contradict the common point of view about the absence of predation in the Neoproterozoic ecosystem.

**Keywords:** Ediacaran, Vendian, Podillia, Cnidaria, jellyfish, polyps.

#### ВСТУП

Результати досліджень генома Cnidaria свідчать про дивергенцію найдавніших представників цієї групи організмів у пізньому протерозої, ймовірно, під час криогенію (Park et al., 2012). Викопні рештки ранньої історії групи Cnidaria були важ-

ливою темою дискусій протягом понад півстоліття. Скам'янілості родів *Cyclomedusa*, *Nemiana*, *Ediacaria*, *Eoporpita*, *Hiemalora* та ряду інших були описані в 60–70-х роках ХХ ст. (Палий, 1969; Федонкин, 1984, 1992; Glaessner, Daily, 1959). На початковій стадії досліджень ці скам'янілості

**Цитування:** Мартишин А. І. Найдавніші Cnidaria в екосистемі Волино-Подільського седиментаційного басейну на межі протерозою і палеозою. Збірник наукових праць Інституту геологічних наук НАН України. 2023. Т. 16, вип. 2. С. 52–65. <https://doi.10.30836/igs.2522-9753.2022.292616>.

**Citation:** Martyshyn A. I. 2023. The oldest Cnidaria in the ecosystem of the Volyno-Podilsky sedimentation basin on the border of the Proterozoic and Paleozoic. Collection of scientific works of the Institute of Geological Sciences of NAS of Ukraine, Vol. 16, iss. 2. Pp. 52–65. <https://doi.10.30836/igs.2522-9753.2022.292616>.

були інтерпретовані як ймовірні рештки Cnidaria. Пізніші дослідження поставили під сумнів ці інтерпретації та запропонували інші варіанти (Gehling et al., 2000 та посилання). Нові технологічні можливості у XXI ст. та знахідки скам'янілостей на багатьох місцезнаходженнях дали можливість перейти на новий рівень досліджень. Кілька екземплярів ймовірних седентарних Cnidaria нещодавно були виявлені у верхньоєдіакарських відкладах на півострові Авалон у Канаді та Великій Британії (Dunn et al., 2022; Liu et al., 2014). Іхнофосилії, подібні до слідів життєдіяльності сучасних та вимерлих поліпів групи морських анемонів, які рухалися горизонтально та вертикально через осадові шари, були знайдені в відкладах едіакарію на півострові Авалон (Menon et al., 2013).

Скам'янілості ймовірних Cnidaria з едіакарських (вендських) відкладів Поділля були описані в 1970-х роках, але їхня інтерпретація була змінена пізнішими дослідженнями (Палий, 1969; Великанов и др., 1983; Dzik, Martyshyn, 2017 та посилання там). Деякі знахідки того періоду були цілком ймовірними скам'янілими рештками Cnidaria, але їм не приділили належної уваги. Так, було знайдено зразок, на якому зафіксовано сліди пересування невідомого організму із сферичною нижньою поверхнею в горизонтальній площині (Великанов и др., 1983). Схожий тип іхнофосилії пізніше був описаний як *Bergaueria sucta* Seilacher з фанерозойських відкладів та інтерпретований як сліди пересування поліпів (Seilacher, 1990). За останні два десятиліття численні іхнофосилії групи *Domichnia* (*Bergaueria*, *Conichnus*, *Conostichnus*) виявлені нами в процесі польових робіт у відкладах могилів-подільської та канилівської серій. Більшість дослідників інтерпретують такі скам'янілості як сліди життєдіяльності риючих поліпів групи морських анемонів (Anthozoa) (Pemberton et al., 1988 і посилання там). Ми також розглядаємо наші знахідки *Astropolichnus* cf. *hispanicus* як докази існування поліпів у відкладах могилівської світи, і консультації зі спеціалістами в цій сфері підтвердили цю точку зору (Mikulas, Fatka, 2017). Скам'янілості кількох видів ймовірних поліпів виявлені автором у ломозівських верствах. Вони являють собою об'ємні зліпки конічної та сферичної форм у масі аргіліту. На деяких екземплярах збереглися структури, подібні до септ, всередині зліпків і відбитки, схожі на щупальця, навколо них. За останнє десятиліття у вулканокластичних туфитах бронницьких верств було зібрано скам'янілі реш-

тки нової групи організмів, які не мають аналогів на інших місцезнаходженнях. Це вузькоконічні та трубчасті тіла, прикріплені до невеликих опорних дисків-присосок. Їхня морфологія близька до поширених у палеозої *Sphenothallus*, яких більшість дослідників відносять до Conulariida (вимерла група палеозойських Cnidaria). М. А. Федонкін виявив детально збережений екземпляр тетра-радіального організму *Conomedusites lobatus* Glaessner & Wade у кар'єрі поблизу Дністровської ГЕС (Великанов и др., 1983). Автори опису цього виду знайшли його у верхньоєдіакарських відкладах хребта Фліндерс біля Аделаїди та інтерпретували як організм класу Conulariida (Glaessner, 1984). Два екземпляри *Conomedusites* знайдені нами у відкладах ломозівської та бернашівської верств. Об'ємні зліпки жилих норок ймовірних поліпів *Bergaueria major* Palij були описані з теригенних відкладів балтійської серії нижнього кембрію, які безпосередньо налягають на товщу верхнього едіакарію на Поділлі (Палий, 1976).

#### МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

В цьому дослідженні використано понад 1000 екземплярів скам'янілостей, зібраних автором на майже всіх стратиграфічних рівнях відкладів верхнього едіакарію та нижнього кембрію Поділля. Частина цих матеріалів була демонстрована у доповідях на ряді спеціалізованих наукових конференцій в Україні та за кордоном. Інформація про ці матеріали опублікована в статтях і матеріалах конференцій. В представленому тут дослідженні проведено аналіз власних попередніх результатів та опублікованих даних інших авторів. Частина цих даних отримала інші варіанти інтерпретації. В процесі досліджень використано методи компаративного аналізу скам'янілих решток, речовинний склад досліджено за допомогою СЕМ в лабораторії фізичних методів досліджень Інституту геологічних наук НАН України, оптичний мікроскоп застосовано для дослідження структури скам'янілостей і гірських порід.

#### ГЕОЛОГІЧНА СИТУАЦІЯ

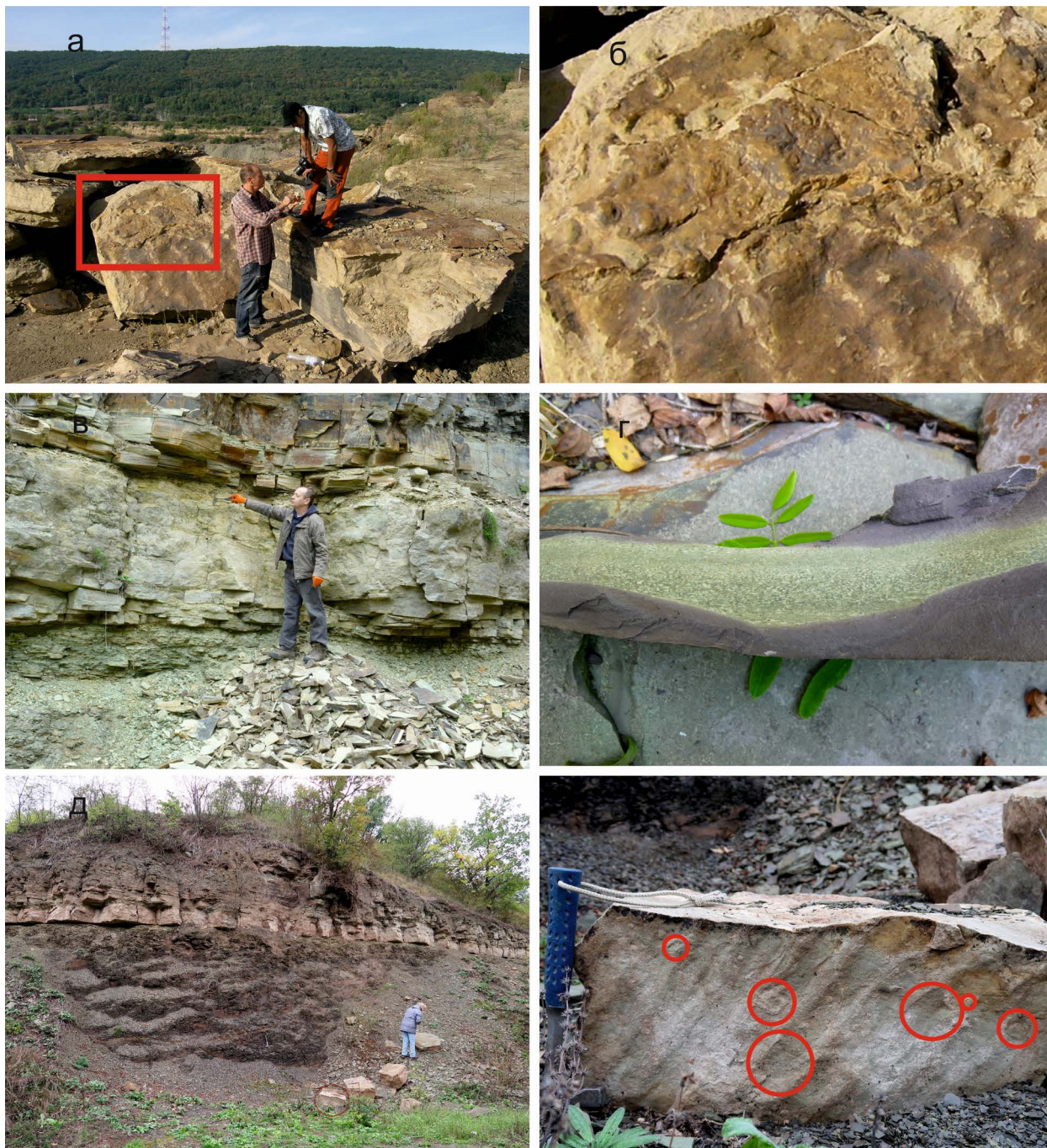
Понад 100 відслонень відкладів пізнього едіакарію знаходяться в долині р. Дністер та її лівих приток у південно-західній частині України. Тут доступні для вивчення горішня частина нижнього едіакарію (грушкінська світа), відклади могилів-подільської та канилівської серій верхнього едіакарію, перехідна товща окунецької світи та балтійська серія нижнього кембрію. Могилів-подільська

серія вміщає могилівську, яришівську та нагорянську світи; цей поділ обумовлений фаціальними циклами осадоконакопичення (Стратиграфія..., 2013).

Біотична асоціація могилівської світи доволі схожа на біоту хребта Фліндерс у Південній Австралії та узбережжя Білого моря на північному заході Східноєвропейської платформи за таксономічним складом та кількістю скам'янілих решток. Проте наявність значної кількості ендемічних видів та відсутність багатьох типових таксонів біотичних асоціацій Білого моря та Австралії свідчать, що еволюційні процеси протікали тут власним шляхом, ймовірно, через обмежене сполучення басейну з відкритим морем. Основними компонентами ориктоценозу типу Едіакара на Поділлі були фрондоморфні організми родів *Charniodiscus*, *Cyclomedusa*, *Eoporpita*, *Hiemalora*, сферичні організми *Nemiana*, кілька видів роду *Palaeopascichnus*, мобільні організми групи дикінсоніід, ймовірні предки молюсків *Kimberella*, червоподібні *Calyptrina*, *Aulozoon*, можливі предки хордових *Finkoella* і *Pharyngomorpha* та інші види, що не мають систематичного опису (Мартишин, 2022; Dzik, Martyshyn, 2017; Martyshyn, Uchman, 2021; Nesterovskiy et al., 2018). Сліди життєдіяльності мобільних бентосних організмів також доволі поширені у відкладах цього віку (Мартишин, 2022; Uchman, Martyshyn, 2020). Седиментаційний цикл могилівської світи завершують оскільки часті строкатоколірні аргіліти лядівських верств. У цій товщі виявлені тільки поодинокі рештки бактеріальних структур та обвуглені плівки органіки; очевидно, ці породи відкладалися в спокійних глибоководних умовах. Вище по розрізу залягає товща яришівської світи, в складі якої виділені бернашівські, бронницькі та зінківські верстви (Великанов и др., 1983; Стратиграфія..., 2013). Відклади бернашівських верств представлені перешаруванням пісковиків, алевролітів та аргілітів. Чергування горизонтально залягаючих аргілітів і алевролітів з косошаруватими пісковиками, тріщини усихання, значна кількість інтракластів давніших порід у пісковиках свідчать про тектонічну активність та динамічний характер процесів седиментації у мілководному басейні того часу. Тут спостерігається значно зменшене різноманіття біоти едіакарського типу скоротилося число прикріплювальних структур фрондоморф., значно зменшився їх таксономічний склад, фосилії *Nemiana* також стали спорадичними, з'явилися фітолейми водорості *Vendotaenia*, ма-

сові скупчення проблематичних скам'янілостей *Arumberia* та деякі інші види (Мартишин, 2022; Nesterovskiy et al., 2018) (рис. 1, а, б). На цих відкладах залягає товща бронницьких верств, яка складена пелітоморфними туфогенними аргілітами (туфітами), зеленувато-сірими в нижній частині і шоколадно-вишневими вгору по розрізу (рис. 1, в). Ці відклади є надійним маркуючим рівнем у природних відслоненнях і свердловинах завдяки характерному вигляду породи. Туфітова товща містить скам'янілі рештки прикріплювальних дисків фрондоморфних організмів *Medusinites*, *Planomedusites*, численні псевдофосилії, утворені в процесі заповнення пластичним осадом порожнин відмираючих дисків, велику кількість детриту червоподібних *Shaanxilithes* та кілька видів, які ще не мають систематичного опису (Nesterovskiy et al., 2018) (рис. 1, г). Вище по розрізу лежить товща сіро-зелених аргілітів, алевролітів і дрібнозернистих пісковиків зінківських верств. У цих відкладах описано багатий комплекс мікрофітів, а також макрофіти *Morania*, *Serebrina*, *Pilitella* (Рябенко и др., 1976).

Вище залягають відклади нагорянської світи, які представлені двома різнорідними товщами. Нижня частина — джуржівські верстви, які складені перешаруванням аргілітів, алевролітів і пісковиків. Різнофаціальні відклади джуржівських верств містять біотичну асоціацію нового типу: автором зібрано тут численний матеріал їхнофосилій групи *Domichnia* (*Bergaueria*, *Conichnus*, *Conostichnus*), відбитки ймовірних червів *Wutubus*, *Saarina*, фітолейми водоростей *Vendotaenia* та неописані види трубчастої морфології (Nesterovskiy et al., 2018). Верхня частина нагорянської світи — масивні бітумінозні аргіліти калюських верств. Ці породи містять кілька рівнів сферичних конкрецій фосфориту (фторапатиту), карбонатні структури «кон-ін-кон», іноді трапляються водорості групи вендотенід та бактеріальні структури. Відклади пізнього едіакарю завершує потужна монотонна товща канилівської серії, складена аргілітами та алевролітами з окремими пластами пісковиків (рис. 1, д, е). Вище лежать аргіліти перехідної окунецької світи. Біотична асоціація канилівської серії відносно нечисленна, тут поширені обвуглені рештки водоростей *Vendotaenia*, *Tyrasotaenia*, *Kanilovia*, відбитки можливих водоростей *Arumberia*, кілька морфотипів (видів?) проблематичних трубчастих *Harlaniella*, ймовірні предки хордових *Burykhia*, малорозмірні мішковидні *Tymkivia* та деякі інші



**Рис. 1.** Літологія і скам'янілі рештки біоти верхнього едіакарію Поділля:

а — Блоки пісковика бернашівських верств у кар'єрі біля Дністровської ГЕС. Фрагмент, виділений червоним, — на рис. 1, б. б — Фрагмент нижньої поверхні плити пісковика (рис. 1, а). Верхня ліва частина — скупчення скам'янілостей деформованих організмів типу «jellyfish bloom»; нижня права частина — поверхня, вкрита *Arumberia* sp.

в — відслонення бернашівських і бронницьких верств у м. Могилів-Подільський. Рука вказує на межу між відкладами.

г — палеовимоїна в туфітах бронницьких верств, заповнена детритом *Shaanxilithes*.

д — відслонення калюських та пилипівських верств у с. Тимків Хмельницької обл. Межа могилів-подільської та канилівської серії. Блок, виділений червоним колом, — на рис. 1, е. е — Блок базального пісковика пилипівських верств, вкритий знаками брижі та скам'янілими рештками тетрадіальної морфології (виділені червоним).

**Fig. 1.** Lithology and fossil remains of the Upper Ediacaran biota of Podillia:

a — Blocks of Bernashivka Member sandstone in the quarry near the Dniester HPS. The fragment highlighted in red is in Fig. 1, б. б — Fragment of the lower surface of the sandstone slab from Fig. 1, а. The upper left part is a cluster

of fossils of deformed organisms of the “jellyfish bloom” type; the lower right part is covered with *Arumberia* sp.  
 в — Outcrop of the Bernashivka and Bronnytsya members in the town of Mohyliv-Podilskyi. The hand points to the boundary between deposits.

г — The paleo-lowering in the tuffites of the Bronnytsya layers, filled with *Shaanxilithes* detritus.

д — Outcrop of the Kalus and Pylypy members near the Tymkiv village, Khmelnytskyi region. The boundary between the Mohyliv-Podilskyi and Kanylivka groups. The slab marked with a red circle is in Fig. 1, e.

е — The slab of basal sandstone of the Phylpy Member is covered with ripple marks and fossilized remains of tetradial morphology (highlighted in red).

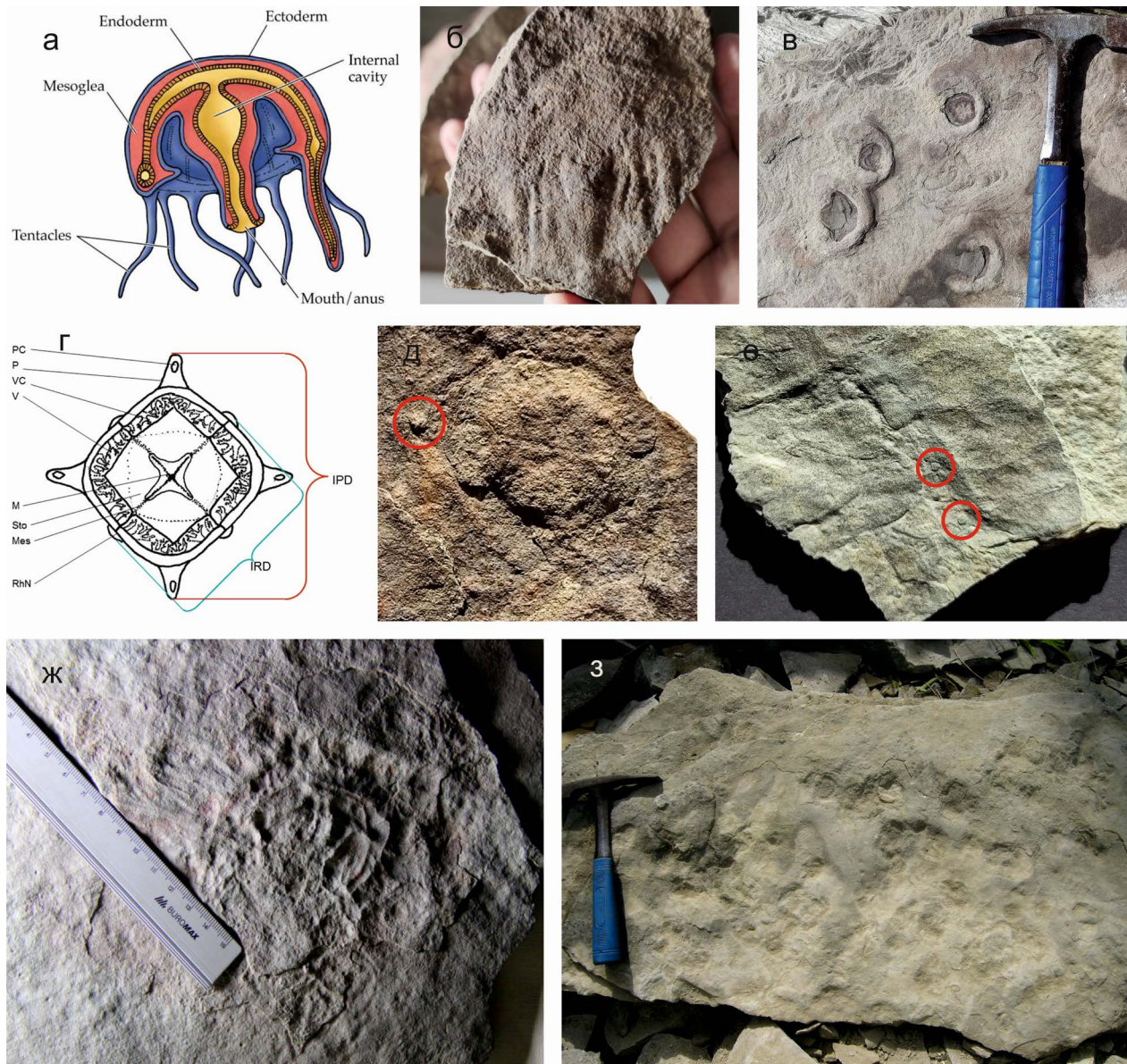
скам'янілості (Ivantsov et al., 2015; Martyshyn, 2023; Martyshyn, Uchman, 2021; Nesterovskiy et al., 2018). Вище лежать алевроліти і пісковики балтійської серії нижнього кембрію з численними слідами риючих організмів і зліпками жилих нірок поліпів *Bergaueria major* Palij (Палий, 1976). В районі досліджень над нижнім кембрієм залягає малопотужний пласт доломітизованих і окварцованих вапняків середнього ордовіку, потужна товща карбонатних відкладів силуру, крейди та неогену (Стратиграфія..., 2013).

Численний зібраний нами матеріал та дані попередніх дослідників свідчать, що максимальний рівень біорізноманіття у Волино-Подільському седиментаційному басейні закінчився на межі відкладів ямпільських і лядівських верств (Великанов и др. 1983; Мартишин, 2022; Nesterovskiy et al., 2018). Дослідження U-Pb віку за цирконами з шару бентоніту, який залягає дещо нижче цієї межі, показали ( $556,78 \pm 0,18$ ) млн років (Soldatenko et al., 2019).

## РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Велика кількість (понад тисячу) екземплярів скам'янілостей ймовірних Cnidaria були зібрані автором протягом 20 польових сезонів. Минулого року проведено компаративний аналіз цих зборів, матеріалів інших дослідників, музейних колекцій та інформації з наукових публікацій. Отримані результати свідчать про необхідність перегляду усталених поглядів на біотичні асоціації та палеоекологію у Волино-Подільському седиментаційному басейні едіакарського періоду. Виявлено, що майже вся товща верхньоедіакарських відкладів, починаючи від ломозівських верств могилів-подільської серії і закінчуючи комарівськими верствами канилівської серії, містить скам'янілі рештки кількох нових груп організмів. Для частини цих організмів (**група 1**) характерна тетра-радіальна морфологія еластичних тіл і окремих органів (рис. 2, а–з). Скам'янілі рештки такого типу не виявлені лише у відкладах глибоководних фацій (масивні аргіліти лядівських та калюських

верств). Найбільша кількість та видове різноманіття нових скам'янілостей виявлені в ломозівсько-ямпільській біотичній асоціації (Мартишин, 2022) (рис. 2, ж, з). Також пікові кількісні показники знайдені в косошаруватих пісковиках бернашівських верств могилів-подільської серії, в базальних пісковиках пилипівських верств та в алевролітах і аргілітах поливанівських верств канилівської серії. Аналіз морфології скам'янілостей і тафономії збереження показує, що організми цієї групи мали дуже м'які желеподібні тіла розміром 10–500 см, без органів прикріплення до субстрату та, ймовірно, вели пелагічний спосіб існування. Переважна більшість скам'янілостей демонструє дорзальну або вентральну поверхню тіл організмів на підшві пластів породи, зрідка вони збережені в боковому положенні. У багатьох випадках скам'янілості схожі на рештки прикріплювальних дисків групи *Petalonamae*, і для їх визначення необхідно детальне вивчення елементів морфології. Автор прийшов до висновку, що причиною неправильної діагностики у власній практиці та в роботі інших дослідників слугували формальні підходи до циклічних скам'янілостей. У світовій науковій практиці протягом десятиліть склалася традиція спрощеного підходу до визначення і класифікації циклічних і циклічно-радіальних фосилій (Гуреев, 1987; Федонкин, 1981; MacGibbon, 2007). Завдяки великій кількості зібраного матеріалу вдалося знайти скам'янілості, які демонструють морфологію організмів **групи 1** у боковому ракурсі та у вигляді різних варіантів деформації тіл, що висвітлило невідповідність скам'янілих решток морфології прикріплювальних дисків. Вирішальне значення для ідентифікації мали фосилії, на яких збереглися елементи морфології, схожі на дзвін (парасольку) з лопастями, щупальці, радіальні канали, рот, манубріум (ротову руку), шлунок, м'язи, гонади, статоцисти з статолітами тощо, характерні для пелагічних Cnidaria (рис. 2, а–з). Автор вважає, що знайдені скам'янілості належать до найдавніших пелагічних медуз, оскільки жодна інша група сучасних і вимерлих організмів не



**Рис. 2.** Морфологія скам'янілостей групи 1:

а — Схема будови сучасних Scyphozoa ([www.bio1152.nicerweb.com](http://www.bio1152.nicerweb.com)). б — Відбиток ймовірної медузи з джуржівських верств. Позитивний гіпорельєф. Відслонення біля с. Яришів, Хмельницька обл.

в — Фрагмент плити пісковіку кривчанських верст з відбитками ймовірних медуз. Відслонення біля с. Пижівка, Хмельницька обл.

г — Схема будови сучасних Cubozoa (Acevedo et al., 2019):

IPD — внутрішньорадіальний діаметр; IRD — розмір між ропаліями; P — педалій; PC — педальний канал; V — веларій; VC — веларний канал; M — манубріум; Sto — шунок; Mes — мезентерій; RhN — ніша ропалія.

д — Відбиток вентральної поверхні ймовірної медузи з морфологічними елементами, схожими на гідростатичний каркас, шунок і статоцист зі статолітом у центрі (виділено червоним). Позитивний гіпорельєф. Джуржівські верстви. Відслонення біля с. Яришів. е — Фрагмент скам'янілого тетрадіального організму з відбитками сенсорних органів (виділено червоним). Пилипівські верстви. Відслонення біля с. Тимків. ж — Відбиток ймовірної медузи: тетрадіальне тіло в центрі та щупальці по периферії. Негативний епірельєф. Аргіліт ломозівських верств у кар'єрі біля Дністровської ГЕС.

з — Масове скупчення скам'янілостей деформованих тетрадіальних організмів на пісковіку ямпільських верств. Негативний епірельєф. Відслонення біля с. Озаринці, Вінницька обл.

**Fig. 2.** Morphology of fossils of group 1:

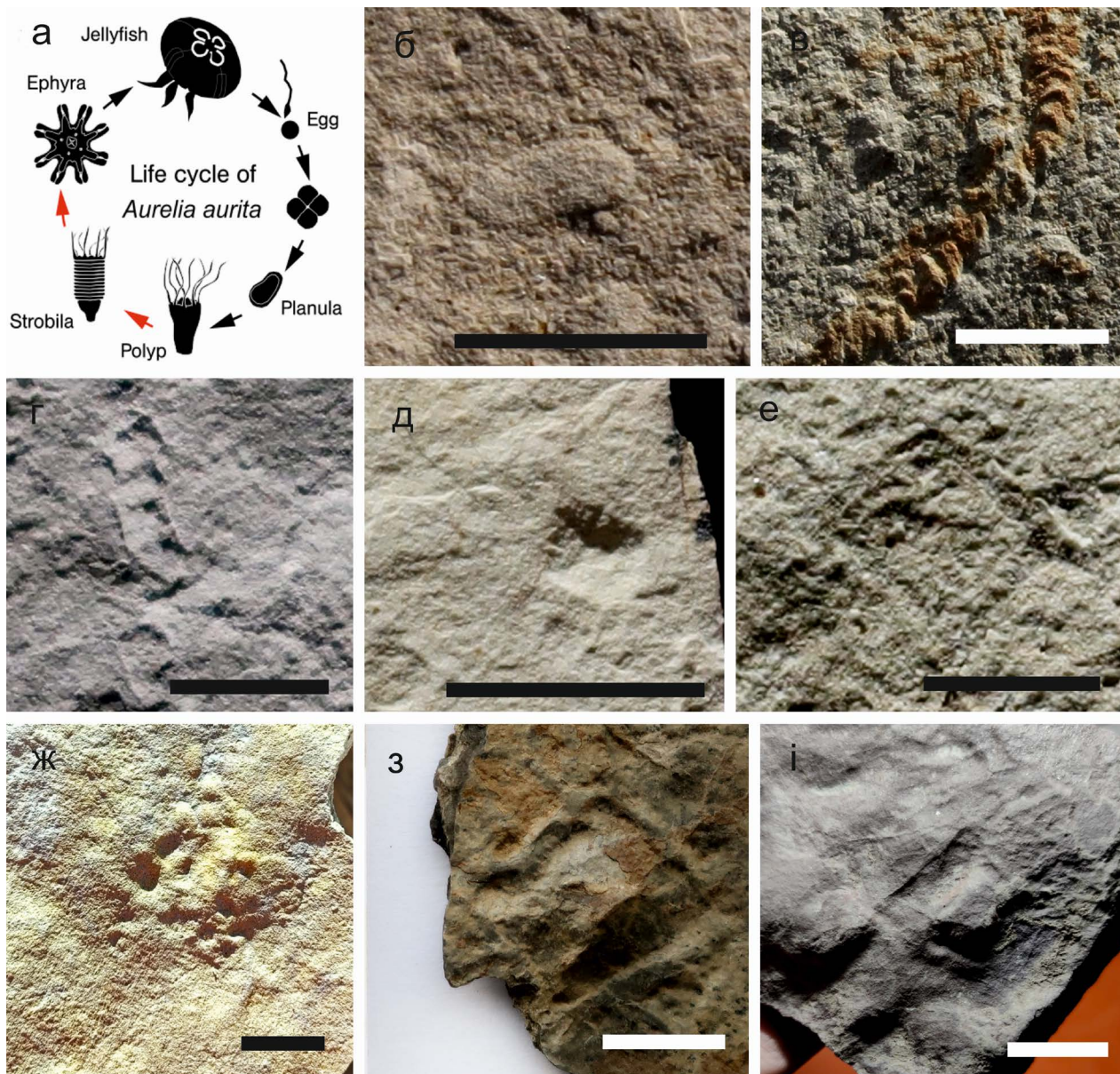
а — Scheme of the structure of modern Scyphozoa ([www.bio1152.nicerweb.com](http://www.bio1152.nicerweb.com)). б — Imprint of a probable jellyfish

from Dzhurzhevka Member. Positive hyporelief. Outcrop near the Yaryshiv village, Khmelnytskyi region.  
 в — Fragment of Kryvchany Member sandstone with impressions of probable jellyfish. Outcrop near the Pyzhivka village, Khmelnytskyi region.  
 г — Scheme of the structure of modern Cubozoa (Acawedo et al., 2019):  
 IPD — interpedalial diameter; IRD — interrhopalial diameter; P — pedaliun; PC — pedaliun canal; V — velarium; VC — velariun canal; M — manubrium; Sto — stomach; Mes — mesenterium; RhN — rhopalial niche.  
 д — An impression of the ventral surface of a probable medusa with morphological elements similar to a hydrostatic frame, a stomach, and a statocyst with a statolith in the center (highlighted in red). Positive hyporelief. Dzhurzhevka Member. Outcrop near the Yaryshiv village.  
 е — Fragment of a fossilized tetradial organism with impressions of sensory organs (highlighted in red). Phylpy Member. Outcrop near the Tymkiv village. ж — Imprint of a probable medusa: tetradial body in the center and tentacles on the periphery. Negative epirelief. Lomoziv Member mudstone in the quarry near the Dniester HPP.  
 з — Mass accumulation of fossils of deformed tetradial organisms on the sandstone of the Yampil Member. Negative epirelief. Outcrop near the village Ozaryntsi, Vinnytskyi region.

може бути охарактеризована таким набором морфологічних деталей і способом існування. Узагальнений морфологічний аналіз показує, що нові скам'янілості гіпотетично можуть належати до різних груп Medusozoa (Scyphozoa, Cubozoa, Hydrozoa). Ця гіпотеза базується на статистичних даних про морфологію тіл сучасних і вимерлих пелагічних медуз та елементів внутрішньої будови (Moon et al., 2023). Сукупність морфологічних параметрів, екологічних умов існування та тафономічних варіантів збереження скам'янілостей **групи 1** відповідає всім критеріям ідентифікації скам'янілих решток пелагічних Medusozoa (Young, Hagadorn, 2010). Важливим додатковим аргументом на підтвердження цієї гіпотези є знахідки у відкладах ломозівських, ямпільських, бернашівських, пилипівських та поливанівських верств масових скупчень скам'янілостей деформованих тіл, які нагадують сучасні пляжні нагромадження медуз у момент явища «jellyfish bloom», тобто масового цвітіння медуз (рис. 2, 3). Природа цього явища до кінця не вивчена, але дослідники зафіксували його зв'язок з температурними показниками водного середовища та наявністю відповідного рівня харчової бази (Condon et al., 2014 та посилання). Розподіл скам'янілостей ймовірних медуз у розрізі відкладів не завжди збігається з кількісними та розмірними показниками членів угруповань седентарної біоти, що домінувала в екосистемі того часу. Це важлива деталь з огляду на місце і роль досліджуваних організмів у трофічному ланцюгу. Дане спостереження дає підстави для гіпотези, що харчовою базою для цих організмів був мікропланктон, а не макробіота чи продукти її розпаду. На жаль, навіть сучасні медузи є доволі маловивченими біологічними об'єктами, і лише нові технологічні можливості і екологічні виклики сучасної екосистеми спонукали біологів до більш

детальних досліджень желеподібного планктону у XXI ст. (Condon et al., 2014). Достеменно відомо, що сучасні медузи є хижачками. Немає жодних даних, що вони мали предків з іншим способом існування (Park et al., 2012). Очевидно, що докембрійські предки цієї групи організмів також займали ідентичне положення в трофічних ланцюгах. Наші результати суперечать поширеній точці зору про відсутність хижачтва в екосистемі неопротерозою (Gehling, Droser, 2018 та посилання).

Як зазначено вище, нижня частина туфитів бронницьких верств багата відбитками опорних дисків фрндоморфних організмів, детритом *Shaanxilithes*, дрібними сферичними *Bronicella* та скам'янілими рештками червоподібних організмів нового виду (Nesterovskiy et al., 2018). Автором встановлено, що ці червоподібні скам'янілості складені з серії вкладених один в один тетрадіальних елементів пірамідальної форми (рис. 3, в-д). Складові елементи прилягають нещільно один до одного, що свідчить про відносну рухомість частин фосилізованих організмів. Рештки *Shaanxilithes* зазвичай деформовані та перетворені на детрит у процесі седиментації та діагенезу осаду на противагу решткам нового виду. Червоподібні тіла нового виду та розрізнені пірамідальні елементи переважно збережені об'ємно без істотних деформацій або з незначними слідами стиснення (рис. 3, в-д). Така морфологія і тафономія скам'янілостей може бути пояснена наявністю у складових елементах біомінерального скелета. Дослідження речовинного складу скам'янілостей за допомогою СЕМ показали, що органічна речовина цих елементів заміщена алюмосилікатами. Частина фосилій виділяється на ясно-сірій поверхні туфиту коричнево-червоним кольором за рахунок збагачення гідроксидом заліза, ймовірним продуктом



**Рис. 3.** Онтогенез Scyphozoa та скам'янілості з відкладів верхнього едіакарію Поділля: а – Схема онтогенезу сучасних Scyphozoa (Fuchs et al., 2014). б – Скам'янілі рештки, ймовірно яйця і планули. Тут і далі: бронницькі верстви у м. Могилів-Подільський. в – Фрагмент скам'янілості червоподібного організму, складеного з пірамідальних елементів (стробіла?). г – Фрагмент скам'янілості червоподібного організму на стадії деструкції, складений з тетрадіальних пірамідальних елементів (стробіла?). д – Окремо збережений елемент пірамідальної морфології (ефіра?). е – Скам'янілість тетрадіального організму з каркасною внутрішньою структурою (ефіра?). ж – Відбиток тетрадіального організму у пісковнику ломозівських верств. Позитивний гіпорельєф. Відслонення біля с. Вінож. з – Відбиток вентральної поверхні організму з тетрадіальною морфологією тіла. Позитивний епірельєф. Пиліпівські верстви. Відслонення біля с. Тимків. і – Відбиток тетрадіального організму зі структурами, схожими на гідростатичний каркас, шлунок, щупальці. Позитивний гіпорельєф. Кривчанські верстви. Відслонення біля с. Пижівка.

**Fig. 3.** Ontogeny of Scyphozoa and fossils from the Upper Ediacaran deposits of Podillia: а – Scheme of the ontogeny of modern Scyphozoa (Fuchs et al., 2014). б – Fossilized remains are probably eggs and planula. Here and further: Bronnytsky layers in the city of Mohyliv-Podilskiy. в – Fossilized fragment of a worm-like organism composed of pyramidal elements (strobila?).



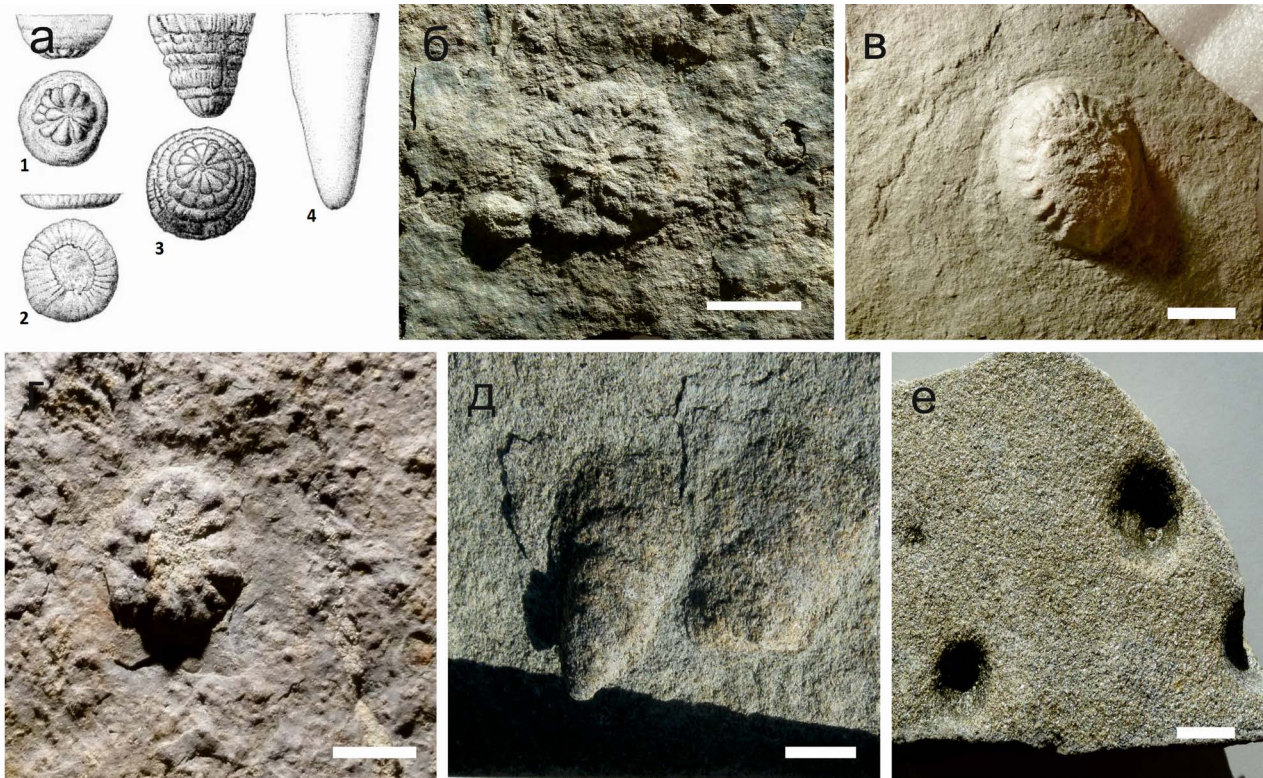
- г – Fragment of a fossilized worm-like organism in the destruction stage, composed of tetra radial pyramidal elements (strobila?).
- д – Separately preserved element of pyramidal morphology (ephyra?).
- е – Fossil of a tetradial organism with a frame internal structure (ephyra?). ж – Imprint of a tetradial organism in Lomoziv Member sandstone. Positive hyporelief. Outcrop near the Vinozh village.
- з – Imprint of the ventral surface of a fossilized organism with tetradial morphology. Positive epirelief. Phylpy Member. Outcrop near the Tymkiv village.
- і – Imprint of a tetradial organism with structures similar to a hydrostatic frame, stomach, and tentacles. Positive hyporelief. Kryvchany Member. Outcrop near the Pyzhivka village.

розпаду піриту. Спостереження показали, що в результаті деструкції нововиявлених червоподібних організмів і розпаду їх на складові елементи ці останні продовжували існування і ріст. У процесі життєдіяльності вони втрачали пірамідальну форму і перетворювалися на злегка випуклі, відносно еластичні тетрадіальні організми з каркасною внутрішньою будовою розміром 0,5–1 см (рис. 3, д, е). У бронницьких туфітах та відкладах могилів-подільської і канилівської серій зібрано матеріал скам'янілостей м'якотілих організмів тетрадіальної морфології (**група 1**). Ці фосилії містять структурні елементи, характерні для пелагічних медуз (еластичне тіло (парасолька), шлунок, гонади, щупальці, статоцисти зі статолітами тощо) (рис. 2, д, е; 3, ж–і). Гіпотетично нами виявлена монотопна збірка скам'янілих решток різновікових організмів одного класу, яка є свідченням прижиттєвих метаморфоз (поліморфізму) організмів. Візуально ці рештки збігаються з етапами онтогенезу сучасних сцифоїдних медуз (планула (*Bronicella*) – стробіла – ефіра – медуза) (Fuchs et al., 2014) (рис. 3, а–і). В наукових публікаціях відсутні дані про знахідки скам'янілих решток стадій онтогенезу вимерлих Scyphozoa. Добре збережені скам'янілості найдавніших пелагічних медуз були описані нещодавно з середньокембрійських відкладів Китаю та США (Han et al., 2016; Moon et al., 2023). Найбільш повний аналіз інформації про морфологію та екологію вимерлих пелагічних медуз у відкладах усіх стратиграфічних рівнів наведені в роботах Graham Young та James Hagadorn (Young, Hagadorn 2010, 2020). Ця інформація використовувалась в процесі даного дослідження, а також проводились консультації з Graham Young.

На відслоненнях відкладів могилів-подільської та канилівської серій виявлені численні скам'янілості, об'єднані тут у **групу 2**. Морфологічно ці скам'янілі рештки відповідають описам їхнофосилій групи Domichnia, типових для поліпів групи риючих морських анемонів

(Anthozoa) (*Bergaueria*, *Conichnus*, *Conostichnus*, *Astropolochnus*) (Pemberton et al., 1988) (рис. 4, а–е). Найбільша кількість та морфологічне різноманіття цих фосилій виявлено у ломозівських і ямпільських верствах могилівської світи та джуржівських верствах нагорянської світи. Окрім знахідок Domichnia, у відкладах ломозівських та ямпільських верств виявлено скам'янілі рештки організмів, збережених у вигляді об'ємних зліпків з внутрішніми структурами, схожими на септи, та зовнішніми елементами, схожими на щупальці. У публікаціях присутні поодинокі повідомлення про знахідки їхнофосилій групи Domichnia у породах пізнього докембрію, але ця інформація недостатньо проілюстрована фотографіями (Grazhdankin, 2014). Багато скам'янілостей *Bergaueria* та *Conichnus* в асоціації зі слідами життєдіяльності риючих організмів містять відклади хмельницької світи (балтійська серія, нижній кембрій), які налягають на товщу едіакарію без видимої перерви в осадконакопиченні (Палий, 1976). Детально збережені скам'янілості найдавніших поліпів виявлені протягом останніх років на лагерштеттах кембрійської біоти в Китаї (Hou et al., 2005; Zhao et al. 2021).

У відкладах бронницьких верств в асоціації з рештками Petalonamae, червоподібними *Shaanxilithes* та скам'янілостями **групи 2** виявлено скам'янілі рештки, об'єднані тут у **групу 3**. Для цих фосилій характерні видовжені гостро-конічна та конічно-трубчаста форми тіл із слабо вираженими поперечними та поздовжніми скульптурними елементами на поверхні (рис. 5, б–г). Скам'янілі організми опиралися на прикріплювальні органи у вигляді присосок та малорозмірних дисків. Аналіз морфології решток показує, що частина з них мала крихкі оболонки, які зламалися з невідомих причин, інші ж були доволі еластичні і збережені у зігнутому положенні. Компаративний аналіз свідчить, що організми **групи 3** морфологічно близькі до палеозойського роду *Sphenothallus* (Conulariida, Cnidaria) (Neal, Hannibal, 2000)



**Рис. 4.** Скам'янілості ймовірних поліпів (група 2):

а – Морфологія скам'янілих решток поліпів групи риючих морських анемонів (Pemberton et al., 1988): 1 – *Bergaueria*; 2 – *Astropolichnus*; 3 – *Conostichnus*; 4 – *Conichnus*. б – *Bergaueria radiata*. Джуржівські верстви. в – *Astropolichnus* cf. *hispanicus*. Ломозівські верстви. г – *Conostichnus* isp. Джуржівські верстви. д – *Conichnus* isp. Позитивний гіпорельєф. Ямпільські верстви. е – *Conichnus* isp. Негативний епірельєф. Ямпільські верстви.

**Fig. 4.** Fossils of probable polyps (group 2):

а – Morphology of the fossilized remains of polyps of the group of burrowing sea anemones (Pemberton et al., 1988): 1 – *Bergaueria*; 2 – *Astropolichnus*; 3 – *Conostichnus*; 4 – *Conichnus*. б – *Bergaueria radiata*. Dzhurzhivka Member. в – *Astropolichnus* cf. *hispanicus*. Lomoziv Member. г – *Conostichnus* isp. Dzhurzhivka Member. д – *Conichnus* isp. Positive hyporelief. Yampil Member. е – *Conichnus* isp. Negative epirelief. Yampil Member.

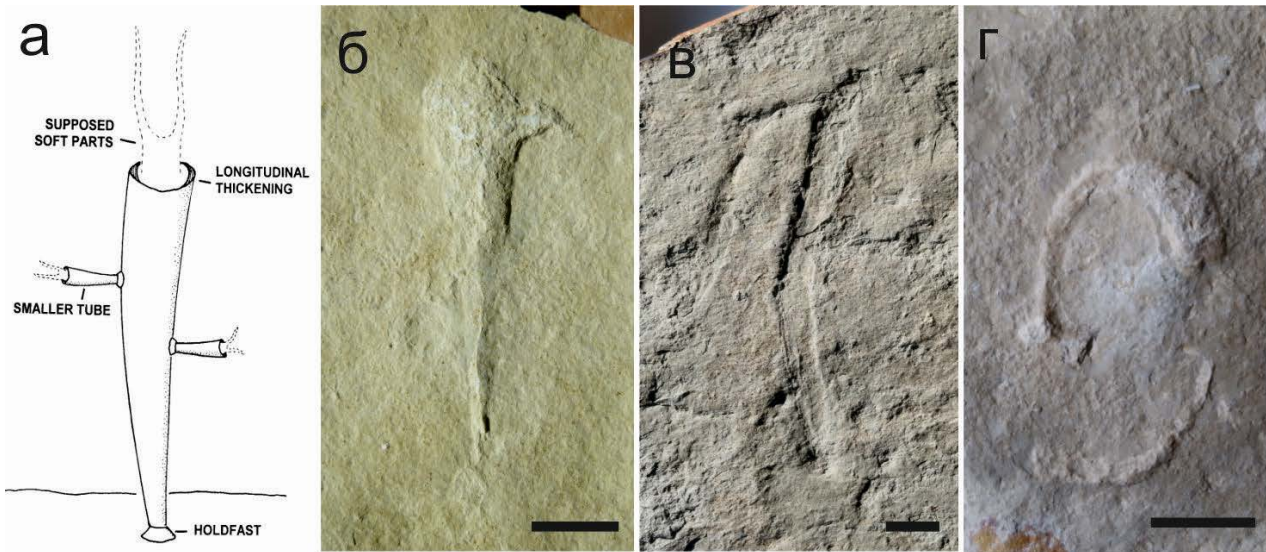
(рис. 5, а). Найдавніші *Sphenothallus* описані нещодавно з нижньокембрійських відкладів у Китаї (Chang et al., 2018; Muscente, Xiao, 2015).

Велика кількість зібраного матеріалу та широкий діапазон морфології скам'янілих решток вимагають більш детальних досліджень і систематичного опису нових таксонів. Результати цих досліджень будуть опубліковані в наступних публікаціях. Комплекс геохімічних, літологічних та стратиграфічних досліджень в сукупності з використанням скам'янілих решток Cnidaria в якості екологічних індикаторів стану екосистеми може

розкрити важливу інформацію про еволюційні процеси на межі протерозою і палеозою.

#### ВИСНОВКИ

Відклади верхнього едіакарію на Поділлі містять велику кількість скам'янілих решток організмів, які не мають систематичного опису. Морфологія частини цих скам'янілостей свідчить про їх ймовірну належність до найдавніших пелагічних медуз (Medusozoa), поліпів групи морських анемонів (Anthozoa) та предків вимерлих у кінці палеозою *Sphenothallus* (Conulariida). Відсутність або обмежена кількість подібних фосилій в відкладах



**Рис. 5.** Скам'янілості ймовірних *Sphenothallus* (група 3):

а – Реконструкція *Sphenothallus* (Neal, Hannibal, 2000). б – Відбиток організму гостроконічної форми з опорною присоскою. Тут і далі: бронницькі верстви, відслонення в м. Могилів-Подільський.

в – Відбиток трубчастого тіла з поздовжньою скульптурою поверхнею, закріпленого у субстраті звуженим кінцем.

г – Скам'янілості організмів конічної морфології з прикріплювальною присоскою, збережені у зігнутому положенні.

**Fig. 5.** Fossils of probable *Sphenothallus* (group 3):

а – Reconstruction of *Sphenothallus* (Neal, Hannibal, 2000). б – Imprint of the organism with a sharp conical body shape and a supporting suction cup. Here and further: Bronnytsya Member, outcrops in the town of Mohyliv-Podilskyi.

в – Imprint of a tubular body with a longitudinal surface sculpture fixed in the substrate with a narrowed end.

г – Fossils of organisms of conical morphology with a supporting sucker preserved in a bent position.

едіакарію інших регіонів дає підстави вважати, що Волино-Подільський седиментаційний басейн едіакарського періоду був найважливішим центром спеціації основних груп Cnidaria. Вперше в історії палеонтологічних досліджень у вулканокластичних туфо-аргілітах бронницьких верств виявлено скам'янілі рештки, які, ймовірно, ілюструють етапи поліморфізму найдавніших пелагічних Medusozoa, наближені до стадій онтогенезу сучасних Scyphozoa. Виходячи з того, що сучасні медузи та морські анемони є хижакими, та на основі опублікованих даних молекулярних досліджень генома різних груп Cnidaria висунуто гіпотезу, що в екосистемі Волино-Подільського седиментаційного басейну едіакарського періоду виявлено найдавніших представників хижацтва.

Отримані результати суперечать поширеній точці зору про відсутність хижацтва в екосистемі неопротерозою.

Стаття написана в рамках досліджень за НДР «Стратегічна мінеральна сировина для відновлення економіки України: аналіз ресурсів та запасів, розробка критеріїв пошуку для нарощування їх мінерально-сировинної бази» (№ державної реєстрації 0123U100855) бюджетної програми КПКВК 6541230 та НДР «Умови седиментації та літогенез відкладів верхнього едіакарію (венду) південно-західної частини Східноєвропейської платформи» (№ державної реєстрації 0120U100938) бюджетної програми КПКВК 6541030.

REFERENCES

- Velikanov V. A., Aseeva E. A., Fedonkin M. A., 1983. Vendian of Ukraine. Kyiv, Naukova Dumka, 162 p. (In Russian). Великанов В. А., Асеева Е. А., Федонкин М. А. Венд Украины. Киев: Наук. думка, 1983. 162 с.
- Gureyev Yu. A., 1987. Morphological analysis and taxonomy of Vendiatia. Kyiv, Institute of Geological Sciences of NAS of Ukraine. 54 p. (In Russian). Гуреев Ю. А. Морфологический анализ и систематика вендиат. Киев: ИГН АН УССР, 1987. 54 с.
- Ivantsov A. Yu., Gritsenko V. P., Paliy V. A., Velikanov V. A., Konstantinenko L. I., Menasova A. Sh., Fedonkin M. A., Zakrevskaya E. A., Serezhnikova E. A., 2015. Upper Vendian macrofossils of Eastern Europe. Middle Dniester area and Volhynia. Moscow, PIN RAS. 144 p. (In Russian). Иванцов А. Ю., Гриценко В. П., Палий В. А., Великанов В. А., Константиненко Л. И., Менасова А. Ш., Федонкин М. А., Закревская Е. А., Серезжникова Е. А. Макрофоссилии верхнего венда Восточной Европы. Среднее Приднестровье и Волынь. Москва: ПИН РАН, 2015. 144 с.
- Martyshyn A. I., 2022. The association of benthic macrobiota of the Late Ediacaran of Podillia in the deposits of the Mohyliv-Podilskiy Group in the quarry near the Dniester HPP. *Collection of scientific works of the Institute of Geological Sciences of NAS of Ukraine*, vol. 15, Issue. 1. Pp. 44–64. <https://doi.org/10.30836/igs.2522-9753.268218>. Мартишин А. І. Асоціація бентосної макробіоти пізнього едіакарію Поділля за відкладами могилив-подільської серії в кар'єрі біля Дністровської ГЕС. *Зб. наук. пр. ІГН НАН України*. 2022. Т. 15, вип. 1. С. 44–64. <https://doi.org/10.30836/igs.2522-9753.268218>.
- Paliy V. M., 1969. On a new species of *Cyclomedusa* from the Vendian of Podolia. *Paleontologicheskii Sbornik*, No. 6, Issue. 1, pp. 110–113. (In Russian). Палий В. М. О новом виде цикломедуз из венда Подолии. *Палеонтол. сб.* 1969. № 6, вып. 1. С. 110–113.
- Paliy V. M., 1976. Remains of non-skeletal fauna and traces of vital activity from deposits of the Upper Precambrian and Lower Cambrian of Podolia. In: *Paleontology and stratigraphy of the Upper Precambrian and Lower Paleozoic of the southwest of the East European Platform* (Ed. Shulga P. L.). Kyiv, Naukova Dumka. Pp. 63–77. (In Russian). Палий В. М. Остатки бесскелетной фауны и следы жизнедеятельности из отложений верхнего докембрия и нижнего кембрия Подолии. *Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы*: Шульга П. Л. (ред.). Киев: Наук. думка, 1976. С. 63–77.
- Ryabenko V. A., Velikanov V. A., Aseeva E. A., Paliy V. M., Tsegelnyuk P. D., Zernetskaya N. V., 1976. Paleontology and stratigraphy of the Upper Precambrian and Lower Paleozoic of the southwest of the East European Platform. Kyiv, Naukova Dumka, 168 p. (In Russian). Рябенко В. А., Великанов В. А., Асеева Е. А., Палий В. М., Цегельнюк П. Д., Зернецкая Н. В. Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы. Киев: Наук. думка, 1976. 168 с.
- Gozhik P. F. (Ed.), 2013. *Stratigraphy of the Upper Proterozoic and Phanerozoic of Ukraine*. Kyiv, Logos, 637 p. (In Ukrainian). Стратиграфія верхнього протерозою та фанерозою України: Гожик П. Ф. (ред.). Київ: Логос, 2013. 637 с.
- Fedonkin M. A., 1981. White Sea Biota of Vendian. Precambrian Non-Skeletal Fauna of the Russian Platform North. *Transactions of the Geological Institute, Academia of Sciences of the USSR*. Vol. 342. Pp. 1–100. Федонкин М. А. Беломорская биота венда (докембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы). Труды ГИН. Вып. 342. Москва: Наука. 1981. 100 с.
- Chang Sh., Clausen S., Zhang L., Feng Q., Steiner M., Bottjer D. J., Zhang Y., Shi M., 2018. New probable cnidarian fossils from the lower Cambrian of the Three Gorges area, South China, and their ecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.05.039>. Chang Sh., Clausen S., Zhang L., Feng Q., Steiner M., Bottjer D. J., Zhang Y., Shi M. New probable cnidarian fossils from the lower Cambrian of the Three Gorges area, South China, and their ecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.05.039>.
- Condon R. H., Lucas C. H., Pitt K. A., Uye Sh., 2014. Jellyfish blooms and ecological interactions. *Marine Ecology Progress Series*, vol. 510. Pp. 107–288. Condon R. H., Lucas C. H., Pitt K. A., Uye Sh. Jellyfish blooms and ecological interactions. *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 510. P. 107–288.
- Dunn F. S., Kenchington C. G., Parry L. A., Clark J. W., Kendall R. S., Wilby P. R., 2022. A crown-group cnidarian from the Ediacaran of Charnwood Forest, UK. *Nature Ecology & Evolution*. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01807-x>. Dunn F. S., Kenchington C. G., Parry L. A., Clark J. W., Kendall R. S., Wilby P. R. A crown-group cnidarian from the Ediacaran of Charnwood Forest, UK. *Nature Ecology & Evolution*. 2022. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01807-x>.
- Dzik J., Martyshyn A., 2017. Hydraulic sediment penetration and seasonal growth of petalonamean basal discs from the Vendian of Ukraine. *Precambrian Research*, vol. 302. Pp. 140–149. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.09.024>. Dzik J., Martyshyn A. Hydraulic sediment penetration and seasonal growth of petalonamean basal discs from the Vendian of Ukraine. *Precambrian Research*. 2017. Vol. 302. P. 140–149. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2017.09.024>.

- Fuchs B., Wang W., Graspentner S., Li Y., Insua S., Herbst E.-M., Dirksen P., Bohm A.-M., Hemmrich G., Sommer F., Domazet-Lozo T., Klostermeier U. C., Anton-Erxleben F., Rosenstiel P., Bosch T. S. G., Khalturin K., 2014. Regulation of Polyp-to-Jellyfish Transition in *Aurelia aurita*. *Current Biology*, vol. 24. Pp. 1–11. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2013.12.003>
- Gehling J. G., Droser M. L., 2018. Ediacaran scavenging as a prelude to predation. *Emerging Topics in Life Sciences*. Pp. 1–11. <https://doi.org/10.1042/ETLS20170166>.
- Gehling J. G., Narbonne G. M., Anderson M. M., 2000. The first named ediacarian body fossil: *Aspidella terranovica*. *Palaeontology*, vol. 43, part 3. Pp. 427–456.
- Glaessner M. F., Daily B., 1959. The geology and late Precambrian fauna of the Ediacara fossil reserve. *Records of the South Australian Museum*, vol. XIII. Pp. 369–401.
- Glaessner M. F., 1984. The dawn of animal life: a biohistorical study. Cambridge University Press, 244 p.
- Grazhdankin D. V., 2014. Patterns of evolution of the Ediacaran soft-bodied biota. *Journal of Paleontology*, vol. 88(2). Pp. 269–283.
- Han J., Hu Sh., Cartwright P., Zhao F., Ou Q., Kubota Sh., Wang X., Yang X., 2016. The earliest pelagic jellyfish with rhopalia from Cambrian Chengjiang Lagerstätte. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, vol. 449. Pp. 166–173.
- Hou, X.-G., Stanley G. D, Zhao, J., Ma, X.-Y., 2005. Cambrian anemones with preserved soft tissue from the Chengjiang biota, China. *Lethaia*, vol. 38. Pp. 193–203. ISSN 0024–1164.
- Liu A. G., Matthews J. J., Menon L. R., Mcllroy D., Brasier M. D., 2014. *Haootia quadriformis* n. gen., n. sp., interpreted as a muscular cnidarian impression from the Late Ediacaran period (approx. 560 Ma). *Proc. R. Soc. B*. 281. 20141202. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.1202>.
- MacGabhann B. A., 2007. Discoidal fossils of the Ediacaran biota: a review of current understanding. From: Vickers-Rich P., Komarower P. (eds) *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota*. Geological Society, London, Special Publications. Pp. 297–313. DOI:110.1144/SP286.2.
- Martyshyn A. I., 2023. *Tymkivia primitiva* gen. nov. sp. nov., a new type of fossils from the Late Ediacaran (Vendian) Kanylivka Group in Podolia, Ukraine. *Geologičnij žurnal*, vol. 2 (383). Pp. 58–67. <https://doi.org/10.30836/igs.1025-6814.2023.2.275044>.
- Martyshyn A., Uchman A., 2021. New Ediacaran fossils from the Ukraine, some with a putative tunicate relationship. *Paläontologische Zeitschrift*, vol. 95. Pp. 623–639. [doi.org/10.1007/s12542-021-00596-1](https://doi.org/10.1007/s12542-021-00596-1).
- Menon L. R., Mcllroy D., Brasier M. D., 2013. Evidence for Cnidaria-like behavior in ca. 560 Ma Ediacaran *Aspidella*. *Geology*, vol. 41, No 8. Pp. 1–4.
- Mikulas R., Fatka O., 2017. Ichnogenus *Astropolichnus* in the Middle Cambrian of the Barrandian area, Czech Republic. *Historical Biology*, vol. 24(4). Pp. 1–8. <https://doi.org/10.1080/10420940.2017.1292908>.
- Moon J., Caron J.-B., Moysiuk J., 2023. A macroscopic free-swimming medusa from the middle Cambrian Burgess Shale.
- Fuchs B., Wang W., Graspentner S., Li Y., Insua S., Herbst E.-M., Dirksen P., Bohm A.-M., Hemmrich G., Sommer F., Domazet-Lozo T., Klostermeier U. C., Anton-Erxleben F., Rosenstiel P., Bosch T. S.G., Khalturin K. Regulation of Polyp-to-Jellyfish Transition in *Aurelia aurita*. *Current Biology*. 2014. Vol. 24. P. 1–11. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2013.12.003>
- Gehling J. G., Droser M. L. Ediacaran scavenging as a prelude to predation. *Emerging Topics in Life Sciences*. 2018. P. 1–11. <https://doi.org/10.1042/ETLS20170166>.
- Gehling J. G., Narbonne G. M., Anderson M. M. The first named ediacarian body fossil: *Aspidella terranovica*. *Palaeontology*. 2000. Vol. 43. Part 3. P. 427–456.
- Glaessner M. F., Daily B. The geology and late Precambrian fauna of the Ediacara fossil reserve. *Records of the South Australian Museum*. 1959. Vol. XIII. P. 369–401.
- Glaessner M. F. The dawn of animal life: a biohistorical study. Cambridge University Press. 1984. 244 p.
- Grazhdankin D. V. Patterns of evolution of the Ediacaran soft-bodied biota. *Journal of Paleontology*. 2014. Vol. 88(2). P. 269–283.
- Han J., Hu Sh., Cartwright P., Zhao F., Ou Q., Kubota Sh., Wang X., Yang X. The earliest pelagic jellyfish with rhopalia from Cambrian Chengjiang Lagerstätte // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2016. Vol. 449. P. 166–173.
- Hou X.-G., Stanley G. D, Zhao, J., Ma X.-Y. Cambrian anemones with preserved soft tissue from the Chengjiang biota, China. *Lethaia*. 2005. Vol. 38. P. 193–203. Oslo. ISSN 0024–1164.
- Liu A. G., Matthews J. J., Menon L. R., Mcllroy D., Brasier M. D. *Haootia quadriformis* n. gen., n. sp., interpreted as a muscular cnidarian impression from the Late Ediacaran period (approx. 560 Ma). *Proc. R. Soc.* 2014. B. 281. 20141202. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.1202>.
- MacGabhann B. A. Discoidal fossils of the Ediacaran biota: a review of current understanding / From: Vickers-Rich P., Komarower P. (Eds.) *The Rise and Fall of the Ediacaran Biota*. Geological Society, London, Special Publications. 2007. P. 297–313. DOI:10.1144/SP286.21.
- Martyshyn A. I. *Tymkivia primitiva* gen. nov. sp. nov., a new type of fossils from the Late Ediacaran (Vendian) Kanylivka Group in Podolia, Ukraine. *Geologičnij žurnal*. 2023. No. 2 (383). P. 58–67. <https://doi.org/10.30836/igs.1025-6814.2023.2.275044>.
- Martyshyn A., Uchman A. New Ediacaran fossils from the Ukraine, some with a putative tunicate relationship. *Paläontologische Zeitschrift*. 2021. Vol. 95. P. 623–639. <https://doi.org/10.1007/s12542-021-00596-1>.
- Menon L. R., Mcllroy D., Brasier M. D. Evidence for Cnidaria-like behavior in ca. 560 Ma Ediacaran *Aspidella* // *Geology*. 2013. Vol. 41, № 8. P. 1–4.
- Mikulas R., Fatka O. Ichnogenus *Astropolichnus* in the Middle Cambrian of the Barrandian area, Czech Republic. *Historical Biology*. 2017. Vol. 24(4). P. 1–8. <https://doi.org/10.1080/10420940.2017.1292908>.
- Moon J., Caron J.-B., Moysiuk J. A macroscopic free-swimming medusa from the middle Cambrian Burgess Shale. *Proc. R. Soc.*

Proc. R. Soc. B. 290: 20222490. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.2490>.

Muscente A. D., Shuhai X., 2015. New occurrences of *Sphenothallus* in the lower Cambrian of South China: Implications for its affinities and taphonomic demineralization of shelly fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, vol. 437. Pp. 141–164. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.07.041>.

Neal M. L., Hannibal J. T., 2000. Palaeoecologic and taxonomic implication of *Sphenothallus*-like specimens from Ohio and areas Adjacent to Ohio. *Journal of Paleontology*, vol. 74(3). Pp. 369–380.

Nesterovsky V. A., Martyshyn A. I., Chupryna A. M., 2018. New biocenosis model of Vendian (Ediacaran) sedimentation basin of Podilia (Ukraine). *Journ. Geology, Geography, Geoecology*, No. 27 (1). Pp. 95–107. <https://doi.org/10.15421/111835>.

Park E., Hwang D.-S., Lee J.-S., Song J. I., Seo T.-K., Won Y.-J., 2012. Estimation of divergence times in cnidarian evolution based on mitochondrial protein-coding genes and the fossil record. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, vol. 62. Pp. 329–345. <https://doi:10.1016/j.ympev.2011.10.008>.

Pemberton S. G., Frey R. W., Bromley R. G., 1988. The ichnotaxonomy of *Conostichus* and other plug-shaped ichnofossils. *Can. J. Earth Sci*, vol. 25. Pp. 866–892.

Seilacher A., 1990. Paleozoic trace fossils. In Said R. (ed.), *The geology of Egypt*. Balkema A. A. Rotterdam/ Brookfield. VT, Chapter 32. Pp. 649–722.

Soldatenko Y., el Albani A., Ruzina M., Fontaine C., Nesterovsky V., Paquette J.-L., Meunier A., Ovtcharova M., 2019. Precise U-Pb age constraints on the Ediacaran biota in Podolia, East European Platform, Ukraine. *Nature Scientific Reports*. Pp. 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-38448-9>.

Young G. A., Hagadorn J. W., 2010. The fossil record of cnidarian medusae. *Palaeoworld*, vol. 19. Pp. 212–221.

Young G. A., Hagadorn J. W., 2020. Evolving preservation and facies distribution of fossil jellyfish: a slowly closing taphonomic window. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, vol. 59 (3). Pp. 185–203. doi:10.4435/BSPI.2020.22.

Zhao Y., Parry L. A., Vinther J., Dunn F. S., Li Y.-J., Wei F., Hou X.-G. Cong P.-Y., 2021. An early Cambrian polyp reveals an anemone-like ancestor for medusozoan cnidarians. *Paleontology*, vol. 66, part 1. DOI: 10.1111/pala.12637.

B. 2023. Vol. 290. P. 20222490. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.2490>.

Muscente A. D., Shuhai X. New occurrences of *Sphenothallus* in the lower Cambrian of South China: Implications for its affinities and taphonomic demineralization of shelly fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2015. Vol. 437. P. 141–164. doi: 10.1016/j.palaeo.2015.07.041.

Neal M. L., Hannibal J. T. Palaeoecologic and taxonomic implication of *Sphenothallus*-like specimens from Ohio and areas Adjacent to Ohio. *Journal of Paleontology*. 2000. Vol/ 74(3). P. 369–380.

Nesterovsky V. A., Martyshyn A. I., Chupryna A. M. New biocenosis model of Vendian (Ediacaran) sedimentation basin of Podilia (Ukraine). *J. Geology, Geography, Geoecology*. 2018. No. 27(1). P. 95–107. <https://doi.org/10.15421/111835>.

Park E., Hwang D.-S., Lee J.-S., Song J. I., Seo T.-K., Won Y.-J. Estimation of divergence times in cnidarian evolution based on mitochondrial protein-coding genes and the fossil record. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2012. Vol. 62. P. 329–345. <https://doi:10.1016/j.ympev.2011.10.008>.

Pemberton S. G., Frey R. W., Bromley R. G. The ichnotaxonomy of *Conostichus* and other plug-shaped ichnofossils. *Can. J. Earth Sci*. 1988. Vol. 25. P. 866–892.

Seilacher A. Paleozoic trace fossils. In Said R. (Ed.). *The geology of Egypt*. Balkema A. A. Rotterdam/ Brookfield. VT. 1990. Chapter 32. P. 649–722.

Soldatenko Y., el Albani A., Ruzina M., Fontaine C., Nesterovsky V., Paquette J.-L., Meunier A., Ovtcharova M. Precise U-Pb age constraints on the Ediacaran biota in Podolia, East European Platform, Ukraine. *Nature Scientific Reports*. 2019. P. 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-38448-9>.

Young G. A., Hagadorn J. W. The fossil record of cnidarian medusae. *Palaeoworld*. 2010. Vol. 19. P. 212–221.

Young G. A., Hagadorn J. W. Evolving preservation and facies distribution of fossil jellyfish: a slowly closing taphonomic window. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*. 2020. Vol. 59(3). P. 185–203.

Zhao Y., Parry L. A., Vinther J., Dunn F. S., Li Y.-J., Wei F., Hou X.-G. Cong P.-Y. An early Cambrian polyp reveals an anemone-like ancestor for medusozoan cnidarians. *Palaeontology*. Vol. 66. Part 1. DOI: 10.1111/pala.12637.

Manuscript received October 2, 2023;  
revision accepted November 30, 2023.

Інститут геологічних наук НАН України,  
Київ, Україна