

АСОЦІАЦІЯ БЕНТОСНОЇ МАКРОБІОТИ ПІЗЬНОГО ЕДІАКАРІЮ ПОДІЛЛЯ ЗА ВІДКЛАДАМИ МОГИЛІВ-ПОДІЛЬСЬКОЇ СЕРІЇ В КАР'ЄРІ БІЛЯ ДНІСТРОВСЬКОЇ ГЕС**THE ASSOCIATION OF BENTHIC MACROBIOTA OF THE LATE EDIACARAN OF PODILLIA IN THE DEPOSITS OF THE MOHYLIV-PODILSKYI GROUP IN THE QUARRY NEAR THE DNIESTER HPP****A. I. Мартишин
Andrii I. Martyshyn**Institute of Geological Sciences, NAS of Ukraine, 55-b O. Honchara Str., Kyiv, Ukraine, 01601
(podolimirus@gmail.com)

Встановлено, що максимальний рівень різноманіття біоти едіакарського типу у Волино-Подільському седиментаційному басейні існував у часовому інтервалі, який відповідає ломозівським і ямпільським верствам могилівської світи. Дослідження ізотопного віку показали, що цей період закінчився 557 млн. років тому. В період накопичення лядівських верств панували екологічні умови, які унеможливили існування класичної едіакарської біоти. У відкладах бернашівських верств спостерігається менш численна біотична асоціація перехідного типу з окремими представниками типової едіакарської асоціації. На основі вивчення розрізу в кар'єрі біля Дністровської ГЕС відтворено палеоекологічні умови в басейні седиментації. Зібрано понад 1000 екз. скам'янілостей м'якотілих організмів та слідів їхньої життєдіяльності. Понад три десятки таксонів видового рангу виявлені на Поділлі вперше. Триває вивчення значної кількості нових видів. Встановлено, що в біотичній асоціації могилівської світи домінували проблематичні фрондоморфні та сферичні організми, які часом досягали значних розмірів. Виявлено, що в екосистемі пізньо-едіакарського мілководдя існували ймовірні предки кількох груп біоти фанерозойського типу: Cnidaria, Porifera, Lophotrochozoa, Mollusca та Metaphita. Зібрано скам'янілі рештки найдавніших ймовірних представників типу Chordata підтипу Tunicata, які, за даними кількох дослідницьких груп, є найбільш ймовірними предками хребетних. Встановлено, що деякі організми едіакарію використовували життєві стратегії, типові для представників більш пізніх біот: комбінації різних типів розмноження, активну реакцію на зовнішні фактори середовища тощо. Запропоновано нові методи досліджень скам'янілостей та отримано важливі результати в процесі їх використання. Встановлено, що доволі різкі зміни таксономічного складу біотичних асоціацій у розрізі відкладів зумовлені фаціальними умовами та еволюційними процесами. Це дає можливість застосування скам'янілих решток біоти едіакарського періоду для потреб біостратиграфії та кореляції з одновіковими відкладами в інших регіонах.

Ключові слова: едіакарій, венд, докембрійські організми, Новодністровський кар'єр, Поділля.

The maximum level of Ediacaran-type biota diversity in the Volyn-Podilskiy sedimentation basin existed in the time interval that corresponds to the Lomoziv and Yampil Members of the Mohyliv Formation. Studies of the isotopic age showed that this period ended 557 million years ago. Environmental conditions that prevented the existence of classical Ediacaran biota prevailed during the accumulation of the Lyadova Member. A less numerous biotic association of the transitional type with individual representatives of the Ediacara-type association is observed in the deposits of the Bernashivka Member. Paleoeological conditions in the sedimentation basin were reconstructed on the basis of the study of the section in the quarry near the Dniester HPP. More than a thousand specimens of fossils of soft-bodied organisms and tracefossils were collected there. More than three dozen species were discovered in Podilla for the first time. The study of a significant number of new species continues. It was established that the biotic association of the Mohyliv Formation was dominated by problematic frondomorphic and spherical organisms, which sometimes reached significant sizes. The existence of probable ancestors of several groups of biota of the Phanerozoic type: Cnidaria, Porifera, Lophotrochozoa, Mollusca and Metaphita were found in the Late Ediacaran shallow water ecosystem. The fossil remains of the earliest probable members of the phylum Chordata of the subphylum Tunicata are collected here. These are the most likely ancestors of vertebrates according to data from several research groups. It was established that some Ediacaran organisms used life strategies typical for representatives of later biota: combinations of different types of reproduction, active response to external environmental factors, etc. New methods of fossil research were proposed and important results were obtained in the process of their use. It was established that quite sharp changes in the taxonomic composition of biotic associations in the section of sediments are caused by facies conditions and evolutionary processes. This makes it possible to use the fossilized remains of the Ediacaran biota for the needs of biostratigraphy and correlation with the same age deposits in other regions.

Keywords: Ediacaran, Vendian, Precambrian organisms, Novodnistrovsk quarry, Podolia.

Цитування: Мартишин А. І. Асоціація бентосної макробіоти пізнього едіакарію Поділля за відкладами могилів-подільської серії в кар'єрі біля Дністровської ГЕС. Збірник наукових праць Інституту геологічних наук НАН України. 2022. Т. 15, вип. 1. С. 44–64. <https://doi.org/10.30836/igs.2522-9753.268218>.

Citation: Martyshyn A. I. 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, iss. 1. Pp. 44–64. <https://doi.org/10.30836/igs.2522-9753.268218>.

ВСТУП

Відкриття біоти у відкладах пізнього докембрію стало найважливішою подією в палеонтологічній науці ХХ ст. Знахідки скам'янілих решток значної кількості макроорганізмів, зроблені Red Sprigg (Sprigg, 1949), встановлення їх протерозойського віку Martin Glaessner (Glaessner, Daily, 1959) та спроби встановлення їх генетичного положення в загальній системі життя на Землі, зроблені Martin Glaessner, Mary Wade, Adolf Seilacher, Б. С. Соколовим, М. О. Федонкіним та іншими дослідниками, дозволили заявити, що славнозвісна «дилема Дарвіна» нарешті розгадана (Соколов, 1976; Федонкин, 1983; Glaessner, Wade, 1966; Seilacher et al., 2003). Ці події спричинили лавиноподібний процес відкриттів неопротерозойських скам'янілостей по всьому світу. Було описано понад сотню таксонів видового рангу, інтерпретованих як тварини, сліди їх життєдіяльності та рослинні рештки. Проте в процесі детальних досліджень виявилось, що перші висновки про природу цих решток були хибними: організми не вдалося помістити в існуючі групи фанерозойської біоти через невідповідність морфологічним критеріям цих груп. Найперша і головна проблема: докембрійські організми були м'якотілими, позбавленими твердих скелетних елементів та оболонок. Окрім того, скам'янілості з відкладів едіакарію часто демонструють типи симетрії, рідкісні або не існуючі в фанерозої (трирадіальна, ковзна білатеральна, монаксонна гетерополярна тощо). Значні досягнення у розгадці природи організмів едіакарію зроблено протягом двох останніх десятиліть завдяки використанню нових технологій і технічних засобів. За цей же період описано кілька десятків нових видів, інтерпретованих як тварини, рослини та організми невідомої природи. Кожна нова знахідка є важливою, вона доповнює наші знання про початковий період еволюції життя на планеті, функції різних організмів у біотичних угрупованнях, харчові ланцюжки і т.д. Дві важливі проблеми стосовно біоти пізнього докембрію залишаються не вирішеними до сьогодні: перша — ми ще не знаємо, що спричинило перше масове вимирання в кінці едіакарського періоду: чи було воно результатом екологічної кризи, біоінженерної перебудови чи чогось іншого? І друга — дослідникам так і не вдалося розгадати природу явища раптової появи значної кількості організмів нового типу на межі протерозою і палеозою.

Перші згадки про скам'янілі рештки у пісковиках на Поділлі, які на той час вважали силурійськими, опубліковані понад століття тому (Красовский, 1916). Правда, ці відбитки були інтерпретовані як механогліфи, ймовірно відбитки крапель дощу. Значно пізніше було встановлено докембрійський вік цих відкладів (нині — ямпільські верстви могилівської світи) та зроблено монографічний опис таксону *Nemiana simplex* Paliy (Палий, 1976). Надзвичайно важливою подією була знахідка типового едіакарського таксону *Cyclomedusa plana* Glaessner & Wade, 1966 у пісковіку бернашівських верств (Заїка-Новацкий и др., 1968; Glaessner, Wade, 1966). Ця подія стала поштовхом для більш детальних пошуків скам'янілих решток у породах докембрійського віку та дозволила провести кореляцію цих відкладів в Україні та Південній Австралії. Основні матеріали зі стратиграфії та палеонтології вендських відкладів Поділля було отримано у 1977–1980 рр. у процесі проведення великомасштабної геологічної зйомки в зоні затоплення долини р. Дністер водосховищем Дністровської ГЕС. Детально досліджений розріз Подільського Придністров'я рекомендовано як опорний розріз венду Східноєвропейської платформи. Уточнену схему затверджено УРМСК в 1979 р. Інститут геологічних наук АН УРСР завершив роботи з вивчення розрізів, ревізію матеріалів попередніх досліджень у 1980 р. Результатом цієї роботи стала монографія «Венд України», написана В. Я. Великановим, О. А. Асєєвою, М. О. Федонкіним (Великанов и др., 1983). Ці матеріали з деякими уточненнями слугували основою роботи «Стратиграфія верхнього протерозою та фанерозою України» (Стратиграфія..., 2013). Великий внесок у вивчення палеонтології вендських відкладів Поділля зробили В. С. Заїка-Новацький, В. М. Палий, Л. В. Коренчук, А. А. Іщенко, М. Б. Гніловська, В. В. Кир'янов та ін.

Кустарні розробки пісковіку на берегових урвищах Дністра в районі с. Бандишівка існували вже століття тому. Вже тоді увагу каменярів привернули дивні утворення на поверхні деяких пластів каменю. Кар'єр з видобування буттового каменю з'явився завдяки будівництву Дністровської ГЕС. Гребля Дністровської ГЕС перегородила річку, утворивши чимале водосховище. Це призвело до затоплення великої кількості населених пунктів, сільськогосподарських земель та геологічних об'єктів. З цієї причини втрачено цілий ряд важливих відслонень та деякі стратотипи

відкладів верхнього едіакарію (венду). В процесі підготовчих робіт були проведені заходи щодо різнопланового вивчення території, яка потрапляла в зону затоплення, здійснено великий обсяг робіт з вивчення геології району. Завдяки цим роботам опорний розріз відкладів едіакарію отримав докладну стратиграфічну схему, літологічну та палеонтологічну характеристики. Одним з позитивних результатів (з наукової точки зору) стало перетворення кустарної розробки каменю на великий кар'єр, розміщений на лівому березі Дністра за 1,5 км на північ від с. Бернашівка Вінницької області, поряд з греблею ГЕС. Під час будівництва було відкрито унікальну біотичну асоціацію скам'янілостей докембрійських організмів. Основна частина знахідок біоти була зібрана та описана М. О. Федонкіним під час риття котловану для машинного залу ГЕС. Весь матеріал скам'янілостей, зібраний М. О. Федонкіним, вивезено в Москву. Незначна частина його знаходиться у фондах Палеонтологічного інституту (ПІН) ім. О. О. Борисяка РАН, інформацію про місцезнаходження решти матеріалів співробітники музею не надають. Пізніше дослідження були продовжені іншими спеціалістами і тривали до моменту завершення процесу рекультивациі у 2022 р.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

В роботі використано кам'яний матеріал, зібраний автором та іншими дослідниками в процесі моніторингу експлуатації та рекультивациі кар'єру біля Дністровської ГЕС у 1999–2022 рр., а також скам'янілості, які зберігаються в Національному природничому музеї НАН України та у фондах ПІН РАН. Сляби зі скам'янілими рештками відбирали безпосередньо з кар'єрних уступів, з осипів, відвалів та з будівельних об'єктів на березі р. Дністер. Кількість зразків зі скам'янілостями перевищує 1000 екз., кількість екземплярів особин неможливо підрахувати. На сьогодні досліджена частина зібраного матеріалу. Скам'янілості, наведені у публікаціях автора, зберігаються у монографічних фондах Геологічного музею Київського національного університету (КНУ) ім. Тараса Шевченка (колекція № 26). Проведено комплекс палеоекологічних, біостратиграфічних та літостратиграфічних досліджень едіакарської товщі відкладів. Використано компаративний метод діагностики скам'янілих решток м'якотілих організмів у поєднанні з методом лазерного сканування поверхні зразків для виявлення прихованих біотичних решток. Випробувано ефектив-

ність методу магнітно-резонансної томографії для визначення внутрішньої будови проблематичних скам'янілостей. Застосовано мікроскопічний метод для дослідження малорозмірних скам'янілостей і морфологічних деталей скам'янілих решток біоти. Брали участь у пошуках матеріалу для визначення ізотопного віку відкладів едіакарію в кар'єрі та на інших ділянках. Автор фотографій скам'янілостей, геологічних об'єктів кар'єру та літостратиграфічного опису — А. І. Мартишин.

ГЕОЛОГІЧНА СИТУАЦІЯ

Відклади едіакарію (венду) на території України поширені у південно-західній частині. Вони смугою тягнуться з північного заходу на південний схід. Товща порід пізнього докембрію має складну структурно-фаціальну зональність. Її районування базується на виділенні палеотектонічних структур, що існували в басейні осадконакопичення того часу. Об'єкти досліджень знаходяться на території Дністровського перикратону, точніше його середньої частини — Подільського виступу (Стратиграфія..., 2013). З геологічної точки зору кар'єр біля Дністровської ГЕС розміщений на вершині палеоострова — тектонічного підняття (блоку) порід кристалічного фундаменту (Великанов и др., 1983; Рябенко и др., 1976). Максимально повну картину геологічного розрізу в кар'єрі можна було спостерігати у 2015–2019 рр. (Martyshyn, Uchman, 2021) (рис. 1 а, б). Гірничі розробки відкрили доступ до порід кристалічного фундаменту, перекритих уламковим матеріалом цих порід у суміші з піщано-глинистим цементом; вище залягає аргіліт-алевролітова товща ломозівських верств, яка містить прошарки і лінзи пісковиків та пласт гравеліту. Перехід до вищезалягаючих пісковиків ямпільських верств нечіткий, лінзами пісковиків збагачені верхні шари ломозівських аргілітів. Масивні цукроподібні ясно-сірі пісковики ямпільських верств складають багатометрову товщу, розбиту вертикальними та горизонтальними тріщинами на майже прямокутні блоки. У верхній частині товщі зростає плитчаста окремість і пісковики змінюються вгору по розрізу на тонкоплитчасті та шаруваті глинисто-слюдисті зеленувато-сірі пісковики та алевроліти. Автор виявив прошарок бентоніту у верхній частині алевролітів, що дозволило визначити ізотопний вік порід на межі ямпільських та лядівських верств (Soldatenko et al., 2019). Межа з вищезалягаючою товщею аргілітів лядівських верств поступова, умовна. Аргіліти лядівських верств строкатоколірні, зелено-

коричнево-вишневі, оскольчасті, крихкі. У верхній частині товщі аргілітів з'являються прошарки дрібнозернистих пісковиків, вище залягають пісковики, алевроліти та аргіліти бернашівських верств. Під найпотужнішим пластом пісковиків залягає прошарок строкатоколірної бентонітової глини, яка дала матеріал кристалів циркону для визначення ізотопного віку відкладів (Soldatenko et al., 2019). Розріз закінчується пластом сіро-зелених глауконітових пісковиків, вище він задренований. Тобто в кар'єрі були відслонені ломозівські, ямпільські і лядівські верстви могилівської світи та бернашівські верстви яришівської світи могилів-подільської серії верхнього едіакарію (рис. 1, а).

РЕЗУЛЬТАТИ

На момент написання цієї роботи кар'єр знаходився на кінцевій стадії рекультивациі і цей полігон буде втрачено для досліджень назавжди. Під час польового сезону 2019 року автором проведено обстеження всіх горизонтів і складено детальний геологічний розріз техногенного відслонення (східний борт, північна частина кар'єру, послідовність знизу вгору):

1. 0–10,00 м кристалічні породи фундаменту (нижньопротерозойські граніти та мігматити, прорізани жилами пегматитів, іноді присутні про-

жилки та жили з кварцово-карбонатно-сульфідно-флюоритовою мінералізацією).

2. 10,00–10,50 м конгломерат з необкатаних фрагментів кристалічних порід, цемент глинисто-кварцовий.

3. 10,50–13,00 м аргіліти сірі, слюдисті, з прошарками алевролітів та лінзами ясно-сірих пісковиків. Залягання горизонтальне, злегка хвилясте. Породи облямовують виступи фундаменту. Поверхня пласта розбита тріщинами, заповненими дрібними уламками мінералів кристалічних порід. Верхня частина пласта товщиною 0,6–0,7 м містить добре збережені скам'янілі рештки м'якотілих організмів.

4. 13,00–14,00 м гравеліт сіро-рожевий, плямистий, масивний, з кварцовим цементом. Складений гострокутними зернами кварцу, польових шпатів та інших мінералів кристалічних порід. На поверхні гравеліту хвилеприбійні знаки з інтервалом 1 м.

5. 14,00–15,00 м аргіліти сірі, слюдисті, тонкоплитчасті. Залягання горизонтальне. Порода містить скам'янілі рештки м'якотілих організмів середнього рівня збереженості.

6. 15,00–25,00 м пісковики ясно-сірі, середньозернисті, масивні. Породи розбиті вертикальними та горизонтальними тріщинами на блоки.

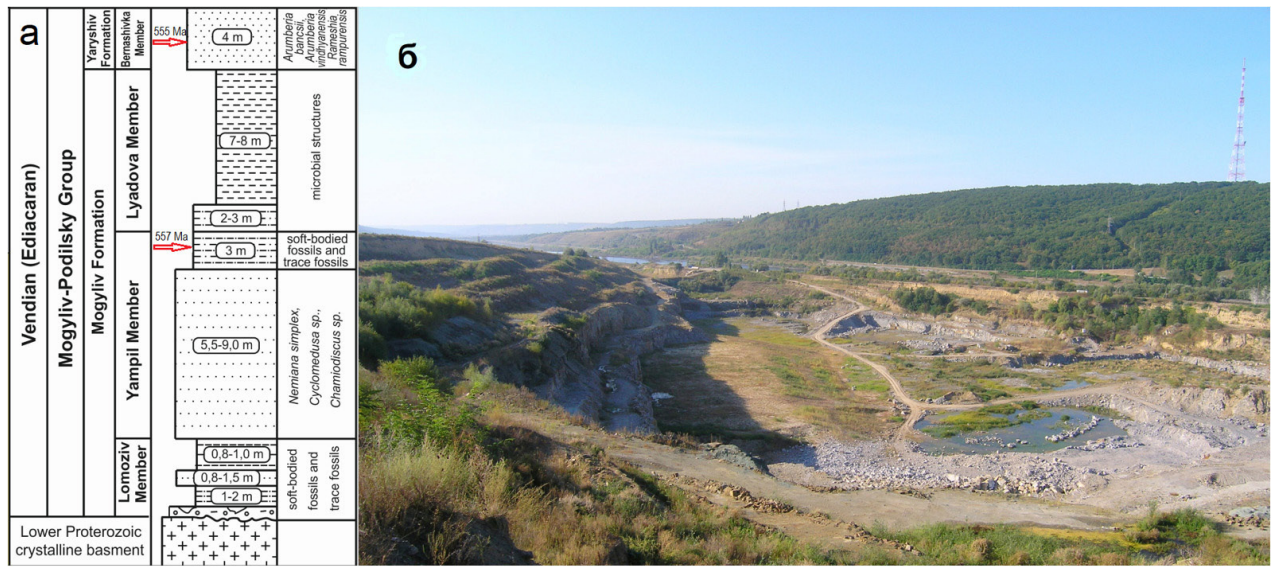


Рис. 1. Геологічний розріз та панорама кар'єру: а – геологічний розріз відкладів могилівської світи в кар'єрі біля Дністровської ГЕС; б – вигляд кар'єру в напрямку північ–південь у 2015 р.

Fig. 1. Geological section and panorama of the quarry: a – the geological section of the deposits of the Mogyliv Formation in the quarry near the Dniester HPP; б – quarry outlook in the north-south direction in 2015.

На повітрі через деякий проміжок часу пісковики змінюють колір поверхні на лимонно-жовтий та коричневий через окислення тонкодисперсних домішок сульфідів заліза, іноді спостерігаються зелені вицвіти вторинних мінералів міді. На нижніх поверхнях деяких пластів трапляються скупчення випуклих зліпків скам'янілостей *Nemiana simplex* Palij, 1976.

7. 25,00–28,00 м пісковики зеленувато-сірі дрібнозернисті глинисті, слюдисті, плитчасті, з прошарками алевролітів, багаті рештками біоти. Деякі рівні містять випуклі відбитки масових скупчень *Nemiana simplex*, прикріплювальних дисків фрндоморфних істот морфотипів *Cyclomedusa* і *Charniodiscus* та інші скам'янілості на нижніх поверхнях пластів. На відмітці 26 м — шар бентонітової глини. Визначений ізотопний вік речовини цього прошарку становить $(556,78 \pm 0,18)$ млн. років (Soldatenko et al., 2019).

8. 28,00–30,00 м перешарування алевролітів та аргілітів слюдистих, тонкоплитчастих. Межа з нижчезалягаючими алевролітами проходить по прошарку бентоніту товщиною близько 5 см. Глина стає строкатокоричною при вивітруванні.

9. 30,00–43,50 м аргіліти оскольчасті зелено-сірі чергуються з аргілітами червоно-фіолетовими. В аргілітовій товщі присутні поодинокі лінзи та прошарки дрібнозернистих пісковиків.

10. 43,50–43,55 м прошарок пісковіку сіро-коричневого (у вивітрілому стані каштаново-коричневого), витриманий по простяганню.

11. 43,55–44,15 м аргіліт пухкий, голубо-зелений.

12. 44,15–45,20 м три цикли чергування п'ятнадцятисантиметрових пластів пісковиків зеленувато-сірих, дрібнозернистих з двадцятисантиметровими пластами аргілітів зеленувато-сірих.

13. 45,20–45,40 м глина бентонітова, рожево-біло-жовта. Ізотопний вік речовини цього прошарку сягає $(555,4 \pm 2,9)$ млн. років (Soldatenko et al., 2019).

14. 45,40–46,70 м пісковик ясно-сірий, середньозернистий, косошаруватий, збагачений каолінованими зернами мінералів, включеннями окислів марганцю та заліза. На нижній поверхні пласта гігантські гієрогліфи, сліди життєдіяльності та об'ємні зліпки седентарних організмів. У верхній частині пласт нерівнохвилястий, кривоплитчастий. Поверхні прошарків вкриті відбитками бактеріальних матів та скупченнями *Arumberia*.

15. 46,70–48,10 м пісковик ясно-сірий, середньозернистий, косошаруватий, насичений каолінованими реліктами мінералів та інтракластами давніших порід.

16. 48,10–49,00 м алевроліти зелено-коричневі, вкриті плівками гідроокислів заліза, ламіновані бактеріальними матами.

17. 49,00–50,00 м аргіліти яскравих кольорів, блакитно-зелено-коричневі, пухкі, оскольчасті.

18. 50,00–50,75 м пісковики дрібнозернисті, сірі, кривоплитчасті, місцями грудкуваті. Поверхні плиток та лінз вкриті рештками бактеріальних матів. Іноді спостерігаються відбитки *Nemiana*, *Tirasiana* та зліпки тріщин синерезису.

19. 50,75–51,75 м пісковик грубозернистий, сіро-зелений, глауконітовий. Містить включення каолінованих зерен мінералів, глауконіт. На поверхнях нашарування поширені оксиди марганцю та заліза. У верхній частині — сантиметровий прошарок кварц-глауконітового складу. Вище відклади закриті делювієм.

В описаному розрізі за літологічними ознаками рівні 2–5 відносяться до ломозівських верств, 6 та 7 — до ямпільських, 8 та 9 — до лядівських верств могилівської світи, рівні 10–19 — до бернашівських верств яришівської світи (рис. 1, а; рис. 2, а–е).

ОБГОВОРЕННЯ

Аргіліт-алевролітова товща ломозівських верств та глинисті пісковики ямпільських верств є найбагатшими рівнями за кількістю та різноманіттям органічних решток серед усього опорного розрізу венду Поділля (Великанов и др., 1983; Иванцов и др., 2015; Мартишин, 2013; Рябенко и др., 1976; Dzik, Martyshyn, 2015, 2017; Uchman, Martyshyn, 2020; Martyshyn, Uchman, 2021). Автор прийшов до висновку, що цей ориктоценоз складає окрему **ломозівсько-ямпільську біотичну асоціацію**. Першовідкривачем цього фауністичного рівня можна вважати М. О. Федонкіна, який, отримавши інформацію про знахідки відбитків невідомих істот у котловані водосховища Дністровської ГЕС, провів великий обсяг роботи для збору та дослідження матеріалу. Ним було зібрано на цьому об'єкті скам'янілі рештки близько 25 видів скам'янілостей. Точну кількість встановити неможливо, тому що матеріал був вивезений на зберігання в ПІН РАН. Автор здійснив дві спроби вивчення цього матеріалу, але доступ до нього був дуже обмежений. Основна частина матеріалу є недоступною, а деякі голотиби виявилися

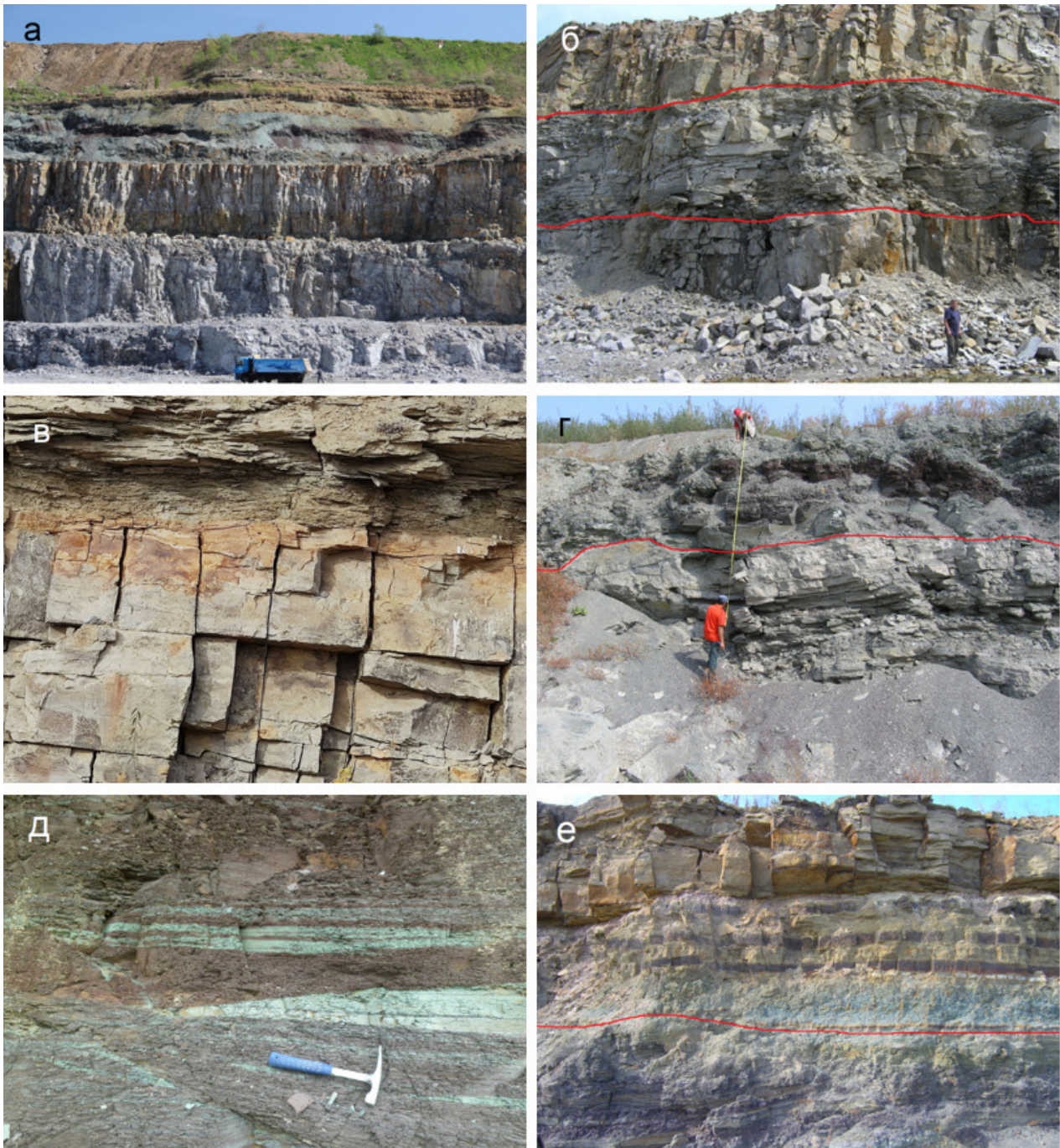


Рис. 2. Техногенне відслонення в кар'єрі біля Дністровської ГЕС:

а — східний борт кар'єру у 2014 р.; б — трьохчленна товща лозозівських верств між кристалічними породами фундаменту та масивними пісковиками ямпільських верств; в — верхня частина ямпільських верств, перехід масивних пісковиків у тонкоплитчасті; г — межа алевроліт-піщовикової товщі ямпільських верств та алевролітів і аргілітів лядівських верств; д — аргіліти лядівських верств; е — межа аргілітів лядівських верств та аргіліт-алевроліт-піщовикової товщі бернашівських верств.

Fig. 2. Man-made outcrop in the quarry near the Dniester HPP:

а — the east side of the quarry in 2014; б — a three-member stratum of rocks of the Lomoziv Member between crystalline rocks and massive sandstones of the Yampil Member; в — the upper part of the Yampil Member, the transition of massive sandstones to thin shale; г — boundary of the siltstones-sandstones layer of the Yampil Member and the siltstones and mudstones of the Lyadova Member; д — mudstones of the Lyadova Member; е — boundary of mudstones of the Lyadova Member and mudstone-siltstone-sandstone layers of the Bernashivka Member.

втраченими (усне повідомлення М. В. Леонова). Одинадцять видів описано М. О. Федонкіним як нові (Федонкин у (Великанов и др., 1983)). На цьому місцезнаходженні ним виявлені: *Nemiana simplex* Palij, 1976; *Nimbia occlusa* Fedonkin, 1981; *N. dniesteri* Fedonkin, 1983 (рис. 3, а); *Irridinitus multiradiatus* Fedonkin, 1983; *Elasenia aseevae* Fedonkin, 1983; *Ediacaria flindersi* Sprigg, 1947 (рис. 3, б); *Hiemalora stellaris* Fedonkin, 1980; *Charniodiscus* sp.; *Dickinsonia costata* Sprigg, 1947 (рис. 3, б); *D. tenuis* Glaessner & Wade, 1966; *Protodipleurosoma rugulosum* Fedonkin, 1980; *Valdania plumosa* Fedonkin, 1983 (рис. 3, в); *Conomedusites lobatus* Glaessner & Wade, 1966 (рис. 3, г); *Lomosovis malus* Fedonkin, 1983 (рис. 3, д); *Paliella patelliformis* Fedonkin, 1980 (рис. 3, е); *Vaveliksia velicanovi* Fedonkin, 1983 (рис. 3, ж); *Cyclomedusa davidi* Sprigg, 1947; *C. radiata* Sprigg, 1947; *C. plana* Glaessner & Wade, 1966; *Medusinites asteroides* Sprigg, 1949; *Tirasiana disciformis* Palij, 1976; *T. coniformis* Palij, 1976; *Tribrachidium heraldicum* Glaessner, 1959 (рис. 3, з); *Pteridium nenoxa* Keller et al., 1974; *Podolimirus mirus* Fedonkin, 1983 (рис. 3, і); *Pseudorhizostomites* sp., Sprigg, 1949 та ін. (Великанов и др., 1983; Sprigg, 1949).

У процесі моніторингу роботи кар'єру біля ГЕС у товщі лозівських верств автором виявлено численний матеріал скам'янілих решток м'якотілих істот та слідів їх життєдіяльності. Крім вищезгаданих, на цьому стратиграфічному рівні знайдено чимало видів, раніше не відомих на Поділлі: ймовірні прикріплювальні структури фрондоморф *Aspidella terranovica* Billings, 1872; *A. khatyspytia* Vodaniuk, 1989; *Eoporpita medusa* Wade, 1972 (рис. 4, а); *Mawsonites spriggi* Glaessner & Wade, 1966 (рис. 4, б); *Cyclomedusa gigantea* Sprigg, 1949; *Glaessneria imperfekta* Gureev, 1987; фрондоморфи *Charniodiscus procerus* Laflamme et al., 2004 (рис. 4, в); *C. concentricus* Ford, 1958; *C. spinosus* Laflamme et al., 2004; *Charnia masoni* Ford, 1958; *Bradgatia linfordensis* Boynton & Ford, 1995; *Hiemalora pleiomorphus* Vodaniuk, 1989; *Hiemalora* sp. (рис. 4, г); палеопасцихніди *Palaeopascichnus delicatus* Palij, 1976, *Palaeopascichnus (Yelovichnus) gracilis* Fedonkin, 1985; *Palaeopascichnus linearis* Kolesnikov et al., 2019; проблематичні рештки *Swartpuntia germsi* Narbonne et al., 1997; *Platypholinia pholiata* Fedonkin, 1985; *Somatohelix sinuosus* Sappenfield et al., 2011; *Nilpenia rossi* Droser et al., 2014; ймовірні предки молюсків *Kimberella quadrata*

Glaessner, 1959 (рис. 4, д); рідкісний представник дікінсоніїд *Yorgia waggoneri* Ivantsov, 1999 (рис. 4, е); ймовірні кільчасті черви *Calyptrina striata* Sokolov, 1965; ймовірні предки хордових *Finkoella ukrainica* Martyshyn, 2021 (рис. 4, ж); *F. oblonga* Martyshyn & Uchman, 2021 (рис. 4, з); *Pharyngomorpha reticulata* Martyshyn & Uchman, 2021 (рис. 4, і) та численні скам'янілі рештки, які не мають систематичного опису.

Скам'янілі рештки в ямпільських пісковиках також дуже поширені. В асоціації з масовими скупченнями *Nemiana* тут виявлено прикріплювальні диски фрондоморф *Cyclomedusa davidi*; *C. plana*; *C. gigantea*; *C. radiata*; *Ediacaria flindersi*; *Charniodiscus arboreus*; *C. concentricus*; *Protodipleurosoma rugulosum*; *Hiemalora stellaris*; *H. pleiomorphus*; *Paliella patelliformis*; *Nimbia occlusa*; *Medusinites asteroides*; *Aspidella* sp., проблематичні рештки *Vaveliksia velicanovi*; *Platypholinia pholiata*; *Tribrachidium heraldicum*; *Dickinsonia costata*; ймовірні предки хордових *Finkoella ukrainica*; *F. oblonga*, палеопасцихніди *Palaeopascichnus delicatus*; *P. linearis*; *P. (Yelovichnus) gracilis*; *Orbisiana simplex* Sokolov, 1976; *Orbisiana spumea* Kolesnikov & Desiatkin, 2022; кільчасті черви *Calyptrina striata*. На цьому стратиграфічному рівні автор виявив фрагменти верхньої частини *Charnia masoni* та інших фрондоморф з родів *Charniodiscus*, *Bradgatia* і проблематичні рештки нових видів.

Біотична асоціація в ямпільських верствах значною мірою схожа на асоціацію в лозівських, але існує ряд відмінностей. Дещо зменшилася чисельність таксономічного складу, з'явилося кілька нових видів. Але ці зміни не мають принципового характеру. Вони пов'язані, очевидно, зі змінами фаціальних умов у седиментаційному басейні, а також з тафономічними факторами. У зоні масивних кварцових пісковиків на кількох рівнях присутні скупчення *Nemiana simplex* та прикріплювальні диски фрондоморф. Основна частина скам'янілих решток сконцентрована в глинисто-слюдистих пісковиках верхньої частини товщі. Специфіка біотичної асоціації ямпільських верств полягає в тому, що за статистикою приблизно 90% загальної кількості органічних решток представлені одним таксоном — *Nemiana simplex*. Природа цих скам'янілих решток до кінця не з'ясована. Запропоновано ряд гіпотез різних авторів, які інтерпретують скам'янілих істот як зліпки ймовірних Cnidaria, колоній ціанобактерій, водорості та ін. (Палий, 1976; Решетник та ін.,

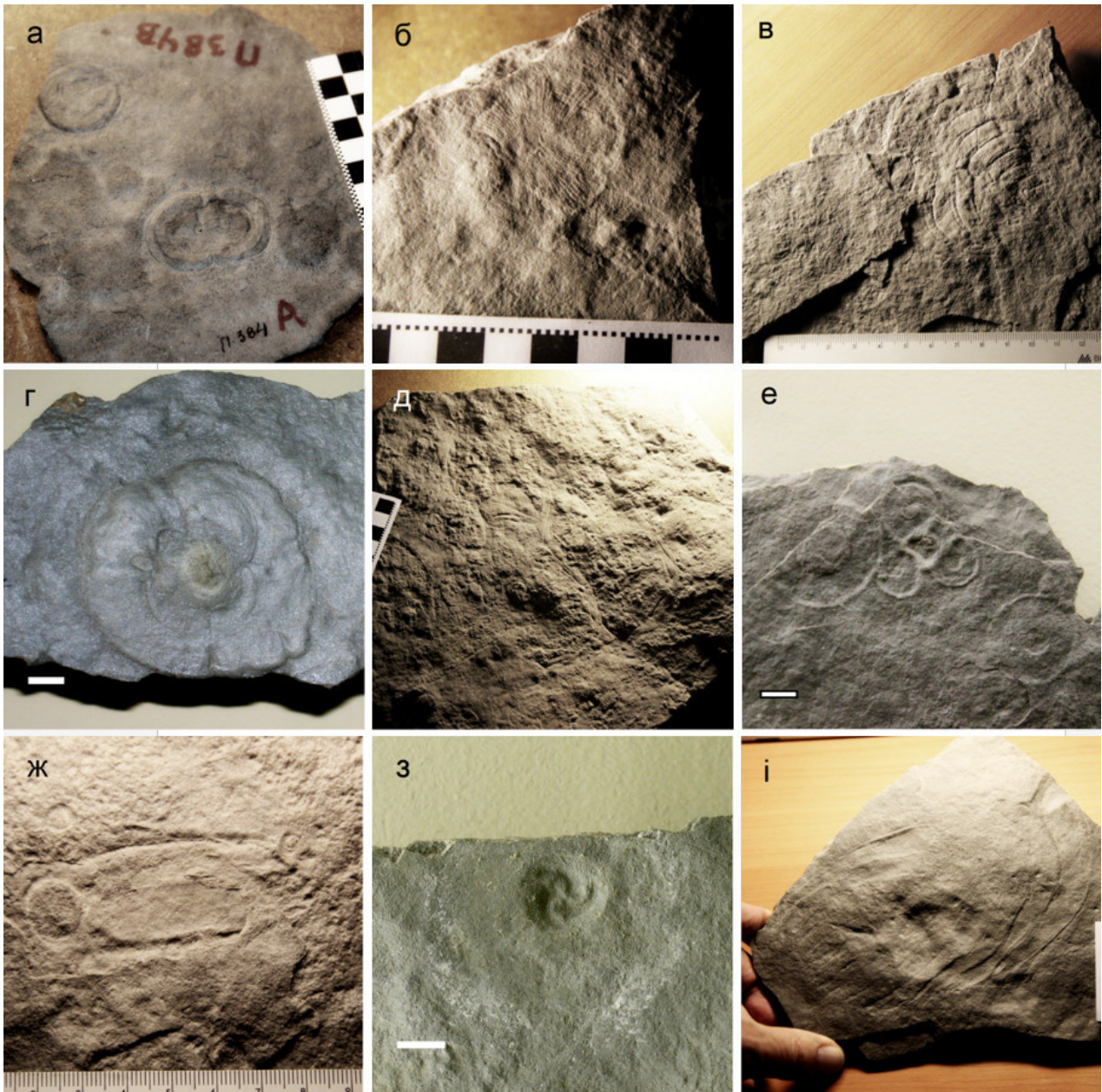


Рис. 3. Скам'янілості, зібрані М. О. Федонкіним (колекція ПІН РАН ім. О. О. Босяка):

а – *Nimbia dniesteri* Fedonkin, 1983. Екземпляр ПІН № 3994/384-А; б – *Dickinsonia costata* Sprigg, 1947. Екземпляр ПІН № 3994/406; в – *Valdania plumosa* Fedonkin, 1983. Екземпляр ПІН № 3994/276; г – *Conomedusites lobatus* Glaessner & Wade, 1966. Екземпляр ПІН № 3994/609; д – *Lomosovis malus* Fedonkin, 1983. Екземпляр ПІН № 3994/418-А; е – *Paliella patelliformis* Fedonkin, 1980. Екземпляр ПІН № 3994/5; ж – *Vaveliksia velicanovi* Fedonkin, 1983. Екземпляр ПІН № 3994/581; з – *Tribrachidium heraldicum* Glaessner, 1959. Екземпляр ПІН № 3994/580-А; і – *Podolimirus mirus* Fedonkin, 1983. Екземпляр ПІН № 3994/417. Масштабний відрізок 10 мм.

Fig. 3. Fossils collected by M. O. Fedonkin (collection of PIN RAS):

а – *Nimbia dniesteri* Fedonkin, 1983. Specimen PIN No. 3994/384-A; б – *Dickinsonia costata* Sprigg, 1947. Specimen PIN No. 3994/406; в – *Valdania plumosa* Fedonkin, 1983. Specimen PIN No. 3994/276; г – *Conomedusites lobatus* Glaessner & Wade, 1966. Specimen PIN No. 3994/609; д – *Lomosovis malus* Fedonkin, 1983. Specimen PIN No. 3994/418-A; е – *Paliella patelliformis* Fedonkin, 1980. Specimen PIN No. 3994/5; ж – *Vaveliksia velicanovi* Fedonkin, 1983. Specimen PIN No. 3994/581; з – *Tribrachidium heraldicum* Glaessner, 1959. Specimen PIN No. 3994/580-A; і – *Podolimirus mirus* Fedonkin, 1983. Specimen PIN No. 3994/417. Scale bar 10 mm.

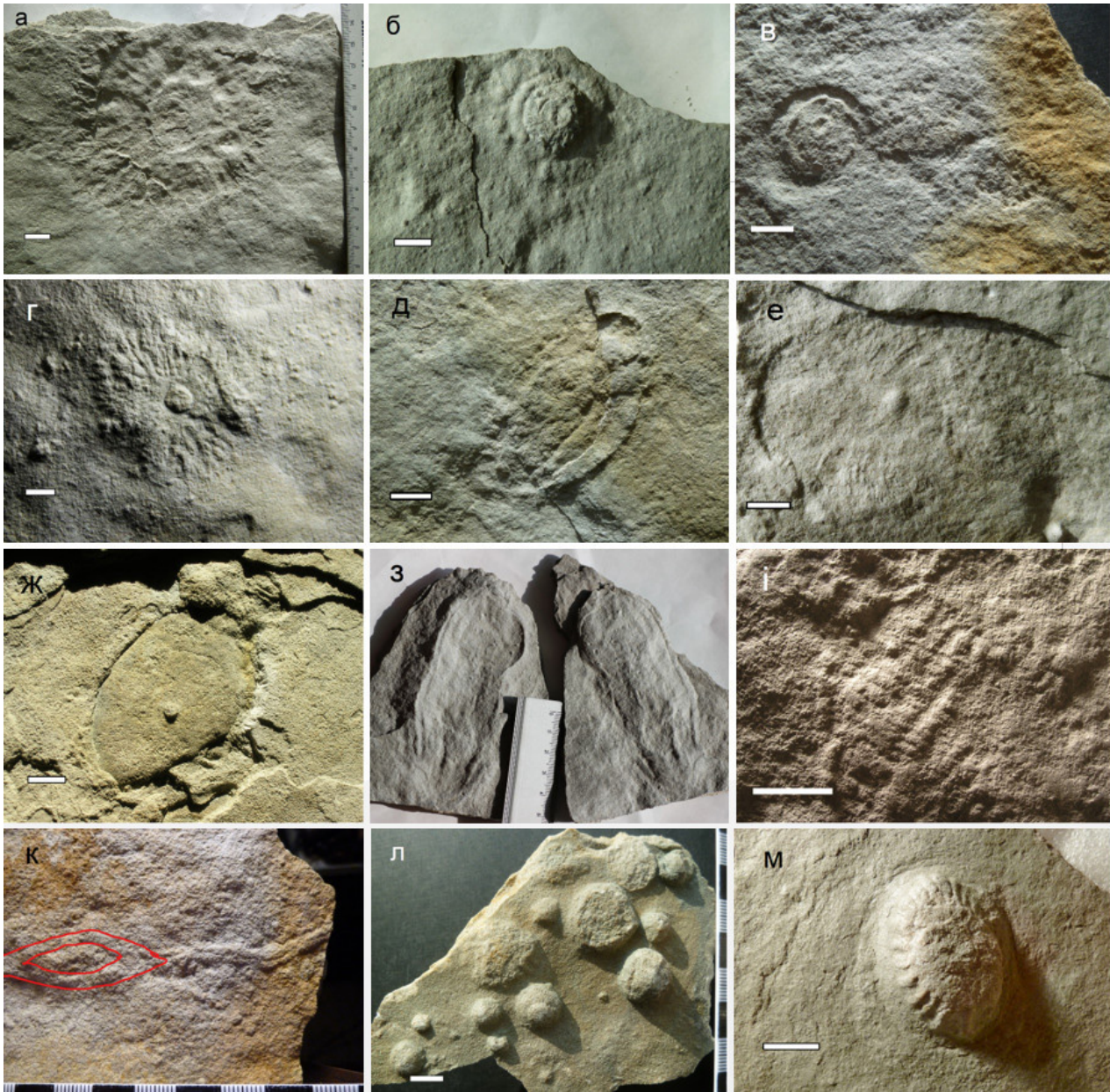


Рис. 4. Скам'янілості, зібрані автором у відкладах могилівської світи (колекція КНУ ім. Тараса Шевченка): а – *Eoporpita medusa* Wade, 1972. Екземпляр КНУ № 17п271; б – *Mawsonites spriggi* Glaessner & Wade, 1966. Екземпляр КНУ № 17п272; в – *Charniodiscus spinosus* Laflamme et al, 2004. Екземпляр КНУ № 17п187; г – *Hiemalora* sp. Екземпляр КНУ № 17п273; д – *Kimberella quadrata* Glaessner, 1959. Екземпляр КНУ № 17п182; е – *Yorgia waggoneri* Ivantsov, 1999. Екземпляр КНУ № 17п177; ж – *Finkoella ukrainica* Martyshyn, 2021. Екземпляр КНУ № 17п170; з – *Finkoella oblonga* Martyshyn & Uchman, 2021. Екземпляр КНУ № 17п202; и – *Pharyngomorpha reticulata* Martyshyn & Uchman, 2021. Екземпляр КНУ № 17п203; к – білатеральний слід пересування з ймовірним продуцентом на кінці (позитивний гіпорельєф). Екземпляр КНУ № 17п274; л – *Bergaueria* sp. Екземпляр КНУ № 17п275. 4м – *Astropolichnus* sp. Екземпляр КНУ № 17п186. Масштабний відрізок 10 мм.

Fig. 4. Fossils collected by the author in the deposits of the Mohyliv Formation (collection of KNU): а – *Eoporpita medusa* Wade, 1972. Specimen KNU No. 17p271; б – *Mawsonites spriggi* Glaessner & Wade, 1966. Specimen KNU No. 17p272; в – *Charniodiscus spinisus* Laflamme et al, 2004. Specimen KNU No. 17p187; г – *Hiemalora* sp. Specimen KNU No. 17p273; д – *Kimberella quadrata* Glaessner, 1959. Specimen KNU No. 17p182; е – *Yorgia waggoneri* Ivantsov, 1999. Specimen KNU No. 17p177; ж – *Finkoella ukrainica* Martyshyn, 2021. Specimen KNU No. 17p170; з – *Finkoella oblonga* Martyshyn & Uchman, 2021. Specimen KNU No. 17p202; и – *Pharyngomorpha reticulata* Martyshyn & Uchman, 2021. Specimen KNU No. 17p203; к – білатеральний слід пересування з ймовірним продуцентом на кінці (позитивний гіпорельєф). Екземпляр КНУ № 17п274; л – *Bergaueria* sp. Екземпляр КНУ № 17п275. 4м – *Astropolichnus* sp. Екземпляр КНУ № 17п186. Масштабний відрізок 10 мм.

i – *Pharyngomorpha reticulata* Martyshyn & Uchman, 2021. Specimen KNU No. 17p203; κ – Bilateral trace fossil with a probable producer at the end (positive hyporelief). Specimen KNU No. 17p274; λ – *Bergaueria* sp. Specimen KNU No. 17p275; μ – *Astropolichnus* sp. Specimen KNU No. 17p186. Scale bar 10 mm.

2021; Bobrovskiy et al., 2018; Ivantsov et al., 2014; Leonov, 2007). Організми утворювали поселення in situ та скупчення перевідкладених тіл, часом повністю покриваючи великі ділянки дна площею у кілька квадратних метрів. Наші спостереження показали, що скам'янілі рештки неміан є рідкістю в ломозівських верствах у кар'єрі біля ГЕС. Там ці організми ніколи не утворювали жодних поселень. Автор виявив лише поодинокі «дорослі» організми серед скупчень одно-двоміліметрових зародкових капсул. Масові скупчення *Nemiana* ломозівського віку виявлені автором у відкладах прибережної зони басейну, як приклад – відслонення біля с. Вінож. Останнє місцезнаходження демонструє фаціальні умови осаконакопичення, значно ближчі до берегової лінії, ніж у кар'єрі біля ГЕС. На основі фактичного матеріалу автор прийшов до висновку, що життєвий цикл *Nemiana* включав етапи ланцюгового та кластерного розмноження брунькуванням, пасивної міграції у водних потоках дорослих особин та заселення нових територій шляхом розпаду організмів, заповнених зародковими акінетами (Мартишин та ін., 2019). Це може пояснити глобальну поширеність сферичних скам'янілостей *Nemiana* – *Beltanelloides* – *Beltanelliformis* – *Haganetta* – *Namamedusium*, які, ймовірно, є морфотипами *Nemiana* (Палій, 1976; Келлер і др., 1974; Ivantsov et al., 2014; Zessin, 2008).

Другою за поширеністю групою фосилій у відкладах могилівської світи є прикріплювальні структури фрондоморфних організмів у вигляді дисків різної складності, ризоїдподібних органів та їх комбінацій з дисками. Морфологія прикріплювальних структур демонструє значну варіабельність та залежність від факторів середовища і біологічної організації скам'янілих організмів (Dzik, Martyshyn, 2017). Наддонні частини цих істот також мали великий діапазон морфологічних типів (Brasier et al., 2013; Narbonne et al., 2009). На сьогодні однозначної відповіді на питання про їх належність до тваринного чи рослинного царства ще немає. Більшість даних свідчить на користь тваринної версії. Важливим аргументом є те, що ці істоти були доволі поширені та різноманітні в авалонській біотичній асоціації, яка існувала в умовах досить великих глибин. За таких умов кількість сонячного світла була явно

недостатня для існування макрофітів, до того ж значних розмірів.

Важливі результати отримано групою дослідників, які вивчають гідродинамічні параметри листовидних тіл (петалоїдів) фрондоморф, моделюючи морські процеси в лабораторних умовах. На основі цих результатів було зроблено висновки, що форма петалоїдів, а також висота істот, мали важливе значення для створення турбулентних потоків в умовах морських течій. Дослідники дійшли висновку, що фактура поверхні петалоїдів, складених великою кількістю фрактальних виступів, дає підстави вважати, що найбільш вірогідним способом харчування згаданих істот був осмотронний. Тобто організми поглинали розчинені у воді органічні компоненти безпосередньо через поверхню (Laflamme et al., 2009).

У ломозівських відкладах автором знайдено єдиний у практиці досліджень майже повний відбиток проблематичного організму *Podolimirus mirus*, описаного М. О. Федонкіним за фрагментарним зразком (Федонкин, 1983; Dzik, Martyshyn, 2015). Аналіз морфології показав належність істоти до групи дікінсоніїд (тип Proarticulata, клас Cephalozoa), відносно рідкісних представників активного бентосу вендського часу. Також вперше виявлено відбитки слідів пересування та харчування *P. mirus*. Сліди свідчать про схожість способу існування цього організму на такий інших дікінсоніїд, таких як *Dickinsonia costata* Sprigg та *Yorgia waggoneri* Ivantsov (Иванцов, Малаховская, 2002; Ivantsov, 2013). Всі перелічені істоти пересувалися «підстрибуючи» над поверхнею бактеріального мату, а потім «ковзали» на нове місце. Нещодавно отримано результати досліджень біомаркерів досконало збережених *D. costata* з відкладів верхнього венду узбережжя Білого моря. Виявлено, що скам'янілі рештки містять стероїди тваринного типу (Bobrovskiy et al., 2019). Автор також виявив слідову доріжку *Epibaion costatus* Ivantsov, 2013, залишену організмом *Dickinsonia costata* на пісковіку з відслонення ломозівських верств біля с. Вінож. Раніше схожі знахідки були описані з місцезнаходжень узбережжя Білого моря та Південної Австралії (Ivantsov, 2013).

У відкладах ломозівських та ямпільських верств автор зібрав тілесні зліпки червоподібних трубчастих організмів. Схожі скам'янілості було описано

з вендських відкладів Білого моря під назвою *Calyptrina striata* Sokolov, 1968 (Соколов, 1968). Подільські знахідки демонструють важливу деталь — вперше в історії досліджень докембрійських трубчастих організмів знайдено рештки з відбитками апарата харчування. На деяких екземплярах збереглися елементи лофофора — щупальці на передньому кінці. Такий апарат харчування вказує на ймовірну належність знахідок до Lophotrochozoa, що є аргументом на підтвердження теорії про належності цих фосилій до Annelida.

Скам'янілості *Kimberella quadrata* Glaessner & Wade, 1966 виявлено у ломозівських аргілітах та ямпільських пісковиках (рис. 4, д). Ці фосилії докладно вивчалися на місцезнаходженнях Південної Австралії та Білого моря, де вони доволі поширені. Переважною більшістю дослідників ці рештки інтерпретуються як ймовірні предки Mollusca (Fedonkin et al., 2007a; Gehling et al., 2014). Результати досліджень біомаркерів можливих решток органів травлення (кишок) *Dickinsonia*, *Kimberella* та *Calyptrina* показали важливі відмінності життєвих стратегій згаданих таксонів. Дослідники прийшли до висновку, що *K. quadrata* та *C. striata* мали травну систему, характерну для справжніх тварин та, ймовірно, використовували для цього хіміоавтотрофних симбіонтів. Біомаркери *D. costata* свідчать про використання організмом зовнішнього метаболізму з наступним поглинанням продуктів травлення нижньою поверхнею тіла істот (Bobrovskiy et al., 2022). Така система харчування характерна виключно для сучасних Placozoa.

Автор виявив скам'янілі рештки гігантських амебоподібних організмів, ймовірно, з аналогічним способом метаболізму в товщі аргілітів ломозівських верств. Дослідження методом мікрокомп'ютерної томографії у співпраці з Abderrazak El Albani в лабораторії Університету Пуат'є показали відсутність внутрішніх структур у цих скам'янілостях. Дослідження цих скам'янілих решток тривають.

У відкладах ломозівських та ямпільських верств зібрано понад півсотні зразків зі скам'янілостями важливої групи організмів едіакарію — палеопасцихнід. Автор опису роду *Palaeopascichnus* Paliж вважав ці скам'янілі рештки іхнофосиліями, слідами пасовищ невідомих організмів (Палий, 1976). Багато років у науковому середовищі тривала дискусія про природу цих утворень (Seilacher et al., 2003; Antcliffe et al., 2011). Важливі результати дали дослідження неметаморфізованого

матеріалу з узбережжя Білого моря: виявилось, що істоти були здатні будувати аглютиновані оболонки (Kolesnikov et al., 2018). В останніх публікаціях присутні різні теорії щодо можливої систематичної належності палеопасцихнід: їх інтерпретують як рештки гігантських Protista, близьких до Foraminifera, бурі водорості тощо (Kolesnikov, Desiatkin, 2022). Автор неодноразово доводив належність до групи найпростіших багатьох таксонів, описаних як іхнофосилії, — *Palaeopascichnus*, *Yelovichnus*, *Neonereites*, *Orbisiana*, та ще кількох морфотипів, які не мають систематичного опису (Мартиншин, 2012; Nesterovsky et al., 2018).

Товща відкладів ломозівських верств у кар'єрі біля ГЕС та на відслоненні поблизу с. Вінож містить скам'янілі рештки, морфологічно схожі на кілька родів фанерозойських Foraminifera (Nesterovsky et al., 2018). Морфологія скам'янілостей, які мають вигляд об'ємних зліпків, свідчить про здатність організмів будувати аглютиновані оболонки різної форми та складності. На деяких фосиліях можна спостерігати морфологічні елементи, типові для форамініфер, — зародкові камери, псевдоподії тощо. Важливим моментом, на думку автора, є спосіб існування цих істот. У кар'єрі та на відслоненні біля с. Вінож виявлено плити алевроліту та пісковіку зі скупченнями об'ємних зліпків двох видів: *Nemiana simplex* та вищезгаданих істот, подібних до форамініфер. На зразках зі скам'янілостями видно, що ці скупчення утворилися в результаті переносу вільно лежачого бентосу водними потоками по поверхні морського дна та накопичення його у пониженнях рельєфу. Автор дійшов висновку, що згадані істоти вели пасивно-рухливий спосіб існування. Така стратегія була достатньо ефективною в нестабільних екологічних умовах верхнього едіакарію і дозволяла організмам знаходити місця максимального скупчення органічного детриту і суспензії напіврозкладеної органіки без будь-яких енергетичних затрат.

В аргілітах ломозівських верств та глинистих пісковиках верхньої частини ямпільських верств виявлено скам'янілі рештки ймовірних предків хордових (Tunicata) (Martyshyn, Uchman, 2021) (рис. 4, ж–і). Морфологічно ці фосилії схожі на деяких сучасних асцидій, наприклад екземплярів *Ascidia gemmata* Sluiter, 1895, яка живе біля тихоокеанського узбережжя Панамі (Bonnet et al., 2013). Найдавніші досконало збережені рештки Tunicata були описані з нижнього кембрію Китаю (Chen et al., 2003). Результати досліджень різних груп палеобіологів показали, що саме тунікати

були найбільш ймовірними предками хребетних (Delsuc et al., 2006).

Ми виявили у верхній товщі плитчастих пісковиків ямпільських верств кілька рівнів з великою кількістю білатеральних слідів життєдіяльності невідомих організмів (рис. 4, к). Ці іхрофосилії досліджувались у співпраці з Alfred Uchman (Instytut Nauk Geologicznych, Uniwersytet Jagielloński, Krakow). Виходячи з аналізу морфології скам'янілостей, ми вважаємо, що продуценти цих іхрофосилій харчувалися бактеріальними матами (Uchman, Martyshyn, 2019). Організми рухалися по синусоїдальній траєкторії у вертикальному та горизонтальному напрямках під поверхнею та на рівні біомату. На плитах зі скам'янілостями зафіксовано унікальне явище — переважна більшість слідових доріжок субпаралельні. Спрямованість більшості треків північний схід–південний захід. Цей напрямок співпадає з раніше визначеним напрямком зносу матеріалу в басейн седиментації і є перпендикулярним до берегової лінії палеобасейну (Стратиграфія..., 2013). Можливо, організми реагували на припливно-відпливні течії або водотоки з боку берегової лінії. Судячи з ритмічності слідів, найвірогідніше, вона пов'язана з добовими циклами. Під час денної частини доби бактеріальні мати виробляли значну кількість кисню, необхідного для забезпечення процесів метаболізму організмів. То ж, ймовірно, вони частково піднімалися над поверхнею бактеріального мату для поповнення запасів кисню. Вночі ж ці організми заривалися у мулисті відклади. Це перший приклад в історії палеонтологічних досліджень докембрійської біоти, коли ми можемо спостерігати здатність організмів до сенсорної взаємодії з навколишнім середовищем. На деяких слідових треках збереглися ритмічно розміщені вм'ятини, які можуть виявитися відбитками параподій. Аналіз морфології показує часткову наближеність іхнотаксону до роду *Archeonassa* sp. Але подільські скам'янілості мають зворотну опуклість у порівнянні з *Archeonassa fossulata* Fenton & Fenton, 1937, а ця ознака має вирішальне значення для діагностики (Fenton and Fenton, 1937; Uchman, Martyshyn, 2019). На тому ж стратиграфічному рівні ми виявили скам'янілі рештки білатеральних істот, морфологічно схожих на плоских червів, ймовірно, продуцентів цих слідів (рис. 4, к). У процесі досліджень морфології слідів з використанням методу лазерного сканування поверхні кам'яного матеріалу в лабораторії Instytut Nauk Geologicznych були простежені

значні відмінності візуальної картини наявності скам'янілостей на поверхні плиток породи від реального насичення рештками біоти. Отримані дані дали підстави говорити про високий вміст органічних решток у відкладах ямпільських верств. Цей метод дозволяє виявляти приховані рештки та вивчати морфологію поверхні малорозмірних об'єктів.

У відкладах верхньої частини ямпільських верств встановлено сліди життєдіяльності червоподібних істот *Helminthoidichnites* isp., *Planolites* isp. Частину з них можна прирівняти до описаних нещодавно слідів життєдіяльності білатеральних організмів, виявлених у відкладах едіакарію Китаю та Австралії (Xiao et al., 2019). Автор знайшов групі скупчення іхрофосилій групи *Domichnia Bergaueria hemispherica* Crimes, 1977 та *Conichnus conicus* Mannil, 1966, які, ймовірно, є зіпками тіл примітивних поліпів (рис. 4, л). На цю інтерпретацію вказує знахідка плити аргіліту зі слідами пересування *Bergaueria*, типових для вимерлих та сучасних поліпів. Знахідку було описано у 80-х роках ХХ ст. (Великанов и др., 1983, табл. XXXI, рис. 6), але такому важливому факту не було надано відповідної уваги.

У польовому сезоні 2007 року в товщі алевролітів лозозівських верств було виявлено два екземпляри скам'янілостей, морфологічно схожих на рештки фанерозойських поліпів (рис. 4, м). Аналіз морфології цих фосилій показав їх морфологічну близькість до кембрійських *Astropolichnus hispanicus* Crimes et al., 1977 (Crimes et al., 1977; Martyshyn, 2017, 2019). Автор презентував цю знахідку на палеонтологічній конференції, що відбулась у рамках словацько-чесько-польського Геологічного конгресу, *Vysoke Tatry 2017*. В ході дискусії дослідником аналогічних фосилій з відкладів кембрію Чеської Республіки Ольбріхом Фатка було підтверджено точку зору автора про належність подільських знахідок до іхнороду *Astropolichnus* (Mikulas, Fatka, 2017).

У глинисто-слюдистих пісковиках верхньої частини ямпільських верств знайдено два зразки з відбитками іхнотаксона *Nenoxites curvus* Fed., 1976 (Федонкин, 1983; Nesterovsky et al., 2018). Ці слідові ланцюжки мають вигляд вкладених один в один вигнутих лінзовидних менісків. Причому ці меніски розміщені не безпосередньо один за одним, а почергово зміщені в боки. Аналіз можливих механізмів утворення свідчить, що така біомеханіка притаманна білатеральним організмам.

На відкладах ямпільських верств без видимого переходу залягають алевроліти лядівських верств. Вони відслонені у повному об'ємі в кар'єрі біля ГЕС. Перехід між алевролітами ямпільських та лядівських верств поступовий. Межу можна провести по прошарку бентонітової глини, вище якого зникають скам'янілі рештки м'якотілих істот. У нижній частині лядівської товщі, складеної алевролітами, трапляються бактеріальні структури типу *elephant skin* та об'ємні зліпки бактеріальних колоній довільної форми. В лядівських верствах описані рослинні рештки *Serebrina crustacea* Istchenko, 1988 (Гниловская и др., 1988).

Бернашівська біотична асоціація.

Пісковикова товща бернашівських верств розглядалася попередніми дослідниками як рівень з доволі низьким вмістом скам'янілих решток біоти (Великанов и др., 1983; Палий, 1969). Під час обстеження кар'єру біля ГЕС у 2018 р. автор виявив масову кількість проблематичних решток значних розмірів (до 100 × 400 мм) на плиті масивного пісковика бернашівських верств (рис. 5, а). При повторному обстеженні кар'єру з групою Abderrazak El Alpani нами знайдено інші плити з різноманітними текстурами схожого типу та визначено положення пісковикового пласта у розрізі. Цей пласт завершує нижню пачку бернашівської товщі і лежить безпосередньо на прошарку строкатокірної бентонітової глини завтовшки 15–20 см. Дослідження плит з проблематичними рештками показали, що нижня поверхня пласта вкрита, серед іншого, підковоподібними ерозійними текстурами розмиву поверхні осади накопичення водними потоками. Подібні текстури, тільки значно меншого розміру, описані на місцезнаходженнях пізнього едіакарію півострова Авалон (Bracier et al., 2013). Дослідники провели детальний аналіз та моделювання процесу їх утворення. Вони встановили, що такі текстури спричинені турбулентними потоками навколо перепон (стовбурів фрндоморфних організмів).

Автором встановлено, що седиментаційні текстури в бернашівських верствах утворилися в результаті взаємодії водотоків та організмів, які виступали над поверхнею морського дна. Дослідження показали, що переважна більшість структур спричинена організмами, які вели седентарний спосіб існування, частково заглибившись у відклади вулканічного попелу, з відкритою горловиною над поверхнею дна. Крім цього, невідомі мобільні істоти залишили сліди життєдіяльності значних розмірів, рухаючись у діагональних на-

прямках (відносно водотоків) та по гвинтоподібних траєкторіях у глибину осаду, деформуючи вищезгадані підковоподібні текстури. Застосування компаративного методу діагностики показало близькість частини проблематичних решток до кембрійського іхнотаксону *Gyrolites polonicus* Fed., 1981 та ряду інших (Федонкин, 1981; Dzik, 2005). Автор виявив значну кількість (понад 30) скам'янілостей організмів, які сформували поселення в шарі вулканічного попелу (рис. 5, б). Вони збережені у формі сферичних та сплюснених рельєфних виступів висотою до 20 мм і 20–50 мм у діаметрі на нижній поверхні плит пісковика. На деяких тілесних зліпках збереглися мінеральні (мінералізовані?) оболонки з вертикальною ребристою скульптурою поверхні, складені мінералом білого кольору. В публікаціях з палеонтології едіакарію відсутня інформація про аналогічні скам'янілі рештки. Ці скам'янілості схожі на зліпки тіл деяких морських анемонів (Cnidaria, Anthozoa). Проте поліпи зазвичай живуть значною мірою занурені у мул, мало ймовірно, що вони могли створювати такі структури обтікання. В публікаціях відсутня інформація про знахідки таких поліпів у відкладах неопротерозою. Компаративний аналіз показує, що наближена морфологія та спосіб існування були характерні для *Ernietta plateauensis* Pflug, 1966 з пізнього едіакарію Намібії (Pflug, 1972). Проте в публікаціях немає інформації про знахідки ерніет з мінеральними оболонками. Судячи зі скам'янілих решток, зібраних у відкладах формації Нама, ці істоти мали доволі еластичну органічну оболонку (Laflamme et al., 2009; Elliot et al., 2016). Можливим поясненням утворення виявлених нами скам'янілостей може бути процес заміщення органічного екзоскелета, складеного полімерами типу колагену, на мінеральні сполуки, присутні у розчиненому вигляді в масі відкладів. Ймовірно, захоронення організмів відбувалося доволі швидко в результаті засипання шаром піску із заповненням їх внутрішньої порожнини. Схожі тафономічні механізми спостерігалися при фосилізації *Ernietta* на місцезнаходженнях Намібії (Elliott et al., 2016). Група дослідників вивчала тафономічні процеси фосилізації методом моделювання турбулентних потоків у водному середовищі на моделях, які імітували параметри *Ernietta* (Gibson et al., 2021). Експерименти показали, що ці істоти створювали поселення за схемою, яка дозволяла організмам формувати турбулентні потоки, насичені суспензією органіки, максимально спрямовані в горловину.

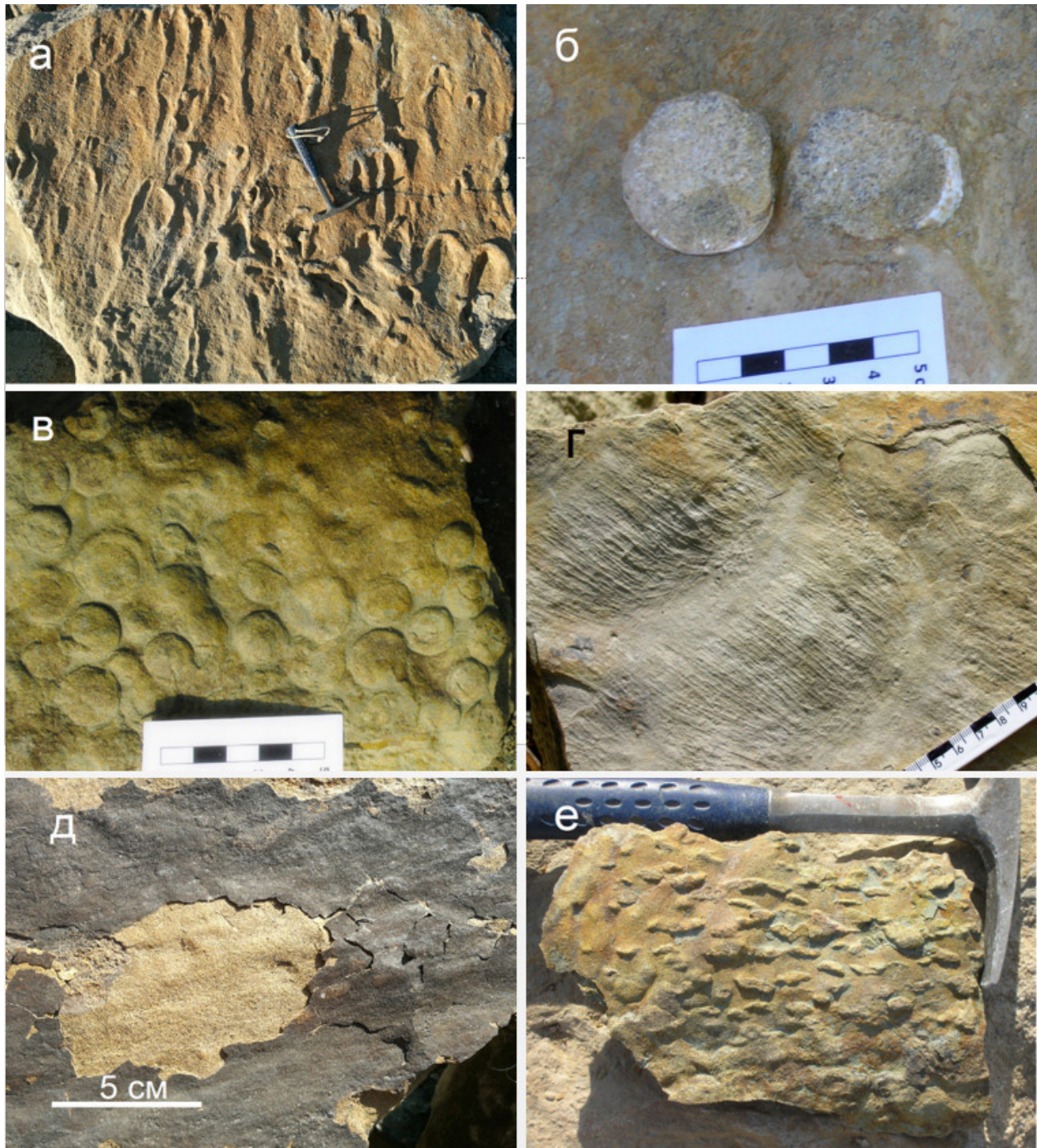


Рис. 5. Скам'янілі рештки з бернашівських верств у кар'єрі біля ГЕС: а – нижня поверхня пласта пісковика, вкрита гієрогліфами, слідами риуючих організмів та зліпками проблема-тичних організмів (позитивний-негативний гіпорельєф); б – розколотий екземпляр, ймовірно, *Ernietta* sp.; в – поверхня прошарку алевроліту, вкрита *Nemiana simplex* (позитивний епірельєф); г – пласт пісковика, вкритий *Arumberia banksii* (позитивний гіпорельєф); д – рештки бактеріального мату, мінералізовані окислами марганцю; е – нижня поверхня прошарку алевроліту, вкрита відбитком бактеріального мату з тріщинками синерезису. Масштабний відрізок 10 мм.

Fig. 5. Fossils from Bernashivka Member of the quarry near the HPP: а – the lower surface of the sandstone layer covered with hieroglyphs, traces fossils of burrowing organisms and casts of problematic organisms (positive-negative hyporelief); б – the split specimen is probably *Ernietta* sp.; в – the surface of the siltstone layer covered of *Nemiana simplex* (positive epi-relief); г – sandstone layer covered with *Arumberia banksii* (positive hyporelief); д – the remains of the bacterial mat are mineralized with manganese oxides; е – the lower surface of the siltstone layer is covered with an imprint of a bacterial mat with syneresis cracks. Scale bar 10 mm.

Дослідження природи *Ernietta* дозволили зробити висновок про осмотрофний спосіб харчування цих організмів, які були сліпою гілкою еволюції і не перейшли едіакарсько-кембрійський рубіж (Laflamme et al., 2013).

Бернашівські верстви є одним із стратиграфічних рівнів поширення проблематичних скам'янілостей *Nemiana simplex* Palij. Знахідки цих фосилій в бернашівських верствах часто присутні у пластах пісковиків та алевролітів на різних рівнях відкладів у кар'єрі ГЕС та на місцезнаходженнях у селах Бернашівка, Немія, Отасі (Молдова). Скам'янілості трапляються у вигляді скупчень *in situ*, перевідкладених нагромаджень та поодиноких особин. Ми виявили важливу деталь, яка потребує додаткового аналізу: на відміну від ямпільських верств, зліпки *Nemiana* у бернашівських верствах часто знаходяться в позитивному епірельєфі (рис. 5, в). Попередніми дослідниками у верхній пачці бернашівських верств було зроблено кілька важливих знахідок. Передусім це перша знахідка типового таксону едіакарської біоти *Cyclomedusa plana* (Заїка-Новацкий и др., 1968), яка дозволила провести кореляцію едіакарського (вендського) комплексу Поділля і найвідомішого місцезнаходження на хребті Фліндерс у Південній Австралії. На цьому ж стратиграфічному рівні були описані *Tirasiana disciformis* Palij, 1976; *T. coniformis* Palij, 1976; *Cyclomedusa serebrina* Palij, 1969; *Atakia vermiformis* Palij, 1976, а також сліди пересування *Epiichnus angustus* Palij, 1976 та *E. latus* Palij, 1976 (Палий, 1976).

У процесі польових досліджень 2013 року вперше на Поділлі ми виявили в цих відкладах масові скупчення *Arumberia banksii* Glaessner & Walter (Glaessner et Walter, 1975) (рис. 5, г). Пізніші дослідження показали наявність тут нових видів *Arumberia*. Один з видів, виявлених у кар'єрі біля ГЕС, являє собою скам'янілі рештки скупчень еластичних трубчастих тіл діаметром 3–5 мм і довжиною до 500 мм. Такий тафономічний варіант збереження арумберій виявлено вперше у світовій практиці досліджень цих дискусійних скам'янілостей (Nesterovsky et al., 2018). Дослідження на зарубіжних місцезнаходженнях свідчать про ймовірну належність скам'янілостей *Arumberia* до решток рослин, проте остаточні висновки ще попереду (McMahon et al., 2022). Скам'янілі рештки різних морфотипів *Arumberia* вкривають кілька рівнів у середній пачці пісковиків бернашівських верств, але поширені вони

локально. Крім кар'єру біля ГЕС, автор виявив рештки арумберій у товщі бернашівських верств на відслоненнях у селах Бернашівка, Рудківці та Яришів, а також на інших стратиграфічних рівнях верхнього едіакарю.

Скам'янілі рештки бактеріальних матів бернашівських верств більш різноманітні, ніж у породах могилівської світи. У пласті пісковиків нижньої пачки порід у кар'єрі біля ГЕС на одному рівні зі скам'янілими рештками арумберій вперше трапляються бактеріальні структури, наближені до морфотипу *Kinneyia*, та мінералізовані бактеріальні мати (рис. 5, д). У зеленувато-сірому тонкоплитчастому алевроліті верхньої пачки відкладів автором зібрано рештки бактеріальних матів, часто вкриті тріщинами синерезису (рис. 5, е).

Щодо умов осадконакопичення інших стратиграфічних рівнів, то варто зазначити, що товща відкладів, відслонена в кар'єрі біля ГЕС, формувалася в доволі специфічних умовах: вона накопичувалася на вершині і схилах тектонічного блоку кристалічних порід у дистальній зоні продельти. Відсутність карбонатних порід у розрізі свідчить про відносно прохолодні кліматичні умови. Тектонічні рухи кристалічного фундаменту спричиняли трансгресивно-регресивну міграцію берегової лінії, що відображено і в зміні фацій. Ломозівські верстви накопичувалися у зоні середніх глибин. У цій товщі майже відсутні брижі, тонкошаруваті породи вкриті відбитками бактеріальних матів в асоціації з великою кількістю седентарного бентосу. Це свідчить про формування в спокійних умовах з ритмічним постачанням глинистого й алевритистого матеріалу мулистими потоками. Єдиний виняток — гравелітовий пласт (рівень 4 в описі розрізу). Верхня площина цього пласта вкрита гребенями з інтервалом приблизно 1 м субмеридіального простягання. На думку автора, цей пласт є свідченням локальної тектонічної події. Вище цього пласта товща схожа на нижчезалягаючу. Масивні (в інших локаціях — косошаруваті) пісковики ямпільських верств є типовими відкладами продельти. Це чітко виражено у зростанні косошаруватих відмін на місцезнаходженнях дещо на північ і схід від кар'єру, тобто в місцях, наближених до берегової лінії моря. Трансгресія моря в кінці ямпільського часу призвела до накопичення зони тонкоплитчастих глинистих пісковиків. Ця тенденція збільшення глибини у седиментаційному басейні збереглася під час накопичення масивних аргілітів лядівських верств. У товщі бернашівських верств можна спостерігати

широкий діапазон дисперсності силікатних уламкових порід та часту зміну характеру шаруватості. Тут присутня і градаційна ритмічність, і коса та турбідітна шаруватість. Найпотужніший пласт пісковика містить каолінізовані зерна різних мінералів, погано обкатані уламки більш давніх порід та контрастні включення мінералів заліза і марганцю, які підкреслюють характер шаруватості. Одна з верств пісковика на цьому рівні демонструє скам'янілу полігональну структуру глибоких тріщин, яка пронизує увесь прошарок. Така структура могла утворитися тільки в результаті осушування ділянки дна басейну. Автор вважає, що ці знахідки є свідченням значного обміління седиментаційного басейну в кінці бернашівського часу. Подальші процеси у Волино-Подільському седиментаційному басейні характеризуються різкими змінами фаціальних умов та біотичних асоціацій. На жаль, процес експлуатації кар'єру не досягнув рівня межі між відкладами бернашівських та бронницьких верств. Про її характер можна судити по відслоненню в с. Бернашівка, розташованому за 1,5 км на південний схід від кар'єру в яру на лівому березі р. Жван.

ВИСНОВКИ

В результаті багаторічного моніторингу та детальних польових досліджень в кар'єрі біля Дністровської ГЕС отримано великий об'єм інформації про морську екосистему материкового схилу Східноєвропейської платформи в кінці протерозойської ери. Зібрано велику колекцію скам'янілих решток біоти едіакарського типу, понад три десятки видів виявлено на Поділлі вперше. Знайдено значну кількість скам'янілостей, які ще не мають систематичного опису та аналогів на інших місцезнаходженнях порід едіакарію. Встановлено, що в морській екосистемі пізнього едіакарію процвітала біотична асоціація, складена проблематичними м'якотілими організмами та ймовірними предками Cnidaria, Porifera, Lophotrochozoa, Mollusca, Metaphita. В процесі досліджень знайдено та описано скам'янілості

ймовірних представників типу Chordata підтипу Tunicata, які є найбільш вірогідними найдавнішими предками хребетних. Зібрано колекцію різноманітних слідів життєдіяльності седентарного та мобільного бентосу. Вперше в історії досліджень докембрійських біот описано явище групової поведінки мобільних організмів, що підтверджує їх здатність до активної взаємодії з оточуючим середовищем завдяки наявності сенсорних можливостей. Встановлено, що деякі організми того часу використовували життєві стратегії, типові для організмів фанерозою: комбінацію різних типів розмноження, способів існування, зондування осаду тощо. Запропоновано нові методи досліджень скам'янілостей, які дають можливість виявляти приховані і малорозмірні рештки та отримувати більш реалістичну картину біорізноманіття. Вікові параметри максимального біотичного випромінювання біоти едіакарського типу, встановлені в процесі досліджень ізотопного віку відкладів у кар'єрі, дозволяють вважати подільську біоту могилівського часу молодшою за авалонську асоціацію, але дещо старшу за біломорську та південно-австралійську. Таксономічний склад згаданих біотичних асоціацій теж підтверджує ці висновки. Підтверджено можливість застосування скам'янілих решток біоти для потреб біостратиграфії та кореляції едіакарської товщі Поділля з відкладами в інших регіонах планети. За результатами досліджень встановлено, що кар'єр біля Дністровської ГЕС є унікальним лагерштеттом біоти едіакарського типу.

ПОДЯКИ

Автор висловлює подяку членам дослідницької групи С. С. Солодкому, З. М. Манчуру та Ю. Я. Петришину за допомогу і підтримку під час систематичних польових робіт. Автор щиро вдячний за цікаву інформацію, передану колегами та наставниками, які брали участь у дослідженнях у кар'єрі та на інших об'єктах — Jerzy Dzik, Alfred Uchman, Abderrazak-El-Albani, B. B. Orap, B. I. Полетаєву.

REFERENCES

Velikanov V. A., Aseeva E. A., Fedonkin M. A., 1983. Vendian of Ukraine. Kyiv: Naukova Dumka. 162 p. (In Russian).

Gnilovskaya M. B., Ishchenko A. A., Kolesnikov Ch. M., Korenchuk L. V., Udaltsov A. P., 1988. Vendotenides of the East European Platform. Leningrad: Nauka. 143 p. (In Russian).

Великанов В. А., Асеева Е. А., Федонкин М. А. Венд Украины. Київ: Наук. думка. 1983. 162 с.

Гниловская М. Б., Ищенко А. А., Колесников Ч. М., Коренчук Л. В., Удальцов А. П. Вендотениды Восточно-Европейской платформы. Ленинград: Наука. 1988. 143 с.

- Zaika-Novatsky V. S., Velikanov V. A., Koval A. P., 1968. The first representative of the Ediacaran fauna in the Vendian of the Russian Platform (Upper Precambrian). *Paleontological Journal*, No. 2. Pp. 133–134. (In Russian).
- 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).
- Ivantsov A. Yu., Malakhovskaya Ya. E., 2002. Giant tracefossils of Vendian animals. *Doklady Akademii Nauk*. Vol. 385. No. 3. Pp. 618–622. (In Russian).
- Krasovskiy A. V., 1916. From geological observations in the Podolia province (preliminary report). *Notes of the Imperial Society of Natural Science, Anthropology and Ethnography. Geological department*. Vol. 3. Pp.22–27. (In Russian).
- Martyshyn A. I., 2012. Ediacaran fauna of the Yampil sandstones of Vendian of Podillia. *Geolog Ukrainy*. No. 4 (40). Pp. 97–104. (In Ukrainian).
- Martyshyn A., Gritsenko V., Reshetnik M., 2019. Phanerozoic strategies in the life cycle of Vendian organisms Nemiana simplex Paliy. Materials of the X All-Ukrainian Scientific Conference. Lviv. Pp. 15–17. (In Ukrainian).
- 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).
- 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).
- Reshetnik M., Gritsenko V., Martyshyn A., 2021. Signs of the bacterial nature of Vendian organisms Nemiana simplex. *Bulletin of the Kyiv Taras Shevchenko National University. Zagalna that historical geology*. Issue 1 (92). Kyiv. Pp.6–10. (In Ukrainian).
- 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).
- Sokolov B. S., 1968. Sabelliditida (Pogonophora) of the Vendian and Early Cambrian of the USSR. *Mezhdunarodnyi geologicheskii congress. XXIII session. Paleontological problems*. Moscow: Nauka. Pp.73–79. (In Russian).
- Sokolov B. S., 1976. The organic world of the Earth on the way to the Phanerozoic differentiation. *Bulletin of the Academy of Sciences of the USSR*. No. 1. Pp.126–143. (In Russian).
- Sprigg R. C., 1949. Early Cambrian 'jellyfishes' of Ediacara, South Australia and Mount John, Kimberley District, Western Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*. Vol. 73. Pp. 72–99.
- Glaessner M. F., Daily B., 1959. The geology and late Precambrian fauna of the Ediacara fossil reserve. *Records of the South Australian Museum*. Vol. 13. Pp. 369–401.
- Заика-Новацкий В.С., Великанов В. А., Коваль А. П. Первый представитель эдиакарской фауны в венде Русской платформы (верхний докембрий). *Палеонтол. журн.* 1968. № 2. С. 133–134.
- Иванцов А. Ю., Гриценко В. П., Палий В. А., Великанов В. А., Константиненко Л. И., Менасова А. Ш., Федонкин М. А., Закревская Е. А., Сержникова Е. А. Макрофоссилии верхнего венда Восточной Европы. Среднее Приднестровье и Вольнь. Москва: ПИН РАН. 2015. 144 с.
- Иванцов А. Ю., Малаховская Я. Е. Гигантские следы вендских животных. *Доклады АН*. 2002. Т. 385. № 3. С. 618–622.
- Красовский А. В. Из геологических наблюдений в Подольской губернии (предварительное сообщение). *Зап. Импер. о-ва любителей естеств., антроп. и этн. геол. отд.* Т. 3. 1916. С. 22–27.
- Мартишин А. І. Едіакарська фауна ямпільських пісковиків венду Поділля. *Геолог України*. 2012. № 4 (40). С. 97–104.
- Мартишин А., Гриценко В., Решетник М. Фанерозойські стратегії у життєвому циклі вендських організмів *Nemiana simplex* Paliy. *Матеріали X Всеукр. наук. конф.* Львів. 2019. С. 15–17.
- Палий В. М. О новом виде цикломедуз из венда Подолии. *Палеонтологический сборник*. 1969. № 6. Вып. 1. С. 110–113.
- 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* (ред. П. Л. Шульга). Киев: Наук. думка, 1976. С. 63–77.
- Решетник М., Гриценко В., Мартишин А. Ознаки бактеріальної природи вендських організмів *Nemiana simplex*. *Вісник КНУ імені Тараса Шевченка. Загальна та історична геологія*. Вип. 1 (92). Київ, 2021. С. 6–10.
- 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.
- Соколов Б. С. Сабеллидитиды (Pogonophora) венда и раннего кембрия СССР. *Международ. геол. конгр. XXIII сессия. Проблемы палеонтологии*. Москва: Наука. 1968. С. 73–79.
- Соколов Б. С. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации. *Вестник Академии наук СССР*. 1976. № 1. С. 126–143.
- Sprigg R. C. Early Cambrian 'jellyfishes' of Ediacara, South Australia and Mount John, Kimberley District, Western Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*. 1949. Vol. 73. P. 72–99.
- Glaessner M. F., Daily B. The geology and late Precambrian fauna of the Ediacara fossil reserve. *Records of the South Australian Museum*.1959. Vol. 13. P. 369–401.

- Glaessner M. F., Wade M., 1966. The Late Precambrian fossils from Ediacaria, South Australia. *Paleontology*. Vol. 9, No. 4. Pp. 599–628.
- Gozhik P. F. (Ed.), 2013. Stratigraphy of the Upper Proterozoic and Phanerozoic of Ukraine. Kyiv: Logos. 637 p. (In Ukrainian).
- Fedonkin M. A., 1981. Belomorian Vendian biota (Precambrian non-skeletal fauna of the north of the Russian Platform). Moscow: Nauka. 100 p. (Works GIN; No. 342). (In Russian).
- Fedonkin M. A., 1983. Organic world of Vendian. *Results of science and technology*. Moscow: VINITI. Vol. 12. Stratigraphy. Paleontology. 128 p. (In Russian).
- Antcliffe J. B., Gooday A. J., Brasier M. D., 2011. Testing the protozoan hypothesis for Ediacaran fossils: a developmental analysis of Palaeopascichnus. *Palaeontology*. Vol. 54 (5). Pp. 1157–1175. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1475-4983.2011.01058.x>
- Bobrovskiy I., Hope J. M., Krasnova A., Ivantsov A., Brocks J. J., 2018. Molecular fossils from organically preserved Ediacaran biota reveal cyanobacterial origin for Beltanelliformis. *Nature Ecology & Evolution*. V. 2. Pp. 437–440. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0438-6>
- Bobrovskiy I., Hope J. M., Ivantsov A., Nettersheim B. J., Hallmann C., Brocks J. J., 2019. Ancient steroids establish the Ediacaran fossil Dickinsonia as one of the earliest animals. *Science*. Vol. 361. Issue 6408. Pp. 1246–1249. DOI: 10.1126/science.aat7228
- Bobrovskiy I., Nagovitsyn A., Hope J. M., Luzhnaya E., Brocks J. J., 2022. Guts, gut contents, and feeding strategies of Ediacaran animals. *Current Biology*. Vol. 32. Pp. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.10.051>
- Bonnet N. Y.K., Rocha R. M., Carman M. R., 2013. Ascidiidae Herdman, 1882 (Tunicata: Ascidiacea) on the Pacific coast of Panama. *Zootaxa*. V. 3691(3). Pp. 351–364. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3691.3.4>
- Brasier M., Liu A. G., Menon L., Matthew J. J., McIlroy D., Wacey D., 2013. Explaining the exceptional preservation of Ediacaran rangeomorphs from Spaniard's Bay, Newfoundland: A hydraulic Model. *Precambrian Research*. Vol. 231. Pp. 122–135. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2013.03.013>
- Chen J.-Y., Huang D.-Y., Peng Q.-Q., Chi H.-M., Wang X.-Q., Feng M., 2003. The first Tunicate from the Early Cambrian of South China. *PNAS*. No. 14. Pp. 8314–8318. <https://doi.org/10.1073/pnas.1431177100>
- Crimes T. P., Legg I., Marcos A., Arboleya M., 1977. Late Precambrian – low Lower Cambrian trace fossils from Spain. *Geological Journal*. Special Issue. No. 9. Pp. 91–138.
- Delsuc F., Brinkmann K., Chourrout D., Philippe H., 2006. Tunicates and not Cephalochordates are the Closest Living Relatives of Vertebrates. *Nature*. Vol. 439. No. 7079. Pp. 965–968. <https://doi.org/10.1038/nature04336>
- Dzik J., 2005. Behavioral and anatomical unity of the earliest burrowing animals and the cause of the 'Cambrian explosion'. *Paleobiology*. Vol. 31. Pp. 507–525.
- Dzik J., Martyshyn A., 2015. Taphonomy of the Ediacaran *Podolimirus* and associated dipleurozoans from the Vendian
- Glaessner M. F., Wade M. The Late Precambrian fossils from Ediacaria, South Australia. *Paleontology*. Vol. 9, 1966. No. 4. P. 599–628.
- Стратиграфія верхнього протерозою та фанерозою України: Гожик П. Ф. (ред.). Київ: Логос, 2013. 637 с.
- Федонкин М. А. Беломорская биота венда (докембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы). Москва: Наука, 1981. 100 с. (Тр. ГИН; Вып. 342).
- Федонкин М. А. Органический мир венда. Итоги науки и техники. Москва: ВИНТИ. Т. 12. Стратиграфия. Палеонтология. 1983. 128 с.
- Antcliffe J. B., Gooday A. J., Brasier M. D. Testing the protozoan hypothesis for Ediacaran fossils: a developmental analysis of Palaeopascichnus. *Palaeontology*. 2011. Vol 54 (5). P. 1157–1175. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1475-4983.2011.01058.x>
- Bobrovskiy I., Hope J. M., Krasnova A., Ivantsov A., Brocks J. J. Molecular fossils from organically preserved Ediacaran biota reveal cyanobacterial origin for Beltanelliformis. *Nature Ecology & Evolution*. 2018. Vol. 2. P. 437–440. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0438-6>
- Bobrovskiy I., Hope J. M., Ivantsov A., Nettersheim B. J., Hallmann C., Brocks J. J. Ancient steroids establish the Ediacaran fossil Dickinsonia as one of the earliest animals. *Science*. 2019. Vol. 361, Issue 6408. P. 1246–1249. DOI: 10.1126/science.aat7228
- Bobrovskiy I., Nagovitsyn A., Hope J. M., Luzhnaya E., Brocks J. J. Guts, gut contents, and feeding strategies of Ediacaran animals. *Current Biology*. 2022. Vol. 32. P. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.10.051>
- Bonnet N. Y.K., Rocha R. M., Carman M. R. Ascidiidae Herdman, 1882 (Tunicata: Ascidiacea) on the Pacific coast of Panama. *Zootaxa*. 2013. Vol. 3691 (3). P. 351–364. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3691.3.4>
- Brasier M., Liu A. G., Menon L., Matthew J. J., McIlroy D., Wacey D. Explaining the exceptional preservation of Ediacaran rangeomorphs from Spaniard's Bay, Newfoundland: A hydraulic Model. *Precambrian Research*. 2013. Vol. 231. P. 122–135. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2013.03.013>
- Chen J.-Y., Huang D.-Y., Peng Q.-Q., Chi H.-M., Wang X.-Q., Feng M. The first Tunicate from the Early Cambrian of South China. *PNAS*. 2003. No. 14. P. 8314–8318. <https://doi.org/10.1073/pnas.1431177100>
- Crimes T. P., Legg I., Marcos A., Arboleya M. Late Precambrian – low Lower Cambrian trace fossils from Spain. *Geological Journal*. Special Issue. 1977. No. 9. P. 91–138.
- Delsuc F., Brinkmann K., Chourrout D., Philippe H. Tunicates and not Cephalochordates are the Closest Living Relatives of Vertebrates. *Nature*. 2006. Vol. 439, No. 7079. P. 965–968. <https://doi.org/10.1038/nature04336>
- Dzik J. Behavioral and anatomical unity of the earliest burrowing animals and the cause of the 'Cambrian explosion'. *Paleobiology*. 2005. Vol. 31. P. 507–525.
- Dzik J., Martyshyn A. Taphonomy of the Ediacaran *Podolimirus* and associated dipleurozoans from the Vendian of Ukraine.

- of Ukraine. *Precambrian Research*. Vol. 269. Pp. 139–146. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2015.08.015>
- 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>
- Elliott D. A., Trusler P. W., Narbonne G. M., Vickers-Rich P., Morton N., Hall M., Hoffmann K. H., Schneider G. I.C., 2016. *Ernietta* from the late Edicaran Nama Group, Namibia. *Journal of Paleontology*. Vol. 90 (06). Pp. 1017–1026. <https://doi.org/10.1017/jpa.2016.94>
- Fedonkin M.A., Simonetta M. A., Ivantsov A. Yu., 2007. New data on Kimberella, the Vendian mollusc-like organism (White Sea region, Russia): palaeoecological and evolutionary implications. In: The rise and fall of the Ediacaran biota. *Geological Society, London, Special Publications*, 286. Ed. by Vickers-Rich P., Komarower P. Bath, UK. The Geological Society. Pp. 157–179. <https://doi.org/10.1144/SP286.12>
- Fenton C. L., Fenton, M.A., 1937. *Archaeonassa*: Cambrian snail trails and burrows. *American Midland Naturalist*. Vol. 18. Pp. 454–458.
- Gehling J. G., Runnegar B. N., Droser M. L., 2014. Scratch Traces of Large Ediacara Bilaterian Animals. *Journal of Paleontology*. Vol. 88 (2). Pp. 284–298. <https://doi.org/10.1666/13-054>
- Gibson B. M., Darroch S. A.F., Maloney K. M., Laflamme M., 2019. The Importance of Size and Location Within Gregarious Populations of *Ernietta plateauensis*. *Front. Earth Sci.* Vol. 749150. <https://doi.org/10.3389/feart.2021.749150>
- Glaessner M. F., Daily B., 1959. The geology and late Precambrian fauna of the Ediacara fossil reserve. *Records of the South Australian Museum*. Vol. 13. Pp. 369–401.
- Glaessner M. F., Wade M., 1966. The Late Precambrian fossils from Ediacaria, South Australia. *Paleontology*. Vol. 9, No. 4. Pp. 599–628.
- Glaessner M. F., Walter M. R., 1975. New Precambrian fossils from the Arumbera Sandstone, Northern Territory, Australia. *Alcheringa*. Vol. 1. Pp. 59–69.
- Ivantsov A. Yu., 2013. Trace Fossils of Precambrian Metazoans «Vendobionta» and «Mollusks» // *Stratigraphy and Geological Correlation*. Vol. 21 (3). Pp. 252–264.
- Ivantsov A. Yu., Gritsenko V. P., Konstantinenko L. I., Zakrevskaya M. A., 2014. Revision of the Problematic Vendian Macrofossil *Beltanelliformis* (*Beltanelloides*, *Nemiana*). *Paleontological Journal*. Vol. 48 (13). Pp. 1423–1448.
- Kolesnikov A. V., Rogov V. I., Bykova N., Danelian T., Clausen S., Maslov A. V., Grazhdankin D. V., 2018. The oldest skeletal macroscopic organism *Palaeopascichnus linearis*. *Precambrian Research*. Vol. 316. Pp. 24–37. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2018.07.017>
- Kolesnikov A. V., Desiatkin V., 2022. Taxonomy and palaeoenvironmental distribution of palaeopascichnids. *Geological Magazine*. Pp. 1–17. <https://doi.org/10.1017/S0016756822000437>
- Laflamme M., Xiao S., Kowalewski M., 2009. Osmotrophy in modular Ediacaran organisms. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*
- Precambrian Research*. 2015. Vol. 269. P. 139–146. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2015.08.015>
- 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>
- Elliott D. A., Trusler P. W., Narbonne G. M., Vickers-Rich P., Morton N., Hall M., Hoffmann K. H., Schneider G. I.C. *Ernietta* from the late Edicaran Nama Group, Namibia. *Journal of Paleontology*. 2016. Vol. 90 (06). P. 1017–1026. <https://doi.org/10.1017/jpa.2016.94>
- Fedonkin M. A. Simonetta M. A., Ivantsov A. Yu. New data on Kimberella, the Vendian mollusc-like organism (White Sea region, Russia): palaeoecological and evolutionary implications. In: The rise and fall of the Ediacaran biota: Geological Society, London, Special Publications, 286. Ed. by Vickers Rich P., Komarower P. Bath, UK. The Geological Society. 2007. Pp. 157–179. <https://doi.org/10.1144/SP286.12>
- Fenton C. L., Fenton M. A. *Archaeonassa*: Cambrian snail trails and burrows. *American Midland Naturalist*. 1937. Vol. 18. P. 454–458.
- Gehling J. G., Runnegar B. N., Droser M. L. Scratch Traces of Large Ediacara Bilaterian Animals. *Journal of Paleontology*. 2014. Vol. 88 (2). P. 284–298. <https://doi.org/10.1666/13-054>
- Gibson B. M., Darroch S. A.F., Maloney K. M. and Laflamme M. The Importance of Size and Location Within Gregarious Populations of *Ernietta plateauensis*. *Front. Earth Sci.* 2019. Vol. 749150. <https://doi.org/10.3389/feart.2021.749150>
- Glaessner M. F., Daily B. The geology and late Precambrian fauna of the Ediacara fossil reserve. *Records of the South Australian Museum*. 1959. Vol. 13. P. 369–401.
- Glaessner M. F., Wade M. The Late Precambrian fossils from Ediacaria, South Australia. *Paleontology*. 1966. Vol. 9, No. 4. P. 599–628.
- Glaessner M. F., Walter M. R. New Precambrian fossils from the Arumbera Sandstone, Northern Territory, Australia. *Alcheringa*. 1975. Vol. 1. P. 59–69.
- Ivantsov A. Yu. Trace Fossils of Precambrian Metazoans «Vendobionta» and «Mollusks». *Stratigraphy and Geological Correlation*. 2013. Vol. 21 (3). P. 252–264.
- Ivantsov A. Yu., Gritsenko V. P., Konstantinenko L. I., Zakrevskaya M. A. Revision of the Problematic Vendian Macrofossil *Beltanelliformis* (*Beltanelloides*, *Nemiana*). *Paleontological Journal*. 2014. Vol. 48 (13). P. 1423–1448.
- Kolesnikov A. V., Rogov V. I., Bykova N., Danelian T., Clausen S., Maslov A. V., Grazhdankin D. V. The oldest skeletal macroscopic organism *Palaeopascichnus linearis*. *Precambrian Research*. 2018. Vol. 316. P. 24–37. <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2018.07.017>
- Kolesnikov A. V., Desiatkin V. Taxonomy and palaeoenvironmental distribution of palaeopascichnids. *Geological Magazine*. 2022. P. 1–17. <https://doi.org/10.1017/S0016756822000437>
- Laflamme M., Xiao S., Kowalewski M. Osmotrophy in modular Ediacaran organisms. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2009.

Vol. 106. Pp. 14438–14443. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904836106>

Laflamme M., Darroch S. A.F., Tweedt S. M., Peterson K. J., Erwin D. H., 2013. The end of the Ediacara biota: Extinction, biotic replacement, or Cheshire Cat? *Gondwana Research*. Vol. 23. Pp. 558–573. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1003>

Leonov M. V., 2007. Comparative taphonomy of Vendian genera *Beltanelloides* and *Nemiana*: taxonomy and lifestyle. In: The rise and fall of the Ediacaran biota. Geological Society, London, Special Publications, 286 / Ed. by Vickers-Rich P., Komarower P. Bath, UK. *The Geological Society*. Pp. 259–267.

Martyshyn A., 2017. Probable See Anemones (Cnidaria) from the Late Precambrian of Ukraine. *Otvoreny geologicky kongres Slovenskej geologickej spolocnosti a Ceske geologicke spolocnosti*. Vysoke Tatry. P. 100.

Martyshyn A. I., 2019. Cnidaria and Porifera fossils in the Late Ediacaran deposits in Ukraine. 13th International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera. Modena. P. 44.

Martyshyn A. I., Chupryna A. M., 2019. Precambrian ancestors of Lophotrochozoa in the Ediacaran deposits of Podillya (Ukraine). *Paleontological studies of the Don-Dnieper depression*. Materials of the international scientific conference and XXXIX session of the Paleontological Society of the NAS of Ukraine. Kyiv. P. 13.

Martyshyn A., Uchman A., 2021. New Ediacaran fossils from the Ukraine, some with a putative tunicate relationship. *Paläontologische Zeitschrift*. Vol. 95. Pp. 623–639. <https://doi.org/10.1007/s12542-021-00596-1>

McMahon W.J., Davies N. S., Liu A. G., and Went D. J., 2022. Enigma variations: characteristics and likely origin of the problematic surface texture Arumberia, as recognized from an exceptional bedding plane exposure and the global record. *Geological Magazine*. Vol. 159. Pp. 1–20. <https://doi.org/10.1017/S0016756821000777>

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>

Narbonne G. M., Laflamme M., Greentree C., Trusler P., 2009. Reconstructing a lost world: Ediacaran rangeomorphs from Spaniard's Bay, Newfoundland. *Journal of Paleontology*. V. 83. No 4. Pp. 503–523. <https://dx.doi.org/10.1666/08-072r1.1>

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

Pflug H. D., 1972. Zur Fauna der Nama-Schichten in Südwest-Afrika. III. Erniettomorpha, Bau und Systematik. *Palaeontographica Abt. A*. Vol. 139. Pp. 134–170.

Seilacher A., Grazhdankin D., Legouta A., 2003. Ediacaran biota: the dawn of animal life in the shadow of giant protists. *Palaeontological Research*. Vol. 7. Pp. 43–54. <https://doi.org/10.2517/prpsj.7.43>

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,

Vol. 106. P. 14438–14443. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904836106>

Laflamme M., Darroch S. A.F., Tweedt S. M., Peterson K. J., Erwin D. H. The end of the Ediacara biota: Extinction, biotic replacement, or Cheshire Cat? *Gondwana Research*. 2013. Vol. 23. P. 558–573. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1003>

Leonov M. V. Comparative taphonomy of Vendian genera *Beltanelloides* and *Nemiana*: taxonomy and lifestyle. In: The rise and fall of the Ediacaran biota. Geological Society. London. Special Publications. 286 / Ed. by Vickers-Rich P., Komarower P. Bath, UK. *The Geological Society*. 2007. P. 259–267.

Martyshyn A. Probable See Anemones (Cnidaria) from the Late Precambrian of Ukraine. *Otvoreny geologicky kongres Slovenskej geologickej spolocnosti a Ceske geologicke spolocnosti*. Vysoke Tatry. 2017. P. 100.

Martyshyn A. I. Cnidaria and Porifera fossils in the Late Ediacaran deposits in Ukraine. 13th International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera. Modena. 2019. P. 44.

Martyshyn A. I., Chupryna A. M. Precambrian ancestors of Lophotrochozoa in the Ediacaran deposits of Podillya (Ukraine). *Палеонтологічні дослідження Доно-Дніпровського прогину*. Матеріали міжнар. наук. конф. та XXXIX сесії Палеонтол. т-ва НАН України. Київ: 2019. С. 13.

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>

McMahon W.J., Davies N. S., Liu A. G., and Went D. J. Enigma variations: characteristics and likely origin of the problematic surface texture Arumberia, as recognized from an exceptional bedding plane exposure and the global record. *Geological Magazine*. 2022. Vol. 159. P. 1–20. <https://doi.org/10.1017/S0016756821000777>

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>

Narbonne G. M., Laflamme M., Greentree C., Trusler P. Reconstructing a lost world: Ediacaran rangeomorphs from Spaniard's Bay, Newfoundland. *Journal of Paleontology*. 2009. Vol. 83. No. 4. P. 503–523. <https://dx.doi.org/10.1666/08-072r1.1>

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

Pflug H. D. Zur Fauna der Nama-Schichten in Südwest-Afrika. III. Erniettomorpha, Bau und Systematik. *Palaeontographica Abt. A*. 1972. Vol. 139. P. 134–170.

Seilacher A., Grazhdankin D., Legouta A. Ediacaran biota: the dawn of animal life in the shadow of giant protists. *Palaeontological Research*. 2003. Vol. 7. P. 43–54. <https://doi.org/10.2517/prpsj.7.43>

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

East European Platform, Ukraine. *Nature Scientific Reports*. Pp. 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-38448-9>

Sprigg R. C., 1949. Early Cambrian ‘jellyfishes’ of Ediacara, South Australia and Mount John, Kimberley District, Western Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*. Vol. 73. Pp. 72–99.

Uchman A., Martyshyn A., 2019. Taxis behaviour of burrowing organisms recorded in an Ediacaran trace fossil from Ukraine. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Pp. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109441>

Xiao S., Chen Z., Zhou C., Yuan X., 2019. Surfing in and on microbial mats: Oxygen-related behavior of a terminal Ediacaran bilaterian animal. *Geology*. Vol. 47. <https://doi.org/10.1130/G46474.1>

Zessin W., 2008. Neue Ediacara-Fossilien aus der Nama Formation Südwestafrikas (Namibia). *Ursus, Mitteilungsblatt des Zoovereins und des Zoos Schwerin*. Vol. 14. No. 1. Pp. 39–52.

European Platform, Ukraine. *Nature Scientific Reports*. 2019. P. 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-38448-9>

Sprigg R. C. Early Cambrian ‘jellyfishes’ of Ediacara, South Australia and Mount John, Kimberley District, Western Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*. 1949. Vol. 73. P. 72–99.

Uchman A., Martyshyn A. Taxis behaviour of burrowing organisms recorded in an Ediacaran trace fossil from Ukraine. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2019. P. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2019.109441>

Xiao S., Chen Z., Zhou C., Yuan X. Surfing in and on microbial mats: Oxygen-related behavior of a terminal Ediacaran bilaterian animal. *Geology*. 2019. Vol. 47. <https://doi.org/10.1130/G46474.1>

Zessin W. Neue Ediacara-Fossilien aus der Nama Formation Südwestafrikas (Namibia). *Ursus, Mitteilungsblatt des Zoovereins und des Zoos Schwerin*. 2008. Vol. 14. No. 1. P. 39–52.

Manuscript received March 23, 2022;
revision accepted May 27, 2022.

Інститут геологічних наук НАН України,
Київ, Україна