

ЗАГАЛЬНА ТА ІСТОРИЧНА ГЕОЛОГІЯ

УДК 551.56:57.07(519.2)

DOI: <http://doi.org/10.17721/1728-2713.96.01>

А. Мєнасова, канд. геол. наук, доц.,
E-mail: mangelina@ukr.net,
ННІ "Інститут геології", Київський національний університет імені Тараса Шевченка,
вул. Васильківська, 90, м. Київ, 03022, Україна;
Л. Попова, канд. геол. наук, ст. наук. співроб.,
E-mail: liliapopovalilia@gmail.com;
І. Дзевєрін, д-р біол. наук,
E-mail: igordzeverin@gmail.com;
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України,
вул. Б. Хмельницького, 15, м. Київ, 01030, Україна

МОРФОМЕТРИЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ПРЕДСТАВНИКІВ РОДУ *TIRASIANA* З ВЕНДСЬКИХ ВІДКЛАДІВ ПОДІЛЛЯ

(Представлено членами редакційної колегії д-ром фіз.-мат. наук, проф. З.О. Вижвою та д-ром геол. наук, проф. В.В. Огарем)
Tirasiana Palij, 1976 – рід радіально-симетричних вендобіонтів, що зберігаються у вигляді позитивного гіпорельєфу – двох накладених один на одний дисків. Тірасіани відомі з вендських відкладів Подільського Придністров'я, місцезнаходжень Білого моря і Уралу. Для кращого розуміння природи і способу життя представників вендської біоти, відбитки *Tirasiana* з Придністров'я було досліджено статистичними методами. Вибірка складалася з 29 екземплярів. Для перевірки припущення про алометричний характер росту тірасіан було використано дві ознаки: діаметри зовнішнього та внутрішнього дисків. У результаті дослідження було виявлено практично досконале ізометричне співвідношення діаметрів дисків тірасіан, що суперечить припущенню про спорідненість тірасіан з кишковопорожнинними.

Проаналізовано характер розподілів обох досліджених ознак і перевірено припущення про їхню нормальність. Побудовано гістограми розподілів та емпіричні додаткові кумулятивні функції розподілів. Якщо припустити неперервний ріст організмів протягом усього онтогенезу і пропорційність лінійного розміру та віку особи, кумулятивні функції можна розглядати як криві виживання особин у вибірці і аналізувати стандартними методами, прийнятими в екології. Якщо прийняти це припущення, то для тірасіан характерна крива виживання першого типу, яка відповідає зростанню імовірності загибелі особин з віком.

Формування тафоценозу відбувалося внаслідок поховання організмів теригенним матеріалом, що надходив у палеобасейн з незакріпленого рослинністю прилеглої суходолу. Гетерогенність вибірки імовірно пояснюється наявністю "стацій переживання" – частин акваторії, захищених від впливу каламутних потоків певними елементами рельєфу морського дна або узбережжя (виступи скель, пересипи тощо). Саме в таких захищених місцях тірасіани могли досягати значно більших розмірів.

Ключові слова: тірасіани, вендська біота, метазоа, ізометричний і алометричний ріст, Подільське Придністров'є, криві виживання.

Вступ, аналіз попередніх досліджень і публікацій.

На сьогодні безперечно встановленим фактом є те, що біота вендського (едіакарського) періоду принципово відрізняється від усіх (і древніших, і фанерозойських) відомих біот. Тому, незважаючи на більш ніж півстоліття досліджень, до ясного розуміння природи цих організмів ще дуже далеко. У багатьох випадках наявні дані залишають значне поле для дискусій, оскільки не завжди можна впевнено стверджувати навіть, чи є ці організми багатоклітинними еукаріотами або колоніями найпростіших (Antcliffe et al., 2011); тваринами чи рослинами. А в результаті ретельних багаторічних досліджень погляди на ту чи іншу групу іноді взагалі кардинально змінюються, як це було, наприклад з *Kimberella* (Fedonkin and Waggoner, 1997). Особливо це стосується седентарних форм, для яких невідомі сліди повзання чи харчування (Ivantsov et al., 2014; Leonov, 2007; Seilacher, 1992).

Перші дослідники (Wade, 1968; Glaessner, 1984) розглядали всі вендські організми як предкові форми сучасних Cnidaria, Annelida і Arthropoda і розміщували їх у складі відповідних таксонів. Так, досі радіально-симетричні форми часто по інерції називають "медузоїдами", хоча жодних вагомих доказів того, що це представники саме типу Cnidaria, не існувало, а філогенез цих організмів із самого початку викликав цілу низку запитань. І до сьогодні, час від часу в друці з'являються повідомлення про численні знахідки начебто предкових форм різноманітних сучасних груп, зокрема лопотрохозой (Martyshyn and Churpyna, 2019).

У декількох наймасовіших видів вендобіонтів було досліджено індивідуальну мінливість, унаслідок чого з'ясувалося, що за перебігом онтогенетичних процесів вендобіонти досить різноманітні. У різних представників групи виявлено як ізометричний, так і алометричний ріст, появу де ново метамерних структур тощо (Liu and Dunn, 2020). Враховуючи значення алометричних чи ізометричних співвідношень між ознаками для розуміння фізіології та онтогенезу організмів, доречно було б продовжити вивчення таких співвідношень на ще не дослідженому в цьому плані матеріалі. Це може бути цікавим і виходячи з тієї обставини, що деякі радіально-симетричні відбитки виявилися прикріплювальними дисками ще однієї загадкової групи вендобіонтів – Petalonamae.

Розглянута в цій роботі *Tirasiana Palij*, 1976, має ту перевагу, що у неї легко взяти водночас два розмірні показники – можливість, недоступна для такого роду як, наприклад, *Nemiana Palij*, 1976.

Зліпки (позитивний гіпорельєф) виду *Tirasiana disciformis* були описані з верхньої частини бернашівських верств яришівської світи верхнього венду Середнього Придністров'я (Палий, 1976) і являють собою два диски, накладені один на одний. Верхній диск меншого діаметру і часто більш опуклий, в його центрі – невеличкий круглий бугорок, який часто має свіжий скол, що свідчить про його продовження в породу, що підстеляє. Кількість зон залишається незмінною, що може свідчити про імовірну спеціалізацію частин тіла і, відповідно, вищій ступінь організації, ніж у більшості радіально-симетричних

вендських організмів, яких нерідко зближують з кишково-порожнинними (Гуреев, 1987; Fedonkin, 1992).

Мета роботи, матеріал та методи дослідження. Метою роботи була спроба з допомогою методів статистичного аналізу з'ясувати природу і спосіб життя представників роду *Tirasiana*, відбитки яких, крім Подільського Придністров'я, зустрічаються також у місцезнаходженнях вендських відкладів Зимового берегу Білого моря і Уралу. Нами використана вибірка з 29 особин, зібраних і описаних В.М. Палієм. Вибірка знаходиться в колекції ННІ "Інститут геології" Київського національного університету: 2 екземпляри *Tirasiana coniformis*; 25 *T. disciformis*, зокрема 2 екземпляри, позначені в колекції як *T. coniformis*, однак перевизначені одним із авторів

(А.Ш. Менасова) як *T. disciformis*; 2 особи *Tirasiana*, видову належність яких встановити не вдалося.

Для перевірки припущення про алометричний характер росту тірасіан було досліджено дві ознаки: діаметри зовнішнього та внутрішнього дисків. Проаналізовано характери розподілу обох ознак, перевірено припущення про нормальність їхніх розподілів, побудовано гістограми розподілів (рис. 1а, б) та емпіричні додаткові кумулятивні функції розподілів (рис. 2а, б, в, г). Якщо припустити, що для *Tirasiana* був властивий тривалий неперервний ріст, і лінійні розміри цих істот були приблизно пропорційні їхньому віку, то дві останні функції можна розглядати як криві виживання особин у локальній групі *Tirasiana* та аналізувати їх стандартними методами, прийнятими в екології (Odum, 1975).

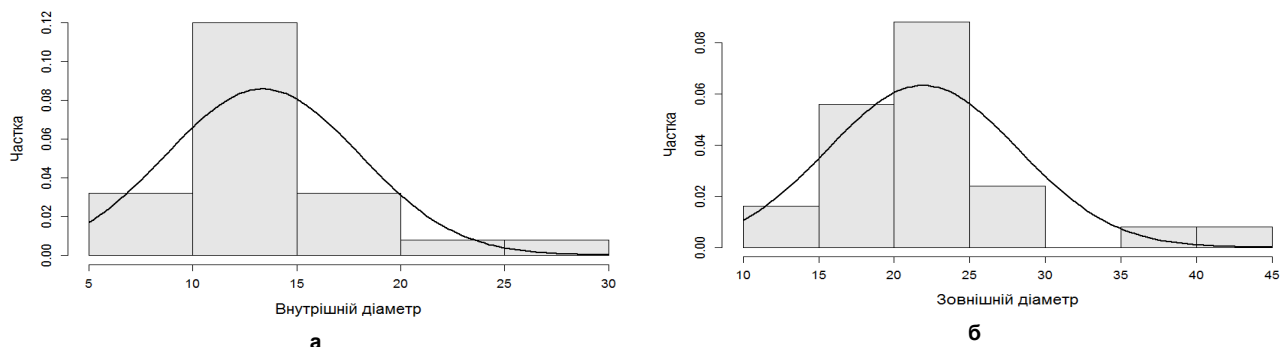


Рис. 1. Гістограми нормального розподілу значень внутрішніх (а) і зовнішніх (б) дисків

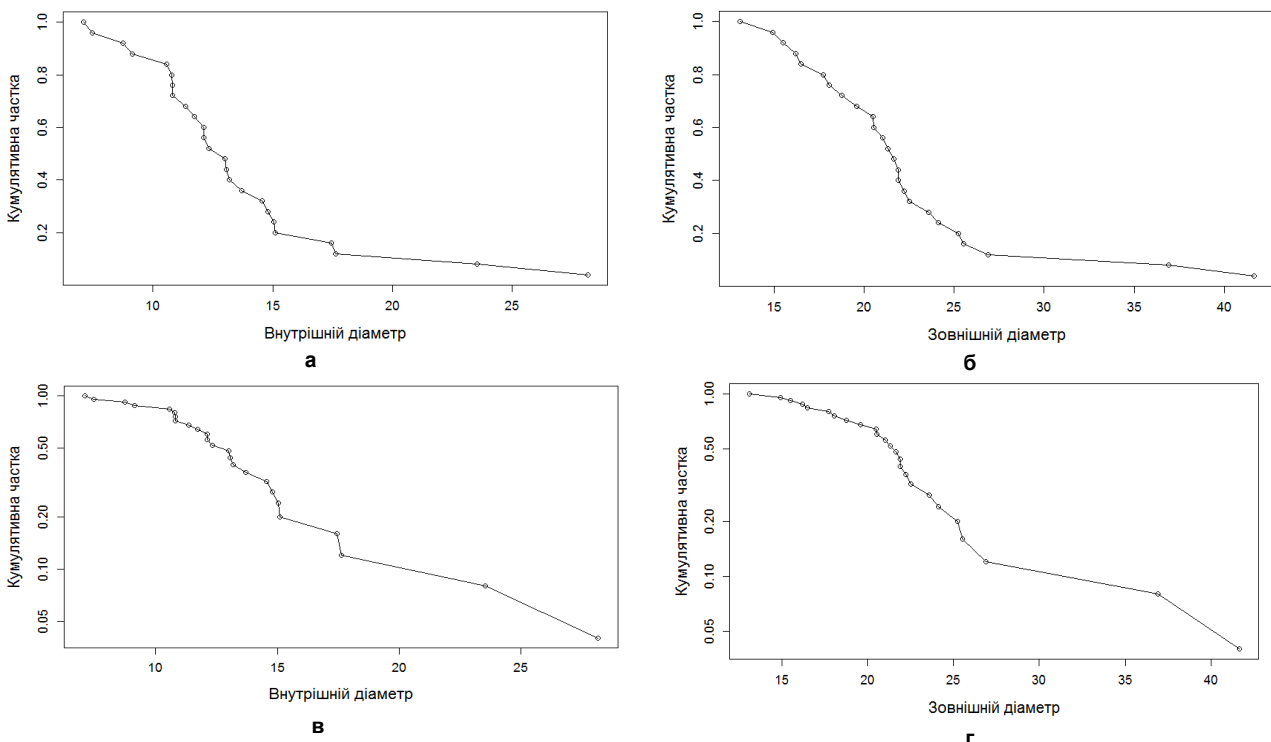


Рис. 2. Додаткові кумулятивні функції розподілу значень внутрішніх (а, в) і зовнішніх (б, г) дисків; шкала кумулятивних часток – лінійна (а, б), логарифмічна (в, г)

Для з'ясування характеру залежності між двома ознаками (рис. 3) було побудовано модель лінійної регресії внутрішнього діаметра на зовнішній за лог-трансформованими значеннями. За ізометрії коефіцієнт регресії у такій моделі має дорівнювати 1, за позитивної (негативної) алометрії – бути вірогідно більше (менше) 1.

Дослідження статистичних розподілів та кривих виживання обох ознак проведено для особин *T. disciformis*, а регресійний статистичний аналіз – для всієї сукупності тірасіан без поділу на види. Розрахунки було проведено за допомогою програми R v.3.6.3 (R CoreTeam, 2020). Окрім стандартних статистичних пакетів було застосовано пакет gvlma v.1.0.0.3 (Pena and Slate, 2019).

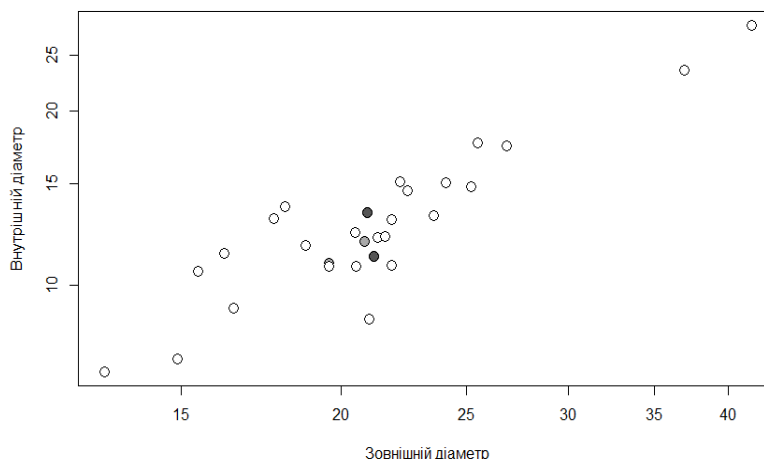


Рис. 3. Співвідношення внутрішніх і зовнішніх діаметрів видів роду *Tirasiana*.
Кружечки білого кольору – *T. disciformis*; світло-сірого – невідомої видової приналежності;
темно-сірого – *T. coniformis*.
Шкала логарифмічна

Результати. Відхилення від нормального розподілу щонайшвидше є наслідком гетерогенності вибірки: дві особини значно крупніші, ніж решта. Про гетерогенність вибірки свідчать і додаткові кумулятивні функції: на графіках ми бачимо, що поодинокі найкрупніші особини не відповідають тій залежності між кумулятивною часткою та розміром, яка властива переважній більшості особин (рис. 2а, б). Ця залежність близька до лінійної. Якщо не брати до уваги аномально крупні екземпляри, графік залежності між розміром та кумулятивною часткою в лінійній шкалі близький до прямої лінії (рис. 2а, б), і є трохи опуклою лінією в логарифмічній шкалі. А якщо інтерпретувати кумулятивну частку на рис. 2 як шанси на виживання особин, а розмір – як оцінку віку (див. вище), то можна припускати, що ймовірність загинути в особин *T. disciformis* зростала з віком, це відповідає I типу кривих виживання (Одум, 1975, рис. 76).

Співвідношення між двома ознаками у вибірці показано на рис. 3. Було побудовано модель лінійної регресії внутрішнього діаметра на зовнішній за логотрансформованими значеннями. Оскільки особини *T. coniformis* та особини невідомої видової належності принципово не відрізняються від *T. disciformis* за розташуванням на схемі, ми припустили, що цим організмам був властивий однаковий характер залежності між двома ознаками, і використали для регресійного аналізу усю вибірку, без поділу на види. Перевірка за допомогою програми gvlma показала, що застосування цієї моделі до наявних даних цілком коректне ($p = 0.73$). Модель є статистично значущою ($F[1, 27] = 107.2$, $p < 0.0001$), обидві ознаки досить тісно пов'язані між собою ($R^2 = 0.80$). Коефіцієнт регресії в рівнянні регресії дорівнює 1.09, його стандартна похибка дорівнює 0.11. Отже, наявні дані відповідають припущенню про ізометричне співвідношення між двома ознаками.

Обговорення і висновки. Виявлена мінливість за розмірами зовнішнього та внутрішнього діаметрів може свідчити про високий рівень екологічної пластичності або, якщо припускати, що розмір тіла в *T. disciformis* відображав вік, що досліджена вибірка являє собою стабільну популяцію, у якій різні вікові групи представлені порівняно рівномірно, не було дефіциту молодих особин, на зміну старим особинам підросали молоді. Якщо крива виживання II типу (Одум, 1975) відповідає однаковій ймовірності загибелі незалежно від віку організму, то в тірасіан ми

бачимо швидше лінійну залежність між віком та розмірами (якщо не брати до уваги аномально крупні особини; рис. 2). Отже, ймовірність загинути зростає з віком, що відповідає кривій виживання I типу (Одум, 1975).

Для седентарних безскелетних організмів, якими були тірасіани, така ситуація повністю відповідає теоретичним очікуванням. Формування тафоценозу відбувалося внаслідок поховання організмів теригенним матеріалом, що надходив у палеобасейн з незакріпленого рослинністю прилеглого суходолу. Сама текстура шаруватих пісковиків, що включали рештки, свідчить про те, що такі події були для цього палеобасейну звичайними – можливо, це наслідки каламутних потоків, спричинених дощами в умовах достатньо гумідного клімату (Мєнасова, 2019). Вибірку, сформовану таким чином, ми прийняли як таку, що еквівалентна осередненим результатам багаторічних спостережень за популяцією.

Гетерогенність дослідженої вибірки (наявність декількох особин, значно крупніших за решту (рис. 1-3)) можна пояснити наявністю "стацій переживання" (частин акваторії, захищених від впливу каламутних потоків певними елементами рельєфу морського дна або узбережжя (виступи скель, пересипи тощо). У таких захищених місцях тірасіани могли досягати значно більших розмірів.

Здатність *Tirasiana* підтримувати ізометричне співвідношення між розмірами зовнішнього та внутрішнього діаметрів свідчить про досить високий рівень регуляції морфогенезу – можливо, порівнянний з таким у багатоклітинних організмів та високоінтегрованих колоній. Водночас ми не бачимо якихось специфічних рис схожості *Tirasiana* з конкретними представниками цих груп.

Зближення *Tirasiana* з кишковопорожнинними (Sokolov and Iwanowski, 1990; Fedonkin, 1992) ґрунтується на певній подібності зовнішнього та внутрішнього дисків вендобіонта із зовнішнім та внутрішнім шарами клітин кишковопорожнинних. Однак у результаті нашого дослідження замість очікуваного алометричного співвідношення між загальним діаметром тіла і діаметром гастральної порожнини було виявлено наявність у тірасіан практично досконалого ізометричного співвідношення діаметрів зовнішнього і внутрішнього дисків. Отже, одностороннього підтвердження спорідненості тірасіан з кишковопорожнинними одержати не вдалося. Втім, і про належність *Tirasiana* до інших організмів з нескінченною кількістю осей симетрії, наприклад, ціанобактерій

(Ivantsov et al., 2014), губок (Reitner, Wörheide, 2002; Leonov, 2007) чи інших груп біоти, ізометричний ріст також не свідчить, з тієї очевидної причини, що окремі пари ознак, пов'язані лінійними співвідношеннями, можна знайти практично у будь-якого організму, зокрема і в найбільш просунутих представників Metazoa. Такі ж співвідношення є цілком звичайними в різних групах вендської біоти (Liu and Dunn, 2020). На сьогодні за результатами досліджень деякі радіально-симетричні відбитки ряду вендобіонтів виявилися прикріплювальними дисками петалоном (La Flamme et al., 2004; Серёжнікова, 2005), тобто чимось на кшталт ризоїдів, тому, можливо, ці організми були більш схожими з рослинами, ніж вважалося раніше.

Вважаємо, що подальше використання морфометричних методів є доволі перспективним у плані досліджень особливостей будови, природи, систематики та екологічних умов існування едіакарської біоти.

Список використаних джерел

- Гуреев, Ю.А. (1987). Морфологический анализ и систематика вендиат. К.: ИГН АН УССР.
- Менасова, А.Ш. (2019). Найдавніші водорості Подолії як каталізатор процесів фосфоритоутворення. *Мінеральні ресурси України*, 1, 21-25.
- Одум, Ю. (1975). Основы экологии. Москва: Мир.
- Палий, В.М. (1976). Остатки бесскелетной фауны и следы жизнедеятельности из отложений верхнего докембрия и нижнего кембрия Подолії. В кн.: Палеонтология и стратиграфия верхнего докембрия и нижнего палеозоя юго-запада Восточно-Европейской платформы, 63–77. К.: Наукова думка.
- Серёжнікова, Е.А. (2005). Новая интерпретация ископаемых отпечатков *Hemalora* из вендских отложений Оленекского поднятия (Северо-восток Сибирской платформы). *Бюлл. МОИП. Отд. Геол.*, 80(3), 26–32.
- Antcliffe, J.B. et al. (2011). Testing the Protozoan hypothesis for Ediacaran fossils: a developmental analysis of Palaeopascichnus. *Palaeontology*, 54(5), 1157–1175. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2011.01058.x>
- Fedonkin, M.A. (1992). Vendian faunas and the early evolution of Metazoa. In: J.H. Lipps and P.W. Signor (Eds.) *Origin and the Early Evolution of Metazoa*, 87–129. New York: Plenum Press.
- Fedonkin, M. A., Waggoner, B. M. (1997). The late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism. *Nature*, 388, 868–871.
- Glaessner, M.F. (1984). The dawn of animal life. A biohistorical study. Cambridge: Univ. press.
- Ivantsov, A.Yu., Gritsenko, V.P., Konstantinenko, L.I., Zakrevskaya, V.A. (2014). Revision of the Problematic Vendian Macrofossil *Beltanelliformis* (=Beltanelloides, Nemiana). *Paleontological Journal*, 48, 13, 1423–1448.
- La Flamme, M., Narbonne, G. M., Anderson, M. M. (2004). Morphometric Analysis of the Ediacaran frond *Charniodiscus* from the Mistaken Point formation, Newfoundland. *Paleontological Journal*, 78(5), 827–837.
- Leonov, M.V. (2007). Comparative taphonomy of Vendian genera Beltanelloides and Nemiana: taxonomy and lifestyle. *Geological Society*, 286 (1), 259–267. London: Special Publications.
- Liu, A.G., Dunn, F.S. (2020). Filamentous Connections between Ediacaran Fronds. *Current Biology*, 30, 7, 1322–1328. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.01.052>.
- Martyshyn, A.I., Chupryna, A.M. (2019). Precambrian ancestors of Lophotrochozoa in the Ediacaran deposits of Podillia. *Paleontological investigation of Don-Dniper downwarp. Materials of International scientific conference and XXXIX session of the Paleontological Society NAS of Ukraine*, 13–14. Kyiv: PS NASU.
- Mienasova, A.Sh. (2019). The ancient Podolia's algae as trigger for the formation of phosphorites. *Mineral Resources of Ukraine*, 1, 21–25.
- Mienasova, A.Sh., Popova, L.V., Dzeverin, I.I., Tustanovska, L.V. (2019). Isometry of body size parameters in Tirasiana Paliy, 1976 from the upper Vendian of the Podolian Dniester area. *Abstracts of XVIIIth International conference Geoinformatics: "Teoretical and Applied Aspects", EAGE*, 13–16 May, Kyiv, Ukraine.
- Odum, E.P. (1983). Basic ecology. W.B. Saunders Company.
- Pena, E., Slate, E. (2019). gvlma: Global validation of linear models assumptions. R-package version 1.0.0.3. <https://CRAN.R-project.org/package=gvlma>.
- Reitner, J., Wörheide, G. (2002). Non-Lithistid fossil Demospongiae – Origins of their palaeobiodiversity and highlights in history of preservation. In: Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges, J.N. Hooper, J.N. Van Soest (Eds.), 52–68. N.-Y.: Kluweracad. Plenum publ.
- Seilacher, A. (1992). Vendobionta and Psammocorallia: lost construction of Precambrian evolution. *J. Geol., Soc. London*, 150, 607–613.
- Serezhnikova, E.A. (2005). New interpretation of fossil imprints in the Vendian deposits of Olenek uplift (Northeast of Siberian Platform). *Bull. MOIP. Geol. Dep.*, 80(3), 26–32. [in Russian]
- Sokolov, B.S., Iwanowski, A.B. (Eds.). (1990). Vendian System. Paleontology. Vol. 1. Berlin: Springer-Verlag.
- Wade, M. (1968). Preservation of soft-bodied animals in Precambrian sandstones at Ediacara, South-Australia. *Lethaia*, 1, 3, 238–267.

Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges, J.N. Hooper, J.N. Van Soest (Eds.), 52–68. N.-Y.: Kluweracad. Plenum publ.

R CoreTeam (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.R-project.org/>.

Seilacher, A. (1992). Vendobionta and Psammocorallia: lost construction of Precambrian evolution. *J. Geol., Soc. London*, 150, 607–613.

Sokolov, B.S., Iwanowski, A.B. (Eds.). (1990). Vendian System. Paleontology. Vol. 1. Berlin: Springer-Verlag.

Wade, M. (1968). Preservation of soft-bodied animals in Precambrian sandstones at Ediacara, South-Australia. *Lethaia*, 1, 3, 238–267.

References

Antcliffe, J.B. et al. (2011). Testing the Protozoan hypothesis for Ediacaran fossils: a developmental analysis of Palaeopascichnus. *Palaeontology*, 54(5), 1157–1175. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2011.01058.x>

Fedonkin, M. A., Waggoner, B. M. (1997). The late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism. *Nature*, 388, 868–871.

Fedonkin, M.A. (1992). Vendian faunas and the early evolution of Metazoa. In: J.H. Lipps and P.W. Signor (Eds.) *Origin and the Early Evolution of Metazoa*, 87–129. New York: Plenum Press.

Glaessner, M.F. (1984). The dawn of animal life. A biohistorical study. Cambridge: Univ. press.

Gureev, Yu.A. (1987). Morphological Analysis and Taxonomy Vendia. Kyiv: Inst. Geol. Nauk Akad. Nauk SSSR [in Russian]

Ivantsov, A.Yu., Gritsenko, V.P., Konstantinenko, L.I., Zakrevskaya, V.A. (2014). Revision of the Problematic Vendian Macrofossil *Beltanelliformis* (=Beltanelloides, Nemiana). *Paleontological Journal*, 48, 13, 1423–1448.

La Flamme, M., Narbonne, G. M., Anderson, M. M. (2004). Morphometric Analysis of the Ediacaran frond *Charniodiscus* from the Mistaken Point formation, Newfoundland. *Paleontological Journal*, 78(5), 827–837.

Leonov, M.V. (2007). Comparative taphonomy of Vendian genera Beltanelloides and Nemiana: taxonomy and lifestyle. *Geological Society*, 286 (1), 259–267. London: Special Publications.

Liu, A.G., Dunn, F.S. (2020). Filamentous Connections between Ediacaran Fronds. *Current Biology*, 30, 7, 1322–1328. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.01.052>.

Martyshyn, A.I., Chupryna, A.M. (2019). Precambrian ancestors of Lophotrochozoa in the Ediacaran deposits of Podillia. *Paleontological investigation of Don-Dniper downwarp. Materials of International scientific conference and XXXIX session of the Paleontological Society NAS of Ukraine*, 13–14. Kyiv: PS NASU.

Mienasova, A.Sh. (2019). The ancient Podolia's algae as trigger for the formation of phosphorites. *Mineral Resources of Ukraine*, 1, 21–25.

Mienasova, A.Sh., Popova, L.V., Dzeverin, I.I., Tustanovska, L.V. (2019). Isometry of body size parameters in Tirasiana Paliy, 1976 from the upper Vendian of the Podolian Dniester area. *Abstracts of XVIIIth International conference Geoinformatics: "Teoretical and Applied Aspects", EAGE*, 13–16 May, Kyiv, Ukraine.

Odum, E. (1975). Fundamentals of ecology. Moscow: Mir. [in Russian]

Odum, E.P. (1983). Basic ecology. W.B. Saunders Company.

Paliy V. M. (1976). Remains of soft-bodied fauna and ichnofossils from Upper Precambrian and Lower Cambrian deposits. In: *Paleontology and Stratigraphy of Upper Precambrian and Lower Paleozoic of the East European platform*, 63–77. Kyiv: Naukova dumka. [in Russian]

Pena, E., Slate, E. (2019). gvlma: Global validation of linear models assumptions. R-package version 1.0.0.3. <https://CRAN.R-project.org/package=gvlma>.

R CoreTeam (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.R-project.org/>.

Reitner, J., Wörheide, G. (2002). Non-Lithistid fossil Demospongiae – Origins of their palaeobiodiversity and highlights in history of preservation. In: Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges, J.N. Hooper, J.N. Van Soest (Eds.), 52–68. N.-Y.: Kluweracad. Plenum publ.

Seilacher, A. (1992). Vendobionta and Psammocorallia: lost construction of Precambrian evolution. *J. Geol., Soc. London*, 150, 607–613.

Serezhnikova, E.A. (2005). New interpretation of fossil imprints in the Vendian deposits of Olenek uplift (Northeast of Siberian Platform). *Bull. MOIP. Geol. Dep.*, 80(3), 26–32. [in Russian]

Sokolov, B.S., Iwanowski, A.B. (Eds.). (1990). Vendian System. Paleontology. Vol. 1. Berlin: Springer-Verlag.

Wade, M. (1968). Preservation of soft-bodied animals in Precambrian sandstones at Ediacara, South-Australia. *Lethaia*, 1, 3, 238–267.

Надійшла до редколегії 14.06.21

A. Mienasova, Cand. Sci. (Geol.), Assoc. Prof.,
 E-mail: mangelina@ukr.net,
 Taras Schevchenko National University of Kyiv,
 Institute of Geology, 90 Vasylkivska Str., Kyiv, 03022, Ukraine;
 L. Popova, Cand. Sci. (Geol.), Senior Researcher,
 E-mail: liliapopovalilia@gmail.com;
 I. Dzeverin, Dr. Sci. (Biol.),
 E-mail: igordzeverin@gmail.com;
 Schmalhausen Institute of Zoology NAS of Ukraine,
 15 B. Khmelnytskyi Str., Kyiv, 01030, Ukraine

MORPHOMETRICS OF *TIRASIANA* FROM VENDIAN OF PODILLIA (UKRAINE)

Tirasiana Palij, 1976 is a genus of radially symmetric Vendobionts, which were preserved as a positive hyporelief of two superimposed discs. *Tirasiana* are found in the Vendian deposits of the Podolian Dnister area, the White Sea area and the Urals. For better understanding of the nature and lifestyle of Vendian biota, imprints of the *Tirasiana* were investigated by statistical methods. Sampling of 29 specimens of *Tirasiana* was studied. To test the hypothesis about the allometric growth of *Tirasiana*, two features were studied, the diameters of the outer and inner discs. As a result of the study, it has been established that the relationship between internal and external diameters of the imprints is almost ideally isometric, which means that there is no evidence for relation between *Tirasiana* and Cnidaria.

The distribution patterns of these features were analyzed and the assumption about their normality was tested. Histograms of their distribution and empirical additional cumulative distribution functions were constructed. Based on the assumption of the constant growth of *Tirasiana* throughout ontogenesis and the proportionality of the linear size and individual age, the cumulative distribution functions may be considered as survival curves in the sampling of specimens of *Tirasiana* and may be analyzed by standard methods accepted in ecology. If we accept this assumption, then the survival curve of the first type is characteristic of the *Tirasiana*, which corresponds to the increase of probability of their death with the increase of individual age.

The studied taphocenosis was formed as a result of accumulation of terrigenous material, which came from the nearby land that was not stabilized by vegetation. This terrigenous sediment buried benthic sublittoral communities regularly. The heterogeneity of the sampling of specimens can be explained by the presence of "survival stations", well-protected parts of the palaeobasin (overhanging rocks, baybar, etc.). As a result, in such places *Tirasiana* could attain much larger size.

Keywords: *Tirasiana*, Vendian biota, metazoa, Podolian Dnister area, isometric and allometric growth, survival curves.

А. Менасова, канд. геол. наук, доц.,
 E-mail: mangelina@ukr.net,
 Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко,
 УНИ "Институт геологии", ул. Васильковская, 90, г. Киев, 03022, Украина;
 Л. Попова, канд. геол. наук, ст. науч. сотр.,
 E-mail: liliapopovalilia@gmail.com;
 И. Дзеверин, д-р биол. наук,
 E-mail: igordzeverin@gmail.com;
 Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины,
 ул. Б. Хмельницкого, 15, г. Киев, 01030, Україна

МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *TIRASIANA* ИЗ ВЕНДСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ПОДОЛИИ

Tirasiana Palij, 1976 – род радиально-симметричных вендобионтов, которые сохраняются в позитивном гипорельефе в виде наложенных друг на друга дисков. Тирасианы известны из вендских отложений Подольского Приднестровья, местонахождений Белого моря и Урала. Для лучшего понимания природы и образа жизни представителей вендской биоты отпечатки *Tirasiana* из Приднестровья были исследованы статистическими методами. Выборка состояла из 29 экземпляров. Для проверки предположения об аллометрическом характере роста тирасиан было использовано два признака: диаметры внешнего и внутреннего дисков. В результате исследования было выявлено практически совершенное изометрическое соотношение диаметров дисков тирасиан, что противоречит предположению о родстве тирасиан и кишечнополостных.

Был проанализирован характер распределения обоих признаков и проверено предположение про их нормальность. Построены гистограммы их распределения и эмпирические дополнительные кумулятивные функции распределений. Если предположить непрерывный рост организмов на протяжении всего онтогенеза и пропорциональность линейного размера и возраста особи, кумулятивные функции можно рассматривать как кривые выживания особей в выборке и анализировать стандартными методами, принятыми в экологии. Если принять это предположение, то для тирасиан характерна кривая выживания первого типа, которая отвечает большей вероятности гибели особей с возрастом.

Формирование тафоценоза происходило вследствие погребения организмов терригенным материалом, который поступал в палеобасейн с прилегающей суши, незакрепленной растительностью.

Гетерогенность выборки возможно объясняется наличием "станций переживания" (частей акватории, защищенных от воздействия мутьевых потоков некоторыми элементами рельефа морского дна или побережья, например выступами скал, пересыпью и т.п.). Именно в таких защищенных местах тирасианы могли бы достигать значительно больших размеров.

Ключевые слова: тирасианы, вендская биота, метазоа, изометричный и аллометричный рост, Подольское Приднестровье, кривые выживания.