

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук

На правах рукописи

АНЕКЕЕВА Галина Александровна

**Становление морфологического разнообразия
прикрепительных образований стебельчатых иглокожих
из ордовика Ленинградской области**

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Специальность

1.6.2 Палеонтология и стратиграфия

Научный руководитель:

Доктор биологических наук, академик РАН

Рожнов С.В.

Москва

2023

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Глава 1. Материалы, местонахождения и методы изучения прикрепительных образований иглокожих.....	8
1.1 Геологическое строение региона.....	8
1.2 Описания местонахождений.....	23
1.3 Методы сбора и изучения ископаемого материала.....	42
Глава 2. Стебельчатые иглокожие ордовика Ленинградской области: таксономический состав и морфологические особенности, стратиграфическое распространение, история изучения.....	44
2.1. Таксономический состав и морфологические особенности.....	44
2.2. Стратиграфическое распространение.....	49
2.3. История изучения.....	53
Глава 3. Морфология, принципы классификации и искусственная систематика прикрепительных образований стебельчатых иглокожих.....	57
3.1 Морфология и терминология.....	57
3.2 Принципы классификации и искусственная система прикрепительных образований	61
Глава 4. Описание морфотипов прикрепительных образований из ордовика Ленинградской области.....	72
Глава 5. Сопоставление искусственной системы морфотипов прикрепительных образований с естественной системой иглокожих.....	107
Глава 6. Стратиграфическая и фациальная приуроченность основных морфотипов прикрепительных образований	111

Глава 7. Становление морфологического разнообразия прикрепительных образований в контексте связи эволюции стебельчатых иглокожих и развития морских грунтов на территории Балтийского палеобассейна в ордовике.....	115
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	125
СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ.....	127
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	130
ФОТОТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ.....	140

Введение

Актуальность темы исследования. Термин «стебельчатые иглокожие» является собирательным для двух обширных подтипов иглокожих — Crinozoa и Blastozoa. Изучение данных таксонов имеет большое значение для понимания палеоэкологических обстановок групп бентосных организмов палеозоя, а также немалое стратиграфическое значение. Естественная система этих организмов разработана прежде всего по их кронам, однако в контексте стратиграфии особое внимание уделяется — в силу массовости и сохранности материала — членикам и фрагментам стеблей, для которых в свое время была разработана отдельная искусственная классификация. Прикрепительные образования привлекали меньше внимания исследователей, так как чаще всего представляли собой немногочисленные находки с разных территорий и из разных стратиграфических интервалов. Однако в отложениях ордовика Ленинградской области эти части скелета иглокожих встречаются массово, что позволяет проследить появление и становление особенностей их морфологии. Изучение прикрепительных образований стебельчатых иглокожих и нахождение соответствий между данными образованиями и другими частями организмов (стеблями и чашечками) помогает лучшему пониманию особенностей морфологии, палеоэкологии, стратиграфического распространения и эволюции этой группы.

При наличии значительного фактического материала из ордовикских отложений Балтийского бассейна, количество исследований и публикаций на эту тему на данный момент невелико, подробные описания прикрепительных образований единичны, и для большинства этих образований не выявлено связи с другими частями организмов. При этом именно в ордовике (прежде всего в средней его части) на данной территории наблюдается резкое увеличение разнообразия стебельчатых иглокожих и их прикрепительных образований и становление большинства разнообразных морфологических типов последних, что требует детального изучения.

В рамках исследований были изучены коллекции прикрепительных образований иглокожих, собранных сотрудниками Палеонтологического Института РАН и другими исследователями на территории Ленинградской области в прошлые годы и литературные данные о комплексах ордовикских организмов, условиях их существования и захоронения на

данной территории; уточнены особенности распределения остатков организмов внутри слоев, а также проведены сборы и препарирование дополнительного материала.

Материал. Изученный ископаемый материал представлен более чем 400 экземплярами прикрепительных образований иглокожих с территории Ленинградской области, собранными разными исследователями в разные годы, и в том числе лично автором в период 2017 — 2021 гг., которые хранятся в коллекции номер 4125 в Палеонтологическом Институте им. А.А. Борисяка Российской Академии Наук.

Цель и задачи. Цель работы заключается во всестороннем изучении морфологии прикрепительных образований стебельчатых иглокожих ордовика Ленинградской области, реконструкции условий их распространения и особенностей морфогенеза, что необходимо для сопоставления разнообразия прикрепительных образований с разнообразием известных таксонов, описанных по чашечкам и кронам, выяснения принадлежности этих образований организмам конкретных видов и выявления закономерностей их эволюции. Для этого были поставлены следующие задачи:

1. Выявление и описание разнообразия прикрепительных образований стебельчатых иглокожих на материале из ордовикских отложений Ленинградской области.
2. Разработка искусственной классификации прикрепительных образований стебельчатых иглокожих на этом материале.
3. Установление связей выделенных морфотипов с таксонами естественной системы бластозойных и кринозойных иглокожих.
4. Выявление фациальной приуроченности прикрепительных образований.
5. Изучение закономерностей эволюции прикрепительных образований во время Великой Ордовикской Эволюционной Радиации и в палеозое в целом.

Научная новизна. Впервые разработана подробная и всеобъемлющая искусственная классификация прикрепительных образований иглокожих из ордовикских отложений Ленинградской области, в которых они наиболее многочисленны и разнообразны. Выявлены особенности фациальной приуроченности данных прикрепительных образований и закономерности их эволюции. Показано резкое возрастание морфологического разнообразия прикрепительных образований в среднем ордовике, происходившее параллельно на Балтийском палеоконтиненте и в Лаврентии.

Практическая значимость. Материал работы может быть использован для стратиграфии и межконтинентальных корреляций ордовикских отложений, разработки проблем развития Ордовикской Эволюционной Радиации, для привязки искусственных классификаций различных элементов скелета стебельчатых иглокожих к естественной

классификации иглокожих, а также при рассмотрении проблем морфогенеза и фациальной приуроченности прикрепительных образований иглокожих в целом, включая материал с других территорий и из других стратиграфических интервалов. Также полученные данные могут быть использованы для обучения студентов высших учебных заведений в рамках курсов палеонтологии и палеоэкологии.

Основные защищаемые положения.

1. Оригинальная искусственная классификация прикрепительных образований стебельчатых иглокожих основана на выявлении у них последовательности морфогенетических преобразований от неветвящихся форм к ветвящимся и от монолитных к обладающим внутренней полостью. Содержит 22 морфотипа.

2. Резкое увеличение морфологического разнообразия прикрепительных образований в ордовике (до 15 одновременно существующих морфотипов) на территории Ленинградской области приурочено к отложениям начала среднего ордовика (дапинский ярус, волховский горизонт). Его причиной явилось появление морфогенетических предпосылок дистального ветвления стебля и осевого канала и возможность их реализации благодаря увеличению разнообразия грунтов.

3. Ветвящиеся прикрепительные образования происходили от неветвящихся параллельно в конце раннего — начале среднего ордовика разных территорий (Балтики и Лаврентии) и у разных групп (бластозойных и кринозойных) иглокожих.

4. Все палеозойское разнообразие прикрепительных образований стебельчатых иглокожих сформировалось в среднем ордовике, включая происхождение типа прикрепления циррjami от ветвящейся группы путём дальнейшей дифференциации корневидных отростков, а также появление морфогенетических предпосылок более позднего развития специализированных форм (лоболитов и др.).

Публикация и апробация работы. По результатам работы опубликованы 3 статьи в Палеонтологическом журнале и 6 тезисов докладов. Результаты работы докладывались на Тринадцатом Международном Симпозиуме по ордовикской системе (Новосибирск, 2019), Десятой Европейской Конференции по иглокожим (Москва, 2019), LXVIII сессии Всероссийского Палеонтологического Общества (Санкт-Петербург, 2022), XVIII Всероссийской Школе молодых учёных-палеонтологов (Москва, 2022), LXIX сессии Всероссийского Палеонтологического Общества (Санкт-Петербург, 2023).

Личный вклад. Участие автора в полевых работах на территории Ленинградской области с 2017 по 2022 гг., в результате которого была значительно дополнена коллекция прикрепительных образований. Препарация и фотосъёмка всех приведённых в работе

образцов. Зарисовка описанных экземпляров, выполнение рисунков обобщённых схем строения стебельчатых иглокожих и их прикрепительных образований. Изучение микроструктуры разных прикрепительных образований нескольких морфотипов под электронным микроскопом. Изучение двух экземпляров на рентгеновском микротомографе. Выполнение описаний приведённых в работе морфотипов. Разработка искусственной классификации прикрепительных образований (в соавторстве). Анализ стратиграфического распространения морфотипов. Анализ приуроченности морфотипов к типам субстрата.

Структура и объём работы. Работа состоит из введения, семи глав, заключения, словаря терминов, списка литературы и фототаблиц. Содержит 55 текстовых рисунков и 4 фототаблицы. Общий объём 147 страниц. Библиографический список включает 131 источник, из которых 70 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает благодарности своему научному руководителю академику С.В. Рожнову за предоставленные коллекции и информацию, советы и критику; другим сотрудникам лаборатории высших беспозвоночных ПИН РАН (Г.В. Миранцеву, В.Б. Кушлиной, Е.С. Казанцевой) за помощь в сборе и обработке ископаемого материала и освоении необходимого оборудования для препарации и фотосъёмки). Студентам Московского Государственного Университета им. Ломоносова А.А. Крутых и Ж.С. Барановой за помощь в сборе и обработке ископаемого материала. Коллегам и палеонтологам-любителям из Санкт-Петербурга (П.В. Федорову, Г.С. Исклюю, Н.К. Семенову, С.С. Терентьеву, Д.А. Малиновскому, Ю.С. Кузьмичеву) за помощь в сборе материала и предоставленные образцы из их коллекций. Р.А. Ракитову (ПИН РАН, лаборатория артропод, кабинет приборной аналитики) за проведение сеансов на сканирующем электронном микроскопе и рентгеновском микротомографе. Т.Б. Леоновой (ПИН РАН, лаборатория моллюсков) — за вычитку текста диссертации и ценные замечания.

Исследования были поддержаны грантами Российского Научного Фонда, проект № 19-14-00346 и Российского Фонда Фундаментальных Исследований, проект № 18-04-01046А, а также являются вкладом автора в международные проекты IGCP653 и IGCP735.

Глава 1. Материалы, местонахождения и методы изучения прикрепительных образований иглокожих

1.1 Геологическое строение региона

Ордовикские отложения Балтийского бассейна в Ленинградской области распространены от р. Нарвы на западе до р. Сяси на востоке. С севера они обрываются уступом — известным под названием Балтийско-Ладожского глинта — образованным в результате эрозионной деятельности послеледниковых морей (Иванцов, 2004), с юга и юго-востока полого погружаются под более молодые отложения. Залегают с размывом на кембрийских отложениях, несогласно перекрываются девонскими (породы силурийского возраста в разрезе не представлены). В структурном отношении эта область представляет собой южный склон Балтийского щита. Породы представлены известняками, доломитизированными известняками, редко мергелями, доломитами; в самых нижних частях — песчаниками и аргиллитами; в ниже- и среднеордовикской части отмечается высокое содержание глауконита. Полная мощность в области выхода на поверхность колеблется от 100 до 200 метров. Естественные выходы на поверхность в основном приурочены к склону глинта и берегам прорезающих его рек и оврагов. Можно наблюдать также множество искусственных обнажений в действующих и заброшенных карьерах и на местах строительства различных объектов.

Геологическое изучение региона продолжается уже два века. История его ранних этапов подробно описана в книге Р. Ф. Геккера «На Силурийском Плато» (Геккер, 1987) (до выделения ордовикской системы в 1960 году описываемые отложения считались силурийскими). Ниже отмечены лишь некоторые моменты.

1821 — 1824 год — Лондонским геологическим обществом опубликованы первый набросок геологической карты и первые геологические описания региона за авторством английского дипломата В.Т.Г. Фокс-Странгвейса.

1840 — 1841 год — совместная экспедиция под руководством английского геолога Р.И. Мурчисона, сопоставившего отложения окрестностей Санкт-Петербурга с одновозрастными отложениями Великобритании.

1852 год — опубликована первая детальная (масштаб 1:420000) геологическая карта Санкт-Петербургской губернии, по результатам исследований С.С. Куторги, проводившихся в 1842 — 1852 годах.

1858 — 1909 год — Ф.Б. Шмидтом проведены масштабные исследования и опубликована серия монографий по палеонтологии и региональной стратиграфии нижнего палеозоя Прибалтики; составлена детальная региональная стратиграфическая шкала и впервые выделены горизонты (как группы слоев, обозначенные буквами В, С, D, E, F).

1905 год — В.В. Ламанским проведено дальнейшее расчленение горизонтов и сопоставление местных разрезов со скандинавскими, а также высказаны первые предположения об условиях формирования отложений.

1922 год — Р.Ф. Геккером и М.Э. Янишевским дано подробное описание горизонтов, обнажающихся на р. Волхов.

1966 год — опубликована монография Р.М. Мянниля «История Развития Балтийского Бассейна в Ордовике» (Мянниль, 1966), в которой обобщены стратиграфические, литофациальные и палеогеографические данные; выделены два четко разграниченных палеогеографических региона — Прибалтийский и Скандинавский, и пять основных этапов развития бассейна — тремадокский, аренигско-лландейльский, раннекарадокский, позднекарадокский и ашгилльский.

1984 год — опубликован сборник «Стратиграфия древнепалеозойских отложений Прибалтики» (Стратиграфия... , 1984), в котором рассматриваются детальные стратиграфические схемы (в том числе выделяются в современном объеме и получают современные названия некоторые свиты) и стратиграфическое значение ископаемых остатков.

Позже усилия исследователей сосредоточились на более детальной стратиграфии отложений, их литофациальной характеристике, интерпретации обстановок осадконакопления; детальном изучении отдельных фаунистических групп и их стратиграфического распространения. В последние десятилетия пристальное внимание уделяется также изучению следов жизнедеятельности организмов и изотопному датированию отложений. Стратиграфическая колонка (рис. 1) приведена по данным на 2012 год (Дронов и др., 2012).

В монографии Мянниля описывались три основных фациальных зоны Балтийского бассейна: Эстонско-Литовская (прибрежная, мелководная, преимущественно органогенное карбонатное осадконакопление), Шведско-Латвийская (переходная, терригенно-карбонатное осадконакопление) и Сконенская (внутренняя, глубоководная, преимущественно терригенное

осадконакопление). В дальнейшем это подразделение претерпевало некоторые уточнения. На данный момент выделяются, в той же последовательности: Северо-Эстонский, Центрально-Скандинавский и Датско-Норвежский фациальные пояса. Территория Ленинградской области относится к Северо-Эстонскому фациальному поясу (Дронов и др., 2012). В течении кембрия и ордовика палеоконтинент Балтика дрейфовал из приполярных широт южного полушария в приэкваториальные, что отразилось в изменении осадконакопления: от холодноводных глауконитовых песчаников и глин до холодноводных глауконитистых карбонатов, затем глинистых биокластических, менее глауконитистых карбонатов умеренного климата, а в дальнейшем — все более тепловодных и (к позднему ордовику) тропических карбонатов (Dronov, Rozhnov 2007).

В недавнее время исследованием геологии региона занимался также А.Ю. Иванцов (1993, 2004) и в настоящее время продолжают заниматься А.В. Дронов, Т.Ю. Толмачева, П.В. Фёдоров, Г.С. Искюль, С.С. Терентьев и др.

Ниже приведены краткие характеристики стратиграфических подразделений, главным образом по литературным данным (Селиванова, 1971; Иванцов, 2004; Долгов, Мейдла, 2011; Дронов и др., 2012; Мельникова и др, 2022); сведения о ископаемых остатках дополнены по результатам наблюдений автора.

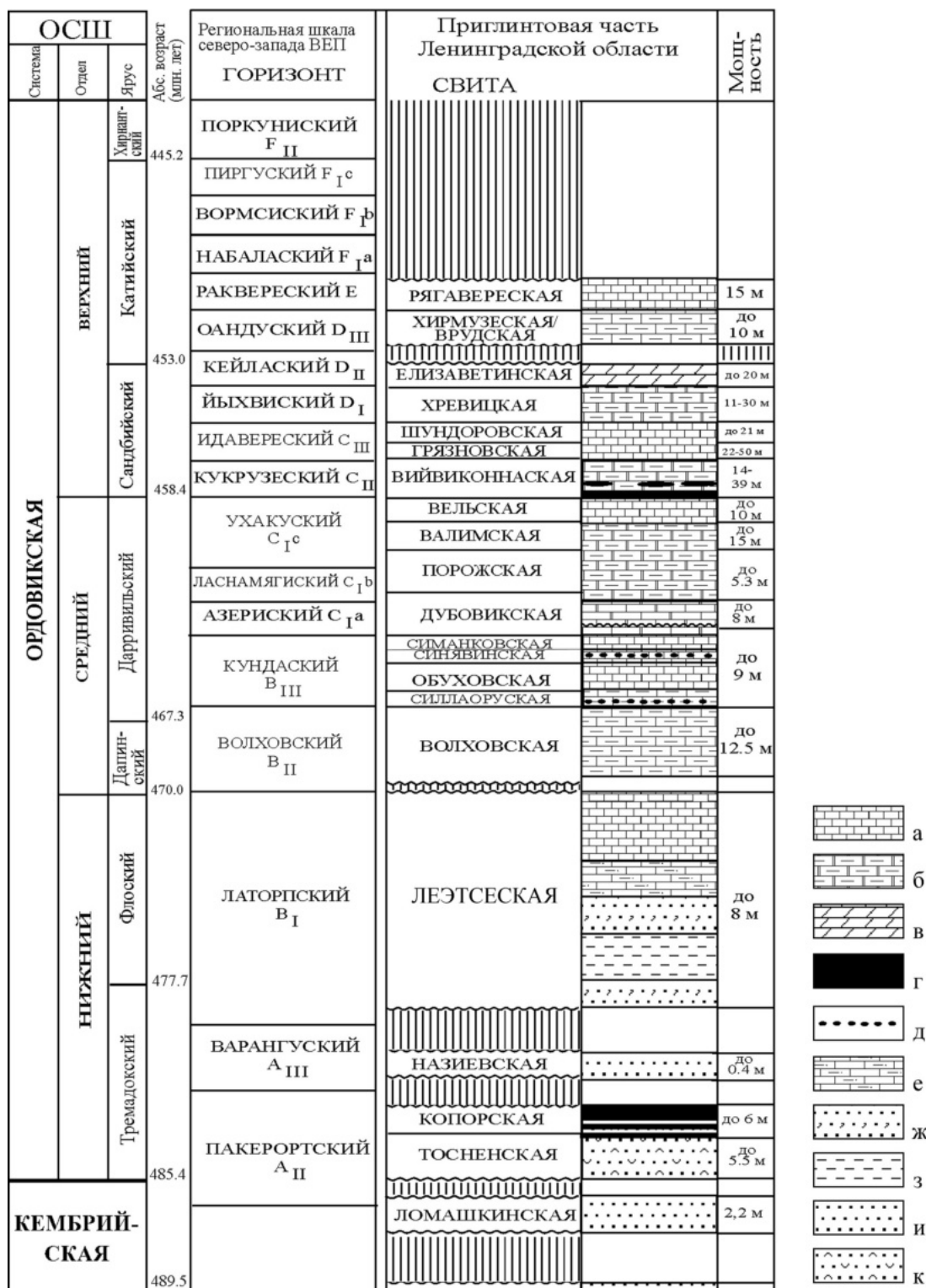


Рис.1. Стратиграфическая схема нижнепалеозойских отложений приглинтовой части Ленинградской области, по: Дронов и др., 2012, с изменениями. Условные обозначения: а — известняки; б — глинистые известняки, в том числе доломитизированные; в — доломиты; г — сланцы; д — железистые оолиты; е — глинистые глауконитовые известняки; ж — глауконитовые песчаники; з — глины; и — пески и песчаники; к — оболочные (содержащие большое количество фрагментов фосфатных раковин брахиопод) песчаники.

Нижний ордовик

Пакерортский горизонт

Впервые описан (как «пакерортская формация») П. Раймондом в 1916 году (Raymond, 1916). После очередного изменения положения нижней границы ордовика в 2001 году, включает в себя часть верхнекембрийских отложений — верхи ломашкинской свиты. Типовой разрез расположен в Эстонии, на мысе Пакри.

Тосненская свита

Породы: плохо сортированные мелко- и тонкозернистые с прослоями среднезернистых пески, с примесью крупных зерен песка и гравия; слабо сцементированные мелкозернистые песчаники. Часто с косо́й и горизонтальной слоистостью, которая подчеркивается цветом, сортировкой или тонкими пропластками голубовато-серой глины. Окраска светло-серая, серая, буровато-серая. Состав в основном кварцевый, незначительная примесь полевых шпатов и слюд. По всему разрезу рассеяны обломки и целые створки раковин оболид; на отдельных участках встречаются прослой со скоплениями раковинного детрита, скрепленного фосфатно-железистым и глинистым цементом (мощностью от 0,2 до 0,7 м). В некоторых обнажениях (р. Тосна, р. Ижора) в основании конгломерата лежит плоская, ориентированная по слоистости песчаниковая галька от 1 до 10 — 15 см в поперечнике. Местами (р. Ижора, р. Славянка) также встречаются фосфоритовые гальки 0,5 — 2 см в поперечнике и 0,5 — 1 мм толщиной (Селиванова, 1971).

Ископаемые остатки: раковины и обломки раковин брахиопод рода *Obolus* Eichwald, 1829 (значительно реже — других брахиопод). Из-за большого количества оболид эти породы, вместе с нижележащими кембрийскими, получили традиционное название «оболовые пески».

Мощность до 3 м.

Копорская свита

Породы: тонкоплитчатые аргиллиты, с гладкими плоскостями напластования; темно-коричневого цвета. Иногда содержат прослой и линзы мелкозернистого песка или алевролита с обломками раковин оболид. Содержание органического вещества в аргиллитах достигает 15 — 20%.

Ископаемые остатки: граптолиты (из-за характерных граптолитов *Rhabdinopora (Dictyonema) flabelliformis* (Eichwald, 1840) данные породы получили традиционное название «диктионемовые сланцы»).

Мощность от нескольких сантиметров до 5,4 м.

Варангуский горизонт

Впервые выделен (как «цератопигиевый горизонт») Р.М. Мяннилем в 1966 году (Мянниль, 1966). Современное название получил в региональной стратиграфической схеме 1987 года.

Стратотип расположен в Эстонии, у с. Варангу.

Назиевская свита

Породы: мелкозернистые кварцевые пески и песчаники, зеленовато- и желтовато-серые, с вкраплениями глауконита; вверх по разрезу постепенно переходят в обогащенные глауконитом алевриты и глины.

Ископаемые остатки: беззамковые брахиоподы.

Мощность около 0,4 м.

Латорпский горизонт

Впервые выделен в самостоятельное подразделение Ф.Б. Шмидтом в 1881 году (Schmidt, 1881). Современное название было предложено В. Яануссоном в 1960г. (Jaanusson, 1960), затем Р.М. Мяннилем в 1966г. (Мянниль, 1966). В Швеции и Эстонии этому подразделению соответствуют два самостоятельных горизонта — хуннебергский и биллингенский, но на территории России отсутствуют ископаемые остатки, по которым можно было бы однозначно разграничить данные подразделения.

Леэтсеская свита

Подразделяется на несколько пачек.

Лакитская пачка — богатые глауконитом (его содержание достигает 50%) мелкозернистые глинистые пески и глины темно-зеленого цвета.

Мощность до 1,1 м; распространена только в восточной части Ленинградской области.

Западнее р. Назия сменяется иоаской пачкой (мощность до 0,7 м.), сложенной кварцевыми и кварц-глауконитовыми песчаниками и залегающей с несогласием на породах Пакерортского горизонта.

Маэкюлаская пачка — пески и песчаники со стяжениями и линзами известняков и доломитов.

Мощность 0,15 — 0,9 м.

Васильковская пачка — переслаивание глинистых и алевритистых глауконитовых известняков; глины, также содержащие глауконит.

Мощность 0,1 — 0,5 м.

Пяйтеская пачка — глауконитовые, глинистые и органогенно-обломочные известняки, содержащие множество поверхностей перерывов.

Ископаемые остатки: фрагменты граптолитов и — изредка — брахиопод, иглокожие. Мощность 0,6 м.

Остатки стебельчатых иглокожих представлены: фрагментами *Cheirocrinus* Eichwald, 1856, фрагментами стеблей и отдельными члениками *Asterocrinus* Münster, 1838 и *Streptioocrinus* Rozhnov, 2020, а также дисковидными или имеющими короткие лопасти прикрепительными образованиями без выраженной внутренней полости (либо с зачатками таковой в виде неглубоких радиальных желобков). Встречаются единичные находки фрагментов ветвящихся прикрепительных образований, схожих с морфотипом Rad-B этой группы, однако их плохая сохранность не позволяет однозначно отнести их к этому морфотипу.

Средний ордовик

Волховский горизонт

Впервые выделен Ф.Б. Шмидтом в 1897г. (Schmidt, 1897) («глауконитовый известняк») и подразделен на три части В.В. Ламанским в 1905г. (Ламанский, 1905) Название предложено в 1916 году П. Раймондом, выделявшим этот горизонт в ином составе (включающем также нижележащие и вышележащие слои) (Raymond, 1916).

Типовой разрез расположен в Ленинградской области, на р. Волхов.

Мощность отложений уменьшается в направлениях с севера на юг и с востока на запад.

Волховская свита

Подразделяется на три подсвиты с традиционными местными названиями слоев и пачек.

Нижняя подсвита — «дикари» (не включая их нижние четыре слоя и часть пятого, внутри которого проходит граница). Породы: плотные толстоплитчатые мелкокристаллические и органогенно-обломочные доломитизированные известняки с зернами глауконита; иногда с небольшими прослоями зеленых или фиолетовых глин. Поверхность напластования неровная, бугристая. Цвет пород зеленовато- или фиолетово-серый с красно- и желто-коричневыми пятнами. Граница с нижележащими породами отмечена хорошо заметной гладкой поверхностью перерыва с амфорообразными следами сверления (*Gastrohaenolites* Leuermie, 1842) и обилием зерен глауконита, придающих ей зеленый цвет. Подразделяется на 10 слоев, имеющих собственные традиционные названия.

Кровля представляет собой ярко-желтую поверхность твердого дна с частыми характерными следами сверления (*Trypanites Mägdefrau*, 1932) и дисковидными прикрепительными образованиями иглокожих; к западу области желтая окраска, обусловленная оксидами железа, исчезает, но другие характерные признаки сохраняются.

Ископаемые остатки: трилобиты, граптолиты, иглокожие, ихнофоссилии.

Мощность около 1,6 м.

Средняя подсвита — «желтяки». Породы: чередование пестро окрашенных (желтые, красные, голубовато-серые) органогенно-обломочных известняков и глин. Подразделяется на 7 слоев, имеющих собственные традиционные названия.

Ископаемые остатки: трилобиты, брахиоподы, мшанки, иглокожие, ихнофоссилии.

Мощность около 1,7 м.

Верхняя подсвита — «фризы». Породы: флишеподобное переслаивание серых органогенно-обломочных известняков и голубовато-серых глин. Как и «дикари», содержат много глауконита. Также подразделяется на 7 слоев с собственными традиционными названиями.

Ископаемые остатки: трилобиты, брахиоподы, мшанки, иглокожие, ихнофоссилии.

Мощность около 3,4 м.

Остатки стебельчатых иглокожих в отложениях волховского горизонта наиболее разнообразны и многочисленны. Они представлены следующими родами: *Rhipidocystis* Jaekel, 1900, *Paracryptocrinites* Rozhnov et Fedorov, 2001 («фризы»), *Cheirocrinus*, *Echinoencrinites* Meyer, 1826, *Gonocrinites* Eichwald, 1840, *Erinocystis* Jaekel, 1899 («желтяки» и выше), *Homocystites* Barrande, 1887, *Asteroblastus* Eichwald, 1862, *Mesocystis* Bather, 1899 («желтяки»; находок экземпляров с сохранившимся стеблем не описано, хотя на нижней части теки имеется фасетка для его прикрепления), *Protocrinites* Eichwald, 1840, *Hemistreptocrinus* Arendt, 1976, *Parorthocrinus* Jaekel, 1918, *Tetractocrinus* Jaekel, 1918, *Grammocrinus* Eichwald, 1860 («желтяки» и «фризы»), *Maennilicrinus* Rozhnov, 1988, *Perittocrinus* Jaekel, 1902, *Putilovocrinus* Rozhnov, 1988, *Shaldichocrinus* Rozhnov, 1988, *Sphenocrinus* Eichwald, 1856, *Streptoiocrinus*, *Tetragonocrinus* Yeltyschewa, 1964 (преимущественно «дикари», изредка «желтяки» и выше). Также наиболее разнообразными являются в этих отложениях прикрепительные образования. Помимо сохраняющихся простых дисковидных или коротколопастных форм без внутренней полости, обнаруживается множество дисковидных образований с широким осевым каналом и внутренней полостью, усложненной различными внутренними структурными элементами (радиальные ребра,

выстилающие таблички), а также ветвящихся, число которых особенно велико в глинистых частях геккеровых горбов и уплотненных грунтах пачки «фризы».

Кундаский горизонт

Впервые выделен Ф.Б. Шмидтом в 1897 году («ортоцератитовый известняк») (Schmidt, 1897). В.В. Ламанским (Ламанский, 1905г.) расчленен на три подгоризонта. Объем горизонта долгое время был предметом дискуссий и в современном понимании утвержден лишь к концу прошлого века (Иванцов, 1993). Типовой разрез расположен в Эстонии, близ г. Кунда.

Лыннская свита

Породы: глинистые известняки и мергели с частыми прослоями глин; зерна глауконита редки и встречаются только в основании свиты.

Ископаемые остатки: трилобиты, брахиоподы, мшанки, иглокожие, ихнофоссилии.

Распространена только в восточной части области, в бассейнах рек Волхов и Сясь.

Мощность до 3,5 м.

Силлаоруская свита

Делится на пачки:

Никольская пачка — глинистые известняки и мергели зеленовато- или розовато-серой окраски, иногда с красными разводами. В подошве пачки изредка встречаются небольшие (диаметром менее 5 см) гальки глауконитового известняка с обохренной ржаво-желтой поверхностью (Иванцов, 2004). Породы содержат много железистых оолитов, размер которых постепенно увеличивается от менее чем 1 мм в основании пачки до 1,5 мм возле кровли.

Лопухинская пачка — серая глина в основании и серый глинистый известняк выше. Содержат множество оолитов диаметром до 2,5 мм, с виду напоминающих зерна чечевицы — за что слои с оолитами в Ленинградской области и получили название «чечевичных».

Ископаемые остатки: трилобиты, брахиоподы, мшанки, иглокожие, ихнофоссилии.

Западнее р. Поповка выделяется также нижележащая падаская пачка.

Общая мощность до 0,8 м.

Обуховская свита

Подразделяется на четыре пачки:

1) толстослоистые плотные известняки, чистые светло-серые в нижней части пачки и глинистые сиреневато-серые в верхней. Содержат зерна глауконита, количество которых сокращается в восточном направлении. Зачастую доломитизированы.

2) тонкослоистые и линзовидные глинистые известняки с прослоями глин, зеленовато- и сиреневато-серые; зерна глауконита содержатся во всей пачке либо только в ее центральной части.

3) толстослоистые глинистые, местами доломитизированные известняки с тонкими прослоями глин. Цвет серый, зеленовато-серый, сиреневато-серый. Зерна глауконита присутствуют только в нижней части, территориально только по р. Лаве и близ Путилово.

4) глинистые тонкослоистые и линзовидные известняки (зеленовато-, сиреневато- и вишнево-серые) с частыми прослоями глин (бурые, вишнево-бурые и серые).

Ископаемые остатки: головоногие моллюски, трилобиты, мшанки, иглокожие, ихнофоссилии.

Общая мощность до 7,85 м.

Синявинская свита

Подразделяется на две пачки:

1) известняки толстослоистые, серые, до кирпично-красных при наличии оолитов (оолиты крупные — диаметром до 3 мм).

2) известняки среднеслоистые, глинистые, с прослоями глин; с мелкими оолитами, встречающиеся на отдельных уровнях. Породы в значительной степени биотурбированы. Цвет от светло-серого и серого до — при наличии оолитов — кирпично-красного. Оолиты в породах отсутствуют в восточной части области распространения свиты (на р. Волхов). Западнее с. Лопухинка свита не прослеживается.

Ископаемые остатки: трилобиты, фрагменты ядер головоногих моллюсков, ихнофоссилии.

Общая мощность до 2,2 м.

Симанковская свита

Подразделяется на пачки:

1) глинистые известняки линзовидно-слоистые, серые, сиреневато- и зеленовато-серые. В разрезе Путиловского карьера на отдельных горизонтах внутри пачки встречаются железистые оолиты.

2) известняки толстослоистые, комковатые, с тонкими извилистыми субвертикальными следами зарывания (выделяются сиреневатой и красно-фиолетовой окраской); зеленовато-серые или розовато-серые.

Внутри пачки проходит граница кундаского и азериского горизонта, выделяющаяся красно-фиолетовой поверхностью твердого дна.

3) мергели линзовидно-слоистые, с частыми тонкими, невыдержанными прослоями глин; зеленовато-серые и розовато-серые.

Ископаемые остатки: трилобиты, брахиоподы, мшанки, иглокожие.

Общая мощность до 7,4 м.

Остатки стебельчатых иглокожих в породах кундаского горизонта представлены фрагментами и члениками стеблей криноидей, эокриноидеями *Rhipidocystis*, диплопоритами *Protocrinites*, а также ромбиферами (*Cheirocrinus*, *Erinocystis*) Можно отметить также *Asterocystis* Haeckel, 1896 и необычную парабластоидею *Kosachenkoastrus volkhovenski* Rozhnov, 2013. Из прикрепительных образований встречаются в основном ветвящиеся формы морфотипов Rad-A и Rad-B, мелкие (не более 4 — 5 мм. в диаметре) на поверхностях твердых объектов и более крупные без твердой опоры.

Азериский горизонт

Изначально — «эхиносферитовый известняк» схемы Ф.Б. Шмидта (Schmidt, 1897). Позже, в 1916 году, П. Раймонд предложил для данных и вышележащих отложений название «ревельская свита» (Raymond, 1916), а в 1922 г. Г. Беккер — «Таллинский горизонт» (Bekker, 1922). В современном объеме выделен К. Орвику (Orviku, 1927). Стратотипический район — каменоломни Азери в Эстонии.

Лообуская свита

Породы: серые, местами охристые, толсто- и среднеслоистые слабоглинистые известняки без оолитов, в значительной степени доломитизированные, с маломощными прослоями глин. В нижней части присутствуют немногочисленные зерна глауконита. Распространена на западе области (от с. Копорье), замещает по простирацию синявинскую и симанковскую свиты.

Ископаемые остатки: головоногие моллюски, трилобиты, ихнофоссилии.

Мощность 3,4 м.

Дубовикская свита

Породы: толстослоистые глинистые известняки и мергели серой, розовато- и зеленовато-серой окраски, с редкими маломощными прослоями глин.

Ископаемые остатки: трилобиты, мшанки, брахиоподы, иглокожие.

Мощность до 7,25 м.

Остатки стебельчатых иглокожих в породах азериского горизонта представлены прежде всего многочисленными теками *Echinospaerites* Wahlenberg, 1821, что отражено в его изначальном названии. Помимо этого, встречаются теки *Glyptosphaerites* Müller, 1845,

Hemicosmites Buch, 1840, *Protocrinites*; фрагменты и членики стеблей криноидей, эокриноидей *Rhipidocystis*. Из прикрепительных образований, как и в кундаских породах, встречаются в основном ветвящиеся формы, мелкие (не более 4 — 5 мм. в диаметре) на поверхностях твердых объектов и более крупные без твердой опоры. Из интервала Кунда-Азери (из осыпи) также отмечены специфические прикрепительные образования типа «*Lichenocrinus*» (морфотип Cav-G неветвящихся с внутренней полостью) и отчасти сходный с ними экземпляр морфотипа Cav-J неветвящихся с внутренней полостью.

Ласнамягиский горизонт

Был описан как Порожский подгоризонт Таллинского горизонта (Селиванова, 1971), в качестве горизонта выделен позднее («Решения ...», 1987). Типовой разрез расположен в Эстонии, в карьере Ласнамяги.

Порожская свита

Породы: толстослоистые доломитизированные известняки, иногда с кавернами по ископаемым остаткам и железистыми конкрециями. Окраска пород в нижней части красноватая, в верхней — зеленоватая.

Ископаемые остатки: головоногие моллюски, трилобиты, брахиоподы, мшанки, иглокожие, конуляты.

Мощность 8,9 м.

Остатки стебельчатых иглокожих представлены теками *Echinosphaerites*, изредка также *Protocrinites*, *Hemicosmites*, *Heckerocrinus* Doweld, 2012, фрагментами стеблей и члениками криноидей. Встречаются крупные дисковидные и ветвящиеся прикрепительные образования.

Ухакусский горизонт

Также был ранее описан как часть Таллинского горизонта (Селиванова, 1971), в качестве горизонта выделен позднее («Решения ...», 1987). Типовые разрезы расположены в Эстонии, в карьере Ухаку.

Валимская свита

Породы: доломитизированные глинистые известняки и мергели, местами с кавернами; серые и пятнистые, в основном с красным оттенком.

Ископаемые остатки: трилобиты, брахиоподы, иглокожие, мшанки.

Мощность 6,1 м.

Вельская свита

Породы: доломитизированные глинистые известняки и мергели розовато-серого или зеленовато-серого цвета.

Ископаемые остатки: трилобиты, брахиоподы, мшанки, иглокожие, редко — граптолиты.

Мощность до 4,5 м.

В породах ухакусского горизонта содержится множество разнообразных остатков иглокожих, в том числе стебельчатых форм, представленных стеблями и члениками криноидей (стоит отметить стебли *Baltocrinus* Stukalina, 1979, иногда образующие большие скопления), теками *Echinosphaerites*, *Glyptosphaerites*, *Hemicosmites*, *Cheirocrinus* и *Heckerocrinus*. Из этих отложений были отмечены прикрепительные образования типа «*Lichenocrinus*» (морфотип Cav-G), росшие на поверхности крупных колоний мшанок, морфотип Rad-C ветвящихся прикрепительных образований, переходных от корневидных к имеющим настоящие цирри, а также морфотипы Rad-D и Rad-E этой группы (Табл. IV фиг. 4, б).

Некоторые исследователи (Долгов, Мейдла, 2011) объединяют отложения ласнамягиского и ухакусского горизонтов на западе Ленинградской области в медниковскую свиту.

Верхний ордовик

Кукрузеский горизонт

Впервые выделен Ф.Б. Шмидтом в 1881 г. как «кукерские слои» (Schmidt, 1881). Типовой разрез находится в Эстонии, у бывшей д. Кукрузе (ныне г. Кохтла-Ярве).

Вийвиконнаская свита

Породы: слабо доломитизированные, неравномерно глинистые, в основном толстоплитчатые известняки с прослойками горючих сланцев (кукерситов), представляющих собой обогащенные органическими веществами известковые алевролиты. Известняки серые, зеленовато- и желтовато-серые, кукерситы буровато-желтые. Ближе к центру Ленинградской области прослой кукерситов постепенно утоньшаются и исчезают — вийвиконнаская свита переходит в солецкую.

Ископаемые остатки: трилобиты, граптолиты, брахиоподы, двустворчатые моллюски, иглокожие.

Мощность до 20м.

Из остатков стебельчатых иглокожих в породах этого горизонта встречаются многочисленные *Echinospaerites*, а также иногда *Cheirocrinus*, *Cystoblastus* Volborth, 1867 и фрагменты стеблей криноидей.

Идавереский горизонт

Впервые выделен Шмидтом в 1881 г. как «итферские слои» (Schmidt, 1881). Типовой разрез расположен в Эстонии, у д. Идавере. На территории Ленинградской области выходы пород этого горизонта редки, а его границы можно наблюдать только в карьерах у д. Клясино и Жабино.

Грязновская свита

Породы: в разной степени доломитизированные глинистые известняки и мергели с прослоями глин. Цвет пород от серых до пестрых с красными и фиолетовыми пятнами.

Ископаемые остатки: трилобиты, брахиоподы, мшанки, иглокожие. Из остатков стебельчатых иглокожих встречены теки *Echinospaerites*, а также разнообразные фрагменты стеблей и членики криноидей (*Baltocrinus*, *Ristnacrinus* Öpik, 1934, *Teicherticrinus* Stukalina, 2000 и др.). Находки прикрепительных образований (морфотипы Cav-G подгруппы неветвящихся с внутренней полостью и Rad-B группы ветвящихся) единичны.

Мощность до 20 м.

Шундоровская свита

Породы: в разной степени глинистые и доломитизированные известняки серого, коричневатого-серого и светло-желтого цвета.

Ископаемые остатки: многочисленные окремненные литистидные губки; фрагменты брахиопод, трилобитов, мшанок, иглокожих (плохо сохраняющиеся членики и фрагменты стеблей криноидей), моллюсков (в основном — полости растворения раковин гастропод), граптолитов.

Мощность до 22 м.

Йыхвиский горизонт

Выделен Ф.Б. Шмидтом (Schmidt, 1881) как «нижние иевские слои». Стратотип расположен в Эстонии, в каменоломнях близ бывшего г. Йыхви.

Хревицкая свита

Породы: комковатые глинистые известняки и доломиты с линзовидными прослоями мергелей. Встречаются линзовидные скопления и пласты органогенно-обломочного

материала. Цвет пород в основном темный зеленовато-серый с фиолетовыми пятнами, либо желтовато-серый.

Ископаемые остатки: иглокожие, мшанки, брахиоподы, трилобиты, губки, известковые водоросли, ихнофоссилии.

Мощность от 10 до 22 м.

Из остатков стебельчатых иглокожих встречены многочисленные членики и фрагменты стеблей криноидей *Baltocrinus*. Находки прикрепительных образований единичны.

Кейлаский горизонт

Выделен Ф.Б. Шмидтом (Schmidt, 1881) как «верхние иевские слои» или «кегельские слои». Стратотип расположен в каменоломне близ г. Кегель (ныне г. Кейла-Йоа) в Эстонии.

Елизаветинская свита

Породы: вторичные доломиты, светло-желтые и желтовато-серые. Подразделяется на три пачки, нижняя из которых богата остатками организмов.

Ископаемые остатки: брахиоподы, трилобиты, остракоды, известковые водоросли, конодонты. Из остатков стебельчатых иглокожих встречены членики криноидей *Ristnacrinus*, *Dentiferocrinus* Stukalina, 1968, *Virucrinus* Rozhnov, 1990.

Мощность более 13 м.

Оандуский горизонт

Как самостоятельное подразделение предложен А. Эпиком в 1934 г. (Õrik, 1934), хотя отличия слагающих его пород от ниже- и вышележащих отмечались и ранее (Эйхвальдом в 1860, Шмидтом в 1881г.). Стратотип расположен в Эстонии, на р. Оанду.

Хирмузеская свита

Породы: с запада на восток сменяются серовато-синие мергели, светло-серые (иногда с красноватым или желтоватым оттенком) известняки с тонкими прослоями мергелей и красновато- или желтовато-серые вторичные доломиты.

Ископаемые остатки: трилобиты, замковые брахиоподы, членики криноидей *Oanducystis* Stukalina, 1979, мшанки, четырехлучевые кораллы.

Мощность до 7 м.

Раквереский горизонт

Впервые выделен Шмидтом как «везенбергские слои»; современное название предложено Беккером в 1922 — 1925 годах (Bekker, 1922, 1925). Типовой разрез расположен

в Эстонии, в старой каменоломне г. Раквере. В Ленинградской области отложения данного горизонта обнажаются только на ее западной окраине, в районе г. Сланцы (карьер Печурки).

Рягавереская свита

Породы: плотные скрытокристаллические известняки и доломиты светло-серого цвета, ритмичного строения (тонкоплитчатые в средней части разреза, толстоплитчатые в нижней и верхней); присутствует несколько поверхностей перерыва, отмеченных прослоями зеленоватых мергелей (до 2 см.).

Ископаемые остатки: трилобиты, брахиоподы, кораллы, мшанки.

Видимая мощность около 8 м.

Породы верхних четырех горизонтов верхнего ордовика — **набалаского, вормсиского, пиргуского и поркунинского** — на территории Ленинградской области не обнажаются.

1.2 Описания местонахождений

Основные местонахождения (рис. 2), ископаемый материал из которых описывается в данной работе, расположены на востоке Ленинградской области (карьеры близ с. Путилово и д. Бабино, берега р. Волхов, Сясь и Лынна); лишь несколько экземпляров происходит из карьеров близ д. Алексеевка и Гостилицы, вскрыши на месте строительства близ д. Клясино, берегов р. Хревицы и Лавы. Обильные скопления прикрепительных образований стебельчатых иглокожих приурочены к определенным структурам, возникшим в результате специфических условий осадконакопления и характерным для верхней части латорпского и нижней части волховского горизонтов: обширным поверхностям твердого дна и карбонатно-глиняным холмам, известным под названием «геккерovy горбы» (Anekeeva, 2021).

Поверхности твердого дна, отмечающие значительные перерывы в осадконакоплении («стекло» на границе латорпских и волховских отложений, «буток» в кровле «дикарей», а также некоторые менее выраженные внутри «дикарей» и «желтяков») служат субстратом для многочисленных неветвящихся прикрепительных образований — как небольших и лишенных внутренних структур, так и крупных экземпляров сложного строения. Таким же субстратом служат локальные поверхности твердого дна, развивавшиеся поверх участков геккерovyх горбов. В то же время, глинистые осадки, накапливавшиеся во впадинах этих структур, могут содержать значительное число ветвящихся прикрепительных образований (так, большинство имеющихся в коллекции экземпляров ветвящегося морфотипа Rad-B



Рис. 2. Расположение местонахождений, из которых происходит ископаемый материал (по: Anekeeva, 2021, с изменениями). Номерами обозначены: 1 — карьер близ д. Алексеевка; 2 — обнажения у р. Хревицы; 3 — место строительства близ д. Клясино; 4 — обнажения близ д. Гостилицы и д. Вильповицы; 5 — действующий карьер близ д. Путилово; 6 — обнажения по берегам р. Лавы близ д. Городище; 7 — Обнажения по берегам р. Волхова выше плотины ГЭС, в районе с. Валим; 8 — обнажения по берегам р. Волхова в черте города, ниже плотины ГЭС; 9 — заброшенный карьер близ д. Симанково и близлежащие обнажения на правом берегу р. Волхова; 10 — законсервированный карьер близ д. Бабино; 11 — устье р. Лыны; 12 — обнажения вдоль правого берега р. Сяси между д. Колчаново и Яхново.

происходят из глинистого ядра карбонатно-глиняного холма близ д. Симанково, хотя экземпляры того же морфотипа, но несколько отличающиеся в деталях, встречаются и в уплотненных грунтах вне подобных холмов). Описания местонахождений приведены в порядке их расположения с запада на восток.

Карьер близ д. Алексеевка (рис. 2, 3)

В карьере обнажаются породы горизонтов ухаку (средний ордовик) и кукрузе (верхний ордовик), представленные известняками и кукерситами. Из остатков иглокожих здесь встречаются многочисленные *Echinosphaerites*, а также *Cheirocrinus*, *Cystoblastus*, *Hoplocrinus* Grewingk, 1867 и фрагменты стеблей *Baltocrinus* — они приурочены в основном к верхним частям разреза. Тем не менее, происходящие из этого местонахождения

дистальные фрагменты стеблей, описанные как ветвящийся морфотип Rad-C, приурочены к нижней — ухакусской части разреза.

Берег р. Хревицы (рис. 2, 4)

В долине р Хревицы, близ железнодорожного моста, на правом берегу обнажаются породы хревицкой свиты йыхвиского горизонта верхнего ордовика, представленные глинистыми известняками и доломитами. Из остатков иглокожих здесь встречаются в основном членики и фрагменты стеблей *Baltocrinus*, а также скопления детрита. Из холдфастов отсюда происходит один экземпляр неветвящегося с полостью морфотипа Cav-N (Табл. III, фиг. 3), прикрепленный к подошве крупной колонии мшанки, и ветвящийся холдфаст плохой сохранности, схожий с морфотипом Rad-B группы ветвящихся, но отличающийся округлым сечением осевого канала. На основании прикрепления первого из холдфастов именно к подошве колонии мшанок, можно предположить локальные активные гидродинамические условия, либо единичные штормовые события, поспособствовавшие переворачиванию этой колонии.

Место строительства и заброшенный карьер близ д. Клясино (рис. 2, 5)

Обнажаются верхние слои идавверского горизонта верхнего ордовика, представленные глинистыми известняками и мергелями с прослоями глин. Из остатков иглокожих в них встречаются многочисленные *Echinosphaerites*, а также членики и фрагменты стеблей криноидей. Из холдфастов отмечены единичные экземпляры ветвящейся группы (отнесение к определенному морфотипу затруднено из-за плохой сохранности), прикрепленные к крупным губкам (рис. 6). Из промывки на микрофаунистические остатки был извлечен также единственный миниатюрный (3 мм в диаметре) экземпляр морфотипа Cav-G подгруппы неветвящихся с внутренней полостью с сохранившимся остатком дистальной части стебля.

Заброшенные карьеры и закопушки близ д. Гостилицы и Вильповицы (рис. 2, 7)

Обнажаются породы азериского горизонта среднего ордовика, представленные глинистыми известняками. Из остатков иглокожих встречаются в основном *Echinosphaerites*, реже *Hemicosmites*, *Hoplocrinus* и *Heckerocrinus*. Холдфасты представлены морфотипами Cav-D неветвящихся с внутренней полостью и Rad-B ветвящихся.

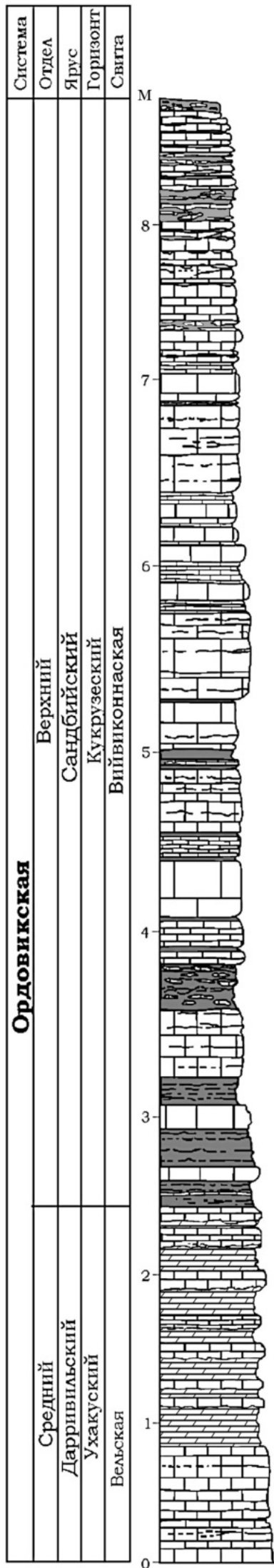
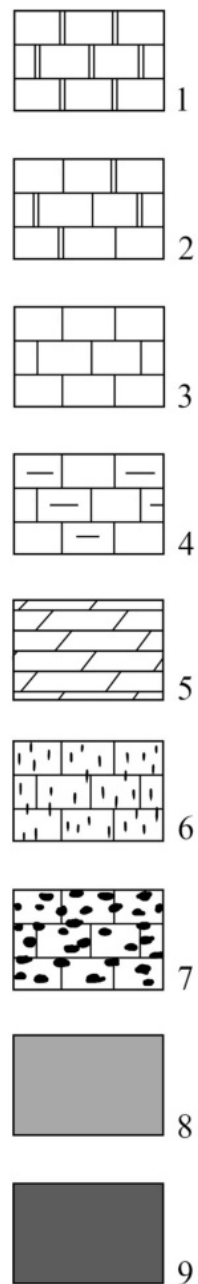


Рис. 3. Разрез ордовикских отложений в карьере близ д. Алексеевка (по: Долгов, Мейдла, 2011; Дронов и др., 2012, с изменениями).

Условные обозначения: 1 — доломит, 2 — доломитизированный известняк, 3 — известняк, 4 — глинистый известняк, 5 — мергель, 6 — глауконитовый известняк, 7 — железистые оолиты, 8 — глины, 9 — горючие сланцы.



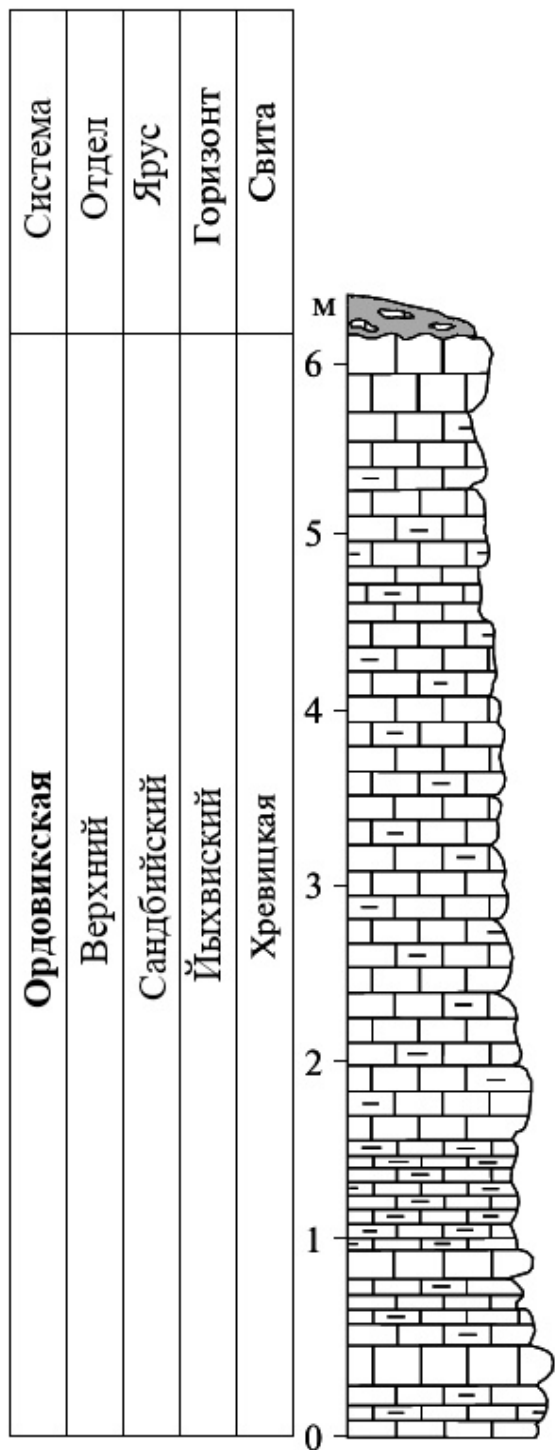


Рис. 4. Разрез ордовикских отложений на правом берегу р. Хревицы (по: Долгов, Мейдла, 2011, с изменениями). Условные обозначения см. на рис. 3.

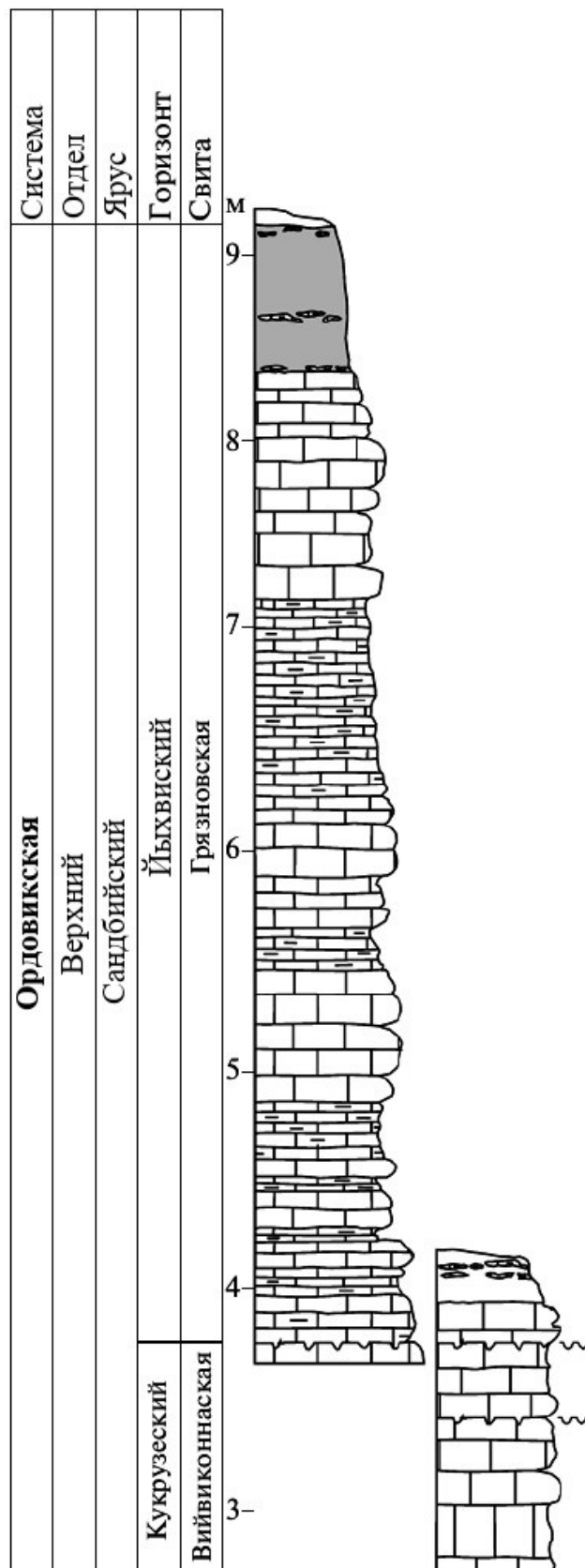


Рис. 5. Верхняя часть разреза заброшенного карьера близ д. Клясино (по: Долгов, Мейдла, 2011, с изменениями). Условные обозначения см. на рис. 3.

На месте строительства в Клясино, где были обнаружены прикрепительные образования, обнажается лишь самая верхняя (до 2 метров ниже кровли) часть этого разреза.



Рис. 6. Ветвящееся прикрепительное образование стебельчатого иглокожего на боковой поверхности крупной губки из местонахождения Клясино.

Действующий карьер близ с. Путилово (рис. 2, 8, 9)

В разных частях Путиловского карьера, заложенного еще в начале XVIII века, обнажается значительный диапазон ниже- и среднеордовикских отложений — от латорпского до кундаского горизонтов. Для этих разнообразных по литологическому строению пластов глинистых известняков и мергелей карьерными рабочими были введены собственные названия, отражающие их характерные особенности. Деление волховской и верхов леэтсеской свиты на эти пласты, объединяемые в свою очередь в три пачки — «дикари» (иногда подразделяемые на «красные дикари» и «серые дикари»), «желтяки» и «фризы» (рис. 8) — используется и в научных публикациях, поскольку эти подразделения отчетливо прослеживаются во всех разрезах к востоку от Санкт-Петербурга, а также распознаются в западных разрезах, включая северо-восточную часть Эстонии (Dronov et al., 2000).

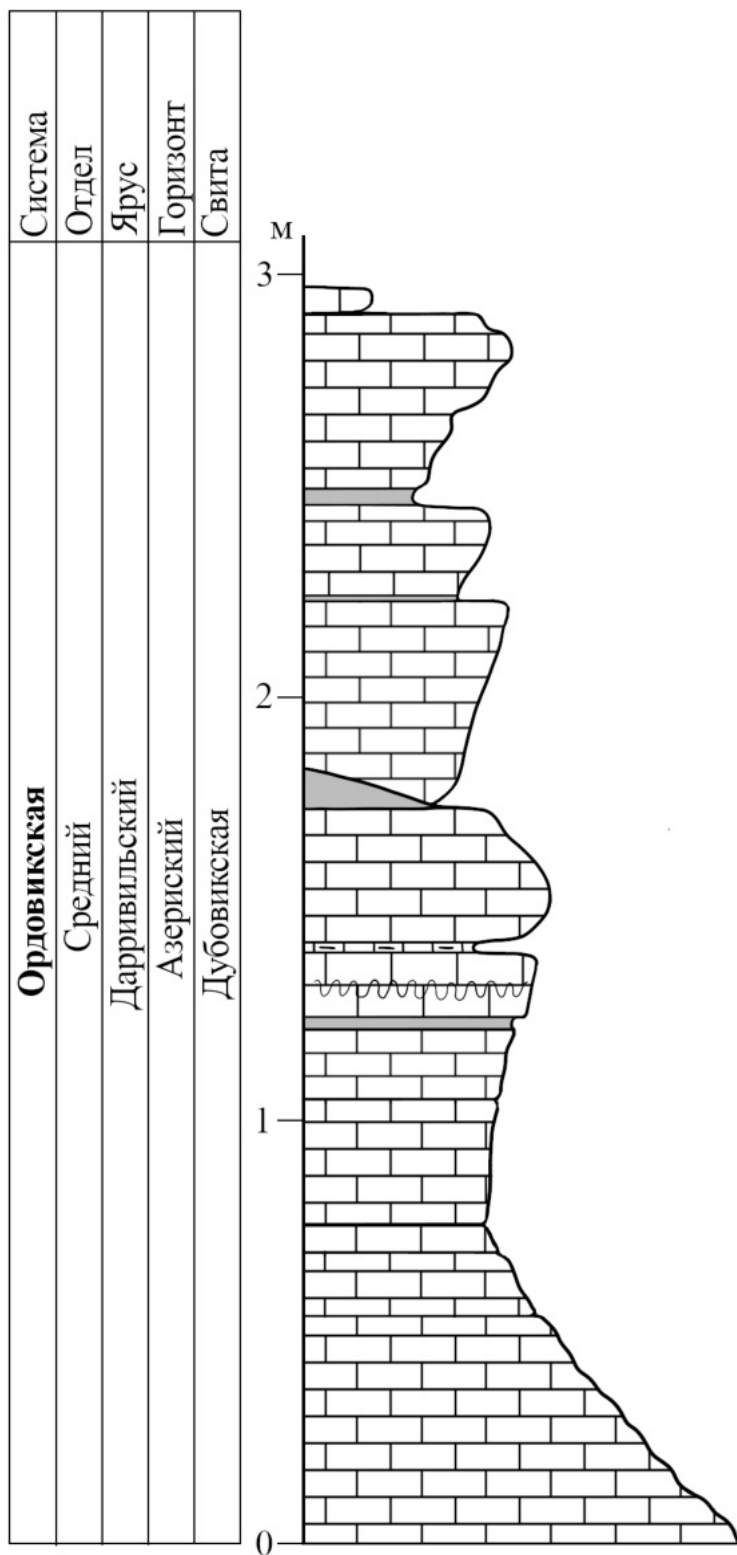


Рис. 7. Разрез ордовикских отложений в Гостилицах, по рабочим материалам С. Терентьева. Условные обозначения см. на рис. 3

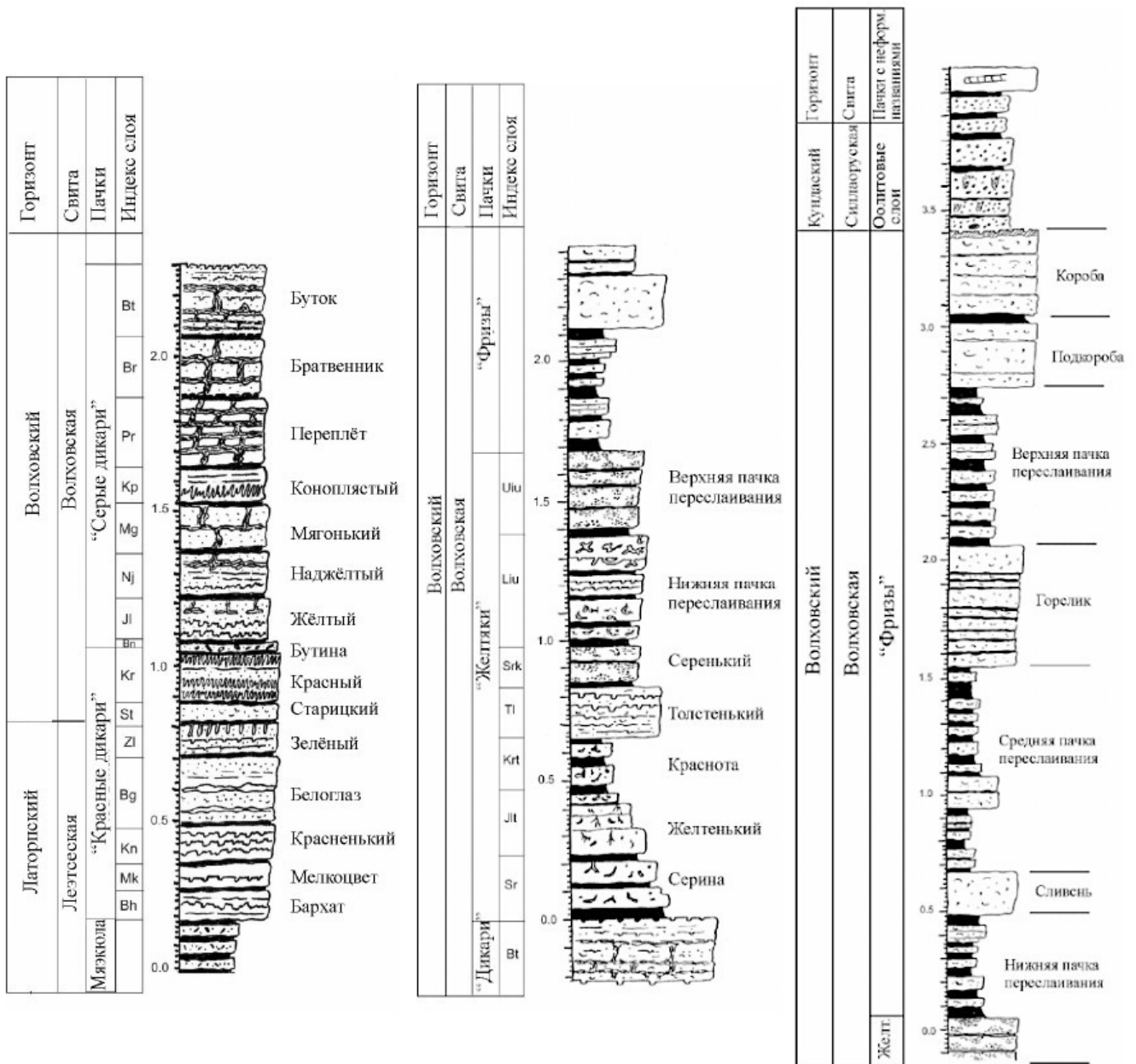


Рис. 8. Разрезы латорпского и волховского горизонтов — «Дикарей», «Желтяков» и «Фризов» — в Путиловском карьере (по: Дронов и др., 2012). Черным цветом обозначены прослои глин; графика внутри остальных пластов отражает наблюдающиеся в разрезе текстурные особенности пород.

Снизу вверх в «дикарях» выделяются 15 пластов: «бархат», «мелкоцвет», «красенький», «белоглаз», «зеленый», «старицкий», «красный», «бутина», «желтый», «наджелтый», «мягонький», «коноплястый», «переплет», «братвенник» и «буток». В толще «зеленого» пласта проводится граница между латорпским и волховским горизонтами, приуроченная к

обширной поверхности твердого дна, носящей название «стекло»; кровля пласта «буток» также представляет собой хорошо выраженную и отчетливо прослеживающуюся поверхность твердого дна. Помимо этих поверхностей, внутри и на границах пластов встречаются и локальные участки хардграундов. В целом толща «дикарей» интерпретируется как проксимальные темпеститы. В «желтяках», отличающихся более глинистым составом самих известняков и большим количеством глинистых прослоев, а также пестротой окраски, выделяется семь пластов: «серина», «желтенький», «краснота», «толстенький», «серенький», «нижняя толща переслаивания» и «верхняя толща переслаивания». «Желтяки» интерпретируются как дистальные темпеститы — штормовые отложения более удаленных от берега и глубоководных обстановок, чем «дикари». «Фризы», отличающиеся менее пестрой окраской, делятся также на семь структурных единиц: «нижняя пачка переслаивания», «сливень», «средняя пачка переслаивания», «горелик», «верхняя пачка переслаивания», «подкороба» и «короба». Снизу вверх в них прослеживается переход от проксимальных темпеститов к дистальным (но все же более проксимальным, чем темпеститы «желтяков»). Отложения кундаского горизонта (рис. 9) отвечают более проксимальным фациям, сменяющимся более дистальными вверх по разрезу; характерные для некоторых прослоев внутри горизонта скопления железистых оолитов («чечевичные слои»), гипотезы происхождения которых рассматривают различные варианты как автохтонного, так и аллохтонного происхождения (Искуль, 2017) маркируют стадии мелководного бассейна, следующие за перерывами в осадконакоплении (Дронов, 2000).

Помимо многочисленных поверхностей твердого дна, которые можно наблюдать непосредственно на уступах карьера или на уложенных для дальнейшего вывоза уже добытых плитах известняка, в Путиловском карьере были вскрыты крупные иловые холмы («геккерovy горбы»), что указывает на специфические условия, благоприятные для формирования подобных структур (Федоров, 2003; Апекеева, 2021). Наиболее крупный из них, обнаруженный в 1993 году и относящийся к нижней части волховского горизонта (Дронов, Федоров, 1994), является самой большой (около 230 м по простиранию и 4 — 5 м в высоту) и лучше всего сохранившейся структурой такого типа в окрестностях Санкт-Петербурга. Интересно отметить, что исследование конодонтов из ядра этого горба (Tolmacheva et. al., 2003) показало, что в его центральной части сохранились отложения самых низов волховского горизонта, не представленные в нормальных разрезах этой части Балтийского палеобассейна. Подробнее связанные с иловыми холмами особенности распространения стебельчатых иглокожих и их прикрепительных образований рассматриваются в последующих главах. Из Путиловского карьера происходят

многочисленные и разнообразные остатки стебельчатых иглокожих, в том числе прикрепительные образования морфотипов Hol-A, Hol-B, Hol-C неветвящихся монолитных (волховский горизонт — «дикари», «желтяки»), Cav-A, Cav-B, Cav-C неветвящихся с внутренней полостью (волховский горизонт — «желтяки»), ветвящихся Rad-A (низы кундаского горизонта) и Rad-B (волховский горизонт — «фризы»).

Обнажения по берегам р. Лавы близ д. Городище (рис. 2, 10)

В каньоне р. Лавы по обоим его берегам близ д. Городище обнажаются отложения латорпского, волховского и кундаского горизонтов (рис. 10). В них наблюдаются те же пачки и слои, что выделены в Путиловском карьере, но полнее представлены отложения кундаского горизонта (Дронов и др., 2012). Выше по течению обнажаются также отложения вышележащего азерского горизонта (Иванцов, 2004).

Из прикрепительных образований иглокожих отсюда происходит морфотип I неветвящихся с внутренней полостью (из волховского горизонта, пачка «желтяки»). Автором это местонахождение не посещалось.

Обнажения по берегам р. Волхова выше плотины ГЭС, в районе д. Пороги и с. Валим (рис. 2, 11)

Выше плотины Волховской ГЭС, в районе д. Пороги и с. Валим на левом берегу р. Волхов и лесопарка им. П.Г. Антипова на правом можно наблюдать обнажения пород ласнамягиского и ухакусского горизонтов верхней части среднего ордовика (рис. 11), представленных глинистыми известняками зеленовато-серого и серо-зеленого цвета с сиреневыми и красными пятнами и разводами, иногда с пестрыми желто-красными и красно-зелеными прослоями. Выше по течению, вплоть до железнодорожного моста, обнажаются все более высокие пласты вплоть до верхов вельской свиты. В этих известняках встречаются многочисленные и разнообразные остатки иглокожих: *Echinosphaerites*, *Heckerocrinus*, *Syathocystis* Schmidt, 1879 (обычно прикрепленные к крупным колониям мшанок), членики и фрагменты стеблей *Baltocrinus*, иногда образующие крупные скопления, и многие другие. Из прикрепительных образований отсюда происходят морфотип D ветвящихся, наряду с фрагментами похожих на морфотип C ветвящихся участков стебля с цирреподобными отростками и два экземпляра морфотипа G неветвящихся с внутренней полостью.

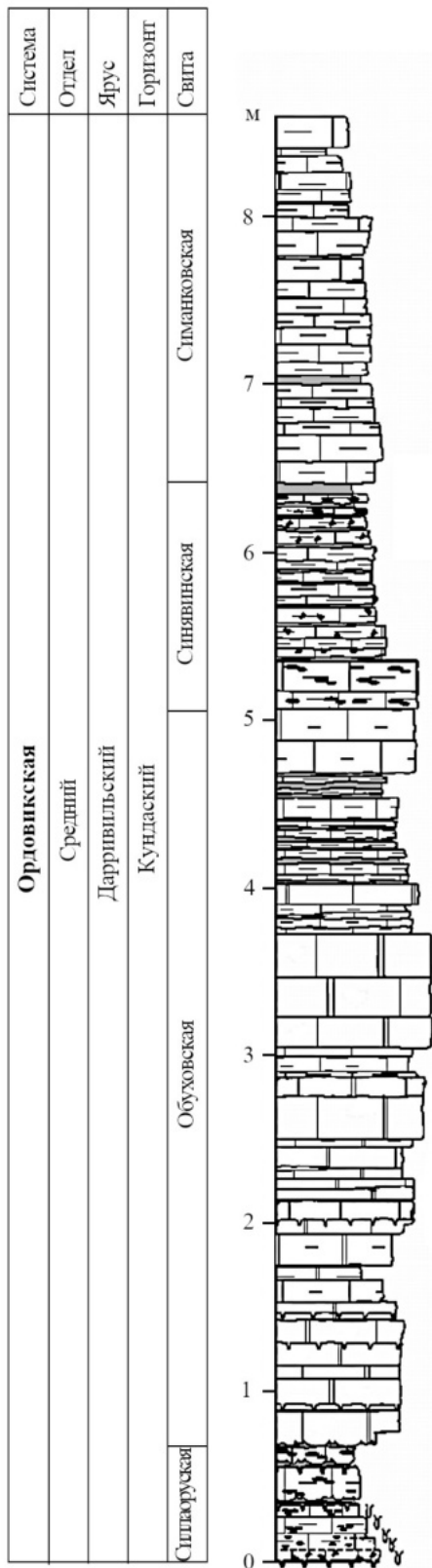


Рис. 9. Разрез отложений кундаского горизонта в Путиловском карьере (По: Дронов и др., 2012, с изменениями). Условные обозначения см. на рис. 3.

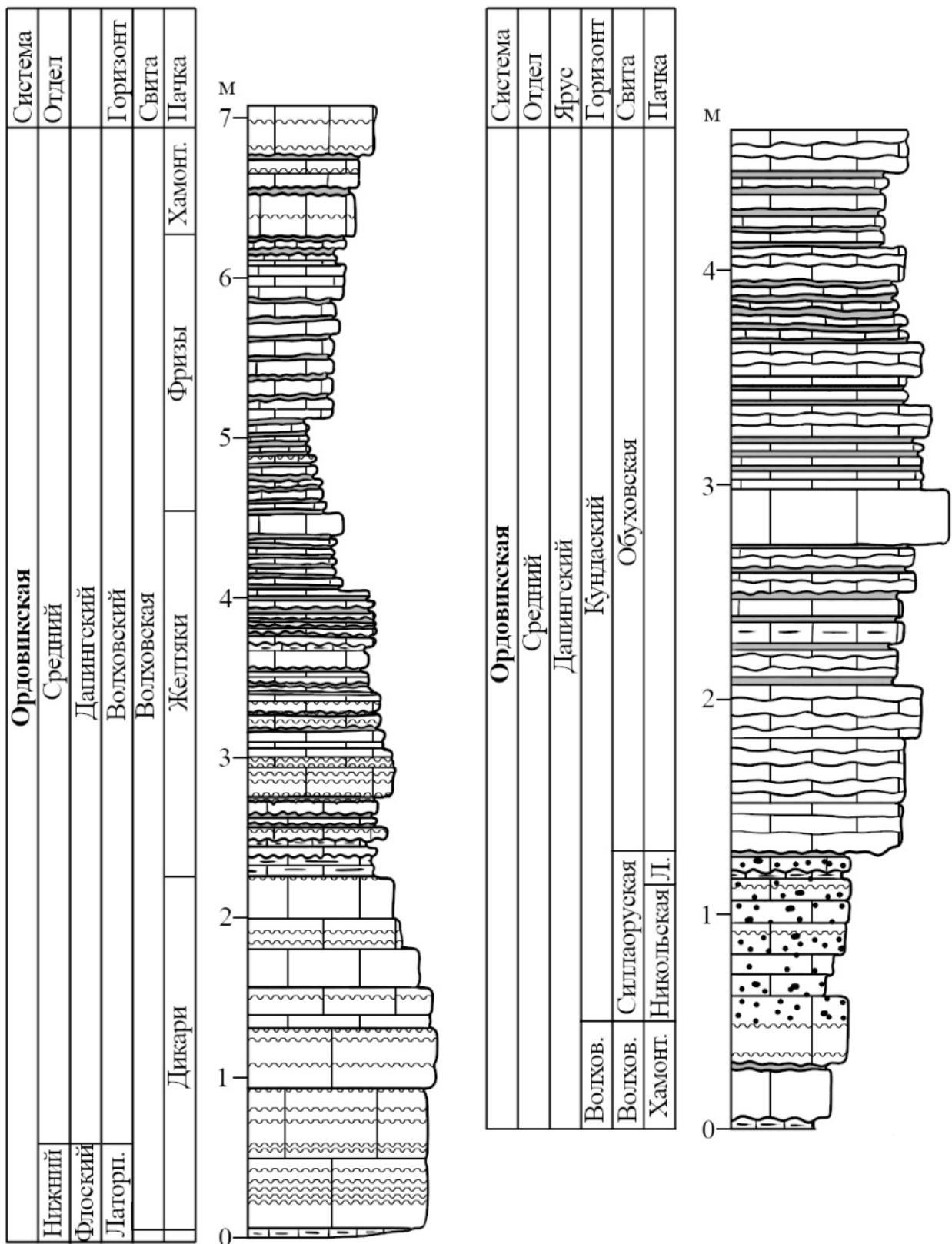


Рис. 10. Обнажения по берегам р. Лавы близ д. Городище; слева — латорпско-волховская часть на правом берегу, справа — волховско-нижнекундаская часть на левом берегу, в заброшенном карьере (по: Иванцов, 2004, с изменениями). Условные обозначения см. на рис. 3.

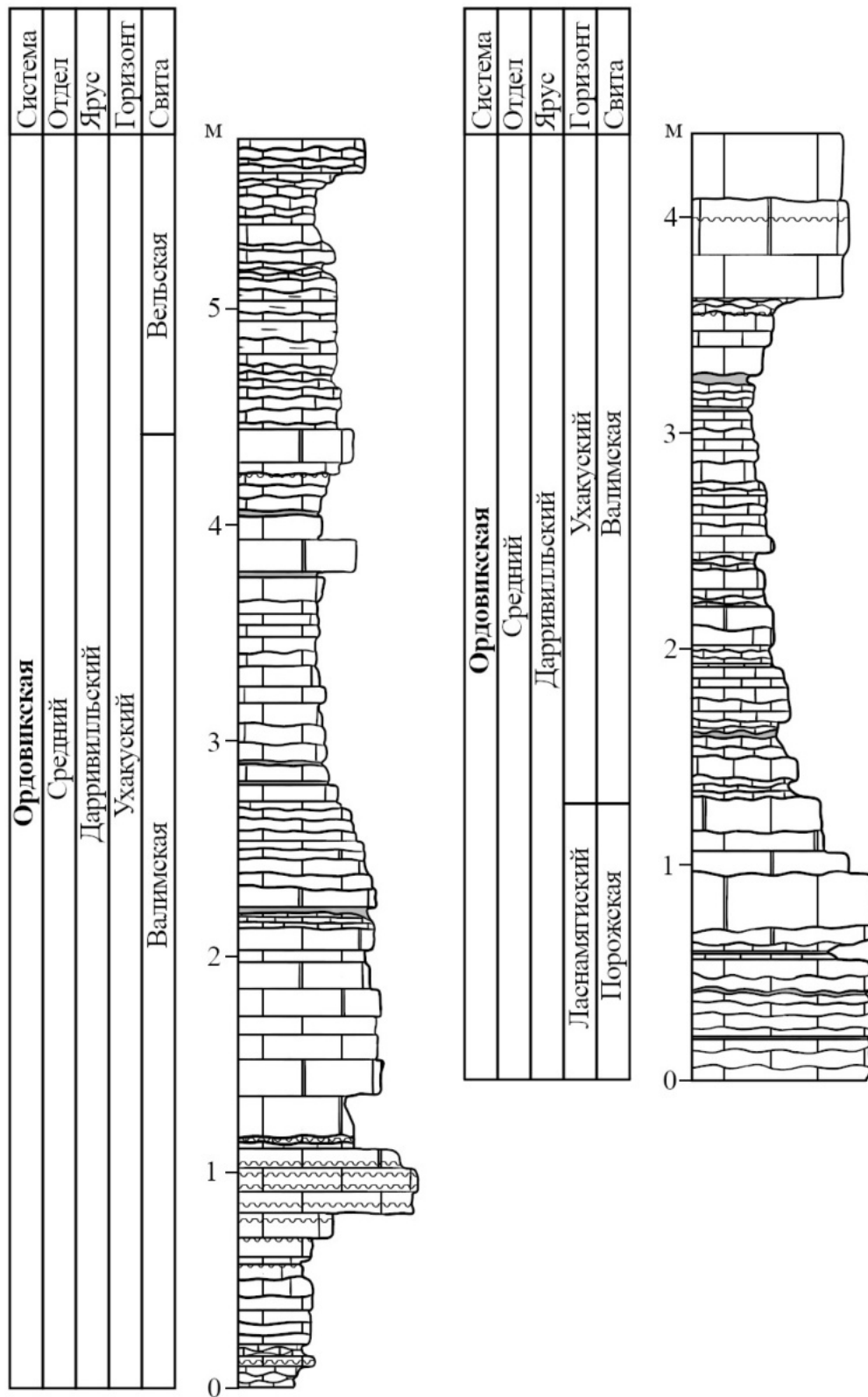


Рис. 11. Обнажения на левом берегу р. Волхова выше плотины ГЭС, в районе д. Пороги — слева верхняя часть разреза (ухакусский горизонт), справа — нижняя (верхняя часть ласнамягиского и нижняя часть ухакусского горизонтов) (по: Иванцов, 2004, с изменениями). Условные обозначения см. на рис. 3.

Обнажения по берегам р. Волхова в черте города (рис. 2, 12)

В черте города Волхов ниже плотины Волховской ГЭС по обоим берегам реки (хотя лучшие возможности для изучения разреза и сбора ископаемых остатков здесь в настоящее время предоставляет левый берег) также можно наблюдать несколько обнажений ордовикских пород — главным образом сероцветных глинистых известняков кундаского и азериского горизонтов среднего ордовика (рис. 12). Из иглокожих здесь особенно многочисленны *Echinosphaerites*; встречаются также *Erinocystis*, *Protocrinites*, *Cryptocrinites*, фрагменты стеблей криноидей.

Из прикрепительных образований иглокожих отсюда происходят многочисленные ювенильные формы, в том числе ветвящиеся, прикрепленные чаще всего к боковым поверхностям колоний мшанок *Dianulites* и фрагментам трилобитов, а также более крупные ветвящиеся, предположительно относящиеся к морфотипу Rad-B (как правило, определение затруднено из-за того, что эти экземпляры обнаруживаются на пляже уже в окатанном состоянии). Отсюда же происходит наиболее древняя на данный момент находка неветвящегося с полостью морфотипа Cav-G.

Заброшенный карьер близ д. Симанково на правом берегу р. Волхова (рис. 2, 13)

Ниже по течению р. Волхов, на обоих берегах (вплоть до с. Старая Ладога) местами непосредственно в размывах берега или канавах и закопушках близ него обнажаются отложения кундаского и нижележащего волховского горизонта среднего ордовика. Наибольший интерес здесь представляет заброшенный еще в начале прошлого века карьер у дер. Симанково, на территории которого расположен останец крупного илового холма (Федоров, 2003). Обломочные шлейфы биогермов содержат остатки иглокожих, прикреплявшихся к твердому субстрату (таких как *Rhipidocystis*, *Paracryptocrinites*, *Simonkovicrinus* Rozhnov, 1991), а из его глиняного ядра были извлечены путем промывания породы многочисленные ветвящиеся (морфотипа Rad-B) прикрепительные образования. Несколько экземпляров прикрепительных образований иглокожих (дисковидных с внутренней полостью морфотипов Cav-C, Cav-D, Cav-E) было собрано также непосредственно на пляже вдоль берега реки близ этого местонахождения.

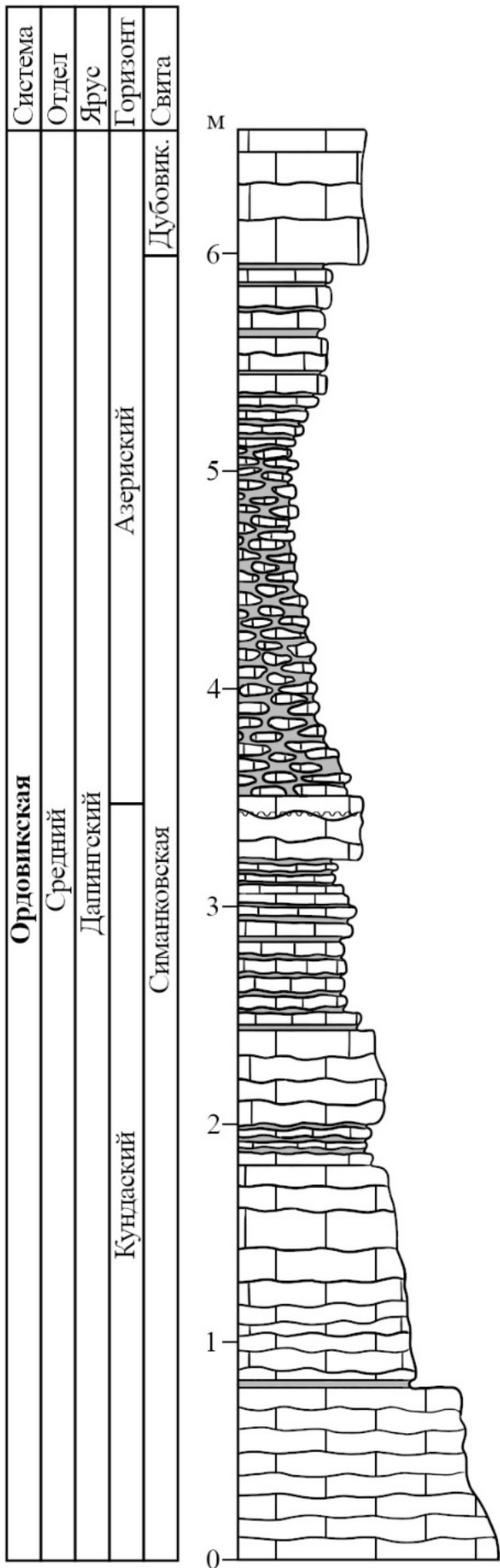


Рис. 12. Разрез отложений кундаского и азериского горизонтов на левом берегу р. Волхова, 50 — 200 м ниже плотины Волховской ГЭС (по: Иванцов, 2004, с изменениями).
Условные обозначения см. на рис. 3.

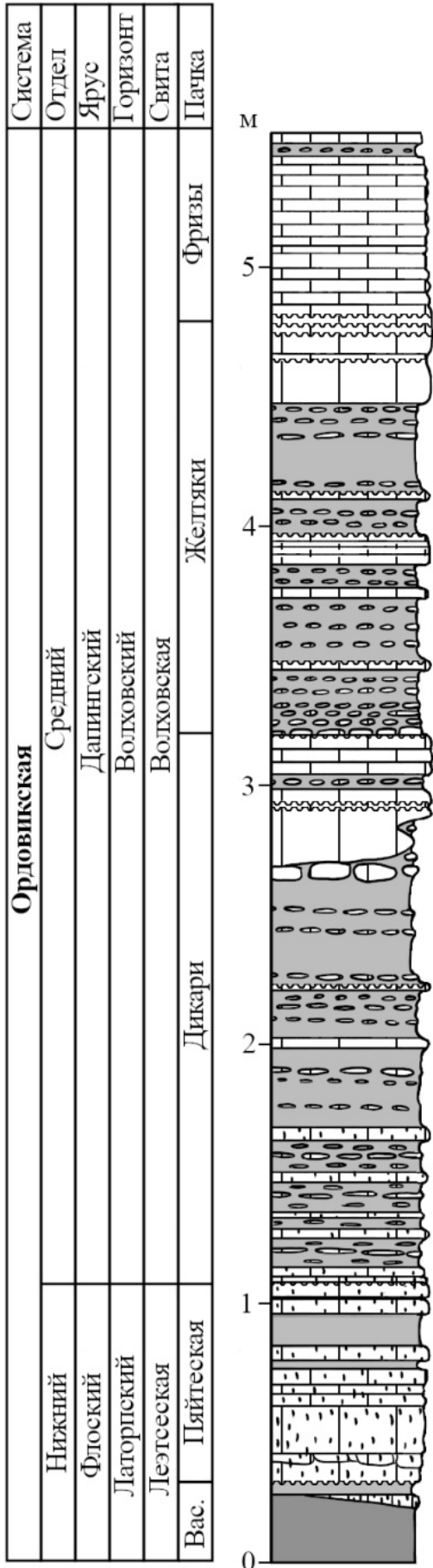


Рис. 13. Сводный разрез «Симанковского горба»
(по: Федоров, 2003, с изменениями). Условные
обозначения см. на рис. 3.

Законсервированный карьер близ д. Бабино на правом берегу р. Волхов (рис. 2, 14)

Так же, как и в Путиловском карьере, здесь можно наблюдать значительный диапазон ниже- и среднеордовикских отложений — от латорпского до кундаского горизонтов, но лучше всего представлены отложения волховского горизонта с теми же неформальными подразделениями — «дикарями», «желтяками» и «фризами».

Из карьера Бабино происходит множество неветвящихся монолитных прикрепительных образований (морфотипы Hol-A, Hol-B, Hol-C, Hol-D, Hol-E, Hol-F, Hol-G), неветвящихся с внутренней полостью (морфотипы Cav-A, Cav-B, Cav-C, Cav-D) а также ветвящихся морфотипа В.

Также несколько холдфастов (морфотипа Hol-G подгруппы неветвящихся монолитных) происходят из латорпских отложений к востоку от этого карьера (канава близ дер. Белый Кресты).

Берега р. Лыны (рис. 2, 15)

На левом берегу р. Лыны близ ее устья обнажаются породы верхней части волховского горизонта и кундаского горизонта, представленные глинистыми известняками и мергелями с прослоями глиен. Небольшие выходы пород также наблюдаются выше по течению реки, на обоих ее берегах возле автомобильного моста, где обнажаются только породы кундаского горизонта. В описании к некоторым экземплярам из коллекции (неветвящиеся монолитные прикрепительные образования морфотипов Hol-A, Hol-B и Hol-G) указано происхождение из отложений латорпского горизонта с левого берега Лыны, однако обнажений этого горизонта непосредственно автором здесь не наблюдалось. Помимо этого, отсюда из отложений волховского-кундаского горизонтов происходят неветвящиеся монолитные прикрепительные образования морфотипов Hol-B и Hol-C, а также многочисленные ветвящиеся морфотипа Rad-B.

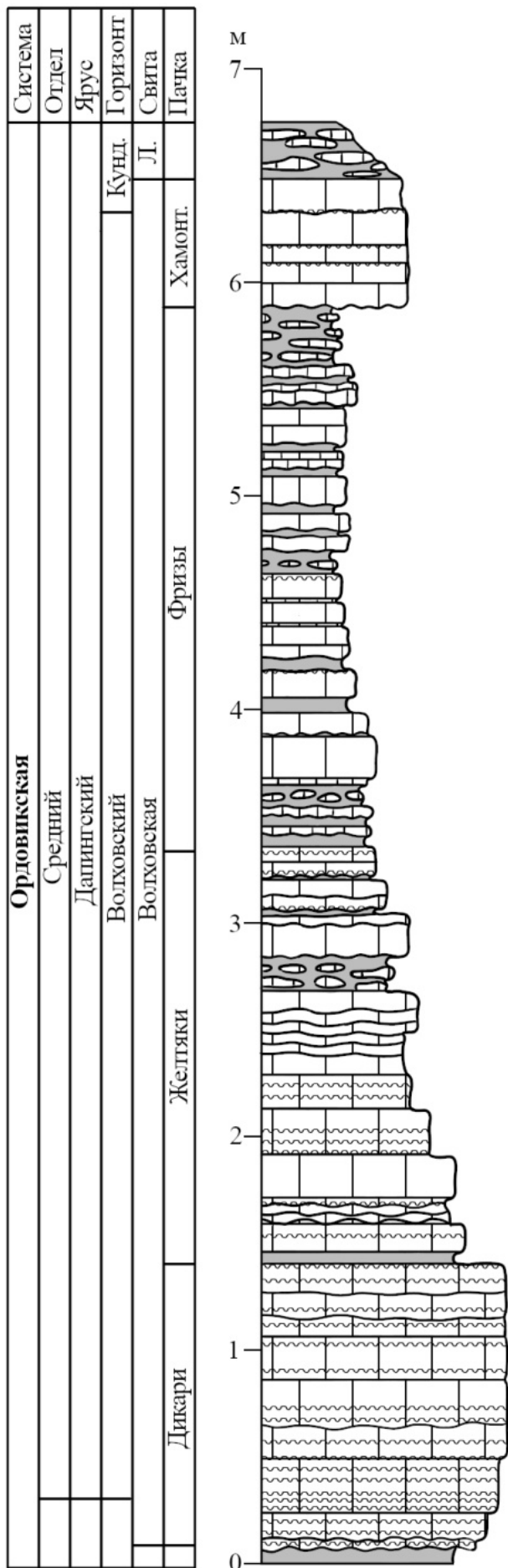


Рис. 14. Разрез отложений волховского и кундаского горизонтов в центральной части забоя карьера Бабино (по: Иванцов, 2004, с изменениями).
Условные обозначения см. на рис. 3.

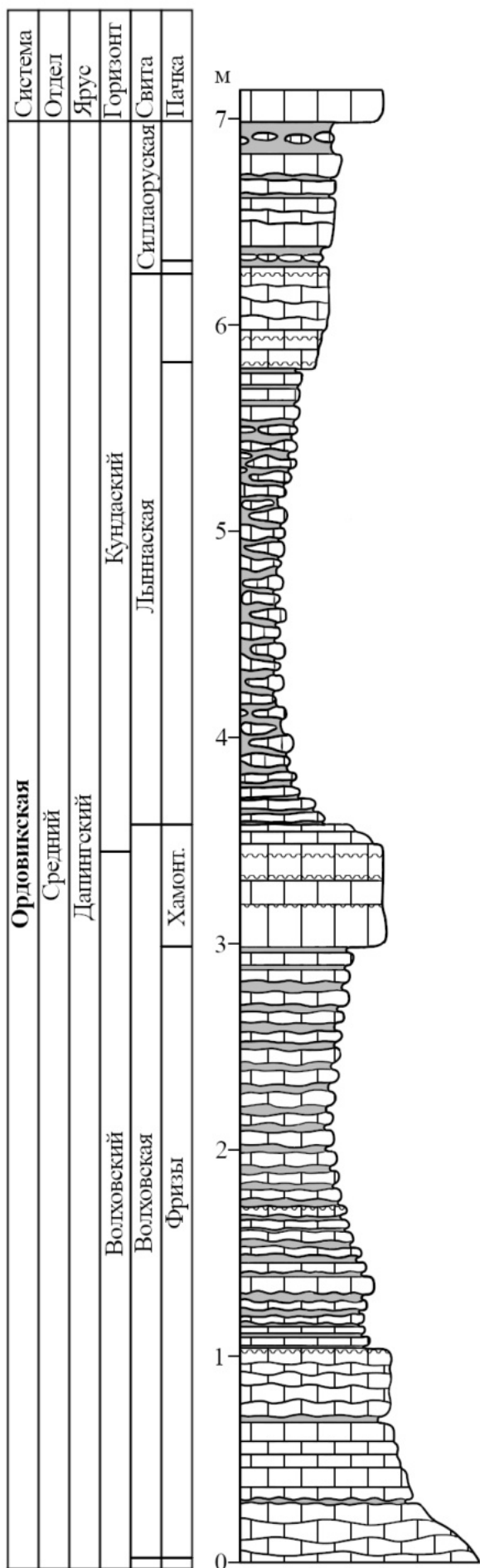


Рис. 15. Разрез отложений волховского и кундаского горизонтов на левом берегу р. Лынной, в 100 — 200 м выше устья (по: Иванцов, 2004, с изменениями). Условные обозначения см. на рис. 3.

Правый берег р. Сяси между д. Колчаново и Яхново (рис. 2, 16)

Здесь обнажаются отложения волховского горизонта среднего ордовика, разрез которых в общих чертах соответствует разрезу по р. Лынне, однако отложения вышележащего кундаского горизонта здесь не сохранились. Здесь встречаются неветвящиеся с внутренней полостью прикрепительные образования морфотипов Cav-C и Cav-F и ветвящиеся морфотипа Rad-B. Ордовикские породы несогласно перекрываются сверху девонскими (в которых также встречаются остатки иглокожих, в том числе их прикрепительные образования, однако рассмотрение их в подробностях выходит за пределы темы данной работы). Из этой местности была впервые описана (Вишняков, Геккер, 1937) крупная органогенная постройка типа илового холма — «Сясьский горб» (рис. 16) — хотя на тот момент она была интерпретирована как синседиментационная структура тектонической природы.

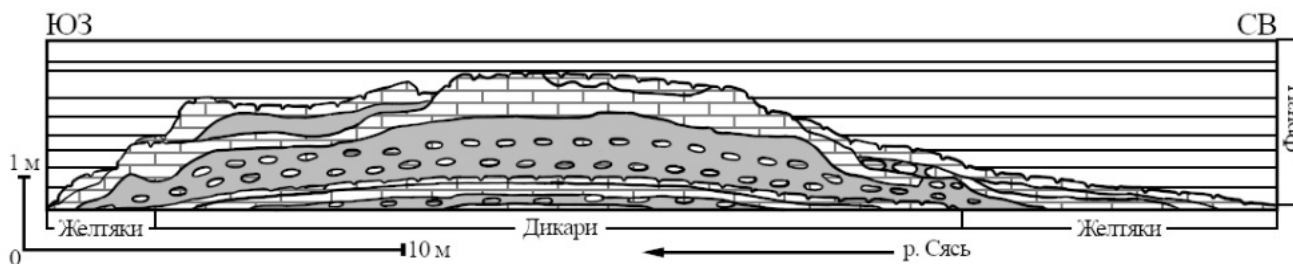


Рис. 16. Сечение вскрытой части «Сясьского горба» (по : Федоров, 2003, с изменениями).

Условные обозначения см. на рис. 3.

1.3 Методы сбора и изучения ископаемого материала

Изученный ископаемый материал представлен более чем 400 экземплярами прикрепительных образований иглокожих с территории Ленинградской области, собранными разными исследователями в разные годы (в том числе лично автором в период 2017 — 2022гг.), которые хранятся в коллекции номер 4125 в Палеонтологическом Институте им. А.А. Борисяка Российской Академии Наук.

Сбор материала проводился на вышеописанных естественных и искусственных обнажениях как непосредственно из коренных пород, так и из осыпей, поскольку

характерные литологические особенности слоев в большинстве случаев позволяют с высокой степенью точности привязать разрозненные фрагменты породы к определенным пачкам или поверхностям напластования. Отделение образцов от коренной породы или крупных обломков производилось при помощи молотка и зубила. Также некоторые экземпляры выделялись из рыхлой глинистой породы путем промывки на ситах.

Большинство описанных выше местонахождений посещались автором лично, кроме обнажений по берегам р. Лавы, а также некоторых точек близ посещавшихся местонахождений, точное расположение которых сложно определить по описаниям и которые, вероятно, недоступны на данный момент из-за перекрытия дорогами и постройками (канавы у дер. Белые Кресты, обнажения на территории дер. Извоз, обнажение на р. Лынке близ «синей усадьбы»).

В процессе подготовки материала применялись следующие методы его обработки: механическое препарирование при помощи гравера, пескоструйного аппарата, стальных игл, ультразвуковых ванн «Сапфир ТТЦ» (экспозиция до 30 минут в воде, без добавления химических реагентов), а также химическое при помощи калиевой щелочи (раскладывание кусочков твердой щелочи на поверхности образца, последующее удаление разрыхленной породы и остатков щелочи путем длительного промывания в воде и замачивание образца для нейтрализации остатков щелочи в слабом растворе уксусной кислоты) и перекиси водорода (погружение небольших объектов в перекись водорода концентрацией от 3% до 30%); последовательные шлифовки на мелкозернистой наждачной бумаге с постепенно уменьшающейся грубостью зерна (от P200 до P1500). Потрескавшиеся и распавшиеся экземпляры скреплялись эпоксидной смолой. Для фотографирования материала использовались различные цифровые фотокамеры, главным образом Olympus SC 30, подсоединенная к бинокулярному микроскопу Olympus SZX10. Для изучения внутреннего строения использовался метод рентгеновской микротомографии на микротомографе SkyScan 1172. Изучение микроструктуры стереома производилось при помощи электронного сканирующего микроскопа Tescan Vega II после нескольких циклов попеременной протравки раствором уксусной кислоты и очистки раствором перекиси водорода, с углеродным напылением. Для обработки фотографий и рисования схем использован графический редактор GNU Image Manipulation Program.

Глава 2. Стебельчатые иглокожие ордовика Ленинградской области: таксономический состав и морфологические особенности, стратиграфическое распространение, история изучения

2.1. Таксономический состав и морфологические особенности

Иглокожие — многоклеточные морские животные, обладающие некоторыми уникальными чертами строения, наиболее общей из которой является наличие внутреннего кальцитового скелета губчатого (стереомного) строения, каждый элемент которого представляет собой монокристалл кальцита. Эти скелетные элементы зачастую хорошо сохраняются в ископаемом состоянии и, благодаря специфической структуре, обычно легко отличимы от остатков других организмов. Еще одна уникальная черта иглокожих — наличие дополнительной системы циркуляции жидкости: амбулакальной системы, представленной порами, внутренними каналами и амбулакральными ножками или щупальцами, являющимися у современных представителей органами передвижения, дыхания, осязания или захвата пищи. В ископаемом состоянии наличие этой системы отражается в существовании пронизывающих скелетные элементы пор и каналов; сообразно местам выхода амбулакральных ножек или щупалец в строении тек иглокожих выделяются амбулакры и перемежающиеся с ними интерамбулакры. Также значимой особенностью иглокожих является в той или иной степени проявляющаяся радиальная симметрия, хотя она не распространяется на все известные их таксоны (представители некоторых могут быть асимметричными или двусторонне-симметричными, в том числе вторично). Широкое распространение, большое разнообразие, обилие диагностических признаков и хорошая сохранность в ископаемом состоянии делают их одной из значимых в стратиграфическом отношении групп. Кроме того, являясь стеногалинными организмами, в палеоэкологическом плане иглокожие представляют собой хороший индикатор нормально-морских обстановок.

Иглокожие в целом являются одной из наиболее разнообразных, многочисленных и широко распространенных групп организмов на территории ордовикского Балтийского бассейна, и, к тому же, в большинстве своем представлены здесь именно стебельчатыми формами.

Стебельчатые иглокожие (рис. 17) — группа иглокожих, имеющих в нижней части теки отросток (стебель или ножку), служащий для прикрепления к грунту или опоры на него, и, соответственно, ведущих преимущественно неподвижный (исключения будут рассмотрены ниже) образ жизни. На протяжении геологической истории иглокожих существовало множество классов, включающих преимущественно стебельчатые формы — часто объединяющихся в сборную группу *Pelmatozoa*. В эту группу входят представители подтипов *Blastozoa* (включающие в себя классы *Eocrinoidea*, *Parablastoidea*, *Paracrinoidea*, *Blastoidea*, *Rhombifera* и *Diploporita*) и *Crinozoa* (*Crinoidea*), класса *Soluta* (в частности, некоторые кембрийские прикрепленные формы), а также отряда *Edrioblastoidea* класса *Edrioasteroidea*. Некоторое время в качестве представителей этой группы рассматривались и представители класса *Stylophora*, однако в дальнейшем было показано (Lefebvre et al., 2019; Рожнов, Анекеева, в печати), что членистый отросток их теки является не стеблем, а пищесборным придатком. Основанием для разделения подтипов *Blastozoa* и *Crinozoa* (Sprinkle, 1973) является строение пищесборных придатков: представители первого подтипа обладают относительно небольшими, исходно двурядными, обычно неветвящимися и не несущими дополнительных отростков экзотекальными брахиолами, тогда как второго — относительно крупными, исходно однорядными, часто ветвящимися и/или несущими меньшие однорядные отростки — пиннулы, эндотекальными (являющимися по своему происхождению непосредственно выростами стенки чашечки) руками. На протяжении палеозойской эволюции иглокожих эти два типа пищесборных придатков развивались параллельно, однако можно предположить, что большие размеры пищесборных желобков в руках и зачастую большая их площадь, обеспечиваемая ветвлением и наличием пиннул, предоставляли представителям *Crinozoa* некоторое экологическое преимущество. Современные стебельчатые иглокожие представлены одним классом — *Crinoidea*, в то время как другие современные классы иглокожих (*Asteroidea*, *Echinoidea*, *Ophiuroidea* и *Holothuroidea*) объединяются в еще одну группу — *Eleutherozoa*. Часть перечисленных классов (*Eocrinoidea*, *Edrioblastoidea*, *Soluta*) известна еще с кембрия, тогда как другие появились в раннем (*Rhombifera*, *Parablastoidea*, *Paracrinoidea*, *Crinoidea*) и среднем (*Blastoidea*, *Diploporita*) ордовике.

В ордовикских отложениях Ленинградской области встречаются представители следующих классов:

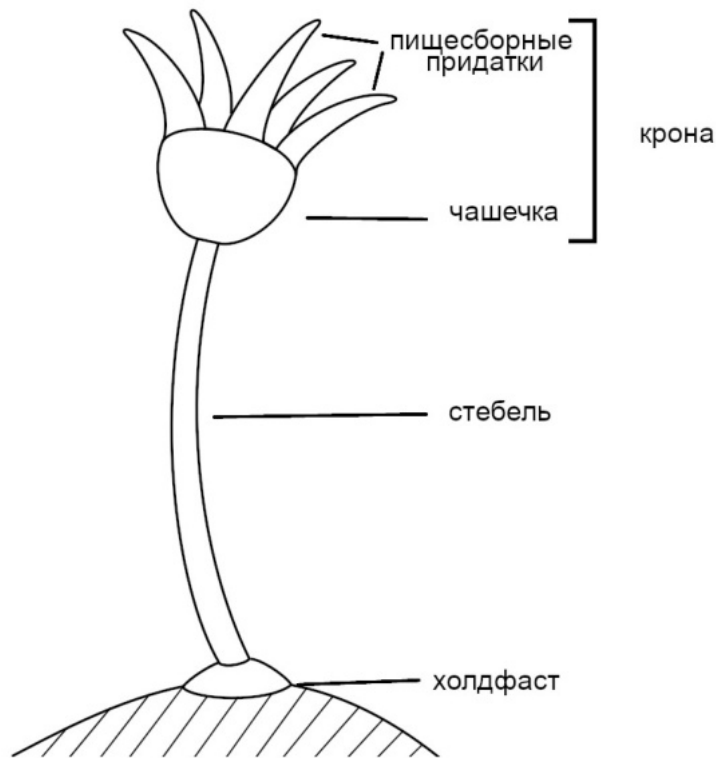


Рис. 17. Обобщенная схема строения стебельчатого иглокожего. У взрослых представителей некоторых таксонов холдфаст или стебель вместе с холдфастом могут отсутствовать. Также у некоторых таксонов могут отсутствовать пищесборные придатки.

Crinoidea

Прикрепленные, факультативно свободноживущие (например, род *Streptoicrinus*, для которого показано прижизненное обламывание и залечивание дистального конца стебля (Rozhnov, 2020)) или слегка погруженные в грунт основанием чашечки (в случае бесстебельчатых форм) иглокожие с отчетливо выраженной радиальной симметрией — обычно пятилучевой, хотя возможны четырехлучевые (*Tetragonocrinus*) и трехлучевые (*Treocrinus* Semenov et. al., 2021) варианты. Ордовикские криноидеи относятся к подклассу *Inadunata* и характеризуются чашечкой из небольшого количества упорядоченно расположенных табличек, лишенных пор. Пищесборные придатки представлены однорядными неветвящимися или дихотомически ветвящимися руками без пиннул. Чаще всего имеется развитый стебель с относительно широким, пятилучевым или округлым в сечении осевым каналом. Стебель может достигать метровой длины, но описаны и бесстебельчатые формы (гибокриноиды) (Семенов и др., 2021); значительное число родов было описано исключительно по членикам и фрагментам стеблей.

Eocrinoidea

Прикрепленные, заякоривающиеся в грунте или свободнолежащие иглокожие с текой, образованной немногочисленными упорядоченными табличками (у родов *Rhipidocystis*, *Cryptocrinites*) либо напротив, многочисленными слабо организованными (*Heckerocrinus*), в обоих случаях лишенными пор. Брахиолы двурядные, неветвящиеся, их число может варьироваться в широких пределах (от одной у крайне специализированной формы *Bolboporites* Pander, 1830, чей остальной скелет слился в монолитное образование (Кушлина, 1998), до 6 — 8 у рипидоцистид). Стебель короткий, с очень узким осевым каналом, иногда отсутствует полностью (*Simonkovicrinus*) (Rozhnov, 1991) или редуцируется у взрослых особей (*Neorhipidocystis* Rozhnov, 1989).

Paracrinoidea

На территории Ленинградской области этот класс представлен одним родом — *Heckerites* Rozhnov, 1987 (Рожнов, 1987, 2017; Rozhnov, 2012). Свободнолежащие (возможно, только во взрослом состоянии) иглокожие с уплощенной текой, в строении которой радиальная симметрия не проявляется, образованной многочисленными, неупорядоченно расположенными пористыми табличками. Пищесборные придатки представлены двурядными брахиолами. Стебель короткий с заостренным концом; осевой канал относительно узкий, трехлучевой.

Parablastoidea

Прикрепленные стебельчатые иглокожие с хорошо выраженной радиальной пятилучевой симметрией и упорядоченным расположением относительно немногочисленных табличек теки (каковая бывает бутунообразной или звездообразной формы), имеющих развитую систему пор. Пищесборные придатки представлены многочисленными двурядными брахиолами, расположенными вдоль протяженных амбулакров. Стебель хорошо развитый, с узким округлым в сечении осевым каналом; мог быть довольно длинным (как показано на реконструкции *Kosachenkoastrus volkhovensis* (Рожнов, 2013, рис. 3а)), однако известна в ископаемом состоянии (для некоторых американских видов) только его проксимальная часть.

Rhombifera

Прикрепленные или свободнолежащие иглокожие, чья тека может состоять из небольшого количества относительно крупных отчетливо упорядоченных табличек

(глиптоцистидные и гемикосмитидные ромбиферы) или большого количества мелких слабо упорядоченных (кариоцистидные ромбиферы семейства *Echinospaeritidae*).

Характеризуются наличием на всех или некоторых соседних табличках пор, образующих особые структуры — поровые ромбы. Радиальная симметрия может проявляться в разной степени — например, у рода *Echinospaerites* она выражена только в строении анальной пирамидки, в то время как у *Cystoblastus* заметна пятилучевая, а у *Hemicosmites* — трехлучевая симметрия ротового поля, отражающаяся и в строении остальной части теки. Пищесборные придатки представлены двурядными неветвящимися брахиолами (у представителей *Hemicosmites* особенно хорошо развитыми и несущими пиннулы (Семенов, Миранцев, 2022)), число которых может варьировать от двух до десяти и более. У глиптоцистидных и гемикосмитидных ромбифер имеется хорошо развитый стебель с трехлучевым или широким округлым (в проксимальной части) отверстием осевого канала; у кариоцистидных — короткая (иногда отсутствует вовсе) многотаблитчатая ножка с обширной полостью.

Diploporita

Прикрепленные или свободнолежащие иглокожие, чья тека обычно сложена множеством небольших, беспорядочно расположенных табличек с развитыми порами характерного двойного строения. Радиальная пятилучевая симметрия явно проявляется главным образом в расположении амбулакральных полей, реже затрагивая расположение табличек. Пищесборные придатки представлены короткими двурядными брахиолами, иногда весьма многочисленными (например, у представителей рода *Asteroblastus* по краям одного амбулакрального поля может насчитываться более десяти мест прикрепления брахиол). Стебель короткий, из тонких члеников, с широким осевым каналом округлого сечения; может утрачиваться во взрослом состоянии (у некоторых протокринитид и, возможно, представителей рода *Mesocystis*, для которых вовсе неизвестен, хотя соответствующее углубление в нижней части теки у них присутствует).

Edrioasteroidea

Прикрепленные (род *Cyathocystis*) либо полупогруженные в грунт (*Pyrgocystis*) иглокожие с текой, состоящей из множества неупорядоченно расположенных табличек, лишенных пор. Радиальная симметрия явно проявляется в строении оральной поверхности. Пищесборные придатки отсутствуют. Стебель у большинства таксонов также отсутствует — такие формы прикрепляются к субстрату непосредственно основанием теки. Однако у

представителей отряда Edrioblastoidea развита ножка, несущая на конце прикрепительное образование. По устным сообщениям С. В. Рожнова и Г. В. Миранцева, остатки представителей этого отряда встречаются в ордовике Ленинградской области, хотя конкретные роды на данный момент еще не описаны.

2.2. Стратиграфическое распространение

На территории Балтийского палеобассейна иглокожие появляются впервые во флоском веке раннего ордовика, что соответствует породам верхней части латорпского горизонта. Самые ранние находки представлены члениками и фрагментами стеблей криноидей — *Asterocrinus muensteri* и *Streptoioocrinus monile*; немногочисленными табличками *Cheirocrinus* неуточненной видовой принадлежности и дисковидными прикрепительными образованиями без развитой внутренней полости (морфотипы Hol-A, Hol-G). Позже, с начала, а особенно с середины дапинского века среднего ордовика, которому соответствуют отложения большей части волховского горизонта, под действием потепления климата при движении палеоконтинента Балтики в сторону экватора и других тесно взаимосвязанных факторов, которые будут рассмотрены подробнее в седьмой главе данной работы, разнообразие иглокожих начало стремительно увеличиваться. Стратиграфическое распространение таксонов приводится ниже как по литературным данным, так и по личным наблюдениям автора.

В нижней части волховского горизонта появляются остатки эокриноидей *Rhipidocystis* (*R. baltica* Jaekel, 1900, *R. concentricus* (Yeltysheva, 1964)), *Simonkovocrinus reticulatus* Rozhnov, 1991, ромбифер *Echinoencrinites* и *Gonocrinites*, *Homocystites* (*H. degener* Jaekel, 1899, *H. sculptus* (Schmidt, 1874)); изредка — диплопорит *Protocrinites yakovlevi* Hecker et Hecker, 1957. Из криноидей начиная с волховского горизонта известны членики и фрагменты стеблей *Sphenocrinus* (*S. multisulcatus* Yeltysheva, 1964, *S. obtusus* Eichvald, 1860, *S. quinquevalatus* Yeltysheva, 1964, *S. rarisulcatus* Yeltysheva, 1964). Стоит отметить, что, хотя в некоторых источниках, например, Основах Палеонтологии (Основы Палеонтологии, 1964), появление остатков представителей *Echinoencrinites* на территории Ленинградской области датируется нижним ордовиком, более поздние (Paul, Rozhnov, 2016) указывают на их появление лишь на границе нижнего-среднего ордовика. По предположению С.В. Рожнова (устное сообщение), за более ранние их остатки могли быть приняты плохо сохранившиеся

остатки представителей *Cheirocrinus*. Кроме того, исходя из морфогенетических построений Н.К. Семенова (Семенов, 2015; Анекеева, Семенов, 2021), *Gonocrinites* является эволюционным предшественником *Echinoencrinites*, и первые находки остатков, принадлежащих этим долгое время считавшимися синонимичными родам, вероятно, относятся именно к *Gonocrinites*.

Новые роды и виды стебельчатых иглокожих продолжают появляться в средней пачке волховской свиты («желтяки»). Из эокриноидей, помимо многочисленных видов *Bolboporites* (подробное рассмотрение каковых выходит за рамки данной работы, поскольку эти иглокожие, хотя и относятся к включаемому в группу стебельчатых классу, не имеют сколь угодно дифференцированных стеблей и прикрепительных образований) это *Gadovocrinus ovalis* Rozhnov, 1997; из ромбифер — *Gonocrinites* (*G. granatum* (Wahlenberg, 1821), *G. lahuseni* (Jaekel, 1899)), *Erinocystis sculpta* Jaekel, 1899. Начиная со средней части «желтяков», к ним добавляются ромбиферы *G. angulosus* (Pander, 1830) и диплопориты *Mesocystis pusireffski* (Hoffmann, 1866). Из криноидей в этой пачке впервые появляются *Maennilicrinus concinnus* Rozhnov, 1988, *Putilovocrinus fundatus* Rozhnov, 1988, *Shaldichocrinus ladogensis* (Rozhnov, 1988), *Tetragonocrinus pygmaeus* (Eichwald, 1860), *Grammocrinus* Eichwald, 1860 (*G. lineatus* Eichwald, 1860, *G. tuberculatus* Yeltysheva, 1964) и *Hoplocrinus*. Особенный интерес представляет то, что на отложения этой пачки приходится наибольшее количество (12) морфотипов прикрепительных образований.

В верхней пачке волховской свиты — «фризах» — также появляется несколько новых родов и видов: эокриноидеи *Paracryptocrinites* (*P. bockeliei* Rozhnov et Fedorov, 2001, *P. sp.*), ромбиферы *Echinoencrinites reticulatus* Jaekel, 1899, *E. striatus* (Jaekel, 1899), *E. laevigatus* Jaekel, 1899, *E. senckenbergii* Meyer, 1826, диплопориты *Asteroblastus* (*A. volborthi* (Schmidt, 1894), *A. stellatus* Eichwald, 1862, *A. sublaevis* Jaekel, 1899), криноидеи *Perittocrinus radiatus* (Beugrich, 1879), а также эдриоастероидеи. В породах «фризов», в связи с широким распространением поверхностей уплотненного дна (слежавшегося, но, в отличие от твердого дна, еще не сцементированного и позволяющего организмам прокапывать ходы, а не сверлить их, грунта) распространено особенно много ветвящихся прикрепительных образований морфотипа Rad-B, которые прежде были приурочены главным образом к глинистым ядрам иловых холмов.

В кундаское время разнообразие стебельчатых иглокожих и темпы его увеличения на рассматриваемой территории несколько сокращаются, хотя новые роды и виды продолжают появляться — среди них эокриноидеи *Heckerocrinus* (*H. neglecta* (Hecker, 1938), *H. sculptus* (Hecker, 1938)), парабластоидеи *Kosachenkoastrus volkhovensis* (они, впрочем, пока известны

только по одному экземпляру, так что о полноте данных об их распространении говорить сложно), ромбиферы *Scoliocystis* Jaekel, 1899 (*S. pumila* (Eichwald, 1856), *S. thersites* Jaekel, 1899), *Cheirocrinus penniger* (Eichwald, 1842), *Erinocystis volborthi* Jaekel, 1899, диплопориты *Protocrinites fragum* Eichwald, 1856, *Glyptosphaerites leuchtenbergi* (Volborth, 1846), криноидеи *Crenatocrinus biplex* (Eichwald, 1856), *Tetracionocrinus transitor* (Jaekel, 1918), а также известный до недавнего времени только по членикам и фрагментам стеблей (по устным сообщениям С.С. Терентьева, чашечки этих криноидей были обнаружены в породах вышележащих горизонтов, но еще не описаны) род *Baltocrinus*. Род *Echinoencrinites* тем временем исчезает, а в самых верхних слоях кунды появляются ромбиферы рода *Echinosphaerites*, становясь многочисленными в вышележащих породах азерического горизонта.

Из морфотипов холдфастов в отложениях этого горизонта впервые обнаруживаются неветвящиеся с внутренней полостью морфотипа Cav-G; встречаются ветвящиеся морфотипов Rad-A и Rad-B, а также многочисленные мелкие (первые миллиметры в диаметре) дисковидные и ветвящиеся структуры, прирастающие к поверхностям мшанок и фрагментам панцирей трилобитов, отнесение которых к конкретным морфотипам не представляется возможным из-за невыраженности большинства диагностических признаков.

В азерическое время, в которое постепенно повышавшийся в течение кундаского уровень моря вновь снижается, а разнообразие типов грунтов остается невысоким, появляются эокриноидеи *Cryptocrinites laevis* (Pander, 1830), ромбиферы *Echinosphaerines aurantium* (Gyllenhaal, 1772) (именно из-за особенной многочисленности представителей рода *Echinosphaerites* породам этого и следующих двух горизонтов было дано название «Эхиносферитовые известняки»), *Hemicosmites* (*H. malum* (Pander, 1830), *H. oblongus* (Pander, 1830)), *Heliocrinites* (*Lophocystis*) *araneus* (Schlotheim, 1820), криноидеи *Hoplocrinus dipentas* (Leuchtenberg, 1843), *Revalocrinus costatus* Jaekel, 1918, *Pentamerocrinus kosovi* Rozhnov, 2016, *Plussacrinus dentatus* Yeltyschewa, 1957 (известный только по членикам стебля).

Холдфасты в породах этого горизонта не отличаются разнообразием и представлены морфотипами Cav-D неветвящихся с внутренней полостью (а также, возможно, морфотипами Cav-G и Cav-J той же группы: некоторые экземпляры таковых в коллекции происходят из осыпи кундаского и азерического горизонтов, и точное их положение в разрезе в силу достаточной однородности пород установить не представляется возможным) и Rad-B ветвящихся.

Ласнамягиский горизонт, являясь прямым продолжением Таллинской осадочной секвенции, в течение которой происходит постепенное углубление бассейна, не обнаруживает как обильного появления новых родов и видов (за исключением рода криноидей *Schizocrinus* Hall, 1847 (*S. nodosus* Hall, 1847) и вида *Baltocrinus antiquus* (Eichwald, 1860)), так и их исчезновения, по сравнению с азерским. Не появляется в это время и новых морфотипов прикрепительных образований.

В ухакуское время появляются ромбиферы *Heliocrinites balticus* (Eichwald, 1829) и *H. laevis* (Hecker, 1923), криноидеи *Ristnacrinus marinus* Öpik, 1934 и новые виды *Baltocrinus* (*B. serratus* (Yeltyschewa, 1966), *B. lobatus* (Eichwald, 1856)).

Из прикрепительных образований здесь также встречаются представители морфотипа Cav-G неветвящихся с внутренней полостью, а кроме того впервые появляются морфотипы Rad-C, Rad-D и Rad-E ветвящихся, представитель второго из которых описан (Rozhnov, 2021) как остатки миелодактилиды нового вида *Valimocrinus terentyevi*.

В отложениях вышележащих горизонтов можно отметить тенденцию утраты некоторыми таксонами стебельчатых иглокожих (эокриноидеи *Neorhipidocystis*, ромбиферы *Echinospaerites*, диплопориты *Protocrinites*) стебля и перехода к свободнолежащему во взрослом состоянии образу жизни. Возможно, именно в связи с этой тенденцией прикрепительные образования в этих отложениях встречаются очень редко: можно отметить лишь единичные находки экземпляров плохой сохранности, схожих с морфотипом Rad-B группы ветвящихся, а также единственный экземпляр морфотипа Cav-H неветвящихся с внутренней полостью из йыхвиского горизонта. Из новых таксонов помимо рода *Neorhipidocystis* Rozhnov, 1989 (*N. oepiki* (Hecker, 1938)) в курузеском горизонте появляется вид *Schizocrinus kuckersiensis* Yeltyschewa, 1966 (надо отметить, что в данный момент проводится ревизия рода *Schizocrinus* и для него Г.С. Искюлем предлагается иное название — *Shundorovicrinus*), в кейласком — *Babanicrinus kegelensis* (Yeltyschewa, 1966), в оандуском — *Asperellacystis* Stukalina et Hints, 1987 (*A. plicatus* Stukalina et Hints, 1987, *A. asperellus* Stukalina et Hints, 1987), предположительные ромбиферы, описанные по членикам стеблей.

Таким образом, наиболее активное появление новых таксонов стебельчатых иглокожих происходит на территории Ленинградской области в ранней части среднего ордовика, которой соответствуют породы волховского горизонта. В это же время происходит резкое увеличение морфологического разнообразия их прикрепительных образований, с максимумом его (15 одновременно существующих морфотипов) в средней части волховского горизонта.

2.3. История изучения

Изучение стебельчатых иглокожих в данном регионе берет начало в первой половине XIX века. На протяжении этого столетия им занимались такие исследователи как Х.И. Пандер, Л. фон Бух, А.Ф. Фольборг, Э.И. Эйхвальд, Ф.Б. Шмидт и О. Иекель. Ими были подробно описаны большинство ныне известных таксонов (по большей части ромбифер, диплопорит и эокриноидей, но не криноидей, находки которых в то время ограничивались в основном члениками стеблей), хотя с тех пор их систематика, а также интерпретация некоторых деталей строения и функций частей скелета значительно изменились.

В своем труде «Beitrag zur Geognosie d. Russischen Reichs» Х.И. Пандер (Pander, 1830) приводит описания видов и изображения тек и фрагментов некоторых иглокожих, относимых им к роду *Echinosphaerites* (описанному ранее из Швеции) — в том числе, помимо собственно *Echinosphaerites* («Е. с порами») — тех, что ныне относятся к родам *Gonocrinites* и *Echinoencrinites*, эокриноидеям рода *Cryptocrinites* («Е. без пор»), а также члеников стеблей криноидей, некоторые из которых напоминают членики *Streptoicrinus* (причем считает рот эхиносферитов местом прикрепления стебля, а их анальную пирамидку — ртом, по сходству с ротовым аппаратом морских ежей).

Л. Фон Бух (Buch, 1840, 1845) описывает рода *Cryptocrinites*, *Hemicosmites* и *Caryocystites* и утверждает родство эхиносферитов с криноидеями (а не с морскими ежами, как полагал Х.И. Пандер).

А.Ф. Фольборг (Volborth, 1842, 1844, 1846) описывает брахиолы у *Echinoencrinites* («*Echino-Encrinus*»), по вопросу наличия которых с ним не соглашается Л. Фон Бух, а также особенности строения тек *Echinoencrinites* (и видов *Gonocrinites*, долгое время рассматривавшихся в составе рода *Echinoencrinites*) и их гетероморфных стеблей. Кроме того, он впервые приводит изображение корневидного отростка, которым прикреплялись к грунту эхиносфериты. Позднее — в 1870 г. — описывает рода *Achradocystites* и *Cystoblastus*.

Э.И. Эйхвальдом (Eichwald, 1840, 1856, Эйхвальд, 1861) из стебельчатых форм описаны рода *Asteroblastus*, *Cheirocrinus*, *Gonocrinites*, *Heliocrinites* и *Protocrinites*, несколько видов *Hemicosmites* и некоторые криноидеи, в том числе роды и виды, известные только по членикам и фрагментам стеблей (*Asterocrinus muensteri*, *Grammocrinus lineatus*, *Sphenocrinus obtusus*, *Haplocrinus* (ныне — *Streptoicrinus*) *monile*, *Goniaster* (ныне — *Tetragonocrinus*)

pygmaeus, *Pentacrinus* (ныне — *Baltocrinus*) *antiquus* и *P. Lobatus*). В числе изображенных в таблице X второго тома его «Палеонтологии России» фрагментов иглокожих, помимо чашечек и члеников стеблей, фигурирует дисковидное, обладающее открытой с нижней стороны внутренней полостью со многочисленными узкими желобками, прикрепительное образование криноидеи — описанное как чашечка *Phialocrinus impressus*.

Ф.Б. Шмидт (Schmidt, 1874) в работе «Ueber einige neue und wenig bekannte baltisch-silurischen Petrefacten» приводит новые данные о некоторых описанных прежде таксонах, а также описывает новые виды — *Glyptocystites* (ныне — *Cheirocrinus*) *volborthi*, *G.* (ныне — *Homocystites*) *sculptus*, *Asteroblastus volborthi*, *A.* (ныне — *Asterocystis*) *tuberculatus*.

О. Иекель (Jaekel, 1899, 1900, 1918) дает наиболее полные и подробные описания как новых, так и описанных ранее таксонов иглокожих, главным образом в объемной публикации 1899 года «Stammesgeschichte der Pelmatozoen. Erster Band. Thecoidea und Cystoidea». Он выделяет семейства Cystoblastidae и Cheirocrinidae, рода *Scoliocystis* и *Rhipidocystis* (хотя позднее выяснилось, что под вторым названием Иекель описал «химеру» из организмов нескольких родов, за одним из этих родов это название сохранилось и в дальнейшем), описывает множество видов, относящихся к родам *Scoliocystis*, *Cheirocrinus*, *Chirocrinus* (ныне — *Homocystites*), *Echinoencrinites* (ныне — *Echinoencrinites*+*Gonocrinites*). Кроме того, им были описаны остатки иглокожих, ныне относящихся к гемистрептокриноидеям.

Среди исследователей XX века наибольший вклад в изучение данной группы ископаемых внесли Р.Ф. Геккер, Р.С. Елтышева, Г.А. Стукалина, Ю.А. Арендт и С.В. Рожнов.

Работа Р.Ф. Геккера «Эхиносфериды русского силура» (Геккер, 1923) содержит подробное описание родов *Echinospaerites* и *Caryocystites* со входящими в их состав видами, их геологического распространения, а также справку об истории изучения этих родов. В ней выделены две «мутации» вида *E. aurantum* и новые виды — *E. pogrebowi*, *C. laevis*. В более поздних работах Р.Ф. Геккер подробно разбирает систематический состав ископаемых, объединенных О. Иекелем в род *Rhipidocystis* (помимо собственно эокриноидеи *Rhipidocystis*, это еще одна эокриноидея — *Bockia* (позднее названная в его честь *Heckerocrinus*)), солюта *Dendrocystites* (позднее также названная в его честь *Heckericystis*) и офиоцистоидея *Volchovia*). В 1957 году совместно с Е.Л. Геккер (Геккер, Геккер, 1957) описывает новый вид *Protocrinites* (*P. yakovlevi*) (стоит отметить, что голотип этого вида представляет собой экземпляр с хорошо сохранившимся стеблем и прикрепительным образованием, закрепленным на грунте). В 1950-х — 60-х годах принимает активное участие в создании тома «Иглокожие, гемихордовые, погонофоры и щетинкочелюстные» сборника «Основы Палеонтологии» и является автором многих его разделов, посвященных иглокожим.

Р.С. Елтышевой (Елтышева, 1956, 1959, 1966) разработаны принципы формальной классификации и номенклатуры стеблей морских лилий, основанные на соотношениях формы члеников и сечений осевого канала. По членикам и фрагментам стеблей ею были описаны (Елтышева, 1964, 1966) несколько родов и множество видов ордовикских криноидей из Балтийского бассейна: *Tetragonocrinus*, *Cyclocyclicus ungulatus* Yeltyschewa, 1966, *Cyclopentagonalis stella* (ныне — *Yeltyschewaecrinus stella* (Yeltyschewa, 1966)), *Decacrinus antiquus* (ныне — *Irucrinus antiquus* (Yeltyschewa, 1964)), *Gammocrinus tuberculatus*, *Pentagonocyclicus Aseriensis* (ныне — *Asericrinus aseriensis* (Yeltyschewa, 1966)), *P. equitans* (ныне — *Equitanicrinus equitans* (Yeltyschewa, 1966)), *P. inaequalis* Yeltyschewa, 1966, *P. bifidus* Yeltyschewa, 1964, *P. Ristnacrinus angulatus* (ныне — *Teicherticrinus angulatus* (Yeltyschewa, 1966)), *Schizocrinus kuckersiensis*, новые виды *Baltocrinus* (на тот момент также в составе *Cyclopentagonalis*), а также *Pentagonocyclicus concentricus*, позднее отнесенный к роду *Rhipidocystis*.

Г.А. Стукалиной в 1960-е — 80-е годы также выделены некоторые новые таксоны: семейства *Baltocrinidae*, *Tetragonocrinidae*, рода *Baltocrinus*, *Fossulacrinus* (col.) Stukalina, 1979, *Irucrinus* (col.) Stukalina, 1982, *Squameocrinus* (col.) Stukalina, 1968, *Yeltyschevaecrinus* (col.) Stukalina, 1979, виды *Baltocrinus rostovensis* Stukalina, 1988, *Fossulacrinus fossulus* Stukalina, 1979 и др. (Стукалина, 1979, 1986, Стукалина, Хинтс, 1979), но кроме того — дана таксономическая оценка морфологических признаков стеблей криноидей и намечены их филогенетические связи (Стукалина, 1966, 1967). Ею была проделана огромная обобщающая работа по вопросам морфологии, систематики, методик изучения, принципов классификации, особенностей и перспектив стратиграфического использования криноидей палеозоя в целом, результаты которой опубликованы в 2000 году в монографии «Практическое руководство по макрофауне России и сопредельных территорий. Криноидеи палеозоя» (Стукалина, 2000). В ней нашли свое место и ордовикские криноидеи Ленинградской области, в том числе описания их ископаемых комплексов.

Ю.А. Арендтом (Арендт, 1976) выделен новый класс иглокожих — *Hemistreptocrinoidea*, остатки которых описывались как вытянутые чашечки, лишенные стебля или обладающие рудиментарным стеблем. Однако позднее (Арендт, Рожнов, 1995) они стали интерпретироваться как дистальные части стеблей морских лилий (выполняющие функцию «якорей»).

С.В. Рожнов с 1980-х годов и далее описывает новые роды и виды эокриноидей (*Gadovocrinus ovalis*, *Paracryptocrinites bockeliei*) (Рожнов, 1997, Рожнов, Федоров, 2001) и криноидей (*Putilovocrinus fundatus*, *Pariocrinus* (ныне — *Shaldichocrinus*) *ladogensis*) (Рожнов,

1988), приводит новые данные о морфологии и палеоэкологии рипидоцистид (Рожнов, 1989), а также проводит подробное изучение морфологии криноидей (Рожнов, 2016) и стеблей и прикрепительных образований иглокожих в целом (в том числе в контексте механизмов их морфогенеза) вместе с обстановками их обитания, описывая наличие обратной связи между процессами формирования морских грунтов и заселения их стебельчатыми иглокожими (Rozhnov, 2028). Кроме того, в соавторстве с Р.С. Полом (Paul, Rozhnov, 2016) проводит ревизию *Scoliocystis* и родственных ему родов — в том числе восстанавливая род *Gonocrinites*, долгое время считавшийся синонимом *Echinoencrinites*.

Из работ других авторов, так или иначе затрагивавших тему ордовикских стебельчатых иглокожих северо-западной части Восточно-Европейской платформы, можно упомянуть также:

«Beschreibung einiger neuen Thierreste der Urwelt aus den silurischen Kalkschichten von Zarskoje-Selo» М. Лейхтенбергского (Leuchtenberg, 1843), где описаны *Apiocrinus* (ныне — *Hoplocrinus*) *dipentas* (который, будучи по происхождению стебельчатым иглокожим, зачастую бывает во взрослом состоянии лишен стебля), *Gonocrinites* (ныне — *Cheirocrinus*) *giganteus* и *G. fenestratus*;

«Some ordovician cystids from Russia» Ф.Б. Флегера (Phleger, 1935), который выделяет два новых вида рода *Echinoencrinites* и новый род *Eutrelocystis* (однако Н.К. Семеновым (Семенов, 2015) показано, что признаки этих таксонов укладываются в пределы изменчивости ранее описанных видов *Echinoencrinites*);

«Treatise on Invertebrate Paleontology» (1960 — 70-е годы), многотомный сборник Американского Геологического Общества, в котором ордовикские иглокожие с территории (бывшего) СССР представлены наряду с находками из других стран мира.

«Мелкая бентосная фауна ордовика юго-запада Восточно-Европейской платформы» В.А. Гинды (Гинда, 1986), где приведены описания некоторых таксонов, распространенных в том числе на территории Ленинградской области;

«Своеобразные прикрепительные образования морских лилий из ордовика Эстонии» (Хинтс, Рожнов, Соловьев, 1989) из сборника «Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих», схожие с описанными в которой эстонскими формами экземпляры были позднее найдены и на территории России.

В настоящее время изучение стебельчатых иглокожих Ленинградской области продолжается С.В. Рожновым (Москва, ПИН РАН), Г.В. Миранцевым (Москва, ПИН РАН), Г.С. Исколем (Санкт-Петербург, ВСЕГЕИ), С.С. Терентьевым (Санкт-Петербург), Н.К. Семеновым (Санкт-Петербург), К.Р.Ч. Полом (Великобритания, Бристольский университет).

Глава 3. Морфология, принципы классификации и искусственная систематика прикрепительных образований стебельчатых иглокожих

3.1 Морфология и терминология

Анатомическое строение стебельчатого иглокожего в общем случае характеризуется наличием теки (чашечки), содержащей, как правило, основную массу мягких тканей животного; расположенных на верхней ее части — возле рта — пищесборных придатков; отходящего от ее нижней части членистого стебля и расположенного на дистальном конце этого стебля прикрепительного образования (холдфаста) (рис. 17). В некоторых случаях пищесборные придатки или стебель с холдфастом (или только холдфаст) могут отсутствовать. Основной функцией холдфаста является закрепление организма на грунте, однако помимо этого некоторые его разновидности могут служить вместилищем внутренних органов наряду с чашечкой (Хинтс и др, 1989).

Для обозначения прикрепительного образования, сформированного дистальной частью стебля и его отростками, здесь и далее используется термин «холдфаст» (от англ. holdfast — захват, крепежное устройство). Дж. Спринкл (Sprinkle, 1973) использовал данный термин в более узком значении — для обозначения дистальной части некоторых эокриноидей, слабо обособленной от теки, сложенной разноразмерными табличками разноугольной формы и имеющей обширную внутреннюю полость. Он считал такой холдфаст предшественником настоящего стебля (англ. column или stem), сложенного члениками (columnals), и имеющего относительно узкий осевой канал (рис. 18). Таким образом, в англоязычной литературе разделяются стеларный (stelar holdfast) и стеблевой (stem holdfast) холдфасты (Brett, 1981). В русскоязычной литературе для стеларного холдфаста был предложен термин «ножка» (Хинтс и др., 1989). Наличием ножки характеризуются кембрийские представители эокриноидей, эдриобластоидей и солют. Дисковидный холдфаст на дистальном конце ножки при этом также состоял из множества хаотично расположенных табличек и обычно прикреплялся к небольшим твердым объектам среди мягкого грунта, таким как фрагменты панцирей трилобитов (Sprinkle, 1973; Zamora, Gozalo et Liñán, 2009; Zhu et al, 2014). Часто такие холдфасты сохраняли при дальнейшем росте животного небольшие размеры либо полностью утрачивались во взрослом состоянии (Zamora et al., 2017).

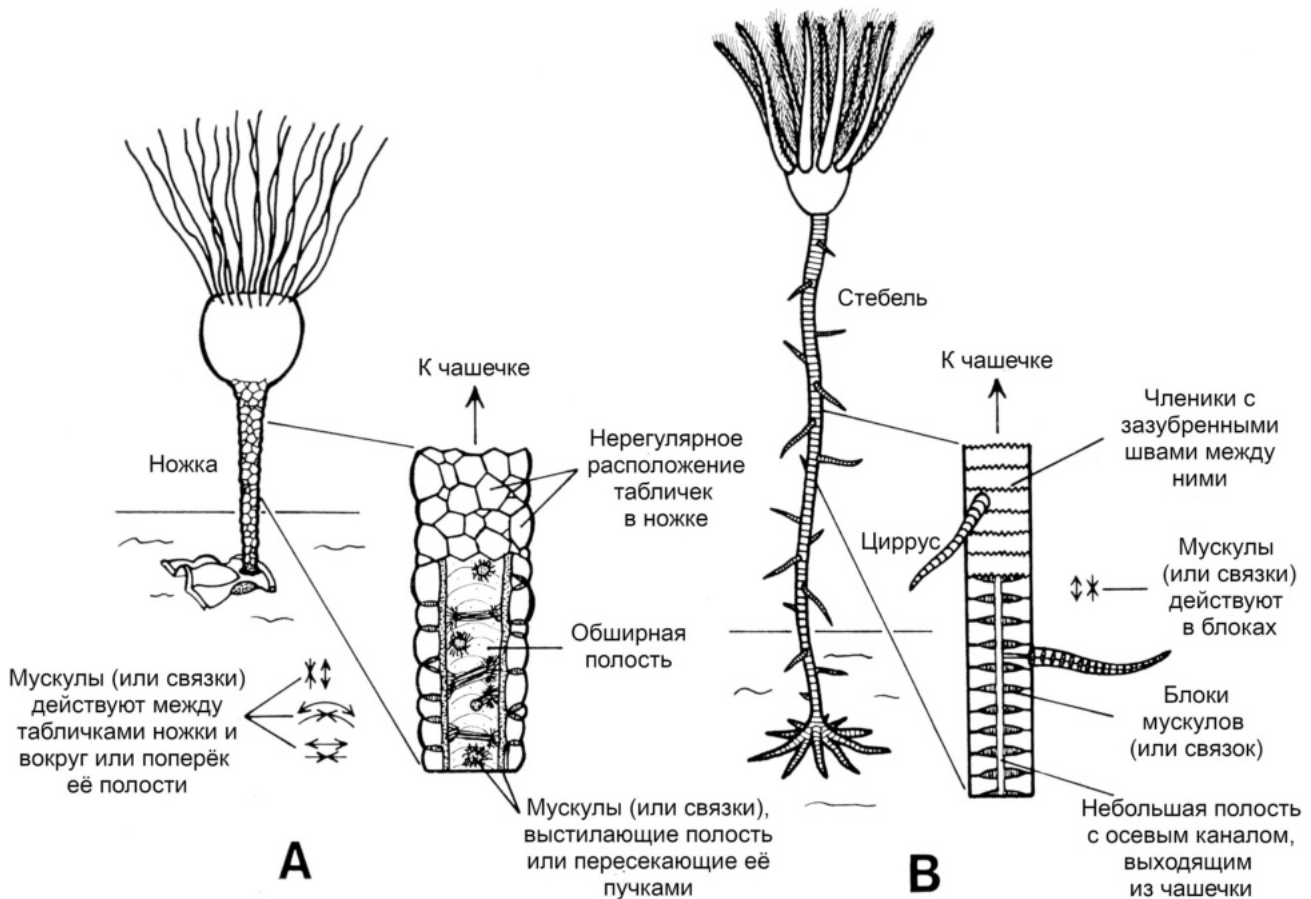


Рис. 18. Различия между ножкой (А) и стеблем (В) стебельчатых иглокожих (по: Sprinkle, 1973, с изменениями).

Обобщающим термином для ножки и стебля («stem») в статье К. Бретта выступает слово «stalk», однако на русский это слово, как правило, переводится тоже как «стебель», что может вносить некоторую путаницу. По К. Бретту, холдфасты делятся на терминальные (образованные самым концом стебля) и дистистеларные (образованные относительно длинным дистальным участком стебля). Первые, в свою очередь, делятся на дисковидные (discoidal), корневидные (radicular) и корковидные (crustose). В данной же работе — применительно к изученному материалу — принимается деление холдфастов в первую очередь на ветвящиеся и неветвящиеся (рис. 19); обе этих группы соответствуют в целом терминальным холдфастам К. Бретта, кроме морфотипов ветвящихся Rad-C, Rad-D и Rad-E, которые можно отнести к дистистеларным. Граница между холдфастом и стеблем на изученном материале не всегда отчетливо прослеживается, и особенно размыта в случае ветвящихся холдфастов, где внутри одного морфотипа (Rad-B) встречаются различные модификации расположения корневидных отростков вдоль участка стебля или на его конце, а

также их направленности, обусловленные, видимо, локальными особенностями грунта. Неветвящиеся холдфасты, в свою очередь, делятся на две подгруппы — монолитные и имеющие внутреннюю полость. Стоит отметить, что между неветвящимися и ветвящимися холдфастами, а также между монолитными и имеющими внутреннюю полость, существуют переходные варианты — например, дисковидные с уплощенными выростами (для которых применяется термин «лопасть») (Табл. II, фиг. 1а — в) и складками по краям (Табл. I, фиг. 4а, б), и/или монолитные со следами радиальных структур на дистальной поверхности («подошве») (Табл. I, фиг. 3 а — в). Повышенное внимание среди присущих холдфастам признаков уделяется ширине и форме сечения осевого канала, наблюдаемой непосредственно в месте прикрепления стебля (на стеблевой фасетке), их изменению либо отсутствию такого по направлению к подошве

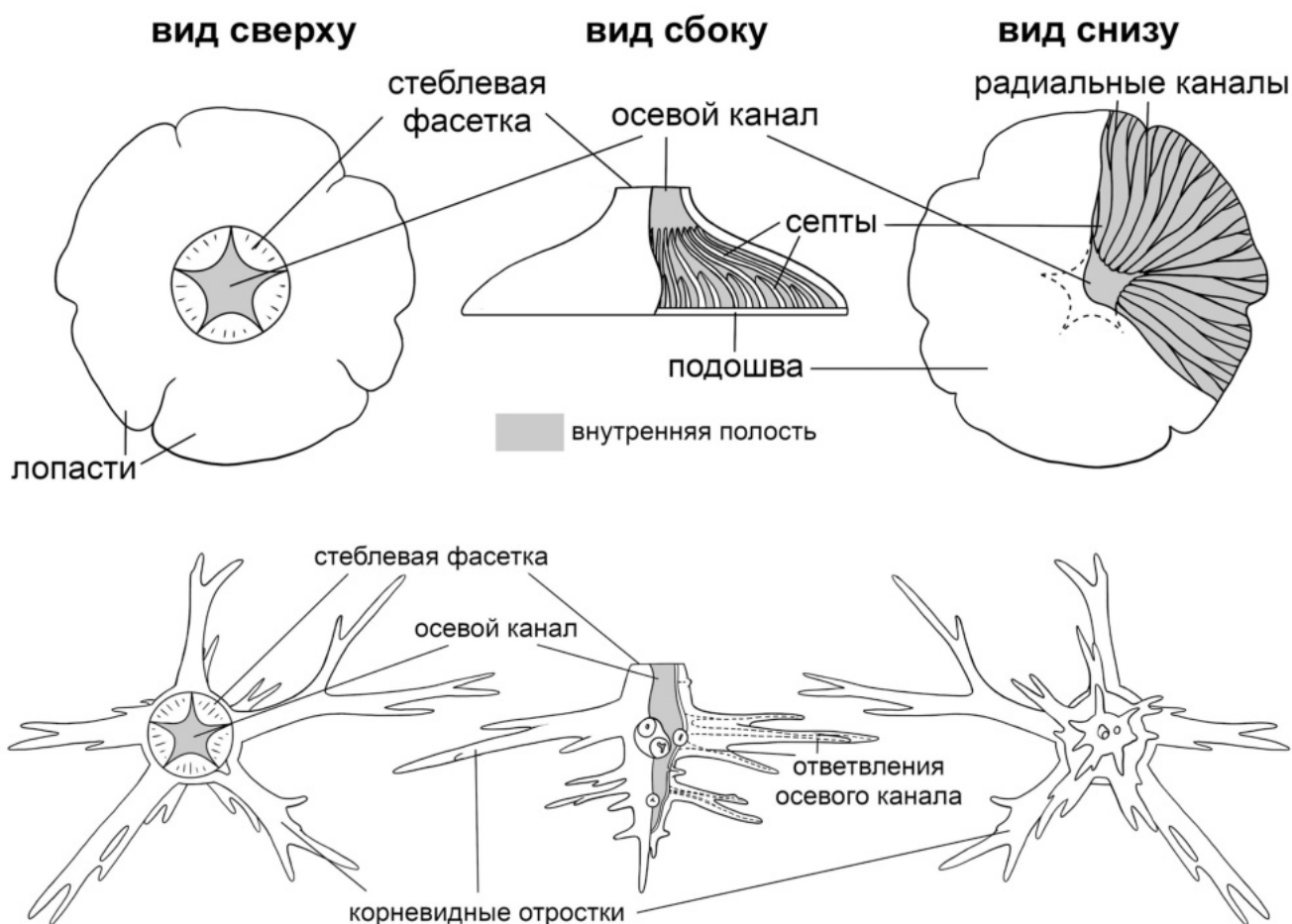


Рис. 19. Обобщенные схемы строения неветвящегося (вверху) и ветвящегося (внизу) холдфастов.

(исчезновение осевого канала у монолитных форм, переход в расширяющуюся внутреннюю полость у форм с полостью, либо разветвление с уменьшением диаметра и сменой порядка симметрии в корневидных отростках ветвящихся форм), а также наличие и степени развития структур, наблюдаемых во внутренней полости при ее наличии — выстилающих табличек и/или радиальных каналов и перегородок между ними («септ») (рис. 19).

Помимо холдфаста, прикрепление может осуществляться с помощью циррей — членистых неветвящихся отростков, регулярно отходящих от стебля на протяжении всей его длины или некоторого участка, или же путем обвивания самого стебля вокруг других объектов. Отличие циррей от корневидных отростков холдфаста состоит в большей упорядоченности их расположения, развитии на большем протяжении длины стебля и отсутствии ветвления. Тем не менее, корневидные отростки могут рассматриваться как непосредственные анатомические предшественники циррей.

Поскольку прикрепление личинок иглокожих к грунту у всех современных форм является необходимым для успешного протекания метаморфоза, можно предполагать, что и у ископаемых форм соответствующие анатомические приспособления присутствовали на ранних стадиях развития, даже если тому не найдено ископаемых свидетельств. Так, наличие прикрепительного образования предполагается для ювенильных глиптоцистидных ромбифер, стебли которых во взрослом состоянии опирались на дно боковой поверхностью, ни к чему не прикрепляясь своим концом, а также для представителей рода *Mesocystis*, вовсе утрачивавших стебель, однако сохранявших на нижней поверхности теки след его прикрепления. Эти предполагаемые холдфасты, вероятно, имели небольшие размеры и простую дисковидную форму, и не имели сколько-нибудь выраженной внутренней полости. Подобные простые дисковидные кальцитовые образования, которые в связи с недостаточным количеством диагностических признаков не удается сопоставить с каким-либо из описанных морфотипов, встречаются на территории Ленинградской области в отложениях от латорпского горизонта и выше (особенно в волховском и кундаском), обычно прикрепленными к фрагментам панцирей трилобитов и колониям мшанок.

3.2 Принципы классификации и искусственная система прикрепительных образований

На протяжении всего изучения стебельчатых иглокожих их прикрепительным образованиям уделялось относительно мало внимания, поскольку эти части скелета несут меньше отчетливых диагностических признаков, чем кроны, и зачастую (хотя не всегда) сохраняются отдельно от остального скелета, что затрудняет их отнесение к конкретным таксонам. Наибольшее внимание исследователей привлекали самые сложные и необычные структуры — такие как *Ancycrinus* (якореподобные окончания стебля, обросшие вторичным стереомом), *Scyphocrinites* (полые камеры, в разных интерпретациях представляющиеся как заполненные газом «поплавки», способствующие поддержанию животного в толще воды и его переносу, либо заполненные грунтом «лежащие якоря», напротив, препятствующие всплыванию и сносу течениями) и *Lichenocrinus* (многотаблитчатые, с обширной внутренней полостью и вдавленным местом прикрепления очень тонкого стебля — из-за чего изначально их интерпретировали как теки своеобразных морских лилий, а стебель — как хоботок или анальную трубку (Hall, 1866)). Работы, рассматривающие прикрепительные образования иглокожих в целом, были немногочисленны. Они включают в себя публикации, посвященные североамериканским камератным криноидеям (Wachsmut, Springer, 1897), свернутым стеблям (Ehrenberg, 1922), корневидным отросткам (Ehrenberg, 1929), а также раздел о морфологии скелета ископаемых криноидей в «*Treatise on Invertebrate Paleontology*» (Ubaghs, 1967).

Стоит также упомянуть классификацию Ф. В. Сардесона (Sardeson, 1908), разработанную для прикрепительных образований из района Twin Cities (городская агломерация Миннеаполис — Сент-Пол) Миннесоты, США. Сардесон объединил структуры дисковидного и конического строения с лопастным краем в отдельный формальный род *Podolithus*, для видовых названий внутри которого использовал родовые названия криноидей, описанных по чашечкам, сопоставляющимся с этими структурами (для сопоставления он использовал критерии схожести морфологии, предполагая, что размеры чашечек и прикрепительных образований должны быть близки, а также совместного нахождения). Эта классификация не получила широкого распространения (Brower, Veinus, 1978), хотя изредка

используется (Ascenolaza, Gutierrez-Marco, 1998) и для находок за пределами района, на материале из которого была разработана.

К. Бретт (Brett, 1981) обобщил, прояснил и упорядочил использовавшиеся ранее разными исследователями термины, касающиеся стеблей и прикрепительных структур иглокожих, а также подразделил эти структуры на несколько типов, приведя для каждого конкретные примеры ископаемых и современных форм. Он обобщил также данные о развитии стебля и прикрепительных структур в онтогенезе и возможностях влияния на него факторов окружающей среды, и выделил несколько способов прикрепления палеозойских стебельчатых иглокожих — первичное стеблевое прикрепление (прирастание прикрепительным диском), сложное прикрепление (с использованием корневидных отростков при сохранении изначальной точки прикрепления) и вторичное стеблевое прикрепление (с помощью самого стебля или циррей, с полной утратой первичного диска и точки прикрепления).

Дальнейшие исследования на эту тему ограничивались в основном описаниями встречающихся в конкретных местонахождениях экземпляров прикрепительных образований наряду с прочими ископаемыми остатками. Более сосредоточенным именно на этих структурах является описание холдфастов из формации Бромайд, США (Lewis, 1982), в котором было на основании нескольких признаков (форма сечения осевого канала, общая форма, многотаблитчатость, наличие подошвы) выделено девять их морфотипов, обозначаемых цифрами, либо, в случае одинакового сечения осевого канала, сочетаниями соответствующих цифр с буквами (1A, 1B, 1C, 1D, 2, 3, 4A и 4B). Необходимо упомянуть также работы последних лет о ранней эволюции прикрепления у иглокожих в связи с кембрийской субстратной революцией (Zamora et. al., 2017), колонизации среднекембрийскими иглокожими уплотненных грунтов (Zamora, 2010), их прикрепительных стратегиях на границе кембрия и ордовика Испании (Zamora, Alvaro et. Vizcaino, 2009) и связи увеличения разнообразия прикрепительных образований иглокожих на территории Балтийского бассейна с субстратной революцией в ордовике (Rozhnov, 2018). В последней из этих работ (а также тезисах некоторых более ранних докладов (Брянцева, Рожнов, 2008; Rozhnov, 2015)) приводятся описания нескольких морфотипов прикрепительных образований стебельчатых иглокожих из ордовикских отложений Ленинградской области, послужившие заделом для дальнейших совместных исследований (Anekeeva, Rozhnov, 2019a, b, 2020, 2021).

За счет своего расположения преимущественно на поверхности или в толще грунта, холдфасты менее подвержены разрушающему действию волн и течений, чем прочие части

скелета стебельчатых иглокожих, обычно приподнятые над дном. Кроме того, их относительно большая прочность — особенно характерная для неветвящихся форм — также обеспечивает им лучшую сохранность, чем кронам и стеблям. Это приводит к тому, что холдфасты чаще всего сохраняются отдельно — что, в свою очередь, затрудняет сопоставление их с другими частями скелета. Даже в тех случаях, когда вместе с холдфастом сохраняется дистальный конец стебля, этого может быть недостаточно для сопоставления экземпляра с остальной частью скелета и отнесения его к естественным таксонам, описанным по текам, поскольку стебель может иметь различное строение в дистальной и проксимальной частях (что характерно, например, для глиптоцистидных ромбифер и криноидей рода *Baltocrinus*). Стоит также отметить, что строение холдфаста, предположительно, могло изменяться с возрастом у одной и той же особи — от простых форм без выраженных внутренних структур, которые составляют большинство самых мелких экземпляров (диапазона 1 — 4 мм в диаметре), к более сложным.

Из-за отсутствия возможности описать большое количество находок холдфастов в рамках естественной системы иглокожих, предлагается организовать их в искусственную систему, которая может быть в дальнейшем — с ростом числа находок полных скелетов и уточнением закономерностей их строения — интегрирована в естественную.

Нельзя не упомянуть в этой связи различные искусственные классификации, разработанные намного раньше (Moore, 1938, Вялов, 1953а, 1935б, Елтышева, 1956) для других разрозненных остатков стебельчатых иглокожих, а именно члеников их стеблей, удобных в силу своей многочисленности для нужд стратиграфии — благодаря чему им также уделялось гораздо больше внимания, чем холдфастам — однако представляющих сложности для сопоставления с таксонами, описанными по кронам. Поскольку членики стеблей имеют относительно малое число отчетливых диагностических признаков, к главным из которых относится форма сечения самого стебля и форма сечения его осевого канала, Р.С. Муром было предложено разделить их на четыре собирательные группы родового ранга, основанные на сочетаниях формы сечения стебля и формы осевого канала, все же прочие морфологические признаки рассматривались как видовые. О.С. Вяловым был предложен другой подход, в основе которого, однако, также лежали наиболее отчетливые диагностические признаки: выделение стеблевых фрагментов в отдельный искусственный класс, который, в свою очередь, делился на подклассы по наличию или отсутствию боковых каналов помимо основного осевого канала, а далее на отряды по симметричности или асимметричности положения канала и по количеству дополнительных каналов соответственно. В качестве признаков уровня семейства рассматривались характерные

особенности сочленовных поверхностей, рода — однотипность или неоднотипность члеников в стебле и скульптура боковой поверхности, вида — относительная высота члеников и детали строения сочленовных поверхностей. Позднее Р.С. Елтышевой было предложено разделять их на формальные роды, название которых состояло из одного слова, первая часть которого характеризовала сечение осевого канала, а вторая — стебля, например: *Cyclopentagonalis* — членики с округлым сечением осевого канала и пятиугольным сечением стебля, *Pentagonocyclicus* — наоборот, членики с пятиугольным сечением осевого канала и округлым сечением стебля, и т. д. (рис. 20); все прочие признаки рассматривались как видовые. Отличие ее классификации от классификации Р.С. Мура состояло в том, что форме сечения осевого канала придавалось большее значение, чем форме сечения стебля, а также в том, что вместо четырех групп, выделенных на имеющемся ископаемом материале, она включала все возможные сочетания этих двух признаков — как уже описанные, так и гипотетические.

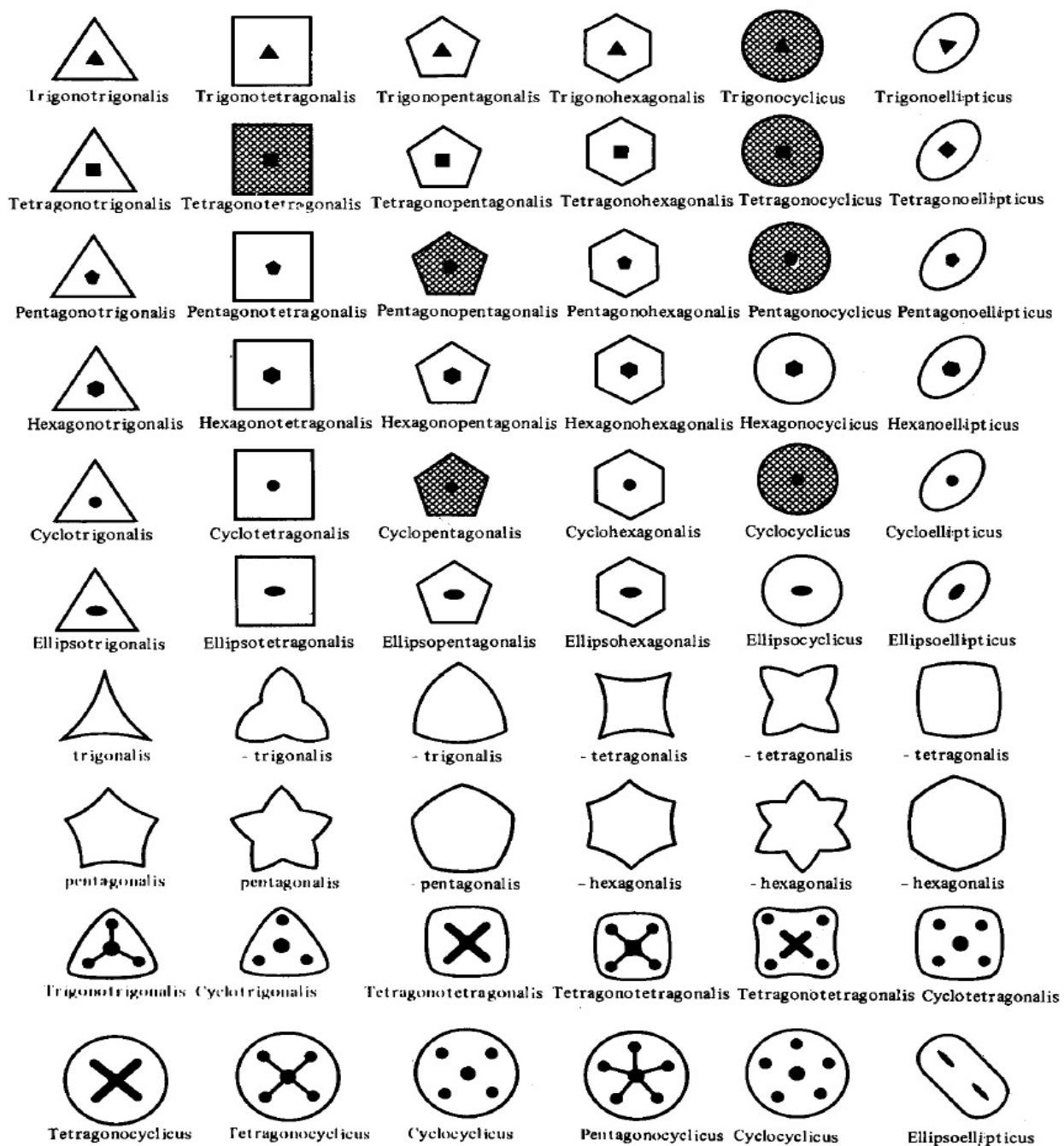


Рис. 20. Искусственная классификация члеников стеблей иглокожих Р.С. Елтышевой (Елтышева, 1956).

В дальнейшем возникла необходимость более детального подразделения на родовом уровне, и начиная с 60-х годов прошлого века в диагнозах родовых групп стали использоваться характерные особенности формы члеников и их сочленовных фасеток. В то же время Г.А. Стукалиной (Стукалина, 1966) было введено применение к стеблям палеозойских криноидей метода морфофункционального анализа, позволившего выявить

соподчиненность морфологических признаков и начать создание классификации, более приближенной к естественной — учитывающей закономерности морфологической эволюции стеблей (такие как уменьшение диаметра осевого канала, слияние пентамеров и развитие лигаментных полей, уменьшение или увеличение высоты члеников в рамках адаптации к выполнению определенных функций) и филогенетические связи таксонов (Стукалина, 2000).

Однако холдфасты, в отличие от члеников стеблей, проявляют большее количество признаков, и при этом не всегда столь однозначных, так что даже в начале разработки их классификации все эти признаки не представлялось возможным отразить непосредственно в названиях морфотипов. Вместо этого было предложено (Брянцева, Рожнов, 2008) использовать для каждого морфотипа не название, а буквенное обозначение, каковой принцип и принимается в данной работе.

Среди признаков, которыми различные холдфасты отличаются друг от друга, выделяются следующие:

Общая форма.

Наличие или отсутствие ветвления.

Наличие или отсутствие внутренней полости.

Строение внутренней полости.

Ширина и форма сечения осевого канала.

Форма и скульптура стеблевой фасетки.

Особенности строения лопастей или корневидных отростков.

Особенности расположения лопастей или корневидных отростков.

Наибольшее значение для классификации из этих признаков могут иметь наличие или отсутствие ветвления, наличие или отсутствие внутренней полости, а также ее строение (наличие или отсутствие подошвенного слоя, выстилающих табличек; степень развития септ), вместе со строением осевого канала — как признаки, непосредственно отражающие анатомические особенности мягкого тела (Анекеева, 2022а, 2022б): степень развития пятикамерного органа и наличие дополнительных скоплений мягких тканей внутри холдфаста, требующих особых скелетных структур для защиты от повреждений. Как правило, наличие широкого относительно стебля осевого канала коррелирует с наличием внутренней полости, в то время как у экземпляров с узким осевым каналом полость не развивается; временами узкий канал может заканчиваться в толще холдфаста, не доходя до его подошвы.

Другие признаки, подверженные влиянию условий окружающей среды в большей степени, соответственно должны рассматриваться как имеющие меньшее значение для классификации. К таковым относятся общая форма, которая может зависеть от особенностей рельефа грунта и гидродинамики в месте обитания, и особенности ветвления, зависящие от степени уплотненности грунта. Так, среди множества ветвящихся холдфастов морфотипа Rad-B у экземпляров, происходящих из глинистых ядер иловых холмов, корневидные отростки направлены преимущественно в дистальном направлении, а у происходящих из уплотненных грунтов пачки «фризы» — в латеральном (Anekeeva, 2021, Anekeeva, Rozhnov, 2021). В этом случае можно предположить, что большая плотность слежавшегося зернистого грунта препятствовала углублению отростков в его толщу. Некоторые признаки, такие как наличие или отсутствие пор (более вероятно, являющихся следами сверления) и степень развития подошвенного слоя при его наличии (может зависеть от степени сохранности экземпляра) следует рассматривать с осторожностью и принимать во внимание только в совокупности с прочими.

На основании вышеописанных различий в строении предлагается разделить все имеющиеся в коллекции из ордовикских отложений Ленинградской области холдфасты на две большие группы: неветвящиеся, или дисковидные (*Discoidalia*) и ветвящиеся, или корневидные (*Radicularia*). Первую из этих групп, в свою очередь, предлагается разделить на следующие подгруппы: неветвящиеся без внутренней полости, или монолитные (*Holomerica*) и неветвящиеся с внутренней полостью (*Caveata*) (рис. 21). Отдельные морфотипы внутри этих групп обозначаются заглавными буквами английского алфавита, независимо в каждой подгруппе (прежде (Anekeeva, 2019, Anekeeva, Rozhnov, 2020) обозначения морфотипов были сквозными для обеих подгрупп неветвящейся группы, начиная с монолитных, однако позднее стало очевидным, что описание новых морфотипов подгруппы монолитных с присвоением им новых буквенных обозначений в таком случае вносит путаницу в обозначения всех следующих за ними морфотипов со внутренней полостью). Поскольку таксономический ранг этих подразделений относительно естественной систематики пока не может быть четко установлен, и в теории разные морфотипы, несмотря на их существенные различия, могут впоследствии оказаться принадлежащими разным экологическим формам одного таксона, а схожие — разным таксонам, предлагается выделение на данном этапе именно морфотипов, а не родов или видов.



Рис. 21. Деление холдфастов на группы и подгруппы соответственно их основным анатомическим признакам — наличию/отсутствию ветвления и внутренней полости. По: Анекеева, 2022а (рисунок из презентации).

Искусственная классификация прикрепительных образований (holdfast) стебельчатых иглокожих:

Группа **Discoidalia**

Подгруппа **Holomerica**

Морфотип **Hol-A**

Морфотип **Hol-B**

Морфотип **Hol-C**

Морфотип **Hol-D**

Морфотип **Hol-E**

Морфотип **Hol-F**

Морфотип **Hol-G**

Подгруппа **Caveata**

Морфотип **Cav-A**

Морфотип **Cav-B**

Морфотип **Cav-C**

Морфотип **Cav-D**

Морфотип **Cav-E**

Морфотип **Cav-F**

Морфотип **Cav-G**

Морфотип **Cav-H**

Морфотип **Cav-I**

Морфотип **Cav-J**

Группа **Radicularia**

Морфотип **Rad-A**

Морфотип **Rad-B**

Морфотип **Rad-C**

Морфотип **Rad-D**

Морфотип **Rad-E**

Несмотря на наличие «переходных форм» между различными группами и подгруппами морфотипов, они, как правило, могут быть с уверенностью отнесены к одной из выделенных групп. Так, дисковидные холдфасты, имеющие по краям лопасти (морфотип Hol-D), все еще относятся к группе неветвящихся, поскольку эти лопасти уплощены, расположены в одной плоскости и не имеют членистого строения, в отличие от настоящих корневидных отростков, а морфотипы со следами радиальных структур на подошве (Hol-C, Hol-G) все еще относятся к подгруппе монолитных, так как не имеют выраженной внутренней полости.

С другой стороны, именно наличие таковых «переходных форм» позволяет выявить и проследить последовательность морфогенетических преобразований в развитии разных морфотипов и групп морфотипов. Развитие внутренней полости, в которую могла перемещаться значительная часть мягких тканей тела животного — крайнюю степень чего мы можем наблюдать у *Lichenocrinus* (морфотип Cav-G), у американских представителей которых размеры холдфастов превосходили размеры сопоставляемых с ними тек (Fenton, 1929) — происходило у стебельчатых иглокожих постепенно, и первыми его признаками являлось появление радиальных структур на нижней поверхности. Таковые структуры анатомически соответствуют разветвлениям внутри холдфаста проходящего сквозь весь стебель пятикамерного органа. Последовательность его разветвления можно наблюдать в серии шлифовок холдфаста по направлению от его проксимальной части к дистальной (рис. 22). Тенденция развития внутренней полости прослеживается на экземплярах холдфастов из Ленинградской области с самого их появления в отложениях латорпского горизонта. Внутренняя полость ветвящихся холдфастов анатомически соответствует внутренней полости неветвящихся и проходящие внутри корневидных

отростков каналы, в случае их наличия, также соответствуют радиальным каналам (промежуткам между септами) неветвящихся холдфастов с внутренней полостью и также служили вместилищем ответвлений пятикамерного органа. Тенденция к развитию ветвления холдфастов прослеживается также начиная с самого их появления в латорпском горизонте нижнего ордовика — с боковых лопастей морфотипа Hol-G. Развитие боковых лопастей, способствующее увеличению площади прикрепления, наблюдается как у подгруппы монолитных холдфастов, так и у подгруппы с внутренней полостью, однако в итоге хорошо развитые корневидные отростки, способные проникать в толщу осадка, а не просто стелиться по поверхности субстрата, образовались на основе второй подгруппы — чему, вероятно, способствовало наличие в них ответвлений внутренней полости, выполняющих функцию проводящих структур.

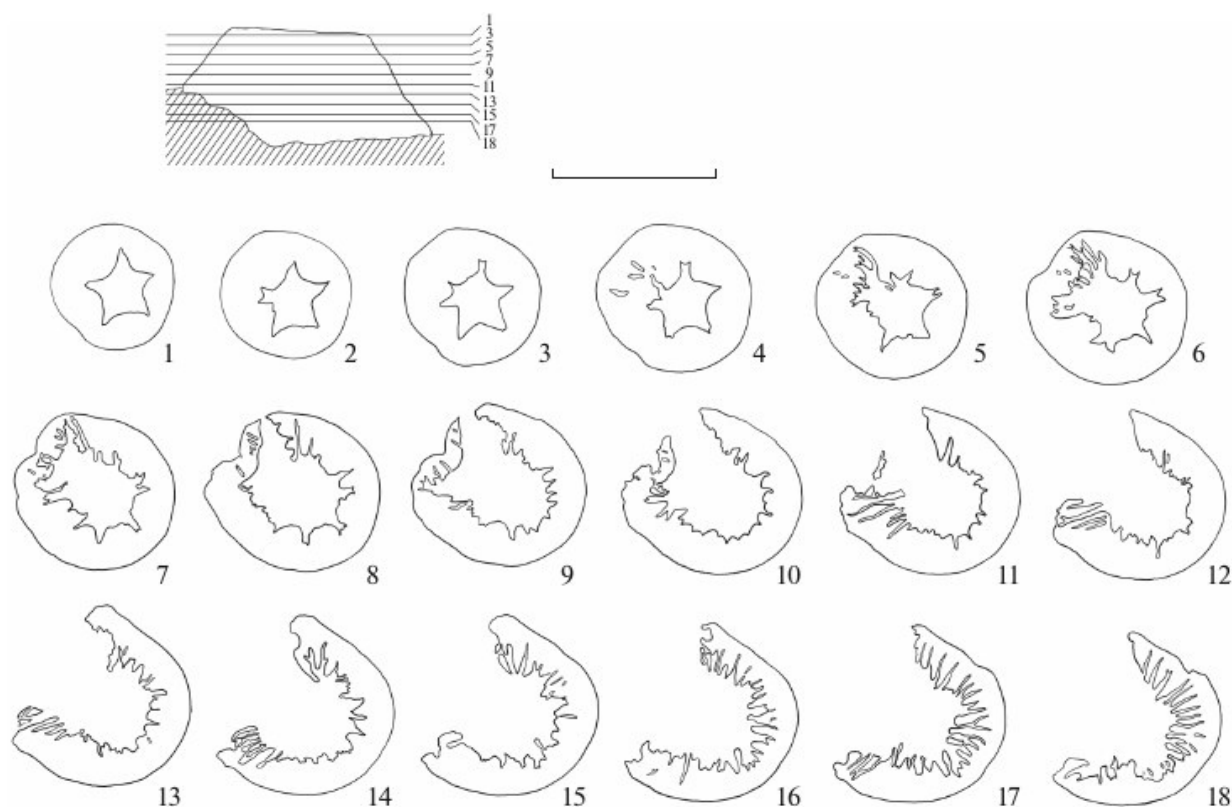


Рис. 22. Вид сбоку и серия последовательных шлифовок (1 — 18) от проксимальной к дистальной части неветвящегося холдфаста с внутренней полостью (морфотип Cav-C). Масштабная линейка 1 см. По: Anekeeva, Rozhnov, 2020.

В свою очередь, развитие корневидного ветвления послужило предпосылкой появления настоящих циррей — членистых отростков, регулярно отходящих от члеников стебля. Тенденцию упорядочивания расположения корневидных отростков можно наблюдать уже у

морфотипа В группы ветвящихся (рис. 23). Кроме того, между слагающими корневидные отростки этого морфотипа члениками наблюдаются иногда не обычные плоские границы, подобные границам между слагающими основную массу холдфаста табличками, а сочленовные фасетки, несущие, подобно членикам стеблей, радиальную скульптуру.

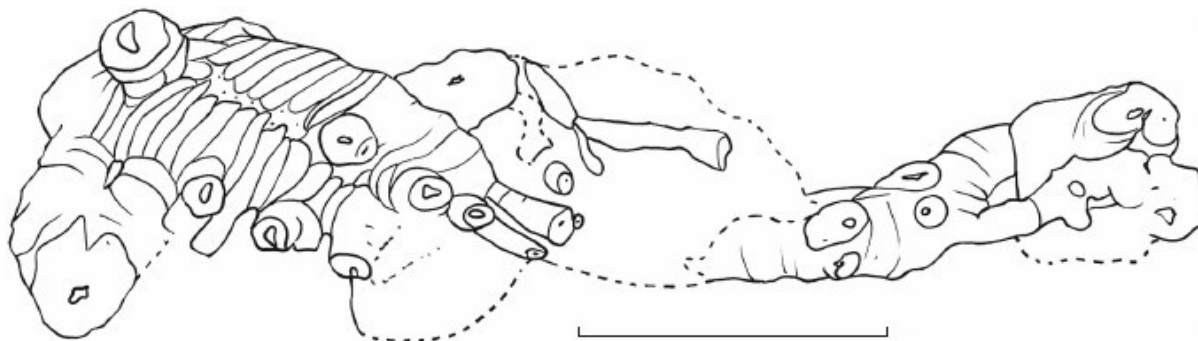


Рис. 23. Прорисовка ветвящегося холдфаста морфотипа Rad-B с упорядоченно расположенными корневидными отростками, приуроченными к границам между пентамерами. Проксимальная часть экземпляра слева; дистальная, разделяющаяся на конце на типичные менее упорядоченные корневидные отростки — справа. Масштабная линейка 1 см. По: Anekeeva, Rozhnov, 2021.

Таким образом, на основании выявления у холдфастов стебельчатых иглокожих на материале из ордовикских отложений Ленинградской области последовательности морфогенетических преобразований от неветвящихся форм к ветвящимся и от монолитных к обладающим внутренней полостью, автором разработана их искусственная классификация.

Глава 4. Описания морфотипов прикрепительных образований из ордовика Ленинградской области

Всего на материале из ордовикских отложений Ленинградской области выделено 22 морфотипа холдфастов, которые делятся на две большие группы: «неветвящиеся» и «ветвящиеся». Неветвящиеся, в свою очередь, делятся на две подгруппы по наличию или отсутствию («монолитные») выраженной внутренней полости. Большинство холдфастов происходят из отложений волховского горизонта, значительно меньшее число — из отложений кундаского, азериского, ласнамягиского и ухакусского; немногочисленные экземпляры встречены также в латорпском горизонте и в отложениях верхнего ордовика.

Некоторые холдфасты, представленные небольшими (1 — 4 мм) кальцитовыми дисками, иногда с выемкой на проксимальной стороне, лишены большинства диагностических признаков, из-за чего дальнейшее сопоставление их с какими-либо конкретными таксонами не представляется возможным, а также не кажется целесообразным выделение их в конкретный морфотип, хотя условно их можно отнести к подгруппе неветвящихся холдфастов без внутренней полости.

Группа неветвящихся холдфастов (*Discoidalia*)

Подгруппа неветвящихся холдфастов без выраженной внутренней полости (*Holomerica*)

Морфотип Hol-A

Описание: низкие дисковидные холдфасты с узким пятиугольным в сечении осевым каналом, слегка утопленной стеблевой фасеткой и концентрическим рельефом на ее поверхности.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/851 (Табл. I, фиг. 1а — б, рис. 24). Округлый в плане холдфаст с неровным основанием, прикреплен к породе. Диаметр 15 миллиметров по основанию, высота 3 — 5 мм. Стеблевая фасетка диаметром 8 мм; округлой формы, вогнута и покрыта рельефом, представленным концентрическими окружностями. Субцентрально располагается узкое пятиугольное отверстие осевого канала диаметром 0,2 мм.

Материал: 8 экземпляров хорошей и средней сохранности.

Изменчивость: изменчивости подвержена, помимо общих размеров холдфастов, степень выраженности концентрического рельефа на поверхности стеблевой фасетки.

Сравнение: от морфотипов В и С отличается компактным строением без разрастания краев и утопленной стеблевой фасеткой без возвышающейся проксимальной части.

Распространение: латорпский горизонт, берег р. Лынны; нижняя и средняя часть волховского горизонта, карьеры Путилово и Бабино.

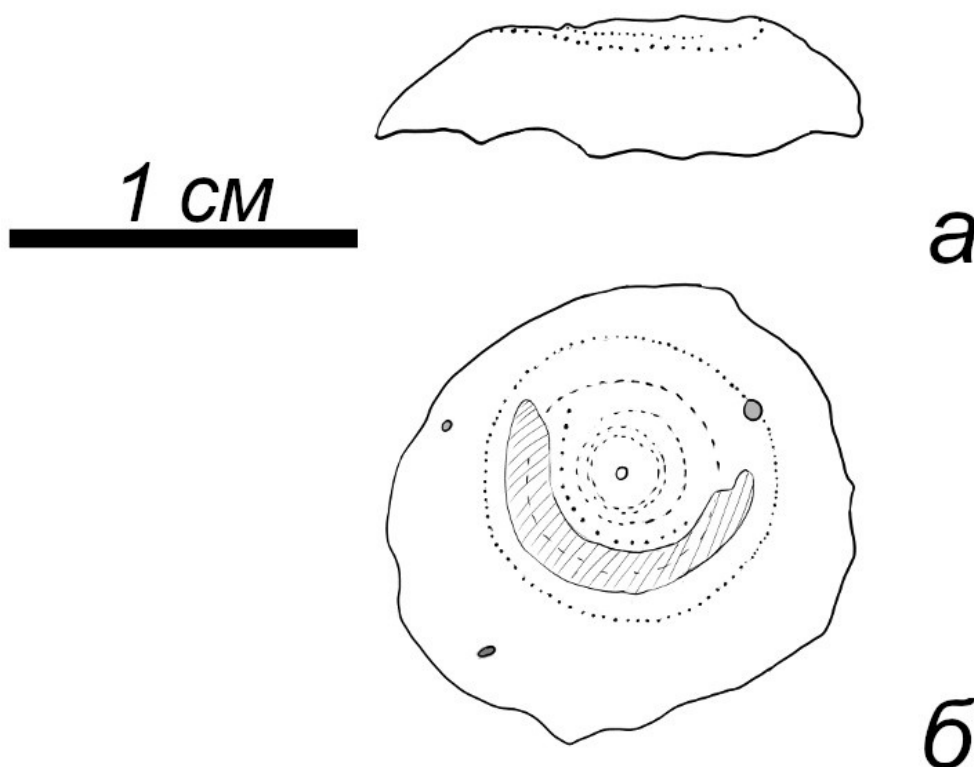


Рис. 24. Холдфаст морфотипа А подгруппы неветвящихся монолитных, экз. ПИН 4125/851: а — вид сбоку, б — вид сверху. Точками показана концентрическая скульптура, штриховкой — разрушенная часть фасетки, затемненными областями — предположительные следы сверления. По: Anekeeva, Rozhnov, 2020.

Морфотип Hol-B

Описание: низкие холдфасты с очертаниями неправильной формы и слегка обособленной проксимальной частью, с узким пятиугольным в сечении осевым каналом.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/945 (Табл. I, фиг. 2а — в, рис. 25). Холдфаст с подошвой неправильной формы (наибольшая длина 18 мм) и возвышающейся над ней на 2

— 3 мм округлой в плане проксимальной частью, отчетливо выделяющейся перепадом рельефа. Полная высота 7 мм. Стеблевая фасетка диаметром 5 — 5,5 мм, округлая, плоская, со следами радиальных желобков. Субцентрально располагается пятиугольное отверстие осевого канала диаметром 0,3 мм. Осевого канал доходит до дистальной прикрепительной поверхности, где открывается наружу. Подошва плоская; подогнута с одного края. При рассмотрении в проходящем свете каких-либо внутренних структур по краям подошвы не обнаруживается.

Материал: 15 экземпляров различной сохранности.

Изменчивость: изменчивости подвержены общие размеры холдфаства и степень разрастания дистальной части.

Сравнение: От морфотипа No1-A отличается обособленной возвышающейся проксимальной частью и плоской стеблевой фасеткой со следами радиальной скульптуры. От морфотипа С отличается отсутствием обособленного подошвенного слоя и радиальных структур на дистальной поверхности, плоской стеблевой фасеткой со следами радиальной скульптуры, а также более резким обособлением проксимальной части в рельефе.

Распространение: верхи латорпского горизонта (берег р. Лынны канава близ д. Белые Кресты), нижняя и средняя часть волховского горизонта (карьеры Путилово и Бабино), верхняя часть волховского — нижняя часть кундаского горизонта (берег р. Лынны).

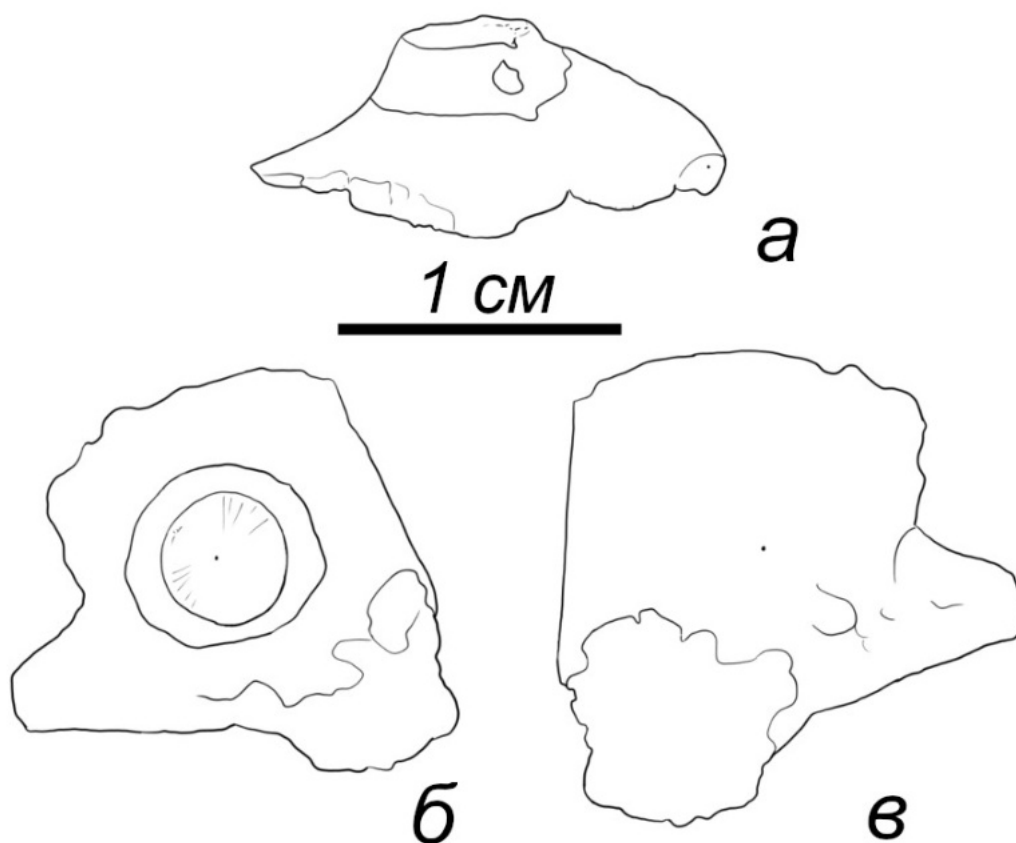


Рис. 25. Холдфаст морфотипа Hof-B подгруппы неветвящихся монолитных, экз. ПИН 4125/945: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. По: Anekeeva, Rozhnov, 2020.

Морфотип Hof-C.

Описание: низкие, округлые в плане холдфасты, полого возвышающиеся к стеблевой фасетке, с округлым в сечении осевым каналом и со следами границ между члениками в проксимальной части. На дистальной части наблюдается обособленный подошвенный слой и следы радиального рельефа.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/857 (Табл. I, фиг. 3 а — в, рис. 26). Округлый в плане холдфаст с основанием диаметром до 16 мм и возвышающейся над ним на 2-3 мм проксимальной частью, отчетливо выделяющейся перепадом рельефа. На проксимальной части наблюдаются хорошо заметные границы между члениками. Стеблевая фасетка

диаметром до 6,5 мм, округлой формы, вогнутая, с плохо заметными следами концентрического рельефа. Поверхность фасетки расположена под углом относительно дистальной части прикрепительного образования. Субцентрально располагается отверстие осевого канала овальной формы, диаметром 0,15 — 0,25 мм. Основание прикрепительного образования разделено слабовыраженными швами на три лопасти. Подошва уплощенная, слегка вогнутая, со следом осевого канала и слабовыраженным радиальным и концентрическим рельефом вокруг него. При рассмотрении в проходящем свете отчетливо выделяются швы, разделяющие основание; никаких иных структур не обнаруживается.

Материал: 12 экземпляров различной сохранности.

Изменчивость: подошва может разрастаться до диаметра 35 мм при сохранении диаметра стеблевой фасетки около 6 мм. Может иметь волнистые края, соответствующие рельефу поверхности грунта. Границы между члениками в проксимальной части могут быть выражены в различной степени. Форма осевого канала может быть овальной или скругленно-треугольной.

Сравнение: От морфотипа No1-A отличается возвышающейся проксимальной частью. От морфотипов No1-A и No1-B отличаются наличием обособленного подошвенного слоя и следов радиальных желобков на дистальной поверхности. Исходя из этого, можно считать этот морфотип одной из переходных форм к подгруппе холдфастов с внутренней полостью.

Распространение: волховский и низы кундаского горизонта; берега рек Лынны и Сяси, карьеры Путилово и Бабино.

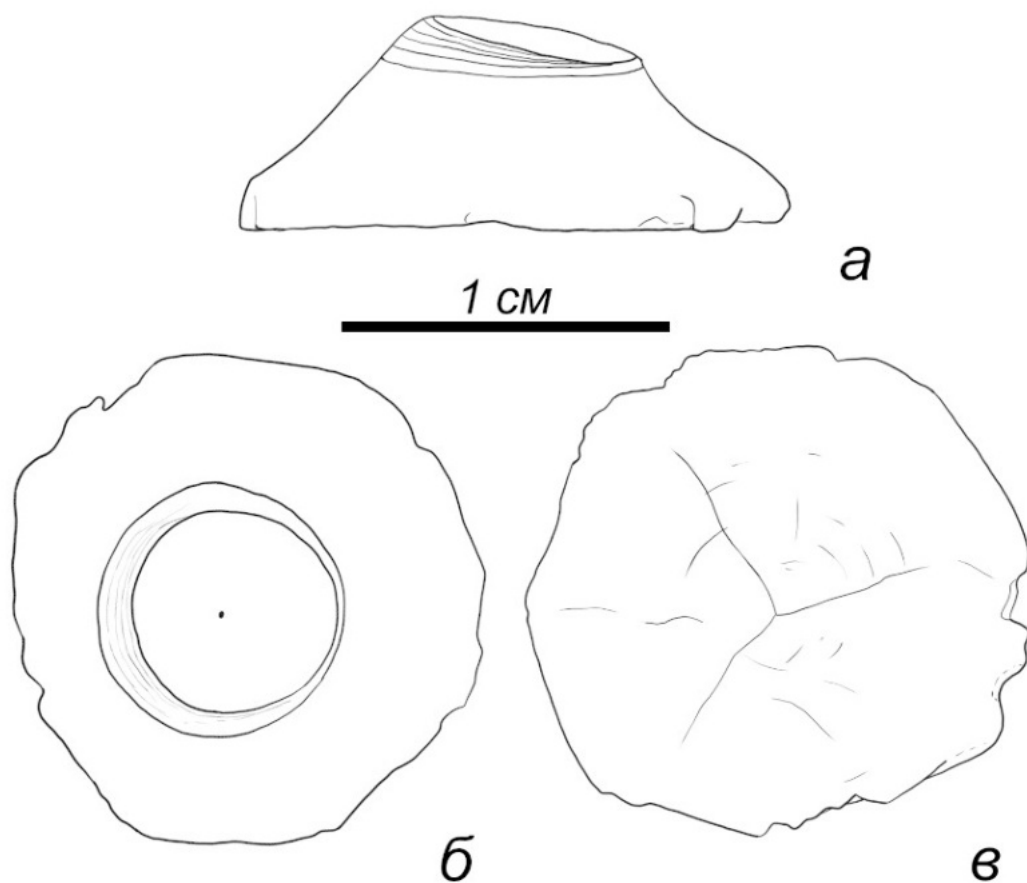


Рис. 26. Холдфаст морфотипа Hol-C подгруппы неветвящихся монолитных, экз. ПИН 4125/857: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. По: Anekeeva, Rozhnov, 2020 (с изменениями).

Морфотип Hol-D

Описание: низкие холдфасты со складчатым или поделенным на лопасти основанием, слегка приподнятой проксимальной частью, вогнутой стеблевой фасеткой со следами радиальной скульптуры и узким пятиугольным в сечении осевым каналом.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/927 (Табл. I, фиг. 4а, б, рис. 27). Низкий холдфаст, полого возвышающийся к проксимальной части, округлых в плане очертаний, длиной до 11 мм и высотой до 3 мм. По краям дистальной части расположены узкие лопасти, вытянутые (до 4 мм) с одной стороны и укороченные (1 мм и менее) с противоположной. На проксимальной части, расположенной наклонно относительно дистальной, видны следы границ между члениками. Стеблевая фасетка округлая в плане, диаметром до 3 мм, частично разрушена. Осевой канал пятиугольного сечения, узкий (шириной до 0,4 мм). Экземпляр

прикреплен к бугристой кальцитовой корке невыясненного происхождения (которая может быть принята за разрастание подошвы самого экземпляра, однако при внимательном рассмотрении между ними прослеживаются границы) на поверхности округлого известнякового образования (вероятно, гальки или ядра камеры раковины головоногого моллюска).

Материал: четыре экземпляра хорошей и средней сохранности.

Изменчивость: складки на поверхности дистальной части могут начинаться на разном расстоянии от проксимальной и различаться по длине, а также разветвляться. Один из экземпляров обладает четырехугольным в сечении осевым каналом.

Сравнение: от морфотипов Hol-B и Hol-C отличается наличием радиальных складок на верхней поверхности дистальной части, продолжающихся лопастями. Из-за этой особенности данный морфотип можно считать одной из переходных форм к группе ветвящихся холдфастов. От морфотипа Hol-G отличается узким пятиугольным осевым каналом, а также гораздо более узкими и многочисленными лопастями. Обнаруживает заметное сходство с морфотипом Rad-A группы ветвящихся, отличаясь от него отсутствием отростков с проходящими в них ответвлениями осевого канала и четырехлопастного строения дистальной части.

Распространение: волховский — низы кундаского горизонта, карьер Путилово.

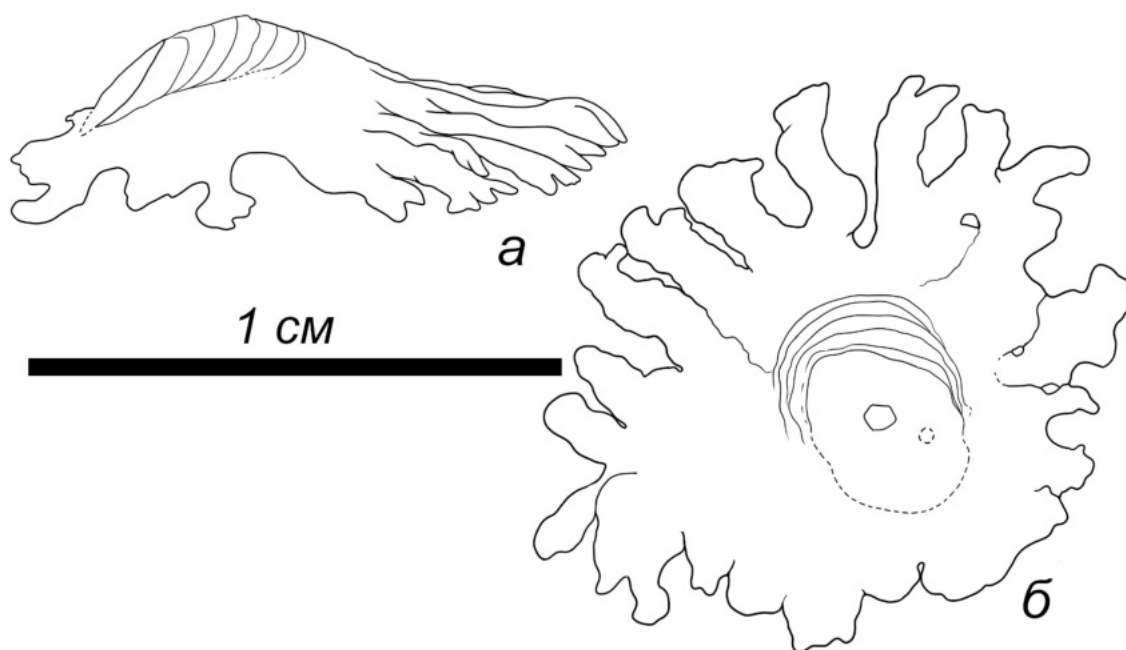


Рис. 27. Холдфаст морфотипа Hol-D подгруппы неветвящихся монолитных, экз. ПИН 4125/927: а — вид сбоку, б — вид сверху.

Морфотип Hol-E

Описание: высокие пенькообразные холдфасты с широкой стеблевой фасеткой, несущей следы радиальной скульптуры, узким пятиугольным в сечении осевым каналом и мелкоскладчатым рельефом на дистальной поверхности.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/1035 (Табл. I, фиг. 5а — в, рис. 28). Массивный пенькообразный, угловатый (близкий к скругленно-четырёхугольному) в плане холдфаст высотой до 13 мм и диаметром основания до 20 мм. Стеблевая фасетка округлая, диаметром 8 мм, с хорошо выраженной радиальной скульптурой; в ее центре располагается отверстие осевого канала — пятиугольное, узкое, диаметром 0,3 мм. Дистальная поверхность неровная (экземпляр изначально был прикреплен к породе), мелкоскладчатая. По краям подошва слегка подвернута. На ней наблюдается небольшая раковина брахиоподы.

Материал: 6 экземпляров хорошей и средней сохранности.

Изменчивость: могут иметь раздутую, с выпуклыми стенками форму. Могут нести небольшие выросты-бугорки на дистальной поверхности. На боковой поверхности некоторых экземпляров наблюдаются небольшие (0,1 мм и менее) отверстия — поры либо следы сверления неких организмов.

Сравнение: От вышеописанных морфотипов отличаются массивностью, сильно приподнятой стеблевой фасеткой и наличием складчатого рельефа на дистальной поверхности.

Распространение: Волховский горизонт, карьеры Путилово и Бабино, берег р. Сяси.

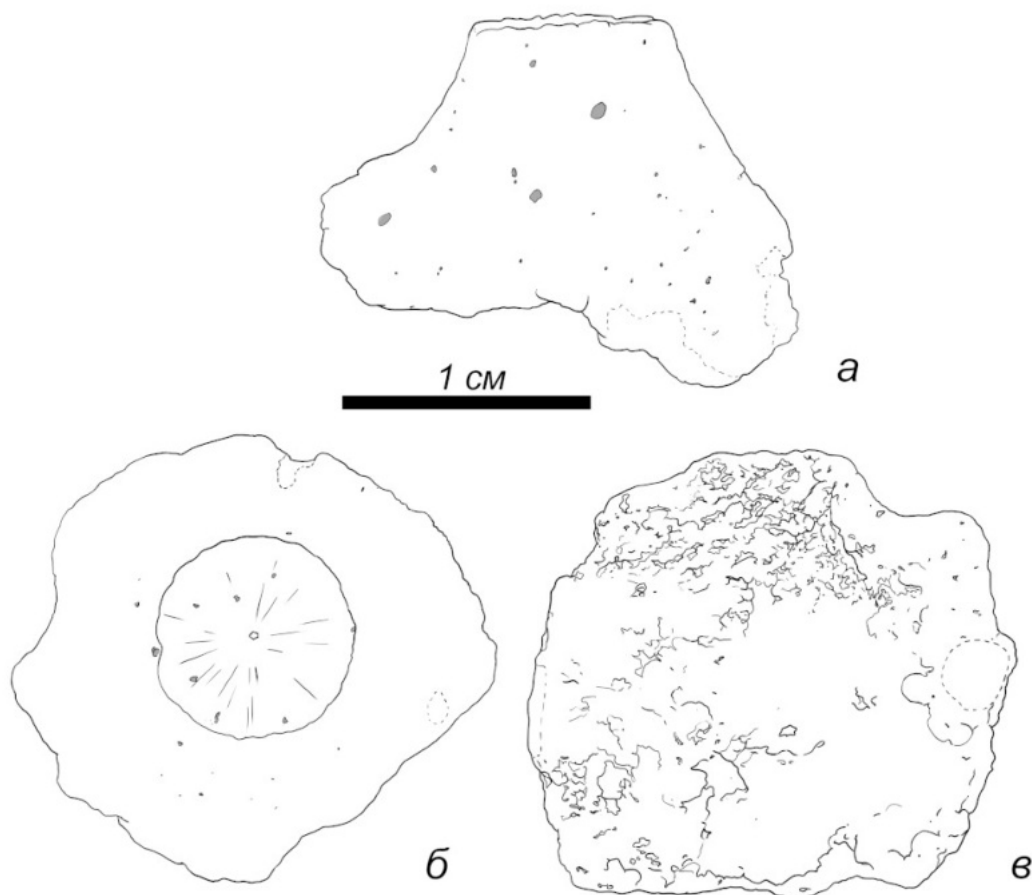


Рис. 28. Холдфаст морфотипа Hol-E подгруппы неветвящихся монолитных, экз. ПИН 4125/1035.

Морфотип Hol-F

Описание: высокие пенькообразные холдфасты со слабо разделенным на лопасти основанием, широкой скругленно-треугольной стеблевой фасеткой и трехлучевым в сечении осевым каналом.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/1036 (Табл. I, фиг. 6 а — в, рис. 29). Массивный пенькообразный, скругленно-треугольный в плане холдфаст высотой до 11 мм и шириной основания до 14 мм. Стеблевая фасетка скругленно-треугольная, шириной до 7,5 мм. Осевой канал узкий, трехлучевой (лучи совпадают с углами фасетки и на 1 мм не доходят до внешней поверхности холдфаста), со смещенным относительно его центра округлым отверстием (возможно, следом сверления). Основание разделено на короткие широкие лопасти. Подошва неровная, несет небольшие следы радиальных структур.

Материал: единственный экземпляр хорошей сохранности.

Изменчивость: неизвестна.

Сравнение: из других морфотипов больше всего похож на Hol-E общей формой, но отличается треугольной фасеткой и трехлучевым осевым каналом с хорошо выраженными длинными лучами.

Распространение: волховский горизонт («желтяки»), карьер Путилово.

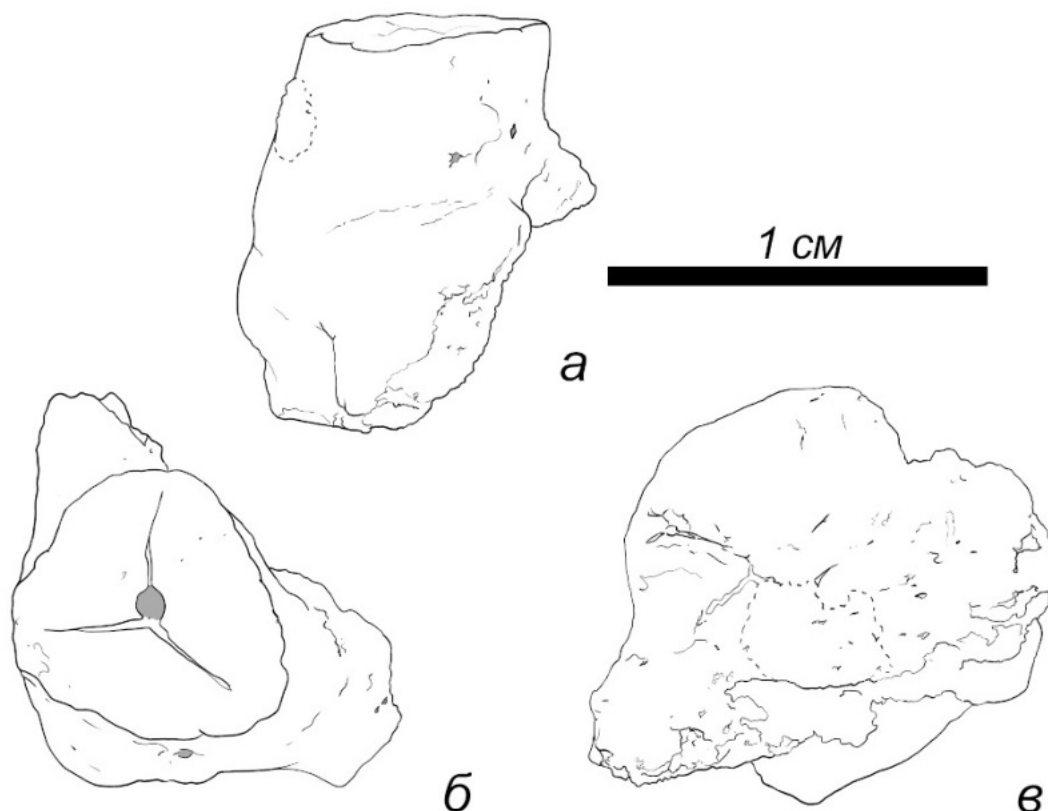


Рис. 29. Холдфаст морфотипа Hol-F подгруппы неветвящихся монолитных, экз. ПИН 4125/1036.

Морфотип Hol-G

Описание: низкие, полого возвышающиеся к стеблевой фасетке холдфасты с разделенным на лопасти основанием и пятилучевым в сечении осевым каналом, без обособленного подошвенного слоя.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/815 (Табл. II, фиг. 1а — в, рис. 30). Округло-пятиугольный в плане холдфаст с наибольшей длиной подошвы до 22 мм. Высота 4 мм. Стеблевая фасетка округлая, диаметром 7 мм. Отверстие осевого канала звездчатое, с разветвляющимися на концах лучами; с минимальным диаметром 2 мм и максимальным 6 мм. По краям основания наблюдаются складки, разделяющие его на лопасти. Поверхность выветрелая, на стеблевой фасетке присутствуют следы сверления. Дистальная поверхность

слегка вогнутая; на ней наблюдается отверстие осевого канала с отходящими от его лучей ветвящимися радиальными желобками.

Материал: 12 экземпляров хорошей и средней сохранности.

Изменчивость: степень обособления проксимальной части может изменяться от пологого возвышения до более отчетливого (при этом изгиб поверхности в месте перехода остается плавным), краевые лопасти могут быть более или менее выраженными; могут разветвляться.

Сравнение: из-за относительно большей ширины осевого канала, чем у вышеописанных морфотипов, и наличия радиальных желобков на нижней поверхности, можно считать этот морфотип одной из переходных форм к подгруппе холдфастов с внутренней полостью, хотя внутренняя полость как таковая у него не выражена. Из-за разделения основания на лопасти этот морфотип также можно считать одной из переходных форм к группе ветвящихся холдфастов.

Распространение: верхи латорпского горизонта, берег р. Лынны, канава близ д. Белые Кресты, карьер Бабино.

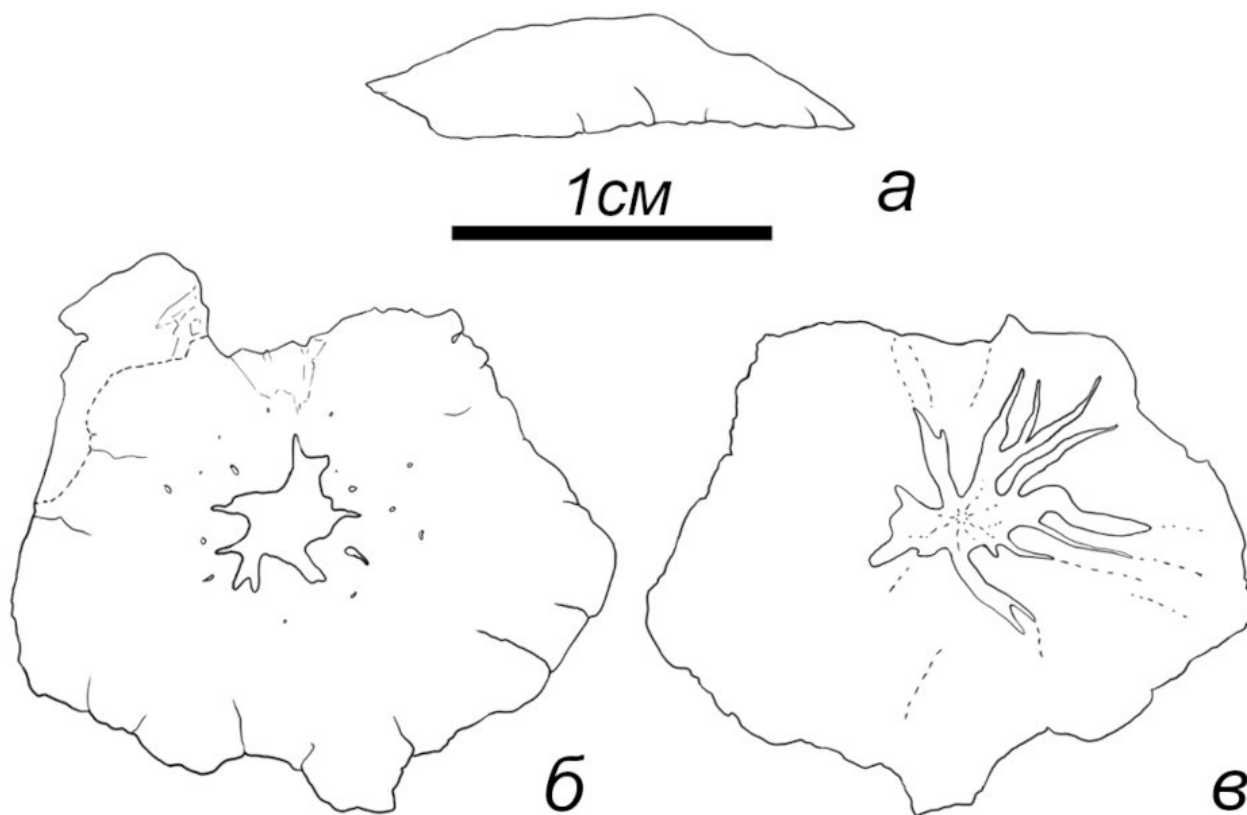


Рис. 30. Холдфаст морфотипа Hol-G подгруппы неветвящихся монолитных, экз. ПИН 4125/815: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. По: Anekeeva, Rozhnov, 2020.

Подгруппа неветвящихся холдфастов с выраженной внутренней полостью (Caveata)

Морфотип Cav-A

Описание: пологие холдфасты с открытой внутренней полостью, узкими ветвящимися радиальными каналами в ней и широким округлым осевым каналом.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/836 (Табл. II, фиг. 2а — в). Холдфаст высотой до 7 мм, форма в плане приближена к округлой (наблюдаются очень слабо выраженные лопасти), с диаметром основания до 26 мм; граница между дистальной и проксимальной частью не выражена. Диаметр стеблевой фасетки до 7 мм, форма овальная, поверхность частично разрушена. Осевой канал овальный в сечении, диаметром до 4,5 мм. Поверхность экземпляра имеет складчатый рельеф (вероятно, вторичный) и разбита трещинами; наблюдается обрастание (мшанка). Большая часть экземпляра прикреплена к породе; у отделенного фрагмента отсутствует подошва и наблюдается система узких ветвящихся радиальных каналов, прослеживаемых от осевого канала.

Материал: 8 экземпляров хорошей и средней сохранности.

Изменчивость: изменчивости подвержены общие размеры холдфаста и его очертания в плане (от округлых до овальных).

Сравнение: от наиболее похожего по форме морфотипа Cav-B отличается округлым сечением осевого канала, отсутствием выступающих внутреннюю полость табличек и более узкими, извилистыми радиальными каналами.

Распространение: волховский горизонт, карьеры Путилово и Бабино.

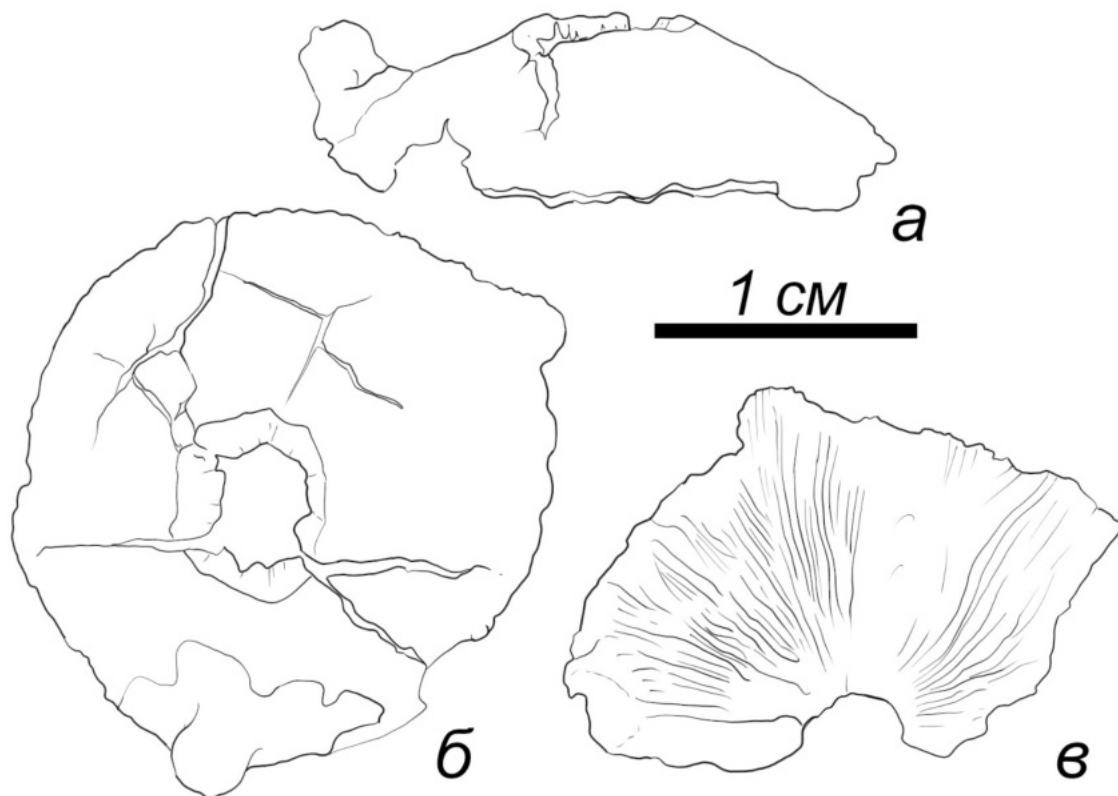


Рис. 31. Холдфаст морфотипа Cav-A подгруппы неветвящихся с внутренней полостью, экз. ПИН 4125/836: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу (фрагмент). По: Anekeeva, Rozhnov, 2020.

Морфотип Cav-B

Описание: пологие холдфасты с выстланной табличками внутренней полостью и широким звездчатым осевым каналом.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/821 (Табл. II, фиг. 3а — в). Холдфаст высотой около 5 мм, с основанием округлой формы (диаметром до 16 мм), переходящим в округлую в сечении проксимальную часть, наклоненную под небольшим углом к дистальной. Диаметр стеблевой фасетки до 6 мм; поверхность фасетки частично разрушена. Сечение осевого канала пятилучевое, ширина до 4 мм. Поверхность экземпляра имеет складчатый рельеф. Основание вогнутое, подошвенный слой отсутствует. Внутренняя сторона экземпляра в центральной части покрыта округлыми табличками; по краям таблички отсутствуют и наблюдаются узкие ветвящиеся радиальные каналы.

Материал: 4 экземпляра хорошей и средней сохранности.

Изменчивость: изменчивости подвержены общие размеры холдфаста, его общие очертания (может разделяться на очень слабо выраженные лопасти) и степень пологости; у более пологих

экземпляров внутренние таблички выстилают только центральную часть полости непосредственно вокруг отверстия осевого канала, тогда как у более высокого они распространяются дальше к краям.

Сравнение: от наиболее похожего по общей форме морфотипа А отличается пятилучевым сечением осевого канала, наличием табличек, выстилающих центральную часть внутренней полости, а также большей шириной радиальных каналов.

Распространение: средняя часть волховского горизонта, берег р. Волхова близ д. Симанково, карьер Путилово.

Замечание: поскольку холдфасты часто прикреплены нижней поверхностью к породе, наблюдать наличие выстилающих внутреннюю полость табличек не всегда возможно, и при плохой сохранности стеблевой фасетки, не позволяющей однозначно установить форму отверстия осевого канала, экземпляры морфотипов Cav-A и Cav-B могут быть неразличимы между собой.

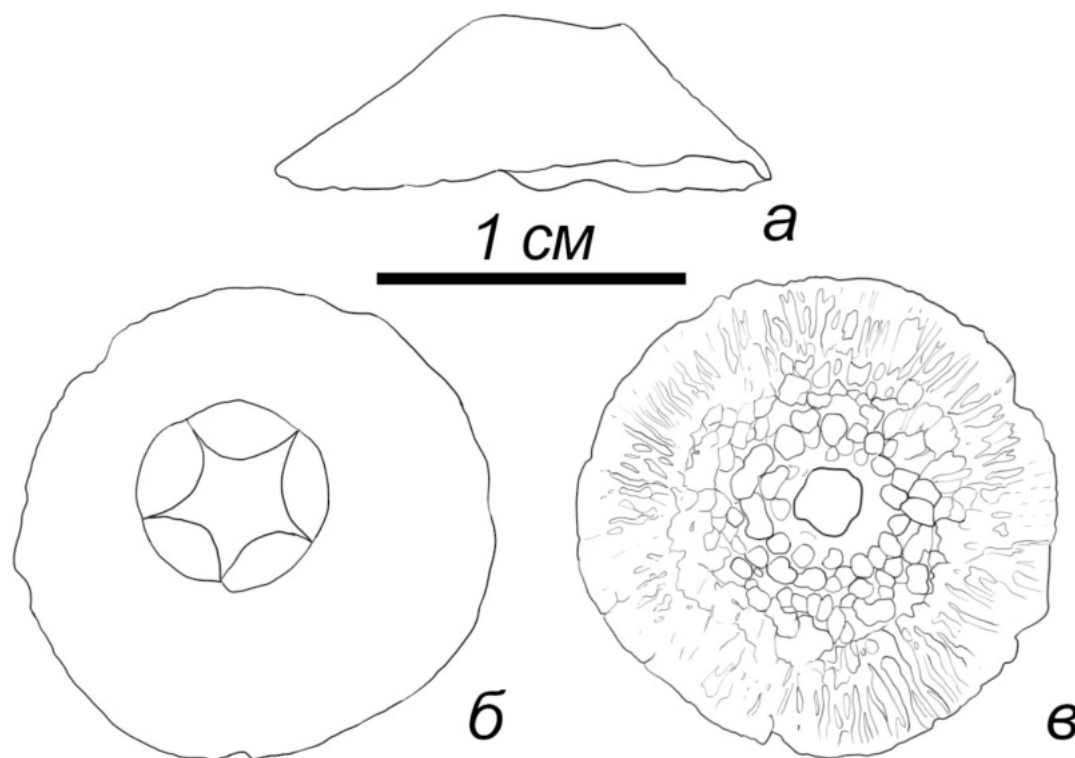


Рис. 32. Холдфаст морфотипа Cav-B подгруппы неветвящихся с внутренней полостью, экз. ПИН 4125/836: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. По: Anekeeva, Rozhnov, 2020.

Морфотип Cav-C

Описание: холдфасты с высокой проксимальной частью, разделенным на лопасти основанием, системой радиальных каналов во внутренней полости и широкими пятиугольным или звездчатым осевым каналом.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/949 (Табл. II, фиг. 4а — в, рис. 33). Холдфаст высотой от 6 до 10 мм, с основанием округлой формы, с широкими лопастями, разделяющимися по краям на мелкие лопасти, которые подворачиваются внутрь (наибольшая ширина до 14 мм). Округлая в сечении проксимальная часть расположена под небольшим углом относительно дистальной. Диаметр стеблевой фасетки до 9 мм. Сечение осевого канала звездчатое, ширина до 4 мм. Подошва неровная, слегка вогнутая, с отдельными выпуклыми выростами. Наблюдается система ветвящихся радиальных каналов, которые можно проследить по разрушенным участкам подошвы и — по краям основания — в проходящем свете.

Материал: 19 экземпляров хорошей и средней сохранности.

Изменчивость: могут варьировать размеры холдфаста в целом, относительная ширина осевого канала и его форма (от пятиугольной до звездчатой), а также степень развития подошвенного слоя, который может быть настолько тонким, что на нем отпечатывается рельеф радиальных каналов.

Сравнение: от наиболее похожего морфотипа Cav-D отличается более высокой проксимальной частью с более выраженным переходом от дистальной и пятилучевым сечением осевого канала.

Распространение: волховский горизонт («желтяки», «фризы»), низы кундаского горизонта; карьер Путилово, карьер Бабино, берега рек Лынны и Сяси.

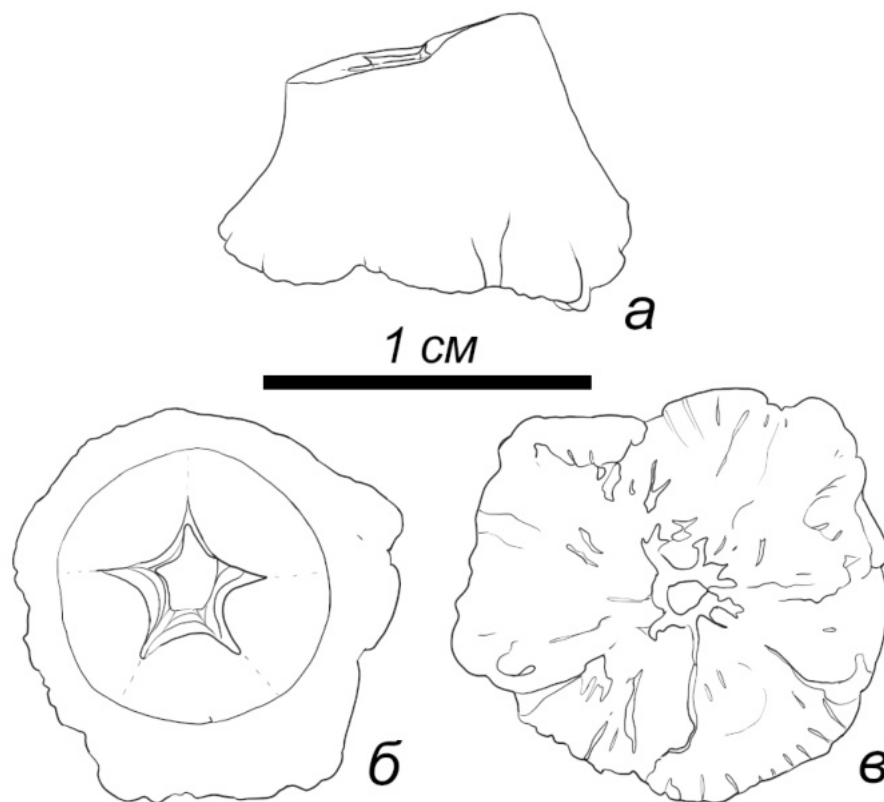


Рис. 33. Холдфаст морфотипа Cav-C подгруппы неветвящихся с внутренней полостью, экз. ПИН 4125/949: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. По: Anekeeva, Rozhnov, 2020.

Морфотип Cav-D

Описание: холдфасты с высокой проксимальной частью, разделенным на широкие лопасти основанием и широким круглым осевым каналом.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/946 (Табл. II, фиг. 5а — в, рис. 34). Холдфаст высотой от 4 до 6 мм, с округлым основанием (наибольшая длина до 11 мм), плавно переходящим в округлую в сечении проксимальную часть с почти вертикальными краями, расположенную под углом относительно дистальной. Диаметр стеблевой фасетки 10 мм. Сечение осевого канала круглое, с пятью небольшими (длиной до 0,5 мм) лучами; ширина до 5 мм. Основание вогнутое, делится на четыре слабовыраженных лопасти, одна из которых слегка подогнута. Подошва сохранилась частично. На разрушенных участках подошвы и в проходящем свете можно проследить ветвящиеся радиальные каналы.

Материал: 2 экземпляра, хорошей и средней сохранности.

Изменчивость: изменчивости подвержены общие размеры холдфаста.

Сравнение: от наиболее похожего морфотипа Cav-C отличаются меньшей высотой и круглым сечением осевого канала.

Распространение: нижняя и средняя часть волховского горизонта, карьер Бабино.

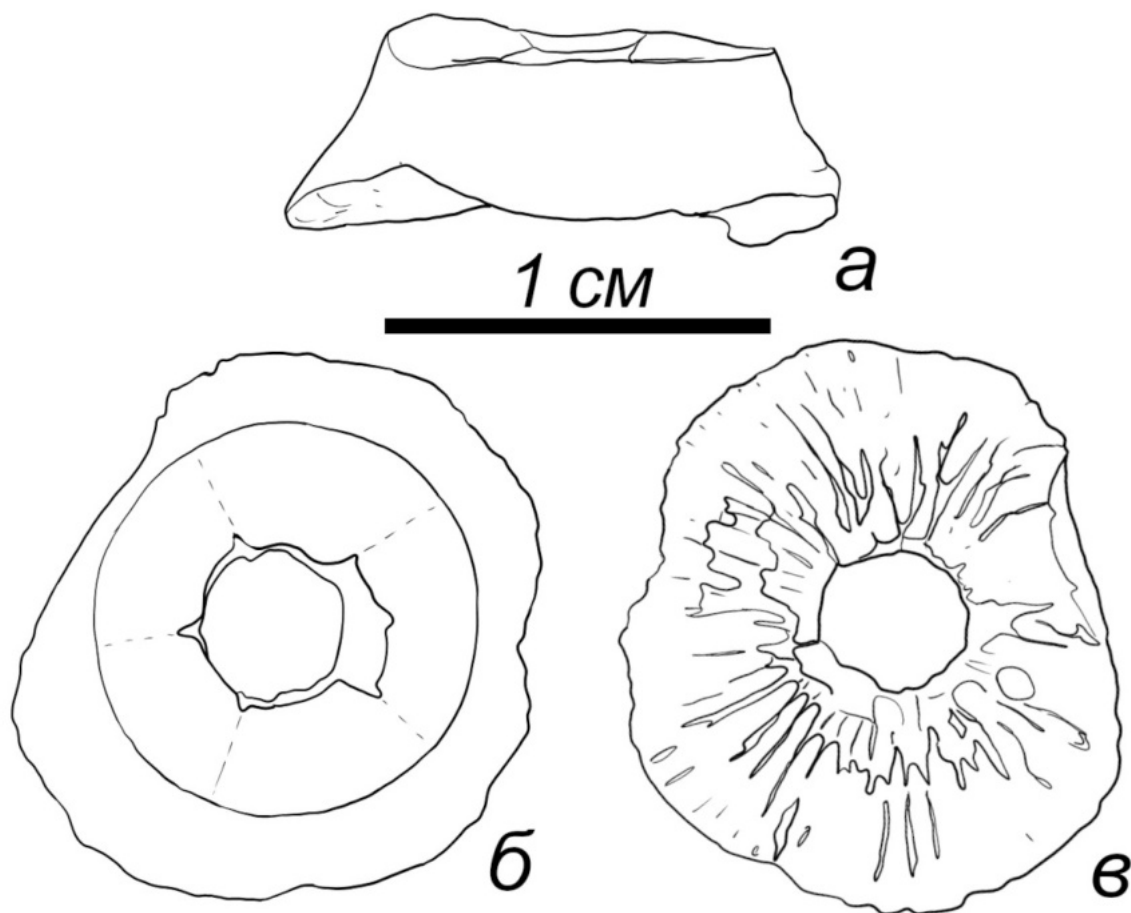


Рис. 34. Холдфаст морфотипа Cav-D подгруппы неветвящихся с внутренней полостью, экз. ПИН 4125/946: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. По: Anekeeva, Rozhnov, 2020.

Морфотип Cav-E

Описание: многотаблитчатые холдфасты с резко возвышающейся проксимальной частью, разделенным на лопасти основанием и широкими пятиугольным или звездчатым в сечении осевым каналом.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/823 (Табл. II, фиг. ба — в, рис. 35). Холдфаст высотой 5 — 9 мм, с пологим основанием округлой формы, разделенным на пять слабовыраженных лопастей (наибольшая ширина до 13 мм) и переходящим в округлую в плане проксимальную часть с почти вертикальными краями. Стеблевая фасетка диаметром 8 мм, скругленно-пятиугольная, с широким (до 6 мм) звездчатым (со скругленными концами лучей) осевым каналом. Поверхность фасетки расположена под углом относительно дистальной части

прикрепительного образования. Хорошо заметны границы между составляющими экземпляры табличками. Таблички, составляющие основание, неправильной формы и разных размеров; по направлению к стеблевой фасетке упорядочиваются и становятся горизонтально вытянутыми, скругленно-прямоугольными (с неровными границами). С дистальной стороны основание частично закрыто тонким подошвенным слоем, частично открыто. На внутренней стороне наблюдаются хорошо выраженные широкие ветвящиеся радиальные каналы, расположенные между перегородками примерно такой же ширины, расходящимися от внутренних углов осевого канала. По краям закрытой подошвы части основания данные желобки видны при рассмотрении в проходящем свете.

Материал: 5 экземпляров хорошей сохранности.

Изменчивость: встречаются экземпляры с более широким, пятиугольным осевым каналом и радиальной скульптурой на стеблевой фасетке.

Сравнение: от похожего по форме морфотипа Cav-C отличаются ярко выраженным многотаблитчатым строением.

Распространение: средняя и верхняя часть волховского горизонта; карьеры Путилово и Бабино, д. Извоз.

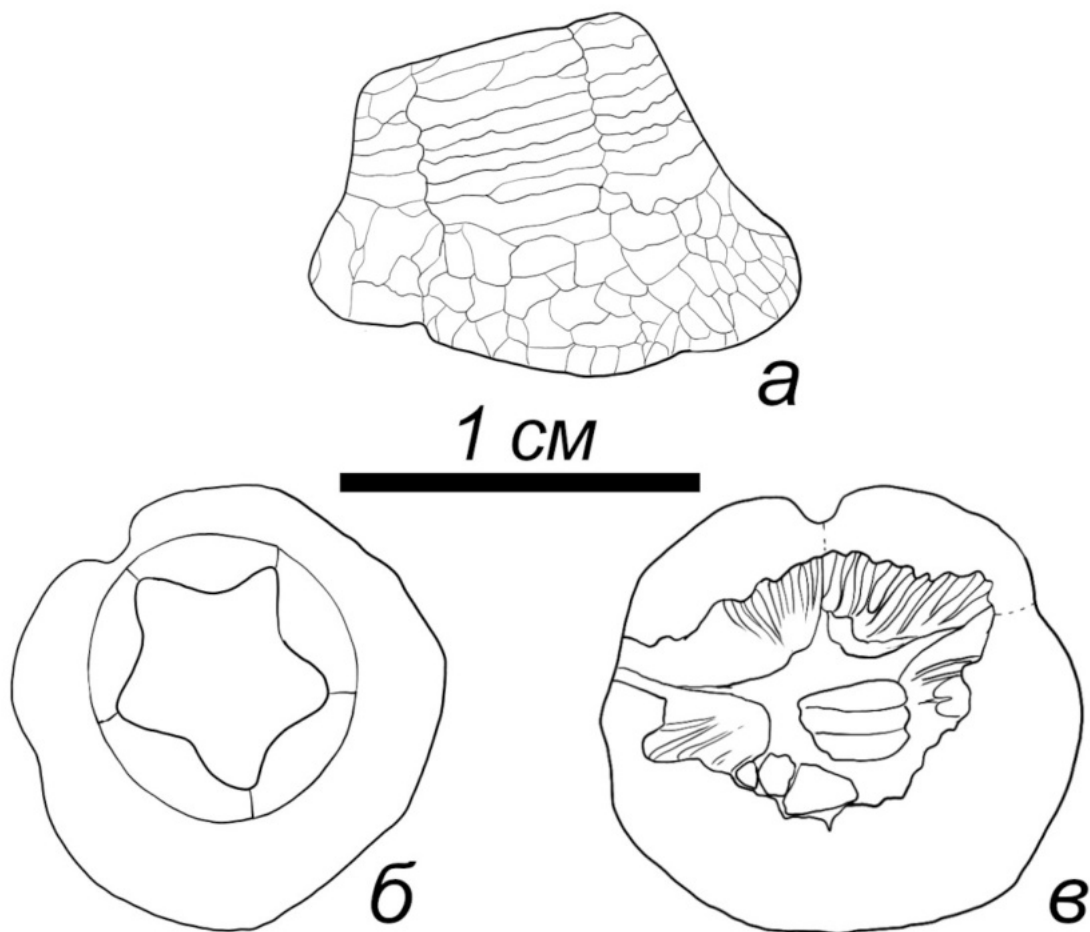


Рис. 35. Холдфаст морфотипа Cav-E подгруппы неветвящихся с внутренней полостью, экз. ПИН 4125/823: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. По: Anekeeva, Rozhnov, 2020.

Морфотип Cav-F

Описание: многотаблитчатые холдфасты куполообразной формы с возвышающейся стеблевой фасеткой, разделенным на широкие лопасти основанием и широким пятиугольным осевым каналом. Подошвенный слой прикрывает только краевую часть внутренней полости.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/838 (Табл. III, фиг. 1а, б, рис. 36). Холдфаст высотой 3 — 8 мм, с овальным в плане основанием, разделенным на три широкие лопасти (наибольшая длина до 18 мм). Дистальная часть полого возвышается к невысокой относительно нее овальной стеблевой фасетке с наибольшим диаметром 7,5 мм. Осевой канал широкий (ширина до 5,5 мм), округло-пятиугольный с отходящими от углов короткими лучами. Составляющие экземпляр таблички неправильной многоугольной формы и разных размеров; границы между ними прослеживаются не везде. Экземпляр прикреплен к породе.

Материал: 32 экземпляра хорошей и средней сохранности.

Изменчивость: часто имеют крупные размеры (длина основания до 40 мм), стеблевая фасетка у самых крупных экземпляров чаще всего не сохраняется; переход к проксимальной части может быть пологим или более резким. Границы между табличками могут быть выражены более или менее отчетливо. Могут иметь утолщенные стенки (до 4 мм) в проксимальной части. На поверхности некоторых экземпляров наблюдаются небольшие (0,1 мм и менее) отверстия, приуроченные в основном к границам табличек — поры либо следы сверления неких организмов. У одного из таких экземпляров обнаружены полые выросты внутри полости и на нижней части подошвенного слоя, которые можно интерпретировать как следы заражения паразитами.

Сравнение: от также многотаблитчатого морфотипа E отличается относительно большим объемом внутренней полости, за счет которого его форма стремится к куполообразной, и развитием подошвенного слоя только вдоль края этой полости, а также зачастую гораздо более крупными размерами.

Распространение: средняя и верхняя часть волховского горизонта, карьеры Путилово и Бабино, берега рек Лынны и Сяси; горизонт ухаку, берега реки Волхов близ с. Валим (единично).

Замечание: один из таких холдфастов найден соединенным с длинным участком стебля, сложенного отчетливо разграниченными пентамерами (рис. 37). Фрагменты подобных стеблей встречаются в отложениях волховского горизонта начиная с самой нижней его части.

Находки этого морфотипа из горизонта ухаку могут быть спутаны с плохо сохранившимися (утратившими верхнюю часть теки) экземплярами эдриоастероидей *Syathocystis plautinae* Schmidt, 1879, основание теки которых также является полым и бывает разделено на несколько лопастей. Однако при ближайшем рассмотрении холдфасты отличаются от этих остатков эдриоастероидей большей толщиной стенок, их многотаблитчатым строением и наличием септ во внутренней полости.

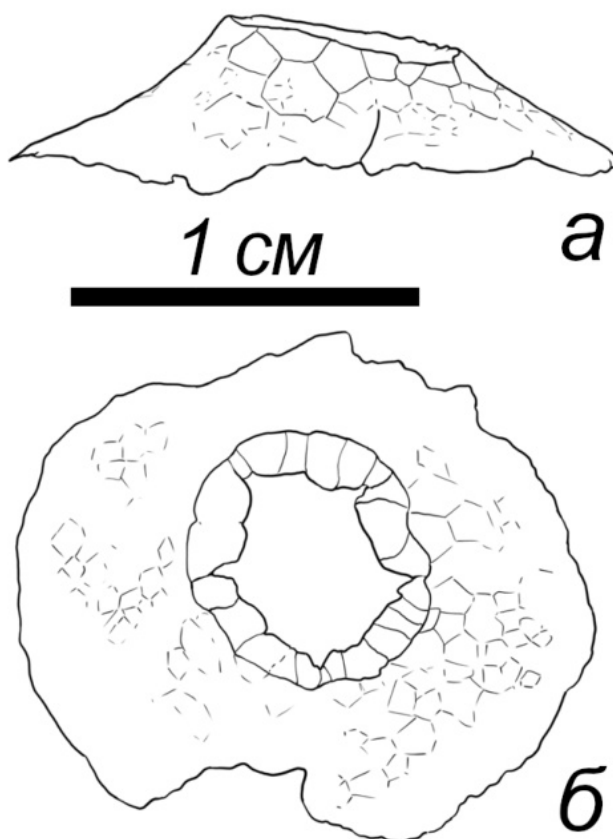


Рис. 36. Холдфаст морфотипа Cav-F подгруппы неветвящихся с внутренней полостью, экз. ПИН 4125/838: а — вид сбоку, б — вид сверху. По: Anekeeva, Rozhnov, 2020.



Рис. 37. Холдфаст морфотипа Cav-F (вид снизу), соединенный с дистальным участком стебля криноидеи (остальная часть скелета не обнаружена). Волховский горизонт (верхняя часть «дикарей»), карьер Путилово.

Морфотип Cav-G

Описание: многотаблитчатые холдфасты куполообразной формы с круглым в плане основанием без лопастей, маленькой утопленной стеблевой фасеткой, узким (но довольно широким относительно фасетки) пятиугольным в сечении осевым каналом и хорошо развитыми септами во внутренней полости.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/951 (Табл. III, фиг. 2а, б, рис. 38).

Куполообразный, слегка вогнутый в верхней части округлый в плане холдфаст высотой 2,5 мм и диаметром 6,5 мм. Стеблевая фасетка утоплена. Осевой канал широкий относительно стеблевой фасетки (при этом стебель тонкий относительно самого холдфаста), пятиугольный. Таблички разных размеров, многоугольные (в основном шестиугольные), с отчетливо различимыми границами. Часть табличек отсутствует, из-за чего хорошо видны развитые септы внутренней полости с расположенными между ними широкими ветвящимися радиальными каналами, отходящими от осевого канала. Под септами располагается подошва, наружное строение которой неизвестно, так как экземпляр прикреплен к боковой поверхности колонии мшанок.

Материал: четыре экземпляра хорошей и средней сохранности.

Изменчивость: изменчивости подвержены общие размеры холдфаста, степень выпуклости всего купола и выраженности границ между табличками, а также количество рядов табличек.

Сравнение: отличается от других многотаблитчатых холдфастов куполообразной формой, относительно маленькой вдавленной стеблевой фасеткой и сильно развитой системой радиальных каналов, септы между которыми занимают по высоте всю внутреннюю полость.

Распространение: кундаский-азерский и ухакусский горизонты, левый берег р. Волхова- в черте г. Волхов и выше по течению (близ с. Валим); идавереский горизонт, заброшенный карьер близ д. Клясино.

Замечание: холдфасты, сохранившиеся в виде открытых септ и лишённые табличек купола, иногда могут быть спутаны с остатками небольших дисковидных колоний мшанок *Assatkinella disca* Mannil, 1959, однако отличаются от них большей выпуклостью и отсутствием концентрической ребристости, а при рассмотрении под микроскопом — микроструктурой скелета.

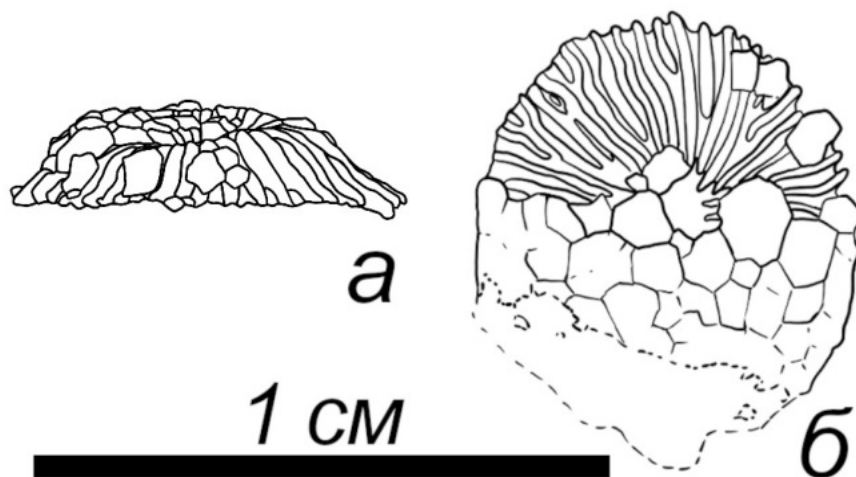


Рис. 38. Холдфаст морфотипа Cav-G подгруппы неветвящихся с внутренней полостью, экз. ПИН 4125/951: а — вид сбоку, б — вид сверху. По: Anekeeva, Rozhnov, 2020.

Морфотип Cav-H

Описание: разделенные на радиальные сектора многотаблитчатые холдфасты конической формы со скругленно-пятиугольным в плане основанием, маленькой пятиугольной стеблевой фасеткой и широким (относительно фасетки) пятиугольным в сечении осевым каналом.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/1037 (Табл. III, фиг. 3а, б, рис. 39). Конический, скругленно-пятиугольный в плане холдфаст высотой 4 мм и наибольшим диаметром 6 мм. Стеблевая фасетка скошенная, пятиугольная, наибольшим диаметром 1,8 мм. Осевой канал широкий (до 0,8 мм), пятиугольный. Холдфаст разделяется отчетливыми радиальными

границами на восемь неравномерных секторов. На боковой поверхности наблюдаются небольшие (около 0,2 мм диаметром) бугорки. Экземпляр прикреплен подошвой к нижней поверхности крупной колонии мшанок, поэтому строение подошвы и внутренних структур неизвестно, но на основании значительной ширины осевого канала можно предположить наличие внутренней полости.

Материал: единственный экземпляр хорошей сохранности.

Изменчивость: неизвестна.

Сравнение: от прочих морфотипов отличается конической формой и разделением на отчетливые сектора.

Распространение: йыхвиский горизонт, обнажение на р. Хревица ниже железнодорожного моста.

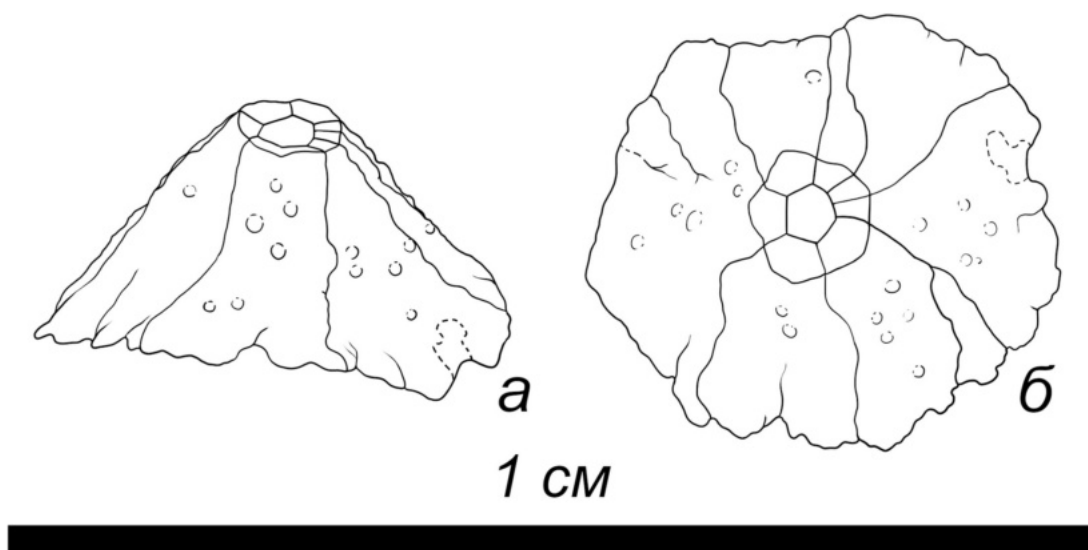


Рис. 39. Холдфаст морфотипа Cav-H подгруппы неветвящихся с внутренней полостью, экз. ПИН 4125/1037 : а — вид сбоку, б — вид сверху.

Морфотип Cav-I

Описание: пологие многотаблитчатые холдфасты, плавно переходящие в тетрамерный стебель с широким четырехлучевым сечением осевого канала.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/321 (Табл. III, фиг. 5а — в, рис. 40). Холдфаст в форме сложенной пополам лепешки со слабо выраженными лопастями по краям, наибольшей длиной до 5,5 мм и высотой до 2,5 мм. С одной стороны с заметным перегибом, с другой — полого переходит в дистальную часть стебля овального сечения, длиной 4 мм и шириной до 2 мм. Проксимальная часть холдфаста не обособлена, стеблевая фасетка не выражена. Границы между табличками отчетливо различимы; таблички неправильной формы по краям дистальной

части постепенно переходят в скругленно-прямоугольные таблички стебля. Осевой канал широкий, звездчатый четырехлучевой, шириной до 2 мм (лучи упираются в границы между тетрамерами). Большая часть подошвы недоступна для изучения, но на ее краю можно разглядеть предполагаемые остатки радиальных желобков.

Материал: единственный экземпляр хорошей сохранности.

Изменчивость: неизвестна.

Сравнение: от наиболее похожего морфотипа Cav-E отличается прежде всего тетрамерностью строения, а также невыраженностью стеблевой фасетки и пенькообразной проксимальной части.

Распространение: р. Лава, волховский горизонт среднего ордовика («желтяки»).

Замечание: помимо собственно описываемого холдфаста, известно несколько находок фрагментов тетрамерных стеблей, подобных сочлененному с ним фрагменту. Они происходят также из средней части волховского горизонта, из карьеров Бабино и Путилово.

Фото и рисунок данного экземпляра с одного ракурса были ранее опубликованы (Рожнов, 1988, рис. 1и; Табл. VI, фиг. 10).

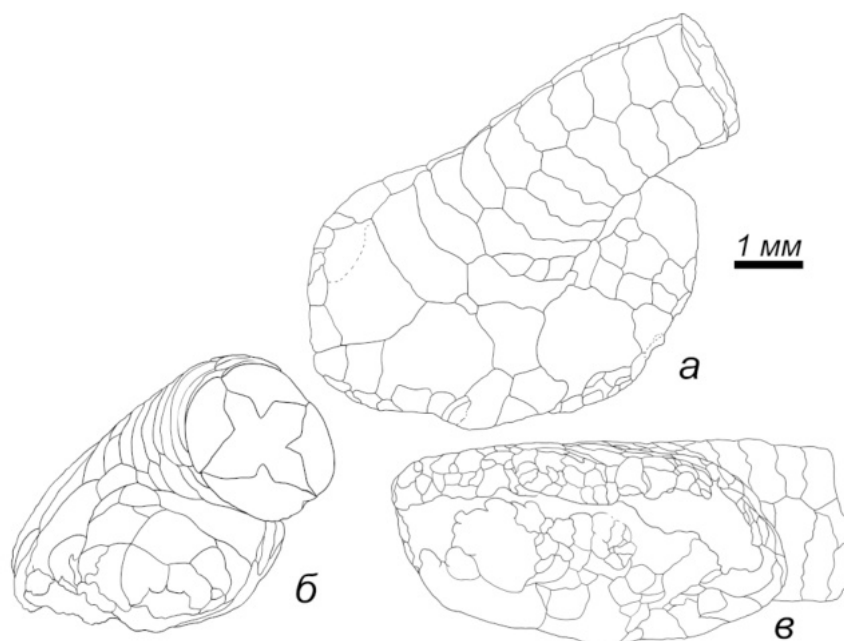


Рис. 40. Холдфаст морфотипа Cav-I подгруппы неветвящихся с внутренней полостью, экз. ПИН 4125/321: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу.

Морфотип Cav-J

Описание: многотаблитчатые холдфасты плоскоконической формы с округлым в плане основанием со слабовыраженными лопастями, выпуклой пятиугольной стеблевой фасеткой,

хорошо выраженными границами между упорядоченными табличками и узким звездчатым осевым каналом. Нижняя поверхность закрыта сплошной подошвой со следами радиальных структур, радиальные структуры также наблюдаются по краям холдфаста при рассмотрении в проходящем свете.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/1038 (табл. III, фиг. 4а, б, рис. 41). Холдфаст пологой конической формы, округлый в плане, диаметром до 11 мм и высотой до 4 мм. Основание слабо разделено на пять резко неравных по ширине лопастей. Переход между дистальной и проксимальной частью холдфаста не выражен. Стеблевая фасетка небольшая (шириной до 2 мм), пятиугольная, слегка выпуклая. Осевой канал узкий (шириной до 0,2 мм), звездчатый пятилучевой в сечении; от его углов отходят швы, разделяющие стеблевую фасетку на пять сегментов. Холдфаст сложен относительно упорядоченными крупными (длиной до 3 мм) вытянутыми многоугольными табличками, некоторые из которых производят впечатление состоящих из более мелких табличек.

Материал: два экземпляра хорошей сохранности и один предположительный (на основании звездчатого осевого канала, сходной упорядоченности табличек и близкого расположения) холдфаст ювенильной особи того же вида.

Изменчивость: один из двух полноразмерных экземпляров отличается скошенной стеблевой фасеткой и меньшей упорядоченностью табличек — что, видимо, является следствием прижизненной деформации. Предположительный холдфаст ювенильной особи отличается гораздо более плоской формой (высота менее миллиметра при наибольшем диаметре до 4 мм) и меньшим количеством табличек.

Сравнение: от наиболее похожего морфотипа Cav-G отличается конической формой, выпуклой стеблевой фасеткой и относительно более крупными табличками.

Распространение: кундаский-азериский горизонты (более точная привязка невозможна, так как образец найден в осыпи), левый берег р. Волхов в черте города Волхов, верхи волховского горизонта, карьер Путилово.

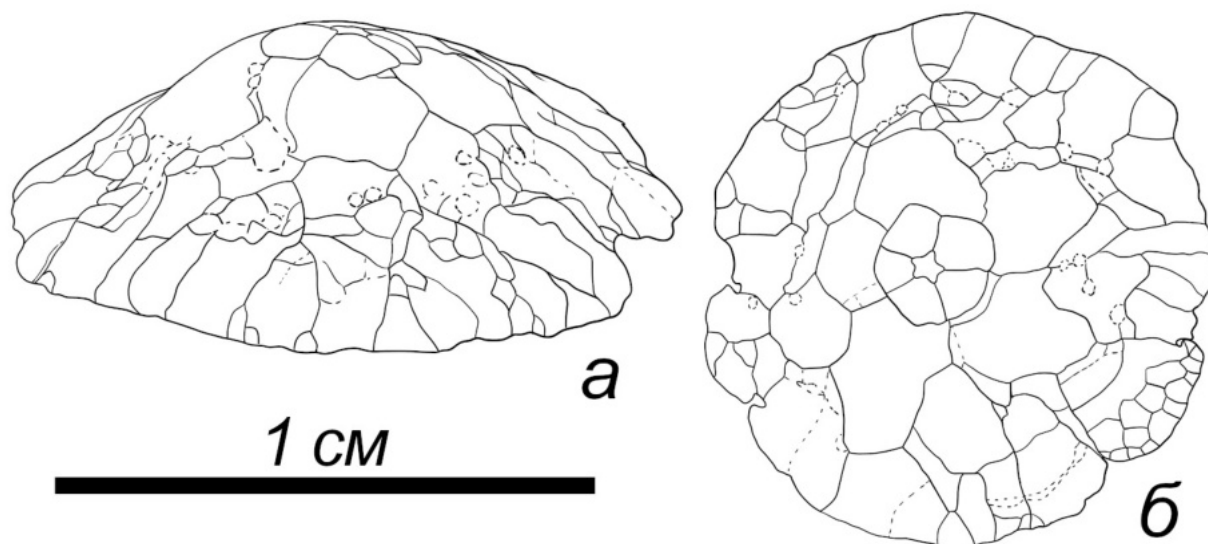


Рис. 41. Холдфаст морфотипа Cav-J подгруппы неветвящихся с внутренней полостью, экз. ПИН 4125/1038: а — вид сбоку, б — вид сверху.

Проблематичный морфотип неветвящейся группы

Среди имеющихся в коллекции холдфастов выделяется один экземпляр (рис. 42) из кундаско-азерского интервала (осыпь на левом берегу р. Волхова, в черте г. Волхов), заметно отличающийся своим внутренним строением. Первоначально он был описан как представитель «*Lichenocrinus*» (Anekeeva, 2019) и рассматривался в рамках морфотипа Cav-G, так как его внешний облик в целом сходен с обликом типичных «*Lichenocrinus*» (за исключением отсутствия выраженной стеблевой фасетки и большей выпуклости купола, что было принято за последствия деформации). Однако рентгеновская томография этого экземпляра (рис. 43) показала, что в его внутренней полости отсутствуют септы, а покровные таблички выглядят весьма массивными и выдающимися внутрь этой полости. Ввиду столь необычных морфологических особенностей нельзя утверждать с уверенностью, что данный экземпляр является холдфастом, а не текой какого-либо неизвестного прежде иглокожего. В случае, если данный экземпляр является холдфастом, его можно считать одним из вариантов морфогенетических предшественников специфических полых структур — лоболитов, в их интерпретации как образований, выполняющих функцию «якорей» (Gorzela et al., 2020) — на что указывает субсферическая форма и отсутствие септ во внутренней полости. В таком случае, можно предполагать, что происхождение даже таких специализированных структур приурочено к ордовикскому периоду, наряду с происхождением прочих морфотипов холдфастов. С другой стороны, прикрепление нижней

части этого экземпляра к створке брахиоподы и его массивные таблички явно отличают его от тонкостенных и неприкрепленных силурийских лоболитов.

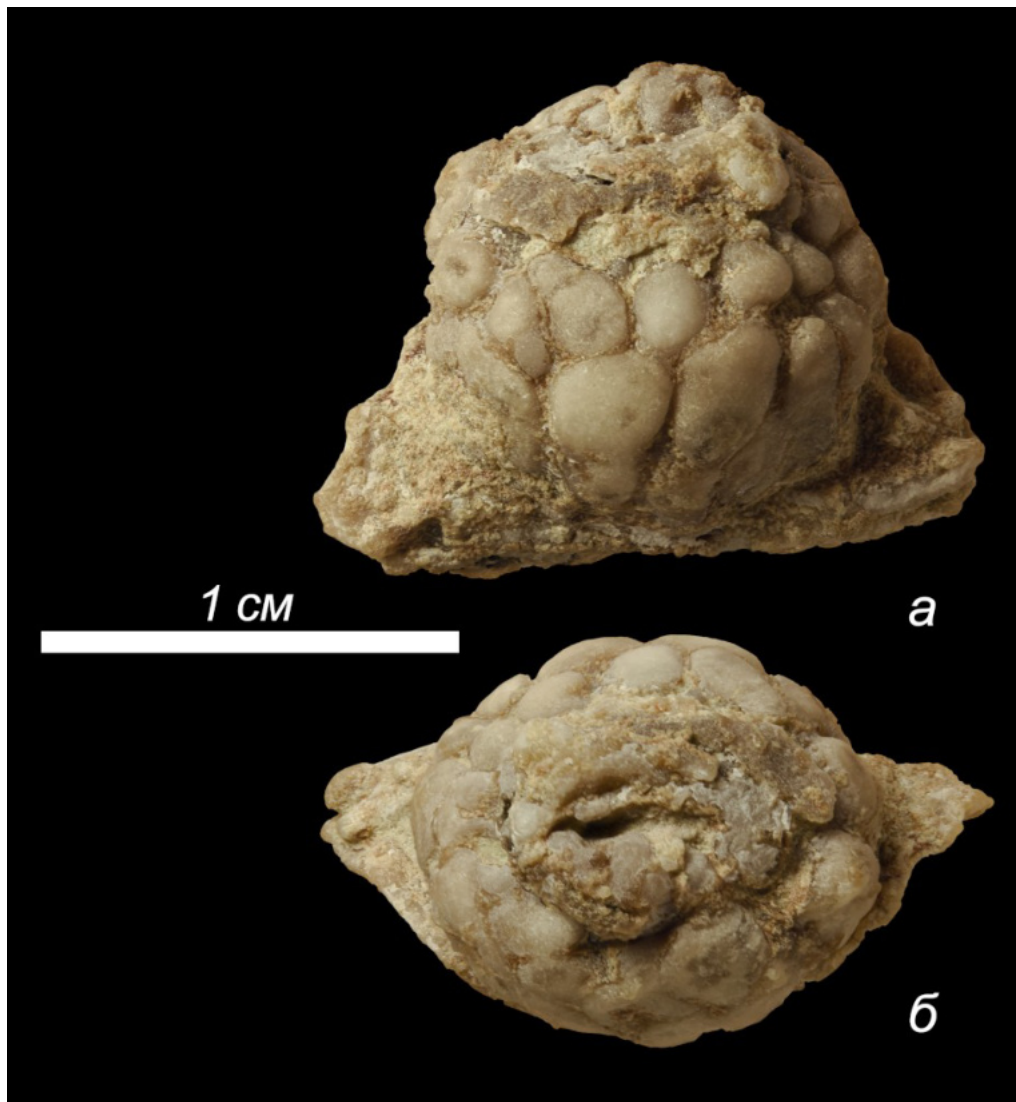


Рис. 42 . Фото проблематичной находки из интервала кунда-азери, берег р. Волхова в черте г. Волхов (а — вид сбоку, б — вид сверху).

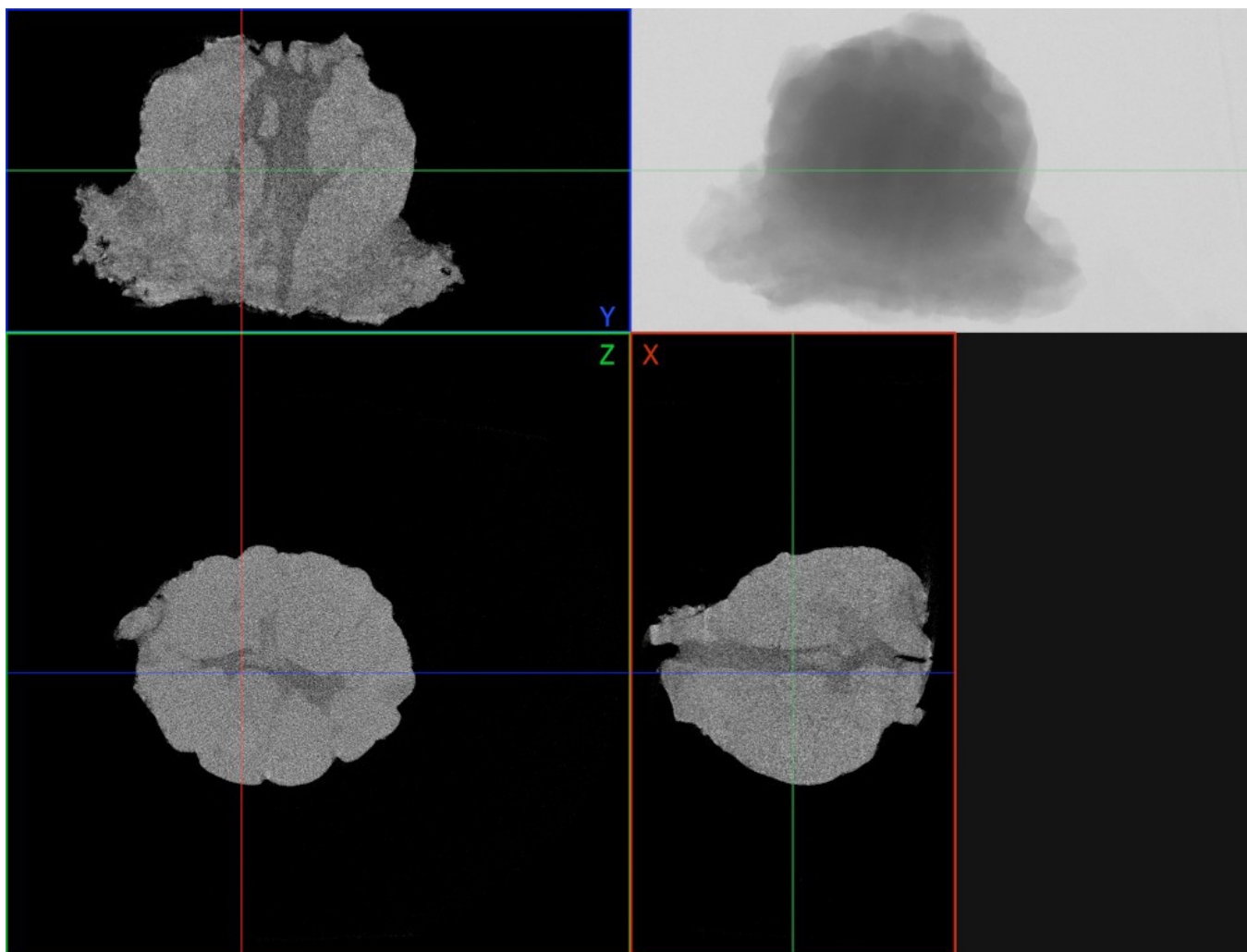


Рис. 43. Виртуальные срезы проблематичной находки из интервала кунда-азери, полученные методом рентгеновской томографии (цветными линиями обозначены плоскости сечения).

Группа ветвящихся холдфастов (*Radicularia*)

Морфотип Rad-A

Описание: пологие холдфасты с округлой в плане стеблевой фасеткой и основанием, разделенным на несколько лопастей, которые далее разветвляются на множество тонких отростков; с узким пятиугольным в сечении осевым каналом.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/964 (Табл. IV, фиг. 1а — в, рис. 44). Холдфаст овальной в плане (ограниченной за счет обломанных концов отростков) формы, диаметрами примерно 22 и 10 мм, высотой около 10 мм. Проксимальная часть приподнята на 2 мм; на ней наблюдаются два ответвления, перпендикулярные длинной оси дистальной части. Стеблевая фасетка овальная, с максимальным диаметром 3 мм и минимальным 2,5 мм, вогнутая (центральная часть частично разрушена), с узким (шириной до 0.25 мм)

пятиугольным отверстием осевого канала. Дистальная часть разделена на широкие лопасти, от краев и нижней поверхности которых отходят многочисленные тонкие цилиндрические корнеподобные отростки. На сколотых концах некоторых отростков наблюдается след круглого в сечении осевого канала.

Материал: 10 экземпляров (в том числе ювенильных) разной степени сохранности.

Изменчивость: встречаются экземпляры с более уплощенными отростками, на некоторых участках которых выражены границы между сегментами. Стеблевая фасетка может нести радиальную скульптуру.

Сравнение: от морфотипа Rad-B отличается узким осевым каналом и особенностями ветвления (отхождение тонких, часто уплощенных отростков от краев широких лопастей, а не корнеподобное ветвление цилиндрических отростков). Общей формой, сечением осевого канала и иногда наблюдающимися следами радиальной скульптуры на стеблевой фасетке сходен с морфотипом Hol-D подгруппы неветвящихся холдфастов без внутренней полости, отличаясь от него четырехлопастным в основе строением, более выраженным расчленением лопастей и наличием ответвлений осевого канала в корневидных отростках.

Распространение: волховский и кундаский горизонты (д. Симанково, карьер Путилово, карьер Бабино), азериский горизонт (д. Вильповицы, левый берег р. Волхов в черте г. Волхов).

Замечание: некоторые экземпляры, на основании четырехраздельного строения относимые к данному морфотипу, обнаруживаются прикрепленными к остаткам панцирей трилобитов (обычно мелкие, принадлежавшие, предположительно, ювенильным организмам), либо фрагментам стеблей криноидей, причем в последнем случае часто наблюдается охватывание этих фрагментов корневидными отростками и направленность фасетки к одному из их концов, указывающие на то, что прикрепление происходило при вертикальном (прижизненном) положении стебля-субстрата.

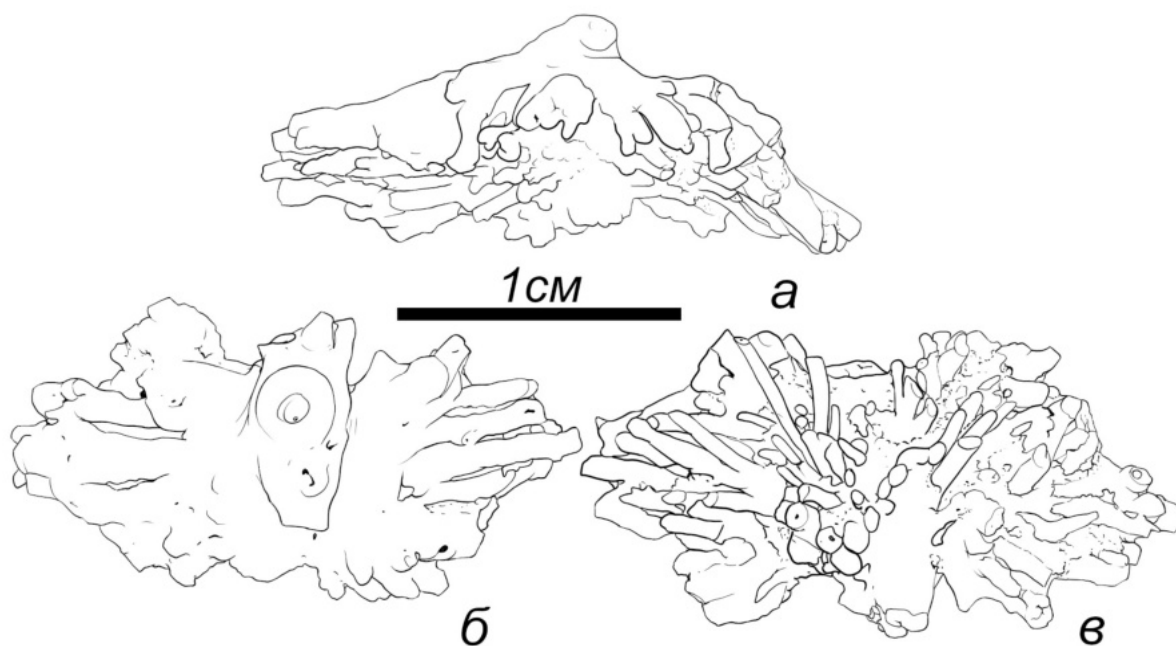


Рис. 44. Холдфаст морфотипа Rad-A группы ветвящихся, экз. ПИН 4125/964: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу (по: Anekeeva, Rozhnov, 2021).

Морфотип Rad-B

Описание: пенькообразные холдфасты с вертикальными или слегка выпуклыми боковыми сторонами и отходящими в дистальном и/или латеральном направлениях цилиндрическими ветвящимися корневидными отростками. Стеблевая фасетка овальной или скругленно-прямоугольной формы, часто с радиальной скульптурой. Осевой канал широкий, звездчатый. На поверхности холдфастов часто отчетливо видны границы между слагающими их табличками и члениками.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/858 (Табл. IV, фиг. 2а — в, рис. 45). Пенькообразный холдфаст с отвесными стенками и отходящими преимущественно в дистальном направлении вертикально или под небольшим углом цилиндрическими отростками. Стеблевая фасетка скругленно-прямоугольная, шириной до 10 мм, с выраженной радиальной скульптурой. Осевой канал широкий, звездчатый. Продолжения осевого канала в корневидных отростках узкие, пятилучевые и четырехлучевые в наблюдаемых сечениях. Наблюдается обрастание (мшанка на боковой поверхности, 1,5 мм ниже стеблевой фасетки).

Материал: более 200 экземпляров различной сохранности.

Изменчивость: наблюдается изменчивость в расположении корневидных отростков. Отростки могут отходить как преимущественно в дистальном направлении, так и

преимущественно в латеральном. У некоторых экземпляров они располагаются выраженными вертикальными рядами, приуроченными к лучам осевого канала и границам между пентамерами. Формы с таким отчетливо упорядоченным расположением отростков вдоль стебля можно рассматривать как переходные к морфотипу Rad-C. Помимо этого, некоторые экземпляры (Табл. IV, фиг. 3а — в) проявляют тенденцию к срастанию корневидных отростков между собой с образованием единой подошвы, на которой прослеживаются радиальные структуры. На поверхностях сочленения отростков также может наблюдаться радиальная скульптура, подобная таковой на стеблевых фасетках.

Сравнение: от морфотипа Rad-A отличается широким звездчатым осевым каналом и особенностями ветвления корневидных отростков. От морфотипов Rad-C и Rad-E отличается нерегулярно отходящими от стебля ветвящимися корневидными отростками, состоящими из члеников.

Распространение: в средней и верхней части волховского горизонта; большинство находок происходят из пачки «желтяки». Единичные находки из низов кундаского горизонта. Азериский горизонт (д. Вильповицы). Предположительные (точное определение затруднено из-за плохой сохранности) единичные находки из верхов латорпского горизонта и низов идавереского.

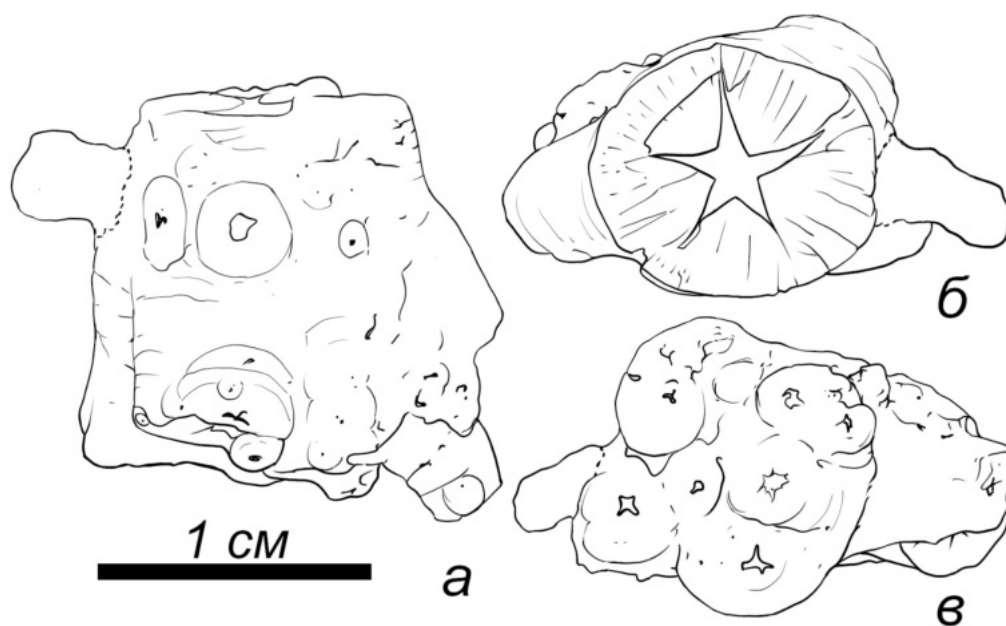


Рис. 45. Холдфаст морфотипа Rad-B группы ветвящихся, экз. ПИН 4125/858: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу (по: Anekeeva, Rozhnov, 2021).

Морфотип Rad-C

Описание: округлый в сечении членистый стебель со скругленно-пятиугольным сечением осевого канала и трубчатыми отростками, регулярно отходящими от члеников.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/929 (Табл. IV, фиг. 5а, б, рис. 46).

Цилиндрический, слегка изогнутый участок стебля длиной 18 мм., равномерной толщины (диаметр 3,5мм.). Осевой канал скругленно-пятиугольного сечения, диаметром 0,7 мм., слегка смещен к выпуклой стороне стебля. Границы между члениками отчетливо видны. Сочленовная поверхность покрыта радиальной скульптурой из выпуклых валиков; некоторые валики разветвляются надвое ближе к краю членика. Через каждые 2 — 4 членика от стебля в 2, реже 1 или 3 ряда отходят трубчатые выросты диаметром до 0,9 мм., большая часть которых располагается на выпуклой стороне стебля (только один — на противоположной, вогнутой). В зоне выростов членики слегка разрастаются в ширину, образуя на выпуклой части стебля приподнятые валики. Осевые каналы в выростах относительно широкие (до 0,5мм.), округлые в сечении.

Материал: три экземпляра хорошей сохранности.

Изменчивость: неизвестна.

Сравнение: от морфотипа Rad-B отличается регулярным отхождением одинаковых отростков непосредственно от члеников стебля. От морфотипа Rad-D отличается более широким, скругленным сечением осевого канала, менее смещенным от центра, а также отсутствием спирального завивания стебля и его уплощения.

Распространение: горизонт ухаку, карьер близ пос. Алексеевка и левый берег р. Волхов близ с. Валим.

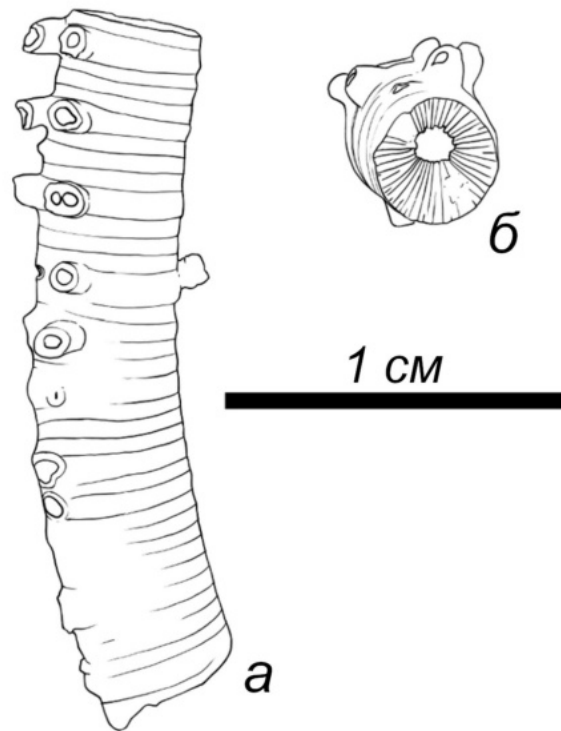


Рис. 46. Холдфаст морфотипа Rad-C группы ветвящихся, экз. ПИН 4125/929: а — вид сбоку, б — вид сверху (по: Anekeeva, Rozhnov, 2021).

Морфотип Rad-D

Описание: округлый в сечении, спирально завитой членистый стебель с узким пятиугольным сечением осевого канала и короткими лапчатыми отростками, регулярно отходящими от члеников.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/987 (Табл. IV, фиг. 4а — г, рис. 47; Rozhnov, 2021, Fig. 6). Дистальная часть стебля, двумя с половиной оборотами общей высотой 9мм обвивающая по спирали стебель другой криноидеи. Утолщается от дистального конца с 0,5 мм до 28 мм. Стебель округлый в сечении, со слегка уплощенной внутренней (прилегающей к обвиваемому объекту) частью. Проксимальная часть не обособлена, стеблевая фасетка не выражена. Осевой канал пятиугольный, узкий (диаметр 0,4 мм), смещен ко внутренней части. Сочленовная поверхность покрыта выраженной радиальной скульптурой в виде выпуклых валиков, некоторые из которых разветвляются надвое ближе к краю стебля. Границы между члениками отчетливо различимы. Толщина члеников варьирует от 0,3 мм в дистальной части до 0,7 мм в проксимальной. От члеников, с интервалом через 1 — 3 членика, по краям уплощенной внутренней части стебля отходят короткие (до 1 мм длиной) нерасчлененные выросты, некоторые из которых расширяются или слегка разветвляются на концах. В зоне выростов

членики слегка разрастаются в ширину, образуя по краям уплощенной части стебля приподнятые валики.

Материал: два экземпляра хорошей сохранности и несколько разрозненных фрагментов.

Изменчивость: спираль может быть более развернутой; стебель при этом менее резко утолщается от дистальной части к проксимальной. Выросты могут быть длиннее (до 2,5 мм) и оканчиваться более выраженными разветвлениями.

Сравнение: от морфотипа Rad-C отличается узким, более остроугольным сечением осевого канала, более явно смещенным от центра, а также наличием спирального завивания стебля и его уплощения на прилегающей к обвиваемому объекту стороне.

Распространение: горизонт ухаку, левый берег р. Волхов близ с. Валим.

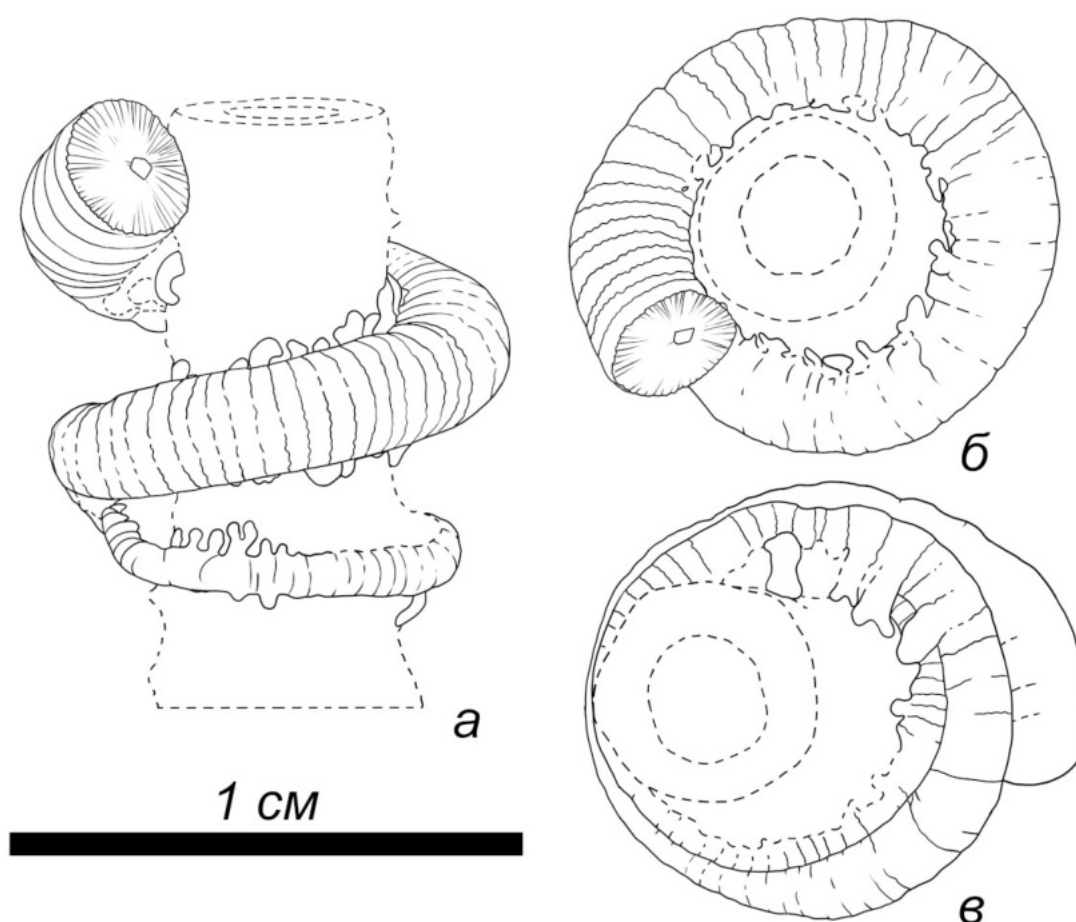


Рис. 47. Холдфаст морфотипа Rad-D группы ветвящихся, экз. ПИН 4125/987: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу.

Морфотип Rad-E

Описание: пятиугольный в сечении членистый стебель с широким пятилучевым сечением осевого канала и многочисленными длинными трубчатыми отростками, отходящими от него в местах границ между пентамерами.

Типичный представитель: Экз. ПИН 4125/1039 (Табл. IV, фиг. 6а, б, рис. 48). Дистальная часть стебля пятиугольного сечения, длиной около 12 мм (частично скрыта в породе), наибольшей шириной до 7 мм, сложена низкими (высотой до 0,5 мм) члениками. Осевой канал широкий (до 4 мм), сечение звездчатое пятилучевое. Проксимальная часть не обособлена, стеблевая фасетка не выражена. От углов осевого канала, соответствующих границам между пентамерами стебля, отходят частые, длинные (наблюдаемая длина до 53 мм), иногда дихотомически ветвящиеся трубчатые отростки диаметром до 1,8 мм, сложенные мелкими (наибольшей шириной от 0,2 до 0,7 мм) многоугольными табличками. Сечение осевого канала в отростках скругленно-пятиугольное в проксимальной их части, переходит в круглое в дистальной; с максимальной шириной до 1,2 мм. Фасетки прикрепления отростков на стебле вогнутые, несут радиальную скульптуру; одна фасетка соответствует пяти членикам.

Материал: четыре экземпляра хорошей и средней сохранности.

Изменчивость: могут различаться диаметр стебля и частота расположения отростков (у типичного экземпляра они располагаются непосредственно друг над другом; у двух из остальных могут иногда разделяться промежутками до 6 члеников, но обычно сближены).

Сравнение: от наиболее похожего марфотипа Rad-B отличается пропорциями осевого канала (более широкая центральная часть и короткие лучи); заметно большей упорядоченностью отростков, тесным расположением их вдоль участка стебля и более резкой обособленностью от него; формой и шириной сечений осевого канала в корневидных отростках; но заметнее всего — тем, что эти отростки сложены мелкими неупорядоченными многоугольными табличками, а не члениками.

Распространение: горизонт ухаку, левый берег р. Волхов близ с. Валим.

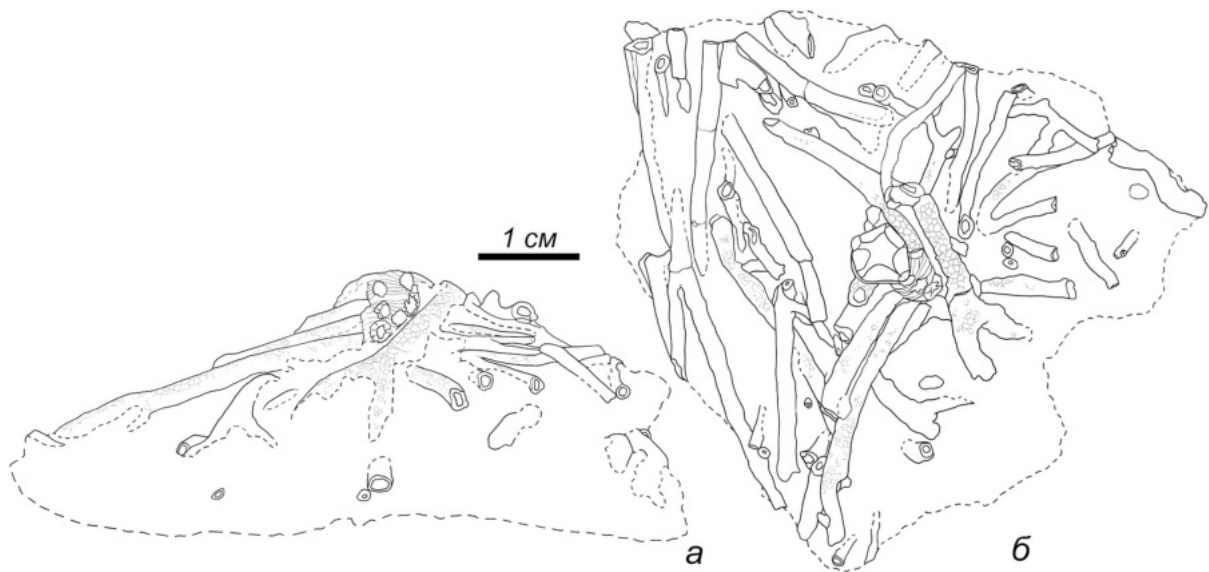


Рис. 48. Холдфаст морфотипа Rad-E группы ветвящихся, экз. ПИН 4125/1039: а — вид сбоку, б — вид сверху.

Глава 5. Сопоставление искусственной системы морфотипов прикрепительных образований с естественной системой иглокожих

Сопоставление холдфастов со стеблями и кронами, как уже упоминалось выше, затруднено в силу их зачастую раздельного нахождения (как правило, холдфасты сохраняются лучше прочих частей скелета из-за их большей общей прочности, непосредственно связанной с их функцией прикрепления к субстрату, а также из-за их расположения непосредственно на субстрате или в его толще, где меньше проявляются гидродинамические воздействия) и известной для многих стебельчатых иглокожих гетероморфности стеблей (форма и размеры члеников, выраженность их разнопорядковости, форма сечения стебля и осевого канала может значительно различаться в их проксимальной и дистальной частях, хотя порядок симметрии канала остается, видимо, тем же).

Относительно интеграции имеющихся в коллекции холдфастов в естественную систему иглокожих выдвинуты на данный момент следующие предположения:

Примитивные дисковидные монолитные холдфасты (морфотипы Hol-A, Hol-B, Hol-C) принадлежат, скорее всего, эокриноидеям (описаны несколько экземпляров *Rhipidocystis baltica* с холдфастами, имеющими монолитное строение, вогнутую фасетку и очень узкий осевой канал). Морфотип Hol-C с его округлым сечением осевого канала, вероятно, принадлежит

именно роду *Rhipidocystis*, для которого описаны формы сечения осевого канала от трехлопастной до округлой (Рожнов, 1989).

Монолитный холдфаст с трехлучевым сечением осевого канала (морфотип Hol-F) может принадлежать представителю ромбифер, для некоторых из которых характерны проявления трехлучевой симметрии в строении теки и стебля (в том числе какому-нибудь раннему предшественнику рода *Hemicosmites*, но не непосредственно *Hemicosmites*, так как строение их холдфастов, несмотря на трехлучевую симметрию, в остальном сильно отличается).

Дисковидные монолитные холдфасты с лопастями (морфотип Hol-G), имеющие звездчатое сечение осевого канала, могут принадлежать встречающимся рядом с ними в тех же песчанисто-глауконитистых изветнях латорпского горизонта криноидеям *Asterocrinus*. Эти криноидеи известны на данный момент только по членикам и фрагментам стеблей. Их членики — специфической звездчатой формы, с узким пятиугольным отверстием осевого канала, окруженным округлой вдавленностью. На сколах лучей этих члеников иногда наблюдаются небольшие круглые области темного цвета, вероятно, представляющие собой заполненные перекристаллизованным кальцитом проходившие внутри них ответвления осевого канала.

Холдфасты с широкими звездчатыми, пятиугольными или круглыми (со следами пентамерности) сечениями осевого канала — как неветвящиеся, так и ветвящиеся — в основном относятся к криноидеям. Среди них — холдфасты морфотипа Cav-G, схожие с американскими «*Lichenocrinus*», для которых подтверждена принадлежность к криноидеям (прежде всего цинциннатикринидам (Warn, Strimple, 1977), хотя не исключено, что они могли принадлежать и криноидеям других групп (Brower, Veinus, 1978)) и небольшой многотаблитчатый холдфаст с сохранившимся дистальным участком тетрамерного стебля (морфотип Cav-I), который на основании специфического строения стебля относится к роду *Tetragonocrinus*, известному не только по фрагментам стебля, но и по кронам (Рожнов, 1988).

Также к криноидеям относятся и фрагменты стеблей с регулярно отходящими от члеников отростками-предшественниками циррей. В том числе морфотип Rad-D группы ветвящихся — описанный как представитель миелодактилид прикрепляющийся путем обвивания объектов стеблем *Valimocrinus*.

Ветвящиеся холдфасты морфотипа Rad-E с многочисленными сложенными мелкими многоугольными табличками отростками и широким пятилучевым осевым каналом, предположительно, относятся к иокринидным криноидеям, и могут быть сопоставлены с часто встречающимися в тех же отложениях пентамерными члениками и фрагментами стеблей рода *Baltocrinus*, для которых известна гетероморфность стебля с переходом от пятиугольной формы

с широким осевым каналом через пятиугольную с узким до округлой с узким в дистально-проксимальном направлении.

Для неветвящегося с внутренней полостью (наличие которой предполагается из-за относительно большой ширины осевого канала) холдфаста морфотипа Cav-H, на основании его секторного строения, сходного с наблюдающимся у холдфаста голотипа *Protocrinites yakovlevi*, можно рассматривать принадлежность к роду *Protocrinites*.

Самые простые и мелкие (1 — 4 мм) холдфасты, не имеющие каких-либо выраженных диагностических признаков и в связи с этим не выделяющиеся в конкретные морфотипы и не сопоставляющиеся с конкретными таксонами, предположительно, принадлежали ювенильным формам разных иглокожих — вероятно, не только прикрепленных, но и свободноживущих, проходивших в своем развитии прикрепленную стадию наподобие современных бесстебельчатых морских лилий.

Еще одна любопытная находка длинного стебля, сочлененного с холдфастом морфотипа Cav-F (рис. 37) хотя и не позволяет сопоставить ее с известными по кронам видами, демонстрирует существенную для дальнейших попыток такового сопоставления особенность: пентамерное строение стебля на большом (возможно, всем) его протяжении, а не только в прилегающей к холдфасту дистальной части, как можно было предположить исходя из характерной для многих других стеблей гетероморфности.

Изучение микроструктуры стереома холдфастов не выявляет никаких дополнительных диагностических признаков, на основании которых можно было бы отнести определенные морфотипы к определенным таксонам иглокожих. В обеих группах и обеих подгруппах неветвящейся группы строение стереома (рис. 49) однообразно, причем одинаково как на стеблевой фасетке, так и на подошве, а также на сколах и фасетках корневидных отростков ветвящихся морфотипов и на шлифовках (надо отметить, что это не является следствием особенностей сохранности и методов обработки образцов, так как на некоторых других скелетных элементах иглокожих из тех же местонахождений, подвергавшихся подобной обработке, обнаруживается более разнообразное строение стереома). Ячейки стереома овальные, размерами примерно 10X8 μm ; могут быть более или менее округлыми или угловатыми в зависимости от степени протравки образца уксусной кислотой; иногда с более мелкими (0,5 — 2 μm) отверстиями в стенках. В некоторых случаях наблюдается радиальная (от отверстия осевого канала к краям холдфаста) упорядоченность в расположении рядов ячеек. Также на снимках с большим увеличением можно отчетливо наблюдать меандрирующие границы между табличками.

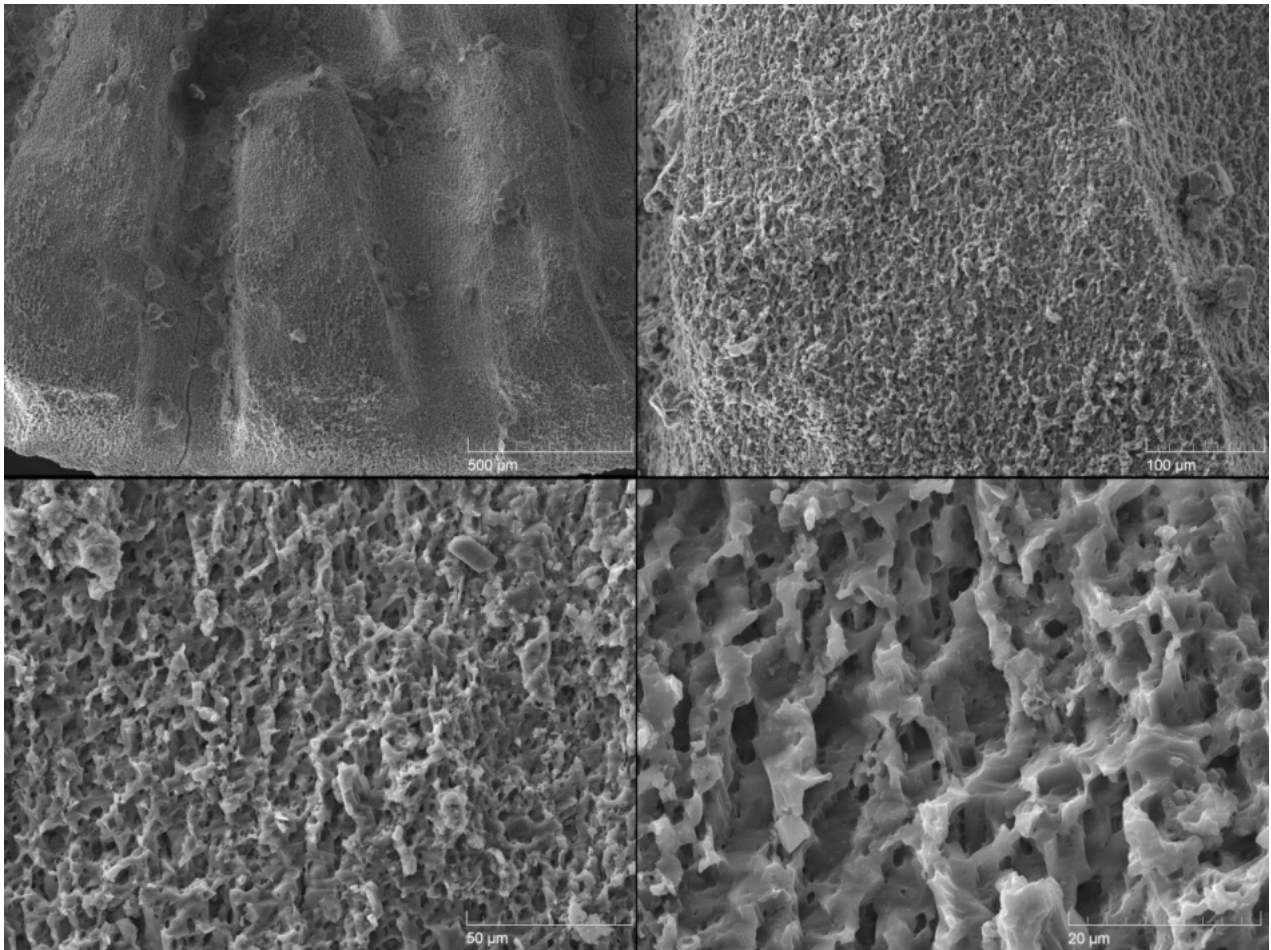


Рис. 49. Снимки микроструктуры стереома нижней поверхности септы холдфаста морфотипа Cav-C из подгруппы ветвящихся с внутренней полостью.

Глава 6. Стратиграфическая и фациальная приуроченность основных морфотипов прикрепительных образований

Наиболее простые морфотипы холдфастов, относящиеся к подгруппе неветвящихся монолитных, начинают встречаться на территории Ленинградской области в отложениях латорпского горизонта — среди первых в данной местности остатков иглокожих вообще. Морфотипы Hol-A, Hol-B, Hol-C и Hol-G этой подгруппы приурочены к уплотненным участкам известково-песчанистого грунта и первым поверхностям твердого дна близ границы латорпского и волховского горизонтов, в том числе поверхности «стекло», по которой проводится эта граница. В то время как первые три морфотипа продолжают свое существование и в волховском горизонте, прикрепляясь к поверхностям твердого дна и отдельным твердым объектам, наименее древние находки морфотипа Hol-G приурочены к поверхности «стекла» и выше он не встречается (рис. 50).

Холдфасты морфотипов Hol-D, Hol-E и Hol-F этой подгруппы, а также Cav-C, Cav-D, Cav-E и Cav-F подгруппы неветвящихся с внутренней полостью, приурочены к вышележащим поверхностям твердого дна или некоторым твердым объектам (остатки раковин головоногих моллюсков и брахиопод, колониям мшанок, холдфастам других иглокожих). Особенно разнообразны и многочисленны находки близ биогермов волховского горизонта, начиная с поверхности «буток» и в слоях «желтяков». Холдфасты морфотипов Cav-A и Cav-B происходят, по всей видимости, с поверхностей уплотненного дна, хотя из-за небольшого количества находок сложно судить, насколько это для них типично. Для них характерны отличия от прочих морфотипов этой подгруппы в строении дистальной части: относительно пологая форма (вероятно, связанная с увеличением площади для лучшей опоры на грунт), полное отсутствие подошвы и специфические внутренние структуры: очень часто расположенные и узкие, изгибающиеся радиальные желобки у морфотипа Cav-A и выстилающие полость таблички у морфотипа Cav-B, на свободной от которых части внутренней поверхности радиальные желобки тоже узкие и часто расположены.

Морфотип Cav-G подгруппы неветвящихся с внутренней полостью обнаруживается в отложениях кундаского-идавереского горизонтов; при этом в ухакуском он встречается на колониях мшанок (в других случаях — на створках брахиопод), причем один из экземпляров был найден на боковой поверхности полушаровидной колонии, что может свидетельствовать о поселении его уже после гибели этой колонии и ее переворачивания, а возможно и

размытия и переотложения из нижележащих слоев. Схожие холдфасты из среднего и верхнего ордовика Эстонии (Хинтс и др., 1989) прикреплялись, как правило, к створкам брахиопод. Единственный экземпляр морфотипа Cav-N этой подгруппы происходит из йыхвиского горизонта и обнаружен на нижней поверхности крупной полушаровидной колонии мшанок, что явно свидетельствует о поселении его уже на перевернутой, погибшей, а возможно и переотложенной колонии. Как переворачивание колоний мшанок, так и возможный размыв нижележащих слоев указывают на особенно активные гидродинамические условия в местах обитания организмов, которым принадлежали холдфасты данных морфотипов.

Морфотип Rad-A группы ветвящихся происходит главным образом из отложений волховского и кундаского горизонта. Он обнаруживается как на мягких грунтах, так и на твердых поверхностях, хотя на последних достигает меньших размеров. Особенный интерес представляют экземпляры этого морфотипа, закрепляющиеся на фрагментах стеблей других иглокожих, обвивая их своими корневидными отростками (рис. 51). Судя по тому, что отростки этих экземпляров обвивают стебель-субстрат со всех сторон, а стеблевые фасетки ориентированы в сторону одного из концов фрагмента стебля, эти холдфасты закреплялись на стеблях живых организмов, находившихся в их прижизненном вертикальном положении, а не лежавших на поверхности грунта остатках (Анекеева, 2023). Помимо этого, некоторые находки на твердых субстратах мелких (до 4 мм) холдфастов ювенильного облика, на которых многие детали строения неразличимы, можно условно отнести к данному морфотипу на основании четырехраздельного строения дистальной части.

Морфотип Rad-B группы ветвящихся очень широко распространен в отложениях волховского горизонта, являясь основным по количеству находок в средней и верхней частях горизонта (только в промывках породы из глинистого ядра геккерова горба в Симанково были обнаружены сотни экземпляров). Холдфасты этого морфотипа приурочены к мягким и уплотненным грунтам, зачастую обнаруживая зависимость деталей морфологии от типа грунтов: у экземпляров, закреплявшихся на мягком глинистом грунте, корневидные отростки направлены преимущественно в дистальном направлении, тогда как у происходящих с грубозернистых уплотненных грунтов, характерных для пачки «фризы» — в латеральном. Кроме того, фрагменты ветвящихся холдфастов, сходных с этим морфотипом, обнаруживаются в отложениях верхней части латорпского горизонта (глауконитовых известковых песчаниках пачки «дикари»). Достоверно отнести эти фрагменты к данному морфотипу невозможно из-за их плохой сохранности (отсутствия стеблевой фасетки), однако эти находки указывают на то, что группа ветвящихся холдфастов возникла на территории

Балтийского палеобассейна ранее, чем предполагалось прежде (Anekeeva, 2021; Anekeeva, Rozhnov, 2021) — начиная с конца латорпского, а не начала волховского времени.

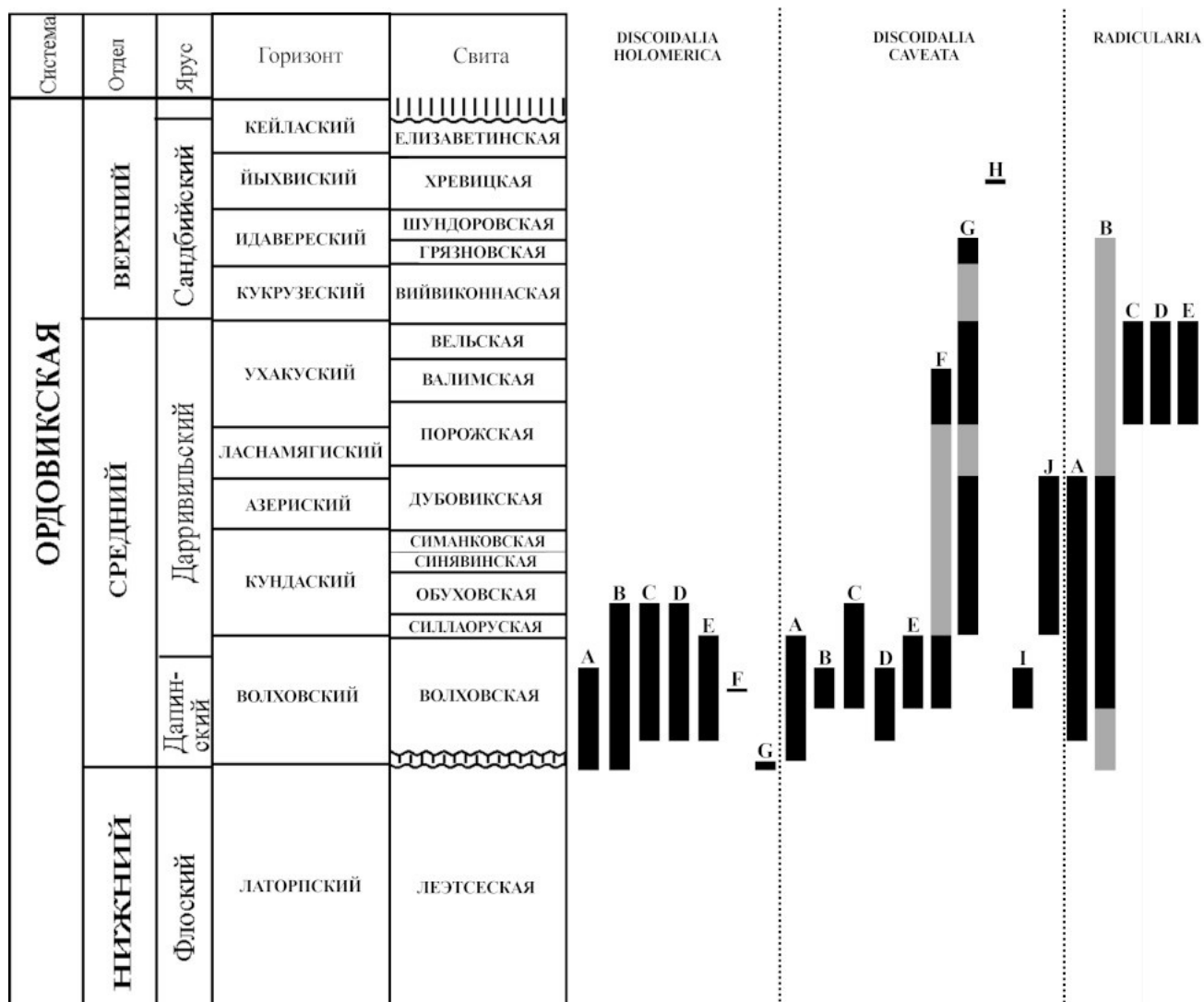


Рис. 50. Стратиграфическое распространение морфотипов холдфастов (на стратиграфической схеме по: Дронов и др, 2012, с изменениями). Черными участками линий показаны интервалы, из которых происходят ископаемые находки; серыми — интервалы, в которых находок либо нет, однако имеются находки из ниже- и вышележащих отложений, либо они фрагментарны и отнесение к конкретному морфотипу лишь предположительное.



Рис. 51. Экземпляры морфотипа Rad-A группы ветвящихся, обхватывающие корневидными отростками стебель другого иглокожего (по: Анекеева, 2023).

Морфотип Rad-C группы ветвящихся встречается в отложениях горизонта ухаку, в виде немногочисленных естественным образом «отпрепарированных» фрагментов, из-за чего сложно судить о его связи с определенным типом грунтов.

Морфотип Rad-D группы ветвящихся встречается в отложениях горизонта ухаку. Эти холдфасты обнаруживаются закрепленными на фрагментах стеблей криноидей, причем, как и в случае некоторых экземпляров морфотипа A той же группы, судя по полному обвиванию ими стебля-субстрата и явной направленности проксимальной части в сторону одного из концов фрагмента стебля, а не перпендикулярно его оси, можно заключить, что это обвивание происходило вокруг прижизненно вертикально расположенного стебля. Асимметричность расположения осевого канала и циррей, смещенных ко внутренней

стороне завитка, указывают на специализацию этого морфотипа холдфастов к закреплению данным образом, в отличие от холдфастов морфотипа А, которые могли закрепляться на любых поверхностях.

Морфотип Rad-E группы ветвящихся обнаружен в толще глинистого известняка, в отложениях горизонта ухаку. Его многочисленные корневидные отростки пронизывают толщу породы в разных направлениях, что свидетельствует о поселении на мягком грунте.

Таким образом, можно утверждать, что стебельчатые иглокожие балтийского палеобассейна в течение раннего-среднего ордовика освоили все доступные им типы субстратов — твердые (поверхности твердого дна, остатки скелетов других организмов), уплотненные и мягкие. За некоторыми исключениями (морфотипы Cav-A и Cav-B неветвящихся с внутренней полостью, Rad-A и Rad-D ветвящихся), прослеживается явная тенденция приуроченности холдфастов группы неветвящихся к твердым субстратам и группы ветвящихся — к мягким или уплотненным.

Глава 7. Становление морфологического разнообразия прикрепительных образований в контексте связи эволюции стебельчатых иглокожих и развития морских грунтов на территории Балтийского палеобассейна в ордовике

Дифференциация стеблей бластозойных иглокожих, начавшаяся раньше, чем у кринозойных, и происходившая, согласно Дж. Спринклу, еще в кембрии, не оказала заметного влияния на разнообразие холдфастов — кроме появления их монолитной, а не многотаблитчатой (характерной для гогиид), дисковидной разновидности у некоторых зокриноидей (К. Бретт (Brett, 1981) также указывает на преобразование многотаблитчатых кембрийских холдфастов в монолитные, что обеспечивало их упрочнение). Все они были представлены простыми дисковидными формами без выраженных внутренних структур. Однако с конца раннего-начала среднего ордовика, вместе с дифференциацией стеблей криноидей и увеличением разнообразия их строения, начинает увеличиваться и разнообразие строения холдфастов, и к концу среднего ордовика появляется большинство их известных морфотипов. Причем глобальное видовое разнообразие иглокожих в целом, согласно исследованиям Спринкла и Гинсбурга (Sprinkle, Guensburg, 2004), начинает резко увеличиваться гораздо позже — с конца среднего и особенно начала верхнего ордовика, к

каковому промежутку времени как раз относятся некоторые особенно интересные морфотипы из описываемых в данной работе. Увеличение разнообразия криноидей и других стебельчатых иглокожих в ордовике происходит в рамках глобального, но протяжённого во времени (с различными датировками его начала в разных палеогеографических областях) увеличения биоразнообразия многих групп организмов, известного как Великая Ордовикская Радиация, которое, в свою очередь, связывается с такими явлениями как увеличение содержания кислорода в морской воде, глобальное похолодание (что органично соотносится с предыдущим пунктом, так как понижение температуры способствует растворимости кислорода в воде) и даже интенсивными метеоритными бомбардировками.

На территории Ленинградской области первые признаки увеличения разнообразия прикрепительных образований отмечаются еще в верхах латорпского горизонта, где обнаруживаются, наряду с простыми монолитными дисковидными холдфастами морфотипов Hol-A, Hol-B и Hol-C, холдфасты с выраженными лопастями по краям, относительно широкими осевыми каналами и следами радиальных структур на дистальной поверхности (морфотип Hol-G), а также фрагменты корневидных отростков, предположительно, принадлежавших холдфастам морфотипа Rad-B. Выше, в волховском горизонте, уже не обнаруживается холдфастов этого морфотипа, но сохраняются монолитные дисковидные (Hol-A, Hol-B, Hol-C) и появляется множество других, с развитыми внутренними полостями и корневидно ветвящихся, достигающих особенно разнообразия в средней и верхней его частях — пачках «желтяки» и «фризы». В кундаское время число и разнообразие холдфастов уменьшаются, однако все еще продолжают появляться новые морфотипы (Cav-G подгруппы неветвящихся с внутренней полостью). Из горизонта ухаку происходят ветвящиеся формы, переходные к распространившимся позднее повсеместно формам с настоящими циррями — с регулярно отходящими от члеников отростками (морфотип Rad-C ветвящихся) или с отростками, отходящими от специализированных фасеток, расположенных на протяжении нескольких члеников (морфотип Rad-E ветвящихся), а также находки свернутых участков стеблей, закреплявшихся на стеблях других криноидей путем их обвивания (морфотип Rad-D ветвящихся).

Появление и распространение новых морфотипов холдфастов непосредственно связано как с эволюционными тенденциями самой группы стебельчатых иглокожих, так и с изменениями палеоэкологических обстановок. Переход некоторых иглокожих к поглощению более крупных пищевых частиц за счет увеличения ширины щесборных желобков происходил в тесной связи с увеличением общих размеров их кроны — что требовало развития мощного стебля, способного поднять щесборный аппарат над грунтом и

обеспечить доступность больших объемов воды для фильтрации, а следовательно и мощного холдфаста, способного закрепить этот стебель на дне. Именно появление в ордовике класса криноидей, которым, предположительно, принадлежит большинство описанных морфотипов холдфастов, знаменует начало формирования метровой придонной ярусности (Ausich, Bottjer, 1982), тогда как кембрийские стебельчатые иглокожие могли подниматься над поверхностью дна не более чем на 15 сантиметров (Рожнов, 1993). Здесь сыграли свою роль конструктивные преимущества членистого стебля перед нерегулярно-таблитчатой ножкой, делающие его одновременно более прочным и более гибким, что позволяло значительно увеличивать длину относительно толщины. Сопутствующее развитию зональности увеличение плотности поселения организмов, вместе с увеличением их размеров, приводило к росту кальцитовых продуктивности сообществ — что способствовало насыщению грунта известковым детритом и его ускоренной цементации в гидрохимических условиях среднеордовикских палеобассейнов, приводящей к формированию поверхностей твердого дна. В свою очередь, эти поверхности служили наиболее подходящим субстратом для прикрепления иглокожих (большинство неветвящихся морфотипов, наряду с некоторыми экземплярами морфотипа Rad-A группы ветвящихся и многочисленными мелкими холдфастами предположительно ювенильных особей, приурочено к твердым объектам). Таким образом, между грунтами и населяющими их сообществами организмов возникла и поддерживалась положительная обратная связь (рис. 52) (Rozhnov, Palmer, 1996; Rozhnov, 2002, 2018; Anekeeva, Rozhnov, 2019b). Значительную роль в возникновении и становлении этой обратной связи играли сообщества цианобактерий, обильно заселявшие поверхность морского дна в условиях относительно мелководного (главным образом в пределах фотической зоны) бассейна с медленным осадконакоплением и постепенным повышением температуры воды в результате движения палеоконтинента Балтики в экваториальном направлении и способствовавшие осаждению кальцита биохимическим путем.

Морфогенетические предпосылки ветвления дистальной части стебля и осевого канала наблюдаются в разных группах стебельчатых иглокожих; кроме того, также тенденцию к формированию отростков-лопастей в области прикрепления (но образованной дистальной частью самой теки, а не стебля) проявляют эдриоастероидеи. Лопастевидные и корневидные отростки способствовали увеличению площади прикрепления, что давало таковым организмам преимущества в случае обитания в обстановках с активной гидродинамикой. Однако помимо этого такие отростки — особенно членистые, относительно легче разрушавшиеся после гибели организма, чем монолитные холдфасты, способствовали

дальнейшему обогащению осадка известковым детритом и поддержанию вышеупомянутой обратной связи между грунтом и сообществом.

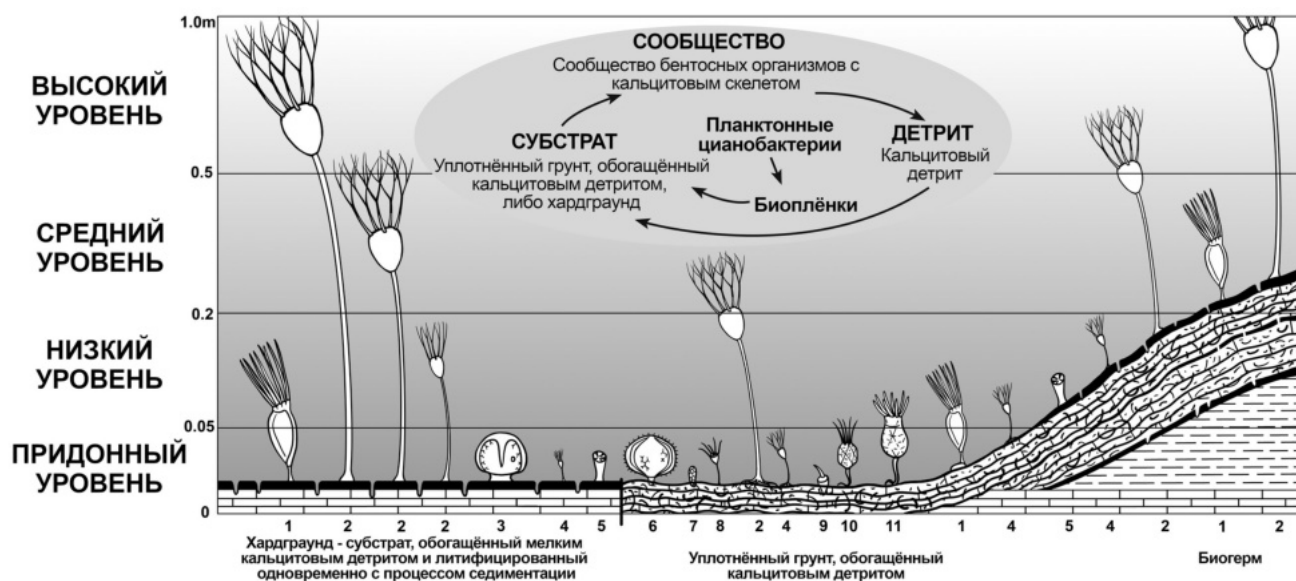


Рис. 52. Схема ярусного распределения иглокожих по высоте пищеворного аппарата над морским дном, распространения их на участках твердого и уплотненного дна и механизма положительной обратной связи обогащения кальцитом между сообществом и грунтом (по: Rozhnov, 2018, с изменениями). 1 — эокриноидеи *Rhipidocystis*, 2 — крупные криноидеи, 3 — эдриобластоидеи, 4 — мелкие и ювенильные криноидеи, 5 — эдриоастероидеи *Syathocystis*, 6 — диплопориты *Mesocystis*, 7 — эдриоастероидеи *Pyrgocystis*, 8 — диплопориты *Asteroblastus*, 9 — эокриноидеи *Bolboporites*, 10 — ромбиферы *Echinoencrinites*, 11 — ромбиферы *Cheirocrinus*.

Незначительные изменения в скоростях осадконакопления могли приводить при этом к резким изменениям типов грунтов как синхронно на разных (в том числе близлежащих) участках морского дна, так и на одном и том же участке с течением времени.

Достигшее своего пика в среднем ордовике, в дальнейшем разнообразие прикрепительных образований стебельчатых иглокожих уменьшается до небольшого количества основных вариантов — простых дисковидных, пенькообразных, без отростков или с небольшими боковыми отростками форм (рис. 53) и настоящих циррей — за немногими специализированными исключениями. Такими исключениями являются лоболиты *Scyphocrinites* и близких родов (в силуре) и якоревидные структуры *Ancyrocrinus* (в среднем девоне).



Рис. 53. Холдфаст стебельчатого иглокожего из девонских известняков с берега реки Сяси.

Лоболиты представляют собой полые структуры, расположенные в основании стебля и разделенные на несколько камер. Их формирование происходило двумя разными путями: разрастанием двух или трех слоев сплошной кальцитовой стенки (возможный аналог подошвы дисковидных холдфастов или стенок их внутренней полости) у *Camarocrinus* Hall, 1879 и *Marhoumacrinus* Prokop et Petr, 1987, либо переплетением тонких ветвящихся корневидных отростков у *Scyphocrinites* Zenker, 1833 и *Carolicrinus* Waagen et Jahn, 1899. Наиболее распространенной функциональной интерпретацией лоболитов является представление их в виде «поплавков»-пневматофоров, наполненных газом и служивших для поддержания животного в подвешенном состоянии в толще воды, кроной вниз (Hall, 1879; Яковлев, 1964; Haude et al., 2014). Однако некоторые исследователи (Gorzalak et al., 2020) отвергают эту интерпретацию и считают, что лоболиты не были заполнены газом для обеспечения плавучести, а выполняли функции лежавших на дне «якорей», сферическая

форма которых могла препятствовать чрезмерному погружению в мягкий грунт. Несмотря на то, что эти структуры возникли значительно позже описываемых в данной работе морфотипов холдфастов, некоторые морфогенетические тенденции, ведущие к их формированию — такие как формирование обширной внутренней полости, частое ветвление корневидных отростков и их способность срастаться в единую подошву — могут быть прослежены уже на ордовикском материале.

«Якорь» *Ancyrocrinus* представляет собой разрастание дистального участка тетрамерного стебля, обычно с четырьмя расходящимися на одном уровне в стороны (под углом около 60 градусов к стеблю) отростками, хотя число отростков и их ярусов подвержено изменчивости. Его формирование происходило следующим образом: у закрепившейся на твердом субстрате особи развивались цирреподобные отростки, которые вместе с основанием стебля затем обрастали вторичным стереомом, начиная от основания и мест причленения отростков; в какой-то момент стебель обламывался у места прикрепления к субстрату и обломанный конец также обрастал вторичным стереомом (Lowenstam, 1942). Функциональные интерпретации этой структуры как препятствующей сносу течениями разнятся в вопросе о том, была она погружена в грунт, или же свободно лежала на его поверхности; результаты последних исследований поддерживают первый вариант (Plotnick, Bauer, 2014). Возможно, в числе морфогенетических предпосылок к формированию такого типа холдфастов стоит рассматривать наблюдающееся у ордовикских ветвящихся холдфастов морфотипа Rad-A разделение на четыре лопасти.

В онтогенезе развитие всех типов прикрепления стебельчатых иглокожих начиналось одинаково — с оседания личинки на твердый субстрат и прикрепления ее приротовой лопастью. Таблички скелета — в том числе дистальная табличка стебля, на базе которой в дальнейшем формировался холдфаст, сперва простой дисковидный, а затем, по мере роста, в части случаев усложняющийся — могли уже в этот момент находиться в положении, характерном для более поздних стадий развития, как это наблюдается у современных криноидей (Иванова-Казас, 1978). Но мягкому телу предстояло пройти через процесс элевации — перемещения зачатка рта с нижнего на верхний конец тела. Изгибание тела при этом могло повлиять на дальнейшее формирование скелета и послужить предпосылкой развития еще одного из способов прикрепления — обвивания стеблем других объектов, известного у силурийских миелодактилид, отнесенного также к миелодактилидам недавно описанного ордовикского рода *Valimocrinus* из горизонта ухаку Ленинградской области, а также некоторых экземпляров *Ristnacrinus marinus* (Rozhnov, 2021). Стебли последних часто находят свернутыми в спирали без какого-либо опорного объекта, скорее всего под

действием неблагоприятных условий либо посмертно. Однако в верхнеордовикских отложениях Ленинградской области был обнаружен экземпляр *Ristnacrinus*, обвивавшийся вокруг фрагмента колонии мшанки на протяжении значительного периода времени: мшанка успела обрасти стебель (рис. 54), что вряд ли могло бы произойти, если бы он был свернут недолго и распался после гибели криноидеи и разложения ее мягких тканей.

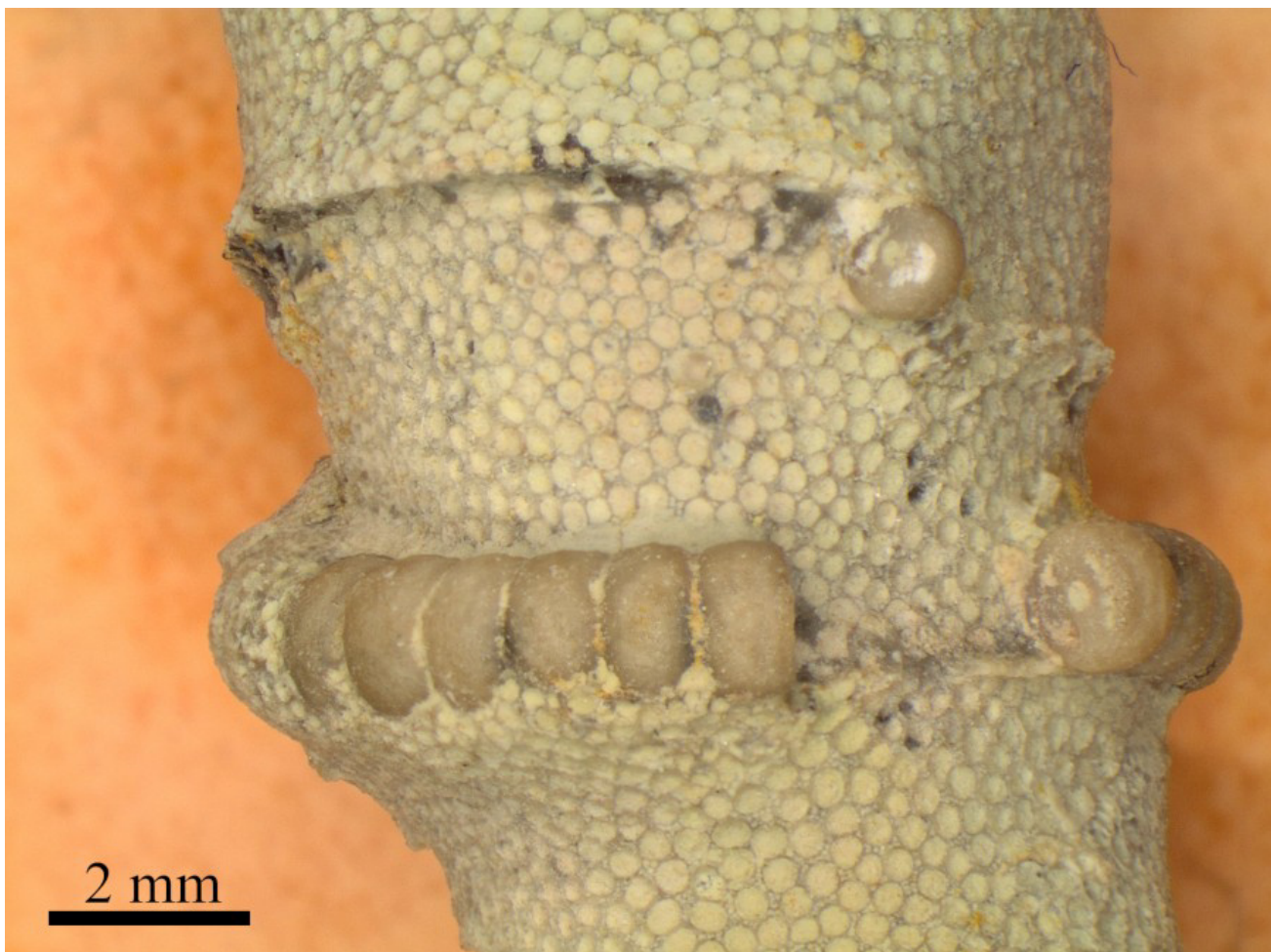


Рис. 54. Фрагмент стебля *Ristnacrinus marinus*, обвившийся вокруг колонии мшанки и частично обросший этой же мшанкой. По: Rozhnov, 2021.

Сворачивание характерно и для других стебельчатых иглокожих — ромбифер, обладающих хорошо развитым, но лишенным холдфаста (хотя с учетом вышеописанной необходимости прикрепления иглокожих на ранних стадиях развития, можно предположить, что у ювенильных форм он все же присутствовал) гетероморфным стеблем, для которых часто реконструируется положение с опорой стелющегося или частично свернутого стебля на мягкий или уплотненный грунт. Находки с территории Балтийского бассейна пока не указывают на другие возможности использования стебля, однако для некоторых ромбифер из ордовика Северной Америки, также обладавших хорошо развитым гетероморфным стеблем,

известны случаи закрепления их на твердых объектах путем обвивания, а также, на основе анализа микроструктуры члеников стеблей и реконструкции сопряженных с определенными типами стереома типов мускульных/лигаментных сочленений, предполагается возможность активного передвижения (Gorzela, Zamora, 2016).

Общие морфогенетические тенденции в формировании типов холдфастов в ордовике прослеживаются в следующих направлениях: от лишенных внутренних структур к имеющим внутреннюю полость (хотя в случаях ветвящихся холдфастов криноидей, представленных дистальными участками стебля, наблюдается сужение осевого канала — аналогично кембрийской тенденции у более ранних групп иглокожих, связанной с преобразованием нерегулярно-таблитчатой ножки с широким осевым каналом в членистый стебель с узким осевым каналом), от неветвящихся к ветвящимся и в дальнейшем к несущим цирри. Кроме того, в некоторых случаях корневидные отростки ветвящихся холдфастов могли вновь срастаться, образуя единую подошву (Табл. IV, фиг. 3а — в), что может служить предпосылкой для преобразования образованных переплетением отростков стенок лоболитов в пластинчатые. В анатомическом отношении радиальные каналы неветвящихся холдфастов и осевые каналы корневидных структур имеют общее происхождение и соответствуют разветвлениям пятикамерного органа, развитого у криноидей и проходящего вдоль всего их стебля. Приуроченность этих структур к границам пентамеров можно увидеть на шлифовках неветвящихся холдфастов (рис. 22) и на поверхности некоторых ветвящихся (особенно морфотипа Rad-E), у которых границы между табличками хорошо выражены. Как примеры демонстрирующих проявления этих тенденций переходных вариантов, могут рассматриваться морфотипы Hol-C, Hol-D и Hol-G подгруппы монолитных неветвящихся, а также среди ветвящихся (как переходный вариант к морфотипам Rad-C, Rad-D и Rad-E) — некоторые экземпляры морфотипа Rad-B, проявляющие наибольшую упорядоченность в расположении корневидных отростков вдоль пентамеров (рис. 23).

Ветвление холдфастов может рассматриваться как структурная модификация, ведущая в конечном итоге к появлению нового типа прикрепительных структур — циррей, отходящих непосредственно от члеников стебля, которые предоставляют животному возможность точнее управлять своим прикреплением к грунту и, располагаясь зачастую вдоль значительной части стебля, а не только на его конце, обеспечивают большую площадь опоры. Хотя некоторые исследователи (Donovan, 1993; Donovan et al., 2007) считают настоящими циррями только имеющие мускульные сочленения между члениками (распространенные у постпалеозойских криноидей), в данной работе принимается точка зрения (Brett, 1981; Eckert, Brett, 1985; Anekeeva, Rozhnov, 2021; Rozhnov, 2021), что таковыми следует называть

любые разновидности членистых отростков, регулярно отходящих от члеников стебля, поскольку они имеют общую морфогенетическую природу и коллагеновые связки между члениками палеозойских циррей непосредственно сменяются мускульными сочленениями у более поздних.

Ветвящиеся холдфасты обычно сопоставляются с криноидеями из-за прослеживаемой в строении их проксимальных частей и осевого канала пентамерности, и, соответственно, пентамерности сочленявшегося с ними стебля. Однако из верхнего ордовика Эстонии известны ветвистые холдфасты гемикосмитидных ромбифер *Hemicosmites* (Рис. 55). В отличие от криноидных холдфастов, они сочленены со стеблем из голомерных члеников, имеющим треугольное сечение осевого канала (Rozhnov, 2002).



Рис. 55. Ветвящийся холдфаст *Hemicosmites*, верхний ордовик Эстонии (Вазалемма). Длина масштабной линейки 1 см.

Остатки тек *Hemicosmites* известны начиная с верхов кундаского горизонта среднего ордовика, но их холдфасты в среднем ордовике пока не обнаружены — однако естественно

предположить, что они имели схожее строение с холдфастами более поздних представителей того же рода, и развитие ветвящихся прикрепительных образований происходило параллельно у разных таксонов стебельчатых иглокожих, отражая наличие общих эволюционных тенденций внутри всей этой разнообразной группы. Более того, некоторые общие тенденции проявляются у *Hemicosmites* и криноидей также в строении пицесборных придатков: в отличие от большинства других бластозойных иглокожих, у *Hemicosmites* они снабжены пиннулами.

В контексте параллельного развития типов прикрепительных образований необходимо упомянуть также факт значительного сходства ископаемых фаун иглокожих Балтики и Лаврентии, на который уже указывалось ранее (Rozhnov, 2010) и который упоминался выше в этой главе при рассмотрении сворачивания стеблей ромбифер. Обе территории были заселены схожими группами стебельчатых иглокожих — эокриноидей, криноидей и др. В связи с этим, на них распространены и схожие морфотипы холдфастов. Помимо холдфастов формального рода *Lichenocrinus*, можно проследить сходства и других происходящих из ордовика Северной Америки холдфастов с описываемыми в данной работе: крупных дисковидных, куполообразных многотаблитчатых с широким осевым каналом, схожих с морфотипом Cav-F; ветвящихся, также многотаблитчатых, с явной приуроченностью ответвлений к границам между пентамерами в углах осевого канала, схожих этим с некоторыми экземплярами морфотипа Rad-B; ветвящихся с трехлучевым сечением осевого канала и голомерными члениками стебля, напоминающих холдфасты эстонских гемикосмитид (морфотипы 1C, 1B, 4A и 4B по Lewis, 1982).

Таким образом, можно утверждать, что ветвящиеся прикрепительные образования происходили от неветвящихся параллельно в конце раннего — начале среднего ордовика разных территорий (Балтики и Лаврентии) и у разных групп (бластозойных и кринозойных) иглокожих.

Заключение

В результате проведенного исследования на материале из ордовикских отложений Ленинградской области была разработана оригинальная искусственная классификация прикрепительных образований (холдфастов) стебельчатых иглокожих, основанная на выявлении у них последовательности морфогенетических преобразований от неветвящихся форм к ветвящимся и от монолитных к обладающим внутренней полостью. Всего выделено 22 морфотипа холдфастов.

В отложениях средней части волховского горизонта (начало среднего ордовика, дапинский ярус) установлен максимум разнообразия холдфастов (15 одновременно существующих морфотипов), однако некоторые их наиболее своеобразные формы появились значительно позднее.

Подтверждено, что причиной резкого увеличения морфологического разнообразия прикрепительных образований в ордовике Балтийского палеобассейна было появление морфогенетических предпосылок дистального ветвления стебля и осевого канала и возможность их реализации благодаря увеличению разнообразия грунтов — появлению и широкому распространению хардграундов и известковых детритовых (от грубо- до тонкообломочных) грунтов разной степени плотности, особенно резко сменяющих друг друга на биогермах. Это согласуется с концепцией развития бентосной фауны в условиях установления положительной обратной связи между составом грунта и сообществом населяющих его организмов, предложенной ранее С.В. Рожновым (Rozhnov, 2018).

Показано, что тип прикрепления циррjami, широко распространенный в среднем палеозое и мезо-кайнозое, произошел от ветвящейся группы прикрепительных образований путем дальнейшей дифференциации корневидных отростков в конце среднего ордовика, на что указывают морфологические особенности некоторых экземпляров особенно широко распространенного и многочисленного морфотипа холдфастов (Rad-B ветвящейся группы), а также некоторые находки ветвящихся холдфастов из горизонта ухаку (верхняя часть среднего ордовика, дарривилльский ярус).

Также показано, что ветвящиеся прикрепительные образования происходили от неветвящихся параллельно в конце раннего — начале среднего ордовика в далеко отстоящих друг от друга акваториях Балтики и Лаврентии, и у разных групп иглокожих — бластозойных и кринозойных.

Ископаемыми находками подтверждается, что все палеозойское разнообразие холдфастов стебельчатых иглокожих сформировалось в среднем ордовике, включая и предпосылки возникновения развившихся позднее специализированных форм (лоболитов и др.).

Помимо вышеперечисленных основных выводов, стоит отметить выявленную в результате исследований под электронным микроскопом микроструктурную однородность холдфастов как на разных участках одних и тех же экземпляров, так и между разными морфотипами, указывающую на однотипность сопряженных со стереомом мягких тканей, которая обусловлена, видимо, общностью функций. Кроме того, выявлены многочисленные случаи обрастания холдфастами иглокожих друг друга, стеблей других иглокожих и скелетов других организмов; некоторые из которых (примеры на рис. 51 и табл. IV, фиг. 4) можно однозначно отнести к прижизненным, что представляет интерес для палеоэкологических исследований (Анекеева, 2023).

Словарь терминов

Амбулакральная система: специфическая для иглокожих гидравлическая система, состоящая из пронизывающих тело каналов и отходящих от их ветвей ножек либо шупалец, выполняющая двигательные, дыхательные, осязательные и выделительные функции.

Амбулакр (амбулакральное поле): часть скелета иглокожего, расположенная вдоль радиального канала амбулакральной системы.

Биогерм: возвышающееся в рельефе известковое образование на дне водоема, образованное в результате жизнедеятельности прикрепленных организмов.

Брахиолы: пищесборные придатки бластозойных иглокожих, представляющие собой относительно короткие и тонкие, как правило неветвящиеся двурядные отростки, в которые не заходят выросты полости тела животного.

Геккерovy горбы: карбонатно-глиняные иловые холмы, формировавшиеся на территории Восточно-Европейской платформы в первой половине ордовика. Они опираются на поверхность твердого дна и состоят в общем случае из карбонатно-глинистого ядра, покрывающего его слоя тонкозернистого известняка и еще одной поверхности твердого дна, образующей кровлю.

Дистальная часть: часть, расположенная дальше от точки отсчета, за которую здесь применительно к анатомии стебельчатых иглокожих принимается чашечка. Используется для обозначения дальнего от чашечки конца стебля; дальней от чашечки (и от прикрепляющегося к ней стебля) поверхности холдфаста.

Интерамбулакр (интерамбулакральное поле): часть скелета иглокожего, расположенная между амбулакральными полями.

Крона: часть тела стебельчатого иглокожего, включающая в себя чашечку и отростки пищесборного аппарата (руки либо брахиолы).

Лоболит: полое округлое образование на дистальном конце стебля криноидеи. Существуют два варианта его интерпретации — как «поплавка», заполнявшегося при жизни животного газом и позволявшего вести планктонный образ жизни, либо как «лежащего якоря», заполнявшегося осадком и препятствовавшего сносу течением.

Лопасть: уплощенный боковой вырост дисковидного холдфаста, обычно не имеющий внутренних структур.

Морфотип: формальная таксономическая категория, выделяющаяся на основе определенного комплекса морфологических признаков внутри таксона с высокой степенью полиморфизма.

Ножка: опорная структура, отходящая от основания чашечки иглокожего; относительно короткая, широкая и слабо дифференцированная, сложенная нерегулярно расположенными табличками — в отличие от **стебля** (см. ниже).

Осевой канал: полость внутри стеблевой части скелета иглокожего, протягивающаяся от основания чашечки до холдфаста; иногда достигает дистальной поверхности последнего или концов его разветвлений, но может и оканчиваться слепо в его толще. Может иметь различный диаметр и форму сечения.

Пентамеры: структурные элементы члеников стебля, представляющие собой таблички-сектора, разделенные вертикальными границами.

Поверхность твердого дна (хардграунд) (англ. — hard ground): поверхность морского дна, подвергшаяся литификации прежде захоронения и представляющая собой твердую известковую корку, которая может служить субстратом для поселения сверлящих и прирастающих организмов.

Поверхность уплотненного дна (англ. — firm ground): поверхность морского дна, представляющая собой слой плотно слежавшегося, но не сцементированного осадка. Может служить субстратом для поселения зарывающихся и свободнолежащих организмов.

Подшва: обособленный кальцитовый слой на дистальной поверхности холдфаста, непосредственно прилегающий к субстрату.

Проксимальная часть: часть, расположенная ближе к точке отсчета, за которую здесь применительно к анатомии стебельчатых иглокожих принимается чашечка. Используется для обозначения, например, ближнего к чашечке конца стебля и ближней к стеблю стороны холдфаста, несущей стеблевую фасетку.

Пятикамерный орган: структура, состоящая из целомических полостей, обособленных от общей полости тела и окруженных пятью отростками центральной части апикальной нервной системы, и осевого тяжа, содержащего множество кровеносных сосудов.

Руки: пищесборные придатки кринозойных иглокожих, внутренние полости которых являются продолжением полости тела животного. В отличие от **брахиол** (см. выше), часто однорядные; могут ветвиться и нести отростки — пиннулы.

Септы: радиально расположенные пластины, разделяющие внутреннюю полость на сектора.

Стебель: опорная структура, отходящая от основания чашечки стебельчатого иглокожего; обычно имеет метамерное строение. Различают стебель в широком смысле (англ. stalk) как любую такую структуру, и стебель в узком смысле (англ. stem) как хорошо дифференцированную структуру, состоящую из члеников, в отличие от **ножки** (см. выше).

Стереом: специфический для иглокожих тип скелета, представляющий собой пористые монокристаллы высокомагнезимального кальцита, микроструктура которых может различаться в зависимости от типа прикрепленных к ним мягких тканей.

Табличка: структурная единица скелета иглокожего, обычно чашечки или других частей, не относящихся к протяженным структурам однорядного строения, для которых используется термин «**членик**».

Тека (=чашечка): основная часть тела иглокожего, на которой расположено ротовое отверстие и внутри которой, как правило, находится основная масса мягких тканей животного.

Фасетка: поверхность на скелетном элементе иглокожего, по которой этот элемент сочленяется с другим скелетным элементом. Например: фасетки для прикрепления стебля на проксимальной части холдфастов, фасетки для прикрепления рук на табличках чашечек, сочленовные фасетки на члениках стеблей/рук/циррей.

Холдфаст: (англ. — holdfast): прикрепительное образование иглокожего.

Цирри (ед. ч. — циррус): членистые отростки стебля иглокожего, регулярно отходящие от члеников стебля и служащие для закрепления на субстрате.

Членик (англ. — columnal): структурная единица стебля, пищеворного отростка или цирруса иглокожего. Представляет собой симметричное кальцитовое образование с двумя сочленовными фасетками на обоих концах, часто пронизанное отверстием осевого канала.

Список литературы

Анекеева Г.А. Прикрепительные образования стебельчатых иглокожих из ордовика Ленинградской области и принципы их систематики // Материалы LXVIII сессии Палеонтологического Общества. СПб. 2022а. С. 7—8.

Анекеева Г.А. Принципы формальной классификации прикрепительных образований стебельчатых иглокожих (на материале из ордовикских отложений Ленинградской области) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тезисы докладов. М. 2022б. С. 7.

Анекеева Г.А. Эпибиоз иглокожих на материале из ордовикских отложений Ленинградской области // Материалы LXIX сессии Палеонтологического Общества. СПб. 2023. С. 6—7.

Анекеева Г.А., Семенов Н.К. Видовые признаки и индивидуальная изменчивость *Echinoencrinites* и *Gonocrinites* (Ленинградская область, Россия) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тезисы докладов. М. 2021. С. 7.

Арендт А.Ю. Ордовикские иглокожие гемистрептокриноидеи // Бюлл. Московского О-ва испытателей природы, отд. Геологии. 1976. Т. LI, №2. С. 63—84.

Арендт А.Ю., Рожнов С.В. О гемистрептокриноидеях // Палеонтологический журнал. 1995. №1. С. 119—122.

Брянцева А.В., Рожнов С.В. Строение, принципы классификации и адаптационное значение прикрепительных образований иглокожих из ордовика Ленинградской области // Материалы LIV сессии Палеонтологического Общества. СПб. 2008. С. 34—36.

Вишняков С.Г., Геккер Р.Ф. Следы размыва и внутрипластовые нарушения в глауконитовых известняках нижнего силура Ленинградской области / Сборник к 45-летию научной деятельности члена ЦНИГРИ доктора геологических наук Н.Ф. Погребова. Л., М.: ОНТИ-НКТП. 1937. с. 30-45.

Вялов О.С. К вопросу о классификации стебельков морских лилий // Докл. АН СССР. 1953а. Т. 89. № 6. С. 1087—1090.

Вялов О.С. О классификации стебельков морских лилий // Труды Львовского геол. о.-ва. Палеонтология. Сер. Геол. 1953б. Вып. 2. С. 30—45

Геккер Е.Л., Геккер Р.Ф. О новом виде рода *Protocrinites* Eichwald // Ежегодник Всесоюзного Палеонтологического общества. т. XVI. 1957. с. 274—278.

Геккер Р.Ф. Эхиносфериды русского силура / Тр. Геол. и минерал. музея им. Петра Великого Рос. акад. Наук. 1923. Т. 4 Вып. 1. 63 с.

Геккер Р.Ф. Rurgocystis из нижнего силура Ленинградской области // Известия АН СССР. Серия биологическая. 1939. с. 241—246.

Геккер Р.Ф. Carpoidea, Eocrinoidea и Ophiocistia нижнего силура Ленинградской области и Эстонии / Нижнесилурийские и девонские иглокожие. Палеоэкология нижнего карбона. Труды Палеонтологического Института т. 9 вып. 4. Изд. АН СССР, Москва-Ленинград. 1940. С. 5—82.

Геккер Р.Ф. На силурийском плато // Очерки по истории геологических знаний. М. 1987. Вып. 24. 152 с.

Гинда В.А. Мелкая бентосная фауна ордовика юго-запада Восточно-Европейской платформы. Киев: Наукова Думка, 1986. 155 с.

Долгов О.О., Мейдла Т. Биостратиграфическое значение трилобитов среднего и верхнего ордовика Ленинградской области // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2011. Т. 19, № 6. С. 44—56.

Дронов А.В. Секвенс-стратиграфия ордовикского палеобассейна Балтоскандии // Авт. дис. д. геол-мин. наук. 2000. 34 с

Дронов А.В., Толмачева Т. Ю., Искюль Г. С. Нижний палеозой окрестностей Санкт-Петербурга. Путеводитель экскурсии. СПб. 2012. 52 с.

Дронов А.В., Фёдоров П.В. Новые данные о строении и распространении геккеревых горбов в нижнеордовикских карбонатных отложениях окрестностей Санкт-Петербурга // Вестник СПбГУ. Сер. 7: Геология, география. 1994. Вып. 2. № 14. С. 89—93.

Елтышева Р.С. Стебли морских лилий и их классификация // Вестник ЛГУ. Сер. геология и география. Вып. 2. Л.: 1956. С. 40—46.

Елтышева Р.С. Принципы классификации, методики изучения и стратиграфическое значение стеблей морских лилий // Вопросы палеобиологии и биостратиграфии. Труды II сессии Всесоюз. Палеонтологич. Об-ва., ред. Д.Л. Степанов. М.: Госгеолтехиздат. 1959. С. 230—235.

Елтышева Р.С. Стебли ордовикских морских лилий Прибалтики (нижний ордовик) // Вопросы палеонтологии, т. IV. Изд. Ленинградского ун-та. 1964. С. 59—82.

Елтышева Р.С. Стебли ордовикских морских лилий Прибалтики (средний ордовик) // Вопросы палеонтологии, т. V. Изд. Ленинградского ун-та. 1966. С. 53—70.

Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и полухордовые. М.: Наука. 1978, 163 с.

Иванцов А.Ю. Кундаский и азерский горизонты (ордовик) на р. Волхов // Фауна и экосистемы геологического прошлого. М.: Наука. 1993. С. 90–97.

Иванцов А.Ю. Определитель ордовикских трилобитов азафидного облика окрестностей Санкт-Петербурга. М.: Изд. Палеонтологического инст. РАН. 2004. 61 с.

Искюль Г.С. Циклостратиграфия и фации Нижнедарривильских отложений (средний ордовик) Северо-Запада Русской плиты. Дисс. к. б. н. СПб. 2017. 213 с.

Кушлина В.Б. Морфология, систематика и распространение ордовикских больбопоритид (Echinodermata, eocrinioidea). Дисс. к. б. н. М.: Изд. Палеонтологического инст. РАН. 1998.

Ламанский В.В. Древнейшие слои силурийских отложений России // Тр. Геол. Ком. Новая серия. вып. 20. Спб.: Типография М.М. Стасюлевича. 1905. 219 с.

Мельникова Л.М., Миранцев Г.В., Терентьев С.С., Анкеева Г.А. Остракоды грязновской свиты (верхний ордовик, сандбий, идавере) запада Ленинградской области // Палеонтологический журнал. 2022. №5. С. 44—57.

Мянниль Р.М. История развития Балтийского бассейна в Ордовике. Таллинн: Валгус. 1966. 198 с.

Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологом и геологов СССР. Т. 10. Иголокожие, гемихордовые, погонофоры и щетинкочелюстные. Под ред.: Геккер Р.Ф. М.: Недра. 1964. 384 с.

Стратиграфия древнепалеозойских отложений Прибалтики. Под ред.: Мянниль Р.М., Менс К.А. Таллинн: Изд-во Академии Наук Эстонской ССР. 1984. 130 с.

Решения межведомственного совещания по ордовику и силуру Восточно-Европейской платформы 1984 г. с региональными стратиграфическими схемами. Л., ВСЕГЕИ, 1987. 114с.

Рожнов С.В. Новые данные об эокриноидеях с плоской текой // Доклады АН СССР. 1987. т. 295. № 4. С. 965—968.

Рожнов С.В. Морфология и систематическое положение нижнеордовикских морских лилий // Палеонтологический журнал. 1988. № 2. С. 67—79.

Рожнов С.В. Новые данные о рипидоцистидах (Eocrinioidea) / Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Изд. Академии наук Эстонской ССР, Таллин. 1989. С. 38–57.

Рожнов С.В. Новый отряд эокриноидей из нижнего ордовика // Палеонтологический журнал. 1991. № 2. С. 34—43.

Рожнов С.В. Освоение иглокожими придонного слоя воды в раннем палеозое // Палеонтологический журнал. 1993. № 3. С. 125—127.

Рожнов С.В. Необычная эокриноидея (?) (Echinodermata) из волховского горизонта (нижний ордовик, арениг) Ленинградской области // Палеонтологический журнал. 1997. № 1. С. 59—64.

Рожнов С.В. Новый род парабластоидей (иглокожие) из среднего ордовика Ладожского Глинта на р. Волхов (Приладожье) // Палеонтологический журнал. 2013. № 2. С. 28—34.

Рожнов С.В. Аборальная нервная система у двух ордовикских криноидей: реконструкция и сравнение прибалтийских *Pentamerocrinus* Jaekel и *Grammocrinus* Eichwald // Палеонтологический журнал. 2016. № 2. С. 163—173.

Рожнов С.В. Прибалтийские ордовикские паракриноидеи и ключевые проблемы сравнительной морфологии пельматозойных иглокожих // Палеонтологический журнал. 2017. № 6. С. 74—90.

Рожнов С.В., Анекеева Г.А. Первые представители корнутаной стилофоры *Phyllocystis* (Echinodermata) в ордовике (волховский региональный ярус, дапинский ярус) балтики и особенности осевой симметрии стилофор // Палеонтологический журнал, в печати.

Рожнов С.В., Заварзин Г.А. Рифы в эволюции гео-биологических систем. Постановка проблемы. // Рифогенные формации и рифы в эволюции биосферы. Гео-биологические системы в прошлом. М: Изд. Палеонтологического инст. РАН. 2011. С. 4—25.

Рожнов С.В., Кушлина В.Б. Новая интерпретация больбопоритов (Echinodermata, ? Eocrinoidea) // Палеонтологический журнал. 1994. № 2. С. 59—65.

Рожнов С.В., Федоров П.В. Новый род криптокриноид (Eocrinoidea, Echinodermata) из прибиогермных отложений волховского яруса (верхний арениг, ордовик) Ленинградской области // Палеонтологический журнал. 2001. №6. С. 42—49.

Селиванова В.А. Ордовикская система // Том 1. Ленинградская, Псковская и Новгородская области. Геологическое описание. М.: Недра. 1971. С. 127 — 173.

Семенов Н.К. Эволюция и изменчивость *echinoencrinites* (rhombifera, echinodermata) из ордовика ленинградской области // Вторая Всероссийская конференция по иглокожим. Тезисы докладов. М. 2015. С. 36—38.

Семенов Н.К., Миранцев Г.В. Древнейшие следы возможных платицератид (гастроподы) на остатках иглокожих из среднего ордовика Балтоскандии // Материалы LXVIII сессии Всероссийского Палеонтологического Общества. Спб. 2022. С. 119 — 121.

Семенов Н.К., Терентьев С.С., Миранцев Г.В., Рожнов С.В. Новый род гибокриноид (Echinodermata, Crinoidea) из среднего ордовика Ладожского глинта на р. Волхов // Палеонтологический журнал. 2021. № 1. С. 1—9.

- Стукалина Г.А.* О принципах классификации стеблей древних морских лилий // Палеонтологический журнал. 1966. № 3. С. 94—102.
- Стукалина Г.А.* О таксономических признаках сегментированных стеблей морских лилий // Биостратиграфич. сборник. Вып. 3. Л.: Недра. 1967. С. 200—206.
- Стукалина Г.А.* Новое семейство ордовикских криноидей // Палеонтологический журнал. 1979. № 4. С. 89—95.
- Стукалина Г.А.* Криноидеи палеозоя. Практическое руководство по макрофауне России и сопредельных территорий. Справочник для палеонтологов и геологов. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ. 2000. 283 с.
- Стукалина Г.А., Хинтс Л.* Новые находки иглокожих из верхневирвских отложений Северной Эстонии // Известия Академии наук Эстонской ССР. Геология. Т. 28 № 1. С. 1—10.
- Федоров П.В.* Карбонатно-глиняные иловые холмы нижнего-среднего ордовика Балтоскандии. Дисс. к. г.-м. н. СПб. 2003. 229 с.
- Хинтс Л.М., Рожнов С.В., Соловьев А.Н.* Своеобразные прикрепительные образования морских лилий из ордовика Эстонии // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн. 1989. С. 134-138.
- Эйхвальд Э.* Палеонтология России. Древний период. II. Фауна граувакковой, горноизвестковой и медистосланцеватой формаций России. Спб. 1861. 521 с.
- Яковлев Н.Н.* О находке лоболитов в СССР и о их биологическом значении / Организм и среда. Изд.-во «Наука». Москва-Ленинград. 1964. С. 94—101.
- Acenolasa G.F., Gutierrez-Marco J.C.* On some pelmatozoan holdfasts (Echinodermata) from the Middle Ordovician of the Central Iberian Zone, Spain // Coloquios de Paleontologia. 1998. № 49. P. 23—40.
- Anekeeva G.A.* First Findings of the Multiplated Lichenocrinus Holdfasts from the Middle Ordovician of the Leningrad Region // Abstracts of 10th European Conference on Echinoderms. Moscow. 2019. P. 3.
- Anekeeva G.A.* Ecological Features of Echinoderm Distribution in the Latorp and Volkhov Regional Stages of the Lower and Middle Ordovician of the Leningrad Region // Paleontological Journal. 2021. V. 55. № 9. P. 1049—1062.
- Anekeeva G.A., Rozhnov S.V.* Unbranched Holdfasts of Stalked Echinoderms from the Ordovician of the Leningrad Region // Contributions of the 13th International Symposium on the Ordovician System. Novosibirsk, Publishing House of SB RAS. 2019a. P. 15—17.

Anekeeva G.A., Rozhnov S.V. Explosive Increase of the Echinoderm Holdfasts Diversity in the Middle Ordovician of Baltica // Abstracts of the 10 European Conference on Echinoderms. Moscow. 2019b. P. 4.

Anekeeva G.A., Rozhnov S.V. Unbranched Holdfasts of Stemmed Echinoderms from the Ordovician of the Leningrad Region // Paleontological Journal. 2020. V. 54. № 7. P. 33—45.

Anekeeva G.A., Rozhnov S.V. Branched Holdfasts of Stemmed Echinoderms from the Ordovician of the Leningrad Region // Paleontological Journal. 2021. V. 55. № 10. pp. 1100—1108.

Bekker H. Ülevaade Eesti ordoviitsiumi ja siluuri kohta käivatest uurimistest // Loodus. 1922. V. 4. P. 217—244.

Bekker H. Lühike ülevaade Eesti geoloogiast (Eozoiline ja paleozoiline ladekond) / Eesti Loodus. Äratrükk koguteosest "Eesti". Tartu, 1925. P.31—61.

Brett C.E. Terminology and functional morphology of attachment structures in pelmatozoan echinoderms // Lethaia. 1981. V. 14. P. 343—370.

Brower J.C., Veinus J. Middle Ordovician crinoids from the Twin Cities area of Minnesota // Bulletins of American Paleontology, 1978. V. 74 №304. P. 369—506.

Buch L. Beiträge zur Bestimmung der Gebirgsformationen in Russland. Berlin: G. Reimer. 1840. 128 p.

Buch L. Über Cystideen, eingeleitet durch die Entwicklung der Eigenthümlichkeiten von *Caryocrinus ornatus* Say. Idem Berlin: Akad. Wis. 1845. 28 p.

Donovan S.K. Contractile tissues in the cirri of ancient crinoids: criteria for recognition. Lethaia. 1993. V. 26. P. 163—169.

Donovan S.K., Harper D.A.T., Håkansson E. The root of the problem: palaeoecology of distinctive crinoids attachment structures from the Silurian (Wenlock) of Gotland // Lethaia. 2007 V. 40, P. 313—320.

Dronov A.V., Meidla T., Ainsaar L., Tinn o. The Billigen and Volkhov stages in the northern east Baltic: Detailed stratigraphy and lithofacies zonation // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences Geology. 2000. V. 49. №1. P. 3—16.

Dronov A.V., Rozhnov S.V. Climatic changes in the Baltoscandian basin during the Ordovician: sedimentological and palaeontological aspects // Acta Palaeontologica Sinica. 2007. V. 46 (Suppl.). P. 108—113.

Eckert J.D., Brett C.E. 1985, Taxonomy and palaeoecology of the Silurian myelodactylid crinoid *Crinobrachiatus brachiatus* (Hall) // Royal Ontario Museum Life Sciences Contributions. 1985. V. 14. P. 1—15.

Ehrenberg K. Über eingerollte Pelmatozoenstiele und ihre Beziehungen zur Sessilität // *Acta Zoologica*. 1922. V. 3. P. 272—305.

Ehrenberg K. Pelmatozoan root-forms (fixation) // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1929. V. 59. P. 1—76.

Eichwald E. Über das silurische Schichtensystem in Esthland. St.Petersburg.: Zeitschrift für Natur- und Heilkunde. 1840. 210 p.

Eichwald E. Beitrag zur geographischen Verbeirung der fossilen Thiere Russlands: Alte periode // *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Geological series*. 1856. T. 29. №1. P. 88—127.

Fenton M.A. The supposed calyx of *Lichenocrinus* // *The American Midland Naturalist*. 1929. V. 11, №. 9. P. 491—493.

Gorzalak P., Kolbuk D., Salamon M. Lukowaik M.A., Ausich W.I., Baumiller T.K. Bringing planktonic crinoids back to the bottom: Reassessment of the functional role of scyphocrinoid loboliths // *Paleobiology*. 2020. V. 46 №1, P. 104—122.

Gorzalak P, Zamora S. Understanding form and function of the stem in early flattened echinoderms (pleurocystitids) using a microstructural approach // *Peer J*. 2016. 4:e1820. 10 p.

Hall J. Descriptions of new species of Crinoidea and other fossils from the Lower Silurian strata of the age of the Hudson-River Group and Trenton Limestones. Albany, New York, 1866. 17 p.

Hall J. Notice of some remarkable crinoidal forms from the Lower Helderberg group // *Annual Report on the New York State Museum of Natural History*. 1879. P. 205-210.

Haude R, Corrigan M.G., Corradini C., Walliser O.H. Bojen-Seelilien (Scyphocrinitidae, Echinodermata) in neu-datierten Schichten vom oberen Silur bis untersten Devon von SE-Marokko. / Wiese, F.; Reich, M. & Arp, G. (eds.): "Spongy, slimy, cosy & more...". Commemorative volume in celebration of the 60th birthday of Joachim Reitner. Göttingen Contributions to Geosciences. 77. P. 129–145.

Jaanusson V. Graptoloids from the Ontikan and Viruan (Ordov.) limestones of Estonia and Sweden // *Bulletin of the Geological Institutions of the University of Uppsala*. 1960. V. 38. P. 289–366.

Jaekel O. Stammesgeschichte der Pelmatozoen. Bd. 1. Thecoidea und Custoidea. Berlin: J. Springer. 1899. 442 p.

Jaekel O. Ueber einen neuen Pentacrinoideen-Typus aus dem Obersilur.// *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*. 1900. V. 52 № 3. P. 480—487.

- Jaekel O.* Phylogenie und system der Pelmatozoen // Paläontologische Zeitschrift. 1918. V. 3. №. 1. P. 1—128.
- Lefebvre B., Guensburg T.E. et al.* Exceptionally preserved soft parts in fossils from the Lower Ordovician of Morocco clarify stylophoran affinities within basal deuterostomes // *Geobios*. 2019. V. 52. P. 27–36.
- Leuchtenberg M.* Beschreibung einiger neuen Thierreste der Urwelt aus den silurischen Kalkschichten von Zarskoje-Selo. St. Petersburg. 1843. 26 P.
- Lewis R.D.* Holdfasts / Echinoderm Faunas from the Bromide Formation (Middle Ordovician) of Oklahoma. Ed. J. Sprinkle. The University of Kansas Paleontological Contributions: Monograph 1. 1982. P. 57—64.
- Lowenstam H.A.* The development of the crinoid root *Ancyrocrinus* // *Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci.* 1942. V. 17 № 3. P. 21–36.
- Moore R.C.* The use of fragmentary crinoidal remains in stratigraphic paleontology // *Bull. Sci. Lab. Denison University*. V. 33. 1938. P. 165—250.
- Öpik A.* Über Klitamboniten // *Acta et Commentationes Universitatis Tartuensis*. 1934. XXVI. P. 1–239.
- Orviku K.* Beiträge zur Kenntnis der Aseri- und der Tallinna-Stufe in Eesti, I. *Acta et Commentationes Universitatis Tartuensis*. 1927. XI. P. 1–40.
- Pander C. H.* Beiträge zur Geognosie des Russischen Reiches. St. Petersburg.: Auf Kosten des Verfassers. 1830. 165 c.
- Paul C.R. C., Rozhnov S.V.* Revision of *Scoliocystis* (Rhombifera: Echinoencrinitidae) and Related Cystoid Genera // *Paleontological Journal*. 2016. V. 50 №3 P. 255—275.
- Phleger F.B. Jr.* Some Ordovician cystids from Russia // *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. 1935. V. 76 № 5. P. 193–201.
- Plotnick R.E., Bauer J.* Crinoids aweigh: Experimental biomechanics of *Ancyrocrinus* holdfasts / *Experimental Approaches to Understanding Fossil Organisms*. Eds.: Hembree D.I., Platt B.F., Smith J.J. Springer Dordrecht. 2014. P. 3—20.
- Raymond P.* The Correlation of the Ordovician Strata of the Baltic Basin with those of Eastern North America. *Bull. Museum Compar. Zool. Harv. Coll.*, 1916. V. 56. № 3. P. 43–48.
- Rozhnov S.V.* Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // *Paleontological Journal*. 2002. V. 36 № 6 P. S525—S674.
- Rozhnov S.V.* Sibling echinoderm taxa on isolated Ordovician continents: Problem of center of origin // *Bulletin of Geosciences*. 2010. 85 (4), P. 671—678.

Rozhnov, S.V. Reinterpretation of Baltic Ordovician *Heckerites multistellatus* Rozhnov, 1987 as a possible paracrinoid based on new material // *Zoosymposia*. 2012. V. 7. P. 307—316.

Rozhnov S.V. Development of the morphological diversity of attachment structures of the stalked echinoderms during the Early and Middle Ordovician of the eastern part of the Baltica Basin // *The Rise of Animal Life - Promoting Geological Heritage: Challenges and Issues. Abstracts of the Conference*. Marrakesh. 2015.

Rozhnov S.V. The onset of the Ordovician evolutionary radiation of benthic animals in the Baltic Region: Explosive diversity of attachment structures of stalked echinoderms, substrate revolution and the role of cyanobacterial communities // *Palaeoworld*. 2018. V. 28 (1 – 2). P. 110–122.

Rozhnov S.V. *Streptioicrinus* Gen. Nov. (Disparida, Crinoidea) from the Lower and Middle Ordovician of the Leningrad Region, and Fluctuating Asymmetry of the Stem Columnals Radial Symmetry // *Paleontological Journal*. 2020. V. 54 №7. P. 704—714.

Rozhnov S.V. Two Coils in the Morphology of Myelodactylids (Crinoidea, Disparida): the Morphogenetic Basis of Their Formation and Adaptation Potential // *Paleontological Journal*. 2021. V. 55 № 9. P. 993—1012.

Rozhnov S.V., Palmer T.D. The Origin of the Ecosystem of Hardgrounds and the Ordovician Benthic Radiation // *Paleontological Journal*. 1996. V. 30. № 6. P. 688—692.

Sardeson F.W. Discoid Crinoidal Roots and *Camarocrinus* // *The Journal of Geology*. 1908. V. 16, №. 3, P. 239—254.

Schmidt F. Ueber einige neue und wenig bekannte Baltisch-silurische Petrefacten // *Mémoires de l'Académie Impériale Des Sciences de St.-Petersbourg*. VII Serie. 1874. T. XXI №11. P. 1—48.

Schmidt F. Revision der ostbaltischen silurischen Trilobiten nebst geognostischen Übersicht des ostbaltischen Silurgebiets // *Mémoires de l'Académie Impériale Des Sciences de St.-Petersbourg*. VII Serie. 1881. T. XXX № 1. 274 p.

Schmidt F. Excursions durch Estland // *Guide excur. VII Congr. Geolog. Intern. St. Petersburg*, XII, 1897. P. 1—21.

Sprinkle J. Morphology and Evolution of Blastozoan Echinoderms. The Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts. 1973. 284 p.

Sprinkle J, Guensburg T.E. Crinozoan, Blastozoan, Echinozoan, Asterozoan, and homalozoan Echinoderms / *The Great Ordovician Biodiversification Event*. Columbia University Press. New York. 2004. P. 266—280.

Tolmacheva T.Yu., Fedorov P., Egerquist E. Conodonts and brachiopods from the Volkhov Stage (Lower Ordovician) microbial mud mound at Putilovo Quarry, north-western Russia // Bulletin of the Geological Society of Denmark. 2003. V. 50. P. 63–74.

Ubachs G. Skeletal morphology of fossil crinoids / Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. T, Echinodermata 2. Ed. Moore R.C. and Teichert C. New York: The University of Kansas and Geological Society of America. 1967. P. T58–T216.

Volborth A. Ueber die echino-encrinen und die Identität des contractilen Theiles ihres Stieles mit dem Cornulites Serpularius // Bull. Acad. sci. St.-Ptb. Cl. phys.math. 1842. T. 10 № 20. P. 293—303.

Volborth A. Ueber die Arme der bisher zu den armlosen Crinoiden gezählten Echino-Encrinen // Bull. phys.-math. Acad. sci. St.-Peterb. 1844. T. 3, № 6. P. 91–96.

Volborth A. Ueber die russischen Sphaeroniten, eingeleitet durch einige Betrachtungen über die Arme der Cystideen // Verhandlungen Der Russisch-Kaiserlichen Mineralogischen Gesellschaft Zu. St. Petersburg. 1846. P. 161—198.

Wachsmuth C., Springer F. The North American Crinoidea Camerata // Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Cambridge. 1897. V. XXL. 837 p.

Warn J., Strimple H.L. The Disparid Inadunate Superfamilies Homocrinacea and Cincinnaticrinacea (Echinodermata : Crinoidea), Ordovician-Silurian, North America // Bull. of American paleontology. 1977. V. 72. № 296. P. 1—138.

Zamora S. The oldest isorophid edrioasteroid (Echinodermata) and the evolution of attachment strategies in Cambrian edrioasteroids // Acta Palaeontologica Polonica. 2010. V. 55 №3. P. 487–494.

Zamora S., Álvaro J.J., Vizcaïno D. Pelmatozoan echinoderms from the Cambrian–Ordovician transition of the Iberian Chains (NE Spain): early diversification of anchoring strategies // Swiss Journal of Geosciences. 2009. V. 102. P. 43–55.

Zamora S., Deline B., Álvaro J.J., Rahman I.A. The Cambrian Substrate Revolution and the early evolution of attachment in suspension-feeding echinoderms // Earth-Science Reviews. 2017. V. 171. P.478—491.

Zamora S., Gozalo R., Liñán E. Middle Cambrian gogiid echinoderms from Northeast Spain: Taxonomy, palaeoecology, and palaeogeographic implications // Acta Palaeontologica Polonica. 2009. V. 54 №2. P. 253–265.

Zhu X.-J., Zamora S., Lefebvre B. Morphology and palaeoecology of a new edrioblastoid from the Furongian of China // Acta Palaeontologica Polonica. 2014. V. 59 (4). P. 921–926.

Фототаблицы и объяснения к ним

Объяснение к таблице I

Холдфасты подгруппы неветвящихся монолитных:

1 — Экз. ПИН 4125/851, типичный представитель морфотипа Hol-A: а — вид сбоку, б — вид сверху. Волховский горизонт, карьер Бабино.

2 — Экз. ПИН 4125/945, типичный представитель морфотипа Hol-B : а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. Верхи волховского — низы кундаского горизонта (осыпь), левый берег р. Лынны близ устья.

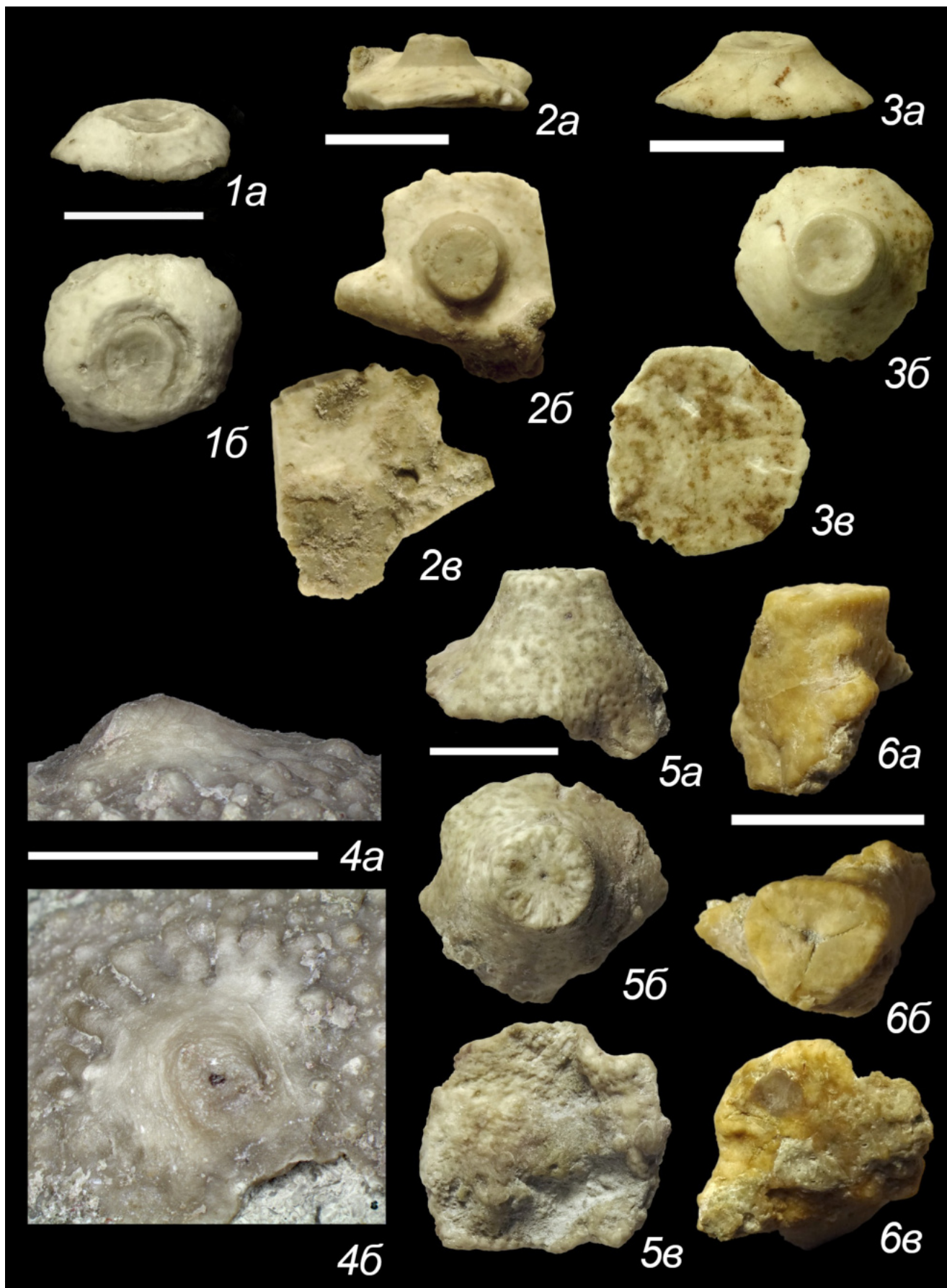
3 — Экз. ПИН 4125/857, типичный представитель морфотипа Hol-C: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. Верхи волховского — низы кундаского горизонта (осыпь), правый берег р. Сяси выше д. Монсова.

4 — Экз. ПИН 4125/927, типичный представитель морфотипа Hol-D: а — вид сбоку, б — вид сверху. Нижняя часть верхней пачки («фризы») волховского горизонта, карьер Путилово.

5 — Экз. ПИН 4125/1035, типичный представитель морфотипа Hol-E: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. Волховский горизонт, карьер Путилово.

6 — Экз. ПИН 4125/1036, типичный представитель морфотипа Hol-F: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. Средняя пачка («желтяки») волховского горизонта, карьер Путилово.

Длина масштабной линейки здесь и далее 1 см.



Объяснение к таблице II

Холдфасты подгруппы неветвящихся монолитных:

1 — Экз. ПИН 4125/815, типичный представитель морфотипа Hol-G: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. Латорпский горизонт, левый берег реки Лынны напротив «синей усадьбы».

Холдфасты подгруппы неветвящихся с внутренней полостью:

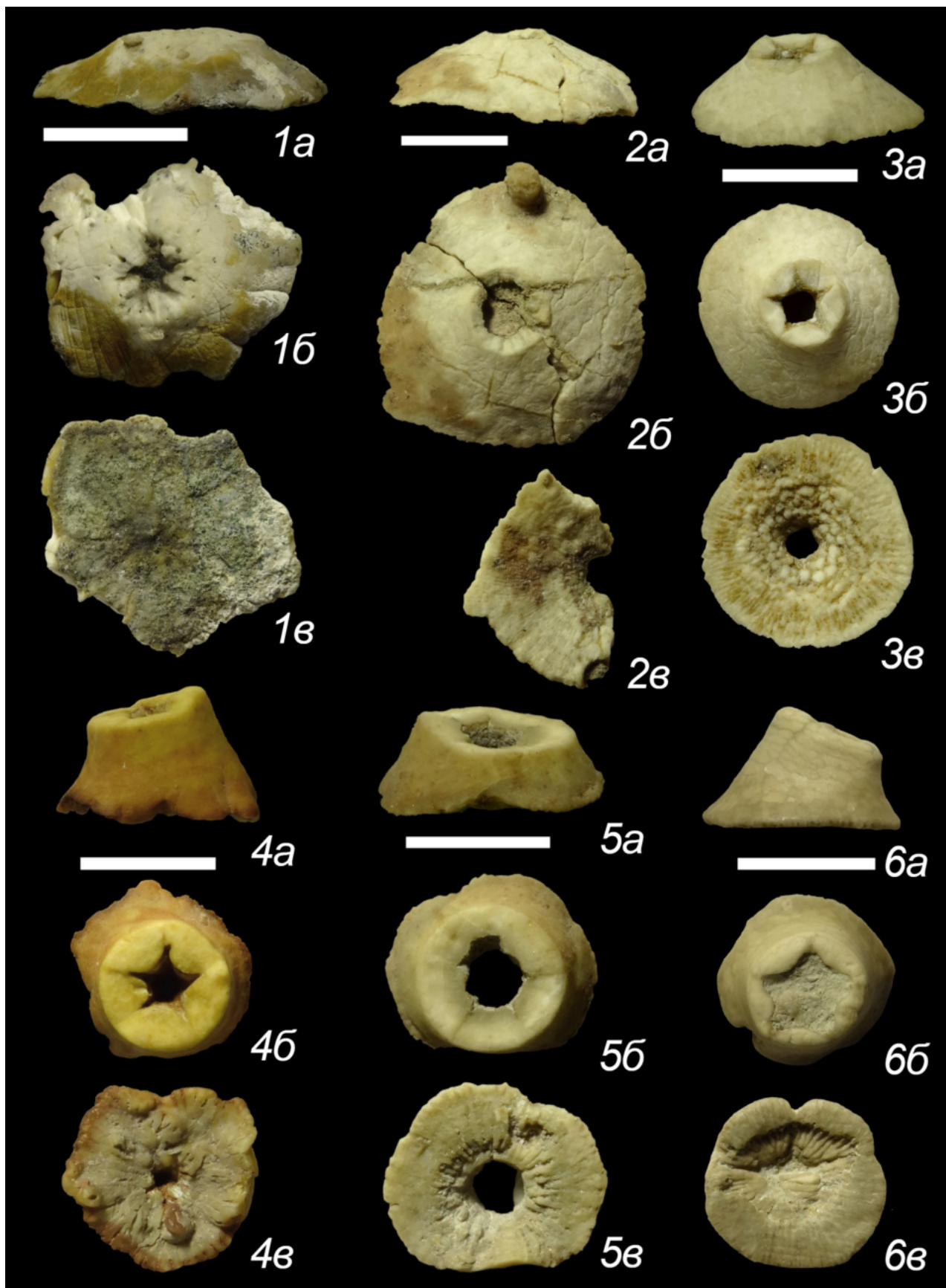
2 — Экз. ПИН 4125/836, типичный представитель морфотипа Cav-A: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу (отделенный от породы фрагмент). Верхняя пачка волховского горизонта («фризы»), карьер Путилово.

3 — Экз. ПИН 4125/821, типичный представитель морфотипа Cav-B: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. Средняя пачка волховского горизонта («желтяки»), правый берег р. Волхов близ д. Симанково.

4 — Экз. ПИН 4125/948, типичный представитель морфотипа Cav-C: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. Средняя пачка волховского горизонта («желтяки»), д. Извоз.

5 — Экз. ПИН 4125/946, типичный представитель морфотипа Cav-D: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. Отвалы пород нижней-средней части волховского горизонта в прибиогермной части карьера Бабино.

6 — Экз. ПИН 4125/823, типичный представитель морфотипа Cav-E: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. Волховский горизонт, д. Извоз.



Объяснение к таблице III

Холдфасты подгруппы неветвящихся с внутренней полостью:

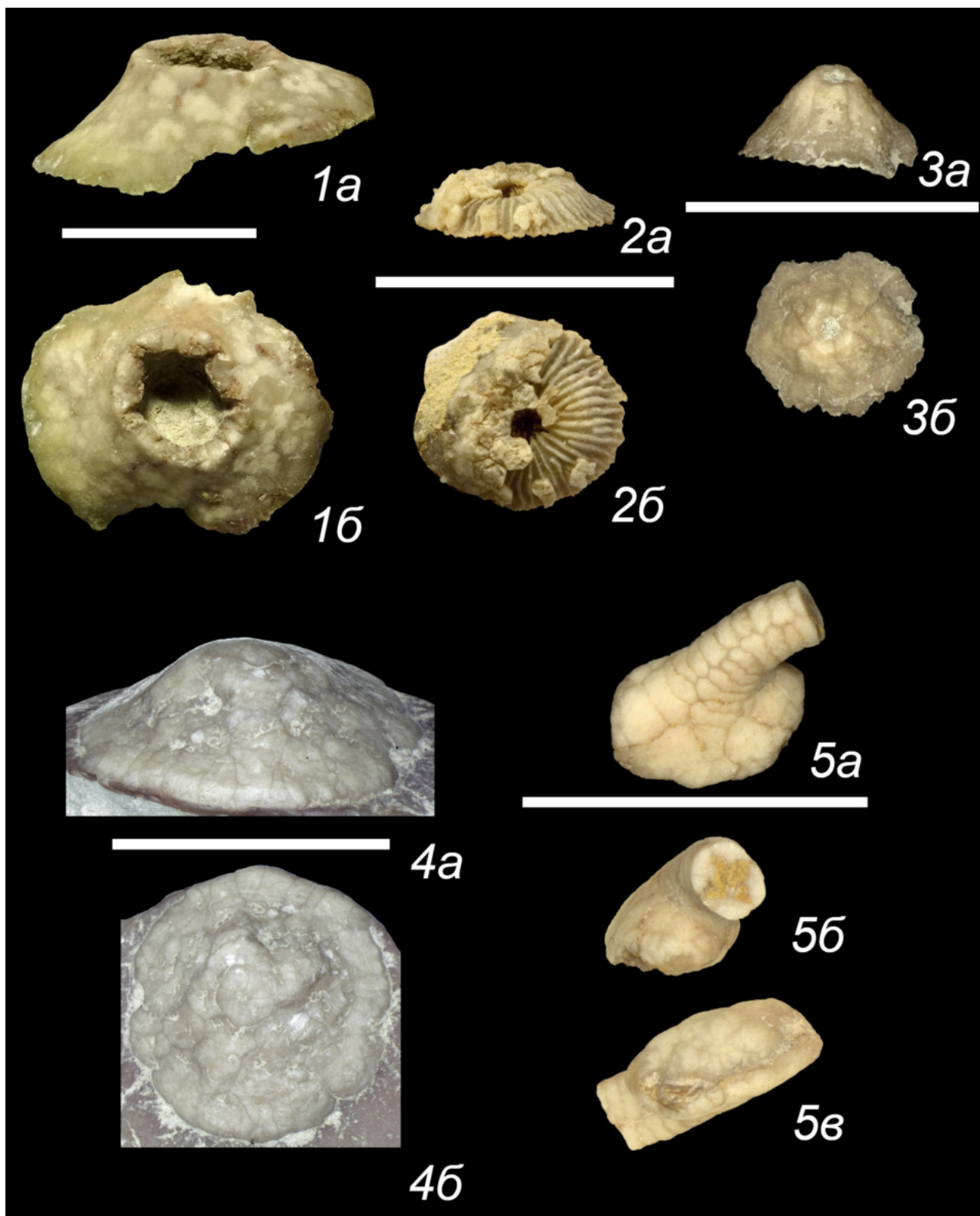
1 — Экз. ПИН 4125/838, типичный представитель морфотипа Cav-F: а — вид сбоку, б — вид сверху, Отвалы пород средней («желтяки») и верхней («фризы») пачек волховского горизонта, центральная часть карьера Путилово.

2 — Экз. ПИН 4125/951, типичный представитель морфотипа Cav-G: а — вид сбоку, б — вид сверху. Горизонт ухаку, левый берег р. Волхова выше с. Валим.

3 — Экз. ПИН 4125/1037, представитель морфотипа Cav-H: а — вид сбоку, б — вид сверху. Йихвиский горизонт, обнажение на берегу р. Хревицы.

4 — Экз. ПИН 4125/1038, типичный представитель морфотипа Cav-J: а — вид сбоку, б — вид сверху. Осыпь пород кундаского-азериского горизонтов на левом берегу р. Волхова в черте г. Волхов.

5 — Экз. ПИН 4125/321, типичный представитель морфотипа Cav-I: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. Средняя пачка («желтяки») волховского горизонта, берег р. Лавы.



Объяснение к таблице IV

Холдфасты группы ветвящихся:

1 — Экз. ПИН 4125/964, типичный представитель морфотипа Rad-A: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. Волховский горизонт, правый берег р. Волхова близ д. Симанково.

2 — Экз. ПИН 4125/858, типичный представитель морфотипа Rad-B: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. Средняя часть волховского горизонта (пачка «желтяки»), правый берег р. Волхова близ д. Симанково.

3 — Экз. ПИН 4125/966, холдфаст морфотипа Rad-B, на котором наблюдается срастание корневидных отростков в единую подошву: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу. Волховский горизонт, карьер Путилово.

4 — Экз. ПИН 4125/987, типичный представитель морфотипа Rad-D: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу, г — сочленовная фасетка крупным планом. Горизонт ухаку, левый берег р. Волхова выше с. Валим.

5 — Экз. ПИН 4125/929, типичный представитель морфотипа Rad-C: а — вид сбоку, б — вид со стороны сочленовной фасетки. Горизонт ухаку, карьер близ д. Алексеевка.

6 — Экз. ПИН 4125/1039, типичный представитель морфотипа Rad-E: а — вид сбоку, б — вид сверху. Горизонт ухаку (близ границы валимской и вельской свит), левый берег р. Волхова выше с. Валим.

