

*На правах рукописи*



**АНЕКЕЕВА**  
**Галина Александровна**

**СТАНОВЛЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО  
РАЗНООБРАЗИЯ ПРИКРЕПИТЕЛЬНЫХ  
ОБРАЗОВАНИЙ СТЕБЕЛЬЧАТЫХ ИГЛОКОЖИХ  
ИЗ ОРДОВИКА ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ**

1.6.2 — Палеонтология и стратиграфия

**АВТОРЕФЕРАТ**  
на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва — 2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка Российской академии наук (ПИН РАН)

**Научный руководитель:**

**Рожнов Сергей Владимирович**, академик РАН, доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории высших беспозвоночных ПИН РАН

**Официальные оппоненты:**

**Дронов Андрей Викторович**, доктор геолого-минералогических наук, главный научный сотрудник лаборатории стратиграфии фанерозоя Федерального государственного бюджетного учреждения науки Геологический институт Российской академии наук

**Мионов Александр Николаевич**, доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории донной фауны океана Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук

**Ведущая организация:**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской академии наук

Защита состоится 14 февраля 2024 г. в 11:00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01) на базе ПИН РАН по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (г. Москва, Ленинский пр-т, д. 33) и на официальном сайте ПИН РАН:  
<https://www.paleo.ru/upload/medialibrary/8af/i0fp3jun5e1sjeiwrsgf3sokg0sf6qx4.pdf>

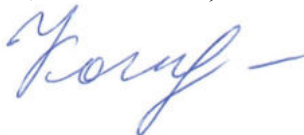
Отзывы на автореферат (в двух экземплярах, заверенных печатью) просим направлять по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123, ПИН РАН, ученому секретарю диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01); факс +7 (495) 339-12-66

Автореферат разослан «\_\_\_»

2023 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
к.г.-м.н.

В.А. Коновалова



## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы исследования.** Термин «стебельчатые иглокожие» является собирательным для двух подтипов иглокожих — Crinozoa и Blastozoa. Их изучение представляет ценность для понимания палеоэкологических обстановок групп бентосных организмов палеозоя, а также имеет немалое стратиграфическое значение. Естественная система этих организмов разработана прежде всего по их кронам, а в контексте стратиграфии особое внимание уделяется членикам и фрагментам стеблей. 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 они 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 части) на данной территории наблюдается резкое увеличение разнообразия стебельчатых иглокожих и их прикрепительных образований и становление большинства морфологических типов последних, что требует детального изучения.

В рамках исследований были изучены коллекции прикрепительных образований иглокожих с территории Ленинградской области 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, в том числе лично автором в период 2017—2021 гг., которые хранятся в коллекции № 4125 в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка Российской академии наук.

**Цель и задачи.** Цель работы заключается во всестороннем изучении морфологии прикрепительных образований стебельча-

тых 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 прикрепительных образований и закономерности их эволюции. Показано резкое возрастание их морфологического разнообразия в среднем ордовике, происходившее параллельно на Балтийском палеоконтиненте и в Лаврентии.

**Практическая значимость.** Результаты работы могут быть использованы для стратиграфии и межконтинентальных корреляций ордовикских отложений, разработки проблем развития Ордовикской Эволюционной Радиации, 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 путем 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 ученых-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 которых была значительно дополнена коллекция прикрепительных образований. Препарация и фотосъемка всех приведенных в работе образцов. Зарисовка описанных экземпляров, выполнение рисунков обобщенных 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 приведенных в работе морфотипов. Разработка искусственной классификации прикрепительных образований (в соавторстве). Анализ стратиграфического распространения морфотипов. Анализ приуроченности морфотипов к типам субстрата.

**Структура и объем работы.** Работа состоит из введения, семи глав, заключения, словаря терминов, списка литературы и фототаблиц. Содержит 55 текстовых рисунков и 4 фототаблицы. Об-

щий объем 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 фотосъемки. Студентам Московского государственного университета им. М.В. 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. Фёдорову, Г.С. Искюлю, Н.К. Семёнову, С.С. Терентьеву, Д.А. Малиновскому, Ю.С. Кузьмичёву) за помощь в сборе материала и предоставленные образцы из их коллекций. Р.А. Ракитову (ПИН РАН, лаборатория арторопод, кабинет приборной аналитики) за проведение сеансов на сканирующем электронном микроскопе и рентгеновском микрофотографе. 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 (рис. 1) и представлены известняками, доломитизированными известняками, редко мергелями, доломитами; в самых нижних частях — песчаниками и аргиллитами; в нижне- и среднеордовикской части с высоким содержанием глауконита. Полная мощность в области выходов на поверхность 100—200 м.

История изучения геологии региона продолжается уже в течение двух веков — начиная с первых набросков геологической карты и первых описаний, опубликованных Лондонским геологическим обществом в 1820-х гг., далее экспедицией Р.И. Мурчисона (R.I. Murchison) в 1840—1841 гг., С.С. Куторгой в 1842—1852 гг.), Ф.Б. Шмидтом (F.B. Schmidt) в 1858—1909 гг., В.В. Ламанским (Ламанский, 1905), Р.Ф. Геккером и М.Э. Янишевским в 1920-е гг., Р.М. Мяннилем (Мянниль, 1966). В недавнее время стратиграфией ордовикских отложений занимался А.Ю. Иванцов (1990-е — 2000-е гг.), на данный момент продолжают А.В. Дронов, Т.Ю. Толмачёва, П.В. Фёдоров, С.С. Терентьев, Г.С. Искюль и др.



**Рис. 1.** Карта с расположением местонахождений, из которых происходит ископаемый материал (по: Anekeeva, Rozhnov, 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. Лынный; 12 — обнажения вдоль правого берега р. Сяси между д. Колчаново и Яхново.

Даны краткие характеристики местных стратиграфических подразделений (рис. 2), начиная от пакерортского горизонта нижнего ордовика и заканчивая раквереским горизонтом верхнего ордовика. Описания сделаны по литературным данным (Селиванова, 1971; Иванцов, 2004; Долгов, Мейдла, 2011; Дронов и др., 2012; Мельникова и др., 2022) и дополнены наблюдениями автора.

## 1.2. Описания местонахождений

Основные местонахождения (рис. 1), 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 рр. Хревицы и Лавы. Описания местонахождений приводятся в порядке их расположения с запада на восток. Схемы разрезов унифицированы по литературным данным (Фёдоров, 2003; Иванцов, 2004; Долгов, Мейдла, 2011; Дронов и др., 2012; рабочие материалы С.С. Терентьева) и собственным наблюдениям автора.

ОРДОВИКСКАЯ				Система	
НИЖНИЙ		СРЕДНИЙ		Верхний	Отдел
Флоский		Дарривильский		Сандбийский	Ярус
Латорпский		Волгожский		Кельасский	Горизонт
Лестская		Волгожская		Елизаветинская	Сыта
				Хревицкая	
				Шуцловская	
				Гриновская	
				Виллинковинская	
				Вельская	
				Валнинская	
				Порожская	
				Дубовинская	
				Сичаньковская	
				Синявинская	
				Обуховская	
				Силдборуская	

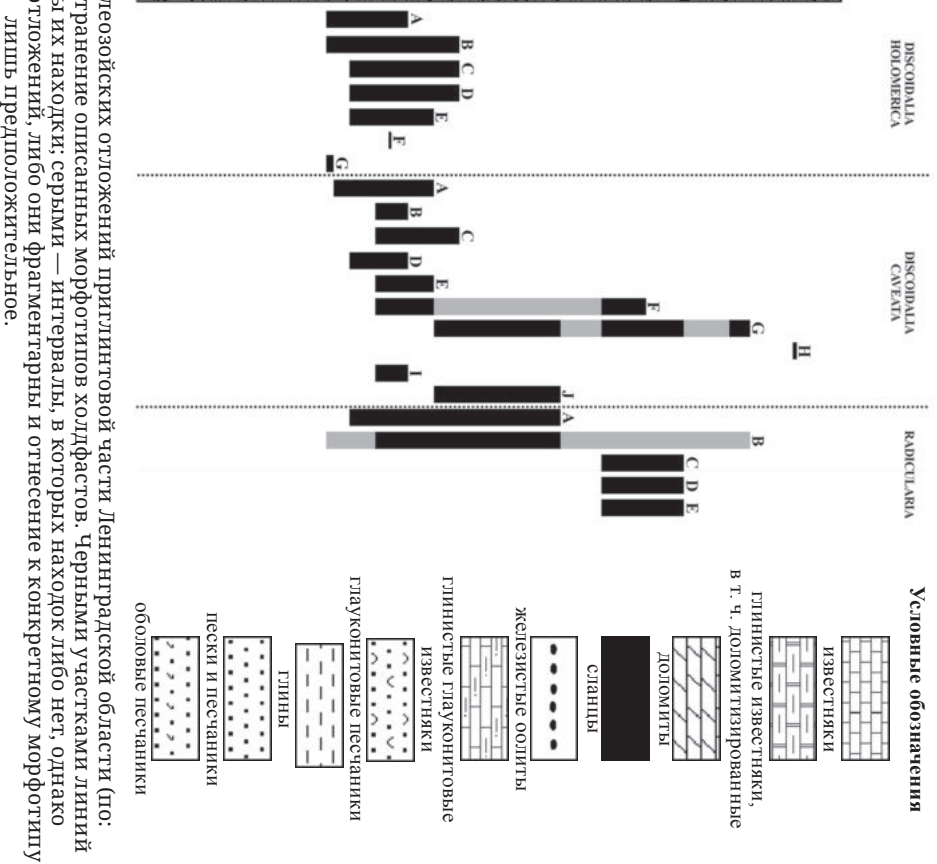


Рис. 2. Стратиграфическая схема нижнепалеозойских отложений приглитновой части Ленинградской области (по: Дронов и др., 2012, с изменениями) и распространение описанных морфотипов холдфастов. Черными участками линий показаны интервалы, из которых известны их находки; серыми — интервалы, в которых находок либо нет, однако имеются находки из ниже- и вышележащих отложений, либо они фрагментарны и отнесение к конкретному морфотипу лишь предположительное.



### 1.3. Методы сбора и изучения ископаемого материала

Сбор материала проводился как непосредственно из коренных пород, так и из осыпей. Отделение образцов от коренной породы или крупных обломков производилось при помощи молотка и зубила. Некоторые экземпляры выделялись из глинистой породы путем промывки на ситах. Применялось механическое препарирование при помощи гравера, пескоструйного аппарата, стальных игл, ультразвуковой ванны; химическое при помощи калиевой щелочи, перекиси водорода, уксусной кислоты. Микроструктура изучалась под сканирующим электронным микроскопом. Внутреннее строение изучалось методом последовательных шлифовок и рентгеновской микротомографии. Для фотосъемки использовались различные цифровые камеры, для обработки фотографий и рисования схем — графический редактор GIMP.

## 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 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 легко отличимы от остатков других организмов.

Стебельчатые иглокожие (сборная группа *Pelmatozoa*, в составе классов *Crinoidea*, *Eocrinoidea*, *Paracrinoidea*, *Parablastoidea*, *Rhombifera*, *Diploporita* и отряда *Edrioblastoidea* класса *Edrioasteroidea*) являются одной из наиболее разнообразных, многочисленных и широко распространенных групп организмов на территории ордовикского Балтийского бассейна.

### 2.2. Стратиграфическое распространение

На территории Балтийского бассейна иглокожие появляются впервые во флоском веке раннего ордовика (верхи латорпского горизонта). Раньше всего — членики и фрагменты стеблей криноидей *Asterocrinus muensteri* Eichwald, 1840 и *Streptiocrinus monile* (Eichwald, 1856); редкие таблички *Cheirocrinus* Eichwald, 1856 неуточненной видовой принадлежности и дисковидные холдфасты без внутренней полости. С начала, а особенно с середины дапинского века среднего ордовика разнообразие иглокожих стремительно увеличивается. Стратиграфическое распространение таксонов приведено как по литературным данным, так и по наблюдениям автора.

В нижней части волховского горизонта появляются остатки эокриноидей *Rhipidocystis* Jaekel, 1900 (*R. baltica* Jaekel, 1900, *R. concentricus* (Yeltysheva, 1964)), *Simonkovocrinus reticulatus* Rozhnov, 1991, ромбифер *Echinoencrinites* Meyer, 1826 и *Gonocrinites* Eichwald, 1840, *Homocystites* Barrande, 1887 (*H. degener* Jaekel, 1899, *H. sculptus* (Schmidt, 1874)); изредка — диплопорит *Protocrinites yakovlevi* Hecker et Hecker, 1957. Из криноидей — членики и фрагменты стеблей *Sphenocrinus* Eichwald, 1856 (*S. multisulcatus* Yeltysheva, 1964, *S. obtusus* Eichwald, 1860, *S. quinquevalatus* Yeltysheva, 1964, *S. rarisulcatus* Yeltysheva, 1964).

В средней части — из эокриноидей многочисленные виды рода *Bolboporites* Pander, 1830, *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 — *Maenilicrinus 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* Grewingk, 1867.

В верхней — эокриноидеи *Paracryptocrinites* Rozhnov et Fedorov, 2001 (*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* Eichwald, 1862 (*A. volborthi* (Schmidt, 1894), *A. stellatus* Eichwald, 1862, *A. sublaevis* Jaekel, 1899), криноидеи *Perittocrinus radiatus* (Beyrich, 1879), а также эдриоастероидеи.

В кундаское время появляются эокриноидеи *Heckerocrinus* Doweld, 2012 (*H. neglecta* (Hecker, 1938), *H. sculptus* (Hecker, 1938)), парабластоидеи *Kosachenkoastrus volkhovensis* Rozhnov, 2013, 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 bplex* (Eichwald, 1856), *Tetracionocrinus transitor* (Jaekel, 1918), *Baltocrinus* Stukalina, 1979. Род *Echinoencrinites* исчезает, а в самых верхних слоях появляются ромбиферы *Echinospaerites* Wahlenberg, 1821.

В азериское время появляются эокриноидеи *Cryptocrinites laevis* (Pander, 1830), ромбиферы *Echinospaerinesaurantium* (Gyllenhaal, 1772), *Hemicosmites* Buch, 1840 (*H. malum* (Pander, 1830), *H. oblongus* (Pander, 1830)), *Heliocrinites* (*Lophotocystis*) *araneus* (Schlotheim, 1820), криноидеи *Hoplocrinus dipentus* (Leuchtenberg, 1843), *Revalocrinus costatus* Jaekel, 1918, *Pentamerocrinus kosovi* Rozhnov, 2016, *Plussacrinus dentatus* Yeltyschewa, 1957.

В ласнамягиское время не обнаруживается обильного появления новых родов и видов (за исключением рода криноидей *Schizocrinus* Hall, 1847 (*S. nodosus* Hall, 1847) и вида *Baltocrinus antiquus* (Eichwald, 1860)).

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)).

В отложениях вышележащих горизонтов можно отметить тенденцию утраты некоторыми таксонами стебельчатых иглокожих (эокриноидеи *Neorhipidocystis*, ромбиферы *Echinospaerites*, диплопориты *Protocrinites*) стебля и перехода к свobodнолежащему во взрослом состоянии образу жизни. Возможно, именно в связи с этой тенденцией в этих отложениях редки холдфасты. Из новых таксонов помимо рода *Neorhipidocystis* Rozhnov, 1989 (*N. oepiki* (Hecker, 1938)) в кукурзеском горизонте появляется вид *Schizocrinus kuckersiensi* Yeltyschewa, 1966, 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.

### 2.3. История изучения

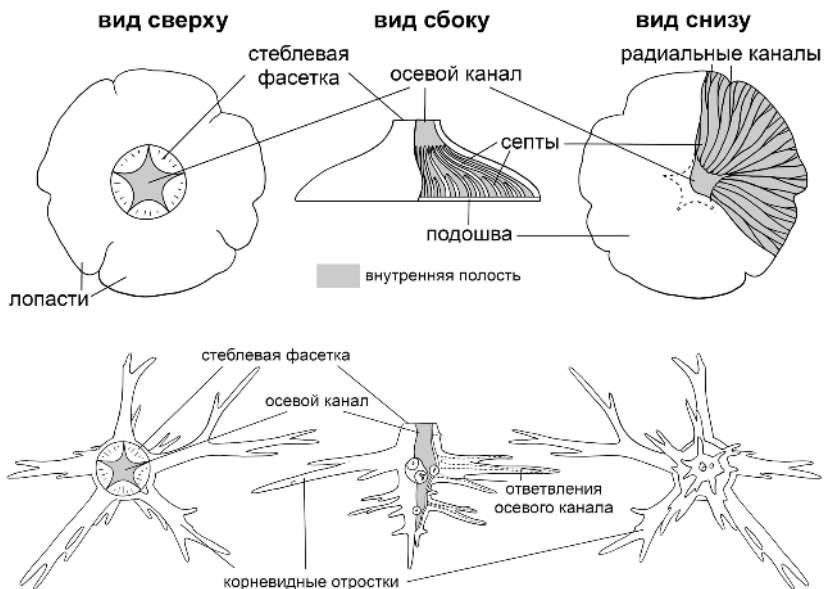
Изучение стебельчатых иглокожих в данном регионе продолжается параллельно с изучением его геологического строения также в течение двух веков и связано с именами Х.И. Пандера (Pander, 1830), Л. Фон Буха (Buch, 1840, 1845), А.Ф. Фольборта (Volborth, 1842, 1844, 1846), Э.И. Эйхвальда (Eichwald, 1840, 1856; Эйхвальд, 1861), Ф.Б. Шмидта (Schmidt, 1874), О. Иекеля (Jaekel, 1899, 1900, 1918), Р.Ф. Геккера и Е.Л. Геккер (Геккер, 1923; Геккер, Геккер, 1957), Р.С. Елтышевой (Елтышева, 1956, 1959, 1964, 1966), Г.А. Стукалиной (Стукалина, 1979, 1986, 2000; Стукалина, Хинтс, 1979), Ю.А. Арендта (Арендт, 1976), С.В. Рожнова (Рожнов, 1988, 1997, 1989 и др.).

В настоящее время этими проблемами продолжают заниматься С.В. Рожнов, Г.В. Миранцев, Г.С. Искюль, С.С. Терентьев, Н.К. Семёнов, К.Р.Ч. Пол (Christopher R.C. Paul) и др.

## 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; расположенных на верхней ее части пищесборных придатков; отходящего от ее нижней части членистого стебля и расположенного на дисталь-



**Рис. 3.** Обобщенная схема строения неветвящегося (сверху) и ветвящегося (снизу) холдфастов с обозначениями основных структур. Внутри одного морфотипа (Rad-B) встречаются разные модификации расположения корневидных отростков вдоль участка стебля или на его конце, а также их направленности. Неветвящиеся холдфасты, в свою очередь, делятся на две подгруппы — монолитные и имеющие внутреннюю полость. 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. Корневидные отростки могут рассматриваться как непосредственные анатомические предшественники циррей.

ном конце этого стебля прикрепительного образования. Для обозначения прикрепительного образования используется термин «холдфаст» (от англ. Holdfast — захват, крепежное устройство). По К. Бретту (Brett, 1981), 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 принимается деление холдфастов в первую очередь на ветвящиеся и неветвящиеся (рис. 3); обе эти 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.

### 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 сохраняются отдельно от остального скелета, что затрудняет их отнесение к конкретным таксонам. Наиболее привлекали исследователей самые необычные структуры — такие как *Ancyrocrinus* Hall, 1862 (якоробразные окончания стебля, обросшие вторичным стереомом), *Scyphocrinites* Zenker, 1833 (полые камеры, в разных интерпретациях представляющиеся как заполненные газом «поплавки», способствующие поддержанию животного в толще воды и его переносу, либо как заполненные грунтом «лежащие якоря», напротив, препятствующие всплыванию и сносу течениями) и *Lichenocrinus* Hall, 1866 (многотаблитчатые, с обширной внутренней полостью и вдавленным местом прикрепления очень тонкого стебля). 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), и раздел о морфологии скелета ископаемых криноидей в «*Treatise on Invertebrate Paleontology*» (Ubahgs, 1967).

На материале из конкретных местонахождений разрабатывались классификации Ф.В. Сардесона (Sardeson, 1908) (формация Трентон, Миннесота, США) и Р.Д. Льюиса (Lewis, 1982) (формация Бромайд, Оклахома, США). Ф.В. 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. Р.Д. Льюис выделил 9 морфотипов с цифровыми и буквенными обозначениями (1А, 1В и т.д.), где цифровое обозначение присваивалось на основании формы осевого канала, а буквенное — прочих признаков и имело подчиненное значение.

К. Бретт (Brett, 1981) обобщил, прояснил и упорядочил использовавшиеся ранее термины, касающиеся стеблей и прикрепительных структур иглокожих, а также разделил 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.

Для других разрозненных остатков стебельчатых иглокожих, а именно члеников их стеблей, было ранее разработано несколько искусственных классификаций (Moore, 1938; Вялов, 1953а,

1935б; Елтышева, 1956), которые, однако, неприменимы к холдфастам из-за наличия у тех большего числа признаков и менее отчетливой выраженности некоторых из них.

Холдфасты отличаются друг от друга следующими признаками:

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 имеют наличие или отсутствие ветвления, наличие или отсутствие внутренней полости, а также ее строение, вместе со строением осевого канала — как непосредственно отражающие анатомические особенности мягкого тела. Другие признаки, подверженные влиянию условий окружающей среды в большей степени (общая форма, направленность корневидных отростков) имеют меньшее значение.

В работе 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, на следующие подгруппы: неветвящиеся без внутренней полости, или монолитные (*Holomerica*) и неветвящиеся с внутренней полостью (*Caveata*). Отдельные морфотипы внутри этих групп обозначаются заглавными буквами английского алфавита, независимо в каждой подгруппе (табл. 1).

**Таблица 1.** Искусственная система холдфастов.

<b>Прикрепительные образования (holdfast) стебельчатых иглокожих</b>		
<b>Группа <i>Discoidalia</i></b>		<b>Группа <i>Radicularia</i></b>
<b>Подгруппа <i>Holomerica</i></b>	<b>Подгруппа <i>Caveata</i></b>	
Морфотип <b>Hol-A</b>	Морфотип <b>Cav-A</b>	Морфотип <b>Rad-A</b>
Морфотип <b>Hol-B</b>	Морфотип <b>Cav-B</b>	Морфотип <b>Rad-B</b>
Морфотип <b>Hol-C</b>	Морфотип <b>Cav-C</b>	Морфотип <b>Rad-C</b>
Морфотип <b>Hol-D</b>	Морфотип <b>Cav-D</b>	Морфотип <b>Rad-D</b>
Морфотип <b>Hol-E</b>	Морфотип <b>Cav-E</b>	Морфотип <b>Rad-E</b>
Морфотип <b>Hol-F</b>	Морфотип <b>Cav-F</b>	
Морфотип <b>Hol-G</b>	Морфотип <b>Cav-G</b>	
	Морфотип <b>Cav-H</b>	
	Морфотип <b>Cav-I</b>	
	Морфотип <b>Cav-J</b>	

## ГЛАВА 4. ОПИСАНИЯ МОРФОТИПОВ ПРИКРЕПИТЕЛЬНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ ИЗ ОРДОВИКА ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

### Группа *Discoidalia*: неветвящиеся холдфасты

#### Подгруппа *Holomerica*: неветвящиеся холдфасты без выраженной внутренней полости

**Морфотип Hol-A** низкие дисковидные холдфасты с узким пятиугольным в сечении осевым каналом, слегка утопленной стеблевой фасеткой и концентрическим рельефом на ее поверхности. Материал: 8 экз.

**Морфотип Hol-B** низкие холдфасты с очертаниями неправильной формы и слегка обособленной проксимальной частью, с узким пятиугольным в сечении осевым каналом. Материал: 15 экз.

**Морфотип Hol-C** 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. Материал: 12 экз.

**Морфотип Hol-D** 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. Материал: 4 экз.

**Морфотип Hol-E** высокие пенькообразные холдфасты с широкой стеблевой фасеткой, несущей следы радиальной скульптуры, узким пятиугольным в сечении осевым каналом и мелкоскладчатым рельефом на дистальной поверхности. Материал: 6 экз.

**Морфотип Hol-F** высокие пенькообразные холдфасты со слабо разделенным на лопасти основанием, широкой скругленно-треугольной стеблевой фасеткой и трехлучевым в сечении осевым каналом. Материал: 1 экз.

**Морфотип Hol-G** низкие, полого возвышающиеся к стеблевой фасетке холдфасты с разделенным на лопасти основанием и пятилучевым в сечении осевым каналом, без обособленного подошвенного слоя. Материал: 12 экз.

#### Подгруппа *Saveata*: неветвящиеся холдфасты с выраженной внутренней полостью

**Морфотип Sav-A** пологие холдфасты с открытой внутренней полостью, узкими ветвящимися радиальными каналами в ней и широким округлым осевым каналом. Материал: 8 экз.

**Морфотип Sav-B** пологие холдфасты с выстланной табличками внутренней полостью и широким звездчатым осевым каналом. Материал: 4 экз.

**Морфотип Sav-C** холдфасты с высокой проксимальной частью, разделенным на лопасти основанием, системой радиальных каналов во внутренней полости и широкими пятиугольным или звездчатым осевым каналом. Материал: 19 экз.

**Морфотип Cav-D** холдфасты с высокой проксимальной частью, разделенным на широкие лопасти основанием и широким круглым осевым каналом. Материал: 2 экз.

**Морфотип Cav-E** многотаблитчатые холдфасты с резко возвышающейся проксимальной частью, разделенным на лопасти основанием и широкими пятиугольным или звездчатым в сечении осевым каналом. Материал: 5 экз.

**Морфотип Cav-F** 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. Материал: 32 экз.

**Морфотип Cav-G** 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. Материал: 4 экз.

Выделяется экземпляр **cf. Cav-G** — многотаблитчатый, сильно выпуклой куполообразной формы, с округлым в плане основанием без лопастей, без сохранившейся стеблевой фасетки. В его полости отсутствуют септы, а покровные таблички очень массивны и выдаются внутрь. В случае, если этот экземпляр действительно является холдфастом, а не текой неизвестного иглокожего, такое строение может отражать морфогенетические предпосылки формирования пластинчатых лоболитов (если брать за основу их функциональную интерпретацию как «якорей», а не «поплавков»).

**Морфотип Cav-H** 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. Материал: 1 экз.

**Морфотип Cav-I** пологие многотаблитчатые холдфасты, плавно переходящие в тетрамерный стебель с широким четырехлучевым сечением осевого канала. Материал: 1 экз.

**Морфотип Cav-J** 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. Материал: 2 экз.

#### **Группа Radicularia: ветвящиеся холдфасты**

**Морфотип Rad-A** 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. Материал: 10 экз.



**Морфотип Rad-B** 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 часто отчетливо видны границы между табличками и членами. Материал: более 200 экз.

**Морфотип Rad-C** округлый в сечении членистый стебель со скругленно-прямоугольным сечением осевого канала и трубчатыми отростками, регулярно отходящими от члеников. Материал: 3 экз.

**Морфотип Rad-D** округлый в сечении, спирально завитой членистый стебель с узким пятиугольным сечением осевого канала и короткими лапчатыми отростками, регулярно отходящими от члеников. Материал: 2 экз.

**Морфотип Rad-E** пятиугольный в сечении членистый стебель с широким пятилучевым сечением осевого канала и многочисленными длинными трубчатыми отростками, отходящими от него в местах границ между пентамерами. Материал: 4 экз.

#### ГЛАВА 5. СОПОСТАВЛЕНИЕ ИСКУССТВЕННОЙ СИСТЕМЫ МОРФОТИПОВ ПРИКРЕПИТЕЛЬНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ С ЕСТЕСТВЕННОЙ СИСТЕМОЙ ИГЛОКОЖИХ

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

Примитивные дисковидные монолитные холдфасты (морфотипы Hol-A, Hol-B, Hol-C) — эокриноидеи. Морфотип Hol-C вероятно, принадлежит конкретно *Rhipidocystis*, для которого описаны формы сечения осевого канала от трехлопастной до округлой (Рожнов, 1989).

Монолитный холдфаст с трехлучевым сечением осевого канала (морфотип Hol-F) — ромбиферы, для некоторых из которых характерны проявления трехлучевой симметрии в строении теки и стебля.

Дисковидные монолитные холдфасты с лопастями (морфотип Hol-G), имеющие звездчатое сечение осевого канала — криноидеи *Asterocrinus*.

Холдфасты с широкими звездчатыми, пятиугольными или круглыми (со следами пентамерности) сечениями осевого канала — как неветвящиеся, так и ветвящиеся — криноидеи. Холдфасты морфотипа Cav-G, схожи с американскими «*Lichenocrinus*», для которых подтверждена принадлежность прежде всего к цинциннатикринидам (Warn, Strimple, 1977), хотя не исключено, что они могли принадлежать и криноидеям других групп (Brower, Veinus, 1978). Морфотип Cav-I 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 фрагменты стеблей с регулярно отходящими от члеников отростками-предшественниками цирррей. В том числе морфотип Rad-D группы ветвящихся — описанный как представитель миелодактилид *Valimocrinus terentyevi* Rozhnov, 2021

Ветвящиеся холдфасты морфотипа Rad-E могут быть сопоставлены с часто встречающимися в тех же отложениях пентамерными члениками и фрагментами стеблей рода *Baltocrinus*, для которых известна гетероморфность стебля.

Для неветвящегося холдфаста морфотипа Cav-H, на основании 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.

Микроструктура стереома холдфастов не проявляет диагностических признаков, на основании которых можно было бы отнести определенные морфотипы к определенным таксонам.

## **ГЛАВА 6. СТРАТИГРАФИЧЕСКАЯ И ФАЦИАЛЬНАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ ОСНОВНЫХ МОРФОТИПОВ ПРИКРЕПИТЕЛЬНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ**

Самые простые морфотипы холдфастов 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 приурочены к уплотненным участкам известково-песчанистого грунта и первым поверхностям твердого дна близ границы латорпского и волховского горизонтов. Первые три продолжают свое существование и в волховском горизонте, прикрепляясь к поверхностям твердого дна и отдельным твердым объектам, Hol-G выше границы не встречается.

Морфотипы Hol-D, Hol-E и Hol-F, а также Cav-C, Cav-D, Cav-E и Cav-F приурочены к вышележащим поверхностям твердого дна или некоторым твердым объектам. Особенно разнообразны и многочисленны близ биогермов, начиная с поверхности «буток» и в слоях «желтяков». Cav-A и Cav-B происходят, по всей видимости, с поверхностей уплотненного дна. Для них характерны отличия в строении дистальной части: относительно пологая форма, полное отсутствие подошвы и специфические внутренние структуры.

Морфотип Cav-G обнаруживается в отложениях кундаского-идавереского горизонтов; в ухакусском встречается на колониях мшанок (в других случаях — на створках брахиопод), причем один

из экземпляров был найден на боковой поверхности колонии, что может свидетельствовать о поселении его после ее гибели и переворачивания, а возможно и переотложения из нижележащих слоев. Схожие холдфасты из среднего и верхнего ордовика Эстонии (Хинтс и др., 1989) прикреплялись, как правило, к створкам брахиопод. Морфотип Cav-N происходит из йыхвиского горизонта и обнаружен на нижней поверхности крупной полушаровидной колонии мшанок, что явно свидетельствует о поселении его уже после ее гибели и возможного переотложения.

Морфотип Rad-A обнаруживается главным образом в отложениях волховского и кундаского горизонта, как на мягких грунтах, так и на твердых поверхностях, но на последних достигает меньших размеров. Особенный интерес представляют экземпляры этого морфотипа, закреплявшиеся на стеблях криноидей.

Морфотип Rad-B очень широко распространен в отложениях волховского горизонта, являясь основным по количеству находок в средней и верхней частях горизонта. Приурочен к мягким (глинистые ядра иловых холмов) и уплотненным грунтам, зачастую демонстрируя зависимость деталей морфологии от типа грунтов: на мягком глинистом грунте корневидные отростки направлены преимущественно в дистальном направлении, тогда как на грубозернистом уплотненном грунте — в латеральном. Кроме того, фрагменты ветвящихся холдфастов, сходных с этим морфотипом, встречены в отложениях латорпского и идавереского горизонта. Достоверно отнести эти фрагменты к данному морфотипу невозможно из-за плохой сохранности, однако эти находки указывают на то, что группа ветвящихся холдфастов возникла на территории Балтийского палеобассейна ранее, чем предполагалось прежде.

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

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

## **ГЛАВА 7. СТАНОВЛЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПРИКРЕПИТЕЛЬНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ В КОНТЕКСТЕ СВЯЗИ ЭВОЛЮЦИИ СТЕБЕЛЬЧАТЫХ ИГЛОКОЖИХ И РАЗВИТИЯ МОРСКИХ ГРУНТОВ НА ТЕРРИТОРИИ БАЛТИЙСКОГО ПАЛЕОБАССЕЙНА В ОРДОВИКЕ**

На территории Ленинградской области первые признаки увеличения разнообразия прикрепительных образований отмечаются еще в верхах латорпского горизонта. Значительно увеличивается в волховском горизонте, особенно в средней и верхней его частях — пачках «желтяки» и «фризы». В кундаское время число и разнообразие холдфастов уменьшаются, однако все еще продолжают появлять-

ся новые морфотипы (Cav-G). Из ухаку происходят ветвящиеся формы, переходные к распространившимся позднее повсеместно формам с настоящими циррями — с регулярно отходящими от члеников отростками (Rad-C) или с отростками, отходящими от специализированных фасеток, расположенных на протяжении нескольких члеников (Rad-E), а также находки свернутых участков стеблей, закреплявшихся на стеблях других криноидей путем их обвивания (Rad-D).

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 щещесборных желобков происходил в тесной связи с увеличением общих размеров их кроны — что требовало развития мощного стебля, способного поднять щещесборный аппарат над грунтом и обеспечить доступность больших объемов воды для фильтрации, а следовательно и мощного холдфаста, способного закрепить этот стебель на дне. С появления в ордовике класса криноидей, которым, предположительно, принадлежит большинство описанных морфотипов холдфастов, начинается формирование метровой придонной ярусности (Ausich, Bottjer, 1982), тогда как в кембрии высота стебельчатых иглокожих не превышала 15 см, а холдфасты были представлены лишь простыми дисковидными формами. Здесь играют роль конструктивные преимущества членистого стебля перед нерегулярно-таблитчатой ножкой, делающие его одновременно более прочным и более гибким, позволяя значительно увеличивать длину относительно толщины. Сопутствующее развитию зональности увеличение плотности поселения организмов, вместе с увеличением их размеров, приводило к росту кальцитово́й продуктивности сообществ — что способствовало насыщению грунта известковым детритом и его ускоренной цементации, приводящей к формированию поверхностей твердого дна. В свою очередь, эти поверхности служили наиболее подходящим субстратом для прикрепления иглокожих — между грунтами и населяющими их сообществами организмов возникла и поддерживалась положительная обратная связь (Rozhnov, Palmer, 1996; Rozhnov, 2002, 2018; Anekeeva, Rozhnov, 2019b). Значительную роль в возникновении и становлении этой 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.

Общие морфогенетические тенденции в формировании типов холдфастов в ордовике прослеживаются в следующих направ-

лениях: от лишенных внутренних структур к имеющим внутреннюю полость, от неветвящихся к ветвящимся (причем параллельно в группах blastozойных и кринозойных иглокожих) и в дальнейшем к циррям. Кроме того, в некоторых случаях корневидные отростки ветвящихся холдфастов могли вновь срастаться, образуя единую подошву, что может служить предпосылкой для образования лоболитов пластинчатого типа.

Схожие морфотипы холдфастов, наряду с общим сходством фаун, наблюдаются в ордовикских отложениях Балтики и Лаврентии.

Достигшее своего пика в среднем ордовике, в дальнейшем разнообразие холдфастов уменьшается до небольшого количества основных вариантов — простых дисковидных, пенькообразных, без отростков или с небольшими боковыми отростками форм и настоящих циррей — за немногими специализированными исключениями, такими как *Scyphocrinites* и близкие рода (в силуре) и *Ancyrocrinus* (в среднем девоне).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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. Выделено 22 морфотипа холдфастов.

Установлено, что максимум разнообразия холдфастов (15 одновременно существующих морфотипов) установлен в средней части волховского горизонта, однако некоторые их наиболее своеобразные формы появились значительно позднее.

Подтверждено, что причиной резкого увеличения разнообразия холдфастов 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 циррями, широко распространенный в среднем палеозое и мезо-кайнозое, произошел от ветвящейся группы холдфастов путем дальнейшей дифференциации корневидных отростков в конце среднего ордовика, на что указывают морфологические особенности некоторых экземпляров морфотипа Rad-B, а также находки из горизонта ухаку (верхняя часть среднего ордовика, дарривилльский ярус).

Показано, что ветвящиеся холдфасты происходили от неветвящихся параллельно в конце нижнего — начале среднего ордовика в далеко отстоящих друг от друга акваториях Балтики и Лаврентии у разных групп иглокожих — бластозойных и кринозойных.

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

Кроме того, выявлены микроструктурная однородность холдфастов как на разных участках одних и тех же экземпляров, так и между разными морфотипами, а также многочисленные случаи обрастания холдфастами иглокожих друг друга, стеблей других иглокожих и скелетов других организмов.

## СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи в журналах, рекомендуемых ВАК

1. *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.

2. *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.

3. *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.

### Тезисы докладов

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

2. *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. 2022b. С. 7.

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

4. *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.

5. *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.

6. *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.

Подписано в печать 15 ноября 2023 г. Формат 60x84/16.  
Бумага офсетная. Печать офсетная.  
Тираж 100 экз.

Отпечатано в ИТО ПИН РАН  
Москва, Профсоюзная, 123