На правах рукописи

МИРАНЦЕВ
Георгий Валерьевич

МОРСКИЕ ЛИЛИИ НЕВЕРОВСКОЙ СВИТЫ ВЕРХНЕГО КАРБОНА МОСКОВСКОЙ СИНЕКЛИЗЫ: СИСТЕМАТИКА, МОРФОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ

25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2015

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Палеонтологическом институте имени А.А. Борисяка Российской академии наук

Научный руководитель: чл.-корр. РАН, доктор биологических наук
Рожнов Сергей Владимирович
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук, директор

Официальные оппоненты: кандидат геолого-минералогических наук
Горева Наталья Валерьевна
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Геологический институт Российской академии наук, лаборатория микропалеонтологии, заведующий лабораторией

доктор биологических наук
Миронов Александр Николаевич
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук, лаборатория донной фауны океана, главный научный сотрудник

Ведущая организация: Федеральное государственное унитарное предприятие Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского

Защита состоится 27 мая 2015 г. в 15 час. 00 мин. на заседании диссертационного совета Д 002.212.01 Федерального государственного бюджетного учреждения науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук по адресу: г. Москва, ул. Профсоюзная, 123, конференц-зал.

Отзывы в двух экземплярах, заверенные печатью организации, направлять по адресу: 117997, г. Москва, ул. Профсоюзная, 123, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Ученому секретарю диссертационного совета. Отсканированный отзыв высылать по адресу: juliad@paleo.ru, факс (495) 3391266

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (Москва, Ленинский пр-т, 33) и на официальном сайте Палеонтологического института имени А.А. Борисяка РАН, http://www.paleo.ru/institute/events/diss/detail.php?ELEMENT_ID=13637

Автореферат разослан апреля 2015 года

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат геолого-минералогических наук Демиденко Юлия Евгеньевна

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Морские лилии, появившись в ордовике, в позднем палеозое достигли наибольшего разнообразия и численности. В это время у морских лилий, как и у других иглокожих, появляются черты, характерные для мезокайнозойских представителей, а отдельные группы приобретают ряд морфологических особенностей, свойственных некоторым современным формам. Поскольку максимум расцвета криноидей приходится на каменноугольный период, изучение фаун именно этого возраста дает возможность проследить особенности ключевого этапа эволюции морских лилий и выявить причины его формирования, а также обнаружить в возникшем разнообразии зачатки мезо-кайнозойских элементов. В этой связи, изучение каменноугольных представителей класса имеет особый интерес как для понимания развития палеозойской эволюционной фауны в целом (Sepkoski, 1981), в которой морские лилии были доминирующей группой во многих бентосных сообществах, так и для исследования путей ее перехода к мезо-кайнозойской эволюционной фауне.

К настоящему времени хорошо изучены богатые местонахождения морских лилий из нижнего карбона Северной Америки и Западной Европы. В то же время наши знания о позднекаменноугольном этапе эволюции класса в целом до сих пор остаются в значительной степени неполными и отрывочными из-за недостаточной изученности фауны криноидей с Восточно-Европейской платформы – региона, где в то время происходило формирование и расселение многих таксонов. Это обстоятельство определяет высокую актуальность изучения каменноугольных морских лилий Подмосковного бассейна, во многом отражающего особенности существования и развития этого класса иглокожих на всей Восточно-Европейской платформе.

Материал. В Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка (ПИН РАН) собраны богатые коллекции морских лилий из разных горизонтов подмосковного карбона, насчитывающие более 3500 экз. чашечек и крон различной сохранности, среди которых многие относятся к новым видам и родам.

Подмосковные средне- и верхнекаменноугольные морские лилии, благодаря своей превосходной сохранности, хорошо известны специалистам. Однако в большинстве работ упоминаются виды, описанные еще Г. Траутшольдом из окрестностей с. Мячково (мячковско-кревякинский комплекс морских лилий; Миранцев, 2012а). Эта связано, главным образом, со слабой изученностью других комплексов, обусловленной, отчасти, более редкой встречаемостью целых, идентифицируемых скелетов криноидей в отложениях других горизонтов.

Богатый комплекс морских лилий из неверовской свиты хамовнического горизонта ранее специально не изучался, исключение составляют лишь описания нескольких его представителей (Яковлев, 1939а; Яковлев, Иванов, 1956; Арендт, Зубарев, 1993). В фондах ПИН РАН имеется представительная коллекция морских лилий из отложений данной свиты (более 1000 экз. чашечек и крон, из которых около 300 экз. собрано автором). Массовая встречаемость, превосходная сохранность материала, позволяющая установить прижизненные повреждения (следы регенерации, сверления и проч.), наличие большого числа неописанных таксонов побудили автора детально изучить данный комплекс.

Цель и задачи. Цель диссертационной работы заключается в изучении систематического состава комплекса морских лилий неверовской свиты Московской синеклизы, детального изучения их морфологии и особенностей морфогенеза, палеоэкологии и палеогеографических связей. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1) уточнение морфологии и ревизия ранее описанных таксонов морских лилий из отложений касимовского яруса Московской синеклизы, уточнение их систематического положения на основе новых палеонтологических данных, детальное описание новых видов;

2) анализ таксономического состава комплекса морских лилий неверовской свиты и его сравнение с комплексами из других свит среднего-верхнего карбона Московской синеклизы и Окско-Цнинского вала, а также других регионов для построения палеобиогеографических реконструкций и более детальной характеристики отдельных стратиграфических единиц;

3) морфофункциональный анализ основных структур морских лилий исследуемого комплекса и его использование для палеоэкологических реконструкций;

4) поиск и описание прижизненных следов взаимодействия морских лилий с другими организмами в средне-позднекаменноугольном бассейне Московской синеклизы;

5) поиск и детальный морфогенетический анализ аберрантных экземпляров морских лилий из среднего и верхнего карбона Подмосковного бассейна.

Научная новизна. На основании изучения уникальных по сохранности и полноте коллекций криноидей впервые получены полные и достоверные данные по таксономическому составу комплекса морских лилий неверовской свиты. В результате проделанной работы в этих отложениях установлено присутствие 3 подклассов, представленных 18 семействами, 26 родами, 27 видами морских лилий; 11 родов и 19 видов установлены автором (3 близкородственных вида происходят из других возрастных интервалов, их описание приведено для сравнения и уточнения диагноза). Выделено одно новое подсемейство и одно семейство.

Проанализированы и детально охарактеризованы прижизненные повреждения, обнаруженные на стеблях и кронах морских лилий. Впервые в деталях рассмотрены аберрации в строении чашечки у кладидных морских лилий, их распределение по разным морфологическим структурам и влияние друг на друга.

Полученные данные позволили выявить достоверное географическое и стратиграфическое распространение изученных таксонов и на этой основе реконструировать пути их миграции, эволюционные связи с североамериканскими таксонами и особенности формирования фауны криноидей Подмосковного бассейна в верхнем карбоне.

Практическая значимость. Материал диссертации может быть использован для учебных целей студентов геологических и биологических специальностей в рамках курсов «Палеонтология» и «Палеозоология», а также полезен при проведении Подмосковной геологической практики. Полученные данные по стратиграфическому распространению морских лилий могут быть использованы как дополнительные данные при уточнении возраста вмещающих пород, при биостратиграфическом расчленении и широких корреляциях отложений среднего – верхнего карбона Подмосковного бассейна.

Основные защищаемые положения.

1. На основании изучения обширных коллекций каменноугольных морских лилий Московской синеклизы и Окско-Цнинского вала выделено шесть комплексов морских лилий: серпуховский, каширский, мячково-кревякинский, хамовнический, добрятинский и ногинский.

2. Установлено, что таксономическое разнообразие комплекса морских лилий неверовской свиты составляют 27 видов морских лилий, относящихся к 26 родам, 18 семействам, 11 надсемействам, 3 отрядам. Среди описанных таксонов установлено 19 новых видов, 11 новых родов, одно новое подсемейство и одно семейство.

3. Выявлены следующие морфологические и экологические особенности морских лилий неверовской свиты:

а) все морские лилии неверовской свиты обитали на мягких грунтах, прикрепляясь посредством стебля и цирр;

б) в позе питания руки флексибилий Neotaxocrinus образовывали параболический фильтрационный веер, повернутый аборально;

в) двурядность в строении рук у кладидных морских лилий из среднего-верхнего карбона Подмосковного бассейна встречается реже, чем у одновозрастных криноидей Северной Америки.

4. Впервые установлены и описаны прижизненные следы сверлений усоногих – акроторацид на кронах палеозойских морских лилий; впервые установлено присутствие эпибионта Phosphannulus на стеблях подмосковных морских лилий.

5. Морфологические аберрации среди морских лилий неравномерно распределены по таксонам, от полного отсутствия до 10 % от общего числа экземпляров. Показано, что аберрации в различных структурах почти не влияют друг на друга. Изучение аберрантных экземпляров позволяет создать для них морфогенетическую модель становления скелета.

Публикации и апробация работы. По результатам исследования опубликовано 5 статей (в том числе 4 статьи в журналах, рекомендованных перечнем ВАК) и 8 тезисов докладов. Результаты и основные положения диссертационной работы докладывались на Седьмой Европейской конференции по иглокожим (Геттинген, Германия, 2010), на Всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2011, 2013), на LVI-LVII сессиях Палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2011, 2012), конференции «Верхний палеозой России: региональная стратиграфия, палеонтология, гео- и биособытия» (Санкт-Петербург, 2012), на годичном собрании секции палеонтологии МОИП и Московского отделения ВПО, конференциях «Палеострат» (Москва, 2010, 2011, 2012), конференции «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия» (Москва, 2012), XVI школе-конференции «Актуальные проблемы биологии развития» (Москва, 2013).

Структура и объем работы. Работа изложена на 190 страницах машинописного текста и состоит из введения, шести глав и заключения. Работа содержит 35 текстовых рисунков, 4 текстовых таблицы и 32 фототаблицы в приложении. Библиографический список включает 209 источников, из которых 149 на иностранных языках.

Благодарности. Автор особо благодарит своего научного руководителя, чл.-корр. РАН, д.б.н. С.В. Рожнова за неоценимую помощь, оказанную на всем протяжении написания работы. За обсуждение вопросов по подмосковным каменноугольным криноидеям автор признателен к.б.н. Ю.А. Арендту (ПИН РАН). Автор глубоко признателен д.г.-м.н. Т.Б. Леоновой (ПИН РАН) за конструктивную критику и практические советы, а также д.б.н. П.Ю. Пархаеву (ПИН РАН) и д.б.н. А.Н. Соловьеву (ПИН РАН) за ряд важных замечаний. За ценные консультации по вопросам стратиграфии карбона Подмосковья автор благодарен д.г.-м.н. А.С. Алексееву (МГУ, ПИН РАН).

Автор выражает свою искреннюю признательность С.В. Гришину (ГИН РАН) и А.В. Кононенко за совместные полевые выезды на разрезы карбона Подмосковья, практические советы и дискуссии. Часть фотографий к фототаблицам диссертации была сделана С.В. Багировым (ПИН РАН) и А.В. Мазиным. Автор благодарен к.б.н. А.В. Пахневичу (ПИН РАН) за оказанное содействие при работе с рентгеновским микротомографом.

Автор признателен иностранным коллегам, специалистам по морским лилиям В. Осичу (Университет штата Огайо, США), Г. Вебстеру (Государственный Университет Вашингтона, США) и Т. Каммеру (Университет Западной Вирджинии, США) за обсуждение проблем, связанных с таксономией, систематикой, морфологией, эволюцией и палеоэкологией криноидей. В ходе работы были исследованы коллекции палеозойских криноидей из ЦНИГР музея им. акад. Ф.Н. Чернышева (ВСЕГЕИ, хранители Н.М. Кадлец и Т.В. Виноградова), Палеонтолого-стратиграфического музея кафедры динамической и исторической геологии СПбГУ (хранитель Г.М. Гатаулина), Берлинского музея Естествознания (г. Берлин, Германия, куратор К. Нойман), Музея Натуралис (г. Лейден, Нидерланды; куратор Н. Оуден). Всем вышеуказанным учреждениям и лицам автор выражает огромную благодарность.

Исследования поддержаны грантами РФФИ № 14-05-31464-мол_а, «Состав и смена комплексов иглокожих в среднем и верхнем карбоне Московской синеклизы» и № 15-04-08315-а, «Эволюция экологических адаптаций иглокожих в палеозое».

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ КАМЕННОУГОЛЬНЫХ МОРСКИХ ЛИЛИЙ ПОДМОСКОВНОГО БАССЕЙНА

В настоящей главе кратко изложена история изучения каменноугольных морских лилий Подмосковья, начиная с первых работ Г.И. Фишера фон Вальдгейма начала XIX в. (Фишер, 1812; Fischer, 1811), заканчивая современными исследованиями Ю.А. Арендта.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Изученные коллекции морских лилий

В основе данной работы – коллекция морских лилий из фондов ПИН РАН, являющаяся наиболее полной и представительной коллекцией подмосковных каменноугольных криноидей, включающей более 3500 чашечек и крон, а также значительное число отдельных табличек и фрагментов стеблей. Кроме того, изучались подмосковные криноидеи в коллекциях Всероссийского научно-исследовательского геологического института им. А.П. Карпинского (ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург), ПСМ – Палеонтолого-стратиграфического музея кафедры динамической и исторической геологии Санкт-Петербургского государственного университета (Санкт-Петербург), Горного Музея (Санкт-Петербург), Берлинский Музей Естествознания (ZMB, Берлин, Германия), Музея Натуралис (Лейден, Нидерланды) и Геологического музея университета г. Геттинген (Германия). Часть этих коллекций была использована в работе.

Криноидеи из коллекций ПИН РАН обладают хорошей сохранностью, большая часть коллекции профессионально отпрепарирована. Препарирование происходило главным образом вручную под бинокуляром, при помощи иглы, а также посредством механического препарирования при помощи пневмоинструмента и пескоструйного аппарата. Для некоторых образцов использовалось химическое препарирование с использованием кислот (главным образом, слабым раствором уксусной кислоты CH_3COOH), а также травление щелочью KOH и раствором перекисью водорода (H_2O_2).

Фотографии морских лилий для фототаблиц были сделаны при помощи зеркальных фотоаппаратов NIKON D200 и CANON 60D (для крупных объектов) и стереомикроскопа “*Leica*”. Для создания изображений с большой глубиной резкости делался пошагово ряд снимков с разной фокусировкой, которые затем сшивались в единое изображение в программе *Helicon Focus*. Зарисовки образцов велись при помощи

Таблица 1. Сравнение списков таксонов морских лилий, ранее известных из отложений неверовской свиты (по разным источникам, левый столбец) с ревизованным и дополненным списком, основанным на данной работе (правый столбец).

Яковлев, Иванов, 1956; Иванова, 1958; Арендт, Геккер, 1964; Арендт, 1981; Арендт, Зубарев, 1993	Настоящая работа
	CAMERATA
	?Moscoviacrocrinus grishini Arendt, 1995
	Acrocrinidae indet.
CLADIDA	CLADIDA
	Belskayacrinus turaevoensis Arendt, 1997
Moscovicinus multiplex (Trautschold, 1867)	-
Pegocrinus bijugus (Trautschold, 1867)	-
	Neverovocrinus decadoramosus gen. et sp. nov.
	Nizhnekotlovicrinus grandis gen. et sp. nov.
	Voskresenskicrinus medvedkensis gen. et sp. nov.
	Afanasievocrinus pentagonalis gen. et sp. nov.
	Gracilicrinus chertanovoensis gen. et sp. nov.
	Exoriocrinus rugosus rossicus subsp. nov.
Cromyocrinus simplex Trautschold, 1867	Cromyocrinus simplex Trautschold, 1867
Mooreocrinus geminatus (Trdautschold, 1867)	Mooreocrinus geminatus (Trautschold, 1867)
	Ulocrinus karchevskyi Mirantsev et Rozhnov, 2011
	Ulocrinus neverovoensis Mirantsev et Rozhnov, 2011
Miatshkovocrinus trautscholdi (Yakovlev et Ivanov, 1956)	-
Trautscholdicrinus miloradovitschi Yakovlev, 1939	Trautscholdicrinus miloradovitschi Yakovlev, 1939
	Sulcatocrinus sinusoides gen. et sp. nov.
	Tenuibrachiocrinus erlangeri gen. et sp. nov.
	Brabeocrinus costatus sp. nov.
	Parasciadiocrinus lancetospinosus Mirantsev et Arendt, 2013
Pachylocrinus tenuiramosus Yakovlev, 1939	?Texacrinus schmitovi (Yakovlev, 1956)
Pachylocrinus baschmakowae Yakovlev, 1956	?Texacrinus schmitovi (Yakovlev, 1956)
Pachylocrinus sp.	Cladida gen. et sp. indet.
	Sukhanovocrinus afanasievoensis gen. et sp. nov.
Zeacrinites schmitovi (Yakovlev, 1956)	Texacrinus schmitovi (Yakovlev, 1956)
Belashovicrinus medvedkaensis Arendt et Zubarev, 1993	Belashovicrinus medvedkaensis Arendt et Zubarev, 1993
	Apographiocrinus gracilis sp. nov.
	Aesiocrinus patens (Trautschold, 1867)
	Syzygobrachiocrinus ramulosus gen. et sp. nov.
	Halogetocrinus yakovlevi Mirantsev, sp. nov.
	Allosocrinus ivanovi (Yakovlev, 1956)
	FLEXIBILIA
	Neotaxocrinus arendti Mirantsev, 2012

Примечание. Прочерк означает, что данный вид в ходе ревизии не был встречен и сведения о его стратиграфическом распространении в отложениях неверовской свиты недостоверны.

бинокулярного микроскопа “*Motic*” и рисовального аппарата. Поселения Phosphannulus на стеблях морских лилий изучались посредством метода компьютерной микротомографии на рентгеновском микротомографе Skyscan 1172.

Для обозначения размеров отдельных элементов чашечки и кроны в таблице была использована терминология, принятая Р. Муром и Ф. Пламмером (Moore, Plummer, 1940, с. 24–27).

2.2. Местонахождения изученных морских лилий

В разделе приводится подробный список местонахождений, откуда происходит изученный материал. Помимо естественных выходов и обнажений, также указаны места сборов с отвалов метро, поскольку существенный материал происходит именно оттуда.

2.3. Стратиграфический очерк изученных отложений

Неверовская свита относится к верхней части хамовнического горизонта касимовского яруса верхнего карбона. Свита выделена в качестве толщи (Гоффенфешер, 1971) и частично охватывала предложенный ранее А.П. Ивановым т. н. тегулиферовый горизонт (Иванов, 1926). Для нее характерно обилие терригенных отложений, что отличает ее от нижележащей ратмировской свиты. В настоящее время наиболее удобным и доступным разрезом для изучения данного интервала является Афанасьевский карьер. Данный разрез был детально описан и опубликован А.С. Алексеевым, Н.В. Горевой, Т.Н. Исаковой и О.Л. Коссовой (Alekseev et al., 2009). Данная стратиграфическая колонка, с сохранением нумерации слоев а также небольшими изменениями и дополнениями, сделанными автором, была принята в текущей работе.

Целые экземпляры морских лилий происходят из нескольких прослоев переслаивания глин и известняков. Нижний прослой (сл. 52) содержит, главным образом, мелкие морские лилии Apographiocrinus, Trautscholdicrinus, Sukhanovocrinus, Afanasievocrinus, а также более редкие крупные кромиокриниды (Ulocrinus nevero-voensis, Cromyocrinus simplex). Во втором прослое (сл. 55-56) комплекс фауны в целом сходный, однако появляются анобазикриниды Parasciadiocrinus и таксокринидные флексибилии Neotaxocrinus.

2.4. Комплекс морских лилий неверовской свиты

В ходе работы было установлено, что комплекс морских лилий неверовской свиты хамовнического горизонта включает в себя не менее 27 видов морских лилий, главным образом, кладидных криноидей, 16 видов и 11 родов из этого комплекса установлено автором впервые. Как и для большинства средне-верхнекаменноугольных комплексов морских лилий, доминантами являются кладиды (таблица 1). Флексибилии в комплексе представлены единственным видом – Neotaxocrinus arendti. Камератные морские лилии встречаются крайне редко и представлены двумя разными видами акрокринид, их детальное описание в работе не приводится.

Глава 3. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

3.1. Морфология скелета криноидей

В разделе приводится краткое характеристика и изображение основных морфологических терминов в скелете морских лилий, которые в дальнейшем используются при описании таксонов.

3.2. Описание таксонов

В ходе детального изучения монографически описано 28 видов (19 из которых установлено автором, частично с соавторами), относящихся к 24 родам морских лилий:

Класс Crinoidea Miller, 1921
- Подкласс Cladida Moore et Laudon, 1943
  - Семейство incertae sedis
    - Род Belskayacrinus Arendt, 1997
      - Belskayacrinus turaevoensis Arendt, 1997
- Отряд Poteriocrinina Jaekel, 1918
  - Надсемейство Scytalocrinoidea Moore et Laudon, 1943
    - Семейство Scytalocrinidae Moore et Laudon, 1943
      - Подсемейство Hydriocrininae Mirantsev, subfam. nov.
      - Род Voskresenskicrinus Mirantsev, gen. nov.
        - Voskresenskicrinus medvedkensis Mirantsev, sp. nov.
    - Семейство Blothrocrinidae Moore et Laudon, 1943
      - Род Neverovocrinus Mirantsev, gen. nov.
        - Neverovocrinus decadoramosus Mirantsev, sp. nov.
      - Род Nizhnekotlovicrinus Mirantsev, gen. nov.
        - Nizhnekotlovicrinus grandis Mirantsev, sp. nov.
    - Семейство Bridgerocrinidae Webster et Lane, 2007
      - Род Gracilicrinus Mirantsev, gen. nov.
        - Gracilicrinus chertanovoensis Mirantsev, sp. nov.
    - Семейство Anobasicrinidae Strimple, 1961
      - Род Parasciadiocrinus Mirantsev et Arendt, 2013
        - Parasciadiocrinus lancetospinosus Mirantsev et Arendt, 2013
    - Семейство incertae sedis
      - Род Afanasievocrinus Mirantsev, gen. nov.
        - Afanasievocrinus pentagonalis Mirantsev, sp. nov.
  - Надсемейство Lophocrinoidea Bather, 1899
    - Семейство Pelecocrinidae Kirk, 1941
      - Род Exoriocrinus Strimple et Moore, 1971
        - Exoriocrinus rugosus rossicus Mirantsev, subsp. nov.
    - Семейство Stellarocrinidae Strimple, 1961
      - Род Brabeocrinus Strimple et Moore, 1971
        - Brabeocrinus costatus Mirantsev, sp. nov.
  - Надсемейство Agassizocrinoidae Miller, 1889
    - Семейство Agassizocrinidae Miller, 1889
      - Род Belashovicrinus Arendt et Zubarev, 1993
        - Belashovicrinus medvedkaensis Arendt et Zubarev, 1993
  - Надсемейство Decadocrinoidea Bather, 1890
    - Семейство Decadocrinidae Bather, 1890
      - Род Trautscholdicrinus Yakovlev et Ivanov in Yakovlev, 1939
        - Trautscholdicrinus miloradovitschi Yakovlev et Ivanov in Yakovlev, 1939
      - Род Sulcatocrinus Mirantsev, gen. nov.
        - Sulcatocrinus sinusoides Mirantsev, sp. nov.
    - Семейство Tenuibrachyocrinidae Mirantsev, fam. nov.
      - Род Tenuibrachiocrinus Mirantsev, gen. nov.
        - Tenuibrachiocrinus domodedovoensis Mirantsev, sp. nov.
        - Tenuibrachyocrinus erlangeri Mirantsev, sp. nov.
  - Надсемейство Cromyocrinoidea Bather, 1890
    - Семейство Cromyocrinidae Bather, 1890
      - Род Cromyocrinus Trautschold, 1867
        - Cromyocrinus simplex Trautschold, 1867

Род Mooreocrinus Wright et Strimple, 1945
Mooreocrinus geminatus (Trautschold, 1867)
Род Ulocrinus Miller et Gurley, 1890
Ulocrinus grishini Mirantsev et Rozhnov, 2011
Ulocrinus karchevskyi Mirantsev et Rozhnov, 2011
Ulocrinus neverovoensis Mirantsev et Rozhnov, 2011
Надсемейство Erisocrinoidea Wachsmuth et Springer, 1886
Семейство Graphiocrinidae Wachsmuth et Springer, 1886
Род Sukhanovocrinus Mirantsev gen. nov.
Sukhanovocrinus afanasievoensis Mirantsev, sp. nov.
Надсемейство Texacrinoidea Strimple, 1961
Семейство Texacrinidae Strimple, 1961
Род Texacrinus Moore et Plummer, 1940
Texacrinus schmitovi (Yakovlev, 1956)
Texacrinus peskensis Mirantsev, sp. nov.
Надсемейство Apographiocrinoidea Moore et Laudon, 1943
Семейство Apographiocrinidae Moore et Laudon, 1943
Род Apographiocrinus Moore et Plummer, 1940
Apographiocrinus gracilis Mirantsev, sp. nov.
Надсемейство Ampelocrinidae Kirk, 1942
Семейство Ampelocrinidae Kirk, 1942
Род Aesiocrinus Miller et Gurley, 1890
Aesiocrinus patens Trautschold, 1879
Род Syzygobrachiocrinus Mirantsev, gen. nov.
Syzygobrachiocrinus ramulosus Mirantsev sp. nov.
Род Halogetocrinus Strimple et Moore, 1971
Halogetocrinus yakovlevi Mirantsev sp. nov.
Род Allosocrinus Strimple, 1949
Allosocrinus ivanovi (Yakovlev, 1956)
Подкласс Flexibilia von Zittel, 1895
Отряд Taxocrinida Springer, 1913
Надсемейство Taxocrinoidea Angelin, 1878
Семейство Taxocrinidae Angelin, 1878
Род Neotaxocrinus Mirantsev, 2012
Neotaxocrinus arendti Mirantsev, 2012

Глава 4. ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ КАМЕННОУГОЛЬНЫХ МОРСКИХ ЛИЛИЙ

4.1. Функциональная морфология и экологические особенности подмосковных каменноугольных криноидей

На онтогенетических стадиях морской лилии Ulocrinus показан путь формирования двурядности. Судя по изученным представителям семейства кромиокринид, в процессе филогенеза начало формирования двурядности постепенно спускалось на более ранние стадии онтогенеза. Отмечено, что в одновозрастных североамериканских отложениях двурядные формы среди кладидных криноидей представлены гораздо шире, чем в Подмосковном бассейне.

Описаны стратегии крепления к субстрату у морских лилий из отложений неверовской свиты, согласно системе, разработанной В.Г. Кликушиным (1992). Отмечено широкое преобладание циррусного закрепления к грунту и почти полное отсутствие цементного крепления, что свидетельствует о наличии мягких грунтов.

На основании травмированного экземпляра морской лилии Neotaxocrinus arendti, с поврежденной ветвью в радиусе А и нетронутыми соседними ветвями, подтверждается ранее выдвинутая гипотеза о способе питания морских лилий флексибилий. Согласно этой гипотезе, у ряда палеозойских криноидей, в частности, у камерат и таксокринидных флексибилий, руки в позе фильтрации образовывали параболический фильтрационный веер и были повернуты аборально, как у современных криноидей и офиур семейства горгоноцефалид (Gorgonocephalidae). В момент опасности или в позе покоя руки могли сворачиваться внутрь в сторону рта или изгибались внурь тегмена.

4.2. Симбионты каменноугольных морских лилий

4.2.1. *Ассоциации криноидей и платицератид в среднем – верхнем карбоне Подмосковья*

В главе подробно проанализирована история взглядов на «криноидно-платицератидные» ассоциации. Поселения Platyceras на чашечках Cromyocrinus стали, благодаря своей массовой встречаемости в каменноугольных отложениях Подмосковья, хорошо известными, классическими примерами симбиоза в ископаемой летописи (Trautschold, 1867, 1879; Yakovlev, 1922; Яковлев, 1926, 1964; Yochelson, 1956; Геккер, 1957; Арендт, 1985; Арендт и др., 1975; Mazaev, 1996). Эти ассоциации, а также находка прикрепленного платицераса к анальному мешку морской лилии Synyphocrinus, до последнего времени были единственными зафиксированными случаями симбиоза платицератид и морских лилий в карбоне Подмосковья. В неверовской толще автору удалось обнаружить две кроны морских лилий Trautscholdicrinus и Brabeocrinus, к анальным мешкам которых прикреплены раковины небольших Platyceras, что существенно расширяет известные нам данные об ассоциациях подмосковных платицератид и криноидей.

4.2.2. *Деформации в скелете морских лилий, вызванные мизостомидами и другими организмами*

Приведено подробное описание наиболее часто встречаемых деформаций в скелете у верхнекаменноугольных морских лилий, согласно приведенной системе К. Бретта (Brett, 1978), для основных морфологических типов повреждений, встреченных у палеозойских криноидей. Удалось обнаружить пять из семи выделенных Бреттом различных типов повреждений. Среди них – цисты настоящих мизостомид, встреченные на руках морских лилий, парные отверстия, описанные как Schizoproboscina, округло-параболические ямки с или без ассоциированных разрастаний в стереоме, встреченные на стеблях, табличках чашечки и рук морских лилий (т. н. Myzostomites) и др. Для каждого из повреждений приводится его ассоциация с определенными таксонами криноидей.

4.2.3. *Сверления усоногих раков*

Впервые на скелетах палеозойских иглокожих описаны прижизненные следы сверления усоногих раков акроторацид. На неполно сохранившейся кроне небольшой криноидеи Sukhanovocrinus afanasievoensis отмечено более 80 сверлений (рис. 1). Прижизненный характер сверлений обусловлен их расположением (сверления расположены во всех радиусах морской лилии), а также реакцией морской лилии на сверления (рядом со сверлениями имеются «припухлости» стереома). Ранее в литературе прижизненные ассоциации акроторацид и иглокожих не отмечались. В отличие от большинства описанных сверлений палеозойских акроторацид, размеры сверлений у данного экземпляра морской лилии более чем вдвое меньше. Вероятно, это в некоторой степени можно объяснить зависимостью между размерами симбионта и хозяина и соответствующими небольшими размерами самой морской лилии.

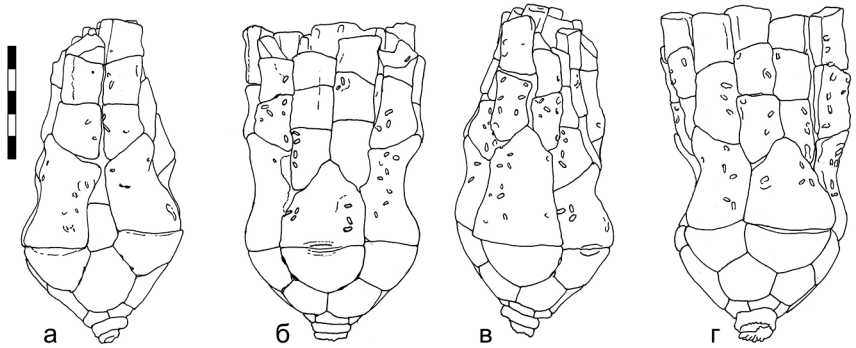


Рис. 1. Чашечка с проксимальными частями рук Sukhanovocrinus afanasievoensis со следами сверления акроторацид (экз. ПИН № 5450/44); а – со стороны интеррадиуса CD, б – со стороны радиуса E, в – со стороны радиуса A, г – со стороны интеррадиуса BC; длина масштабного отрезка – 5 мм.

4.2.4. *Повреждения стеблей, вызванные Phosphannulus*

На стеблях подмосковных каменноугольных морских лилий были обнаружены повреждения, вызванные поселением проблематичных хиолительминтов Phosphannulus, расширяющие географический ареал распространения рода. Данные повреждения изучались посредством метода компьютерной микротомографии. Этот неинвазивный метод изучения был впервые опробован для данных объектов. Благодаря различному составу скелета морских лилий (кальцит) и фосфанннулуса (фосфат) данный метод оказался успешным и показал, что во всех изученных образцах осевой канал морских лилий не был задет. Разрастание стебля являлось ответной реакцией криноидеи на поселение эпибионта. Показано, что разные виды морских лилий по-разному реагировали на поселение Phosphannulus.

4.3. Следы хищничества и регенерации

Современные иглокожие обладают высокой регенеративной способностью. Случаи регенерации у ископаемых криноидей отмечались и ранее, показывая, что данная способность была уже у самых ранних представителей класса. Нами были отмечены случаи регенерации рук и крон у подмосковных морских лилий, а также описан уникальный случай регенерации внутренней части чашечки (выстилание мелкими табличками) при полной утрате кишечника и пищесборного аппарата.

Глава 5. АБЕРРАНТНЫЕ ФОРМЫ МОРСКИХ ЛИЛИЙ

Благодаря обилию и уникальной сохранности материала удалось выявить аберрации у целого ряда таксонов морских лилий из среднего и верхнего карбона Московской синеклизы (преимущественно на материале из неверовской свиты) и показать статистически достоверную частоту встречаемости аберраций у разных таксонов (рис. 2). Изучение аберрантных форм позволило подойти к реконструкции морфогенетических изменений при становлении всего класса. Аберрации неравномерно распределены по таксонам, от полного отсутствия в достаточно большой выборке до 10 %. Отдельно рассмотрены аберрации инфрабазального, базального радиального

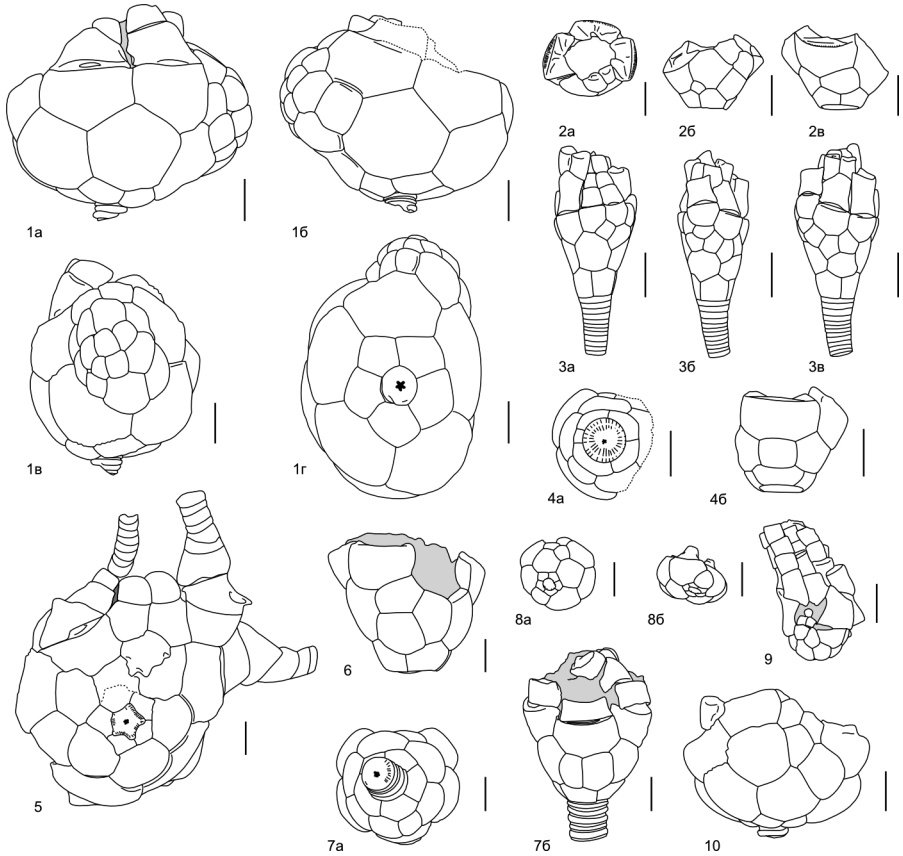


Рис. 2. Аберрантные экземпляры различных кладидных морских лилий из среднего и верхнего карбона Подмосковья; длина масштабного отрезка – 10 мм.

венчиков, анальных табличек и ветвление рук. Показано, что аберрации, затрагивающие один из венчиков, обычно почти не влияют на соседние венчики, за исключением пограничных частей. Это свидетельствует о значительной независимости их формирования друг от друга. Взаимовлияние обычно ограничивается лишь подгонкой в онтогенезе пограничных частей соседних венчиков для полного закрытия чашечки. Тем не менее, в некоторых случаях дистальные части одной из инфрабазальных табличек или проксимальные одной из радиальных внедряются на территорию базального венчика, размыкая его, делая разорванным. Это может свидетельствовать о закладке базального венчика в онтогенезе после инфрабазального и даже радиального не только у таких аберрантных форм, но и, возможно, в ходе нормального онтогенеза. Аберрации в анальной арее связаны, в основном, с изменением числа табличек, расположенных в пределах чашечки, и с местоположением и формой радианальной таблички. В ветвлении рук выявляется двусторонняя симметрия относительно плоскости симметрии, проходящей через радиус A и интеррадиус CD.

Глава 6. АНАЛИЗ КОМПЛЕКСОВ МОРСКИХ ЛИЛИЙ В КАРБОНЕ ПОДМОСКОВЬЯ

6.1. Смена комплексов морских лилий в карбоне Московской синеклизы

Ископаемые морские лилии являются парастратиграфической группой организмов. Отчасти это связано с хрупкостью их скелета, который сохраняется целиком только в определенных условиях, что значительно уменьшает число находок с пригодной для точной идентификации сохранностью. Тем не менее, разработанная классификация фрагментов стеблей в некоторых случаях помогает определить геологический возраст там, где другие группы организмов не работают. Поэтому работы, в которых выделяются отдельные комплексы, имеют большое значение. Эти данные в дальнейшем можно использовать как вспомогательные при стратиграфических построениях. Первые попытки биостратиграфически охарактеризовать горизонты подмосковного карбона с привлечением криноидей были сделаны Е.А. Ивановой (1958). Эта характеристика основана преимущественно на сведениях, содержащихся в монографии Н.Н. Яковлева и А.П. Иванова (1956). В настоящее время, прежде всего, благодаря публикациям Ю.А. Арендта, а также ревизии коллекций ПИН РАН, удалось выявить шесть комплексов криноидей (серпуховский, каширский, позднемосковский (мячковско-кревякинский), хамовнический, добрятинский и ногинский), характеризующих горизонты и отдельные стратиграфические интервалы (таблица 2).

Данные комплексы, как правило, приурочены к определенным стратиграфическим интервалам, отражая этапы развития бентосных сообществ карбона Подмосковного бассейна. Однако на границе среднего и верхнего карбона продолжает существовать позднемосковский (мячковский) комплекс криноидей. В хамовническом горизонте, наоборот, происходит значительное обогащение комплекса новыми видами. Появление столь ярко выраженного комплекса криноидей хорошо соотносится с предлагаемым положением нижней границы касимовского яруса внутри неверовской свиты по появлению конодонта Idiognathodus sagittalis (Alekseev et al., 2009).

6.2. Сравнение и связь с одновозрастными комплексами морских лилий других регионов

Морские отложения касимовского яруса, помимо Русской платформы, представлены во многих других регионах (Западная Европа, США и др.). Наиболее богатые бентосной фауной и хорошо изученные отложения распростанены в Мидконтиненте США. Касимовскому ярусу в данном регионе в региональной стратиграфической шкале соответствует серия Миссури или миссурийский ярус (Алексеев, 2006).

Появление новых видов в криноидных сообществах среднего – верхнего карбона Подмосковного бассейна во многом обусловлено миграцией, в частности, из Северной Америки. Таким примером может служить представитель семейства анобазикринид Parasciadiocrinus, проявляющий значительное сходство с североамериканским родом Sciadiocrinus, и, возможно, являющийся потомком одного из его видов-мигрантов. Вероятно, существовали и обратные миграции из Подмосковного бассейна в Северную Америку. Например, единственный общий с Северной Америкой вид морских лилий из отложений неверовской свиты – Exoriocrinus rugosus (первоначально описанный из отложений миссурийского яруса, формации Фрэнсис Шейл). В Подмосковье данный вид встречается нечасто, однако его находки отмечены из самых низов мячковского горизонта (т. е. из гораздо более древних отложений), что позволяет предположить первоначальное появление данного вида на территории Московской синеклизы.

Камераты в касимовском ярусе в обоих регионах редки и представлены единичными экземплярами акрокринид. Флексибилии, в целом более разнообразные в Северной Америке, представлены в обоих регионах родственными или сходными по экологии формами. Диспариды в отложениях касимовского яруса Подмосковья неизвестны, однако в Северной Америке присутствуют многорукие аллагекриниды. Примечательно, что в обоих регионах в отложениях касимовского яруса полностью отсутствуют такие таксоны как платикринитиды и кальцеокриниды, которые позже встречены в ряде пермских формаций. По-видимому, это связано с тем, что ареал данных групп морских лилий сместился на юг.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования сделаны следующие выводы:

1. Таксономическое разнообразие морских лилий неверовской свиты составляет 27 видов морских лилий, относящихся к 26 родам, 18 семействам, 11 надсемействам, 3 отрядам и трем подклассам: Camerata, Cladida и Flexibilia. Среди 28 описанных таксонов установлено 19 новых видов, 11 новых родов, 1 новое подсемейство в семействе Scytalocrinidae Moore et Laudon, 1943 и 1 новое семейство в надсемействе Decadocrinoidea Bather, 1890, а также уточнены систематическое положение и диагноз некоторых ранее описанных таксонов из каменноугольных отложений Московской синеклизы.

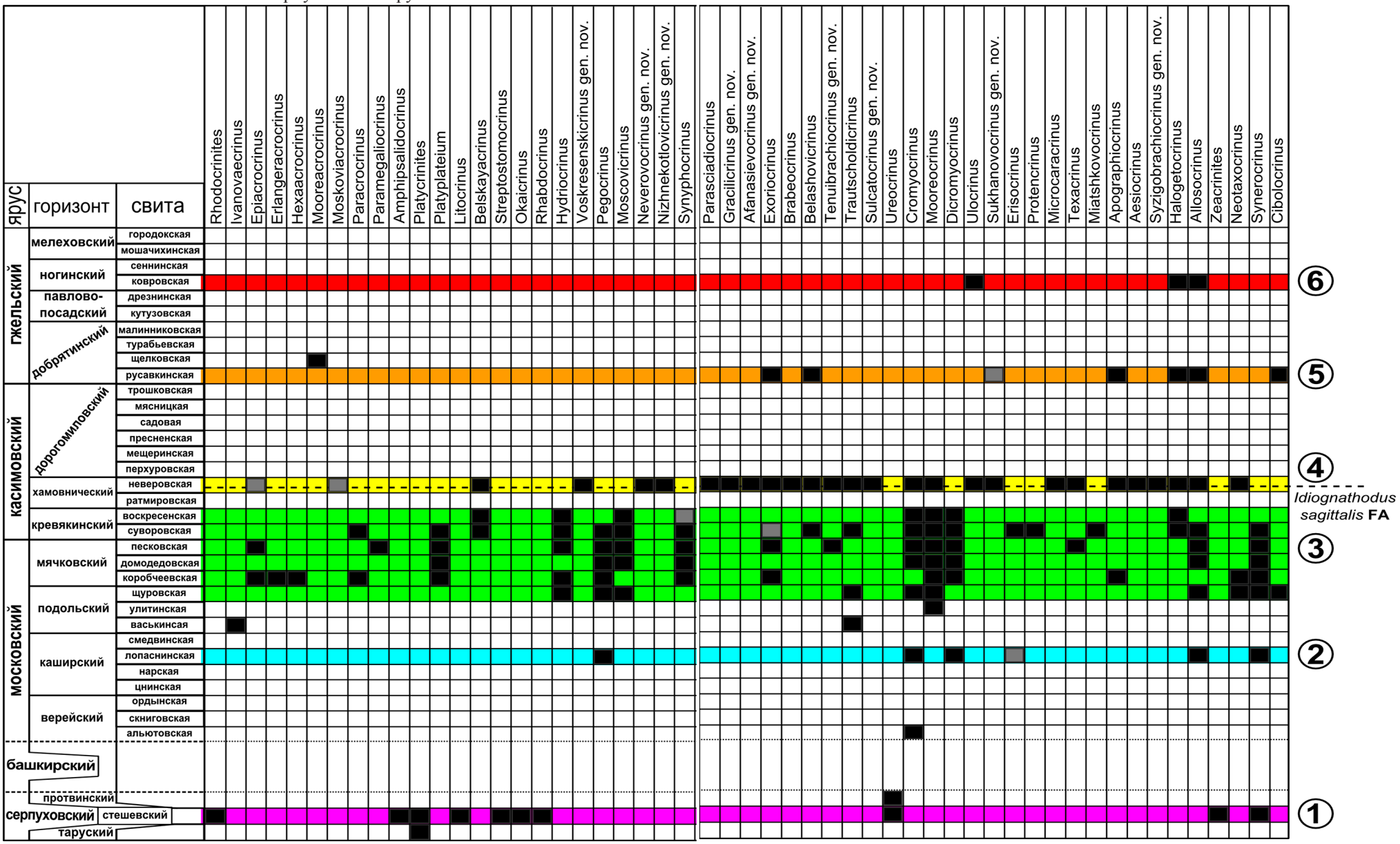
2. Ревизия коллекций ПИН РАН выявила шесть комплексов морских лилий, характеризующих горизонты и отдельные стратиграфические интервалы (серпуховский, каширский, позднемосковский (мячковско-кревякинский), хамовнический, добрятинский и ногинский). Детальное изучение состава, палеоэкологии и морфологии представителей обильного и разнообразного комплекса морских лилий неверовской свиты показало, что хамовнический комплекс включает как формы из предшествующего позднемосковского комплекса, так и ряд новых таксонов-мигрантов с мидконтинента США. Появление данного комплекса криноидей хорошо соответствует предлагаемому положению нижней границы касимовского яруса внутри неверовской свиты по появлению конодонта Idiognathodus sagittalis (Alekseev et al., 2009).

3. На основе изучения онтогенетических стадий развития скелета рук у рода Ulocrinus и близких к нему других родов кромиокринид была выявлена модель становления двурядности у кладидных морских лилий. Описание типов прикрепления морских лилий из исследуемого комплекса показало присутствие преимущественно стеблевого способа закрепления. Для флексибилий рода Neotaxocrinus реконструирован способ питания.

4. Изучение разнообразных комменсалов на изученных морских лилиях позволило впервые обнаружить и описать следы поселений усоногих раков акроторацид на кронах палеозойских морских лилий, а с помощью микротомографии впервые выявить и изучить поселения проблематичных хиолительминт рода Phosphannulus на стеблях морских лилий Московской синеклизы.

5. Среди примерно 3000 чашечек каменноугольных морских лилий выявлено около 50 аберрантных экземпляров. Установлено, что аберрации неравномерно распределены по таксонам. Их относительное число колеблется от полного отсутствия в достаточно большой выборке до 10 % от общего числа экземпляров. В большинстве изученных случаев аберрации в одних структурах не влияют на их наличие в соседних структурах. Изучение аберрантных форм дает большой материал для реконструкции возможных путей морфогенеза теки, как в индивидуальном, так и в историческом развитии. В дальнейшем это может позволить создать для них морфогенетическую модель становления скелета.

Таблица 2. Распределение родов морских лилий в карбоне Московской синеклизы начиная с отложений серпуховского яруса.



Цветом и цифрами обозначены комплексы морских лилий: 1 – серпуховский; 2 – каширский; 3 – позднемосковский (мячково-кревякинский); 4 – хамовнический; 5 – добрятинский; 6 – ногинский. Жирным цветом показана достоверная встречаемость таксонов, темно-серым отмечены неподтвержденные находки. Курсивом показано первое появление конодонта Idiognatodus sagittalis.

Публикации по теме диссертации

Публикации в рецензируемых журналах

1. **Миранцев Г.В.,** Рожнов С.В. Первые представители родаUlocrinus Miller et Gurley (Crinoidea, Cromyocrinidae) в верхнекаменноугольных отложениях Московской синеклизы и Окско-Цнинского вала // Палеонтол. журн. 2011. № 1. С. 48-54.
2. **Миранцев Г.В.** Новый род таксокринид (Crinoidea, Flexibilia) из среднего и верхнего карбона Подмосковья // Палеонтол. журн. 2012. № 6. С. 23-27.
3. **Миранцев Г.В.,** Арендт Ю.А. Новый род анобазикринид (Crinoidea, Cladida) из верхнего карбона Московской синеклизы // Палеонтол. журн. 2013. № 5. С. 15-22.
4. **Mirantsev G.V.,** Rozhnov S.V. New data on Carboniferous crinoids from the Moscow Region // Zoosymposia V. 7. 2012. P. 91-100.
5. Rozhnov S.V., **Mirantsev G.V.** Structural Aberrations in the Cup in Cladid Crinoids from the Carboniferous of the Moscow Region // Paleontol. J. 2014. V. 48, № 12. P. 1243-1257.

Статьи в научных сборниках и материалах научных мероприятий

1. **Миранцев Г.В.,** Кокорин А.И., Рожнов С.В. Иглокожие в морских сообществах верхнего палеозоя по материалам с территории России и сопредельных регионов // Палеозой России: региональная стратиграфия палеонтология гео- и биособытия. СПб: ВСЕГЕИ, 2012. С. 152-157.

Тезисы

1. **Миранцев Г.В.** Представители рода Allosocrinus (Cladida, Crinoidea) в среднем-верхнем карбоне Московской Синеклизы // Тез. докл. «Палеострат-2010». М.: ПИН РАН, 2010. С. 32-33.
2. **Миранцев Г.В.** Новые данные о флексибилиях (Crinoidea) карбона Подмосковья // Тез. докл. «Палеострат-2011». М.: ПИН РАН, 2011. С. 45.
3. **Миранцев Г.В.** Состояние изученности каменноугольных морских лилий Подмосковья // Тез. докл. Рос. конф. по иглокожим. М.: ИО РАН, 2011. С. 28.
4. **Миранцев Г.В.** Развитие морских лилий кромиокринид (Crinoidea, Cromyocrinidae) в карбоне Московской синеклизе // Матер. LVII сес. палеонтол. общ. СПб, ВСЕГЕИ, 2011. С. 82-84.
5. **Миранцев Г.В.** Новые данные о систематическом составе морских лилий неверовской свиты (верхний карбон) Московской синеклизы // Тез. докл. 8-й всерос. научной школы молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы». М.: ПИН РАН, 2011. С. 31-32.
6. **Миранцев Г.В.** Смена комплексов морских лилий и границы в карбоне Московской синеклизы и Окско-Цнинского вала // Матер. LVIII сес. палеонтол. общ. СПб, ВСЕГЕИ, 2012. С. 91-92.
7. **Миранцев Г.В.** Коллекции подмосковных каменноугольных морских лилий в ПИН РАН // Палеонтология и эволюция биоразнообразия в истории земли (в музейном контексте). М.: ГЕОС, 2012. С. 41-43.
8. **Миранцев Г.В.** Случаи регенерации у верхнепалеозойских морских лилий // Тезисы докладов XVI школы-конференции «Актуальные проблемы биологии развития» и IX конференции молодых ученых Ин. биол. развития им. Н.К. Кольцова РАН. М.: ИБР, 2013. С. 41-43.
9. **Миранцев Г.В.,** Пахневич А.В. Микротомографическое исследование стеблей морских лилий, поврежденных Phosphannulus // Тез. докл. Всерос. конф. «Практическая микротомография». СПб, 2014. С. 111-114.
10. **Mirantsev G.V.** Echinoderms from the Rusavkino Formation of the Gzhel stratotype // Carboniferous and Permian Earth systems, stratigraphic events, biotic evolution, sedimentary basins and resources. Kazan: Kazan Federal university, 2014. P. 56-58.

Отпечатано в ОМТ Палеонтологического института имени А.А. Борисяка РАН
Москва, Профсоюзная, 123
Тираж 100 экз.