

УДК 563.912.2:551.733.12(470.23)

ПЕРВЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ КОРНУТНОЙ СТИЛОФОРЫ PHYLLOCYSTIS (ECHINODERMATA) В ОРДОВИКЕ (ВОЛХОВСКИЙ ГОРИЗОНТ, ДАПИНСКИЙ И ДАРРИВИЛЬСКИЙ ЯРУСЫ) БАЛТИКИ И ОСОБЕННОСТИ ОСЕВОЙ СИММЕТРИИ СТИЛОФОР

© 2024 г. С. В. Рожнов^{а,*}, Г. А. Анекеева^{а,**}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва. 117647 Россия

*e-mail: rozhnov@paleo.ru

**e-mail: anekeeva@paleo.ru

Поступила в редакцию 15.08.2023 г.

После доработки 10.10.2023 г.

Принята к публикации 10.10.2023 г.

Из волховского горизонта (средний ордовик, дапинский ярус и низы дарривильского яруса) описано два новых вида корнутных стилофор рода *Phyllocystis*, впервые встреченного в Балтике. Это указывает на биогеографическую связь афро-европейской части Гондваны и Балтики уже с самого начала среднего ордовика. Оба вида были приурочены к холодноводным мелководным условиям с малой подвижностью воды. Анализ осевой симметрии стилофор и расположение гидropoppy указывают на отсутствие торсии в их онтогенезе и на положение амбулакральной системы справа от переднезадней оси тела. Для объяснения такого строения выдвинуты две альтернативные гипотезы: 1) инверсия в развитии правых и левых целомов; 2) перевернутость стилофор по отношению к другим беспозвоночным, сближающая их по соотношению спинной и брюшной стороны с хордовыми.

Ключевые слова: иглокожие, стилофоры, ордовик, Балтика, биогеография, торсия, симметрия, переднезадняя ось

DOI: 10.31857/S0031031X24020075, EDN: FHCRXE

ВВЕДЕНИЕ

Стилофоры — одни из самых загадочных иглокожих. Трактовка их морфологии, происхождения и родственных связей противоречива и неоднозначна, несмотря на детальную изученность скелета. В ископаемой летописи они известны с вулианского яруса, миаолинского отдела кембрия (*Wuliuan*, *Miaolingian*) и до башкирского яруса пенсильвания (*Bashkirian*, *Pennsylvanian*) (Lefebvre et al., 2022). Стилофоры широко распространены в ордовике, но находки их на палеоконтиненте Балтика редки (обзор: Lefebvre et al., 2005). Из волховского горизонта (дапин) Ленинградской обл. по разрозненным маргиналиям была описана корнутная стилофора эндемичного вида *Vabinocystis dilabidus* Rozhnov, 1990, близкого к перигондванскому роду *Cothurnocystis*. В Польше изолированные таблички корнут встречены в отложениях горизонтов ухаку и хальяла (подгоризонт идавере) (Pisera, 1994). Из сандбийского яруса верхнего

ордовика в Ленинградской обл. (*Haljala regional stage*, *Upper Sandbian*) была описана митратная стилофора *Lagynocystis* cf. *pyramidalis* (Rozhnov et al., 2019) и отмечена *Anatiferocystis* sp. В хирнантии Норвегии известна аномалоциститидная митрата *Barrandeocarpus norvegicus*. Поэтому находка почти полных скелетов и разрозненных табличек *Phyllocystis* из волховского горизонта (дапин, дарривилий) значительно расширяет сведения о стратиграфическом и географическом распространении стилофор.

На стилофорах была обоснована известная кальцихордатная теория происхождения хордовых Р. Джеффриса (Jefferies, 1968, 1986, 1991). Несмотря на опровержение этой теории благодаря уникальным находкам из ордовика Марокко (Lefebvre et al., 2019), убедительно показавшим наличие амбулакральной системы у одного из представителей этой группы, детали морфологии скелета многих представителей, описанные в работах Джеффриса, остаются во многом основопо-

лагающими для их изучения. Более того, наличие котурнопор, которые он трактовал как жаберные щели, заставляет искать корни стилофор в тесной связи с происхождением вторичноротых в целом. Поэтому в связи с балтийскими находками мы коснемся в этой статье проморфологии стилофор, под которой в российской литературе (Беклемишев, 1964; Рожнов, 2018) понимается анализ симметрии, и прежде всего взаимоотношение осей симметрии и их изменение в процессе онтогенеза и эволюции. Для описания мы используем систему обозначения скелетных элементов, предложенную Ж. Убагсом (Ubaghs, 1961, 1967) и слегка модернизированную в работах современных авторов (Lefebvre et al., 2022).

МАТЕРИАЛ, ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ И МЕТОДИКА

В настоящей статье описано два новых вида рода *Phyllocystis* на основе материала из волховского горизонта (дапин, дарривилий) из трех местонахождений на востоке Ленинградской обл. (рис. 1). Единственный экземпляр *Ph. baltica* sp. nov. происходит из нижней части волховского горизонта (дикарей) (рис. 2). Он был найден на нижней поверхности одной из плит, которые были добыты и хранились для последующей транспортировки в карьере близ с. Путилово, расположенном на приладожском глинте в 50 км на восток от С.-Петербурга. Детальное обозначение слоев в этом карьере, применяемое рабочими карьера еще с XIX в., и их детальное описание (Дронов и др., 1993) позволяет указать точный уровень находки, несмотря на то,

что она происходит из плиты, перемещенной и складированной вперемежку с плитами других уровней дикарей. Литологические особенности указывают на нижнюю поверхность слоя “братвенник” пачки дикарей, расположенного в 1.1 м от основания волховского горизонта, совпадающего здесь с основанием дапинского яруса международной шкалы и, соответственно, среднего ордовика.

Второй вид *Ph. cellularis* sp. nov. описан на более многочисленном, но фрагментарном материале из Путиловского карьера, где он представлен одной слегка деформированной текой и двумя комплексами из нескольких разрозненных маргинальных табличек, один из комплексов со стилоконом. В обрыве левого берега р. Лынна из промывки одного слоя собраны многочисленные разрозненные маргинальные таблички (рис. 4, в, г; табл. VI, фиг. 1–7). Все образцы этого вида происходят из верхней части волховского горизонта (фризов) (рис. 1, 2).

Оригиналы хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), колл. № 4125.

**ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ
КЛАСС STYLOPHORA
ПОДКЛАСС CORNUTA
СЕМЕЙСТВО COTHURNOCYSTIDAE WATNER, 1913
Род *Phyllocystis* Thoral, 1935**

Phyllocystis baltica Rozhnov et Anekeeva, sp. nov.

Название вида *baltica* – от палеоконтинента Балтика.

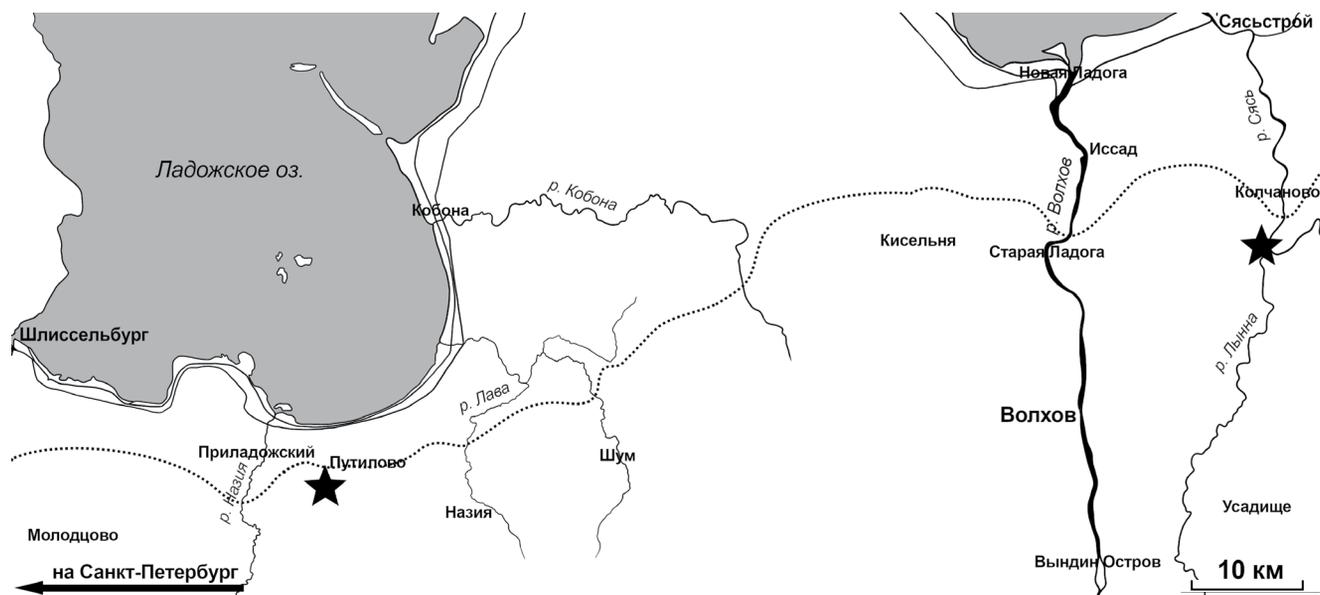


Рис. 1. Карта Ленинградской обл. к востоку от Санкт-Петербурга. Пунктиром показан Балтийско-Ладожский глинт. Места находок отмечены звездами.



Рис. 2. Стратиграфическая схема нижнего и среднего ордовика Ленинградской обл. (по: Дронов, 1998; Dronov et al., 2003, с изменениями). Уровни находок отмечены стрелками. Обозначения: *a* – пелитоморфный известняк, в т.ч. сильно глинистый; *б* – глина; *в* – кварцевые пески и песчаники; *г* – глауконитовые пески; *д* – биокластический известняк; *е* – известняки и глины с железистыми оолитами; *ж* – интенсивно биотурбированные породы с заполнением ходов контрастным к окружающей породе материалом; *з* – поверхности твердого дна со сверлениями *Tyranites*; *и* – поверхности твердого дна со сверлениями типа “карандашей”; *к* – иррегулярные поверхности твердого дна с железистой импрегнацией; *л* – поверхность с амфоробразными норками (“стекло”); *м* – бугорки *Bergaueria* на нижней поверхности пластов.

Голотип – ПИН, № 4125/1034, частично поврежденная тека с аулакофором; Ленинградская обл., Путиловский карьер; средний ордовик, низы дапинского яруса, низы волховского горизонта (дикари).

Описание (рис. 3). У единственного образца сохранилась тека со слегка вдавленной внутрь маргинальной табличкой M_5 и обломаным отходящим от него зигальным отростком. Тека хорошо очищена от породы с вентральной стороны и в задней половине – с дорсальной стороны. Аулакофор также слегка вдавлен внутрь теки вместе с правой и левой первыми маргиналями M_1 и M'_1 . Несмотря на эту деформацию, тека реконструируется как имеющая вытянуто-сердцевидное симметричное очертание. Ее длина (31 мм) превышает ширину (26 мм) в 1.2 раза. Строение маргинального обрамления теки типичное для рода: шесть правых и четыре левых маргинали. Первая левая маргиналь чуть длиннее правой, и от ее правой части отходит относительно узкий зигальный отросток (ширина около 1 мм). Он обломан на конце, и его сохранившаяся длина 7 мм. Таким образом, шов между первыми маргиналями слегка смещен вправо от оси симметрии теки. Правая и левая вторые маргинали близки по размерам и изогнутой форме, но левая (7 мм длиной по прямой) чуть длиннее правой (6 мм длиной). Обе вторые маргинали являются наиболее массивными и широкими (их ширина до 6 мм). Правые третья, четвертая и пятая маргинали почти одинаковой длины и ширины (длина каждой 8–9 мм и ширина 3–4 мм). От пятой правой маргинали отходил зигальный отросток внутрь теки, но от него сохранилось лишь короткое основание. Шестая правая маргиналь симметрично изогнута, этот изгиб слегка смещен относительно оси теки вправо. Поэтому, несмотря на свое замыкающее положение в заднем обрамлении теки, она отнесена к правым маргиналям. Третья левая маргиналь самая длинная из всех (11 мм) при ширине 2.5 мм. Она почти прямая. Четвертая левая маргиналь длиной 9 мм. Ее дистальный конец слегка изогнут, что хорошо видно с левой стороны, и тем слегка нарушает симметрию изгиба задней части теки. Вентральная поверхность маргиналей гладкая, без скульптуры и четких выростов.

Таблички центрального покрова нижней части сохранились лишь частично.

Дуговидные таблички котурнопор сохранились вдавленными в вентральную поверхность теки.

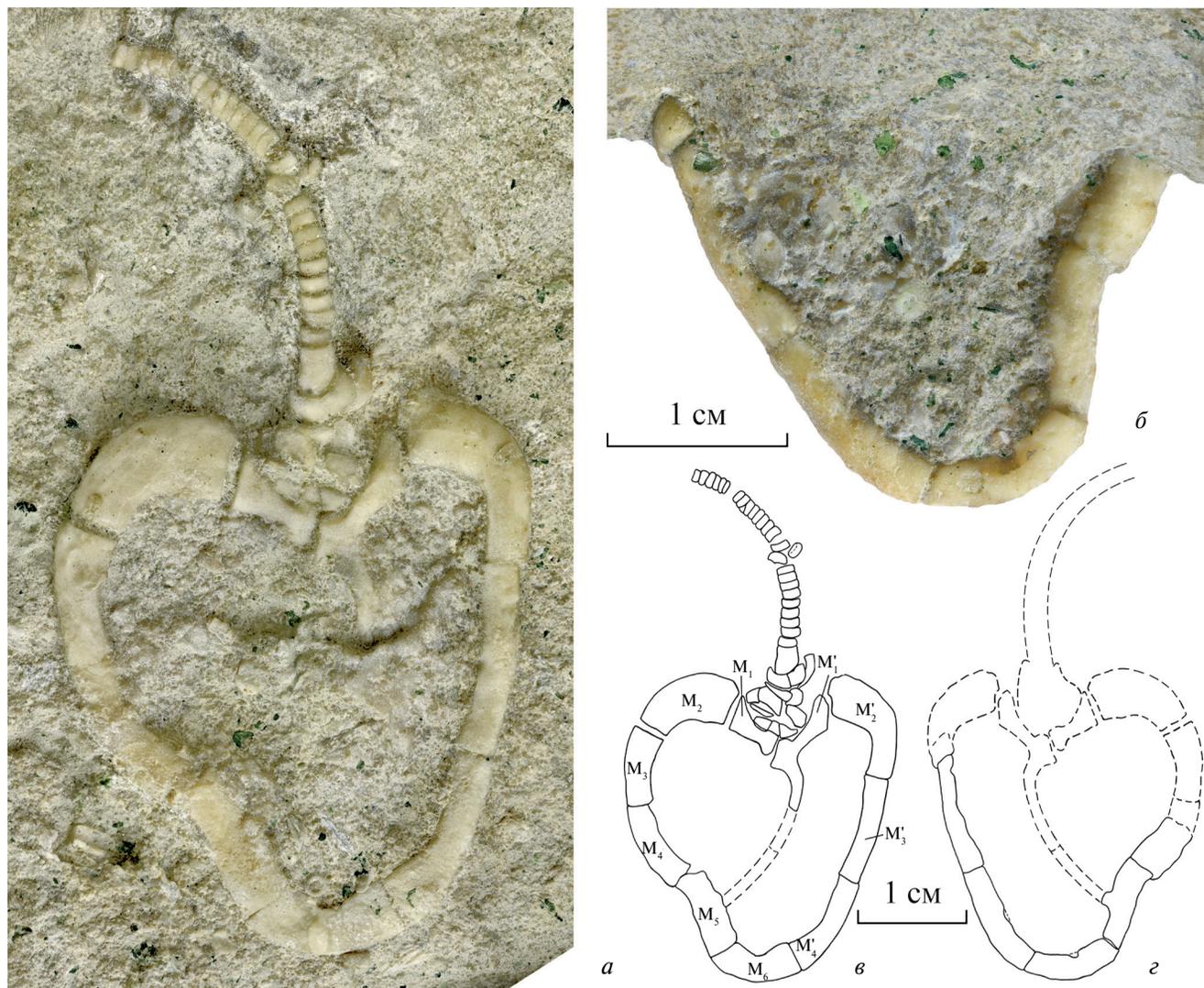


Рис. 3. *Phyllocystis baltica* sp. nov., голотип ПИН, № 4125/1034: а – с вентральной стороны, б – с дорсальной стороны; в, г – прорисовка табличек: в – с вентральной стороны, г – с дорсальной стороны; Ленинградская обл., Путиловский карьер; средний ордовик, низы дапинского яруса, низы волховского горизонта (дикари).

Аулакофор общей длиной 28 мм. Его проксимальная часть слегка разрушена и чуть вдавлена внутрь теки. Она содержала четыре–пять рядов табличек, ее длина около 7 мм. Стилокон полукруглый снизу, вытянутый, длиной 4 мм и максимальной шириной (в проксимальной части) 3 мм. К его дистальной части, шириной 2.5 мм, присоединяются членики дистальной части аулакофора, такой же ширины в проксимальной части и постепенно сужающиеся до 2 мм дистально. С вентральной стороны членики дистального аулакофора полукруглые, верхняя сторона не видна. Длина члеников 0.8 мм. Длина сохранившейся части дистального аулакофора 24 мм. Число члеников около 32 (с учетом нескольких выпавших члеников). Дистальный конец обломан.

Сравнение. От наиболее близкого типового вида *Ph. blayaci* Thoral, 1935 отличается более вытянутой формой теки, большими размерами и гладкой вентральной поверхностью маргиналей, а также более тонким зигальным выростом. От *Ph. crassimarginata* Thoral, 1935 отличается заметно вытянутой формой теки, гладкой вентральной поверхностью маргиналей и относительно менее широкими маргиналями.

Замечания. Мы выделяем этот образец в новый вид, несмотря на то, что он сходен с наиболее крупными экземплярами типового вида, который автор рода выделял в отдельную форму. С *Ph. salairica* Dubatolova, 1985 и *Ph. jingxiensis* Han et Chen, 2008 сравнивать трудно из-за недостаточной сохранности этих видов и неполного их описания.

Материал. Голотип.

Phyllocystis cellularis Rozhnov et Anekeeva, sp. nov.

Табл. V, VI

Название вида *cellularis* *lat.* — ячеистый.

Голотип — ПИН, № 4125/1028, частично сохранившаяся тека; Ленинградская обл., Путиловский карьер; средний ордовик, дарривильский ярус, верхняя часть волховского горизонта (фризы).

Описание (рис. 4–7). Тека овальная, слегка вытянутая в длину, с шестью правыми маргиналями и четырьмя левыми. От правой части первой левой маргинали отходит наискось вентральной поверхности теки узкий вырост, соединяющийся в центре вентральной поверхности с таким же узким выростом, отходящим от проксимальной части правой пятой маргинали. Из центральных табличек хорошо сохранилась лишь одна, соединенная с выростом первой левой маргинали. Она вытянута и относительно крупная, 2×1 мм. Максимальная ширина теки голотипа на уровне дистальной части вторых маргиналей (18 мм) составляет около трех четвертей (0.78) от длины теки (23 мм).

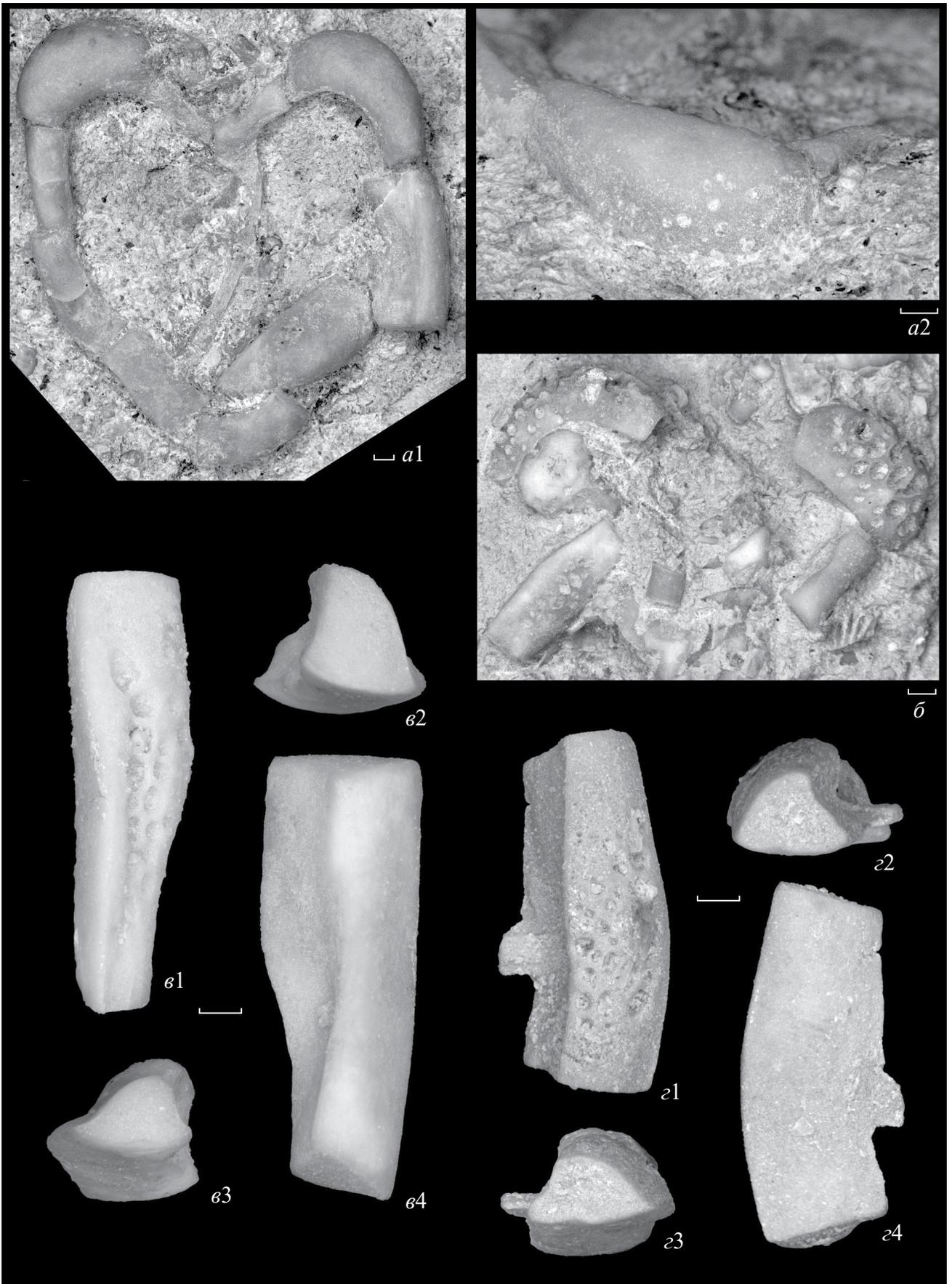
Правая и левая первые маргинали (M_1 и M'_1) в месте контакта друг с другом образуют узкую (шириной 2.3 мм) овальную структуру для сочленения с аулакофором. M' прямая, длиной 4.5 мм, с длинным сужающимся отростком длиной 5 мм, отходящим от левой части этой таблички в сторону центра теки. M длиной 3.5 мм. Вторые маргинали (M_2 и M'_2) наиболее массивные; обе, правая и левая, дугообразно изогнуты. Их наружная сторона сильно выпуклая. На наружной поверхности ближе к дорсальной части видны отдельные округлые углубленные ячейки, диаметром до 0.4 мм. Длина M_2 7.2 мм, а M'_2 — 8 мм. M_3 прямая, длиной 4.9 мм, с редкими ячейками на боковой стороне. Ее проксимальный конец немного массивнее и шире, чем дистальный. M_4 слегка изогнута, почти прямая, длиной 6 мм. M_5 почти прямая, длиной 5.1 мм, с длинным узким отростком, отходящим почти от середины мар-

гинали в сторону центра (слегка смещен дистально); длина отростка 6 мм. M_6 короткая, слегка дуговидна изогнута, длиной 5 мм. M'_3 почти прямая, слегка изогнутая, длиной 7.6 мм. M'_4 слегка дуговидна изогнута, с сильно выпуклой наружу боковой частью, длиной 8 мм. Сохранилось несколько центральных табличек теки, относительно крупных, длиной до 2 мм. От аулакофора остались лишь разрозненные таблички.

У экз. ПИН, № 4125/1029 сохранились четыре разрозненные таблички в породе: правая и левая вторые маргинали (M_2 и M'_2), третья и четвертая правые (M_3 и M_4). Дорсальные и боковые стороны всех этих маргиналей с крупноячеистой поверхностью, ячейки разделены узкими перегородками. M'_2 отчетливо дуговидная, длинная (длиной 7 мм), M_2 также дуговидная и примерно такой же величины. M_3 прямая, длиной 3 мм. M_4 (предположительно) почти прямая, длиной 6 мм.

Экз. ПИН, № 4125/1025 представлен пятью разрозненными маргинальными табличками и стилоконом от одной теки. M'_2 дуговидная, длиной 9 мм. На ее внешней боковой и дорсальной стороне крупная ячеистость с ячейками до 1 мм. По направлению к дорсальной стороне ячейки становятся меньше, чем на боковой, а на вентральной они почти исчезают. M_2 дуговидная, длиной 7.5 мм. Модель ячеистости такая же, как и на M'_2 . От M_4 сохранился только фрагмент проксимальной части, ячеистости на нем нет. M'_3 длиной 7 мм, прямая со скошенной проксимальной половиной и более выпуклой дистальной. Ее проксимальная сочленовная поверхность треугольная, а дистальная — треугольная с округлой наружной боковой стороной. Слабая ячеистость в средней части боковой поверхности. M_3 прямая, короткая, длиной 4.1 мм. Ее сочленовная поверхность треугольная с прямым вентральным краем, выпуклым наружным дорсально-боковым и вогнутым внутренним краями. В центральной части боковой поверх-

Рис. 4. *Phyllocystis cellularis* sp. nov.: *a* — голотип ПИН, № 4125/1028: *a1* — общий вид с вентральной стороны, *a2* — маргинальная табличка M'_2 , вид с внешней стороны; *b* — экз. ПИН, № 4125/1029, разрозненные маргинальные таблички, принадлежащие, скорее всего, одному экземпляру; можно различить характерные вторые маргинали M_2 и M'_2 (среди них наблюдаются также остатки других иглокожих — цилиндрические членики и экземпляр эокриноидеи рода *Volbporites*); *в* — экз. ПИН, № 4125/1024, отдельная маргинальная табличка M'_3 : *в1* — с дорсальной стороны, *в2* — со стороны проксимальной сочленовной фасетки, *в3* — со стороны дистальной сочленовной фасетки, *в4* — с вентральной стороны (за проксимальную сочленовную фасетку здесь и далее принимается фасетка, расположенная на направленном в сторону аулакофора конце таблички, за дистальную — на направленном в противоположную сторону); *г* — экз. ПИН, № 4125/988, отдельная маргинальная табличка M_3 : *г1* — с дорсальной стороны, *г2* — со стороны проксимальной фасетки, *г3* — со стороны дистальной фасетки, *г4* — с вентральной стороны; Ленинградская обл., Путиловский карьер (*a*, *b*) и левый берег р. Лынна близ устья (*в*, *г*); средний ордовик, дарривильский ярус, верхняя часть волховского горизонта (фризы). Длина масштабной линейки — 1 мм.



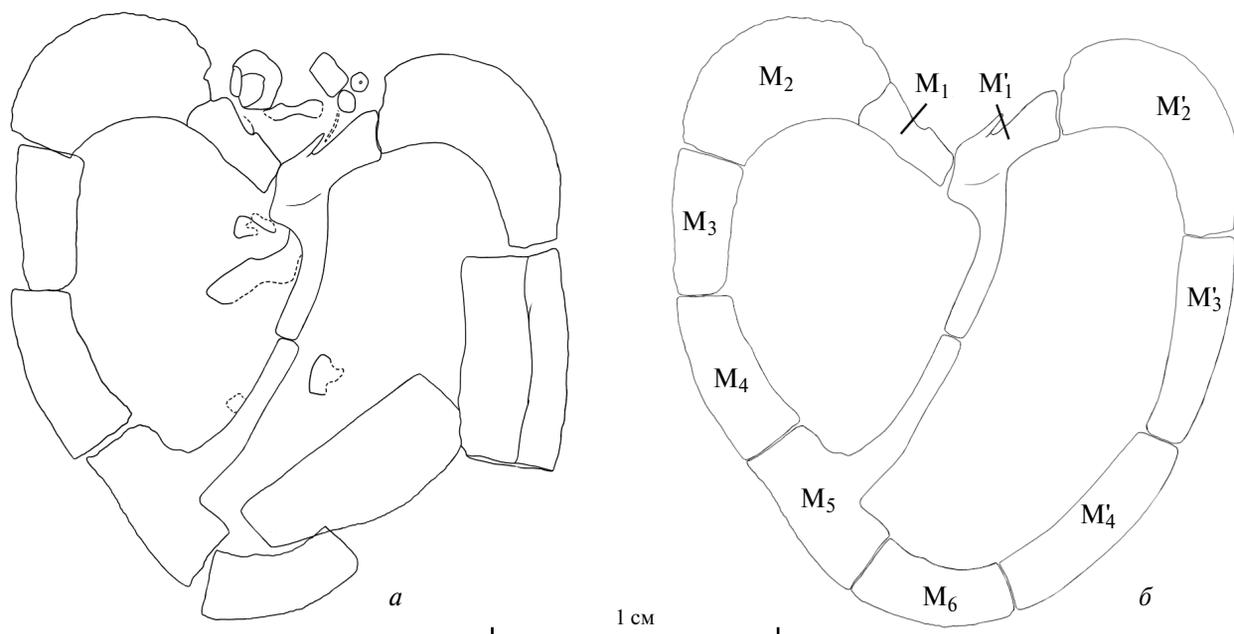


Рис. 5. Прорисовка голотипа *Phyllocystis cellularis* sp. nov. (а) и реконструкция положения его маргинальных табличек (б).

ности M_3 расположено несколько крупных ячеек. Стилокон конусовидно-цилиндрический, длиной 2.5 мм, шириной проксимально 2 мм и дистально 1.2 мм. Его расширенная проксимальная часть постепенно переходит в более узкую и ровную по ширине дистальную часть с нечеткой границей между ними и примерно одинаковой длины. Вдоль дорсальной поверхности проходит центральный продольный, округлый в поперечном очертании желобок диаметром 250 мкм, и два плохо сохранившихся параллельных боковых желобка. От центрального желобка отходят направо и налево почти под прямым углом две пары желобков диаметром 100 мкм. Дистальная пара расположена на расстоянии 400 мкм от дистального края стилокона, а вторая пара отстоит от этого края на 1000 мкм и на 300 мкм – от центральной части проксимального вогнутого края стилокона. Дистальная сочленовная поверхность стилокона плоская, с сетчатым стереомом (диаметр ячеек 10 мкм). Проксимальная сочленовная поверхность сильно вогнутая, с лабиринтовидным стереомом из слегка вытянутых ячеек размером 10–15 мкм, расположенных извилистыми рядами.

Сравнение. Помимо маленьких размеров, хорошо отличается от остальных представителей рода характерной ячеистостью дорсальной и боковой поверхности маргинальных табличек, особенно на вторых и третьих маргиналях.

Замечания. Из одной промывки слоя зеленоватых глинистых мергелей из верхов волховского горизонта (фризы, средняя пачка переслаивания) отобраны многочисленные маргинальные таблички этого вида с характерной ячеистой поверхностью (ячейки округлой или овальной формы, диаметром до 1 мм и глубиной до 0.5 мм). Среди них пять экз. правой второй маргинали (M_2) и 10 экз. левой второй маргинали (M'_2). Остальных маргиналей, место в теке которых не всегда точно определимо, по одной–три. Длина M_2 от 2.9 мм до 8.2 мм, в среднем 5.9 мм, а M'_2 от 5.8 до 11 мм, в среднем 8.3 мм. В этом же слое найден стилокон сходной формы и размера с описанным из местонахождения в Путиловском карьере. Его общая длина 2.3 мм, ширина проксимально 2 мм, ширина дистально 1.2 мм.

В том же слое с разрозненными табличками в обнажении на р. Лызна встречены многочисленные, более сотни, мелкие маргинали с гладкой наружной поверхностью (рис. 7, в–з). Среди них хорошо идентифицируются правые и левые вторые маргинали, M_2 и M'_2 . Место в теке остальных табличек трудно определить достаточно точно. Перегиб вторых маргиналей находится ближе к проксимальному, более массивному концу. Их дистальная часть длинная, почти прямая и тонкая. Их форма ложковидная, а не дуговидная, как у более крупных типичных экземпляров *Ph. cellularis* sp. nov. Длина M_2 от 2.8 до 4.5 мм, в

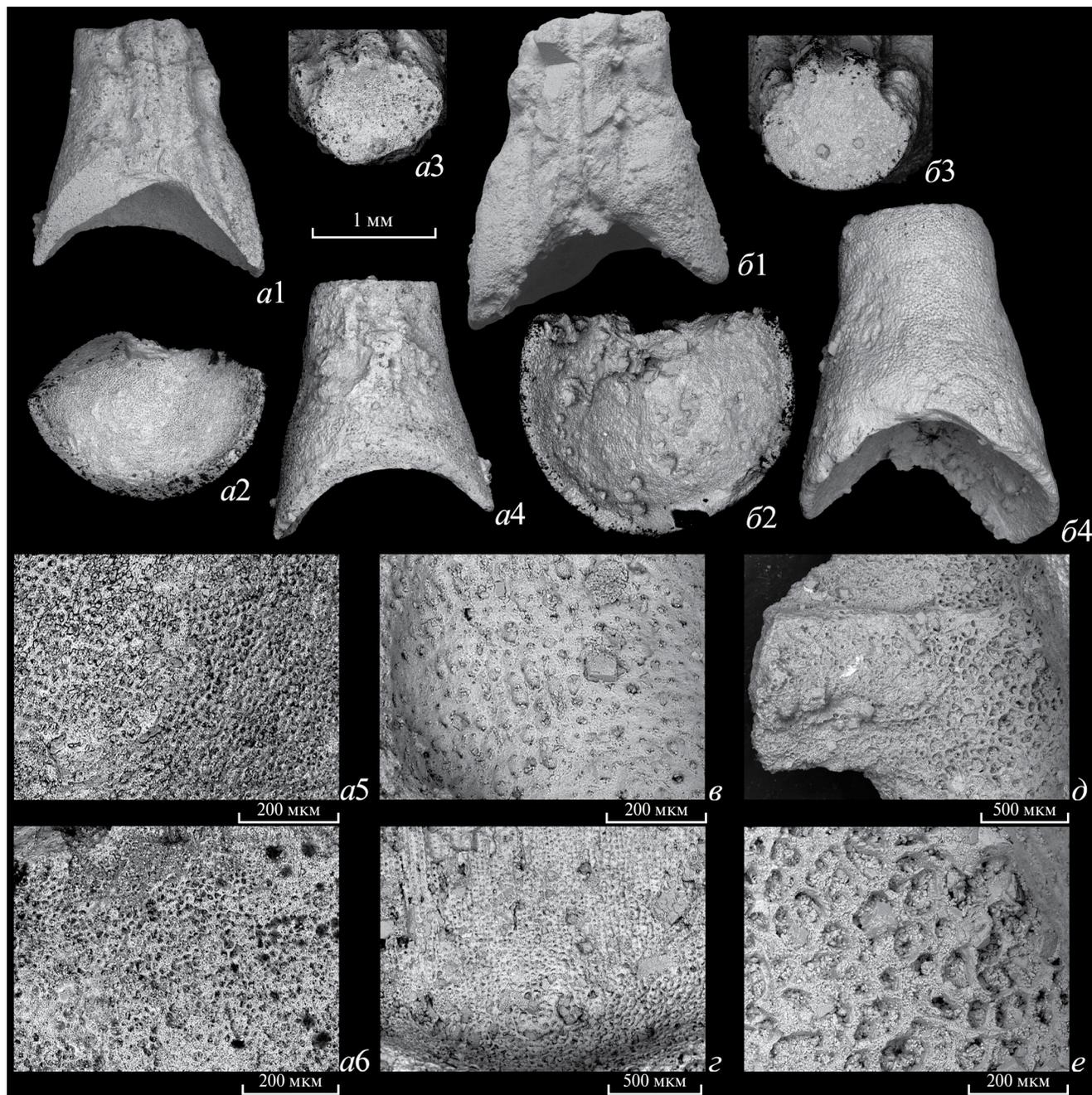


Рис. 6. *Phyllocystis cellularis* sp. nov., фотографии стилоконов и микроструктура: *a* – экз. ПИН, № 4125/1025d: *a1* – вид с дорсальной стороны, *a2* – вид с проксимальной стороны, *a3* – вид с дистальной стороны, *a4* – вид с вентральной стороны, *a5* – микроструктура проксимальной стороны, *a6* – микроструктура дистальной стороны; *b* – экз. ПИН, № 4125/1047: *b1* – вид с дорсальной стороны, *b2* – вид с проксимальной стороны, *b3* – вид с дистальной стороны, *b4* – вид с вентральной стороны; *в, г* – экз. ПИН, № 4125/995, микроструктура ячейки на внешней поверхности таблички M_3' (*в*) и микроструктура внутренней поверхности той же таблички M_3' (*г*), в месте отхождения зигального отростка; Ленинградская обл., Путиловский карьер (*a*) и левый берег р. Лына близ устья (*б–е*); средний ордовик, дарривильский ярус, верхняя часть волховского горизонта (фризы).

среднем 3.7 мм. Длина M_2' от 2.6 до 4.9, в среднем 3.7 мм. Вместе с ними найдены многочисленные маленькие стилоконы длиной 1.1–1.7 мм (рис. 7, *a, б*). При максимальной длине стилокона 1.7 мм ширина дистальной части 0.55 мм и длина

0.95 мм, а ширина проксимальной части 0.95 мм при длине 0.75 мм. У экз. ПИН, № 5125/1040 при длине 1.5 мм ширина дистальной части 0.5 мм, ширина проксимальной части 1 мм при ее длине около 0.75 мм. У этого экземпляра хорошо сохра-



Рис. 7. *Phyllocystis cellularis* sp. nov., разрозненные стилоконы и таблички из местонахождения в устье р. Лынна: *а* – стилокон, экз. ПИН, № 4125/1040; *б* – самый маленький из стилоконов в коллекции, экз. ПИН, № 4125/1048: *б1* – вид с дорсальной стороны, *б2* – вид с проксимальной стороны, *б3* – вид с дистальной стороны, *б4* – вид с вентральной стороны; *в–е* – вторые маргинальные таблички: *в* – экз. ПИН, № 4125/1042, *г* – экз. ПИН, № 4125/1041, *д* – экз. ПИН, № 4125/1043, *е* – экз. ПИН, № 4125/1044; *жс, з* – маргинальные таблички неуставленного положения: *жс* – экз. ПИН, № 4125/1045, *з* – экз. ПИН, № 4125/1047. Длина масштабной линейки – 1 мм.

нилась дорсальная поверхность с продольными и поперечными желобками. На ней хорошо видно, что боковые желобки заметно уже центрального и тупо заканчиваются изгибом вверх. Центральный желобок доходит до проксимального края стилокона. Парные поперечные желобки справа и слева слегка смещены друг относительно друга и доходят до боковых желобков. Самый маленький стилокон из этого слоя длиной 1.1 мм при ширине дистальной части 0.35 мм имеет ширину проксимальной части 0.6 мм при ее длине 0.45 мм. Таким образом, маленькие стилоконы отличаются от типичных для этого вида крупных относительно более длинной дистальной частью и более резким переходом от дистальной к проксимальной части. Возможно, это остатки молодых особей *Ph. cellularis* sp. nov. Если это предположение верно, то ячеистость поверхности маргиналей появляется при размерах M_2 не менее 3 мм. Но не исключено, что из-за необычных пропорций и формы вторых маргиналей эти мелкие таблички принадлежат новому виду *Phyllocystis* с маленькими размерами теки – около 10 мм.

Распространение. Ленинградская обл., Путиловский карьер и обнажение на левом берегу р. Лынна близ ее устья; верхняя часть волховского горизонта (фризы), дапинский ярус и низы дарривильского яруса.

Материал. Кроме голотипа, два комплекса разрозненных табличек от одной теки и 38 маргинальных табличек, преимущественно вторых. Кроме того, вместе с табличками в слое на берегу р. Лынна найдено большое количество мелких стилоконов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Экологические особенности и палеогеографическое распространение

Тека *Phyllocystis baltica* sp. nov. была найдена на нижней поверхности слоя, называемого рабочими карьера “братвенник”, почти в прижизненном положении. Очевидно, этот экземпляр жил во время отложения тонкого слоя известковистых глин, подстилавших этот слой известняка. Это указывает на спокойные тиховодные

условия ниже базиса обычных и нормальных штормовых волн во время его жизни, сменившиеся на момент гибели и захоронения бурной обстановкой сильных штормов, во время которых образовался слой известняка из сильно раздробленных карбонатных скелетных элементов разнообразных животных, обитавших на месте и сносившихся с многочисленных слегка возвышавшихся над дном биогермов. Подобные особенно сильные шторма могли происходить с периодичностью в несколько сотен или тысяч лет (Дронов, 1998). Условия были холодноводные, с сезонно меняющейся температурой. Об этом свидетельствуют кольца нарастания в скелете некоторых иглокожих и отсутствие хемогенного кальцита (Dronov, Rozhnov, 2007).

Билатерально-симметричное очертание теки свидетельствует, что экземпляр жил в условиях слабого течения и мог передвигаться ундулирующими движениями аулакофора, имевшего, видимо, мощную мускулатуру в своей проксимальной части. Аулакофор служил для сбора пищи из придонной взвеси, которую взмучивал своими движениями (Рожнов, Парсли, 2017). Пищевые частицы с помощью амбулакальных щупалец (Lefebvre et al., 2019) поступали в пищевоборный желобок, проходящий по дорсальной поверхности дистальной части аулакофора и стилокона, и направлялись далее в глотку, находящуюся в проксимальной части аулакофора.

Новые находки стилофор в ордовике Балтики позволяют уточнить их биогеографические связи с другими континентами. Все три балтийских вида корнут, в т.ч. описанный ранее *Babinocystis dilabidus*, происходят из волховского горизонта (Рожнов, 1990). Они были, как и близкие к ним перигондванские корнуты, холоднолюбивыми (Dronov, Rozhnov, 2007). В Балтике эти корнуты обитали в мелководных условиях, в отличие от гондванских, приуроченных к относительно глубоководным биотопам. В Польше изолированные таблички корнут встречены в отложениях горизонтов ухаку и хальяла (подгоризонт идавере) (Pisera, 1994), где эти животные обитали в более теплое время, но, видимо, в глубоководных условиях. В верхнеордовикских отложениях Ленинградской обл. (горизонт хальяла, сандбийский ярус) были описаны только митратные стилофоры *Lagynocystis cf. pyramidalis* (Rozhnov et al., 2019) и встречен еще не описанный *Anatiferocystis sp.*, все они были приурочены к мелководным и тепловодным условиям. В Хирнантии Норвегии известна аномалоциститидная

митрата *Barrandeocarpus norvegicus*, обитавшая в холодноводных условиях (Craske, Jefferies, 1989). Балтийские стилофоры из дапина указывают на возможную биогеографическую связь с афро-европейской частью Гондваны уже в начале среднего ордовика. Более широкие биогеографические связи Балтики с Гондваной и Лаврентией установились в позднем ордовике, после сужения океана Япетус.

Осевая симметрия и общая проморфология

В статье Б. Лефевра с соавт. (Lefebvre et al., 2019) убедительно показано, что отросток стилофор является не задним хвостовым, а передним пищевоборным, с характерным для иглокожих наличием амбулакального канала с отходящими от него щупальцами — аулакофором по терминологии Убагса (Ubaghs, 1961, 1967). На этом основании, и учитывая наличие стереомного скелета, делается вывод, что эти иглокожие не могут иметь прямого отношения к общему предку амбулакрарий (иглокожие + полухордовые), к происхождению хордовых (Jefferies, 1986) и, тем более, к происхождению вторичноротых в целом (обзор см. в: Lefebvre et al., 2019). Более того, несмотря на неясное филогенетическое положение стилофор среди типа иглокожих, Лефевр с соавт. полагают, что стилофоры не имеют прямого отношения к происхождению типа иглокожих и лишь отражают разнообразие путей эволюции этого типа (Lefebvre et al., 2019). Тем не менее, благодаря полученным этими авторами убедительным данным о наличии амбулакальной системы в пищевоборном отростке стилофор (Lefebvre et al., 2019), можно сделать некоторые дополнительные важные выводы о сходстве этих необычных иглокожих с другими вторичноротыми, и об отличии от других иглокожих. Во-первых, интерпретация пищевоборного отростка стилофор как аулакофора, несущего пищевоборный желобок с протягивающимся вдоль него амбулакральным каналом, позволяет выявить особенности его осевой симметрии. При такой интерпретации переднезадняя ось протягивалась ото рта, находившегося в проксимальной части аулакофора, к анусу на противоположном конце теки. Расположение рта и ануса на противоположных концах тела указывает на отсутствие торсии в онтогенезе этих иглокожих и гомологию переднезадней оси взрослого животного личиночной оси, что позволяет сравнивать симметрию стилофор непосредственно с симметрией личинок современных иглокожих. Вместе с тем, у *Phyllocystis* обращает на себя

внимание хорошо выражена в его общем облике гидродинамическая переднезадняя ось направления, противоположная анатомической оси и исходной личиночной оси. Сравнение с вероятными его предками показывает, что двусторонняя симметрия его облика вторична, и ее появление могло быть связано либо с переходом к активному движению задом наперед, либо с расположением заднего конца против течения. В последнем случае экскременты из ануса будут выноситься на теку и далее к котурнопорам и аулакофору, что не функционально с физиологической точки зрения, и потому такое положение маловероятно.

Во-вторых, наличие амбулакральной системы предполагает существование гидропоры. За гидропору принимают обычно правое адоральное отверстие в виде бороздки или отверстия на правой адоральной табличке, расположенное, соответственно, с правой стороны от места вхождения аулакофора в теку (Ubaghs, 1967; Lefebvre, 2002; Lefebvre et al., 2019, 2022). Таким образом, у стилофор гидропора находилась справа от переднезадней оси (рот-анус) (рис. 8), что противоположно левому расположению гидропоры у билатеральной личинки современных иглокожих. При этом правое положение гидропоры сочетается с меньшей длиной правой стороны тела относительно левой у корнутых стилофор с билатерально-асимметричным очертанием теки, и расположением здесь ряда котурнопор. Расположение гидропоры на правой стороне тела можно объяснить одной из двух выдвигаемых нами гипотез. Первая из них предполагает, что стилофоры были правосторонними животными, в отличие от современных левосторонних иглокожих. То есть, у них в амбулакральную систему развивались правые средний и передний целома, а не левые, как у остальных иглокожих. Против этой гипотезы свидетельствует почти полное отсутствие других правосторонних иглокожих. Тем не менее, существует исключение как раз среди стилофор: у ордовикского *Peltocystis cornuta* Thoral, 1935 известны как правые, так и левые формы (Ubaghs, 1967), причем формы с инверсией симметрии часто встречаются в нижнем ордовике Франции (Ubaghs, 1994; Lefebvre, Vizcaïno, 1999), но не встречаются в одновозрастных отложениях Марокко, что объясняют различиями палеоэкологических обстановок их обитания (Lefebvre, Botting, 2007). Кроме того, у морских ежей известны личинки с развивающимися структурами амбулакральной системы из правого гидроцеля вместо левого. Такие личин-

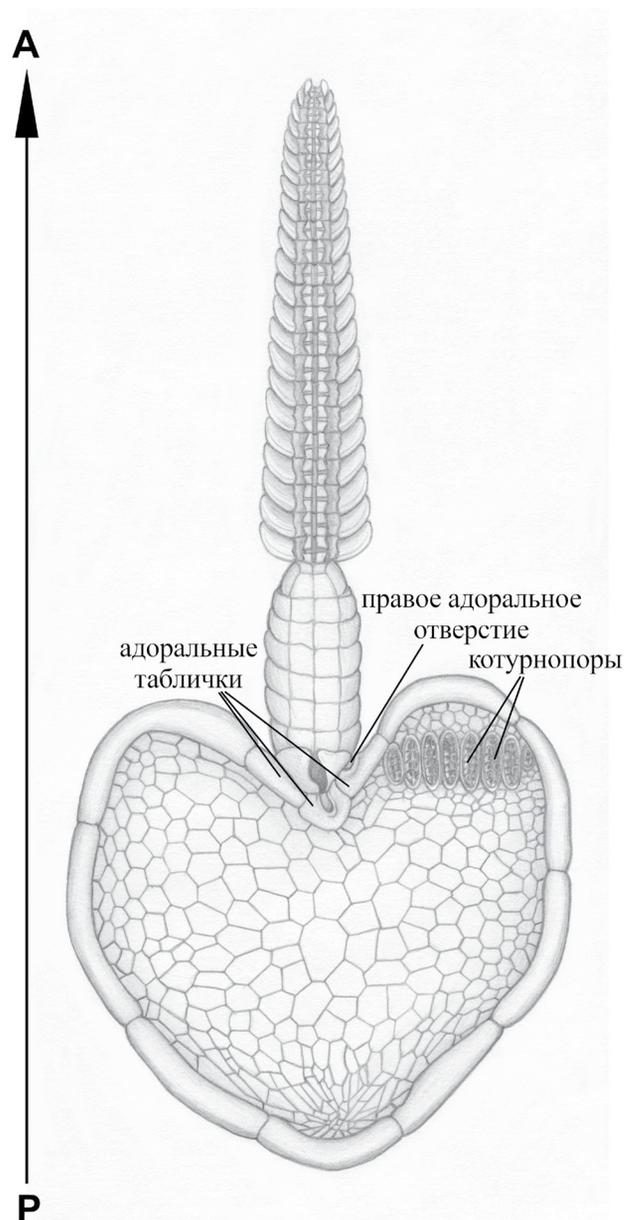


Рис. 8. Реконструкция стилофоры рода *Phyllocystis* с обозначением переднезадней оси и положения правого адорального отверстия (по: Рожнов, 2018, с изменениями).

ки выглядят как зеркально отраженные обычные левосторонние личинки (Ohshima, 1922). Такие правосторонние личинки изредка появляются при их искусственном разведении, но иногда и вылавливаются из естественных местообитаний. Личинки доживают до метаморфоза, но после метаморфоза юные морские ежи внешне ничем не отличаются от развившихся из левосторонних (Ohshima, 1922). Среди большинства иглокожих существование правосторонних форм взрослых особей является не более чем редким отклонением от нормы (Rozhnov, 2002), однако на ос-

новании этого возможность правосторонности стилофор нельзя исключать полностью.

Согласно другой возможной гипотезе, брюшная сторона стилофор соответствует спинной стороне билатеральных личинок иглокожих и других беспозвоночных животных, т.е., они были перевернутыми по сравнению с ними. В пользу второй гипотезы свидетельствует расположение котурнопор, вероятно, гомологичных жаберным щелям хордовых животных, в передней части правой стороны спинной поверхности корнутых стилофор. В этом проявляется их сходство с хордовыми животными, которые по своим анатомическим (Малахов, 1982, 1996) и молекулярно-генетическим особенностям (Agendt, Nübler-Jung, 1994, 1999) являются перевернутыми относительно остальных беспозвоночных животных.

Еще один важный вывод, вытекающий из наличия у стилофор амбулакральной системы, связан с расположением у них зоны роста. Постериорная локализация зоны роста с прогениторными клетками как основным ресурсом роста и развития организма прослеживается практически у всех представителей Bilateria (Isaeva, Rozhnov, 2022). У *Phyllocystis*, как и у других стилофор, мы наблюдаем обратную картину — зона роста у них является антериорной. С этой точки зрения аулакофор является ростовым аналогом хвоста позвоночных, с реверсивно расположенной зоной роста. Вместе с тем, отсутствие постериорной зоны роста у стилофор, как и у всех иглокожих, может быть вторичным, результатом ее утраты. Об этом свидетельствует развитие стебля у стебельчатых иглокожих, формирующегося на противоположной стороне от зоны роста амбулакральной системы после прикрепления личинки и начала торсионного процесса. Так, у современных морских лилий зона роста тоже находится сначала у переднего конца осевшей и прикрепившейся личинки, и дает начало формированию вокруг зачатка рта амбулакральной системы и ее росту при перемещении рта в результате торсии на противоположный бывший задний конец личинки. На бывшем же переднем конце прикрепившейся личинки начинает формироваться и расти стебель с зоной роста, появившейся здесь благодаря внедрению сюда заднего правого целома. Таким образом, стебель морских лилий возникает в результате морфогенетического соединения заднего целома и переднего конца (преоральной лопасти) после оседания личинки на грунт. Возможно, в правом заднем целоме в этом случае реактивируется предковая задняя зона роста.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, находки двух новых видов *Phyllocystis* в породах волховского горизонта в Ленинградской обл. раскрывают дапинский и переход к дарривильскому этапу развития этого знакового для стилофор рода, и показывают палеогеографические особенности распространения *Phyllocystis*, связанные с его появлением в Балтике и приуроченностью к холодноводным, достаточно глубоководным (с обычно низкой гидродинамической активностью) условиям обитания. Анализ морфологии этого рода и других стилофор показал, что гидропора у них находится справа от переднезадней оси, в отличие от всех остальных представителей иглокожих. Для объяснения такого положения гидропоры предложены две гипотезы. Одна гипотеза объясняет правое положение гидропоры стилофор развитием в онтогенезе правых переднего и среднего целомов вместо левых, то есть, зеркальным развитием целомов по отношению к остальным иглокожим. Другая гипотеза предполагает перевернутость стилофор по отношению к другим иглокожим и всем остальным беспозвоночным, т.е., у них поменялись местами по отношению к грунту брюшная и спинная стороны. В этом может быть их сходство с хордовыми животными. Какая из этих гипотез окажется правильной, покажут дальнейшие исследования, связанные с индивидуальной и возрастной изменчивостью стилофор.

Авторы выражают благодарность Д.А. Машиновскому (С.-Петербург) за препарирование голотипа *Ph. baltica* sp. nov., Дж. Савиллу (Jeremy Savill) (WesternGeco, Великобритания) за помощь в добыче этого образца, Н.К. Семёнову (Научно-технический центр Единой энергетической системы, С.-Петербург) за переданные для изучения и описания экземпляры *Ph. cellularis* sp. nov., а также Б. Лефевру (Bertrand Lefebvre) (Centre national de la recherche scientifique, Париж, Франция) за предоставленную литературу и А.В. Дронову (Геологический ин-т РАН, Москва) за ценные замечания.

Эта статья является вкладом в международный проект International Geoscience Program (IGCP) Project 735 — Rocks and the Rise of Ordovician Life.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. М.: Наука, 1964. 433 с.

- Дронов А.В.* Штормовая седиментация в нижнеордовикских карбонатно-терригенных отложениях окрестностей Санкт-Петербурга // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1998. Т. 73. Вып. 2. С. 43–51.
- Дронов А.В., Савицкий Ю.В., Цыганова Е.А.* Карбонатный ордовик окрестностей С.-Петербурга: стратиграфия дикарей // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. 1993. Вып. 3 (№ 21). С. 36–41.
- Малахов В.В.* Новый взгляд на происхождение хордовых // Природа. 1982. № 5. С. 12–19.
- Малахов В.В.* Происхождение хордовых животных // Соросовский образовательный журн. 1996. № 7. С. 2–9.
- Рожнов С.В.* Новые представители класса Stylophora (иглокожие) // Палеонтол. журн. 1990. № 4. С. 37–48.
- Рожнов С.В.* Архитектоника и проморфология Metazoa как основа реконструкции онтогенеза и филогенеза вымерших таксонов // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия. М.: ПИН РАН, 2018. С. 39–52.
- Рожнов С.В., Парсли Р.Л.* Новый род корнут (Nomalozoa: Echinodermata) из верхов среднего кембрия (ярус 3, фурунгий) северного Ирана: положение в системе и функциональная морфология // Палеонтол. журн. 2017. № 5. С. 46–55.
- Arendt D., Nübler-Jung K.* Inversion of dorsoventral axis? // Nature. 1994. V. 371 (6492). P. 26.
- Arendt D., Nübler-Jung K.* Comparison of early nerve cord development in insects and vertebrates // Development. 1999. V. 126. P. 2309–2325.
- Craske A.J., Jefferies R.P.S.* A new mitrate from the upper Ordovician of Norway, and a new approach to subdividing a plesion // Palaeontology. 1989. V. 32. Pt 1. P. 69–99.
- Dronov A.V., Koren T.N., Tolmacheva T.Ju. et al.* “Volkhovian” as a name for the third global stage of the Ordovician System // Correlacion Geologica. 2003. № 17. P. 59–63.
- Dronov A., Rozhnov S.* Climatic changes in the Baltoscandian basin during the Ordovician: sedimentological and palaeontological aspects // Acta Palaeontol. Sin. 2007. V. 46. P. 108–113.
- Isaeva V.V., Rozhnov S.V.* Transformation of the ancestral body plan and axial growth in echinoderms: ontogenetic and paleontological data // Paleontol. J. 2022. V. 56. № 8. P. 863–886.
- Jefferies R.P.S.* The subphylum Calcichordata (Jefferies 1967) primitive fossil chordates with echinoderm affinities // Bull. Brit. Museum (Natur. Hist.) (Geol.). 1968. V. 16. № 6. P. 243–339.
- Jefferies R.P.S.* The Ancestry of the Vertebrates. L.: British Museum (Natural History), 1986. 376 p.
- Jefferies R.P.S.* Two types of bilateral symmetry in the Metazoa: chordate and bilaterian // Biological Asymmetry and Handedness / Eds. Bock G.R., Marsch J. Chichester: Wiley, 1991. P. 94–127.
- Lefebvre B.* Functional morphology of stylophoran echinoderms // Palaeontology. 2002. V. 46. P. 511–555.
- Lefebvre B., Botting J.P.* First report of the mitrate Peltoecystis cornuta Thoral (Echinodermata, Stylophora) in the Lower Ordovician of central Anti-Atlas (Morocco) // Ann. Paléontol. 2007. V. 93. P. 183–198.
- Lefebvre B., Guensburg T.E., Martin E.L.O. et al.* Exceptionally preserved soft parts in fossils from the Lower Ordovician of Morocco clarify stylophoran affinities within basal deuterostomes // Geobios. 2019. V. 52. P. 27–36.
- Lefebvre B., Nohejlová M., Martin E.L.O. et al.* New Middle and Late Ordovician cornute stylophorans (Echinodermata) from Morocco and other peri-Gondwanan areas // The Great Ordovician Biodiversification Event: Insights from the Tafilalt Biota, Morocco / Eds. Hunter A.W., Álvaro J.J., Lefebvre B. et al. L., 2022. P. 345–522 (Geol. Soc., Spec. Publ. № 485).
- Lefebvre B., Rozhnov S.V., Fatka O.* Lower Palaeozoic “carpoid” echinoderms of Baltica: palaeoecological and palaeobiogeographic implications // Abstracts of the Sixth Baltic Stratigraphical Conference / Eds. Koren T., Evdokimova I., Tolmacheva T. St. Petersburg: A.P. Karpinsky All Russian Geol. Res. Inst., 2005. P. 68–69.
- Lefebvre B., Vizcaíno D.* New Ordovician cornutes (Echinodermata, Stylophora) from Montagne Noire and Brittany (France) and a revision of the order Cornuta Jaekel, 1901 // Geobios. 1999. V. 32. P. 421–458.
- Ohshima H.* Reversal of asymmetry in the pluteus of Echinus miliaris // Phil. Trans. R. Soc., Ser. B. 1922. V. 92. P. 168–177.
- Pisera A.* Echinoderms of the Mójca Limestone // Palaeontol. Pol. 1994. V. 53. P. 283–307.
- Rozhnov S.V.* Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // Paleontol. J. 2002. V. 36. Suppl. 6. P. 525–674.
- Rozhnov S.V., Mirantsev G.V., Terentiev S.S.* First report of the mitrate Lagynocystis (Echinodermata: Stylophora) in the Ordovician of the Baltic paleobasin // Zoosymposia. 2019. V. 15. № 1. P. 115–122.
- Ubahgs G.* Un échinoderme nouveau de la classe des carpoïdes dans l’Ordovicien inférieur du département de l’Hérault (France) // C. R. Acad. Sci. Paris. 1961. T. 253. P. 2565–2567.
- Ubahgs G.* Stylophora // Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. S, Echinodermata, 1 / Ed. Moore R.C. N.Y.: Univ. Kansas; Geol. Soc. America, 1967. P. S495–S564.
- Ubahgs G.* Echinoderms nouveaux (Stylophora, Echinoidea) de l’Ordovicien inférieur de la Montagne Noire (France) // Ann. Paléontol. 1994. V. 80. P. 107–141.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1–7. *Phyllocystis cellularis* sp. nov., экз. ПИН, № 4125/1025: 1а – общий вид с дорсальной стороны, 1б – общий вид с вентральной стороны; 2–7 – детали фото отдельных частей этого же экземпляра: 2 – стилокон, экз. ПИН, № 4125/1025d: 2а – вид с дорсальной стороны, 2б – вид слева, 2в – вид справа, 2г – вид с вентральной стороны; 3 – маргинальная табличка M_2' , экз. ПИН, № 4125/1025а: 3а – вид с дорсальной стороны, 3б – со стороны проксимальной фасетки, 3в – со стороны дистальной фасетки, 3г – с вентральной стороны; 4 – маргинальная табличка M_2'' , экз. ПИН, № 4125/1025b: 4а – вид с дорсальной стороны, 4б – со стороны проксимальной фасетки, 4в – со стороны дистальной фасетки, 4г – с вентральной стороны; 5 – маргинальная табличка M_3' , экз. ПИН, № 4125/1025е: 5а – вид с дорсальной стороны, 5б – со стороны проксимальной фасетки, 5в – со стороны дистальной фасетки, 5г – с вентральной стороны; 6 – фрагмент маргинальной таблички M_4' , экз. ПИН, № 4125/1025с: 6а – вид с дорсальной стороны, 6б – со стороны проксимальной фасетки, 6в – с вентральной стороны (дистальная фасетка не сохранилась); 7 – маргинальная табличка M_3'' , экз. ПИН, № 4125/1025f: 7а – вид с дорсальной стороны, 7б – со стороны проксимальной фасетки, 7в – со стороны дистальной фасетки, 7г – с вентральной стороны; Ленинградская обл., Путиловский карьер; средний ордовик, дарривильский ярус, верхняя часть волховского горизонта (фризы). Длина масштабной линейки 1 мм.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–7. *Phyllocystis cellularis* sp. nov., отдельные маргинальные таблички: 1 – M_2' , экз. ПИН, № 4125/997: 1а – вид с дорсальной стороны, 1б – со стороны проксимальной фасетки, 1в – со стороны дистальной фасетки, 1г – с вентральной стороны; 2 – M_2'' , экз. ПИН, № 4125/1023: 2а – вид с дорсальной стороны, 2б – со стороны проксимальной фасетки, 2в – со стороны дистальной фасетки, 2г – с вентральной стороны; 3 – M_2' , экз. ПИН, № 4125/1030: 3а – вид с дорсальной стороны, 3б – со стороны проксимальной фасетки, 3в – со стороны дистальной фасетки, 3г – с вентральной стороны; 4 – M_2'' , экз. ПИН, № 4125/1031: 4а – вид с дорсальной стороны, 4б – со стороны проксимальной фасетки, 4в – со стороны дистальной фасетки, 4г – с вентральной стороны; 5 – табличка неопределенного положения, экз. ПИН, № 4125/989: 5а – вид с дорсальной стороны, 5б, 5в – вид со стороны фасеток, 5г – вид с вентральной стороны (дорсальная и вентральная стороны здесь и далее определяются по наличию скульптуры на первой и/или большей уплощенности второй, однако из-за неопределенности положения таблички относительно остального скелета ориентировка фасеток не указывается); 6 – табличка неопределенного положения, экз. ПИН, № 4125/1032: 6а – вид с дорсальной стороны, 6б, 6в – вид со стороны фасеток, 6г – вид с вентральной стороны; 7 – табличка неопределенного положения, экз. ПИН, № 4125/993: 7а – вид с дорсальной стороны, 7б, 7в – вид со стороны фасеток, 7г – вид с вентральной стороны; Ленинградская обл., Путиловский карьер; средний ордовик, дарривильский ярус, верхняя часть волховского горизонта (фризы). Длина масштабной линейки 1 мм.

First Specimens of the Cornutan Stylophora *Phyllocystis* (Echinodermata) in the Ordovician (Volkhov Regional Stage, Dapingian and Darrivilian) of Baltica and Special Aspects of Stylophora Axial Symmetry

S. V. Rozhnov¹, G. A. Anekeeva¹

¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

Described two new species of cornutan stylophora of the genus *Phyllocystis* from the Volkhov Regional Stage (Middle Ordovician, Dapingian) of Baltica. This points to the biogeographic connection between Afro-European part of Gondwana and Baltica since the very beginning of the Middle Ordovician. Both species were confined to cold-water, shallow conditions with low water mobility. Analysis of the axial symmetry of the stylophora and the location of the hydropore indicates the absence of torsion in their ontogeny and the location of the ambulacral system to the right of their anteroposterior axis. To explain this structure, two alternative hypotheses have been proposed: 1) inversion inversion in the development of right and left coelomes; 2) inverted state of stylophora compared to other invertebrates, what makes them similar to the chordates in terms of the position of the dorsal and ventral sides.

Keywords: Echinodermata, Stylophora, Ordovician, Baltica, biogeography, torsion, symmetry, anteroposterior axis



