S.139!

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ЖУРНАЛ ОСНОВАН В ИЮЛЕ 1959 г.
ВЫХОДИТ 4 РАЗА В ГОД

№ 2

АПРЕЛЬ, МАЙ, ИЮНЬ

1994

Eesti
Teadusteo
Akadeemia
Raamatukogu

«НАУКА» • МОСКВА

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1994 № 2

УДК 563.9:551.773

© 1994 г. РОЖНОВ С. В., КУШЛИНА В. Б.

НОВАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ БОЛЬБОПОРИТОВ (ECHINODERMATA, ?EOCRINOIDEA)

На основании новых находок из нижнеордовикских отложений Ленинградской области предложена интерпретация больбопоритов как пальматозойных иглокожих, скелет которых представлял собой слившиеся воедино элементы теки и стебля, несшие брахиолу. Приводится описание одного вида.

Больбопориты — небольшие кальцитовые образования в форме конуса с гладким основанием и крупноячеистой боковой поверхностью. Они впервые были описаны из ордовика Балтийского бассейна К. Пандером [14] как кораллы. В дальнейшем их относили к мшанкам [7], кораллам [5, 9, 11, 14, 17] и Hydrozoa [3].

Уже в 50-х годах этого века не было сомнения в принадлежности больбопоритов к иглокожим, так как их кальцитовое тело имеет стереомное строение. Одни исследователи считали их остатками каких-то неизвестных иглокожих [4, 6, 13, 15, 16], другие относили больбопориты к различным классам иглокожих. О. Йекель [10] с большими сомнениями интерпретировал больбопориты как внутреннюю структуру теки Cheirocrinus из класса Cystoidea. В. В. Ламанский [2] в приводимых списках фауны предположительно отнес их к цистоидеям. Т. Кларк и Г. Гофман [8] трактовали их как специальные иглы цистоидей, вероятно Palaeocystites. Г. Линдстром [12] предположил, что больбопориты могли быть иглами неких неизвестных морских звезд. Эта теория была позднее детально разработана Р. С. Елтышевой [1]. И. Ваннером [18] было выдвинуто предположение о том, что больбопориты представляют собой иглы морских ежей. Несмотря на это, больбопориты не указаны ни в одном из томов «Treatise...», посвященных иглокожим.

К настоящему времени больбопориты известны в Швеции, Норвегии (аренига — карадок) и Северной Америке (лландейло), но наиболее многочисленны в нижнем и среднем ордовике Прибалтики, где встречаются, по нашим данным, с волховского по ухакский горизонт. Они представлены несколькими видами, выделенными еще Пандером, но реальное видовое разнообразие вряд ли выявлено, так как изменчивость признаков весьма велика. В данной работе мы ограничились описанием лишь одного вида из местонахождения на востоке Ленинградской области в устье р. Лынны, так как именно здесь найдены больбопориты с брахиолами. Вид происходит в основном из верхней части волховского горизонта и частично из низов кундаского горизонта, т. е. из верхов аренига.

Наиболее полное описание морфологии больбопоритов содержится в работе Р. С. Елтышевой [1]. Она отвергает предположение о том, что они представляют собой остатки игл морских ежей, и считает больбопориты шипами морских звезд. Действительно, сходство больбопоритов с шипами морских звезд, например современных Protoreaster, весьма велико. До настоящего момента это предположение казалось наиболее вероятным. Смущали в основном наличие продольного узкого канала и сдвоенных лунок на плоской поверхности конуса. Интерпретация этих структур либо отсутствует, либо недостаточно убедительна.

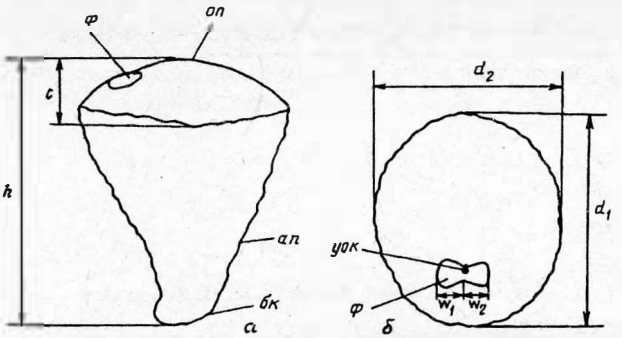


Рис. 1. Морфологические элементы больбопорита и их измерения: *а* — сбоку, *б* — сверху. Обозначения: *ап* — аборальная поверхность, *бк* — базальный конец, *оп* — оральная поверхность, *уок* — устье осевого канала, *ф* — фасетка, *с* — выпуклость оральной части, *h* — высота больбопорита, d_1, d_2 — диаметры оральной поверхности, w_1, w_2 — ширина левой и правой части фасетки

Новые находки, любезно переданные в наше распоряжение А. Ю. Иванцовым (коллекция ПИН, № 4125), меняют наши представления о больбопоритах. Сдвоенные лунки являются в действительности фасеткой для прикрепления двурядного членистого отростка, от которого на имеющихся экземплярах сохранились лишь самые проксимальные членики. Мы полагаем, что этот членистый отросток является двурядной брахиолой. Из этого предположения вытекает и вся остальная, как морфологическая, так и систематическая, интерпретация больбопоритов[1], которую мы рассмотрим после описательной части.

КЛАСС ? EOCRINOIDEA

Род Bolboporites Pander, 1830

Типовой вид — B. mitralis Pander, 1830; нижний ордовик Ленинградской области.

Диагноз. Коническое тело с заостренным, загнутым или округлым базальным концом, крупноячеистой боковой (аборальной) поверхностью и гладкой оральной («основание» конуса), выпуклой или плоской, на которой примерно посередине между краем и центром круга расположена фасетка из двух лунок для прикрепления брахиолы и отверстие осевого канала.

Видовой состав. Семь видов: Bolboporites uncinata Pander, 1830; B. triangularis Pander, 1830; B. semiglobosa Pander, 1830; B. mitralis Pander, 1830; B. stellifer Eichwald, 1860; B. norvegica Kjerulf, 1865; B. americanus Billings, 1859 из нижнего и среднего ордовика Прибалтики и Северной Америки.

Замечание. Приведенные выше виды признаны не всеми. В связи с новой интерпретацией морфологии и систематического положения больбопоритов требуется новая разработка системы рода, учитывающая широкую изменчивость признаков.

Bolboporites uncinata Pander, 1830

Табл. V, фиг. 1—9; табл. VI, фиг. 1 (см. вклейку)

Лектотип — экземпляр, изображенный в работе Пандера [14] на табл. 2, фиг. 3; окрестности Санкт-Петербурга; нижний ордовик. Место хранения неизвестно.

[1] При описании удобно использовать термин «больбопорит» для обозначения этого своеобразного конического образования, т. е. это термин морфологический, тогда как Bolboporites — название рода. Используемые названия морфологических элементов приведены на рис. 1.

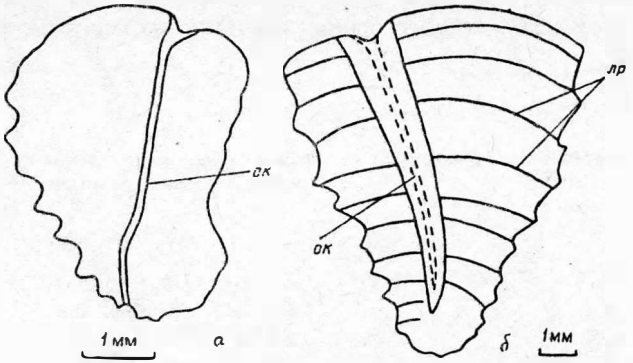


Рис. 2. Продольные сечения Bolboporites uncinata Pander, пришлифовки: *а* — экз. № 4125/520, *б* — экз. № 4125/521. Обозначения: *лр* — линии роста, *ок* — осевой канал

О п и с а н и е (рис. 2, *а, б*). Больбопориты средних размеров, конические, с отношением высоты больбопорита к диаметру его оральной поверхности 1,2—1,3, базальный конец загибается и образует завиток. Аборальная поверхность крупноячеистая, ячейки расположены по правой спирали. Диаметр ячей колеблется от 0,2—0,3 мм на базальном конце до 0,8—1,2 мм у перегиба к оральной поверхности. Иногда близ оральной поверхности ячейки сильно вытянуты и напоминают продольные желобки. Глубина ячеек обычно 0,2—0,4 мм, форма округлая или округло-шестиугольная. Оральная поверхность гладкая, круглая или овальная в очертании, плоская или выпуклая. Обычно резко отграничена по аборальной поверхности больбопорита, но иногда, особенно при сильной выпуклости, граница нечеткая. Между центром оральной поверхности и боковым краем, в плоскости симметрии, проходящей через загнутый базальный конец, расположены две соприкасающиеся, нечетко отделенные друг от друга лунки, округлые, вытянутые к центру больбопорита. Внешний край лунок находится на расстоянии 0,4—0,7 радиуса оральной поверхности от ее границы. Дно лунок плавно углубляется, с наибольшей глубиной близ места соединения лунок. Соединены они слабоуглубленной узкой перемычкой, смещенной к центру оральной поверхности. Важно отметить, что правая, если смотреть с периферии больбопорита, лунка обычно слегка меньше по размерам, чем левая. Так, например, при ширине правой 0,5 мм ширина левой — 0,6—0,7 мм. Обе лунки оконтурены слегка выступающим валиком-ободком.

В месте соединения лунок расположено отверстие осевого канала больбопорита каплевидной формы. Длина отверстия обычно 0,5—0,6 мм при ширине 0,2—0,3 мм. Осевой канал дугообразно изгибается и подходит к базальному концу, где выходит на поверхность на дне ячейки (рис. 2, *а*). Диаметр его меняется от 0,2—0,3 мм у базального конца больбопорита до 0,5—0,6 мм у выхода наружу от фасетки.

У двух экземпляров удалось обнаружить проксимальные части членистого отростка, интерпретируемые здесь как основание брахиол. На каждой из двух лунок сидят членики, соприкасающиеся, как и лунки, своими боковыми краями (табл. VI, фиг. 1). Каждый из них полукруглый в поперечном очертании, проксимальная часть членика немного большего диаметра, чем дистальная, боковая поверхность слегка вогнутая и гладкая. На дистальной поверхности каждого членика, ближе к месту соединения этих двух члеников, расположен небольшой округлый бугорок, окруженный желобком. Правый, если смотреть с периферии больбопорита, членик слегка ниже и меньше левого. Между ними со стороны центра расположен желобок U-образной формы. У второго экземпляра, худшей сохранности, сохранившиеся членики имеют небольшие шипики (четыре-пять) по наружному краю каждого из члеников, образующие

ободок по периметру с наружной стороны примерно на середине высоты членика (табл. VI, фиг. 2).

Размеры, мм:

Экз. №	Высота	Диаметр		Выпуклость	Ширина лунок левая	правая	Диаметр ячей проксимальный	дистальный
	h	d_1	d_2	c	w_1	w_2		
4125/514	10,2	8,5	7,9	2,7	1,5	1,4	1,1	0,3
4125/497	8,8	6,8	7,6	2,0	1,0	0,8	1,1	0,3
4125/498	7,4	6,1	6,2	2,3	0,9	0,7	1,0	0,2
4125/500	8,3	8,3	8,0	1,3	0,9	1,0	1,2	0,4
4125/504	5,0	3,8	4,2	1,2	0,6	0,5	0,8	0,2
4125/667	12,0	10,5	10,0	1,5	1,6	1,6	0,8	0,3
4125/668	10,0	7,4	8,1	2,2	1,2	1,2	1,2	0,3
4125/669	12,3	10,6	10,2	2,5	1,6	1,6	1,2	0,2
4125/670	10,5	8,0	8,8	2,2	1,1	1,0	0,9	0,2
4125/671	8,6	7,0	6,3	1,7	1,1	1,1	1,0	0,3
4125/672	6,4	4,7	4,4	1,2	0,6	0,6	0,7	0,2
4125/510	4,0	3,4	3,6	0,7	0,7	0,6	0,6	0,2
4125/512	2,5	2,3	1,6	0,6	0,3	0,25	0,4	0,3
4125/506	2,3	2,2	1,7	0,7	0,25	0,25	0,4	0,3
4125/507	3,3	2,6	2,1	0,6	0,4	0,4	0,5	0,4

Возрастные изменения. Наименьшие найденные экземпляры высотой 2—2,5 мм имеют гребневидную форму: двусторонне-симметричный, как бы сдавленный конус с загнутым, асимметрично расположенным базальным концом (табл. V, фиг. 1—4). Оральная поверхность очень выпуклая, овального очертания, сильно вытянута в поперечном направлении, имеет крутые края, центральная часть ее уплощена (выпуклость меньше). Фасетка состоит из двух плохо разделенных лунок, находящихся на самом краю резкого скоса вниз. Отверстие осевого канала вне лунок. Продольный срез в плоскости симметрии показывает, что канал, почти не изгибаясь, проходит до базального конца. Диаметр канала 0,1 мм. На некоторых юных экземплярах загнутый базальный конец соединяется с оральной стороной как бы тонкой «перепонкой», покрытой мелкоячеистой скульптурой.

При высоте около 4—5 мм больбопорит принимает форму, близкую к взрослой: конус становится более правильным, хотя загнутость его вершины и сохраняется. Поперечное очертание оральной поверхности становится круглым и более уплощенным, отверстие осевого канала приближается к фасеткам, которые уже располагаются где-то посередине между периферией и центром больбопорита.

Сравнение. От других описанных видов хорошо отличается изогнутостью больбопорита и загнутостью его базального конца.

Замечание. Ячеистая сторона, особенно вблизи базального конца, у некоторых больбопоритов покрыта тонкой кальцитовой «пленкой» коричневого или желтого цвета (табл. V, фиг. 10). Возможно, это поселение водорослей.

Распространение. Нижний ордовик, арениг, волховский горизонт Ленинградской области и Эстонии.

Материал. Более 100 экз. из одного местонахождения в устье р. Лынны, Ленинградская обл.

Парные углубления на гладкой стороне больбопорита трактовались Ваннером [18] как суставные ямки для прикрепления иглы (больбопориты он считал иглами морских ежей) к панцирю морского ежа. Елтышева [1], считавшая больбопориты шипами морских звезд, полагала эти ямки следами прикрепления мышц, благодаря которым шипы могли слегка двигаться.

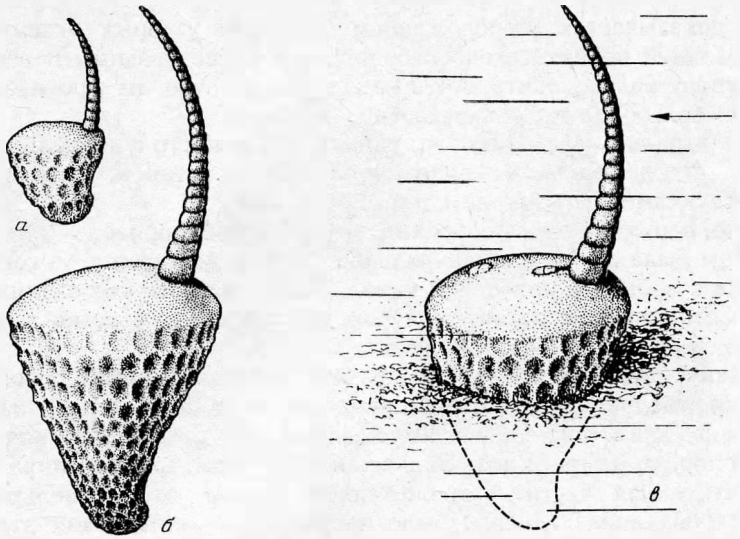


Рис. 3. Bolboporites uncinata Pander: *а, б* — реконструкция скелета, *а* — ювенильный экземпляр, *б* — взрослый экземпляр; *в* — реконструкция образа жизни, стрелкой показано направление течения

Новые находки несомненно свидетельствуют о том, что эти парные ямки являлись фасеткой для прикрепления членистого отростка. Отросток был двурядным и состоял из чередующихся табличек, прилегавших боковыми краями друг к другу: середина таблички одного ряда располагалась напротив шва между табличками другого ряда. Теоретически существует две возможности. 1. Членистый отросток является «стеблем», соединяющим якорь-больбопорит с текой пока еще неизвестного иглокожего. Но якоревидные образования у иглокожих на концах выростов имеют иное строение — широким у них является дистальный конец «якоря», будь это хоулдфаст эокриноидей, отростки теки корнут или прикрепительное образование стебля морских лилий. Это понятно и с точки зрения функциональной морфологии, и с точки зрения особенностей морфогенеза этих структур у иглокожих. Против такой интерпретации свидетельствует и наличие желобка между двумя рядами табличек выроста. 2. Членистый отросток является брахиолой (рис. 3, *а, б*). В пользу этого свидетельствует его двурядное строение и наличие U-образного желобка, обращенного к центру больбопорита и являющегося в этом случае пищесборным желобком. Дальнейшие находки при целенаправленных сборах могут решить этот вопрос окончательно. Сейчас же мы принимаем брахиольную природу отростка за основу реконструкции исследуемых остатков.

Если отросток — брахиола, то коническое тело больбопорита должно хотя бы частично явиться текой. На наш взгляд, это слившиеся элементы теки, стебля и хоулдфаст, выполнявшие функции заякоривания и поддержки («подставки») для мягкого тела. При этом осевой канал больбопорита гомологичен осевому каналу стебля эокриноидей и криноидей, само тело больбопорита — хоулдфасту (самая дистальная, заостренная часть), стеблю, и теке (гладкая поверхность).

Собственно, основная часть тела, заключавшая пищеварительную систему, целомические полости и другие системы организма, видимо, не была покрыта скелетом, а была плоской и даже выпуклой, покрыта кожистой пленкой (возможно, что и с рассеянными мелкими скелетными табличками) и опиралась на специальную гладкую поверхность больбопорита.

Рот находился непосредственно перед брахиолой со стороны центра, кишка делала завиток (по часовой стрелке), но не огибала брахиолу, которая морфологически не могла (?) соединиться с опорой, сросшейся со стеблем, внутри

завитка. Это доказывается расположением брахиолы у юных экземпляров на краю проксимальной поверхности больбопорита и более поздним перемещением ее ближе к центру больбопорита. Анус находился, видимо, на противоположном брахиоле краю больбопорита в плоскости симметрии.

Под ртом находилось начало осевого канала, уходившего к дистальному концу больбопорита и содержавшего, видимо, комплекс органов, сходный с так называемым пятикамерным органом морских лилий.

Пока неясно, первична ли «однобрахиольность» больбопоритесов или вторична, а в связи с этим была ли их амбулакральная система достаточно высоко развита и имела ли она замкнутый кольцевой канал. Также неясно, что означает резкая двусторонняя симметрия юных экземпляров, сочетающаяся с резко выраженным изгибом заостренной части больбопорита.

Образ жизни больбопоритеса в рамках предлагаемой реконструкции вырисовывается довольно однозначно. Коническая часть была погружена в мягкий грунт, как «морковка» (рис. 3, *в*). Уплощенная или слегка выпуклая гладкая сторона больбопорита немного возвышалась над грунтом, на нее опиралась часть тела, соответствующая части, расположенной в теке других пельматозой, и отходила вверх брахиола. Течение было направлено, видимо, как это типично и для других иглокожих, имеющих руки или брахиолы, с наружной стороны брахиолы к центру больбопорита, т. е. со стороны, противоположной пищесборному желобку.

Функциональное значение ячеистой скульптуры на конусе могло быть двояким. Если кожистая пленка плотно облегала скелет, то понятно, что выраженная в рельефе живого организма такая ячеистость служила для лучшего закрепления в грунте, так как противодействовала скольжению. Если же ячеи были заполнены мягкой тканью, то, скорее всего, они служили депо питательных веществ. Какой из этих точек зрения отдать предпочтение, неясно. Возможно, дистальные части служили для укрепления в грунте, а проксимальные — депо питательных веществ.

Н. Н. Яковлев [3] обнаружил в больбопоритах «знаки нарастания», т. е. больбопориты периодически меняли скорость роста (рис. 2, *б*). Таких зон нарастания могло быть 10—12. Если зоны соответствуют годовым циклам, то больбопориты жили 10—12 лет.

Авторы выражают искреннюю признательность А. Ю. Иванцову (ПИН) за предоставленный материал, а также глубокую благодарность Р. С. Елтышевой (Санкт-Петербург) и Г. Регнелю (Швеция) за ценные замечания и консультации.

Работа выполнена при поддержке Международного научного фонда.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Елтышева Р. С.* Больбопориты//Вопр. палеонтол. Л., 1955. Т. 2. С. 136—147.
2. *Ламанский В. В.* Древнейшие слои силурийских отложений России//Тр. Геол. ком-та СПб., 1905. Нов. сер. Вып. 20. 203 с.
3. *Яковлев Н. Н.* Bolboporites, его строение и принадлежность к Hydrozoa//Ежегодн. Русск. палеонтол. о-ва. Пг., 1921. Т. 3. С. 1—10.
4. *Bassler R. S.* The early Paleozoic Bryozoa of the Baltic Provinces//Bull. U. S. Nat. Museum Smiths. Inst. 1911. № 77. 382 p.
5. *Billings E.* The fossils of the Chazy limestone with descriptions of new species//Canad. Natur. and Geol. 1859. V. 4. P. 426—470.
6. *Brögger W. C.* Die silurischen Etagen 2 und 3 im Kristianiagebiet und auf Eker. Kristiania, 1882. 376 S.
7. *Brounn H. G.* Index palaeontologicus oder Übersicht der bis jetzt bekannten Fossilien Organismen. T. 1. A. Stuttgart, 1848. 1382 S.
8. *Clark T. H., Hofman H. J.* Bolboporites americanus in the Chazy of southern Quebec//Trans. Roy. Soc. Canada. 1961. Ser. 3. V. 55. P. 13—28.
9. *Eichwald E.* Lethaea rossica ou Paléontologie de la Russie. V. I. Sect. I. Stuttgart, 1860. 681 p.
10. *Jaekel O.* Stammesgeschichte der Pelmatozoen. B. I. Thecoidea und Cystoidea. B., 1899. 442 S.
11. *Kjerulf Th.* Veiviser ved geologiske Excursiuner i Christiania Omegn. Christiania, 1865. 43 p.
12. *Lindstrom G.* Index to the generic names applied to the corals of the Palaeozoic formations//Bihand Kon. Svenska Vet. Akad. Handl. Stockholm, 1883. V. 8. № 9. 14 p.
13. *Logan W. E.* Geology of Canada//Geol. Surv. Canada Montreal, 1863. 983 p.
14. *Pander C. H.* Beiträge zur Geognosie des russischen Reiches. St.-Petersburg, 1830. 165 S.

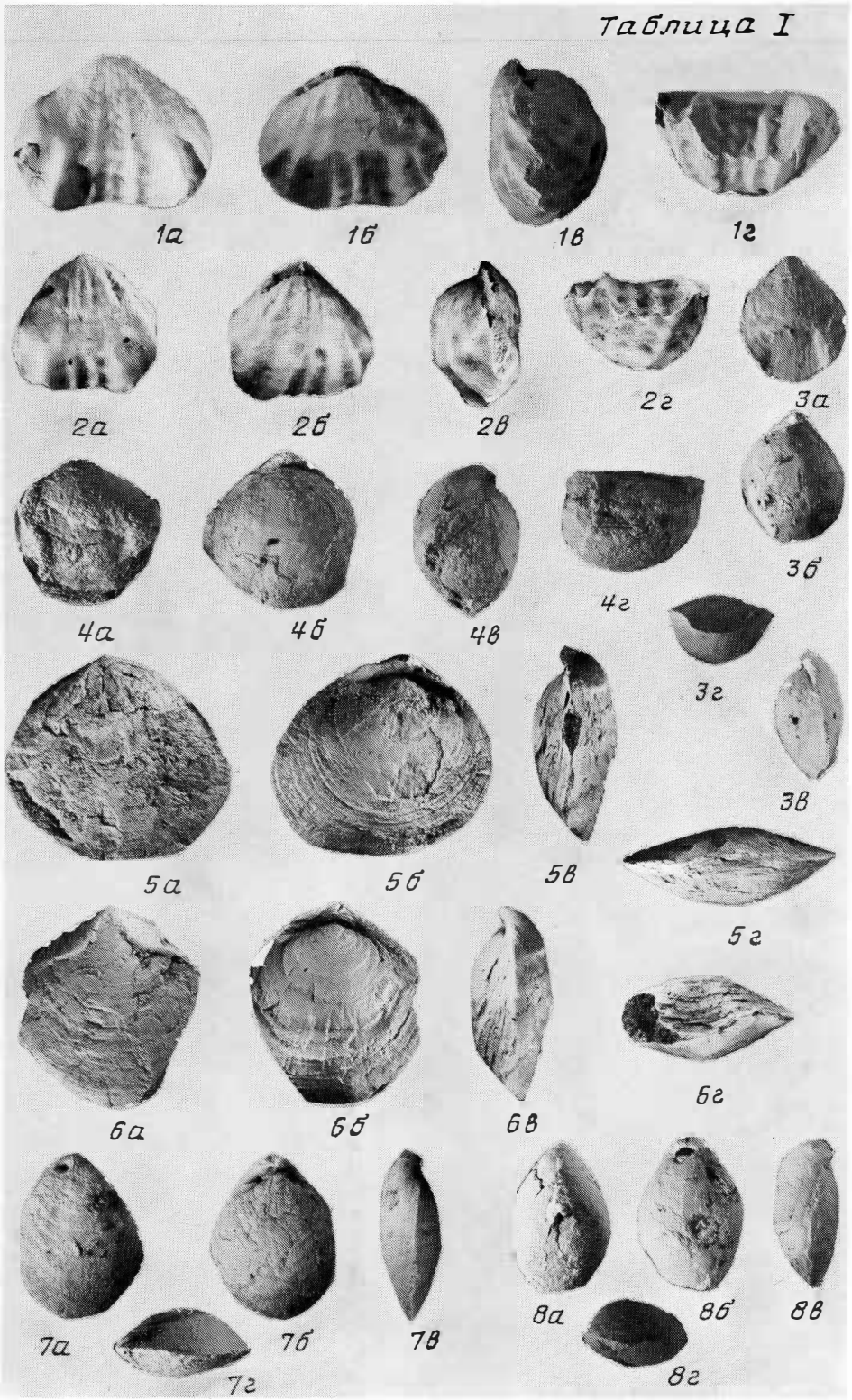
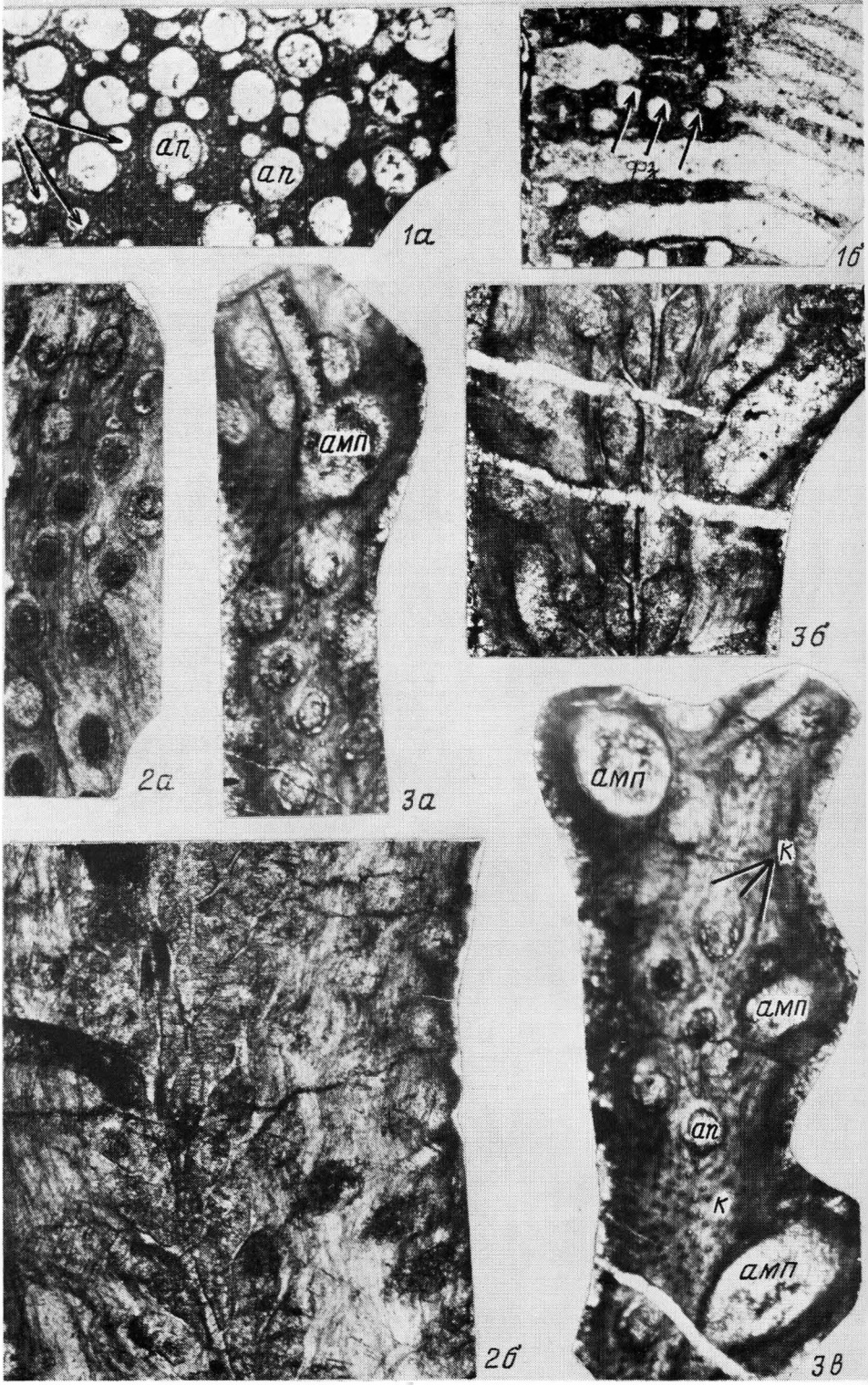


Таблица I
1а
1б
1в
1г
2а
2б
2в
2г
3а
3б
3в
3г
4а
4б
4в
4г
5а
5б
5в
5г
6а
6б
6в
6г
7а
7б
7в
7г
8а
8б
8в
8г

Таблица IV



15. *Quenstedt F. A.* Petrefactenkunde Deutschlands. I. Abt. B. 6. Die Rohren- und Sternkorallen. Leipzig, 1881. 1093 S.
16. *Regnell G.* What is Bolboporites?//Echinoderms: Proceedings of the International Conference, Tampa Bay. Rotterdam, 1982. P. 97.
17. *Schmidt F.* Untersuchungen über die silurische Formation von Esthland, Nord-Livland und Oesel//Arch. Naturkunde Liv-, Esth- und Kurlands. Dorpat, 1858. Ser. 1. B. 2. 2. 248 S.
18. *Wanner J.* Ueber einige palaeozoische Seeigelstacheln (Timorocidaris gen. nov. und Bolboporites Pander)//Konik. Akad. Wetensch. Amsterdam. Proc. Sect. Sci. 1920. V. 22. Pt 2. P. 696—712.

Палеонтологический институт
РАН

Поступила в редакцию
17.XII.1992

Rozhnov S. V., Kushlina V. B.

NEW INTERPRETATION OF BOLBOPORITES (ECHINODERMATA, ?EOCRINOIDEA)

New interpretation of Bolboporites as pelmatozoan echinoderms with the skeleton representing fused elements of the theca and stem carrying a brachiola is proposed, based on new findings of Bolboporites in Lower Ordovician beds of the Leningrad region. One species is described.

Key words: Echinodermata, taxonomy, Ordovician.

Объяснение к таблице V

Во всех случаях а — вид сверху, б — вид сбоку.

Фиг. 1—9. Bolboporites uncinata Pander: 1—4 — ювенильные экземпляры (×10): 1 — экз. № 4125/513, 2 — экз. № 4125/512, 3 — экз. № 4125/506, 4 — экз. № 4125/510; 5—8 — взрослые экземпляры (×4): 5 — экз. № 4125/497, 6 — экз. № 4125/509, 7 — экз. № 4125/517, 8 — экз. № 4125/514; 9 — экз. № 4125/522, фасетка для прикрепления брахиолы (×20).
Фиг. 10. Bolboporites sp., экз. № 4125/515 (×2).

Объяснение к таблице VI

Во всех случаях: а — общий вид сверху (×5), б — общий вид сбоку (×5), в — д — основания брахиол (×15): в — сверху, г — снаружи, д — со стороны осевого канала.

Фиг. 1. Bolboporites uncinata Pander, экз. № 4125/495.
Фиг. 2. Bolboporites sp., экз. № 4125/494.