

Статья принята в печать и будет опубликована в журнале:
«Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле»

**Склеробионты и некоторые представители эндобентоса
мягких субстратов нижнего франа востока Главного
девонского поля**

Цинкобурова Мария Георгиевна



DOI: <https://doi.org/10.21638/spbu07.2023.403>

Дата получения рукописи: 11.03.2023

Дата принятия рукописи в печать: 10.11.2023

Для цитирования: Цинкобурова, М. Г. (2023) Склеробионты и некоторые представители эндобентоса мягких субстратов нижнего франа востока Главного девонского поля. *Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле*, 68 (4). <https://doi.org/10.21638/spbu07.2023.403>

Это неотредактированный файл принятой к публикации рукописи. До публикации в окончательном виде она будет подвергнута редактированию и верстке. Обратите внимание, что во время производственного процесса могут быть выявлены ошибки, влияющие на содержание. К данной рукописи применяются все правовые оговорки, относящиеся к журналу.

УДК 562:551. 734.5

**Склеробионты и некоторые представители эндобентоса мягких субстратов
нижнего франа востока Главного девонского поля**

Цинкобурова Мария Георгиевна

Санкт-Петербургский Горный университет императрицы Екатерины II, Россия, Санкт-Петербург, Васильевский остров, 21 линия, д.2, 199106

Цинкобурова М.Г.: maschek@mail.ru

Аннотация

В статье рассмотрены склеробионты на раковинах франских двустворчатых моллюсков и брахиопод востока Главного девонского поля (ГДП), а также распространенные следы биоэрозии биогенного и абиогенного субстрата. В отличие от усредненных данных по франским склеробионтам брахиопод, демонстрирующим явное доминирование аулопорид, краниформных брахиопод, мшанок и микроконхид, среди франских склеробионтов двустворчатых моллюсков и брахиопод Главного девонского поля преобладают микроконхиды и среди эродирующих склеробионтов — ихнород *Arachnostega* Bertling. Далее по степени частоты встречаемости идут корнулитиды, затем аулопориды и эродирующие склеробионты ихнорода *Trypanites* Mägdefrau. Впервые в породах франа данного региона выявлен ихнород *Arachnostega* Bertling. Некоторые франские склеробионты востока ГДП были обитатели достаточно широкого спектра условий, например, микроконхиды *Palaeoconchus omphalodes* (Goldf.), раковинки палеоконхусов встречаются как на раковинах, зарывающихся бивальвий обитателей мягкого илистого дна, так и на раковинах разнообразных представителей эпифауны, обитавшей в условиях и фирмграунда и хардграунда. У корнулитид выявлены представители трех различных этологических групп — полностью цементирующиеся к субстрату; с приподнятой передней частью и свободноживущие, прикреплявшиеся только на ювильной стадии. Максимальное морфологическое и этологическое разнообразие корнулитид зафиксировано на двустворках Главного девонского поля из дубниковских слоев, соответствующих максимуму франской регрессии. Активному развитию корнулитид в дубниковское время, вероятно, благоприятствовало отсутствие

конкуренции с другими группами организмов сходной этологии. Выделенный в пределах одного стратиграфического уровня достаточно широкий спектр морфологических типов корнулитид косвенно подтверждает гипотезу О. Винна о корнулотидах как о группе биологических оппортунистов. Автором впервые доказано наличие во фране ГДП двух морфологически схожих ихнородов *Trypanites Mägdefrau* и *Palaeosabella Clarke*.

Ключевые слова: склеробионты, биоэрозия, организмы-инкрустаторы, микроконхиды, корнулотида, Главное девонское поле, верхний девон, фран

1. Введение

Наиболее широко распространенными группами бентосных организмов являются эпибентос (организмы, живущие на поверхности дна) и эндобентос (организмы, живущие в осадке). Склеробионты — собирательный термин, характеризующий любые организмы, обитающие как на любом твердом субстрате, так и внутри него. Склеробионты, как правило, захораниваются *in situ* и, тем самым, являются ценным палеонтологическим материалом при характеристике палеофаций. Любые организмы, поселяющиеся на других животных носят название зообионты (в палеоэкологической и экологической литературе также широко применяется термин эпибионты (Taylor and Wilson, 2002)). Способ питания — также важный фактор, влияющий на характер распределения морской биоты. Среди бентоса были широко развиты детритоеды, подразделяющиеся на отсортировывающие (выбирающие непосредственно детрит) и илоедов (заглатывающих детрит вместе с осадком). Так как о существовании многих форм детритоедов свидетельствуют только ихнофоссилии и по ихнофоссилиям часто не представляется возможным однозначно идентифицировать систематическую принадлежность организма-производителя следов, особенности его этологии, то в геологической литературе подобные следы давно получили обобщенное название следы илоедов.

Морские отложения Главного девонского поля (ГДП) содержат богатые и разнообразные комплексы морских беспозвоночных, рыб и бесчелюстных. Животные-склеробионты раннефранского моря Лавруссии (Восточно-Европейской платформы) были достаточно широко распространенными обитателями как абиогенных твердых субстратов (широко развитых в отложениях нижнего франа ГДП хардграундах), так и биогенных субстратов, где селились как при жизни хозяев, так и после смерти.

Палеобиотопы склеробионтов биогенных субстратов, в отличие от палеобиотопов склеробионтов хардграундов, имеют большее фациальное разнообразие, однако работы, посвященные рассмотрению девонских биогенных субстратов для склеробионтов, все еще носят единичный характер — посвящены отдельным регионам и отдельным группам организмов-хозяев (при этом доминируют работы по брахиоподам). Действительно, брахиоподы — одни из наиболее широко распространенных представителей эпибентоса девонских морей. Двустворки были еще одной достаточно широкой распространенной группой, при этом среди двустворок также достаточно широко были развиты фильтраторы, что делает их еще более притягательными для склеробионтов. Раковины современных бивальвий, относящихся к эпибентосу, являются важным субстратом для зообионтов (Taylor and Wilson, 2003), но развитие склеробионтов на палеозойских двустворках особо не изучалось.

Данная работа посвящена рассмотрению некоторых групп склеробионтов и эндобионтов нижнего франа ГДП, почти не освещенных в литературе.

2. Состояние изученности

Первые упоминания об организмах-инкрустаторах появляются на заре палеонтологии, в работах Т. Дэвидсона и Г.А. Гольдфуса. Это были изображения обширного комплекса различных обрастателей, инкрустирующих раковину девонской спирифериды: корнулитид, краниформных брахиопод, аулопорид, микроконхид (Davidson, 1853, табл. XV, фиг. 1) и серпулид на раковине устрицы (Goldfuss, 1826, табл. LXVII, фиг. 11). Столь же рано Э.Ф. Шлоттеймом (1820) был описан вид *Cornulites serpularius* и отмечено его сходство с червями. Тем не менее практически всем организмам-инкрустаторам (за исключением аулопорид и отчасти мшанок) на протяжении длительного времени не уделялось должного внимания, что привело к неправильному пониманию их систематического положения. Так, широко распространенные еще с раннего палеозоя многие представители трубчатых склеробионтов рассматривались как серпулиды — род *Serpula* Linne (время существования трактовалось с силура-поныне) и *Spizogbis* Daudin (время существования также принималось с силура-поныне) (Основы, 1962). Только в последнюю четверть XX века начались первые попытки ревизии некоторых групп. Например, каменноугольные спирально свёрнутые серпулиды Англии (*Spizogbis* Daudin) были интерпретированы как гастроподы-верметиды (Buurchette and Riding, 1977). Позднее, с учетом особенностей внутреннего строения раковин некоторых палеозойских червеобразных гастропод,

серпулиды и другие червеобразные формы были помещены в класс тентакулит (вместе с отрядами микроконхида и трипанопорида (Weedon, 1991)). В дальнейшем многие палеозойские представители рода *Spizobis* Daudin были переопределены и вошли в состав нового рода *Palaeoconchus* Vinn, относящегося микроконхидам (Vinn, 2006). В последнее десятилетие количество работ, посвященных склеробионтам, резко увеличилось. Кроме публикаций, описывающих отдельные группы склеробионтов определенных регионов и стратиграфических уровней, уже с конца девяностых годов XX века начали появляться обобщающие сводки с попытками проанализировать особенности эволюции склеробионтов (в том числе и палеозойских), экологические закономерности их распределения (Taylor and Wilson, 2003). Одна из наиболее детальных работ по девонским склеробионтам посвящена инкрустаторам брахиопод из франских отложений Франции (Mistiaen et al, 2012). В данной работе авторы сделали попытку обобщить сведения об особенностях развития различных систематических групп франских склеробионтов на брахиоподах. К сожалению, в своей сводке практически не были использованы сведения по России, которые и так крайне малочисленны (рис. 1), эти сведения дополнены автором данной работы. Вторым недостатком данной сводки явилось рассмотрение только скелетов склеробионтов без учета данных по следам биоэрозии. Для максимально близкой реконструкции особенностей палеобиотопов, как и особенностей этологии и экологии древних организмов, необходимо совместное рассмотрение всех форм инкрустаторов. Приведенная диаграмма наглядно демонстрирует, что среди франских склеробионтов на брахиоподах лидируют такие группы как аулопорида, краниформные брахиоподы, мшанки и микроконхиды.

Именно на примерах с Главного девонского поля Р.Ф. Геккер, признанный в мире основоположником палеоэкологии, еще в тридцатые годы XX века начал разрабатывать это новое важное научное направление палеонтологии. Изучая экологические особенности палеобиотопов позднедевонского бассейна, Р.Ф. Геккер выделил характерные группы организмов-инкрустаторов и биоэродирующих организмов. Однако с того времени ревизия этих групп никем не проводилась. Девонских животных-инкрустаторов ГДП впервые подробно описал Р.Ф. Геккер (1935; 1983), определив следующих инкрустаторов бигенных субстратов:

аулопорид на строматопороидеях, брахиоподах, отмечены были прижизненные поселения аулопорид и их предпочтения при выборе хозяев — раковины крупных брахиопод *Cyrtospirifer schelonicus* Nal.;

серпулид на раковинах и створках различных брахиопод и бивальвий — поселения (порой прижизненные) *Spirorbis omphalodes* Goldf, *S. ilmenica* Wen., *Serpula devonica* Pacht. Для последнего вида Р.Ф. Геккер отмечал временами явно прижизненные поселения на раковинах *Aviculopecten (Lyriopecten) ingriae* (Vern.) и *Pteria (Pskovia) rostrate* (Eichw.);

брахиопод инкрустаторов *Crania proavia* Goldf и *Schuchertella devonica* Orb.;

бивальвий-инкрустаторов *Limanomia* sp.;

следы биоэродирующих организмов на раковинах двустворок и брахиопод отнес к ихнороду *Palaeosabella* Clarke.

Более современные работы, посвященные девонским склеробионтам, обнаруженным на территории России, связаны с описанием склеробионтов фран-фаменских отложений Центрального девонского поля (ЦДП). Здесь были описаны микроконхиды и корнулитиды на брахиоподах верхнего франа-нижнего фамена. и проанализирована динамика изменения комплексов инкрустаторов после фран-фаменского вымирания, а также особенности развития инкрустаторов на разных систематических группах хозяев (Vinn et al, 2018).

История изучения следов склеробионтов оказывается существенно моложе, хотя впервые на ископаемые следы биоэрозии обратили внимание около ста лет назад. Несмотря на то, что в биологии термин биоэрозия (*bioerosion* — процесс разрушения и удаления организмами любого твердого субстрата как биогенного (скелетного, древесного), так и абиогенного (Neumann, 1966) появился относительно поздно, палеонтологические свидетельства биоэрозии в геологическом прошлом стали описывать еще в тридцатые годы XX века.

Активизация интереса к следам современной и палеобιοэрозии на фоне стремительного развития всей ихнологии, начавшаяся в последнюю треть XX века и продолжающаяся и по настоящее время, привела к появлению большого количества синонимичных форм и необходимости ревизии выделенных ихнотаксонов, систематизации данных о стратиграфическом и экологическом распределении различных групп ихнотаксонов. Например, Р. Бромли (2004) разделил фанерозойскую историю развития эродирующих склеробионтов на 3 основных этапа — раннепалеозойский (типичны ихнорода *Trypanites*, возможно, *Palaeosabella* и *Oichnus*, следы биоэрозии губок, цианобактерий и следы хищничества), средне- и позднепалеозойскую (доминируют сверления двустворок и усоногих рачков, следы прикрепления эндолитических форм водорослей) и мезозой-кайнозойскую

(представлена максимальным разнообразием ихнотаксонов, доминируют следы сверления двустворок, гастропод, хитонов, эндолитических губок). Тот же автор, а также М. Вильсон и Т. Палмер (1992) отмечали пик в развитие биоэродирующих организмов в девоне. В последнее время один из самых полных обзоров систематики биоэродирующих ихнофоссилий с ревизией ряда ихнотаксонов был сделан В. Вишняком, Д. Кнаустом и М. Бертлингом (2019).

3. Материалы

Материалами для данной работы послужили монографическая коллекция бивальвий Б.В. Наливкина, представляющая часть коллекции франских бивальвий европейской части России, описанных Б.В. Наливкиным в ходе работы над докторской диссертацией («Девонские двустворчатые моллюски Европейской части СССР», 1972). Также автор изучил материалы по другим беспозвоночным, а также коллекции органогенных известняков ГДП (фонды Санкт-Петербургского Горного музея). Музейные материалы дополнены личными наблюдениями автора и коллекциями франских беспозвоночных ГДП кафедры исторической и динамической геологии Санкт-Петербургского горного университета.

Обнаруженные автором эпибионты и следы биоэрозии были выявлены на поверхности раковин и створок ринхонеллиформных брахиопод, бивальвий, на холдфазах криноидей — биогенный субстрат, а также на абиогенном субстрате — на гальках и на поверхности хардграунда.

Стратиграфически образцы характеризуют интервал большей (карбонатной) части саргаевского горизонта (табл. 1) — соответственно псковские, чудовские и дубниковские слои и частично низы семилукского горизонта — обнаружены экземпляры только свинордских слоев.

Сборы были приурочены к обнажениям в береговых обрывах главнейших рек описываемого региона — Сяси, Волхова, Шелони, Великой и их притоков (рис. 2). К сожалению, многие обнажения данного региона, описанные в начале и середине XX века, оказались утраченными уже к последней четверти XX века, резкое уменьшение количества обнажений отмечал еще Р.Ф. Геккер (1983). Так, в настоящее время практически полностью отсутствуют обнажения на р. Шелони (в том числе знаменитое «Венюковское» обнажение около д. Сухлово, стратотип сухловских слоев, нижней части чудовских слоев), стремительно сокращается количество представительных обнажений на р. Сясь (рис. Заб). Относительно более благоприятная ситуация в плане естественных

обнажений рассматриваемых пород наблюдается в долине р. Великой (рис. 3вг). Например, и по сей день представляет большой палеоэкологический интерес описанное Р.Ф. Геккером (1983) обнажение пород староизборской свиты в районе Выбутских порогов (обнажение прослеживается на обоих берегах р. Великой и имеет протяженность около 1,5 км.).

4. Методы

Образцы были предварительно исследованы под лупой с 10х увеличением на предмет выявления экземпляров перспективных на эпибионты и следы биоэрозии. После этого уже отобранные образцы были изучены под стереоскопическим микроскопом SZX2-ZB16 и сфотографированы.

Для образцов органогенных известняков был проведен биостратонимический анализ ориктоценозов. Для выявленных на раковинах беспозвоночных и в ориктоценозах склеробионтов был сделан палеоэкологический анализ, а для склеробионтов и сверлильщиков — этологический.

5. Склеробионты и сверлильщики бивальвий нижнего франа востока Главного девонского поля

Анализ исследованных коллекций Горного музея показал, что (в отличие от диаграммы 1 (рис. 1), где хозяевами были только ринхонеллиформные брахиоподы) во франском морском бассейне Балтики наблюдается несколько иное соотношение лидирующих групп склеробионтов на бивальвиях и ринхонеллиформных брахиоподах (рис. 4).

Все вышеуказанные склеробионты присутствуют на двустворках. Наиболее широко распространены микроконхиды и среди эродирующих склеробионтов ихнород *Arachnostega* Bertling. Далее по степени частоты встречаемости идут корнулитиды, затем аулопорида и эродирующие склеробионты ихнорода *Trypanites* Mägdefrau. На протяжении длительного времени микроконхиды и корнулитиды рассматривались как черви трубкожилы (*Serpula devonica* Pacht и *Spirorbis omphalodes* Goldf. соответственно), в настоящее время их систематическое положение пересмотрено, на рассмотрении этих склеробионтов на франских бивальвиях ГДП автор остановится подробнее. В отличие от среднестатистических данных (рис. 1) среди франских склеробионтов ГДП не наблюдается широкое развитие мшанок и краниформных брахиопод.

Среди двустворчатых моллюсков франа ГДП Р.Ф. Геккер (1983) выделил следующие этологические группы: прикрепленные биссусом (наиболее многочисленная группа, представители неравномускульных двустворок), зарывающиеся и полужарывающиеся формы (*Nuculana* Link, *Parallelodon* Meek et Worthen, *Schizodus* Verneuil et Murchison, *Paracyclas* Hall, *Cardiola* Broderip), лежащие без прикрепления (*Kochia* Frech), неподвижно прирастающие (*Limanomia* Gray).

Корнулитиды — отряд, относящийся к классу тентакулитов, корнулитиды были широко представлены среди организмов-склеробионтов девона (рис. 1, 4). За время своего существования (кембрий?/ордовик – карбон) корнулитиды продемонстрировали достаточно широкий морфологический и этологический спектр (рис. 5). Несмотря на достаточно широкое развитие корнулитид в девоне, особенности развития корнулитид в это время еще недостаточно изучены (Musabelliu, Zaton, 2018).

В коллекциях бивальвий ГДП Горного музея (а также на раковинах других беспозвоночных) автором были обнаружены представители трех этологических групп корнулитид. Первая, наиболее широко распространенная (в разных регионах и на разных стратиграфических уровнях) группа корнулитид — полностью цементирующиеся к субстрату (рис. 5, 6 - а, в, г). Для ГДП данный морфотип корнулитид был также впервые выделен еще в середине XIX столетия как *Serpula devonica* Pacht (Геккер, 1935; Геккер, 1983). Для ЦДП этот вид был ревизирован как *Cornulites devonicus* (Pacht) (Vinn et al, 2018). Трубочки корнулитид встречаются на различных систематических и экологических группах беспозвоночных: зарывающихся и биссусных двустворках, прикрепляющихся с помощью ножки ринхонеллиформных брахиоподах. При этом наблюдается явное тяготение корнулитид к сессильной эпифауне и несоизмеримо более частое поселение трубочек корнулитид при жизни хозяев (о чем свидетельствует ориентация апертур трубочек в сторону переднего края брахиопод и бивальвий, рис. 6- а, в, г). Еще одним отличием этой группы корнулитид является тяготение исключительно к обстановкам глинисто-ракушечного дна. При этом также наблюдается отмеченная Р.Ф. Геккером стратиграфическая приуроченность находок корнулитид к дубниковским слоям (1983).

Данная группа корнулитид демонстрирует достаточно большую морфологическую изменчивость: можно выделить два подтипа трубочек — подтип 1 (слабо изогнутые с умеренно расширяющейся трубочкой и округленными стенками трубочки (рис. 6а)) и подтип 2 (прямые, слабо расширяющиеся трубочки с резко выраженными стенками (рис. 6 – в, г)). Это ставит вопрос о необходимости ревизии корнулитид ГДП и возможном выделении новых видов или инфравидовых таксонов.

Вторая морфологическая и этологическая группа корнулитид ГДП — трубочки с приподнятой апертурой (рис. 5, 6 – д, е). По предположению О. Винна (2019)— это группа, приспособившаяся к условиям роста с небольшой площадкой для прикрепления, приподнятая апертура позволяла поселенцам меньше зависеть от степени разрастания хозяина и других корнулитид. В коллекции беспозвоночных ГДП данная группа неоднократно встречена на створках двустворчатых моллюсков *Pteria rostrata* (Eichw.) — своеобразных бивальвий с сильно искривленными, неправильной формы раковинами, формирующими банки. Таким образом, данную этологическую группу можно рассматривать как группу корнулитид с адаптацией к условиям стесненного роста.

Третья группа корнулитид — вторично свободные корнулитиды (рис. 5, 6 – б, ж). О. Винн трактовал эту группу как адаптацию к условиям мягкого осадка (по нашему мнению, в такой ситуации у корнулитид меняется этология от эпифауны к полуинфауне) в условиях относительно высокого осаднения.

Для третьей группы также можно выделить две разновидности трубочек – подтип 1, напоминающий подтип 1 первой этологической группы (рис. 6б) и подтип 2, характеризующийся узкими длинными прямыми трубочками и выраженной спирально-свернутой корневой частью, соответствующей ювенильной стадии развития (рис. 6ж).

Обнаружение представителей данной этологической группы в сборах из франских отложений ГДП позволяет предположить значительно более широкий стратиграфический диапазон распространения этой группы — ограниченный не только ранним девоном, как предполагал О. Винн (2019), а захватывающей и нижний фран (рис. 6).

Любопытно — совместное нахождение в коллекциях ГДП в одних образцах корнулитид первой и второй группы (рис. 6 – в-е) или наличие форм, являющихся переходными между первой и третьей группой (рис. 6з), прикрепившихся к створке двустворки *Avicula proto* только корневыми частями, оставив остальную поверхность трубочки свободной.

О. Винн (2019) высказал предположение, что корнулитиды являлись инкрустаторами-оппортунистами. Обнаруженное в коллекциях франских беспозвоночных ГДП Горного музея морфологическое и этологическое разнообразие корнулитид с учетом приуроченности всех находок к одному стратиграфическому уровню (дубниковские слои), на наш взгляд, подтверждает эту гипотезу. Дубниковское время соответствовало максимальной регрессии франского моря (Zhuravlev et al, 2006). Эти данные, отчасти коррелируются с особенностями развития корнулитид в конце

франа – начале фамена в области, соответствующей ЦДП, в начале фамена (задонское время, стандартная конодонтовая зона *crepida*) наблюдалась максимальная численность корнулитид и увеличение их морфологического разнообразия по сравнению с франом (Musabelliu, Zaton, 2018). С учетом того, что в ситуации франа ГДП расцвет корнулитид пришелся на регрессивную стадию развития раннефранского моря, а в позднем фамене ЦДП задонское время соответствовало новой трансгрессии, можно предположить, что на динамику развития корнулитид оказывали влияние не столько условия, сколько уменьшение конкуренции.

Микроконхиды — еще один отряд тентакулитов. Как и корнулитиды, микроконхиды впервые были установлены для ГДП как черви трубочки — *Spirorbis omphalodes*. Р.Ф. Геккер отмечал, что данный вид является широко распространенной формой в франских отложениях ГДП (как нижнего франа — псковских и чудовских слоев, так и среднего — свинордских, ильменских и бургских слоев), отмечая максимум развития вида в псковское и свинордское время (Геккер, 1983), соответствующее этапам трансгрессий раннефранского и среднефранского морей. С этологической точки зрения Р.Ф. Геккер подчеркивал явную приуроченность поселений спирорбисов любому твердому субстрату (как биогенному, так и абиогенному), отмечая их частое поселение на раковинах живых организмов (Геккер, 1935; Геккер, 1983).

Позднее, изучая особенности внутреннего строения раковин, П.Д. Тейлор и О. Винн (2006) отнесли палеозойские организмы со спирально-плоскостными карбонатными «спирорбисоподобными» трубочками к микроконхидам. В позднем девоне существовало четыре рода микроконхид (Zaton and Vinn, 2011; Zaton and Krawczynski, 2011): *Palaeoconchus* Vinn (появляется в позднем ордовике Балтики и Авалонии, широко распространен в девоне), *Microconchus* Phillips (существовал с силура по юру), *Polonoconchus* Zaton and Krawczynski (девон), *Anticalyptrea* Quenstedt (силур-девон Европы и Северной Америки). Экземпляры, обнаруженные в фране ГДП, судя по спирально-плоскостным непористым раковинам с плотной намоткой по часовой стрелке (диаметром около 3 мм., без грубых ребер) относятся к роду *Palaeoconchus* Vinn. На створках бивальвий франа ГДП наблюдаются единичные раковины микроконхид, в отличие от раковин брахиопод, где часто встречаются массовые поселения микроконхид (рис. 7).

Характерен широкий экологический разброс раковин хозяев — раковинки палеоконхусов (часто сохраняющиеся в сильно эродированном состоянии) встречаются как на раковинах, зарывающихся бивальвий (широко распространенный в фране ГДП

род *Schizodus* King), так и на раковинах разнообразных представителей эпифауны. С учетом частых находок раковин микроконхид, инкрустирующих также и абиогенный субстрат можно достаточно уверенно утверждать, что палеоконхусы использовали любые твердые поверхности для поселения, не отдавая особых предпочтений конкретным систематическим группам. По отношению к раковинам хозяев таких поселенцев можно рассматривать как эпибионтов. Обнаруженные Р.Ф. Геккером свидетельства поселений *Palaeoconchus omphalodes* при жизни хозяев свидетельствует о том, что, в ситуации размещения еще на живом хозяине, палеоконхусы успешно адаптировались и начинали вести себя уже как комменсалы.

Изменчивость особенностей этологии описываемых склеробионтов, по нашему мнению, требует более тщательного изучения и, возможно, ревизии данной группы микроконхид ГДП. Обращает на себя внимание также достаточно широкий фациальный разброс отложений, в которых встречены остатки палеоконхусов. Находки палеоконхусов на раковинах ранее упомянутых двустворчатых моллюсков *Schizodus* King, а также таких ринхонеллиформных брахиоподах как *Ladogia meyerendorfi*, *Schizophoria striatula* (рис. 7 а, б) демонстрирует возможность палеоконхусов селиться в обстановке разных типов морского дна: от мягкого дна и относительно низкодинамичных условий до ракушечных мостовых и классических хардграундов с высокой динамикой придонных вод (рис. 7в, 8а). Хардграундам и их обитателям, также как развитию фаций хардграундов, за последние полвека посвящен обширный пласт литературы. Условия нестабильного мелководного морского бассейна Балтики благоприятствовали периодическому формированию обстановок твердого дна и связанных с этими обстановками специфических биотопов. В ситуации твердого дна микроконхиды хаотично инкрустируют как биогенный (селясь после смерти хозяев — инкрустация холдфастов криноидей), так и абиогенный субстрат.

Интересный пример возможно прижизненного обрастания, отличного от зафиксированных Р.Ф. Геккером, был обнаружен автором на образце из чудовских слоев р. Кереть — на брюшной (нижней) створке тонкоструйчатой ортиды *Schizophoria striatula* в передней половине раковины и в средней части наблюдается максимальное скопление микроконхид. Данный вид брахиопод относился к наиболее распространенной экологической группе ринхонеллиформных брахиопод, прикреплявшихся с помощью ножки (Геккер, 1983) и обитавших в условиях глинисто-ракушечного дна. При таком характере прикрепления передняя часть брюшной створки оказывается приподнятой над поверхностью осадка. Вероятно, обрастатели с выгодой

для себя использовали эту особенность брахиоподы и поселились на ней при жизни, но достаточно массово, о чем свидетельствует хаотичное распространение и примерно одинаковые размеры раковин микроконхид (рис. 7 а,б).

Следы эродирующих склеробионтов *Trypanites Mägdefrau* и *Palaeosabella Clarke*. Ихнород *Trypanites Mägdefrau* (кембрий – ныне) характеризуется прямыми неразветвленными отверстиями субцилиндрической формы диаметром около 1 мм, глубиной первые миллиметры, морфологически эти следы крайне похожи на другой ихнород *Palaeosabella Clarke* (ордовик – мел). Последний отличается раздутым дистальным концом булавовидной формы. Оба ихнорода рассматриваются как домихнии, авторами следов первого ихнорода, возможно, были черви сипунклиды, у второго ихнорода — полихеты (Wisshak et al, 2019). Долгое время эти ихнорода рассматривались как синонимы, при этом часто ихнород *Trypanites Mägdefrau* принимался как младший синоним ихнорода *Palaeosabella Clarke*. В результате этого в настоящее время существует неясность с истинным стратиграфическим, географическим и фаціальным распространением обоих ихнородов. Так Р.Ф.Геккер, подробно рассматривая проблемы синонимии данных ихнородов, в своей работе останавливается все же на идентификации различных сверлений указанной формы на ГДП на биогенном и абиогенном субстрате как *Palaeosabella Clarke*, рассматривая *Trypanites* как синоним (1983).

Автор, изучив коллекции Горного музея и дополнив личными полевыми наблюдениями, установил наличие обоих ихнородов во фране ГДП (рис. 8 а-д). Интересные тафономические примеры сохранения следов биоэрозии (следы заполнения просверленного отверстия (ядра) *Palaeosabella Clarke* (рис. 8бв)) были обнаружены автором на ядре бивальвии *Schizodus devonicus* Vern. Почти аналогичные формы были описаны Р.Ф. Геккером также на створке *S. devonicus* Vern. и спирифериды (1983, табл. LIV, фиг. 5,6). Схожие следы были зафиксированы на среднедевонских спириферидеях Северной Америки и описаны как *Clionoides clarkei* (с пометкой, что это синоним *Palaeosabella* (Furlong and McRoberts, 2014, fig 3—1, 4, 7, 9)). В отличие от описанных в литературе экземпляров, обнаруженные автором створки бивальвий не характеризовались полным растворением створки и тем самым следы *Palaeosabella Clarke* не выглядят как положительные формы в микрорельефе створки хозяина.

Следы *Trypanites* на биогенном субстрате широко развиты на хардграундах, одинаково исверленной оказывается, как сама поверхность твердого дна, так и остатки

его обитателей— холдфасты криноидей, брюшные створки цементирующихся продуктид *Irboskites fixates* (рис. 8a), створки бивальвий *Limanomia* Gray. На наш взгляд, это подчеркивает особенность данного ихнорода как типичной домихнии. Обнаруженные следы *Trypanites* все сильно эродированы, наблюдаются только дистальные части (длиной 3-4 мм, хотя длина следа *Trypanites* может превышать 15 см (Wilson, Palmer, 1992).

Анализируя фациальные особенности распространения следов *Trypanites* и *Palaeosabella* в образцах ГДП, можно отметить, что авторы следов *Trypanites*, как было отмечено выше, были обитателями высокодинамичных условий хардграундов. Авторы следов *Palaeosabella*, вероятно, были обитателями более низкодинамичных условий заиливающихся грунтов, находки данного ихнорода связаны с хозяевами, обладавшими тонкостенными раковинами и являвшимися обитателями заиливающегося морского дна, часто образцы с находками данного рода приурочены к характерным прослоям микритовых известняков.

Ихнород *Arachnostega* Bertling характеризуется ветвящимися неправильной формы следами, был впервые установлен во внутренних ядрах позднеюрских двустворок (Bertling, 1992). При этом рассматривая возможных продуцентов следов, М. Бертлинг проводил аналогию со следами современных полихет в заполненных илом раковинах двустворок *Mya* (*Arenornya*). Первые свидетельства появления данного ихнорода зафиксированы на различных стратиграфических уровнях среднего кембрия Чехии, следы сверлильщика обнаружены на панцирях трилобитов и раковинах хиолитов (Fatkaetal, 2011). Те же авторы отмечали, что пик развития организмов, производящих следы подобной морфологии, пришелся, в первую очередь, на ордовик, далее на девон, юру, неоген и квартал. Следы *Arachnostega* предположительно рассматриваются как домихния, формирующиеся в полуконсолидированном (фирмграунд) и неконсолидированном осадке, хотя точные особенности этологии и экологии автора следов не установлены (Vinnetal, 2014).

В фране ГДП следы *Arachnostega* Bertling более всего тяготеют к внутренним ядрам раннее упомянутого двустворчатого моллюска *Schizodus devonicus* Vern. (рис. 8e). Этот моллюск относился к группе зарывающихся двустворок, что, с учетом морфологии следов, является косвенным доказательством того, что предположительными авторами следов могли быть черви полихеты, относившиеся к инфауне франского моря Балтики.

6. Заключение. Проведенный анализ показал широкое развитие склеробионтов на биогенных и абиогенных субстратах в породах нижнего франа ГДП и позволил сделать следующие выводы.

1. Двустворчатые моллюски и ринхонеллиформные брахиоподы были характерными биогенными субстратами для склеробионтов франа ГДП.

2. Здесь, как и в породах франа других регионов, наблюдается доминирование склеробионтов-лофофорат (корнулитид, микроконхид).

3. Широко развитые во фране ГДП группы инкрустаторов, рассматриваемые как серпулиды (*Spirorbis omphalodes* Goldf, *Serpula devonica* Pacht) были переопределены как *Palaeoconchus omphalodes* и *Cornulites* sp. (3 этологические группы) соответственно.

4. На нижнефранских двустворках ГДП зафиксировано большое морфологическое и этологическое разнообразие корнулитид в дубниковских слоях, соответствующих максимуму франской регрессии. Активному развитию корнулитид в дубниковское время, вероятно, благоприятствовало отсутствие конкуренции с другими группами организмов сходной этологии. Выделенный в пределах одного стратиграфического уровня достаточно широкий спектр морфологических типов корнулитид ГДП косвенно подтверждает гипотезу О. Винна о корнулитиде как о группе биологических оппортунистов.

5. Доказано наличие в фране ГДП морфологически близких ихнородов *Trypanites* Mägdefrau и *Palaeosabella* Clarke.

Литература

Атлас карт различного назначения Северо-западного федерального округа. (2006) Санкт-Петербург: ФГБУ «ВСЕГЕИ»

Геккер, Р.Ф. (1935). Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного поля (очерки по этологии и экологии населения палеозойских морей Русской платформы). *Труды Палеозоологического института*, 4, 159-281.

Геккер, Р.Ф. (1983). *Тафономические и экологические особенности фауны и флоры Главного девонского поля*. Москва: Наука.

Геккер, Р. Ф., Ушаков Б.В. (1962). *Vermes. Черви*. В: Б.С. Соколов, под ред., *Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви*. Т. 2. Москва: АН СССР, 435–460.

Государственная геологическая карта Российской Федерации, масштаб 1:1000000 (третье поколение) (2012). Серия Центрально-Европейская Лист О-35 – Псков, (N-35), О-36 – Санкт-Петербург Объяснительная записка СПб: ВСЕГЕИ.

Захаров, В.А. (1984). *Тафономия и палеоэкология морских беспозвоночных*. Новосибирск: НГУ.

Bertling, M. (1992). Arachnostega n. ichnog. — burrowing traces in internal moulds of boring bivalves (late Jurassic, Northern Germany). *Paläontologische Zeitschrift*, 66, 177-185.

Bromley, R.G. (2004). A stratigraphy of marine bioerosion. *Geological Society, London, Special Publications*, 228, 455-479.

Burchette, T.P., Riding, R. (1977). Attached vermiform gastropods in Carboniferous marginal marine stromatolites and biostromes. *Lethaia*, 10, 17-28.

Davidson, T. (1853). On some fossil Brachiopoda of the Devonian Age, from China. *Quart J Geol Soc. London*, 9, 353–359.

Fatka, O., Mikuláš, R., Szbad, M., Václav, M., Valent, M. (2011). Arachnostega Bertling, 1992 in the Drumian (Cambrian) sediments of the Teplá-Barrandian region (Czech Republic). *Acta Geologica Polonica*, 61 (4), 367–38.

Furlong, C.M., McRoberts, C.A. (2014). Commensal borings from the Middle Devonian of Central New York: ecologic and taxonomic review of Clionoides, Clionolithes, and Canaliparva n. ichnogen. *Journal of paleontology*, 88 (1), 130–144.

Goldfuss A. (1826). *Petrefacta Germaniæ tam ea, quae in Museo Universitatis Regiae Borussicae Fridericiae Wilhelmae Rhenanae servantur quam alia quaecunque in Museis Hoeninghusiano Muensteriano aliisque extant*. Düsseldorf: Arnz & Comp.

Musabelliu S., Zaton M. (2018). Patterns of cornulitid encrustation on the Late Devonian brachiopod shells from Russia. *Proceedings of the Geologists' Association*, XXX, 1-8.

Mistiaen B., Brice D., Zapalski M., Loones C. (2012). Brachiopods and their aulopodid epibionts in the Devonian of Boulonnais (France): Comparison with other associations globally. In: J.A. Talent, ed., *Earth and Life: Global Biodiversity, Extinction Intervals and Biogeographic Perturbations Through Time*, Dordrecht Heidelberg London New York: Springer, 159-188.

Neumann A.C. (1966). Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge, Cliona lampa. *Limnology and Oceanography*, 11, 92–108.

Schlotheim E.F. (1820). *Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerter und fossiler Überreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt erläutert*. Gotha: Becker.

Taylor P.D., Wilson M.A. (2002). A New Terminology for Marine Organisms Inhabiting Hard Substrates. *PALAIOS*, 17(5), 522–525.

Taylor P.D., Wilson M.A. (2003). Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth-Science Reviews*, 62, 1–103.

Taylor P.D., Vinn O. (2006). Convergent morphology in small spiral worm tubes ('Spirorbis') and its palaeoenvironmental implications. *Journal of the Geological Society*, 163, 225–228.

Vinn O. (2006). Two new microconchid (Tentaculita Boucek, 1964) genera from the Early Palaeozoic of Baltoscandia and England. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Monatshefte*, 2, 89–100.

Vinn O. (2019). Adaptive strategies in the evolution of encrusting tentaculitoid tubeworms. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 292, 211–221.

Vinn O., Wilson M.A., Zatoń M., Toom U. (2014). The trace fossil *Arachnostega* in the Ordovician of Estonia (Baltica). *Palaeontologia Electronica*, 17.3.40A, 1–9.

Vinn O., Musabelliu S., Zaton M. (2018). Cornulitids from the Upper Devonian of the Central Devonian Field, Russia. *Proc. Geol. Assoc.*, 680, 1–9.

Weedon M. (1991). Microstructure and affinity of the enigmatic Devonian tubular fossil *Trypanopora*. *Lethaia*, 24, 227–234.

Wilson M.A., Palmer T. (1992). *Hardgrounds and hardgrounds faunas*. Wales: University of Wales.

Wisshak W., Knaust D., Bertling M. (2019). Bioerosion ichnotaxa: review and annotated list. *Facies*, 65 (24), 1–35.

Zaton M., Vinn O. (2011). Microconchids [Fossils explained 62]. *Geology Today*, 27(6), 236–239.

Zaton M., Krawczynski W. (2011). New Devonian microconchids (tentaculita) from the Holy Cross mountains. *Poland Journal of Paleontology*, 85 (4), 757–769.

Zhuravlev A.V., Sokiran E.V., Evdokimova I.O., Dorofeeva L.A., Rusetskaya G.A., Małkowski K. (2006). Faunal and facies changes at the Early–Middle Frasnian boundary in the north–western East European Platform. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51 (4), 747–758.

Ziegler W., Sandberg C.A. (1990). The late Devonian Standard Conodont Zonation. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 121, 1–115.

Графика

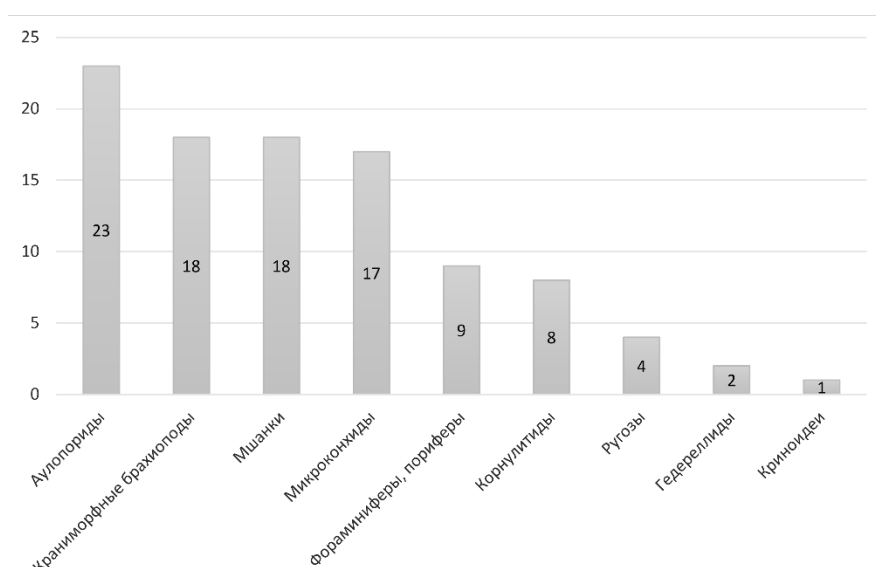


Рис. 1. Основные систематические группы франских склеробионтов по В. Mistiaen et al, 2012 (с изменениями и дополнениями автора).

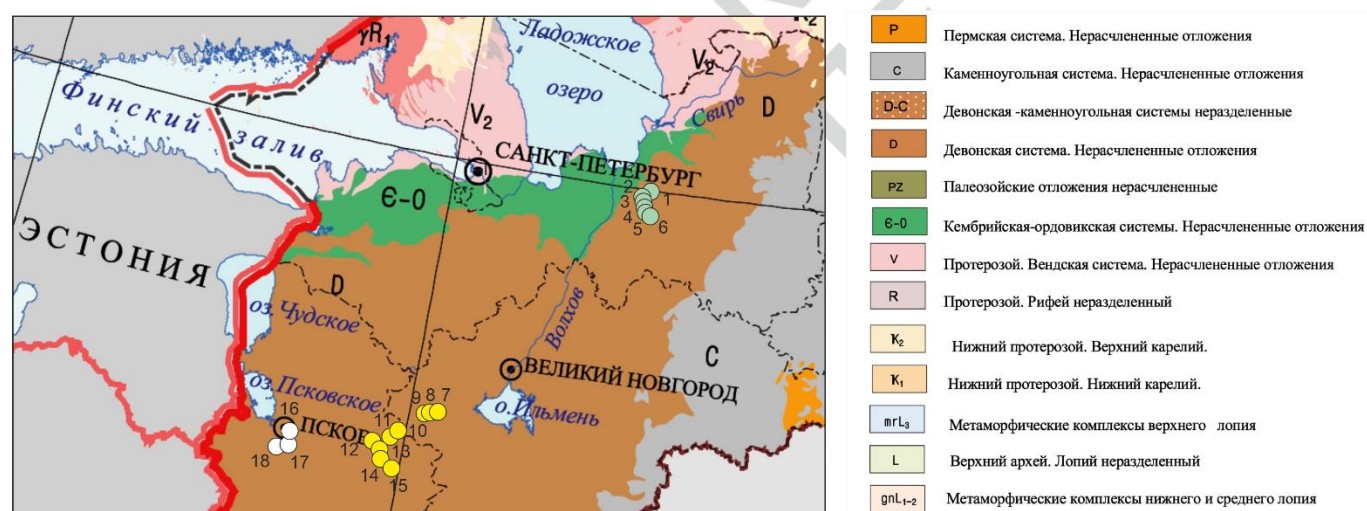


Рис. 2. Расположение основных местонахождений образцов коллекции (на основе (Атлас, 2006)) 1–6 — местонахождения на реке Сясь (1 — д. Андреевщина, 2 — д. Кулаково, 3 — урочище Рябово, 4 — д. Хвалово, 5 — д. Теребуна, 6 — д. Столбово); 7–15 — местонахождения на р. Шелонь (7 — Сольцы, 8 — урочище Горки, 9 — урочище Струги, 10 — д. Сухлово, 11 — д. Малая Каменка, 12 — д. Корчилово, 13 — урочище Теребуни, 14 — д. Страшницы, 15 — д. Красные Горки); 16–18 — местонахождения на р. Великой (16 — обнажения Пскова, 17 — урочище Выдролепино, 18 — урочище Выбуты)

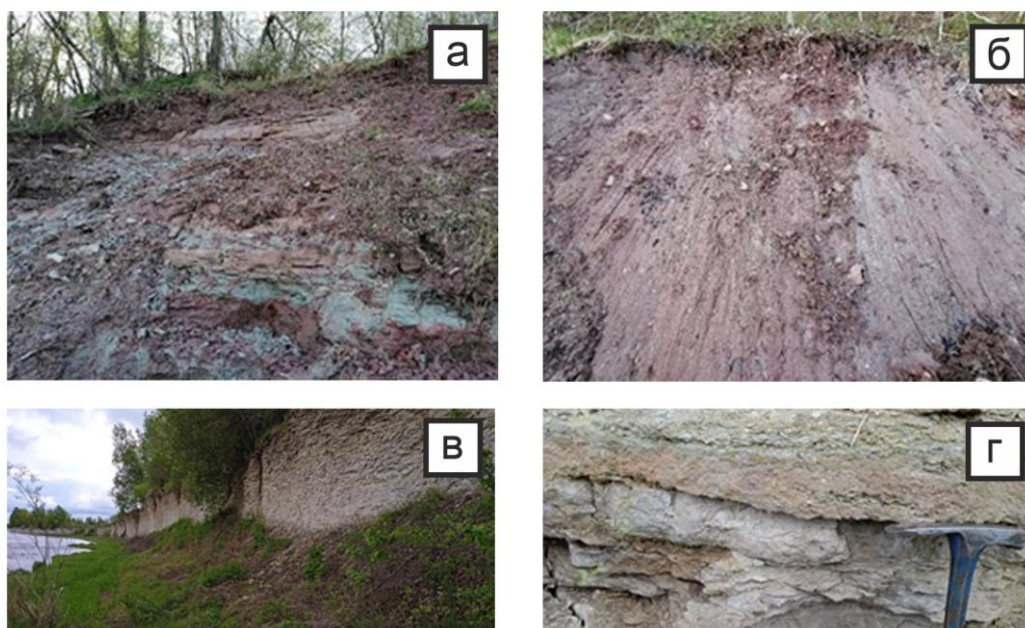


Рис. 3. Обнажение важинской и сясинской свит, правый берег р. Сясь ниже д. Яхново, район бывшего хутора Монцево: а — общий вид обнажения; б — стенка срыва свежего оползня. Фотографии сделаны 29.04.2023; Обнажение известняков староизборской свиты (верхи псковских слоев), правый берег р. Великой, восточная окраина д. Волженец: в — общий вид участка обнажения; г — нижний слой ракушняка (брахоподо-криноидный грейнстоун) с поверхностью хардграунда со следами железистой импрегнации

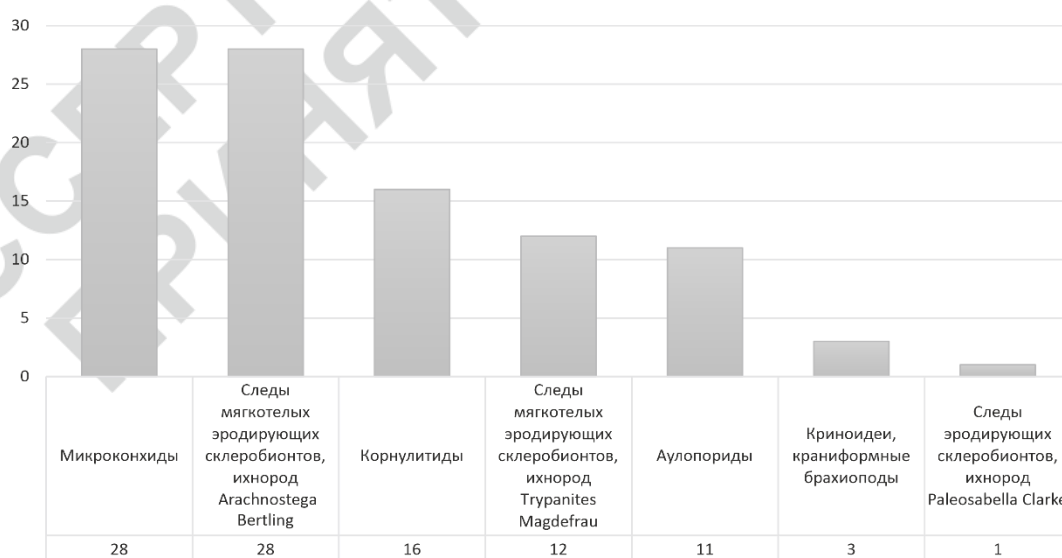


Рис. 4 Основные систематические группы склеробионтов в изученных коллекциях беспозвоночных востока ГДП в Горном музее

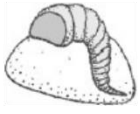
Морфотип и этология	Иллюстрация	Стратиграфическое распространение
Одиночные, неспиральные, полностью цементирующиеся к субстрату		Дарривилей – средний карбон
Одиночные, неспиральные, с приподнятой передней частью		Катий - фран
Свободноживущие, прикрепление только на ювенильной стадии		Катий – ранний девон (по О. Винну), ранний фран?
Колониальные неспиральные цементирующиеся к субстрату корневой частью		Сандбий

Рис. 5. Морфологические и этологические типы корнулитид, по О. Винн (2019) с добавлениями автора

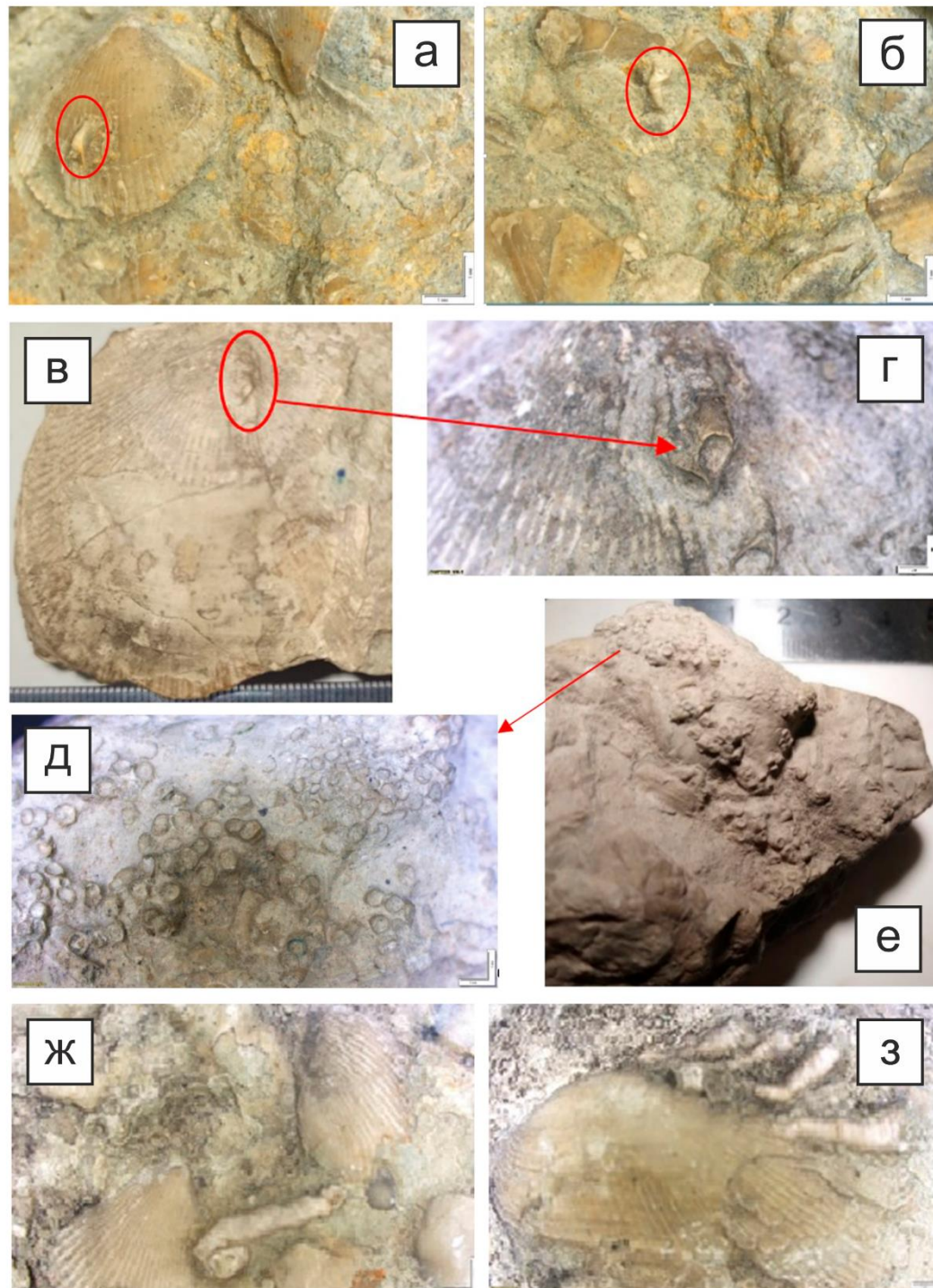


Рис. 6. Разнообразие этологии корнулитид франа ГДП (а, в, г — корнулитиды первого морфологического типа; д, е — второго типа; б, ж — третьего типа; з — промежуточного типа).

а - *Cornulites devonicus* (Pacht) на створке ринхонеллиформной брахиоподы *Comiotoechia bifera* (Phillips), рядом с трубочкой корнулитиды видны сильно корродированные следы двух других аналогичных трубочек, коллекция Р.Ф. Геккера,

1929; дубниковские? слои, левый берег р Шелони выше Сольцов (размер единицы масштабной линейки 1 мм), Горный музей

б - Корнулитиды *Cornulites sp.2* в породе; коллекция Р.Ф. Геккера, 1929; дубниковские? слои, левый берег р Шелони выше Сольцов (размер единицы масштабной линейки 1 мм), Горный музей

в, г - Корнулитиды *Cornulites devonicus* (Pacht), морфотип 2: слева — общий вид расположения трубочек корнулитид на створке бивальвии *Lyriopecten ingriae* (Vern.); справа — гроздевидное скопление трубочек (размер единицы масштабной линейки 1 мм); сборы Р.Ф. Геккера, 1929, образец 108-34; дубниковские? слои, правый берег реки Шелони против деревни Горки, Горный музей

д, е - Корнулитиды *Cornulites sp.1* на раковине *Pteria rostrata* (Eichw.); сборы Р.Ф. Геккера, 1929, образец 108-34; дубниковские? слои, правый берег реки Шелони против деревни Горкиа — фрагмент массового поселения с субвертикальной ориентировкой трубочек (размер единицы масштабной линейки 1 мм); б — общий вид инкрустированной раковины, Горный музей

ж - Корнулитиды *Cornulites sp.3* (размер единицы масштабной линейки 1 мм); коллекция Е.С. Поретской; дубниковские? слои, правый берег р. Шелони, выше по течению д Шилова Горка, Горный музей

з - Корнулитиды *Cornulites sp.4*, представляющие собой переходные формы между первой и третьей группой на створке *Avicula proto* Hall (размер единицы масштабной линейки 1 мм); коллекция Е.С. Поретской; дубниковские? Слои

Таблица 1. Соотношение местных и региональных стратиграфических подразделений франа ГДП

Подъярус	Стандартная конодонтовая зональность (Ziegler and Sandberg, 1990)	Горизонт	Слои с географическим названием	Местные конодонтовые зоны	Местные брахиоподовые зоны	Свиты Изборско-Ильменской СФЗ	Свиты Прибалтийско-Ладужской СФЗ
Средний	<i>Pa. punctata</i>	Семилукский	Свиногорские Порховские	<i>Polygnathus pollocki</i>	<i>Cyrtospirifer schelonius</i>	Рдейская	Маловишерская
Нижний	<i>Pa. transitans</i>	Сараевский	Дубниковские Чудовские Псковские	<i>Polygnathus reimersi</i>	<i>Ripidiorhynchus livonicus</i>	Староизборская	Сясинская
			Снеготорские	<i>Polygnathus lanei</i>		Снеготорская	Важинская

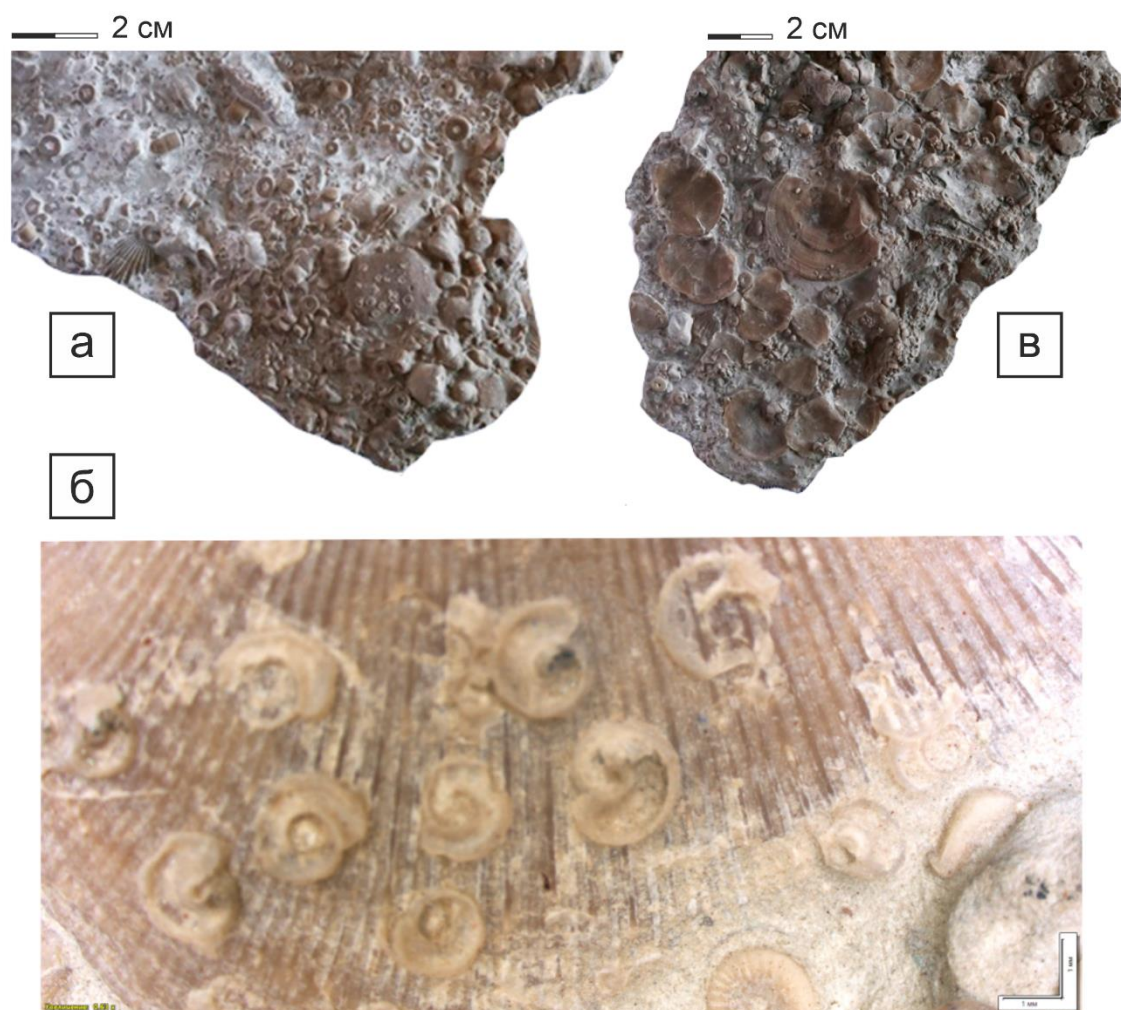


Рис.7. Случаи совместного сочетания различных групп склеробионтов и эндобионтов, следы биоэрозии

Рис. 7а-б *Palaeoconchus omphalodes* на раковине *Schizophoria striatula* Schlot.; а — общий вид створки брахиоподы с раковинками микроконхид; б — *Palaeoconchus omphalodes* (размер единицы масштабной линейки 1 мм) коллекция Р.Ф. Геккера(?); чудовские слои, р. Кереть, выше д. Лука, Горный музей

Рис. 7в Фрагмент левой (верхней) створки *Limanomia* sp. с *Cornulites devonicus* (Pacht) 1 морфотипа и *Palaeoconchus omphalodes* (Goldf.) (размер единицы масштабной линейки 1 мм), коллекция Р.Ф. Геккера (?); чудовские слои, р. Кереть выше д. Лука, Горный музей

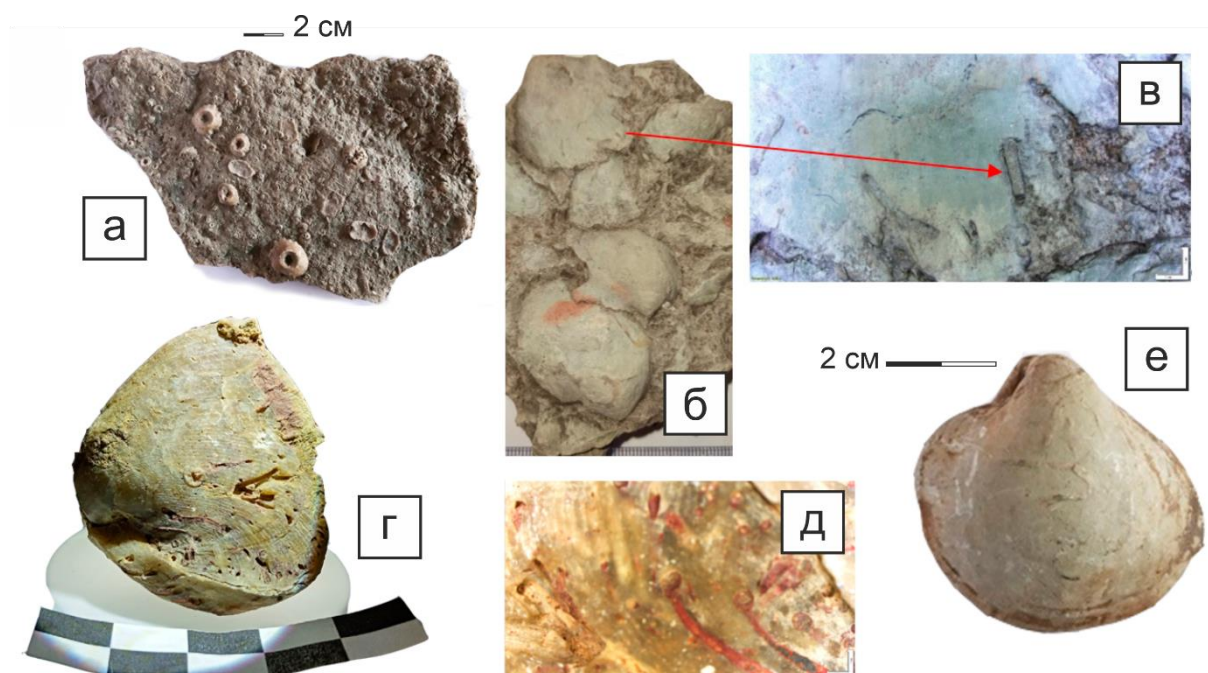


Рис. 8. Случаи совместного сочетания различных групп склеробионтов и эндобиионтов, следы биоэрозии.

А - *Trypanites* Mägdefrau и *Palaeoconchus omphalodes* на поверхности хардграунда и на створках *Irboskites fixates* Bekker и холдфазах криноидей; коллекция И.И. Горского, 1921; псковские слои, Горный музей

Б, В - Заполнение следов эродирующего склеробионта *Palaeosabella* Clarkена створке *Schizodus devonicus* Vern.: б — общий вид раковины, в — передний край двустворки (размер единицы масштабной линейки 1 мм); коллекция Р.Ф. Геккера, 1929; правый берег р. Шелони, против д. Сухлово, чудовские слои, Горный музей

Г, Д - Следы эродирующего склеробионта *Palaeosabella* Clarke на раковине *Ladogia meendorfi* (Vern.): г — общий вид раковины; д — характер биоэрозии (размер единицы масштабной линейки 1 мм); сборы Г.П. Гельмерсена, окрестности д. Прусина, р. Волхов; псковские слои, Горный музей

Е - Следы эродирующего склеробионта *Arachnostega* Bertling на раковинах *Schizodus devonicus* Vern. в коллекции Р.Ф. Геккера, 1929, правый берег р. Сяси выше Андреевщины, псковские слои, Горный музей

Sclerobionts and some representatives of the endobenthos of soft substrates of the Lower Frasnian of the East of the Main Devonian Field

Maria G. Tsinkoburova

Saint Petersburg Mining University, 2, 21st Line, St Petersburg 199106, Russia

Tsinkoburova M. G.: maschek@mail.ru

Annotation

The article considers sclerobionts on the shells of the Frasnian bivalves and brachiopods of the east of the Main Devonian field, as well as common traces of bioerosion of biogenic and abiogenic substrate. In contrast to the averaged data on the Frasnian brachiopod sclerobionts, which demonstrate a clear dominance of auloporids, craniform brachiopods, bryozoas and microconchids, microconchids predominate among Frasnian bivalves sclerobionts and brachiopods of the Main Devonian field and among the eroding sclerobionts — the ichnogenus *Arachnostega* Bertling. Next in the degree of frequency of occurrence are cornulitids, then auloporids and eroding sclerobionts of the ichnogenus *Trypanites* Mägdefrau. The ichnogenus *Arachnostega* Bertling was first identified in the Frasnian rocks of this region. Some Frasnian sclerobionts of the east of the Main Devonian field were inhabitants of a fairly wide range of conditions. For example, microconchida *Palaeoconchus omphalodes* (Goldf.) are found both on shells burrowing bivalves of inhabitants of soft muddy bottom, and on shells of various representatives of epifauna that lived in conditions of both firmground and hardground. Representatives of three different ethological groups have been identified in cornulitids — fully cemented to the substrate; with a raised anterior part and free-living, attached only at the juvenile stage. The maximum morphological and ethological diversity of cornulitids was recorded on the bivalves of the Main Devonian field from the Dubnik beds corresponding to the maximum of the Frasnian regression. The active development of cornulitids in the Dubnik time was probably favored by the lack of competition with other groups of organisms of similar ethology. A fairly wide range of morphological types of cornulitids isolated within one stratigraphic level indirectly confirms O. Vinn's hypothesis about cornulitids as a group of biological opportunists. The author proved for the first time the presence of two morphologically similar ichnogenera *Trypanites* Mägdefrau and *Palaeosabella* Clarke in the Frasnian rocks of the Main Devonian field.

Keywords: sclerobionts, bioerosion, encrustation organisms, microconchids, cornulitids, Main Devonian Field, Upper Devonian, Frasnian

References

- Atlas of maps for various purposes of the Northwestern Federal District.* (2006) St. Petersburg: VSEGEI Publ.
- Bertling, M. (1992). *Arachnostega* n. ichnog. — burrowing traces in internal moulds of boring bivalves (late Jurassic, Northern Germany). *Paläontologische Zeitschrift*, 66, 177-185.
- Bromley, R.G. (2004). A stratigraphy of marine bioerosion. *Geological Society, London, Special Publications*, 228, 455-479.
- Burchette, T.P., Riding, R. (1977). Attached vermiform gastropods in Carboniferous marginal marine stromatolites and biostromes. *Lethaia*, 10, 17-28.
- Davidson, T. (1853). On some fossil Brachiopoda of the Devonian Age, from China. *Quart J Geol Soc. London*, 9, 353–359.
- Fatka, O., Mikuláš, R., Szbad, M., Václav, M., Valent, M. (2011). *Arachnostega* Bertling, 1992 in the Drumian (Cambrian) sediments of the Teplá-Barrandian region (Czech Republic.). *Acta Geologica Polonica*, 61 (4), 367–38.
- Furlong, C.M., McRoberts, C.A. (2014). Commensal borings from the Middle Devonian of Central New York: ecologic and taxonomic review of *Clionoides*, *Clionolithes*, and *Canaliparva* n. ichnogen. *Journal of paleontology*, 88 (1), 130–144.
- Gekker, R.F. (1935). Growth and Attachment among the Upper Devonian Fauna and Flora of the Main Devonian Field (Essays on the Ethology and Ecology of the Population of the Paleozoic Seas of the Russian Platform). *Proceedings of the Paleozoological institute*, 4, 159-281. (In Russian)
- Gekker, R.F., Ushakov, B.V. (1962). Vermes. Worms. In B.S., Sokolov, ed., *Fundamentals of paleontology. Sponges, archaeocyates, coelenterates*. V. 2. M:AS USSR. (In Russian)
- Gekker, R.F. (1983). *Taphonomic and ecological features of the fauna and flora of the Main Devonian field*. Moscow: Science. (In Russian)
- Goldfuss, A. (1826). *Petrefacta Germaniæ tam ea, quæ in Museo Universitatis Regiæ Borussicæ Fridericiæ Wilhelmiæ Rhenanæ servantur quam alia quaecunque in Museis Hoeninghusiano. Muensteriano aliisque extant*. Düsseldorf: Arnz & Comp.

Musabelliu, S., Zaton, M. (2018). Patterns of cornulitid encrustation on the Late Devonian brachiopod shells from Russia. *Proceedings of the Geologists' Association*, XXX, 1-8.

Mistiaen, B., Brice, D., Zapalski, M., Loones, C. (2012). *Brachiopods and their aulopodid epibionts in the Devonian of Boulonnais (France): Comparison with other associations globally*. In: J.A. Talent, ed., *Earth and Life: Global Biodiversity, Extinction Intervals and Biogeographic Perturbations Through Time*, Dordrecht Heidelberg London New York: Springer, 159-188.

Neumann, A.C. (1966). Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge, *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography*, 11, 92-108.

Schlotheim, E.F. (1820). *Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerter und fossiler Überreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt erläutert*. Gotha: Becker.

State Geological Map of the Russian Federation, Scale 1:1000000 (third generation) (2012). Central European Series, O-35 - Pskov, (N-35), O-36 - St. Petersburg Explanatory note St. Petersburg: VSEGEI. (in Russian)

Taylor, P.D., Wilson, M.A. (2002). A New Terminology for Marine Organisms Inhabiting Hard Substrates. *PALAIOS*, 17(5), 522-525.

Taylor, P.D., Wilson, M.A. (2003). Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth-Science Reviews*, 62, 1-103.

Taylor, P.D., Vinn, O. (2006). Convergent morphology in small spiral worm tubes ('Spirorbis') and its palaeoenvironmental implications. *Journal of the Geological Society*, 163, 225 - 228.

Vinn, O. (2006). Two new microconchid (Tentaculita Boucek, 1964) genera from the Early Palaeozoic of Baltoscandia and England. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 2, 89-100.

Vinn, O. (2019). Adaptive strategies in the evolution of encrusting tentaculitoid tubeworms. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 292, 211-221.

Vinn, O., Wilson, M.A., Zatoń, M., Toom, U. (2014). The trace fossil *Arachnostega* in the Ordovician of Estonia (Baltica). *Palaeontologia Electronica*, 17.3.40A, 1-9.

Vinn, O., Musabelliu, S., Zaton, M. (2018). Cornulitids from the Upper Devonian of the Central Devonian Field, Russia. *Proc. Geol. Assoc.*, 680, 1-9.

Weedon, M. (1991). Microstructure and affinity of the enigmatic Devonian tubular fossil *Trypanopora*. *Lethaia*, 24, 227-234.

Wilson, M.A., Palmer, T. (1992). *Hardgrounds and hardgrounds faunas*. Wales: University of Wales.

Wisshak, W., Knaust, D., Bertling, M. (2019). Bioerosion ichnotaxa: review and annotated list. *Facies*, 65 (24), 1-35.

Zakharov, V.A. (1984). *Tafonomy and paleoecology of marine invertebrates*. Novosibirsk: NSU. (In Russian)

Zaton, M., Vinn, O. (2011). Microconchids [Fossils explained 62]. *Geology Today* 27(6), 236-239.

Zaton, M., Krawczynski, W.(2011). New Devonian microconchids (tentaculita) from the Holy Cross mountains. *Poland Journal of Paleontology*, 85 (4), 757-769.

Zhuravlev, A.V., Sokiran, E.V., Evdokimova, I.O., Dorofeeva, L.A., Rusetskaya, G.A., Małkowski, K. (2006). Faunal and facies changes at the Early–Middle Frasnian boundary in the north–western East European Platform. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51 (4), 747–758.

Ziegler, W., Sandberg, C.A. (1990). The late Devonian Standard Conodont Zonation. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 121, 1–115.