

УДК 563.912.2

© 1990 г.

РОЖНОВ С. В.

НОВЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ КЛАССА STYLOPHORA (ИГЛОКОЖИЕ)

Из нижнего ордовика Ленинградской обл. по фрагментарным остаткам описан новый монотипичный род *Babinocystis* корнутых стилофор. Приведена предполагаемая реконструкция теки. Описан также новый монотипичный род *Mongolocarpos* из верхнего силура Монголии. Он отнесен к митратным стилофорам. Разобраны основные точки зрения на морфологию и систематическое положение стилофор. Показано, что в настоящее время наиболее обоснована аулакофорная теория Ж. Убагса. Рассмотрены возможные гомологии аулакофора другим придаткам вторичноротых.

Стилофоры — один из четырех классов подтипа *Homalozoa* Whitehouse, 1941 (= *Cargoidea* Jaekel, 1901) (см. [11, 13]). Морфология скелета представителей стилофор, богатая и разнообразная, трактуется разными исследователями неодинаково даже в самых общих чертах. Примером могут служить прямо противоположные представления о переднем и заднем конце тела [16, 17, 22]. Поэтому, прежде чем описывать новых представителей стилофор, требуется выбрать ту или иную интерпретацию морфологии группы, так как от этого зависит употребляемая терминология.

В настоящее время наиболее обоснованы три основные точки зрения на строение стилофор. Согласно Ж. Убагсу [20—22], рот у этих животных находится в месте вхождения членистого придатка в теку, а анус — на противоположном конце. Сам членистый придаток трактуется им как особое образование, не имеющее гомологов в других группах, так как обладает мощной мускулатурой, заключенной в полости проксимальной части придатка, и одновременно пищеворным приводящим желобком. Убагс дал этому выросту особое название — «аулакофор». Г. Филип [18] с ним не согласен и считает, что этот придаток («стела», по его терминологии), не нес пищеворной функции, а являлся только хвостовидным придатком. Рот и анус в его трактовке были внутритекальными и находились на противоположном стеле конце теки, открываясь наружу через единое текальное отверстие. Третью теорию строения стилофор часто называют «кальцихордатной». Она принадлежит Р. Джеффрису [14—16], который эту группу выделил в самостоятельный подтип *Calcichordata* — хордовых с кальцитовым скелетом. Полагая кальцихордат, как он называет стилофор, непосредственными предками основных групп хордовых, Джеффрис трактует членистый придаток стилофор как хвост, вполне гомологичный хвосту хордовых.

Таким образом, в основе интерпретации строения стилофор лежит вопрос о гомологии их членистого придатка выростам других иглокожих и остальных вторичноротых. Поэтому рассмотрим прикрепительные, хвостоподобные и некоторые другие выросты вторичноротых и их возможные гомологии. У иглокожих мы знаем следующие выросты и прикрепительные образования: 1) метамерный стебель и прикрепительной подошвой почти у всех *Crinioidea*, у части *Eocrinioidea*, у *Cystoidea* и других групп, которые объединялись ранее в подтип *Pelmatozoa*; 2) ножка, или холдфаст в понимании Д. Спрингла [19], — неметамерный или с плохо выраженной метамерией вырост с прикрепительной подошвой у *Eocrinioidea* и некоторых примитивных *Crinioidea*; 3) ножка у личинок некоторых мор-

ских звезд, возникающая при их оседании и позже исчезающая; 4) прикрепительная подошва *Edrioasteroidea*; 5) стела у *Homostelea*; 6) стела у *Homoiostelea*; 7) рука у *Homoiostelea*; 8) членистый придаток у *Stylophora*.

Лучи морских звезд, соматероидей и офиур, руки морских лилий, а также брахиолы цистоидей и других групп тоже являются выростами тела, но их первичная множественность закладки в онтогенезе и участие в их построении нескольких систем органов разного происхождения заставляют считать эти выросты специфической формой роста радиально-симметричных иглокожих. Поэтому их гомологии следует рассматривать лишь в рамках радикально-симметричных иглокожих, а сопоставлять с остальными иглокожими, хордовыми и полухордовыми можно лишь отдельные структуры этих выростов. Поэтому кажется неправомочным, например, полагать гомологичными луч офиуры и членистый придаток стилофор. Брахиолы и другие придатки (кроме прикрепительной ножки) личинок морских звезд являются своеобразными приспособлениями к личиночной жизни, и их гомологии неясны.

Среди полухордовых тоже известны интересные для сравнения с членистым придатком стилофор образования. Прежде всего, это хоботок у кишечнодышащих — производное переднего целома, с единственной хоботковой порой — расположенной слева. За хоботком у них располагается короткая средняя часть тела — мезосома, так называемый воротничок. У крыложаберных имеется задний сократимый стебелек, причем у одного из представителей этой группы — *Cephalodiscus* на конце этого стебелька имеется присасывательный орган, образующийся, видимо, из небольшой ямки с железистыми клетками на заднем конце личинки. Мезосома у крыложаберных несет на передне-спинном крае от двух до девяти пар рук, на которых двойным рядом располагаются щупальца [2].

Среди хордовых для проводимого сравнения интересен хвост, имеющийся у бесчерепных, позвоночных и у некоторых оболочников (асцидий). Важно отметить, что у личинок асцидий в передней части имеется прикрепительное образование, которое, как полагают [3], не имеет ничего общего с прикрепительной предротовой лопастью личинки иглокожих.

В чем сходство и различие всех рассмотренных придатков тела вторичноротых с морфогенетической точки зрения и с какими из них можно сопоставить членистый придаток стилофор? Основой для такого сравнения в первую очередь может служить участие в их строении тех или иных целомов. Так, хвост хордовых является производным задних целомов. Но и стебель морских лилий включает пятикамерный орган, связанный своим происхождением с задними целомами. Из этого можно сделать вывод, что эти образования гомологичны [4, 5]. В этом смысле они резко отличаются от прикрепительной ножки личинок некоторых морских звезд — в ее строении участвуют передние целомы [10]. Но между ножкой личинок морских звезд и стеблем морских лилий есть существенное сходство: они несут на конце прикрепительное образование, причем и у тех и других оно образуется из предротовой лопасти личинки. Это совпадение очень важно, потому что прикрепление личинки именно предротовой лопастью, видимо, связано с наличием глубоких наследственных морфофизиологических корреляций. Если это действительно так, то можно утверждать, что стебель пельматозойных иглокожих произошел в результате морфогенетического соединения задних целомов с местом прикрепления на преоральной лопасти [7, 8]. Другое предположение — что иглокожие, как и крыложаберные, для прикрепления к субстрату использовали новообразование на морфологически выделенном заднем конце тела, «хвосте» [5], — противоречит палеонтологическим данным: стебель развивается постепенно из неметамерного прикрепленного участка тела [19]. Поэтому стебель *Pelmatozoa* только частично гомологичен хвосту хордовых — лишь поскольку тоже связан в своем происхождении с задними целомами. Частично стебель гомологичен и прикрепительной ножке личинок морских звезд; так, место прикрепления у них имеет общее происхождение из преоральной лопасти. Отсутствие у последних прямой

морфогенетической связи задних целомов и прикрепительного образования, видимо, не давало возможности развития у них настоящего метамерного стебля. Вероятно, с этим же было связано отсутствие стебля и у прикрепленных *Edriasteroidea*. Стебли *Homostelea* и *Homoiostelea*, видимо, можно гомологизировать с хвостом хордовых, но в самых общих чертах. При детальном рассмотрении мы должны учитывать развитие так называемых ларвальных и постларвальных сегментов в теле хордовых [1, 9], тогда как у сравниваемых иглокожих весьма вероятно наличие только ларвальных сегментов. Такое несоответствие может оказаться весьма существенным для понимания различий морфогенетических потенциалов этих животных.

Как производное передних целомов прикрепительная ножка личинок морских звезд может частично гомологизироваться и с хоботком кишечнодышащих, который является не прикрепительным, а роющим органом взрослого животного [10].

Единственная рука у гомойостелей в своем происхождении была связана, наиболее вероятно, со средними целомами, в норме, видимо, левым из них, хотя изредка встречаются и энантиоморфные экземпляры. Но средний целом у них еще не был оформлен, как кажется, в настоящую амбулакральную систему с кольцевым и радиальными каналами, как у радиально-симметричных иглокожих.

Таким образом, рассмотренные придатки тела вторичноротых по участию в их построении тех или иных целомов и морфогенетической связи с первичным прикрепительным образованием (предротовая лопасть дилеврулы) могут быть объединены в пять групп.

1. Производные задних целомов без морфогенетической связи с прикрепительной предротовой лопастью — хвост хордовых и полухордовых, стела гомостелей и гомойостелей.

2. Выросты задних целомов, морфогенетически соединенные с местом прикрепления личинок, — стебель *Pelmatozoa* и предшествующий ему в филогенезе холдфаст [19], известный у части эокриноидей и у некоторых самых примитивных криноидей.

3. Выросты передних целомов, соединенные с прикрепительной предротовой лопастью, — прикрепительная ножка у личинок морских звезд, прикрепительное образование эдриоастероидей.

4. Выросты передних целомов без прикрепительного образования — хоботок кишечнодышащих.

5. Выросты средних целомов — рука у гомойостелей, пищесборные желобки, отходящие ото рта у гомостелей, воротничок кишечнодышащих и руки с щупальцами у крыложаберных.

Членистый придаток стилофор (стела или аулакофор, как его называют в зависимости от трактовки) не находит однозначного места в этой классификации. Так как он не имеет прикрепительных образований, то его нельзя отнести ко второй или третьей группе. Если его трактовать как хвостовой придаток, то он помещается в первую группу. Если его полагать пищесборным органом, то для него требуется выделить особую группу, близкую к четвертой и пятой. Ключевой вопрос в решении этой проблемы: является ли желобок на этом придатке, покрытый специальными табличками, пищесборным или это особое образование непонятого назначения, не имеющее отношения ко рту? Филип [17] приводит три довода против интерпретации членистого придатка стилофор как пищесборного органа: 1) трудно представить пищевой желобок проходящим в толще мускулов, занимающей проксимальную часть стелы; к тому же у некоторых родов (*dagynocystis*) проксимальная часть стелы отделена от теки скелетной перегородкой; 2) так называемые кроющие таблички у некоторых поздних митрат не могли раскрываться; 3) стела корнут хорошо сопоставима со стелой гомойостелей, которая заведомо не является пищесборным органом. Эти доводы не вполне убедительны. Так, Убагс [22] специально показал, что кроющие таблички все-таки могли раскрываться. Кроме того, перегородка между стелой и текой у *Lagynocystis*

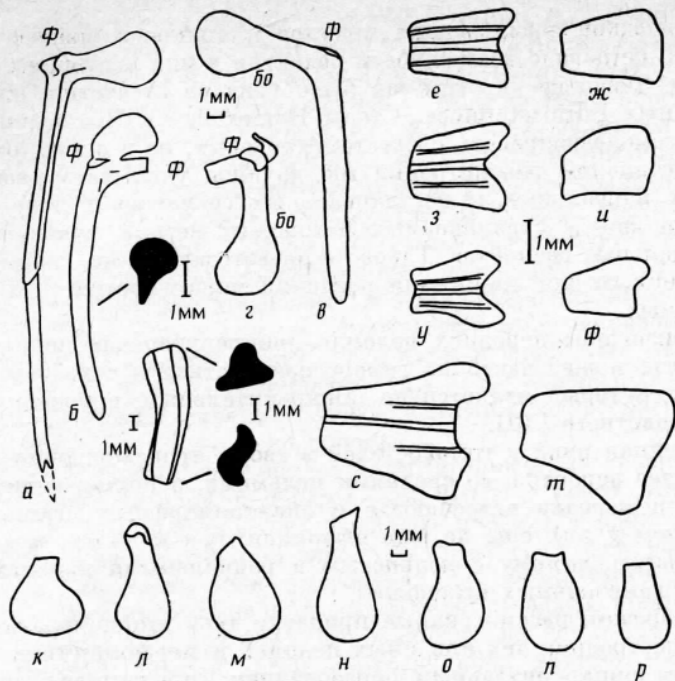


Рис. 1. Фрагменты скелета раннеордовикских *Babinocystis* gen. nov.: а-п — *B. dilabidus* sp. nov.; а — экз. № 4125/374, дигитальный шип сбоку; б-г — голотип № 4125/373, глоссальный шип: б — сверху и поперечное очертание, в — слева, г — спереди; д — экз. № 4125/372, маргиналь снизу и поперечные очертания ее концов; е-ж — экз. № 4125/381, стилокон сверху (е) и слева (ж); з-и — экз. № 4125/380, стилокон сверху (з) и слева (и); к-п — булавовидные отростки сбоку: к — экз. № 4125/377; л — экз. № 4125/374; м — экз. № 4125/376; н — экз. № 4125/378; о — экз. № 4125/373; п — экз. № 4125/375; восток Ленинградской обл.; волховский горизонт; р-т — *B. sp.*; р — экз. № 4125/383, булавовидный отросток сбоку; с, т — экз. № 4125/382, стилокон сверху (с) и слева (т); Псковская обл., д. Мишина Гора; ласнамягский горизонт; у-ф — ?*B. sp.*; экз. № 4125/379, стилокон сверху (у) и слева (ф); восток Ленинградской обл.; латорпский горизонт. Обозначения: бо — булавовидный отросток, ф — сочленовная фасетка; поперечные очертания зачернены

не вполне полная, а некоторое сходство со стелой гоимостелей вполне может быть конвергентным.

Признание членистого придатка теки стилофор «хвостом» влечет за собой ряд трудностей, связанных с восстановлением их морфофункциональных и экологических особенностей. Одна из них — признание единственного крупного отверстия в теке общим для рта и для ануса, тогда как оно по своему облику у многих представителей типично анальное. Но если даже на это не обращать внимания, то возникают трудности с интерпретацией функционирования стелы как хвостового придатка. «Хвост» стилофор мог использоваться либо для передвижения животного, либо для опоры и приподнимания теки над грунтом, ориентации ее в субвертикальном положении. Филип считает, что передвижение с помощью стелы было характерно для митрат, питавшихся, по его мнению, донными осадками, а приподнимание теки над дном — для корнут, являвшихся фильтраторами. Действительно, митраты и некоторые корнуты, видимо, могли передвигаться в направлении «хвоста», т. е. пятиться, подтягивая тело к концу закрепившегося в грунте «хвоста», который после этого снова вытягивался и опять закреплялся. Строение стелы вполне это позволяет. Но двигаться в определенном направлении, прямолинейно могли только формы с билатерально-симметричной текой. При резко асимметричной теке животное должно было двигаться по какой-нибудь сложной спирали из-за появления при подтягивании теки некоторого крутящего момента. Такое энергоемкое и несовершенное движение тем не менее было необходимо для поедания осадка, но предполагаемое положение

рта на противоположном направлении движения конце тела с этим не гармонирует, так как не способствует попаданию осадка в рот. Для некоторых корнут такое передвижение было почти совсем невозможно из-за присутствия различных мешающих этому выростов теки. Наиболее убедительным примером этому может служить *Vabinocystis* gen. nov. с его крупными булавовидными выростами на нижней стороне скелета (рис. 1, 2). Тека *Vabinocystis* едва ли могла и подниматься над дном с помощью изгибания проксимальной части опирающейся на грунт стелы. Асимметрия теки и мощные выросты не способствовали этому: даже небольшое течение, — а животные эти обитали в довольно подвижной воде, судя по вмещавшим их остатки отложениям, — заваливали бы теку на грунт, создавая из-за ее асимметрии сильный крутящий момент, который не мог компенсироваться противодействием стелы. По этой причине асимметричная тека, характерная для всех корнут, противоречит предположению о приподнятии теки над дном с помощью опоры на хвост-стелу при ее изгибании. Таким образом, функция «хвоста» у стилофор становится нечеткой, неопределенной и непонятной.

Предположение Убасга [20—22] о том, что этот членистый вырост является пищесборным органом — аулакофором, многое объясняет в строении стилофор и в их экологии. В условиях подвижной воды, с богатым притоком пищи, при теке, устойчиво лежащей на дне благодаря различным отросткам, аулакофор вполне мог приподниматься мускульным усилием и служить эффективным улавливателем пищевых частиц. Но все же в большинстве случаев аулакофор служил, как кажется, для взмучивания осадка при одновременном небольшом передвижении животного и улавливания из появившейся таким образом взвеси пищевых частиц. Такое предположение объясняет существование разных типов движения стилофор: прямолинейного у билатерально-симметричных форм и сложного спиралевидного движения у асимметричных форм, так как оба типа движения почти равноценны для выедания ила, хотя прямолинейное движение могло быть более целенаправленным и связанным с определенными таксисами.

С этой точки зрения асимметричная форма теки многих стилофор первична и являлась приспособлением к спиралевидному движению столь подходящему для «выедания» осадка на компактной площади. При этом морфогенетической основой асимметрии, столь характерной, хотя и в разной степени, для всех вторичноротых, мог быть радиальный способ дробления яиц, не менее для них характерный [8]. Действительно, одной из особенностей радиального дробления является раннее появление двусторонней симметрии в морфогенетических потенциях. Так, у *Saccoglossus kowalevskii* из кишечнодышащих (а это, видимо, наиболее примитивные животные из современных вторичноротых) каждый из первых двух бластомеров в норме дает правую или левую половину тела. При таком раннем обособлении правой и левой частей тела необходим специальный механизм, поддерживающий их согласованное развитие. Неизбежные нарушения действия такого механизма и могли быть морфогенетической основой экологически необходимой асимметрии у стилофор при их питании поверхностным осадком.

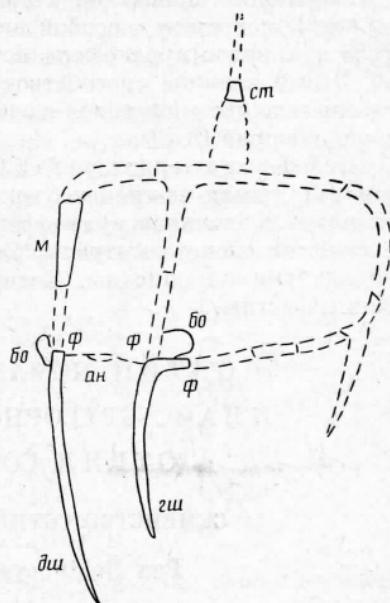


Рис. 2. Предполагаемая реконструкция теки *Vabinocystis* gen. nov. Обозначения: ан — анус, гш — глоссальный шип, дш — дигитальный шип, м — маргиналь, ст — стилокон, остальные см. рис. 1. Пунктиром показаны недостающие элементы скелета

Таким образом, наиболее убедительной в настоящее время кажется аулакофорная теория Убагса. Из признания за стелой стилофор пицесборной функции следует, что аулакофор является органом, в котором морфофункционально соединились производные первых целомов (хоботок) и вторых (пицесборный желобок). Поэтому в рассмотренной выше классификации придатков вторичноротых он не находит себе места и должен помещаться в особой шестой группе. Окончательное решение вопроса о природе аулакофора возможно лишь при появлении новых фактов. Этому должны способствовать новые находки стилофор, особенно в тех местах, где они ранее почти не были известны. В первую очередь это территория СССР.

Стилофоры с территории СССР почти не изучались. Лишь Р. М. Мян-ниль [6] указал из среднего ордовика Прибалтики находки стилоконов и дистальных члеников аулакофора корнут и почти полного набора основных частей скелета митраты, близкой к роду *Ateleocystites*. Но подробно эти находки не описаны. С территории Монголии стилофоры ранее не были известны.

ПОДТИП HOMALOOA WHITEHOUSE, 1941

КЛАСС STYLOPHORA GILL ET CASTER, 1960

ОТРЯД CORNUTA JAEKEL, 1901

СЕМЕЙСТВО COTHURNOCYSTIDAE VATHER, 1913

Род *Babinocystis* Rozhnov, gen. nov.

Название рода от д. Бабино и *cystis* лат.—пузырь.

Типовой вид — *B. dilabidus* sp. nov.

Диагноз. Тека несет по крайней мере два массивных булавовидных отростка. Глоссальный и дигитальный шипы присутствуют, но каждый из них соединен с соответствующей маргиналью в единое целое.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От других родов котурноцистид отличается наличием характерных массивных каплевидных отростков и соединенностью глоссального и дигитального шипов с соответствующими маргиналиями в единое целое, без швов.

Babinocystis dilabidus Rozhnov, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1–9 (см. вклейку)

Название вида *dilabidus* лат.—легкораспадающийся.

Голотип — ПИН, № 4125/373, маргиналь с глоссальным шипом и булавовидным отростком; Ленинградская обл., правый берег р. Волхов, карьер близ д. Бабино; нижний ордовик, арениг, волховский горизонт.

Описание (рис. 1, *a-n*; 2). Глоссальный шип длиной 18 мм. Его проксимальная часть резко отогнута под прямым углом направо. Длина отогнутой части 2,5 мм. Она заканчивается плоской фасеткой. Основная часть шипа вытянутая, плавно изгибающаяся в той же плоскости и в ту же сторону, куда отогнута проксимальная часть, постепенно сужающаяся, заостренная. Поперечное очертание длинной части шипа круглое с оттянутым, продольно вытянутым боковым заострением. Диаметр круглой части (без заострения) в средней части шипа 1,1 мм. Поперечное сечение отогнутой проксимальной части шипа округло-треугольное. Его диаметр ~1,4 мм. От места перегиба шипа почти перпендикулярно плоскости изгиба (под небольшим углом от вертикали влево) и в одной плоскости с продольным оттянутым заострением шипа отходит крупный булавовидный отросток на длинной, заметно обособленной «шейке». Длина «шейки» 4–5 мм. Окончание отростка неправильно-округлое, асимметрично-шаровидное, диаметр 4,5 мм. Над этим отростком расположена плохо сохранившаяся плоская сочленовная фасетка.

Дигитальный шип сильно вытянутый, почти прямой, длиной не менее 30 мм. Его диаметр ~1,5 мм в проксимальной части и ~1 мм в дистальной части. Поперечное очертание округлое с продольным оттянутым заострением, сходное с поперечным очертанием глоссального шипа. На проксимальном конце шипа расположена вытянутая изогнутая фасетка. От проксимального конца перпендикулярно шипу отходит массивный булавовидный отросток, расположенный в одной плоскости с продольным оттянутым заострением шипа. Длина его «шейки» 3,5 мм, диаметр округлой части ~3—3,5 мм.

Форма булавовидных отростков, более часто встречающихся отломанными, меняется от почти правильного шара до резко асимметрично-округлой. На некоторых образцах на нижней округлой поверхности имеются неровности, возникшие, видимо, из-за твердых предметов на субстрате, мешавших росту. Характерная особенность этих выростов — значительное отличие диаметра проксимальной шаровидной части от диаметра «шейки».

Размеры булавовидных отростков в мм

Экз. №	Диаметр «шейки» (д)	Диаметр проксимальной части (Д)	Отношение д/Д
4125/373, Голотип	1,5	3,5	0,43
4125/374	1,5	3,5	0,43
4125/378	1,8	3,9	0,46
4125/377	1,5	4,5	0,33
4125/376	1,6	4,8	0,33
4125/375	2,0	4,0	0,5

Имеющаяся в коллекции единственная маргиналь без отростков вытянутая, слегка изогнутая, длиной 9,5 мм, с Т-образным поперечным очертанием (нижняя часть «буквы» утолщена) с одного конца и S-образным с другого. Высота маргинали на Т-образном конце 2 мм, а на противоположном 3,1 мм.

Стилоконы маленькие, длиной 2—2,5 мм, с диаметром широкого конца, превышающим диаметр узкого в 1,5 раза. Их верхняя поверхность уплощенная, с тремя желобками, из которых средний наиболее глубокий. Широкий конец несколько вогнутый, узкий конец плоский. Нижняя поверхность стилокона округлая, верхняя — плоская, как бы срезающая конус стилокона. На этой плоскости на всем протяжении стилокона проходят три параллельных желобка, средний из которых, наиболее четко выраженный, шириной 0,15 мм. С проксимальной стороны средний желобок соединяется с вершиной глубокого треугольного выреза, имеющегося на этом конце стилокона. Этот вырез занимает около четверти длины стилокона. Длина выреза 0,5 мм, а ширина его самой широкой части 1,0—1,5 мм.

Размеры стилоконов в мм

Экз. №	Проксимальный конец		Дистальный конец		Длина
	высота	ширина	высота	ширина	
4125/380	1,7	2,1	1,1	1,5	2,1
4125/381	1,7	1,8	1,0	1,2	2,3

З а м е ч а н и я. Характерная форма и размеры булавовидных отростков позволяют все несущие их скелетные элементы, встреченные разрозненно, относить к одному виду. С большой долей вероятности к этому же виду отнесены два стилокона, так как они встречены в одном местонахождении и на одном стратиграфическом уровне с булавовидным отростком. Эти же соображения относятся и к маргинальной табличке, хотя ее толщина и поперечное очертание несколько иные, чем дигитального и глоссального выростов. Положение в скелете шипов устанавливается более или менее определенно, если исходить из предположения о сопоставимости скелета нового рода с другими известными родами корнута. Действительно, у этих шипов благодаря наличию булавовидных отростков точно определяется их нижняя и боковая стороны. Для шипа с резко

загибающейся проксимальной частью подходит только «глоссальное» место. При таком положении в скелете глоссального шипа наличие у него правого отростка указывает, что этот шип слит в единое целое с маргинальными табличками, а не сочленяется с ними, как у рода *Cothurnocystis*.

Распространение. Нижний ордовик, волховский горизонт Ленинградской обл.

Материал. Один глоссальный шип, один дигитальный шип и один отдельный булавовидный отросток из карьера близ д. Бабино; один булавовидный отросток из Путиловских ломок, один — сз отвалов заброшенного карьера на берегу р. Волхов; один отросток и два стилокона из обнажения в устье р. Лыны; маргиналь из обнажения на правом берегу р. Волхов близ д. Симонково.

* * *

Кроме описанных выше остатков *Babinocystis* из волховского горизонта в обработанной коллекции имеются сходные с ними булавовидный отросток и стилокон из ласнамягского горизонта (средний ордовик, лланвирн) заброшенного карьера близ д. Мишина Гора Псковской обл. Эти остатки определены как *Babinocystis* sp. (рис. 1, *p-t*; табл. III, фиг. 10, 11). Булавовидный отросток с плохо обособленной проксимальной частью, чем отличается от подобных отростков из нижнего ордовика. Его длина 5,6 мм, диаметр «шейки» 1,9–2,0 мм, диаметр округлой дистальной части 2,9–3,1 мм. В одном с ним слое найден стилокон, сходный по форме с такими из волховского горизонта, но с сильно оттянутой нижней частью проксимального конца и заметно большего размера — его длина 3,8, диаметр проксимального конца 3,4, а дистального 1,5 мм.

Еще один стилокон найден в латорпском горизонте (нижний ордовик, аренг) на правом берегу р. Волхов в 700–800 м ниже дер. Симонково. Для него характерен резкий перегиб от широкой проксимальной части к узкой дистальной. Этим резким перегибом он отличается от описанных выше стилоконов и поэтому лишь условно отнесен к роду ? *Babinocystis* (рис. 1, *y-φ*; табл. III, фиг. 12). Длина стилокона 2,1, ширина проксимального конца 1,9 при высоте 1,8, ширина дистального конца 1 мм при высоте 0,7 мм. Перегиб от широкого к узкому концу находится почти в середине длины стилокона.

ОТРЯД MITRATA JAEKEL, 1918

ПОДОТРЯД ANOMALOCYSTITIDA CASTER, 1952

Диагноз. Митраты с двумя причлениющимися экзотекальными шипами, отходящими справа и слева от задней части теки. Характерна высокая степень билатеральной симметрии, которая нарушается у большинства представителей подотряда присутствием на вентральной стороне тела так называемой «аномалоцистидной» («Z») таблички. У некоторых родов эта табличка отсутствует и билатеральная симметрия достигает наивысшей степени.

Состав. Три семейства: *Anomalocystitidae* Bassler, 1938 (средний ордовик — нижний девон); *Allanicytidiidae* Caster et Gill, 1967 (силур — нижний девон); *Australocystidae* Caster, 1954 (нижний девон).

Распространение. Средний ордовик — нижний девон Северной и Южной Америки, Европы, Азии и Австралии.

СЕМЕЙСТВО ALLANICYTIDIIDAE CASTER ET GILL, 1967

Типовой род — *Allanicytidium* Caster et Gill, 1967; нижний девон Новой Зеландии.

Диагноз. Высокая степень билатеральной симметрии как в очертании теки, так и в расположении табличек. Для всех представителей характерна полукруглая адпроктеальная арка, построенная обычно тремя

табличками, средняя из которых самая крупная. Дорсальная часть теки сложена маргинальными табличками и обычно крупными центральными табличками. Аномалоцистидная табличка либо плохо выражена, либо отсутствует. Вентральная часть теки обычно отделена от дорсальной части единым четким швом.

Состав. Четыре рода: *Tasmanicytidium* Caster, 1983; *Mongolocarpos* gen. nov.; *Notocarpos* Philip, 1981; *Allanicytidium* Caster et Gill, 1967.

Сравнение. От двух других семейств подотряда отличается наличием адпроктеальной ареи, построенной тремя табличками.

З а м е ч а н и я. Первоначально семейство было основано на одном роде и четко отличалось от других семейств несколькими признаками: присутствием двух симметрично расположенных центральных табличек на нижней поверхности теки при полном отсутствии асимметрично расположенной аномалоцистидной таблички; наличием крупной центральной таблички на верхней поверхности теки, окруженной крупными маргинальными табличками, отделенными швом от нижних маргинальных, причем этот шов отделяет также нижнюю и верхнюю поверхности теки; было характерно также наличие адпроктеальной ареи [12]. Но новые находки показали, что эти признаки могли комбинироваться с признаками, характерными для других семейств. Так, у *Notocarpos* обнаружилась хорошо выраженная типичная аномалоцистидная табличка. У *Tasmanicytidium* имеется лишь одна центральная табличка на нижней поверхности. У *Mongolocarpos* gen. nov. верхняя поверхность теки была построена не менее чем десятком некрупных табличек и, видимо, не отделена от нижней поверхности единым швом. Если учесть, что сохранность многих представителей родов аномалоцистид не всегда полная и часто не очень хорошая, то разделение этого подотряда на семейства в дальнейшем может оказаться существенно иным.

Распространение. Нижний силур Тасмании и Монголии, верхний силур Австралии и нижний девон Новой Зеландии.

Род *Mongolocarpos* Rozhnov, gen. nov.

Название рода от Монголии и *carpos* греч. — плод.

Типовой вид — *Mongolocarpos minzhini* sp. nov.

Диагноз. Тека округло-прямоугольной формы с двумя почти одинакового размера (левая чуть уже) центральными табличками на нижней поверхности, с полукруглой адпроктеальной ареей из трех табличек, с 11 разного размера симметрично расположенными центральными табличками на верхней поверхности. Нижняя поверхность отделена от верхней хорошо выраженным перегибом, но не швом.

Состав. Типовой вид.

Сравнение. От трех других родов этого семейства хорошо отличается несколькими, а не одной центральной табличкой на верхней поверхности теки и загибанием маргинальных табличек с нижней стороны теки на верхнюю. Кроме того, от *Tasmanicytidium* отличается двумя, а не одной центральными табличками на нижней стороне теки; от *Notocarpos* — почти одинаковыми размерами обоих центральных табличек на нижней стороне теки, тогда как у сравниваемого рода левая табличка маленькая, представляющая собой как бы «отрезанный» левый угол правой, т. е. имеющая типичный «аномалоцистидный» облик.

Mongolocarpos minzhini Rozhnov, sp. nov.

Табл. III, фиг. 13

Вид назван в честь монгольского палеонтолога Ч. Минжина.

Голотип — ПИН, № 4325/5, внутреннее ядро теки; Западная Монголия, Монгольский Алтай, левый берег р. Буян-Тугол в 30 км выше г. Кобдо; верхний силур, нижний лудлов, ховдинские слои¹.

¹ Данные о возрасте вмещающих отложений любезно предоставлены Х. С. Розман.

Описание (рис. 3). Тека округло-прямоугольного очертания в плане, длиной 14 мм при максимальной ширине, расположенной в средней части теки чуть ближе к аулакофорному концу, ~12 мм. Нижняя сторона плоская, несколько вдавленная по краям. Верхняя сторона округло-выпуклая, с наибольшей высотой, расположенной в центральной части теки, ~3 мм. Теку окаймляют восемь маргинальных табличек, две адоральные, три таблички адпроктеальной ареи и пять табличек, охватывающих анус с верхней стороны теки (верхние адпроктеальные). В центральных частях теки располагаются верхние и нижние центральные таблички.

Маргинальных табличек по четыре с левой и с правой стороны теки. Из них наиболее крупными являются первые и вторые маргинали, зани-

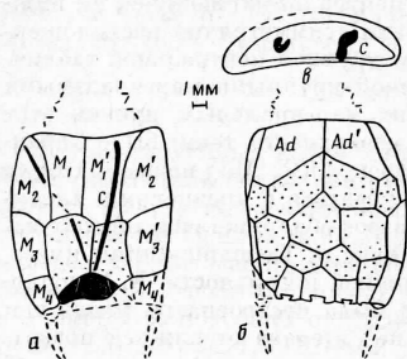


Рис. 3. *Mongolocarpus minzhini* sp. nov., голотип № 4325/5; а — нижняя поверхность теки, б — верхняя поверхность теки, в — поперечное очертание внутренней полости теки со стороны аулакофора (наружная линия — в середине теки, внутренняя — в месте вхождения аулакофора). Таблички адпроктеальной ареи зачернены, центральные таблички покрыты точками, остальные таблички оставлены белыми. Септа зачернена. Недостающие части показаны пунктиром. Обозначения: Ad — правая адоральная табличка, Ad' — левая адоральная табличка, M — правые маргинальные таблички, M' — левые маргинальные таблички, с — септа

мающие более половины нижней части теки, — их задние края заходят за середину теки. Первые маргинали вытянутые, соприкасаются одна с другой по медианной плоскости теки. Их передние части резко расширяются и оконтуривают снизу место вхождения аулакофора. На верхнюю часть теки первые маргинали не переходят. Задняя часть правой передней маргинали ровная, а левой — с небольшим заострением, расположенным ближе к медиальной плоскости. Вторые маргинали расположены по краям передней части теки. Они быстро расширяются от переднего конца, и ширина каждой из них становится равной примерно четверти ширины теки. Они загибаются по краям и переходят на верхнюю поверхность теки, но ширина каждой из них с верхней стороны не превышает 0,1 ширины теки. Третьи маргинальные таблички несколько уже и короче вторых, но также загибаются и переходят на верхнюю сторону теки. Четвертые маргинальные таблички являются самыми короткими: их длина не превышает 0,2 длины теки, но ширина их примерно такая же, как и третьих. Они, видимо, несли фасетки для причленения шипов, но отпечатки, указывающие на большую вероятность существования таких фасеток, сохранились лишь на правой маргинали.

Центральных табличек на нижней поверхности теки было, по-видимому, две. Хотя следы шва между ними на ядре теки плохо заметны, его наличие уверенно доказывается заострением на прилегающей задней части левой первой маргинальной таблички, явно соответствующим началу шва между центральными табличками. Таким образом, шов между центральными табличками располагался не на продолжении шва между первыми маргиналями, а слегка смещен влево, несколько нарушая двустороннюю симметрию нижней стороны теки. Это нарушение симметрии подчеркивается еще и тем, что правая центральная табличка заметно крупнее левой. Задняя часть центральных табличек граничит по вогнутой линии с адпроктеальной ареей, построенной тремя табличками, средняя из которых наиболее крупная. Две краевые таблички узкие. Граница левой из них едва заметна.

На нижней поверхности ядра теки хорошо заметен след гребневидной септы, протягивающийся от левой части передней стороны первой левой маргинали немного наискосок через правую часть левой центральной таблички к ее правому заднему углу. Менее заметен след второй гребневидной септы, выраженный как углубление на отпечатке внутренней поверх-

ности второй маргинали (проходит наискосок в ее передней части) и в левой части правой центральной таблички, где также проходит наискосок. При этом одно углубление является как бы продолжением второго, хотя они и разделены разрывом, так как на отпечатке правой первой маргинали углубление не выражено.

Верхняя поверхность теки округло-выпуклая, построенная в основном центральными табличками, расположенными почти симметрично по отношению к медиальной плоскости теки. Большинство намечающихся отклонений от двусторонней симметрии, видимо, связаны с некоторой сдвигленностью теки и нечеткостью некоторых границ между табличками на ядре теки. Обе адоральные таблички крупные, достигают $\frac{1}{3}$ длины теки, сходной пятиугольной формы, но левая кажется немного более крупной. Анус с верхней стороны окаймлен пятью небольшими табличками, самая крупная из которых средняя. Для заднего края трех средних из этих табличек характерны трапециевидные выемки. Возможно, такие же выемки были и на обеих крайних из этих пяти табличек. Центральные табличек 11. Они расположены тремя поперечными рядами более или менее двусторонне-симметрично. В переднем ряду четыре таблички, две средние из которых намного крупнее краевых и углом направлены вперед. Средний ряд из трех крупных табличек, среди которых несколько выделяется формой и размерами расположенная в центре. В заднем ряду четыре небольших таблички.

М а т е р и а л. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Иванов П. П. Первичная и вторичная метамерия тела // Журн. общ. биологии. 1944. Т. 5. № 2. С. 61–95.
2. Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и полухордовые. М.: Наука, 1978. 166 с.
3. Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Низшие хордовые. М.: Наука, 1978. 166 с.
4. Малахов В. В. Проблема происхождения иглокожих // Тез. докл. V Всесоюз. симпоз. по иглокожим. Львов, 1983. С. 41–42.
5. Малахов В. В. Проблема происхождения иглокожих в свете данных по их эмбриональному развитию // Тез. докл. VI Всесоюз. симпоз. по иглокожим. Таллин, 1987. С. 57–59.
6. Янниль Р. М. Находки скелетных элементов редких иглокожих в ордовике и силуре Прибалтики // Тез. докл. V Всесоюз. симпоз. по иглокожим. Львов, 1983. С. 51–52.
7. Рожнов С. В. Сравнение планов строения хомалозой и радиально-симметричных иглокожих // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1986. Т. 61. Вып. 4. С. 150.
8. Рожнов С. В. Метамерия и радиальная симметрия иглокожих // Тез. докл. VI Всесоюз. симпоз. по иглокожим. Таллин, 1987. С. 77–78.
9. Светлов П. Г. О первичной гетерономии состава тела позвоночных // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1957. Т. 34. № 2. С. 3–22.
10. Федотов Д. М. К вопросу о гомологии целомов иглокожих, кишечножаберных и хордовых // Изв. Биол. н.-и. ин-та и биол. станции при Пермском ун-те. 1923. Т. 2. Вып. 1. С. 1–11.
11. Caster K. E. A new Silurian carpodid echinoderm from Tasmania and a revision of the Allanicystidiidae // Alcheringa. 1983. № 7 (3–4). P. 321–335.
12. Caster K. E., Gill E. D. Family Allanicystidiidae Caster et Gill, new family // Treatise on invertebrate paleontology. Pt. S. Echinodermata 1. N. Y.: Lawrence: Geol. Soc. America – Univ. Kansas Press, 1967. № 2. P. S561–S564.
13. Jaekel O. Über Carpoideen, eine neue Klasse von Pelmatozoen // Z. Dtsch. geol. Ges. 1901. № 52. S. 661–577.
14. Jefferies R. P. S. Some fossil chordates with echinoderm affinities // Sympos. Zool. Soc. London 1967. № 20. P. 163–208.
15. Jefferies R. P. S. The Ordovician fossil Lagynocystis pyramidalis (Barrande) and the ancestry of amphioxus // Philos. Trans. Roy. Soc. London. B. 1973. V. 265. № 871. P. 409–469.
16. Jefferies R. P. S. The Ancestry of the vertebrates. L.: British Museum (Natur. History), 1986. 376 p.
17. Philip G. M. Carpodides – echinoderms or chordates? // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 1979. № 54. (4). P. 439–471.
18. Philip G. M. Notocarpos garatti gen. et. sp. nov., a new Silurian mitrate carpodid from Victoria // Alcheringa. 1981. № 5. P. 29–38.
19. Sprinkle J. Morphology and evolution of blastozoan echinoderms // Museum Compar. Zool. Harvard Univ. Spec. Publ. 1973. 284 p.

20. *Ubaghs G.* Sur la nature de l'organe appelé tige ou pédoncule chez les carpoïdes *Cornuta et Mitrata* // *C. r. Acad. sci.* 1961. T. 253. P. 2738-2740.
21. *Ubaghs G.* *Stylophora* // *Treatise on invertebrate paleontology. Pt S. Echinodermata* 1. N. Y.; Lawrence: Geol. Soc. America - Univ. Kansas Press, 1967. № 2. P. S495-S565.
22. *Ubaghs G.* Réflexions sur la nature et la fonction de l'appendice articulé des carpoïdes *Stylophora (Echinodermata)* // *Ann. paléontol.* 1981. № 67. P. 1-14.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
10.X.1988

Объяснение к таблице III

Фиг. 1-9. *Babinocystis dilabidus* sp. nov.; 1а-в - голотип № 4125/373, глоссальный шип: 1а - спереди, 1б - сверху, 1в - слева; 2а, б - экз. № 4125/374, дигитальный шип: 2а - справа, 2б - спереди; 3-6 - булавовидные отростки; 3 - экз. № 4125/378, 4 - экз. № 4125/376, 5 - экз. № 4125/377, 6 - экз. 4125/375; 7а, б - экз. № 4125/381, стилокон: 7а - слева, 7б - сверху; 8а, б - экз. № 4125/380, стилокон: 8а - слева, 8б - сверху; 9а, б - экз. № 4125/372, маргиналь: 9а - снизу, 9б - сочленовная фасетка. Все из волховского горизонта востока Ленинградской обл. (1, 2, 6 - карьер близ д. Бабино, 3, 7, 8 - устье р. Лыны, 4 - р. Волхов, 5 - Путиловские ломки, 9 - правый берег р. Волхов близ д. Симонково).

Фиг. 10, 11. *Babinocystis* sp.; 10а, б - экз. № 4125/382, стилокон: 10а - слева, 10б - сверху; 11 - экз. № 4125/383, булавовидный отросток; Псковская обл., д. Мишина Гора; средний ордовик, ласнамягиский горизонт.

Фиг. 12.? *Babinocystis* sp., экз. № 4125/379, стилокон: 12а - слева, 12б - сверху; правый берег р. Волхов близ д. Симонково; нижний ордовик, латорпский горизонт.

Фиг. 13. *Mongolocarpos minzhini* sp. nov., голотип № 4325/5, внутреннее ядро теки: 13а - сверху, 13б - снизу, 13в - сзади; Монголия, Монгольский Алтай, левый берег р. Буян-Тугол в 30 км выше г. Кобдо; верхний силур, лудлов.

Фиг. 1-6, 9а, 11 - ×3, фиг. 7, 8, 10, 12 - ×12, фиг. 9б - ×6, фиг. 13 - ×4.

