ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ И СОВРЕМЕННЫХ ИГЛОКОЖИХ



ПОСВЯЩАЕТСЯ
Роману Федоровичу Геккеру



ACADEMY OF SCIENCES OF THE ESTONIAN SSR
INSTITUTE OF GEOLOGY
ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
SCIENTIFIC COUNCIL ON THE PROBLEM
"PATH AND PATTERNS OF HISTORICAL DEVELOPMENT
OF ANIMAL AND PLANT ORGANISMS"

FOSSIL AND RECENT ECHINODERM RESEARCHES

Tallinn 1989

АКАДЕМИЯ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ГЕОЛОГИИ
АКАДЕМИЯ НАУК СССР
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ «ПУТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ И РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ»

ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ И СОВРЕМЕННЫХ ИГЛОКОЖИХ

Таллинн 1989

УДК 563.9+593.9

Редакционная коллегия:
Д. Л. Кальо (ответственный редактор), С. В. Рожнов, А. Н. Соловьев,
Г. А. Стукалина, Л. М. Хинтс (секретарь)

В книге опубликованы статьи, освещающие результаты изучения иглокожих советскими палеонтологами и зоологами. Описан ряд новых таксонов разного ранга вымерших и современных представителей этого типа животных. Рассмотрены общие проблемы происхождения, систематики, филогении и экологии иглокожих, а также их стратиграфического значения и истории изучения. Книга, отражающая основные направления исследований ископаемых иглокожих и ряд направлений изучения современных представителей этой группы в СССР, посвящена известному палеонтологу — специалисту по иглокожим, основателю школы советских палеоэкологов Роману Федоровичу Геккеру.
Фототабл. 19, рис. 81, библ. 287 назв.

П $\frac{2002000000-35}{M\,906(15)-89}$ 14—89

© Академия наук Эстонской ССР, 1989 г.

ОТ РЕДКОЛЛЕГИИ

Книгу по древним и современным иглокожим ее авторы с любовью и глубоким уважением посвящают Роману Федоровичу Геккеру в канун его 90-летия.

Р. Ф. Геккер очень много сделал для нашей науки. Он — один из старейших и известнейших палеонтологов мира. Основная область его научной деятельности — палеоэкология. Р. Ф. Геккер — один из создателей этой отрасли палеонтологии, глава советской школы палеоэкологов. Первой его палеоэкологической работой была статья «Палеобиологические наблюдения над нижнесилурийскими беспозвоночными», опубликованная в 1928 г. Разработанный Р. Ф. Геккером комплексный литолого-палеоэкологический метод исследования бассейнов геологического прошлого послужил основой для изучения морских и озерных отложений многих геологических систем в разных частях нашей страны. Это прежде всего девон и карбон Русской платформы, юра Кара-Тау, палеоген Ферганы. Учениками и последователями Романа Федоровича изучены отложения древних бассейнов на территории Прибалтики, Сибири, Урала и других регионов.

Уже в 1933 г. Р. Ф. Геккером были опубликованы «Положения и инструкция для исследований по палеоэкологии» — первое в мировой литературе руководство такого содержания, которое впоследствии было переработано и вышло еще двумя изданиями. Вышедшая в 1957 г. книга Р. Ф. Геккера «Введение в палеоэкологию» была переведена на французский, английский, китайский и японский языки.

В 1983 г. в Лионе состоялся 1-й Международный палеоэкологический конгресс; организаторы конгресса посвятили его Роману Федоровичу Геккеру в знак его больших заслуг перед этой наукой.

Палеоэкология — главная, но не единственная область научных интересов Р. Ф. Геккера. В кратком очерке невозможно охарактеризовать многогранную деятельность Романа Федоровича, поэтому мы скажем лишь об основных наиболее ярких ее чертах.

Р. Ф. Геккер — неутомимый полевой исследователь, много и детально работавший на Русской платформе, на Урале, в Средней Азии и Сибири. Но, наверное, немногие знают, что в 1938 г. он организовал и возглавил очень трудную экспедицию за мамонтом на остров Врангеля. Информация о находке трупа мамонта оказалась ошибочной. Но участники этой экспедиции были не только энтузиастами, но и хорошими специалистами в разных областях. За очень короткий срок они много сделали для познания фауны, флоры и геологического строения острова Врангеля. Результаты этих исследований были опубликованы в двух книгах, обобщивших первые научные данные о природных ресурсах труднодоступного уголка нашей страны.

Много сил и времени Роман Федорович Геккер отдает педагогической работе и пропаганде палеоэкологических методов. Он долгое время читал курс палеоэкологии в Московском государственном университете, выезжал для чтения курсов лекций в другие города СССР и за границу — в Китай и во Францию, выступал с докладами палеоэколо-

гического содержания в Польше, Венгрии, Англии и Чехословакии. Очень важную роль играют организуемые по его инициативе выездные палеоэкологические сессии, которые проходили в Прибалтике, Приуралье, Крыму, Молдавии и Средней Азии.

Роман Федорович очень много делает для охраны природы, прежде всего для охраны памятников неживой природы.

Более полувека назад, в 1938 г., Р. Ф. Геккер явился одним из инициаторов создания Секции земной коры Всероссийского общества охраны природы. Ее председателем стал А. Е. Ферсман, а ученым секретарем — Р. Ф. Геккер. Работа этой секции по существу положила начало деятельности по охране геологических и палеонтологических объектов в нашей стране. В 1974 г. Р. Ф. Геккер организовал и возглавил Секцию по охране уникальных и ценных палеонтологических объектов Всесоюзного палеонтологического общества (в настоящее время — Секция по охране палеонтологических памятников), а с 1984 г. он является ее почетным председателем.

В 1951 г. им (вместе с В. А. Варсанофьевой) была написана на эту тему популярная книжка. Будучи естествоиспытателем в самом высоком смысле этого слова, Р. Ф. Геккер не может без боли воспринимать варварское и безответственное отношение к уникальным природным объектам. Много лет тому назад он глубоко вник в проблему Байкала и внес свою лепту в дело его защиты, активно сотрудничая с людьми, занимавшимися этой проблемой в те трудные годы. Это пример высокой принципиальности и большого гражданского мужества.

Необходимо упомянуть и еще об одной стороне деятельности Романа Федоровича Геккера — истории науки. В 1956 г. вышла из печати его «Повесть о палеонтологах середины прошлого столетия», а в 1971 г. — «Повесть о Николае Федоровиче Погребове». И, наконец, Р. Ф. Геккер подготовил книгу «На силурийском плато» (1987 г.), в которую вошли в переработанном виде две первые повести, дополненные новыми главами. Эти исторические работы очень удались Роману Федоровичу. Когда читаешь их, то видишь живых людей, будь то его учителя и современники или ученые XIX века, стоявшие у истоков русской палеонтологии: А. Ф. Фольборт, Э. И. Эйхвальд, Х. И. Пандер, С. С. Куторга, Ф. Б. Шмидт. Совершенно очевидно, что дело здесь не только в большом интересе к историческому прошлому и значению преемственности в научном творчестве разных поколений. Р. Ф. Геккер работал над этими произведениями с большим вдохновением, в них проявился его незаурядный литературный талант.

Из книг Романа Федоровича Геккера, а также из его увлекательных устных рассказов становится понятным, почему он с юных лет заинтересовался изучением ископаемых иглокожих. Это произошло в 1913—1914 гг., когда он мальчиком проводил летние каникулы в небольшом эстонском поселке Мерикюла, расположенном недалеко от устья р. Нарвы. Здесь в обрывах глинта в ордовикских отложениях им были сделаны первые находки окаменелостей, а иглокожие (и там, и позднее на Волхове) привлекли его своей красотой и загадочностью. Воспоминания и размышления по этому поводу мы найдем в очерке Р. Ф. Геккера «Слово об иглокожих и иглокожниках», помещенном в настоящем сборнике.

Первая статья Р. Ф. Геккера по иглокожим была опубликована в 1923 г. Это была его дипломная работа «Эхиносфериды русского силура», которая не только дала представление о морфологии и система-

тическом составе цистоидей родов *Echinosphaerites* и *Heliocrinites**, но и благодаря точной привязке к слоям внесла заметный вклад в стратиграфию ордовика Волховского района.

Число опубликованных Р. Ф. Геккером работ по иглокожим сравнительно невелико, но все они являются образцовыми как по тщательности морфологического анализа, так и по оригинальности выводов, к которым он пришел в результате изучения представителей ряда вымерших классов.

Самыми интересными среди этих работ являются, пожалуй, его монография (1940 г.), а также две предшествовавшие ей статьи (1938 г.). В этих работах он блестяще разобрался в систематической принадлежности ископаемых, ошибочно объединенных О. Иекелем в один род *Rhipidocystis*.

Роман Федорович Геккер показал, что эти остатки на самом деле принадлежат животным, относящимся к четырем родам: собственно *Rhipidocystis, Bockia* (класс Eocrinoidea), *Dendrocystites*** (класс Carpoidea) и *Volchovia* (класс Ophiocistia). Об истории этого кропотливого исследования читатель тоже может узнать из очерка «Слово об иглокожих...».

В своей книге Р. Ф. Геккер описал и проанализировал также представителей рода *Agelacrinites* из класса Edrioasteroidea (описание *Agelacrinites* из девона Главного девонского поля было опубликовано им позже, в 1941 г.). Роль эдриоастероидей в своеобразных сообществах организмов, связанных с фацией гладкого каменного дна, отражена им в работах 1935, 1960 и 1983 гг.

В некоторых его работах описан уникальный по сохранности материал, например *Protocrinites* со стеблем в приросшем состоянии (Е. Л. Геккер, Р. Ф. Геккер, 1957).

Очень важно, что в той или иной форме палеоэкологический аспект присутствует почти во всех работах Р. Ф. Геккера по иглокожим — это и реконструкции образа жизни на основе морфофункционального анализа, и оценка отношения организмов к определенным факторам среды.

Когда в 50-х годах было принято решение об издании многотомного справочника «Основы палеонтологии», Роман Федорович взял на себя нелегкий труд главного редактора тома, посвященного иглокожим (в него вошли также разделы по гемихордовым, погонофорам и щетинкочелюстным). В этом томе, опубликованном в 1964 г., Р. Ф. Геккер — автор многих разделов, относящихся к подтипу Pelmatozoa.

Работы Р. Ф. Геккера по ископаемым иглокожим получили всемирное признание — ссылки на них мы встречаем во многих статьях советских и зарубежных палеонтологов и во всех крупных сводках и учебниках второй половины текущего века.

Большое влияние Р. Ф. Геккера на исследования по иглокожим ощущается не только в Палеонтологическом институте АН СССР, где по его инициативе постепенно сформировалась группа по их изучению, но и в других учреждениях нашей страны. Эти работы пользуются его неизменной поддержкой.

Несколько лет Р. Ф. Геккер возглавлял комиссию по иглокожим Научного совета АН СССР по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов». Эта комиссия

---

* В этой работе род *Heliocrinites* фигурирует под названием *Caryocystites*.

** Вид *Dendrocystites kuckersiana*, описанный Романом Федоровичем в этой работе, был позднее отнесен к новому роду, названному в его честь — *Heckericystis* Gill *et* Caster, 1960.

совместно с другими организациями страны провела с 1971 по 1987 г. шесть всесоюзных симпозиумов по иглокожим, заседания которых проходили в различных городах Советского Союза.

Тематика статей предлагаемого читателю сборника отражает основные направления исследований ископаемых иглокожих и некоторые направления изучения современных представителей этого типа животных в нашей стране. Ряд авторов является учениками Р. Ф. Геккера. Большинство из них в разные периоды были связаны с ним по работе.

Редколлегия выражает благодарность Т. Н. Бельской и А. В. Лапо за ценные замечания, а Л. Липперт — за изготовление рисунков к ряду статей.

СПИСОК ТРУДОВ Р. Ф. ГЕККЕРА, ПОСВЯЩЕННЫХ ИГЛОКОЖИМ

Эхиносфериды русского силура // Тр. Геол. минер. муз. Росс. Акад. наук. 1923. Т. IV, вып. 1 (1919—1923). С. 1—63.

Палеобиологические наблюдения над нижнесилурийскими беспозвоночными, I // Ежегодник Русск. Палеонтол. об-ва. 1928. Т. VII (1927). С. 47—86.

Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного девонского поля // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1935. Т. IV. С. 159—280.

Жизнь в девонском море // Изд. Палеонт. музея АН СССР. 1935. С. 1—68.

Новый представитель класса Ophiocistia Sollas (Volchovia n. g.) из нижнего силура Ленинградской области и изменение диагноза этого класса // Докл. АН СССР. 1938. Т. XIX. С. 426—428.

Новые данные о роде *Rhipidocystis* Jkl (отряд Digitata n. o., класс Carpoidea Jkl) и новый род *Bockia* n. g. (подкласс Eocrinoidea Jkl, класс Crinoidea Mill) из нижнего силура Ленинградской области СССР и Эстонии // Докл. АН СССР. 1938. Т. XIX, № 5. С. 421—425.

Carpoidea, Eocrinoidea и Ophiocistia нижнего силура Ленинградской области и Эстонии // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР. 1940. Т. IX, вып. 4. С. 5—82.

Agelacrinites из отложений Главного девонского поля // Фауна Главного девонского поля. 1941. Т. I. С. 319—322.

О новом виде рода *Protocrinites* Eichwald // Ежегодник Всесоюзн. палеонт. об-ва. 1957. Т. XVI. С. 274—278 (совместно с Е. Л. Геккер).

Новые данные о роде *Achradocystites* (Echinodermata, Paracrinoidea) // Тр. Ин-та геол. АН ЭССР. 1958. Т. III. С. 145—163.

Ископаемая фация гладкого каменного морского дна (к вопросу о типах каменного морского дна) // Тр. Ин-та геологии АН ЭССР. 1960. Т. V. С. 119—227.

Класс Carpoidea. Карпоидеи // Основы палеонтологии. Иглокожие, гемихордовые, погонофоры и щетинкочелюстные. М.: Недра, 1964. С. 23—28.

Класс Thecoidea. Текоидеи (Edrioasteroidea. Эдриоастероидеи) // Там же, с. 28—30.

Класс Cystoidea. Цистоидеи // Там же, с. 30—45.

Класс Blastoidea. Бластоидеи // Там же, с. 45—52.

Класс Eocrinoidea. Эокриноидеи // Там же, с. 52—53.

Класс Paracrinoidea. Паракриноидеи. // Там же, с. 53—54.

Класс Crinoidea. Морские лилии. Систематическая часть // Там же, с. 80—105 (Совместно с Ю. А. Арендтом).

Класс Ophiocistia. Офиоцистии // Там же, с. 105—108.

Класс Holothuroidea. Голотурии // Там же, с. 192—197 (Совместно с З. И. Барановой).

Тафономические и экологические особенности фауны и флоры Главного девонского поля // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР. 1983. Т. 190. 141 с.

СЛОВО ОБ ИСКОПАЕМЫХ ИГЛОКОЖИХ И ИГЛОКОЖНИКАХ

Р. Ф. ГЕККЕР

Из ископаемых беспозвоночных мне, студенту, больше всего понравились иглокожие, которые как бы сами просили, чтобы их собирали. В отвалах глинистых известняков, не шедших в дело, — в ломках в ордовике по берегам р. Волхов — их лучше всего было собирать в дождливую погоду, когда известняк темнел, а мокрые белые остатки кальцитовых цистоидей резко выделялись на его темном фоне. Это увидел также петербургский хирург, ставший затем палеонтологом и на этом основании членом-корреспондентом Академии наук А. Ф. Фольборт, который родился ровно на 100 лет раньше меня на рубеже двух столетий. Первые научные работы, как его, так и моя, были посвящены ордовикским цистоидеям (в 1842 году Фольборта, а в 1923 г. — моя).

Об этом интересном для нас ученом прошлого столетия, который усердно собирал и изучал окаменелости в окрестностях Петербурга, а также о его сверстниках, других палеонтологах и геологах этого города мною в 1956 году была опубликована повесть, так как мне удалось найти квартиру Фольборта и его потомков, а в ней сохранившуюся его библиотеку и часть переписки. Эта повесть в расширенном виде еще раз увидела свет в 1987 году в «Очерках по истории геологических знаний». Другим таким человеком, описавшим в прошлом столетии фауну иглокожих (морских лилий и одну морскую звезду) из среднего карбона окрестностей Москвы (из знаменитого Мячкова), был Г. А. Траутшольд, о котором я ничего рассказать не могу. Видимо, о нем ничего не было напечатано. А сам Траутшольд в конце жизни вернулся в Германию.

Особое место среди палеонтологов прошлого столетия занимал Э. Эйхвальд, который был трижды доктором наук, профессором по очереди нескольких университетов, Горного института и Военно-хирургической академии. Э. Эйхвальд интересовался многими вопросами, но основной его интерес был связан с изучением ископаемых животных и растений. Будучи очень плодовитым автором в их описании и изображении, он напечатал огромный труд «Палеонтология России» (2 тома) и «Lethaea rossica» (на французском языке, 3 тома). Оба сочинения с большими атласами. В эти сводки входят также иглокожие. Желая охватить колоссальный палеонтологический материал, Эйхвальд работал поспешно и многие описанные им формы потребовали переизучения.

Крупный ученый, впоследствии академик, Фридрих Богданович Шмидт, уроженец Эстляндии, основатель стратиграфии петербургского и эстляндского ордовика и силура, дал хорошие описания небольшого материала по иглокожим с этой территории, но сам, как и Фольборт, переключился в последующие годы исключительно на изучение трилобитов Эстляндии, которых было очень много. Так, трилобитам Ф. Шмидт посвятил монографию, состоящую из многих выпусков, под названием «Ревизия восточнобалтийских трилобитов», на которую у него ушло 30 лет.

За это время, особенно за вторую половину прошлого столетия, в геологическом музее Академии наук, директором которого был тогда Шмидт, и в местном музее (Landesmuseum) Ревеля, теперь Таллинна, коллекциями которого он также располагал, накопился никем не изученный материал по иглокожим ордовика, требовавший обработки. Шмидт заинтересовал им немецкого палеонтолога из Грейфсвальдского университета О. Иекеля, который занимался иглокожими.

Иекель приехал в Россию и увидел в обоих музеях интересный материал по цистоидеям и криноидеям, а также другим иглокожим, не укладывавшийся в рамки установленных к тому времени классов палеозойских иглокожих. С благословения Шмидта он увез его в Грейфсвальд. Иекель ездил также в Москву, но Траутшольда там уже не было и, по-видимому, проф. А. П. Павлов передал ему хранившийся в университете материал по иглокожим.

Однако много ли у читающего лекции профессора высшей школы времени для обработки палеонтологических коллекций? Конечно, прежде было больше, чем сейчас, и Иекель мог выпустить на рубеже столетий (в 1899 году) большой том «Stammesgeschichte der Pelmatozoen», часть I. Текоидеи и цистоидеи. Второй том должен был быть посвящен криноидеям. Значительно бóльшая работа над морскими лилиями, чем над цистоидеями, оттягивала ее окончание, к тому же Иекель стал заниматься изучением других животных, а именно ископаемых позвоночных. Не видя конца полной обработке морских лилий, Иекель напечатал в 1918 г. нечто вроде предварительного их описания «Phylogenie und System der Pelmatozoen». Для иглокожих, которые не могли быть помещены в известные в то время классы Pelmatozoa, Иекель в том же году в отдельной статье установил новый класс иглокожих — Carpoidea. Часть особенно трудно определимых остатков из нашего ордовика Иекель послал для опознания крупному английскому специалисту по иглокожим Ф. Безеру (Bather). Тот их коротко описал и позже, в начале 30-х годов, прислал мне.

В студенческие годы я довольно часто выезжал для сбора ордовикских окаменелостей на упомянутые отвалы ломок глауконитовых известняков на р. Волхов, где находил также остатки плоских чашечек каких-то иглокожих, которые Иекель отнес к своему новому классу Carpoidea. Эти места были тогда особенно богаты окаменелостями. Я расхваливал их, в результате чего ими заинтересовались зоолог из лаборатории академика Д. Н. Насонова Д. М. Федотов и энтомолог А. В. Мартынов из Зоологического института Академии наук (в дальнейшем они перешли работать в наш Палеонтологический институт).

Оба посетителя Волхова были глубоко разочарованы тем, что здесь увидели. Видимо, они думали, что мы работаем наподобие энтомологов: стукнем молотком по камню (как они махнут сачком) и сразу же выскочит чистенькая окаменелость.

На Волхове петербургским геологом В. В. Ламанским были подробно изучены глауконитовые и ортоцератитовые известняки, а лежащую выше толщу известняков мощностью более 40 м еще никто не изучал. Послойное их изучение и сбор фауны как будто специально были оставлены для меня. В них на двух стратиграфических уровнях я нашел цистоидей: эхиносферитов и кариоцистит0в, показавших, что эта толща принадлежит двум горизонтам разреза ордовика — не только эхиносферитовым слоям, а также и кукерским (но без горючего сланца-кукерсита). Работа по этим цистоидеям была мною опубликована в 1923 году. В этих известняках я нашел также чашечки загадочных иглокожих огурцевид-

ной формы, которые оказались и в коллекции, полученной Иекелем от Шмидта*. Иекель и Безер приняли огурцевидные образования за одну из частей особого иглокожего *Rhipidocystis*, к которому они относили также и другие фрагментарные остатки. Мне удалось установить, что к *Rhipidocystis* были причислены представители совершенно разных форм, даже различных подтипов: приставших чашечкой к морскому дну, свободно лежавших на нем, а также ползавших по дну. Разобраться в этом иглокожном «хаосе» мне очень помогло то, что профессор Тартуского университета А. Эпик прислал мне в свое время для обработки все, что по этим иглокожим было собрано в Эстонии. Попутно скажу, что, несмотря на то, что в то время между Советской Россией и Эстонией проходила государственная граница, я вел оживленную переписку и обмен работами с эстонскими стратиграфами и палеонтологами, вначале с Хендриком Беккером, затем с Арминым Карловичем Эпиком. Неожиданно я получил письмо на немецком языке и оттиск статьи, дополняющей мою статью об эхиносферидах, от тогда мне совершенно незнакомого Яансон-Орвику. Это был Карл Карлович Орвику, который впоследствии стал моим другом. После отъезда Эпика я переписывался, а затем и виделся с Артуром Луха, который показал мне разрезы ордовика Эстонии.

Вернемся к теме. Только в 1940 году я смог опубликовать работу об этих «сборных» иглокожих. Их отдельные части «разошлись» по эокриноидеям и карпоидеям, а «чашечка» принадлежала еще очень мало известному в то время классу офиоцистий. Это иглокожее я назвал *Volchovia* в честь Волхова, входившего в старинный водный путь «из Варяг в греки», с городом Великий Новгород в его истоке из оз. Ильмень и древней крепостью Старая Ладога в нижнем течении. *Volchovia* остается единственным представителем класса офиоцистий, найденным в нашей стране. О двух других офиоцистиях, хранящихся в Британском музее, однажды напечатал статью Д. М. Федотов; о плохих остатках еще одной — франкфуртский палеонтолог Рудольф Рихтер. Вот и все. Так скудна бывает палеонтологическая летопись!

То, что мне удалось разобраться в этих редких иглокожих, а Иекелю и Безеру — нет, было связано с тем, что у меня имелся значительный материал по ним, часть которого я собрал сам. В годы, когда работали они, никакой тафономии (науки о закономерностях захоронения органических остатков), которую «учредил» наш палеонтолог и писатель И. А. Ефремов, не существовало. Наши же научные предки те органические остатки, которые лежали вместе, соединяли воедино.

Находясь в Академии наук и ее Геологическом музее, я поставил перед собой задачу получить обратно из-за границы в обработанном или необработанном виде то, что в прошлом столетии увез из нашей страны Иекель. С тех пор, правда, прошли многие годы, десятилетия. Написал об этом письмо Иекелю. Получил от него, однако, немного. Остальные образцы Иекель либо оставил у себя для окончательной их обработки, либо их уже не существовало. Вскоре у Иекеля истек срок профессуры (в Западной Европе давно существует такой порядок), после чего он уехал в Китай, увезя с собой несколько ящиков с окаменелостями (о чем мне позже сообщили из Грейфсвальда). Чувствовал он себя еще бодро, и Китай интересовал его не только с палеонтологической стороны. Однако вскоре было получено известие о его смерти.

Очень теплый очерк о его жизни напечатал известный венский профессор О. Абель в основанном им издании «Palaeobiologica», из которого я

* Огурцевидных иглокожих я показывал Н. Н. Яковлеву и академику А. П. Карпинскому, но они говорили, что таких никогда не видели.

узнал, что Иекель был не только палеонтологом, но и художником. У Абеля я прочитал, что немецкая «Paläontologische Gesellschaft», собираясь, как и сессии ВПО, поочередно в разных городах, назначила на определенный день экскурсию. Иекель на нее не явился, но участники экскурсии увидели его рисующим на одной из живописных улочек этого города. Что же приключилось с Иекелем в Китае? Абель об этом не написал, и я узнал о причине его смерти только в 1958 году, когда находился в Китае. Оказалось, что он сильно простудился на улицах Пекина во время зарисовок зданий китайской архитектуры. Я понял, что он, будучи художником, не мог их не рисовать, несмотря на стужу. Пекин, как известно, плохо приспособлен к холоду, и осенью его продувают холодные ветры из пустыни Гоби. А что касается того, что Иекель не мог не рисовать в Пекине, то я тоже по возвращении из Китая не мог не написать о том, что любопытного я, европеец, увидел там. И я написал о нем целую книгу под названием «Китай глазами палеонтолога», рукопись которой давно лежит у меня в столе и так, по-видимому, и будет лежать.

В заключение расскажу о профессоре палеонтологии Горного института Николае Николаевиче Яковлеве — первом исследователе ископаемых иглокожих в наше время, которого я знал очень хорошо, так как был его «наследником» не только по иглокожим, но и по вопросам палеоэкологии, которую раньше называли палеобиологией. Н. Н. Яковлев был моим учителем вдвойне. Когда он был в преклонном возрасте, я, можно сказать, «опекал» его печатные работы по ископаемым иглокожим и палеоэкологии (начиная с большой работы о морских лилиях палеозоя) совместно с А. П. Ивановым (отцом Елены Алексеевны Ивановой). Как известно, палеоэкологические вопросы Н. Н. Яковлев обсуждал сперва на кораллах ругозах (рост чашечки в связи с боковым приростанием) и брахиоподах (форма раковины также в связи с приростанием). Морфологией ископаемых иглокожих в связи с их биологией он занялся позднее. Читая лекции по палеонтологии в Горном институте (где он заведовал кафедрой палеонтологии), Н. Н. Яковлев всегда имел очень серьезный (я бы даже сказал, довольно угрюмый) вид. Переходя же к биологическим вопросам, он начинал улыбаться и всем становилось видно, как они ему нравятся. И Палеонтологическое общество, основанное в 1916 году, которое Н. Н. Яковлев долго возглавлял, было основано для изучения ископаемых остатков организмов с биологических позиций. В речи на открытии общества Н. Н. Яковлевым была намечена широкая программа исследований, включающая детальное изучение морфологии скелетных остатков и оценку особенностей их строения с точки зрения приспособленности к тому или иному образу жизни. Выводы об образе жизни ископаемых беспозвоночных Н. Н. Яковлев считал необходимым проверять, изучая породы, заключающие остатки организмов.

Назвать Н. Н. Яковлева главой иглокожников в то время было нельзя, потому что других палеонтологов, занимавшихся этой группой животных, почти не было (не то, что сейчас). Но он был главой всех палеонтологов в нашей стране. В других же странах Н. Н. Яковлев особенно ценил проф. Иекеля, о котором мы уже говорили. В конце своей жизни он дважды издал книгу «Организм и среда», в которой собраны многие его статьи, и опубликовал «Воспоминания геолога-палеонтолога». Вышла из печати и академическая библиографическая брошюра, содержащая очерк о нем, написанный Ю. А. Арендтом, и другие статьи. Таким образом о Н. Н. Яковлеве есть что почитать.

О ПРОФЕССОРЕ МОРТЕНСЕНЕ

Р. Ф. ГЕККЕР

В 1928 году, когда в Академии наук еще не было Палеонтологического института, а на Тучковой набережной в Ленинграде был единый Геологический музей, ко мне пришел (наверно, в сопровождении А. М. Дьяконова, занимавшегося в Зоологическом музее иглокожими) гость из Копенгагена. Это был датский зоолог профессор Теодор Мортенсен, крупный знаток морских ежей. Он интересовался ордовикским родом *Bothriocidaris,* немногочисленный материал по которому имелся в академических коллекциях и находился тогда у меня. Это был самый древний морской еж или не совсем морской еж. Так тогда стоял вопрос. Несколько раз Мортенсен приходил в мою комнату, где рассматривал под бинокуляром и зарисовывал эти чрезвычайно редкие находки.

Профессор Мортенсен был небольшого роста, одет скромно, в темно-серый пиджачок. И лицо его было очень скромным. В моем представлении оно не увязывалось с тем, что он являлся мировой величиной по морским ежам, совершал крупные и далекие экспедиции в индонезийские моря, которые, как я слыхал, особенно богаты иглокожими (об этом говорил А. М. Дьяконов в Зоологическом музее в день своего юбилея). Мортенсену во что бы то ни стало надо было увидеть своими глазами и изучить нашего *Bothriocidaris'a* с Силурийского плато, так как он замыслил написать всеобъемлющую монографию по всем известным морским ежам, а *Bothriocidaris,* как я уже сказал, был самым древним. И действительно, с 1928 года начали выходить большого формата тома этой грандиозной монографии, публикация которой закончилась в 1951 году.

О наших ботриоцидарисах Мортенсен сразу же напечатал одну за другой и прислал мне две статьи; эти материалы потом были включены во второй том монографии под громким названием отряда Bothriocidaroida. Когда в 1940 году была опубликована моя статья о загадочном иглокожем из ордовика — «*Rhipidocystis*» Иекеля, я послал ее Мортенсену в обмен на его статьи. В ответ пришло письмо с его мнением о «превращении», которое этому «роду» пришлось претерпеть в моих руках.

Много позднее Р. М. Мянниль обрадовал ученый мир описанием новых, эстонских находок ботриоцидарисов исключительной сохранности (к тому же искусно отпрепарированных), так что — хотим мы этого или не хотим — старые и в свое время уникальные находки этого древнего ископаемого «потеряли» в цене и в уважении к ним.

ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ИГЛОКОЖИХ В СВЕТЕ ДАННЫХ ПО ИХ ЭМБРИОНАЛЬНОМУ РАЗВИТИЮ

В. В. МАЛАХОВ

Иглокожие представляют собой наиболее типичную группу вторичноротых животных, которые характеризуются радиальным дроблением яйца, энтероцельным способом закладки целомической мезодермы, последующим расчленением целомических производных на 3 пары целомов: диссимметричную преоральную пару (левый целом большой, правый маленький), посторальную пару, обычно связанную со щупальцевым аппаратом, и третью пару, как правило, содержащую половые продукты. Целомы вторичноротых сообщаются с внешней средой порами, открывающимися на спинной стороне тела. Личинки вторичноротых обычно имеют аборальный чувствительный орган — первичный центр концентрации нервных элементов, гомологичный в пределах большинства групп многоклеточных животных и дающий во многих случаях начало дефинитивному мозговому ганглию. Для вторичноротых характерна редукция аборального нервного центра. Дефинитивные нервные центры развиваются вторично, вне связи с аборальным органом. Типичная вторичноротость, т. е. превращение бластопора непосредственно в анус и прорыв рта вне связи с бластопором, из всех Deuterostomia свойственна одним иглокожим. В других группах бластопор закрывается, и оба отверстия пищеварительной системы прорываются заново.

К вторичноротым относятся полухордовые, хордовые и иглокожие. По многим признакам (энтероцельная закладка целомической мезодермы, типичное для вторичноротых расчленение целома, вторичный мозг) к Deuterostomia близки и погонофоры. Однако в дроблении яйца у представителей этого типа имеются элементы спирального дробления, что ставит Pogonophora в несколько обособленное положение.

Большинство гипотез происхождения иглокожих выводит их от билатерально-симметричного диплеврулообразного предка, организация которого в бóльшей или меньшей степени рекапитулируется ранними личинками полухордовых и иглокожих (Semon, 1888; Bury, 1895; McBride, 1896; Bather, 1900; Heider, 1913; Grobben, 1923; Федотов, 1923; Беклемишев, 1964). Размеры настоящей статьи не позволили дать критический анализ всех концепций происхождения иглокожих. Наиболее обоснованной считается концепция Ф. Безера (Bather, 1900), дополненная Д. М. Федотовым (1923) и В. Н. Беклемишевым (1964). Согласно точке зрения упомянутых авторов диплеврулообразный предок иглокожих прикрепился к субстрату правой стороной предротовой лопасти. Аборальный орган при этом редуцировался, а сама предротовая лопасть превратилась в стебелек. Рот переместился на задний конец тела, уступая ему место, анальное отверстие сдвинулось в сторону, в результате чего возникла характерная петля кишечника. Согласно концепции Безера — Федотова — Беклемишева первичная билатеральная симметрия полностью утрачивается у прикрепленного предка иглокожих, поэтому самые примитивные иглокожие должны быть полностью асимметричными

организмами. Ближе всего к такому прототипу, по мнению Безера, стоят цистоидеи наподобие *Aristocystis,* характеризующиеся асимметричным положением отверстий пищеварительной системы, мадрепорита и полового отверстия относительно друг друга. Билатеральная симметрия приводящего аппарата Crinozoa, возникающая на пути к 5-лучевой радиальной симметрии Asterozoa, рассматривается как целиком вторичная и не имеющая никакого отношения к билатеральной симметрии диплеврулы (рис. 1).

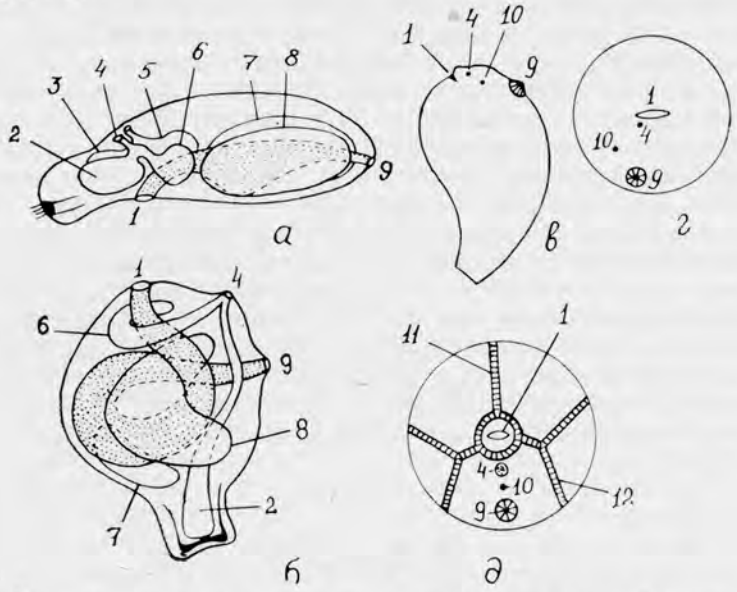


Рис. 1. Гипотетические стадии филогенеза иглокожих и строение Crinozoa: *а* — диплеврулообразный подвижный предок иглокожих; *б* — прикрепленный предок цистоидей; *в* — расположение отверстий у *Aristocystis*, вид сбоку; *г* — то же, вид с оральной стороны; *д* — расположение приводящих бороздок и отверстий у примитивных морских лилий (*а* — *г* — по Bather, 1900). Обозначения: 1 — рот, 2 — левый аксоцель, 3 — правый аксоцель, 4 — отверстие левого гидроцеля (мадрепоровое отверстие), 5 — правый гидроцель, 6 — левый гидроцель, 7 — правый соматоцель, 8 — левый соматоцель, 9 — анус, 10 — отверстие левого соматоцеля (половое отверстие), 11 — антианальная приводящая бороздка, 12 — дихотомически ветвящиеся приводящие бороздки.

Концепция Безера — Федотова — Беклемишева удачно сочетает эмбриологические данные с материалом по строению ископаемых форм. Однако она не дает объяснения бóльшей, чем у всех остальных вторичноротых, диссимметрии целомов, а именно, полной редукции правого гидроцеля и более мощного развития правого соматоцеля. Как наиболее примитивные формы в ней рассматриваются цистоидеи, а морфологии древнейших иглокожих Cargozoa специального внимания не уделяется. Исходя из предполагаемого во всех концепциях превращения предротовой лопасти диплеврулообразного предка в стебелек, следует ожидать наличия в стебельке Crinoidea производных первой (предротовой) пары целомов, тогда как в действительности там находятся производные третьей (туловищной) пары целомов (точнее, правого соматоцеля). При попытках реконструкции путей преобразования систем органов в филогенезе иглокожих используются преимущественно данные по метаморфозу и преобразованиям органов у Asterozoa (преимущественно морских звезд). Особенности метаморфоза морских лилий — единственной ны-

неживущей группы Crinozoa — не получают должной филогенетической интерпретации.

Мы предприняли попытку рассмотреть здесь собственную версию происхождения иглокожих, основывающуюся на предложенной ранее трактовке морфологии вторичноротых животных (Малахов, 1977, 1980). Не излагая эту трактовку целиком, укажем, что для всех вторичноротых характерно развитие четвертого отдела тела, представляющего собой морфологически выделенный участок заднего конца животного. Четвертый отдел тела вторичноротых снабжается целомическими производными от задних концов туловищной пары целомов (или от задних концов примордиальных целомов, если обособление четвертого отдела тела происходит раньше разделения первоначально единого целома на отделы в онтогенезе). У крыложаберных четвертый отдел тела представлен стебельком, которым животное прикрепляется к днищу домика. У кишечнодышащих четвертый отдел тела — это постанальный хвост молодых *Saccoglossus*, которым они зарываются в глубь грунта и который редуцируется у взрослых форм. У погонофор четвертый отдел тела — это сегментированная телосома, торчащая из заднего конца трубки, которой животное закапывается в глубь осадка по мере роста. Наконец у хордовых четвертый отдел тела — это локомоторный хвост, используемый для активного плавания. В связи с активным использованием четвертого отдела тела как роющего или локомоторного органа у погонофор и в еще бóльшей степени у хордовых в обеих группах наблюдается метамеризация целомических производных в этом отделе.

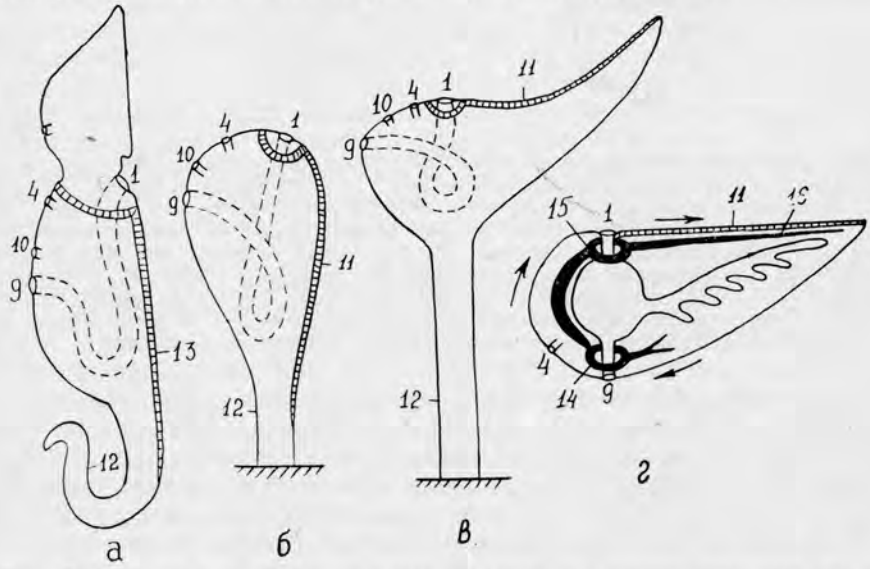


Рис. 2. Сравнение плана строения крыложаберных (*а*), низших цистоидей (*б*), морских лилий (*в*), морских звезд (*г*). Обозначения: 12 — стебелек, 13 — брюшной нервный тяж, 14 — аборальное кровеносное кольцо, 15 — оральное кровеносное кольцо, 16 — радиальный кровеносный сосуд. Стрелками показано направление тока крови. Остальные обозначения, как на рис. 1.

Исходным для нашей трактовки происхождения иглокожих является предположение, что стебелек прикрепленных иглокожих представляет собой также четвертый отдел тела, гомологичный соответствующим локомоторно-фиксаторным отделам тела других вторичноротых. Посмот-

рим, что дает такое предположение для трактовки цистоидей хотя бы того же *Aristocystis*. Сравним расположение отделов тела, отверстий пищеварительного тракта и целомов у Cystoidea и сидячих вторичноротых Pterobranchia (рис. 2а, б). Весь участок от анального отверстия до конца стебелька может рассматриваться как гомолог вентральной стороны тела, а участок от конца стебелька до ротового отверстия на другой стороне — как гомолог дорсальной стороны, на которую у крыложаберных и цистоидей в связи с сидячим образом жизни смещается анальное отверстие. Между ртом и анусом на дорсальной стороне тела у крыложаберных и прочих вторичноротых располагаются отверстия целомов. Именно здесь у цистоидей располагаются отверстие мадрепорита (гомологичное целомодукту хоботного и воротникового целомов) и половое отверстие (целомодукт левого соматоцеля). Положение отверстий целомов на этом участке тела у Cystoidea подтверждает его гомологию спинной стороне тела. У наиболее примитивных цистоидей мадрепоровое и половое отверстия располагаются слева от линии, соединяющей рот и анус (предположительно средней линии спинной стороны), что и придает диссимметрию этим формам. Эта диссимметрия трактуется обычно как свидетельство того, что билатерально-симметричные предки иглокожих при прикреплении к субстрату утратили все элементы исходной билатеральной симметрии (Беклемишев, 1964). Однако расположение указанных отверстий слева от средней линии спинной стороны вполне естественно: ведь это отверстия левых целомов! Таким образом диссимметрия низших цистоидей — следствие общей для всех иглокожих тенденции к преобладающему развитию целомов левой стороны тела (хотя причины этой тенденции мы пока не рассматриваем). С мадрепоровым отверстием у иглокожих топографически связан правый осевой синус, происходящий от правого переднего целома диплеврулы. У некоторых иглокожих этот орган способен к периодическим сокращениям и является пульсаторным органом кровеносной системы. Уместно вспомнить, что у прочих вторичноротых правый передний целом дает перикард, мышечная стенка которого также обеспечивает сокращения сердца. Расположение правого осевого синуса (мадрепорового пузырька) вблизи мадрепорового отверстия соответствует положению сердца и перикарда у вторичноротых на морфологически спинной стороне.

Представители сидячих иглокожих питаются, как правило, мелкодисперсными частицами, собирая их из толщи воды и подгоняя ко рту с помощью приводящих ресничных бороздок. У низших цистоидей имеется известное разнообразие в числе и расположении приводящих бороздок, но наиболее распространенным типом, прочно удерживаемым в последующей эволюции всех Crinozoa, является такой, когда от рта в антианальном направлении отходит одна приводящая бороздка, а под углом 120° к ней отходит пара бороздок, в свою очередь дихотомически ветвящихся (рис. 1д). Расположение приводящих бороздок дает представление о расположении подстилающих их эктодермальных нервных тяжей. Любопытно, что это расположение подчиняется билатеральной симметрии, плоскость которой соответствует плоскости рот—анус, т. е. сагиттальной плоскости, а неветвящийся (и тем особенный) нервный тяж проходит по средней линии предполагаемой брюшной стороны и, по-видимому, гомологичен исходному вентральному нервному тяжу других вторичноротых. Два других нервных тяжа не имеют прямых гомологов в нервной системе прочих вторичноротых. Однако образование дополнительных нервных тяжей (помимо брюшного) свойственно также полухордовым, которые имеют еще спинной нервный тяж. У крыложаберных

от этого спинного тяжа отходят парные тяжи на руки лофофора, подстилающие приводящие ресничные полоски.

Сидячий образ жизни низших иглокожих повлек за собой редукцию предротового (хоботного) отдела, являющегося основным локомоторным органом крыложаберных и кишечнодышащих. Аналогичная редукция предротового отдела наблюдается и у представителей других групп сидячих Bilateria, например у форонид, мшанок, брахиопод, когда предротовой отдел, развитый у личинок, редуцируется у взрослых сидячих форм до степени маленького эпистома или вообще исчезает. Редукция хоботного отдела у сидячих иглокожих (впрочем, мягкая предротовая лопасть могла быть и у древних форм) привела к тому, что воротниковое нервное кольцо, свойственное вторичноротым, стало просто околоротовым нервным кольцом иглокожих.

На основе вышеизложенного можно высказать предположение, что плоскость билатеральной симметрии приводящего аппарата, в которую у высших Crinozoa смещаются мадрепоровое и половое отверстия, гомологична сагиттальной плоскости диплеврулы и всех прочих вторичноротых. Билатеральная симметрия Crinozoa возникла не вторично и вне всякой связи с билатеральной симметрией свободноживущих диплеврулообразных предков. Она представляет собой остаток не утраченной до конца билатеральной симметрии диплеврулы.

Если вслед за Безером, Федотовым и Беклемишевым предположить, что 5-лучевая симметрия большинства современных иглокожих сформировалась из билатеральной симметрии приводящего аппарата Crinozoa за счет того, что приводящие бороздки стали отходить от самого рта, то последним остатком билатеральной симметрии диплеврулообразных предков у Asterozoa является положение мадрепоровой пластинки. Мадрепоровая плоскость Asterozoa гомологична плоскости билатеральной симметрии приводящего аппарата низших Crinozoa и, следовательно, сагиттальной плоскости диплеврулы и прочих вторичноротых.

Сложные преобразования, которые выпали на долю иглокожих, как будто не оставляют надежды на сохранение у них таких особенностей, как направление кровообращения. Известно, что у вторичноротых (в частности, у крыложаберных и кишечнодышащих) кровь по спинной стороне течет вперед, а по брюшной — назад. Рассмотрим, например, схему кровообращения у морских звезд в мадрепоровой плоскости (которую мы признали гомологичной сагиттальной плоскости прочих вторичноротых). Направление тока крови из аборального кольца через осевой орган к оральному кольцу соответствует движению сзади наперед по морфологически спинной стороне (рис. 2г). Из орального кольца кровь течет по радиальному сосуду антимадрепорового луча, а затем по околокишечным лакунам возвращается в аборальное кольцо, что соответствует движению по брюшной стороне тела спереди назад. Такое совпадение может быть и случайным, но о нем не следует все же забывать.

Все эти построения основаны на допущении о том, что стебель иглокожих соответствует стебельку крыложаберных и четвертым отделам тела прочих вторичноротых. Однако этому предположению противоречит то, что личинки современных морских лилий прикрепляются к субстрату вентральной стороной переднего конца тела, из которого впоследствии и формируется стебель. Временное прикрепление предротовой лопастью характерно для метаморфизирующих личинок морских звезд. Если рассматривать этот процесс как рекапитуляцию имевшего место в филогенезе превращения предротовой лопасти в стебель древних иглокожих, то в нем следует ожидать наличия целомической полости, проис-

ходящей от протоцеля. Однако, как известно, у морских лилий — единственной нынеживущей группы Crinozoa — в стебельке имеется так называемый «пятикамерный орган», представляющий собой производное правого туловищного целома.

Исследование метаморфоза личинок морских лилий может дать много нового для понимания происхождения иглокожих, хотя сами лецитотрофные личинки этих животных, вероятно, не являются самыми примитивными (Иванова-Казас, 1973). Личинки морских лилий оседают на субстрат брюшной стороной, потом прикрепляются к нему в районе прикрепительной ямки, расположенной на брюшной стороне чуть ниже аборального органа. Личинка занимает вертикальное положение, а ее зад-

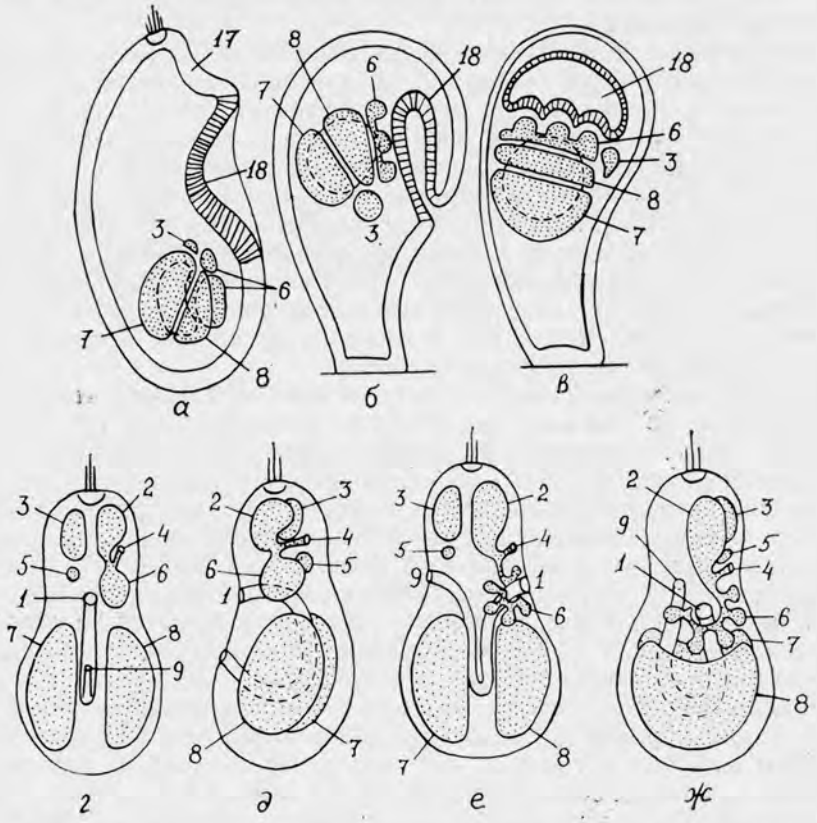


Рис. 3. Схема организации личинки морских лилий и ее метаморфоза и поворот внутреннего комплекса органов в метаморфозе иглокожих: *а* — схема строения личинки морских лилий перед оседанием (по Seeliger, 1892); *б, в* — изменение в расположении внутренних органов личинки морских лилий после прикрепления (по Barrois, 1888); *г* — схема исходного расположения органов у личинки иглокожих, вид с брюшной стороны; *д* — то же, вид слева; *е* — поворот рта на левую сторону, а ануса — на правую, вид с брюшной стороны; *ж* — то же, вид слева. Обозначения: 17 — прикрепительная ямка, 18 — вестибулюм, остальные обозначения, как на рис. 1, 2.

ний конец торчит вверх. Расположенное вентральнее прикрепительной ямки углубление эктодермы — вестибулюм — впячивается внутрь и полностью отделяется от поверхностной эктодермы (рис. 3а—в). Затем происходит переворот внутреннего комплекса органов вместе с замкнув-

шимся пузырем вестибулюма таким образом, что последний оказывается на бывшем заднем конце личинки (теперь торчащем вверх), а к бывшему переднему концу (теперь базальному) обращен задний правый целом. Вестибулюм прорывается наружу и его эктодерма, занимавшая у личинки передневентральное положение, становится эктодермой оральной стороны чашечки морской лилии, а в стебелек врастают 5 выпячиваний правого соматоцеля и осевой клеточный тяж, происходящий от вертикального мезентерия, образующегося при соприкосновении свободных концов подковообразных соматоцелей (мезентерий, разделяющий соматоцели, занимает положение, перпендикулярное апикально-базальной оси лилии, и называется горизонтальным). Заметим, что встречающееся иногда отождествление осевого органа производным аксоцеля не имеет под собой оснований.

В метаморфозе морских лилий, на наш взгляд, отразилось два момента. Прикрепление к субстрату предротовой лопастью (наблюдающееся также у морских звезд) отражает древний способ локомоции вторичноротых с использованием хоботного отдела тела. Так, крыложаберные способны ползать на головном щите — предротовой лопасти, а кишечнодышащие используют хоботный отдел как основной роющий орган взрослого животного. Вероятно, и предки иглокожих использовали предротовую лопасть для ползания или временного прикрепления. Однако в качестве органа прикрепления к субстрату иглокожие, так же как и крыложаберные, использовали четвертый отдел тела, т. е. морфологически выделенный задний конец. Вот почему туда попали производные не предротовой, а туловищной пары целомов.

Все вышеизложенное, однако, не объясняет того факта, что у иглокожих наблюдается бóльшая, чем у прочих вторичноротых, диссимметрия целомов, в частности полная редукция правого гидроцеля, и проникновение в стебелек производных только правого соматоцеля. Необходимо обратить внимание на имеющие место в онтогенезе самых разных групп иглокожих явления превращения левой стороны тела личинки в оральную сторону, а правой — в аборальную (рис. 3г—ж). Так, у морских звезд рот смещается на левую сторону, которая и становится оральной стороной. У морских ежей рот и пищевод также формируются на левой стороне тела личинки. У офиур же оральные элементы скелета закладываются на левой стороне плютеуса, а аборальные — на правой. На левый бок сдвигается ротовое отверстие и при формировании долиолярии голотурий. Таким образом диссимметрия целомов у иглокожих сочетается с явлением поворота органов на 90° вокруг переднезадней оси так, что оральные структуры оказываются напротив левой стороны тела, а анальное отверстие — на правой. Все эти явления требуют филогенетической интерпретации. Одним из возможных объяснений является предположение, что предки иглокожих сначала ползали на брюшной стороне, а затем перешли к лежанию на правом боку, т. е. у них произошел поворот на 90° по часовой стрелке вокруг переднезадней оси. Эти лежащие организмы, по-видимому, заякоривались или частично зарывались в грунт с помощью четвертого отдела тела — хвостика, который оказался смещенным на правую сторону тела. Щупальцевый аппарат правой, обращенной к субстрату стороны тела редуцировался, а вместе с ним редуцировался и правый гидроцель, тогда как в смещенный на правую сторону стебелек проникли производные правого соматоцеля (рис. 4б, в). В онтогенезе этот поворот на 90° вокруг продольной оси представлен так, что поворачивается не сама личинка, а внутренний комплекс органов относительно эктодермы. При этом правая сторона внутреннего ком-

плекса органов оказывается напротив брюшной стороны эктодермы, а рот — на левой стороне личинки.

В этой связи имеет смысл обратить внимание на особую группу древних иглокожих Cargozoa, которые были не прикрепленными, а лежащими на поверхности грунта животными. При этом одна сторона тела, обращенная к субстрату, была у них уплощенной, а другая выпуклой. Если же имелся стебелек, то он служил не для прикрепления к субстрату, а для заякоривания в рыхлом осадке. Трактовка организации Cargozoa проблематична. Некоторые авторы видят в них предков хордовых животных (Gislén, 1930), а некоторые просто рассматривают их как Calcichordata (Jefferies, 1968, 1980). Не вдаваясь в обсуждение этих концепций, отметим, что вполне допустима трактовка по крайней мере некоторых групп Cargozoa (Homostelea и Homoiostelea) как форм, лежащих на правом боку. В этом случае легко допустить редукцию ловчего аппа-

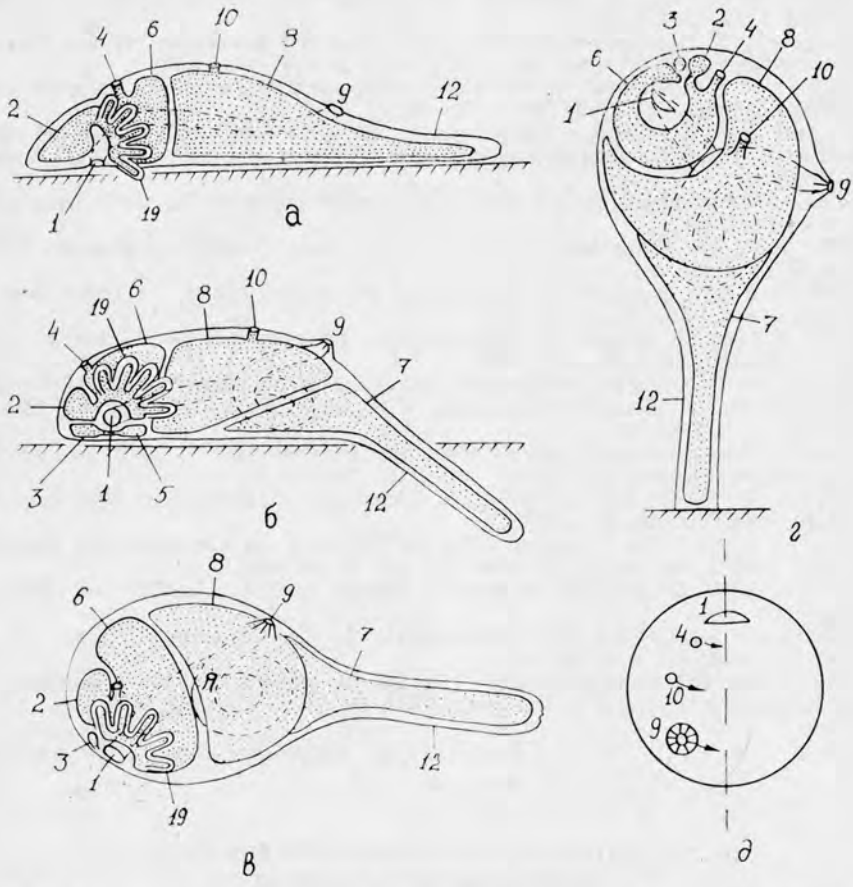


Рис. 4. Гипотетические предковые формы иглокожих: *а* — билатерально-симметричный ползающий на брюшной стороне предок иглокожих, вид сбоку; *б* — лежащий на правом боку неподвижный предок, вид с брюшной стороны; *в* — то же, вид сверху, то есть с левой стороны; *г* — прикрепившийся стебельком к субстрату предок цистоидей; *д* — расположение отверстий на оральной стороне предка цистоидей, стрелками показано их смещение в будущем в сагиттальную плоскость (показана штрихпунктирной линией) Обозначения: 19 — щупальцевый аппарат, остальные обозначения, как на рис. 1, 2.

рата правой стороны и соответствующих гидроцелей и проникновение в стебелек производных правого соматоцеля.

Cystoidea и остальные иглокожие представляют собой потомков форм, прикрепившихся стебельком (который первоначально был предназначен для заякоривания в рыхлом грунте) к твердому субстрату (рис. 4г, б). Это послужило стимулом к выработке радиальной симметрии, столь характерной для большинства современных иглокожих. Однако элементы неутраченной до конца билатеральной симметрии и диссимметрия целомических образований, возникшая на этапе «карпозойного предка», лежащего на правом боку, сохранились на протяжении всей последующей эволюции иглокожих.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных животных. Т. I. Проморфология. М.: Наука, 1964. С. 1—432.

Иванова-Казас О. М. О значении бочонкообразных личинок иглокожих // Зоол. ж. 1973. Т. 52. С. 883—890.

Малахов В. В. Проблема основного плана строения в различных группах вторичноротых животных // Ж. общ. биол. 1977. Т. 38, № 4. С. 485—499.

Малахов В. В. Организм с точки зрения морфолога // Уровни организации биологических систем. М.: Наука, 1980. С. 76—96.

Федотов Д. М. К вопросу о гомологизации целомов иглокожих, кишечножаберных и хордовых // Изв. биол. научно-исслед. ин-та Пермского гос. ун-та, 1923. Т. 2, вып. 1. С. 1—23.

Barrois J. Development de la Comatule (*C. mediterranea*) // Rec. Zool. Suisse, 1888. T. 4. P. 544—651.

Bather F. A. The Echinoderm // Ray Lankaster (ed.). Treatise on Zoology. London, 1900. Pt. 3. P. 1—344.

Bury H. The early stages in the development of *Antedon rosacea* // Trans. Roy. Soc. London, 1888. Vol. 179. P. 257—301.

Gislén T. Affinities between the Echinodermata, Enteropneusta and Chordata // Zool. Bidr. Uppsala, 1930. Bd. 12. S. 1—47.

Grobben K. Theoretische Erörterungen betreffend die phylogenetische Ableitung der Echinodermen // Sitzungsberichte Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 1923. Bd. 132, Abt. 1. S. 263—290.

Heider K. Organverlagerung bei Echinodermen Metamorphose // Verh. Deutsch. zool. Ges., Jahrversammlung 22. 1912. S. 229—251.

Jefferies R. P. S. The subphylum Calcichordata // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Geol.). 1968. Vol. 16. P. 1—230.

Jefferies R. P. S. Zur Fossilgeschichte der Ursprung der Chordaten und Echinodermen // Zool. J. Abt. Anat. Ont. 1980. Bd. 103. S. 285—353.

McBride E. W. Development of *Asterina gibbosa* // Quart. J. Micr. Soc. 1896. Vol. 38. P. 339—411.

Seeliger O. Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoideen // Zool. Jb. Abt. Anat. Ont. 1892. Bd. 6. S. 161—444.

Semon R. Die Entwicklungsgeschichte der *Synapta digitata* und die Stammgeschichte der Echinodermen // Jen. Z. Naturwiss. 1888. Bd. 22. S. 175—309.

Московский государственный университет, Москва

ON THE ORIGIN OF ECHINODERMS IN THE LIGHT OF EMBRYONIC DEVELOPMENT

V. V. Malakhov

Hypothesis on the origin of Echinodermata is presented based on the author's views on the morphology of Deuterostomia (Malakhov, 1977, 1980). Deuterostomia are characterized by having the 4th part of the body. In Pogonophora and Chordata the metamerisation of coelomes takes place in the 4th part. If the 4th part becomes detached before the dissection of coelomes, the derivatives of the 3rd part penetrate into it.

It is proposed that benthic ancestors of echinoderms developed from crawling forms

to those lying on their right side (diag. 4, а, б). This mode of life caused the reduction of the right hydrocoel and the penetration of the derivatives of the right somatocoel into the 4th part of the body (stem) diag. 4, б, в). The latter served for reinforcement in soft sediment. Carpozoa are the representatives of this early stage of evolution.

Dissymmetry of coelomes has been inherited from this stage of lying on the right side. Madreporal and genital pores of primitive Cystoidea are situated left from the mouth-anus line being the openings of left coelomes. These pores were later dislocated to mouth-anus plane that corresponds to the partly lost bilaterally symmetrical plane of dipleura-like ancestor.

It is supposed that the attachment of crinoid larvae to the substratum by preoral lobe reflects the phylogenetic stage of crawling on the preoral lobe (as in modern Pterobranchia). The 3rd coelome turns out to be converted to the substratum and the inner change reflects the fastening to the substratum with the posterior end of the body. The presence of the derivatives of the right somatocoel in the stem of crinoids contradicts the idea of homologization of the stem to the preoral lobe.

The development of echinoderm ancestors from crawling ones to those lying on the right side is reflected by ontogenetic changes in inner organs: oral structures become situated on the left side and the anal structures on the right side.

Moscow State University, Moscow

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМАТИКА ИГЛОКОЖИХ

Е. П. ВИГМАН, В. А. СВЕШНИКОВ

В последние десятилетия экологическая морфология как одно из направлений биологической научной мысли получила широкое развитие в ботанике и зоологии. Предмет изучения экологической морфологии — морфоадаптивные типы организмов (жизненные формы), их сущность, эволюция и пространственное распределение (Алеев, 1986; Криволуцкий, 1965; Шарова, Свешников, 1988). Анализ жизненных форм давно стал рабочим методом экологии. При этом делается акцент не на отдельные адаптации организма, а на их совокупность, выраженную в общем адаптивном облике организма — габитусе (Вигман, 1987; Криволуцкий, 1971). Применение понятия жизненной формы целесообразно при решении таких вопросов, как конвергенция и параллелизм в эволюции таксонов и экологических групп, при анализе морфоэкологической эволюции отдельных крупных таксонов, а также в биоценологии для исследования структуры биоценозов и в целях биоиндикации.

В зоологии нет пока единого мнения относительно объема понятия «жизненная форма». Обсуждению определения этого понятия и сферы его применения посвящено много работ (Алеев, 1986; Свешников, 1985; Шарова, 1987). Во избежание терминологических недоразумений определим наше отношение к объему и области приложения «жизненной формы». Жизненная форма — это сходная морфоэкологическая организация (габитус) группы организмов на любой фазе жизненного цикла с разной степенью родства, отражающая характерные черты их образа жизни в определенной экосистеме и возникающая в результате параллельной и конвергентной эволюции под влиянием сходных факторов естественного отбора.

Понятие жизненная форма в широком смысле должно включать морфоадаптивные характеристики организмов, отражающие специфику занимаемой ниши. Из определения следует, что жизненная форма — это полифилетическая категория, критерии выделения которой во многом субъективны и определяются задачами исследования. Следует согласиться с мнением ряда авторов (Криволуцкий, 1971; Несис, 1985) о том, что наиболее плодотворны исследования возможных путей преобразования жизненных форм в конкретных таксономических группах высокого ранга (классы, отряды, иногда типы или многочисленные по числу видов семейства). При этом в разных ветвях такой таксономической группы сходные морфоадаптации развиваются при обитании в одинаковой среде на базе единой схемы организации. Сходные по облику формы представителей далеко отстоящих друг от друга систематических групп животных наблюдаются очень редко, и, как правило, сходство в этих случаях носит поверхностный характер, касаясь лишь наиболее общих черт организации. Таковы классические примеры конвергентного сходства у вымерших прикрепленных животных: коралла *Streptelasma*, брахиоподы *Richthofenia* и двустворчатого моллюска-рудиста *Hippurites*. Эти три организма — неподвижно прикрепленные бентобионты, имеющие бокало-

видную форму (Палеонтология беспозвоночных, 1962). Другой хрестоматийный пример конвергентного сходства отмечается в далеко отстоящих друг от друга систематических группах — конвергенция формы тела у нектонных позвоночных животных (Зернов, 1949). Попытки построить обобщенные системы жизненных форм, в которые были бы включены далекие в систематическом отношении организмы, нельзя признать удачными. В подобных системах утрачивается конкретный адаптивный смысл габитуса и в лучшем случае удается выделить основные экологические группы, но не удается вскрыть морфологическое многообразие адаптаций (Алеев, 1986).

Выделение жизненных форм в рамках конкретных таксонов и создание на их основе систем жизненных форм — одно из интересных направлений экологической морфологии. Его цель — исследование морфоэкологических закономерностей филогенеза, выявление основных путей адаптивной эволюции таксона. В последнее время появился целый ряд работ, посвященных этой проблеме (Преображенский, 1982; Каменская, 1984; Несис, 1985; Свешников, Виноградов, 1987). Давно и успешно работают в этом направлении ботаники (Дервиз-Соколова, 1981; Серебрякова, 1972). Для выяснения закономерностей и направления эволюции жизненных форм в пределах современных таксонов строят так называемые «морфогенетические модельные ряды жизненных форм» из рецентных видов по степени специализации адаптивных признаков. Такие ряды, не являясь филогенетическими, демонстрируют возможные пути их преобразования от предков к потомкам (при том, что облик первичной предковой группы жизненных форм известен). В зоологии для анализа направления морфоэкологической эволюции успешно применяется метод спектров жизненных форм (Свешников, 1985; Шарова, 1981).

В настоящей статье предпринята попытка разработать систему жизненных форм для взрослых рецентных иглокожих и применить эту систему для характеристики экологической радиации в пределах типа и в отдельных классах. Мы придерживаемся иерархического принципа построения системы жизненных форм, который уже неоднократно и с успехом применялся в зоологии (Несис, 1985; Свешников, 1985, 1986; Свешников, Кантор, 1985; Свешников, Виноградов, 1987).

Иглокожие — один из наиболее древних ныне существующих типов и достаточно хорошо изученная группа. Морфологические особенности иглокожих определяются сложным и многообразным сочетанием двустороннего и радиального типов симметрии и широкой экологической радиацией, несущей отпечаток древности и некоторой консервативности.

Все иглокожие — первичные гидробионты, обитающие исключительно в водоемах с океанической соленостью. Лишь немногие представители типа способны существовать в условиях опреснения. Паразитический образ жизни для иглокожих не известен. Комменсализм среди иглокожих встречается редко. Достоверно в группу комменсалов попадают некоторые голотурии из семейства Chiridotidae (отряд Apodida) — комменсалы морских ежей, а также некоторые виды офиур, например мелкая, с диаметром диска около 0,5 мм *Nannophiura lagani*, обитающая на панцире плоских морских ежей. Иглокожие-комменсалы не могут, по нашему мнению, быть выделены в особую морфоэкологическую группу, так как, кроме мелких размеров, никаких изменений габитуса комменсальный образ жизни за собой не влечет. Предлагаемая система включает только некомменсальные (свободно живущие) виды иглокожих. Как и всякая классификация, цель которой — выделить и подчеркнуть общее, предложенная система не учитывает многих специфических черт низших

таксонов. Ниже приведена предложенная нами система жизненных форм иглокожих. В аналогичных иерархических системах высшие категории (экологические группы) выделяются по принадлежности животных к биотопу и ярусу обитания. Более низкие уровни системы определяются по характеру движения и степени двигательной активности, по способу захвата пищи или пищевому поведению и, наконец, собственно жизненные формы выделяются прежде всего по облику (габитусу). Такая иерархическая система наглядна, ею удобно пользоваться при сравнительном исследовании развития морфоадаптаций в различных неродственных таксонах, однако она неизбежно упрощает реальную картину. Анализируя выделенные по указанным выше критериям жизненные формы, мы столкнулись с тем, что у иглокожих одна и та же жизненная форма может успешно существовать в разных биотопах, занимать разные ниши, а иногда даже один вид в разных частях ареала входит в разные экологические группы. Морфоадаптации у таких организмов мультифункциональны. Так, иглокожие, отнесенные к шаровидной форме (правильные морские ежи, морские звезды родов *Culcita* и *Podosphaeraster*), могут существовать как на поверхности, так и в толще грунта. Морские ежи рода *Paracentrotus* в условиях обитания при сильном воздействии прибоя на литорали и в верхнем горизонте сублиторали сверлят убежища в скалах, а при обитании вне зоны воздействия прибоя живут как эпибионты. Иглокожие, вошедшие в группу звездообразных жизненных форм, также в равной мере могут быть и эпи-, и интрабионтами, а некоторые из них, по-видимому, способны плавать над дном. В предложенной системе эти организмы отнесены к экологической группе «факультативных интрабионтов».

1. ОБИТАТЕЛИ БЕНТОПЕЛАГИАЛИ

Иглокожие — исходно бентосные организмы с пелагической личинкой. На протяжении длительного исторического развития типа лишь очень незначительное число групп перешло к обитанию в толще воды. Хотя многие иглокожие из разных классов могут временно всплывать, настоящие морфоадаптации к обитанию в толще воды развились у немногих представителей этого типа. Их можно отнести к трем жизненным формам.

1.1. Пелагические формы

1.1.1. Форма медузоидная. Эта жизненная форма представлена исключительно голотуриями семейства Pelagothuriidae. Это мелкие иглокожие с характерными для планктонных организмов парашютообразными разрастаниями стенок тела, скелетные элементы у которых отсутствуют; плавают пелаготурииды за счет волнообразных движений паруса. Эта жизненная форма — исключительный случай адаптации современных иглокожих к обитанию в планктоне на протяжении всего жизненного цикла. Пелаготурииды обитают в придонных слоях воды в батиали и внешне напоминают мелких медузок. Питаются пелаготурииды зоо- и фитопланктоном. Медузоидная жизненная форма иглокожих по ряду признаков сходна не только с аналогичной жизненной формой у кишечнополостных, но и с некоторыми другими планктонными животными, например с головоногими и др. (Несис, 1985).

1.2. Нектобентосные формы

Среди иглокожих морфоадаптации к плаванию наиболее ярко выражены у голотурий (психропотид и эльпидиид из отряда боконогих голотурий) и некоторых аспидохирот.

1.2.1. Форма подошвообразная. Это — довольно крупные иглокожие, тело которых вытянуто в направлении оси радиальной симметрии (она же — продольная ось тела), а оральный полюс при движении обращен вперед. Тело уплощено, по форме напоминает подошву, что и определило название типичного представителя этой группы — *Paelopatides solea* (подошвообразный пелопатидес). Способность к плаванию у них хорошо развита, органы движения — разного рода придатки (парус, гребни или кайма), производные видоизмененных амбулакральных ножек. Идущая вдоль всего тела кайма напоминает боковые плавники каракатиц, скатов или камбал. Когда животное плывет, кайма волнообразно изгибается.

К этой жизненной форме относятся голотурии семейства Synallactidae (отряд Aspidochirotida), а также нектобентосные голотурии отряда Elasipodida, у которых в процессе специализации типичная для голотурий цилиндрическая форма тела меняется на уплощенную, а по бокам тела часто образуется мягкая, наподобие бокового плавника складка (Гебрук, 1986).

1.2.2. Форма бесстебельчатой морской лилии (или антедонообразная). Это — иглокожие с выраженной радиальной симметрией; типичные представители — бесстебельчатые морские лилии подотряда Comatulida (рода *Antedon*). Кроме того, к этой форме относятся морские звезды семейства Brisingidae и некоторые глубоководные офиуры (*Bathypectinura heros*). У иглокожих этой группы лучи (руки) сильно удлиненные и тонкие. Движения осуществляются при попеременных взмахах лучей, при этом ось радиальной симметрии направлена перпендикулярно к направлению движения; оральный полюс обращен либо кверху (у лилий), либо вниз (у офиур и звезд). В отличие от двух вышеописанных групп иглокожие этой жизненной формы не находятся постоянно в толще воды, часто садятся на дно, иногда переползают с места на место. Однако их весьма своеобразный облик можно рассматривать как адаптацию к передвижению в толще воды.

2. ОБИТАТЕЛИ БЕНТАЛИ

2.1. Прикрепленные (сессильные) формы

В бентали обитает подавляющее большинство рецентных иглокожих, но прикрепленные формы среди них относительно малочисленны, хотя на заре существования и в период расцвета типа иглокожих сессильные формы преобладали. Такие классы вымерших иглокожих, как Edrioasteroidea, Cystoidea, Blastoidea и Crinoidea, почти целиком были представлены седентарными организмами. Как отмечал В. Н. Беклемишев (1964), говоря исторически, организация, характерная для взрослого иглокожего, впервые возникла при переходе предков иглокожих к сидячему образу жизни. Среди рецентных представителей типа можно выделить лишь две жизненные формы.

2.1.1. Форма усеченной пирамиды или морского желудя. Эта форма представлена двумя видами рецентных представите-

лей вымершего отряда морских лилий Cyrtocrinida с укороченным стеблем и сросшимися руками, общим обликом напоминающими прикрепленных усоногих раков — циррипедиа. Эта очень специализированная форма, по-видимому, в прошлом встречалась чаще, а в современной фауне обнаружены только два вида — *Holopus rangi* и *Cyathidium foresti,* причем оба на значительных глубинах. Адаптивное значение столь радикальной морфологической перестройки у этих лилий не вполне ясно. Во всяком случае, его нельзя объяснить подобным конвергентно сходным изменением у усоногих, приспособленных к обитанию в зоне сильного воздействия волн.

2.1.2. Форма стебельчатой морской лилии (изокринидная). Строго говоря, иглокожие, относящиеся к этой жизненной форме, не постоянно прикрепленные, а ограниченно подвижные гидробионты. Чашечка морских лилий из этой группы может обламываться и вновь «заякориваться», что происходит в природе довольно часто. К этой группе относятся исключительно стебельчатые морские лилии с характерным для них габитусом: внешне они радиально симметричны, крепятся к субстрату отростками хорошо развитого стебля, оральный полюс у них всегда обращен вверх. Из известных ныне жизненных форм иглокожих изокринидная, вероятно, является эволюционно наиболее ранней, на протяжении ее долгой геологической истории неоднократно происходил переход иглокожих этой формы к подвижному образу жизни с утратой или без утраты стебля (как, например, у *Pentacrinus*). В современной фауне известно около 600 видов бесстебельчатых морских лилий и 70 видов стебельчатых, большинство из которых встречается только на больших глубинах.

Обеим описанным бентосным формам прикрепленных иглокожих могут быть найдены конвергентно сходные жизненные формы из других систематических групп. Как уже отмечалось выше, интересный пример конвергентного сходства демонстрируют морские лилии и усоногие раки. Это сходство имеет место не только для циртокринидных лилий, но и для всего класса (Алексеев, 1977). А. С. Алексеев, обратив внимание на явление конвергенции в этих группах беспозвоночных, относит к основным чертам конвергентного сходства следующие: строение скелета (в обеих группах — из отдельных кальцитовых пластинок); тип симметрии (пентамерная у лилий и внешне радикально симметричная у усоногих); гибкое прикрепление за счет стебля (у лилий) и педункула (у ракообразных) или сходную редукцию стебля — у циртокринидных лилий и балянусов, причем в филогении обоих таксонов негибкое прикрепление возникает сравнительно поздно. В обеих группах наблюдается переход к подвижному образу жизни. Мы видим здесь интересный пример сходных морфоадаптаций, возникающих на генетически различном материале, в весьма отдаленных филогенетических группах организмов.

2.2. Подвижные формы

2.2.1. Эпибионты

К этой жизненной форме относятся животные, живущие преимущественно на поверхности субстрата, хотя в той или иной степени зарываться в грунт способно подавляющее большинство форм бентосных иглокожих.

2.2.1.1. Комастеридообразная форма. К ней относятся малоподвижные бентосные иглокожие, основной способ питания которых — сестонофагия. Представители этой группы имеют выраженную радиальную симметрию, лучи (руки) у них длинные, гибкие и тонкие,

В естественных условиях для них характерна «поза питания», при которой их лучи в виде венца приподняты над субстратом и активно улавливают частицы сестона. При этом животные временно заякориваются циррами или лучами. Это — морские лилии семейства Comasteridae, морские звезды Brisingidae и многие офиуры из отряда Ophiurida. Габитуально эта группа жизненных форм близка к описанной выше антедонообразной, но характер их движения отличен, комастеридообразные формы передвигаются по дну, переползая с помощью лучей и амбулакральных ножек. Это дает основание отнести их к отдельной экологической группе.

2.2.1.2. Форма слизнеобразная. Это — голотурии, эволюция которых шла в направлении выработки приспособлений к жизни на твердом грунте и скалах. Билатеральная симметрия у них усилилась за счет образования утолщенной ползательной подошвы, покрытой мягкой кожей, что в сочетании с выпуклой, часто покрытой крупными разросшимися чешуйками верхней (спинной) стороной придает их облику сходство с некоторыми брюхоногими моллюсками — слизнями. Слизни являются одним из главных типов организации гастропод. Эта жизненная форма возникает независимо и многократно почти во всех подклассах гастропод (Лихарев, Миничев, 1983). К ней относятся представители семейства Psolidae (Dendrochirotida) и бентосные представители семейств Psychropotidae и Deimatidae (Elasipodida). Интересно отметить сходство в облике некоторых деиматид с причудливыми выростами — амбулакральными ножками на теле и голожаберных гастропод, например *Dendronotus frontosus,* тело которого несет кожные выросты (вторичные жабры).

2.2.2. Интрабионты

К обитанию в грунте приспособлено в той или иной степени большинство бентосных иглокожих. Поэтому мы выделяем экологическую группу постоянных интрабионтов, представители которой имеют морфоадаптации к обитанию в грунте на протяжении бóльшей части жизни взрослого животного.

2.2.2.1. Булавовидная форма. Тело иглокожих, относящихся к этой форме, лишено амбулакральных ножек и имеет форму булавы или бутылки; уплощенная часть тела погружена в грунт, суженная («горлышко») выступает над поверхностью и на ее конце помещается анальное отверстие, ведущее в водные легкие (у голотурий отряда Molpadiida) или же рот и анус одновременно (у представителей семейства Rhopalodinidae из отряда Dactylochirotida). Движение в грунте происходит за счет сокращения мускулатуры тела. Эти иглокожие — специализированные грунтоеды. В пределах этой жизненной формы по габитусу выделяются «короткохвостые» (например, северная *Throchostoma arcticum* или мелкие бочонкообразные представители рода Eupyrgus) и «длиннохвостые» формы (семейство Caudinidae, япономорская *Paracantina* — в основном крупные голотурии с длиной тела до 10—14 см).

2.2.2.2. Сердцевидная форма. К ней относятся иглокожие, обладающие характерными морфологическими адаптациями для существования в интрабентосе: тело у них сердцевидное или яйцевидное, амбулакральные ножки, осуществляющие связь животного с поверхностью грунта, очень эластичные, покровы тела имеют сложное строение, обеспечивающее передвижение в толще грунта и постройку респираторного и «санитарного» каналов. Через эти каналы животное дышит и питается, при этом его пищей часто служит поверхностный донный ил. Сюда относятся морские ежи отряда Spatangoida.

2.2.2.3. Форма амфорообразная. Это — немногочисленная, обладающая специфическим габитусом группа пурталезиидных морских ежей. Их тело вытянуто, у типичных представителей четко выделяется суженная «шейка» или горлышко. Общая форма тела амфорообразная, но билатеральная симметрия у некоторых видов ярко выражена. Эти иглокожие адаптированы к обитанию в толще бедных органикой илов, причем в пределах семейства четко прослеживается связь между способностью к зарыванию и передвижению в толще ила и формой панциря (Миронов, 1975, 1987).

2.2.2.4. Дисковидная форма. К ней относятся морские ежи отряда Clypeasteroida. В англоязычной литературе их принято называть «песчаными долларами». Панцирь у них плоский, с острыми краями, на нижней стороне имеет разветвленные желобки. У большинства представителей группы выражена билатеральная симметрия. Это особенно ярко видно у песчаных долларов с вырезками и отверстиями на панцире (семейства Mellitidae, Rotulidae, Astriclypeidae). Работами последних лет (Ghiold, 1983, 1984; Moor, 1986) установлено, что песчаные доллары с лунулами имеют целый ряд морфологических приспособлений для питания в чистых, хорошо отсортированных песках с малым количеством органических веществ. Ежи при этом просеивают песок, отбирая пищевые частицы, причем лунулы сокращают путь пищевых частиц к ротовому отверстию. Вероятно, формы с панцирем, снабженным лунулами, более адаптированы к обитанию на промытых песках, чем формы с цельным панцирем, обитающие на песках, богатых органикой.

2.2.3. Факультативные интрабионты

К этой экологической группировке можно отнести тех иглокожих, которые обитают в эпибентосе и значительную часть жизни проводят, зарывшись в грунт, но при этом не имея специфических морфоадаптаций к существованию в интрабентосе. Эта группа наиболее богата по числу жизненных форм и включает большинство нынеживущих видов иглокожих.

2.2.3.1. Астерозойная форма. Для нее характерен типичный габитус иглокожих, объединяемых в класс Stelleroidea. К этой, наиболее многочисленной жизненной форме иглокожих относятся неветвящиеся офиуры и подавляющее большинство морских звезд. Принадлежащие к астерозойной форме животные активно передвигаются с помощью лучей и амбулакральных ножек как по поверхности грунта, так и в грунте (как, например, морские звезды семейства Luidiidae). Временно закапываться в грунт полностью или частично, оставляя на поверхности лучи, могут практически все животные этой группы. Вообще астерозойные иглокожие демонстрируют большую пластичность адаптаций: при неизменном габитусе у них могут резко меняться тип питания и характер захвата пищи, а также характер движения и степень подвижности (Boolootian, 1966).

2.2.3.2. Шаровидная форма. Эта форма представлена большинством видов правильных морских ежей. К ней можно отнести и малочисленную группу морских звезд семейства Sphaerasteridae со слаборазвитыми лучами и вздутым телом. С помощью амбулакральных ножек и игл эти иглокожие способны иногда довольно быстро передвигаться по субстрату, присасываться к твердым субстратам, сверлить субстрат и частично зарываться в песок.

2.2.3.3. Червеобразная форма. Эта форма в различных модификациях характерна для большинства голотурий из отрядов Dendrochirotida, Aspidochirotida и Apodida. Тело у них либо червеобразное,

либо имеет форму огурца, амбулакральные ножки могут быть как полностью редуцированы, так и хорошо развиты и сильно видоизменены (у представителей рода *Stichopus*). Эти голотурии ползают по поверхности дна главным образом за счет мышечного движения. Многие из них обитают на твердых грунтах, но большинство животных, относящихся к этой жизненной форме, часть жизни проводит в грунте. При этом червеобразная форма тела может изменяться на U-образную. U-образная форма возникает у некоторых древовиднощупальцевых голотурий, например у *Cucumaria elongata* или у рода *Thyone*, обитающих в толще грунта. U-образная изогнутость тела позволяет голотурии выставлять над поверхностью грунта ротовой и (или) анальный конец тела и тем самым осуществлять функции дыхания и питания.

Такова в общих чертах предложенная система жизненных форм. Она, несомненно, не охватывает всего огромного разнообразия габитусов иглокожих, но это и не является ее целью. Мы не рассматривали таких любопытных представителей иглокожих, как Concentricycloidea *(Xyloplax medusiformis)* («морские маргаритки»), которых некоторые авторы даже выделяют в качестве самостоятельного класса — возможно не вполне оправданно (Baker, Rowe, Clark, 1986; Беляев, 1987). Предложенные в качестве жизненных форм «астерозойная» и «шаровидная» по объему являются скорее группами жизненных форм; в пределах каждой из них можно выделить более мелкие формы по габитуальным особенностям. Однако, как нам кажется, при детализации системы ее общий вид существенно не изменится. Предложенная система показывает, что для рецентных иглокожих центр морфоэкологического разнообразия приходится на экологическую группировку интрабионтов: в группу постоянных и факультативных интрабионтов входит 7 из 14 описанных жизненных форм. Видовое же разнообразие наиболее велико именно в двух формах группы факультативных интрабионтов — астерозойной и шаровидной. Для ископаемых иглокожих центр морфологического разнообразия будет, вероятно, иным и скорее всего приурочен к экологической группировке эпибионтов. Интересно отметить, что развитие приспособлений к обитанию в интрабентосе как одно из главных направлений морфоэкологической эволюции отмечено для двустворчатых моллюсков (Свешников, Кантор, 1985), тогда как для двух других классов типа моллюсков экологическая эволюция шла в ином направлении: у гастропод одним из центров морфоэкологического разнообразия является экологическая группа морских эпибионтов, а у головоногих — группа нектобентосных организмов (Свешников, Станкявичюс, 1987; Несис, 1985).

В пределах отдельных классов иглокожих разнообразие жизненных форм различно. Так, представители класса голотурий представлены в предложенной системе по крайней мере четырьмя жизненными формами, тогда как морские звезды (за исключением бризингид) относятся к астерозойной форме.

В ботанике и в меньшей степени в зоологии ставится вопрос об использовании морфоадаптивных признаков наряду с диагностическими при составлении систем таксонов. Стихийно морфоадаптивные признаки использовались в основном для таксонов высокого ранга. Так, Р. Ф. Геккер отмечал совпадение генетической и экологической систем у иглокожих при разделении типа на Pelmatozoa и Eleutherozoa. В сущности и раннее разделение типа иглокожих на классы (морские звезды, морские ежи и морские лилии) носит «физиономический» оттенок, под которым подразумевается общий для каждого класса морфоадаптивный тип (жизненная форма).

Прослеживая эволюцию адаптивных типов в пределах одного таксона, можно выяснить, каким образом при параллельном развитии и специализации на основе исходной единой схемы организации живого организма возникают на определенном этапе истории группы генетически родственные образования ранга семейства или отряда. Поэтому проблема становления высших таксономических категорий — проблема макроэволюции — во многом может рассматриваться в свете анализа возникновения и развития жизненных форм. Некоторым исследователям это дает основание полагать, что анализ эволюции жизненных форм животных позволит удовлетворительно решить вопрос о критериях объективной реальности применительно к общим принципам выделения высших таксонов (Криволуцкий, 1971).

ЛИТЕРАТУРА

Алеев Ю. Г. Экоморфология. Киев: Наукова думка, 1986. 423 с.

Алексеев А. С. Явления конвергенции у морских лилий и усоногих раков // Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. Л., 1977. С. 4—5.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука. 1964. Т. 1. 434 с.

Беляев Г. М. Новый класс иглокожих // Природа. 1987. № 7. С. 100—101.

Вигман Е. П. Система жизненных форм иглокожих // Докл. АН СССР. 1987. Т. 295, № 5. С. 1265—1267.

Галкин С. В., Коровчинский Н. М. Вертикальное и географическое распределение морских звезд рода *Freyella* (Brisingida) и замечания об их экологии и происхождении // Тр. ИО АН СССР. 1984. Т. 119. С. 162—178.

Гебрук А. В. Глубоководные голотурии семейства Elpidiidae (Elasipoda): система, образ жизни, распространение и филогения. Изд-во МГУ, 1986.

Геккер Р. Ф. Экологический аспект в палеонтологии и экологическая систематика // Проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1968. С. 7—18.

Дервиз-Соколова Т. Г. Об определении жизненной формы растений // Биол. науки. 1981. № 12. С. 84—92.

Зернов С. А. Общая гидробиология. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1949, 587 с.

Каменская О. Е. Экологическая классификация глубоководных амфипод // Тр. ИО АН СССР. 1984. Т. 119. С. 154—160.

Криволуцкий Д. А. Морфоэкологические типы панцирных клещей // Зоол. журн. 1965. Т. 44, № 8. С. 1053—1062.

Криволуцкий Д. А. Современные представления о жизненных формах животных // Экология. 1971. № 3. С. 19—25.

Миронов А. Н. Морфологические адаптации меридостернальных морских ежей к обитанию в грунте // Биология морских моллюсков и иглокожих. Владивосток, 1974. С. 106—111.

Миронов А. Н. Образ жизни пурталезиидных морских ежей (Echinodermata: Pourtalesiidae) // Тр. ИО АН СССР. 1975. Т. 103. С. 281—288.

Миронов А. Н. Эхиноидеи Мирового океана и формирование современных фаунистических комплексов: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1987. 243 с.

Несис К. Н. Океанические головоногие моллюски. М.: Наука, 1985. 285 с.

Палеонтология беспозвоночных. Изд-во МГУ. 1962. 456 с.

Преображенский Б. В. Морфология и палеоэкология табулятоморфных кораллов. М.: Наука, 1982. 198 с.

Свешников В. А. Спектр жизненных форм полихет // Докл. АН СССР. 1985. Т. 285, № 5. С. 1265—1268.

Свешников В. А. Морфоэкологическая структура отрядов полихет // Докл. АН СССР. 1986. Т. 286, № 2. С. 234—240.

Свешников В. А., Алигаджиев М. М. Жизненные формы беспозвоночных мезобентоса Каспийского моря // Докл. АН СССР. 1986. Т. 286. № 2. С. 241—244.

Свешников В. А., Кантор Ю. И. Система жизненных форм двустворчатых моллюсков // Докл. АН СССР. 1985. Т. 284, № 1. С. 235—239.

Свешников В. А., Виноградов Г. М. Жизненные формы рачков амфипод гиперид // Докл. АН СССР. 1987. Т. 293, № 4. С. 1011—1015.

Свешников В. А., Станкявичюс А. Б. Система жизненных форм морских переднежаберных брюхоногих моллюсков // Докл. АН СССР. 1987. Т. 295, № 5. С. 1268—1272.
Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНИТИ, 1972. Ч. I. С. 3—65.
Шарова И. Х. Жизненные формы жужелиц. М.: Наука, 1981. 394 с.
Шарова И. Х. Экологическая морфология животных. М.: Изд-во МГПИ им. В. И. Ленина, 1987. 69 с.
Шарова И. Х., Свешников В. А. Проблемы экологической морфологии. М.: Знание / Сер. Биология. 1988. № 1. 64 с.
Baker A. N., Rowe F. W. E., Clark H. E. S. A new class of Echinodermata from New Zealand // Nature. 1986. Vol. 321, N 6073. P. 862—864.
Downey M. E. Revision of the Atlantic Brisingidae (Echinodermata: Asteroidea), with description of a new genus and family // Smith. Contr. to Zool. 1986. N 435. 57 p.
Ghiold J. The role of external appendages in the distribution and life habits of the sand dollar *Echinarachnius parma* (Echinodermata: Echinoidea) // J. Zool. 1983. Vol. 200, N 3. P. 405—419.
Ghiold J. Adaptive shifts in clypeasteroid evolution feeding strategies in the soft-bottom realm // Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh. 1984. Bd. 169. N 1. S. 41—73.
Moor R. Non-respiratory podia of clypeasteroids (Echinodermata, Echinoidea). II Diversity // Zoomorphology. 1986. Vol. 106. P. 75—90.
Physiology of Echinodermata / Ed. by R. Boolootian. N. Y., London, Sydney: Intersci. Publ., 1966. 822 p.
Pawson D. L. Some aspects of the biology of deep-sea Echinoderms // Thalassia Jugoslavica. 1976. 12, N 1, P. 287—293.
Pawson D. L. Deep-sea echinoderms in the Tongue of the Ocean, Bahama Islands: a survey, using the research submersible Alvin // Austr. Mus. Mem. 1982. N 16. P. 129—145.

Институт эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР, Москва

THE ECOMORPHOLOGICAL SYSTEMATICS OF ECHINODERMS

E. P. Wiegmann, V. A. Sveshnikov

Ecological morphology is aimed at identifying morphoadaptive types of organisms (life-forms), studying their nature, evolution and distribution. Life-forms of separate taxa have been used for the characterization of morpho-ecological features of phylogeny and for the description of trends in adaptive evolution (Sharova, 1981; Nesis, 1985; Sveshnikov, Kantor, 1985).

The authors have made an attempt to produce the hierarchic ecomorphological system of the phylum Echinodermata. Life-form in the authors' sense is complex of adaptations to definite environments, originating as a result of parallel and convergent evolution.

Life-forms of echinoderms are distinguished on the basis of the type of biotope, rate of mobility, mode of movement and general habitus. Intrabionts and facultative intrabionts predominate in diversity and abundance among echinoderms.

Institute of Animal Morphology and Ecology, USSR Acad. of Sci., Moscow

ТАБЛИЧКИ БРАХИОЛ *BOCKIA* (EOCRINOIDEA) ИЗ СРЕДНЕГО ОРДОВИКА ЭСТОНИИ И ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

А. КЫРТС

Bockia laevis Hecker и *Bockia cucumis* Hecker — давно известные виды из среднеордовикских отложений Ленинградской области и Северной Эстонии. Они были впервые подробно описаны Р. Ф. Геккером (Геккер, 1938, 1940), но имевшаяся в его распоряжении коллекция содержала только теки. Брахиолы ему известны не были. Как следует из описания, теки *Bockia laevis*, известные из кукрузеского и идавереского горизонтов, состоят из равномерно и мелкогранулированных табличек. На внешней поверхности табличек *Bockia cucumis* имеются не только равномерно распределенные мелкие гранулы, но и резко выраженные более крупные бугорки, спорадически разбросанные по поверхности. Этот вид был известен только в идавереском горизонте.

По данным Дж. Ф. Бокели (Bockelie, 1981), у *Bockia* имеется пять двурядных брахиол. Левые и правые таблички брахиол расположены в чередующемся порядке. От брахиол отходят двурядные пиннулы.

Автором показано, что скульптура на внешней поверхности табличек брахиол такая же, как на табличках теки. Это позволяет выявлять видовую принадлежность брахиолярных табличек — наиболее часто встречающихся скелетных элементов *Bockia* в кернах буровых скважин. Обработанная автором коллекция табличек брахиол принадлежит Институту геологии АН ЭССР и включает около 120 экземпляров, собранных в основном автором. Часть коллекции была передана Л. Хинтс и Р. Мяннилем, за что автор выражает им глубокую благодарность.

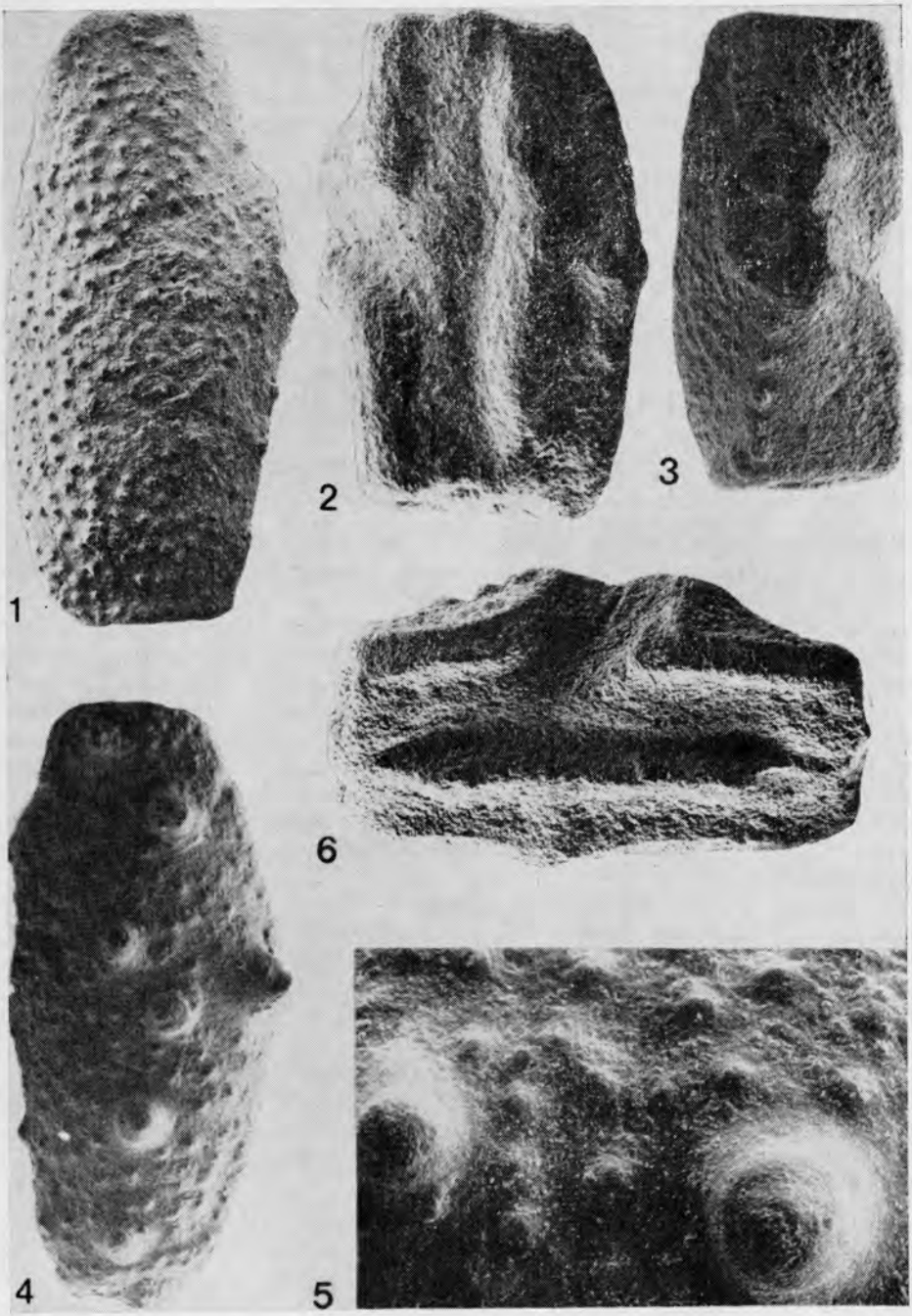
Bockia laevis Hecker, 1938
Табл., фиг. 1—3

Bockia laevis: Геккер, 1938, стр. 424; 1940, стр. 40.

Голотип. Колл. ГИН № 2801/22, тека. Идавереский горизонт. Татрузе, Эстония (Геккер, 1940, табл. 8, фиг. 1).

Описание (только таблички брахиол). Брахиолярные таблички удлиненного очертания с суженными концами и мелкой равномерной грануляцией на внешней поверхности. Дистальная сочленовная поверхность табличек по размерам немного меньше проксимальной. В боковой части табличек, немного выше середины, расположена овальная фасетка для прикрепления двурядной пиннулы. Внутренняя сторона табличек разделена вертикальным гребнем на две части примерно равной ширины.

Размеры. Высота наиболее типичного экземпляра Ес 2504 (табл., фиг. 1) — 4,0 мм, ширина — 1,8 мм. Высота табличек колеблется от 2,7 до 4,0 мм, ширина — от 1,5 до 2,0 мм. Максимальный диаметр фасетки — 0,8 мм. Соотношение высоты к ширине у дистальных табличек — 2,5, у проксимальных — 1,5.



Фиг. 1—3. *Bockia laevis* Hecker: 1 — внешний вид брахиолярной таблички Ec 2501, ×28, скв. № 20 (Ленинградская обл.), гл. 141,50 м. $C_{III}V$; 2 — внутренняя сторона брахиолярной таблички Ec 2502, ×28, карьер Кохтла, слой G_2, $C_{II}K$; 3 — фасетка для прикрепления пиннулы таблички Ec 2503, ×26, карьер Кохтла, слой G_2, $C_{II}K$.

Фиг. 4—6. *Bockia cucumis* Hecker: 4 — внешний вид брахиолярной таблички Ec 2504 ×28, скв. Пагари, гл. 39, 39—39, 42 м, $C_{II}T$; 5 — внешняя поверхность таблички Ec 2504 ×80, местонахождение то же; 6 — внутренняя сторона таблички Ec 2505, ×30, скв. № 3 (Ленинградская обл.), гл. 152,6 м, $C_{II}V$.

Распространение. Кукрузеский горизонт (кивиылиская пачка — $C_{II}K$, пеэтриская пачка — $C_{II}P$), идавереский горизонт (татрузеская свита — $C_{II}T$, вазавереская свита — $C_{III}V$) и йыхвиский горизонт (алувереская пачка — D_IA) Северо-Восточной Эстонии и западной части Ленинградской области.

Материал и местонахождения. 103 отдельных таблички хорошей сохранности. Скв. Винни, гл. 65,05 — 71,7 ($C_{II}P$ — 1 экз.; $C_{III}V$ — 2 экз.); скв. Пагари, гл. 35,95 — 40,80 м ($C_{III}V$ — 6 экз.; D_IA — 1 экз.); скв. Эвасу, гл. 51,6 — 60,9 м ($C_{III}T$ — 6 экз.; $C_{III}V$ — 16 экз.; D_IA — 1 экз.); карьер Кохтла, слой G_2 ($C_{II}K$ — 18 экз.), слой H_1 ($C_{II}K$ — 1 экз.); обн. Алувере ($C_{III}V$ — 5 экз.), скв. Николаевское Лен. обл. (№ 3), гл. 148,8 — 178,5 м (C_{II}, C_{III} — 15 экз.), скв. № 20 Лен. обл., гл. 141,50 (4 экз.); скв. № 8 Лен. обл., гл. 165,5 м (2 экз.); скв. № 6 Лен. обл., гл. 178,5 м (11 экз.); скв. № 126 Лен. обл., гл. 65,95 — 66,83 м ($C_{II}K$ — 3 экз.).

Bockia cucumis Hecker, 1938
Табл., фиг. 4—6

Bockia cucumis: Геккер, 1938, с. 424; 1940, стр. 41.

Голотип. Колл. ГИН № 2801/22, тека. Идавереский горизонт, Татрузе, Эстония (Геккер, 1940, табл. 8, фиг. 6).

Описание (таблички брахиол). Брахиолярные таблички удлиненного очертания с суженными концами и фасеткой для прикрепления двухрядной пиннулы. Фасетка расположена немного выше середины таблички. Дистальная сочленовная поверхность таблички по размерам немного меньше проксимальной. Внешняя поверхность табличек покрыта мелкими гранулами, среди которых разбросано 6—8 более крупных бугорков диаметром 0,25 мм. Эти бугорки, как правило, расположены беспорядочно, но на отдельных табличках почти в один ряд. Внутренняя сторона табличек разделена вертикальным гребнем на две части примерно равной ширины.

Размеры. Высота наиболее типичного экземпляра Ес 2501 (табл., фиг. 4) — 3,35 мм, ширина — 1,5 мм. Высота табличек колеблется от 2,5 до 3,4 мм. Максимальный диаметр фасетки — 0,8 мм.

Распространение. Идавереский горизонт (татрузеская свита — $C_{III}T$, вазавереская свита — $C_{III}V$) Северо-Восточной Эстонии и западной части Ленинградской области.

Материал и местонахождения. 11 отдельных табличек хорошей сохранности. Скв. Пагари, гл. 39,93 — 39,97 м ($C_{III}V$ — 3 экз.); скв. Эвасу, гл. 58,44 — 58,49 м ($C_{III}T$ — 2 экз.), гл. 59,20 — 59,25 м ($C_{III}T$ — 1 экз.); скв. Николаевское (№ 3) Лен. обл., гл. 152,6 м (C_{III} — 4 экз.), гл. 156,2 м (C_{III} — 1 экз.).

ЛИТЕРАТУРА

Геккер Р. Ф. Новые данные о роде *Rhipidocystis* Jkl. (отряд Digitata n. o., класс Carpoidea Jkl.) и новый род *Bockia n. g.* (подкласс Eocrinoidea Jkl., класс Crinoidea Mill.) из нижнего силура Ленинградской области СССР и Эстонии // Доклады АН СССР. 1938. Т. 19. № 5. С. 421—425.

Геккер Р. Ф. Carpoidea, Eocrinoidea и Ophiocistia нижнего силура Ленинградской области и Эстонии // Тр. Палеонтологического института. 1940. Т. IX. Вып. 4. С. 5—82.

Bockelie J. F. The Middle Ordovician of the Oslo Region, Norway, 30. The eocrinoid genera *Cryptocrinites, Rhipidocystis* and *Bockia* // Norsk Geologisk Tidsskrift. 1981. Vol. 61. N 2. P. 123—147.

Институт геологии АН ЭССР, Таллинн

BRACHIOLAR PLATES OF BOCKIA (EOCRINOIDEA) FROM THE MIDDLE ORDOVICIAN OF ESTONIA AND LENINGRAD REGION

A. Kõrts

Biserial brachioles of *Bockia* are composed of brachiolar plates, cover plates and have biserial pinnules (Bockelie, 1981).

Isolated brachiolar plates of 2 species of *Bockia* have been identified in the Middle Ordovician Kukruse, Idavere and Jõhvi Regional Stages of Northern Estonia and Leningrad Region.

The ornamentation of thecal plates described by R. Hecker (Геккер, 1940) has been observed on brachiolar plates as well.

Brachiolar plates of *Bockia laevis* possess a finely granulated ornamentation *Bockia cucumis* has in addition to the granulation 6 to 8 irregularly situated knobs.

Brachiolar plates of *Bockia laevis* have been found in the Kukruse, Idavere and Jõhvi Regional Stages (over 100 plates), but *Bockia cucumis* is known only from the Idavere Regional Stage (Tatruse Member, mostly; 11 plates).

Institute of Geology, Acad. Sci. Estonian SSR, Tallinn

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РИПИДОЦИСТИДАХ (EOCRINOIDEA)

С. В. РОЖНОВ

ВВЕДЕНИЕ

Рипидоцистиды — иглокожие с уплощенной текой. О. Иекель (Jaekel, 1900) первоначально рассматривал *Rhipidocystis* как придатки стебля фантастического животного, в котором он объединил, как оказалось в дальнейшем, четыре далеких друг от друга рода иглокожих. Разгадал природу этих окаменелостей Р. Ф. Геккер (1938, 1940), исследования которого в этом направлении стали классическими. Экземпляры, имевшиеся в распоряжении Р. Ф. Геккера, были неполными, из-за чего ему удалось реконструировать черты не конкретного вида (по каждому виду материала у него было недостаточно), а только общий облик абстрактного представителя рода, наделенного сборными чертами разных видов, дополнявших друг друга по сохранности. Обоснованная Р. Ф. Геккером реконструкция рипидоцистиса сразу же сделала понятными морфологические и экологические особенности животного. В дальнейшем на этой основе базировались все менявшиеся с течением времени представления об этой интересной группе (Рожнов, 1987).

Новый материал по рипидоцистидам из ордовика Приладожья и Прибалтики, собранный автором и частично переданный ему Р. Ф. Геккером, расширил наши знания об особенностях строения представителей группы и позволил реконструировать морфологию уже некоторых отдельных видов, что вносит существенные дополнения в понимание этой группы. Особенно это касается типового вида. Кроме того, удалось показать, что членики стебля, описанные ранее Р. С. Елтышевой под названием *Pentagonocyclicus concentricus*, принадлежат не морским лилиям, а гигантским рипидоцистисам. Впервые представитель рипидоцистид описан с Урала. Рассмотрены неизвестные ранее следы поселений паразитов на теках рипидоцистисов. Это, видимо, пока самые древние из известных паразитов иглокожих. Выявлены также новые особенности экологии группы.

Ориентировка теки, названия ее сторон и обозначения табличек здесь такие же, как принятые в работах Р. Ф. Геккера (1940) и И. Ф. Бокели (Bokelie, 1981), но с небольшими дополнениями. Сходные обозначения используются у Homalozoa, но это не отражает гомологии. Верхней стороной условно считается широкая часть теки, обращенная вверх при анусе слева и рте, направленном от наблюдателя. У *Neorhipidocystis* gen. nov. на этой стороне известны поры [гидропора и гонопора (?)], следовательно, он лежал на противоположной, нижней стороне. У *Rhipidocystis* нижняя сторона маркируется непарной центральной табличкой, примыкающей дистальным концом к стеблевой фасетке. Левая сторона теки, как указывалось выше, маркируется анусом. Правая сторона у рода *Rhipidocystis* маркируется стеблевой фасеткой, расположенной преимущественно на правой маргинали, и стеблем, являющимся как бы продолжением правых маргиналей. Таблички, оконтуривающие теку с боков, названы маргинальными табличками (M). Их нумерация начинается с самых дистальных табличек арабскими цифрами по порядку отдельно

справа и слева. К индексу правых табличек добавляется «штрих». Самые дистальные правые (MI′) и левые (MI) маргинальные таблички соединены друг с другом. На место их соединения с нижней стороны у Rhipidocystis налегает непарная табличка (Az). Иногда маргинальные таблички бывают сдвоенными — состоят из верхней (sM) и нижней (iM) табличек. Между маргинальными табличками с верхней и нижней сторон теки располагаются центральные таблички, верхние (sC) и нижние (iC) соответственно. Нумерация их, как и маргинальных, начинается с дистального края; если они парные, то правая из них маркируется штрихом, например iC2′. Таблички, от которых отходят брахиолы (на них расположены фасетки для прикрепления брахиол), названы брахиолофорными (Brf). Таблички, на которые опираются брахиолофорные и которые обычно с ними чередуются, названы перистомальными (Prs), так как они окружают ротовое отверстие. Анус (An) прикрыт анальными табличками. Рот прикрыт оральными кроющими табличками, которые у *Neorhipidocystis* постепенно переходят в кроющие таблички брахиол.

ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Сем. Rhipidocystidae Jaekel, 1900

Род *Rhipidocystis* Jaekel, 1900

Rhipidocystis (part.): Jaekel, 1900, S. 672; Bather, 1913, p. 369; Геккер, 1938, с. 421, 1940, с. 7, 1964, с. 27; Ubaghs, 1967, p. S489; Bockelie, 1981, p. 141.

Типовой вид. *Rhipidocystis baltica* Jaekel, 1900. Ленинградская область, нижний ордовик, волховский горизонт.

Наименование типового вида требует специального рассмотрения. В работе Иекеля названо два вида *Rhipidocystis*: это *R. gigas* и *R. baltica*. Первый вид был кратко описан Иекелем в тексте, а второй обозначен им в подписи к рисунку такого плоского стеблевого придатка. Это изображение для интересующих нас остатков в работе Иекеля является единственным. Поэтому Р. Ф. Геккер и выбрал его за типовой вид, не придав значения тому, что Bather (1913) уже прямо указал типовой вид для сборного рода *Rhipidocystis*: это *R. gigas*. На этом основании Ubaghs (1967) в «Treatise...» для рода *Rhipidocystis* в узком смысле, т. е. в понимании Р. Ф. Геккера, ставшем общепринятым, указывает типовой вид *R. gigas*. Другой же вид этого рода *R. baltica* он считает самостоятельным валидным видом.

Это формально правильное действие Ж. Убагса в данном случае лишает номенклатуру рассматриваемых животных определенности и стабильности. И вот почему. Краткое описание *R. gigas*, данное Иекелем, включает указание на «таблички теки» (эти таблички Геккер выделил в род *Volchovia*), на стебель (Геккер отнес его к *Dendrocystites*, но позже Е. Жиль и К. Кастер (Gill, Caster, 1960) его обособили в *Heckericystis*) и мешковидные придатки стебля (род *Bockia* Hecker). Характеристика плоских стеблевых придатков в описании этого вида отсутствует. А именно они в современном правильном понимании представляют собой теки тех иглокожих, за которыми Р. Ф. Геккер оставил название *Rhipidocystis*, употребление которого является сейчас общепринятым. Таким образом, *R. gigas* не может служить типовым видом для рода *Rhipidocystis* в современном понимании, так как в этом случае для него невозможно указать какой-либо тип, потому что у Иекеля, видимо, не было в 1900 г. образца таких плоских стеблевых придатков, которые он мог бы отнести к *R. gigas*, во всяком случае установить это определенно невозможно.

Так как Безер (Bather, 1913) указал типовой вид *R. gigas* для рода *Rhipidocystis* в широком понимании Иекеля, которого он и сам, хотя и с сомнением придерживался, то этот вид мог бы остаться в дальнейшем типовым только для родов, выделенных по остаткам, указанным в описании этого вида, т. е. для нынешних *Volchovia, Heckericystis, Bockia.* Но теперь этого сделать нельзя, не изменив общепринятого названия какого-либо из этих родов на *Rhipidocystis,* что было бы, конечно, крайне неразумно и запутанно, так как род *Rhipidocystis* в современном понимании пришлось бы назвать иначе.

Таким образом, единственным возможным решением, при котором сохранились бы общепринятые названия четырех родов в общепринятом смысле, было бы аннулирование названия *R. gigas* и признание *R. baltica* типовым видом рода *Rhipidocystis*. Для *R. baltica* в работе Иекеля имеется рисунок и краткое описание в подрисуночной подписи, а в работе Безера для этого изображенного голотипа имеется указание на точный возраст и конкретное местонахождение, что делает характеристику *R. baltica* вполне определенной и возможной для дальнейшего уточнения. Согласно Международному кодексу зоологической номенклатуры такое действие вправе совершить только комиссия, куда и послано соответствующее письмо, согласованное с Р. Ф. Геккером.

Диагноз. Тека полуэллиптической формы с сильно выпуклой левой стороной, где расположен анус, и слегка выпуклой правой. На правой нижней маргинали находится стеблевая фасетка, от которой отходит небольшой длины стебелек из низких члеников с очень узким стеблевым каналом, заканчивающийся «пеньковидным» прикрепительным образованием. Справа четыре маргинали, слева — пять. Пятая левая маргиналь всегда сдвоенная (состоит из нижней и верхней табличек) и дистальнее ее сбоку теки располагается анус. Сдвоенной иногда бывает и третья правая маргиналь. Приротовая часть круглая. Разорванный в нескольких местах венчик брахиолофорных табличек несет 6—8 двурядных брахиол. Положение гидропоры точно неизвестно.

Видовой состав. Кроме типового вида сюда относятся: *R. esthona Hecker,* 1938, кукрузеский горизонт Эстонии; *R. robusta* Hecker, 1938, йыхвиский горизонт Эстонии и Ленинградской области; *R. concentricus* (Yeltyschewa, 1964), верхи волховского или (и?) низы кундаского горизонта Ленинградской области; *R. batheri* Hecker, 1938, эхиносферитовый горизонт Ленинградской области.

Замечание. Только для типового вида известно более или менее полное строение скелета. Все остальные перечисленные виды, кроме последнего, отнесены к этому роду на основании расположения стеблевой фасетки лишь на одной, правой, маргинали и асимметричного строения пристеблевой части. Для *R. batheri* эти детали строения неизвестны. Поэтому он отнесен сюда условно.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Neorhipidocystis* gen. nov. отличается менее симметричной текой, двурядными, а не однорядными брахиолами, круглой, а не уплощенно-овальной приротовой частью, хорошо выраженным анусом, расположенным вблизи рта дистальнее пятой левой всегда сдвоенной маргинали, асимметричной пристеблевой частью со стеблевой фасеткой, расположенной почти исключительно на правой маргинали, а не равно на обеих, стеблем из одинаковых мелких низких члеников. От слабо изученного *Batherocystis* отличается строением приротовой части, меньшим числом центральных табличек и стеблем из множества низких члеников, а не из нескольких массивных неправильной формы.

Распространение. Нижний и средний ордовик Ленинградской области и Эстонии.

Rhipidocystis baltica Jaekel, 1900
Табл. 1, фиг. 1—9

Rhipidocystis baltica: Jaekel, 1900, Fig. 3; Bather, 1913, p. 371, fig. 3; Геккер, 1938, с. 422, рис. 1; 1940, с. 17, рис. 2, 3, 7, 8, 11а, в, табл. I, II, фиг. 1, 2, табл. III, фиг. 3, 4; 1964, с. 73, табл., фиг. 4—6; Ubaghs, 1967, p. S489, fig. 318, 2—3; Bockelie, p. 146.

Голотип. Экземпляр, изображенный в работе Jaekel (1900) на рис. 3. Ленинградская область, Горная Шелдиха, нижний ордовик, волховский горизонт, «желтяки» ($B_{II}\beta$). Данные о голотипе взяты из работы Bather (1913).

Описание (рис. 1—3). Плоская тека полуэллипсовидной формы с сильновыпуклой левой стороной и слабовыпуклой правой. Краевые части теки утолщенные и округлые в поперечном сечении, а околоцентральная — плоская и тонкая, как бы вдавленная и окруженная валиком. Передняя часть воронковидная, заметно наклоненная по отношению к оси остальной теки, с широким ртом посередине и фасетками для прикрепления брахиол вокруг. Близ приротовой части на левом боку находится анальная пирамидка. На противоположном ротовому конце находится стеблевая фасетка. Длина теки 23—35 мм (у голотипа — 33,5 мм) при ширине около 15 мм.

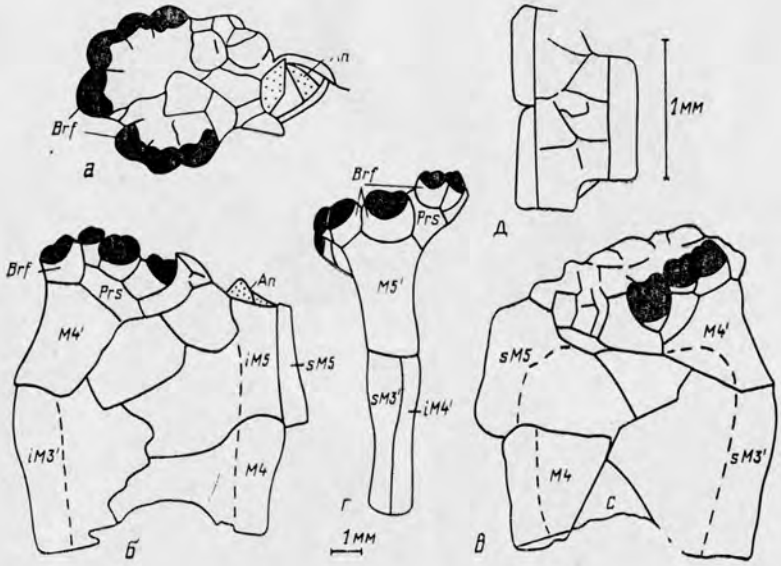
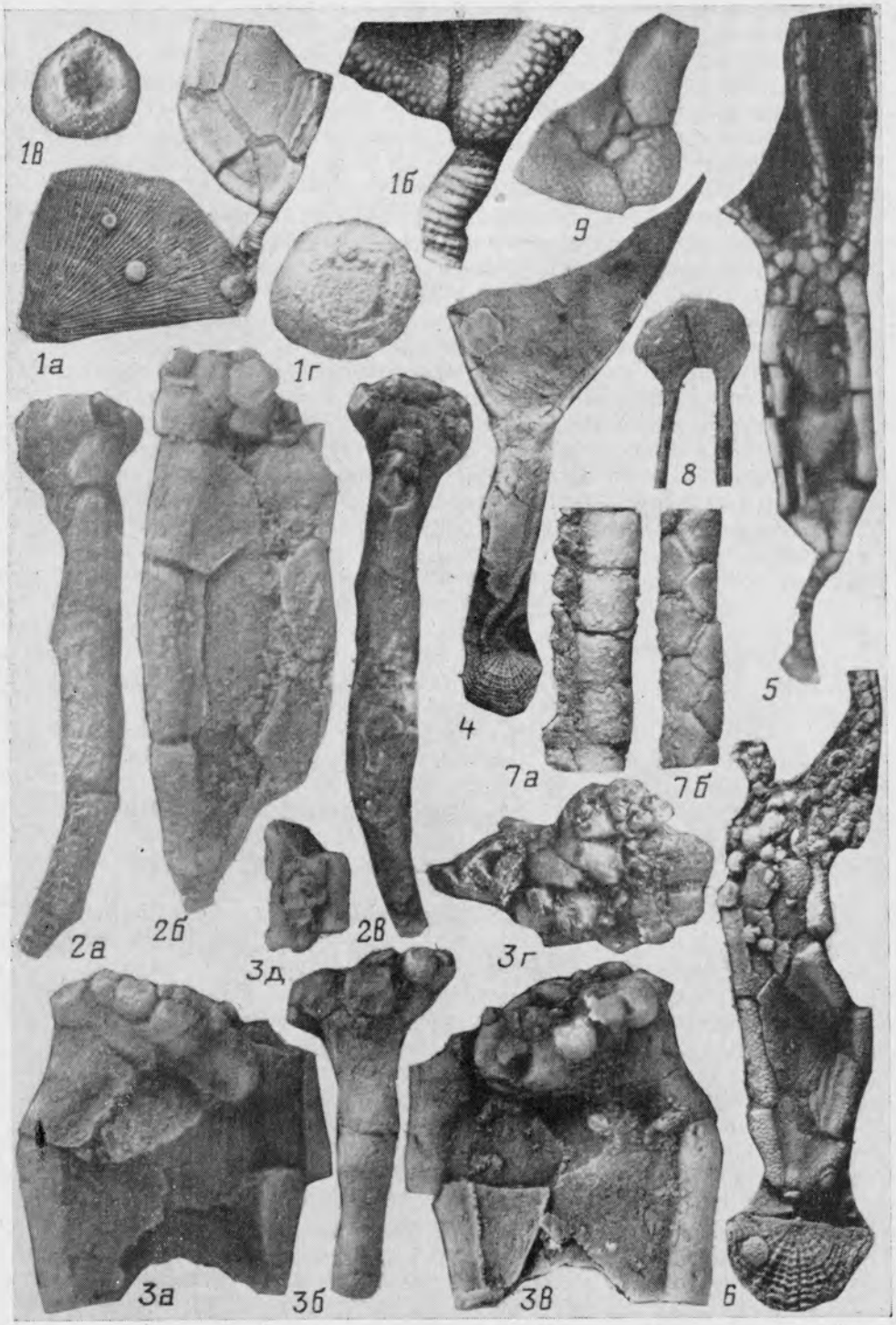


Рис. 1. *Rhipidocystis baltica* Jaekel. Строение приротовой половины теки и фрагмента брахиолы.

Экз. ПИН № 4125/334: *а* — оральная сторона; *б* — тека снизу; *в* — тека сверху; *г* — правая сторона теки; *д* — фрагмент брахиолы со стороны желобка. Буквенные обозначения указаны в тексте (с. 38, 39). Фасетки для прикрепления брахиол зачернены. Таблички, прикрывающие анус, покрыты точками. Штриховой линией показана граница между плоской центральной частью и краевыми валиками. Карьер близ дер. Бабино, волховский горизонт (арениг).


1в
1а
1б
1г
9
8
4
5
7а
7б
2а
2б
2в
3д
3г
3а
3б
3в
6

Тека построена маргинальными, центральными, перистомальными (околоротовыми), брахиолофорными и анальными табличками.

Маргинальные таблички слагают наибольшую часть теки. Их пять с левой стороны и четыре — с правой. Они U-образного поперечного очертания с несколько раздутым и утолщенным закруглением и плоскими, как бы вдавленными краями. Пятая левая маргинальная табличка, дистальная часть которой оконтуривает одну сторону анального отверстия, всегда сдвоенная: состоит из двух почти равных табличек — верхней и нижней. Шов между этими табличками проходит посередине закругления края теки, вдоль его плоскости симметрии или чуть скошен. У некоторых экземпляров такая же сдвоенность обнаружена и в строении третьей правой маргинальной таблички.

С нижней стороны теки между первыми правой и левой маргинальной табличками расположена особая непарная табличка с коротким или вытянутым «язычком», накладывающимся на место соединения парных табличек.

Между маргинальными табличками с верхней и нижней стороны располагаются тонкие центральные таблички. Их по две или три с каждой стороны: одна крупная и две (одна?), расположенные ближе к ротовому концу, мелкие. Четвертая правая маргинальная табличка имеет слегка расширенный и загнутый дистальный конец с несколькими фасетками для прикрепления перистомальных и брахиолофорных табличек. Одна брахиолофорная табличка опирается на осевую часть маргинальной и является обычно самой крупной из таких табличек. Рядом с ней, но уже на верхней стороне теки располагается либо еще одна, но меньшего размера, такая же табличка, либо сразу перистомальная. Такая же перистомальная табличка опирается и на нижнее крыло маргинали. Всего в перистомальном венчике 6—7 табличек. Между ними в дистальной части вклиниваются брахиолофорные таблички. Исключение представляют две перистомальные таблички, расположенные на левом боку дистальнее ануса: между ними нет места для присоединения брахиолофорной таблички. Брахиолофорных табличек пять у самого мелкого экземпляра и восемь — у экземпляра среднего размера. Брахиолофорные таблички у одного и того же экземпляра отличаются друг от друга величиной, что, возможно, указывает на последовательность их появления по мере роста животного. Каждая из них несет подковообразную фасетку, наклоненную наружу, на которой видны три (четыре?) плохо различимые фоссулы. С внутренней стороны каждой брахиолофорной таблички располагается направленный ко рту неглубокий желобок с округлым поперечным очертанием. Вдоль дна желобка проходят три параллельные бо-

---

Фиг. 1—9 — *Rhipidocystis baltica* Jaekel. 1 — экз. ПИН, № 4125/343: *1а* — общий вид сверху дистальной половины теки со стеблем и прикрепительные образования на брахиоподе, x1,5; *1б* — основание теки и стебель, x5; *1в, г* — прикрепительные образования (*1г* — с дистальным члеником), x10; 2 — экз. ПИН № 4125/341, тека: *2а* — справа; *2б* — снизу; *2в* — слева, x10; 3 — экз. ПИН № 4125/334, проксимальная половина теки: *3а* — снизу; *3б* — справа; *3в* — сверху; *3г* — оральная сторона, x5; *3д* — фрагмент брахиолы, x11; 4 — экз. ПИН № 4125/51, тека с брахиолами и стеблем, прикрепленным к брахиоподе, вид сверху, x1,5; 5 — экз. ПИН № 4125/340, тека с брахиолами и стеблем, вид сверху, x3; 6 — экз. ПИН № 4125/336 — тека с полуразрушенными брахиолами, проксимальной частью стебля и прикрепительным образованием на брахиоподе, вид снизу, x3; 7 — экз. ПИН № 4125/344, средняя часть брахиолы: *7а* — сбоку; *7б* — с аборальной стороны, x7; 8 — экз. ПИН № 4125/370, сочленовная часть «сдвоенной» маргинальной таблички, x7; 9 — экз. ПИН № 4125/339, пристеблевая часть теки сверху с патологией и добавочными табличками, x4. Все экземпляры из волховского горизонта востока Ленинградской области: 1, 2, 5, 6, 8, 9 — Путиловские ломки, 3, 4, 7 — карьер близ дер. Бабино.

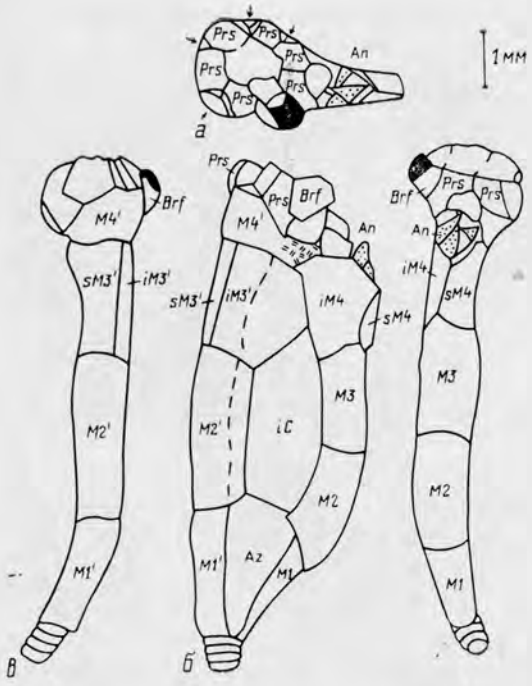


Рис. 2. *Rhipidocystis baltica* Jaekel. Строение теки.

Экз. ПИН № 4125/343, тека: *а* — оральная поверхность (стрелками показаны места причленения выпавших брахиолофорных табличек); *б* — снизу; *в* — справа; *г* — слева. Обозначения, как на рис. 1. Путиловские ломки, волховский горизонт (арениг).

роздки, разделенные узенькими гребнями. Каждая фасетка несет двурядную брахиолу длиной чуть больше теки с неглубоким желобком, покрытым мелкими кроющими табличками. Брахиолофорные таблички не соприкасаются между собой у мелкого экземпляра, а у более крупных некоторые из них соприкасаются, так что брахиолы располагаются как бы несколькими пучками. Самый широкий разрыв между ними с левой стороны дистальнее ануса.

Анус расположен с левой стороны теки близ околоротового венчика. С проксимальной стороны он оконтурен нижней и верхней пятыми маргинальными табличками, а с дистальной стороны — одной (двумя?) табличкой, на которую опираются две характерные перистомальные таблички. Сверху анус прикрыт анальной пирамидкой из нескольких (трех?) табличек. Он эллипсовидный, вытянутый вдоль маргиналей, его размеры около 0,6×0,4 мм у мелкого экземпляра (№ 4125/341), 1,0× ×1,6 мм — у экземпляра средних размеров (№ 4125/347) и около 1,4 мм — у экз. № 4125/334.

Пора обнаружена только одна и только у одного экземпляра на левой стороне теки дистальнее ануса. Она диаметром 0,2 мм и располагается в месте схождения трех табличек: перистомальной, брахиолофорной и непарной, ограничивающей дистально анус.

Проксимальная часть теки построена тремя табличками и может быть различной формы: заостренной с оттянутым концом, на котором расположена стеблевая фасетка, треугольно-округлой и округлой без оттянутого конца. Стеблевая фасетка всегда расположена на конце первой правой маргинали. Иногда фасетка своим краем заходит и на левую первую маргиналь и на непарную табличку между ними, но центральная часть фасетки всегда на правой маргинали, где расположен выход осевого канала, переходящего в стебель. Осевой канал очень узкий, почти «точечный». Стебель обычно короткий и тонкий, состоит из очень низких

монолитных члеников с узким «точечным» осевым каналом, с гладкой сочленовной поверхностью или с намечающимися на ней радиальными ребрами, с круглым поперечным очертанием, гладким или иногда зубчатым наружным краем. Стебель оканчивается маленьким прикрепительным образованием — монолитным «пеньком» с вогнутой фасеткой для прикрепления стебля. У крупных экземпляров стебель может быть прижизненно обломанным и заканчиваться утонченным концом без прикрепительного образования.

Скульптура выражена неодинаково у разных экземпляров и в разных частях теки. Поверхность краев теки обычно покрыта мелкими округлыми гранулами, которые могут быть едва заметными и редкими, а могут быть более частыми и крупными, иногда могут сливаться друг с другом, становиться вытянутыми, образуя почти меандрический рельеф.

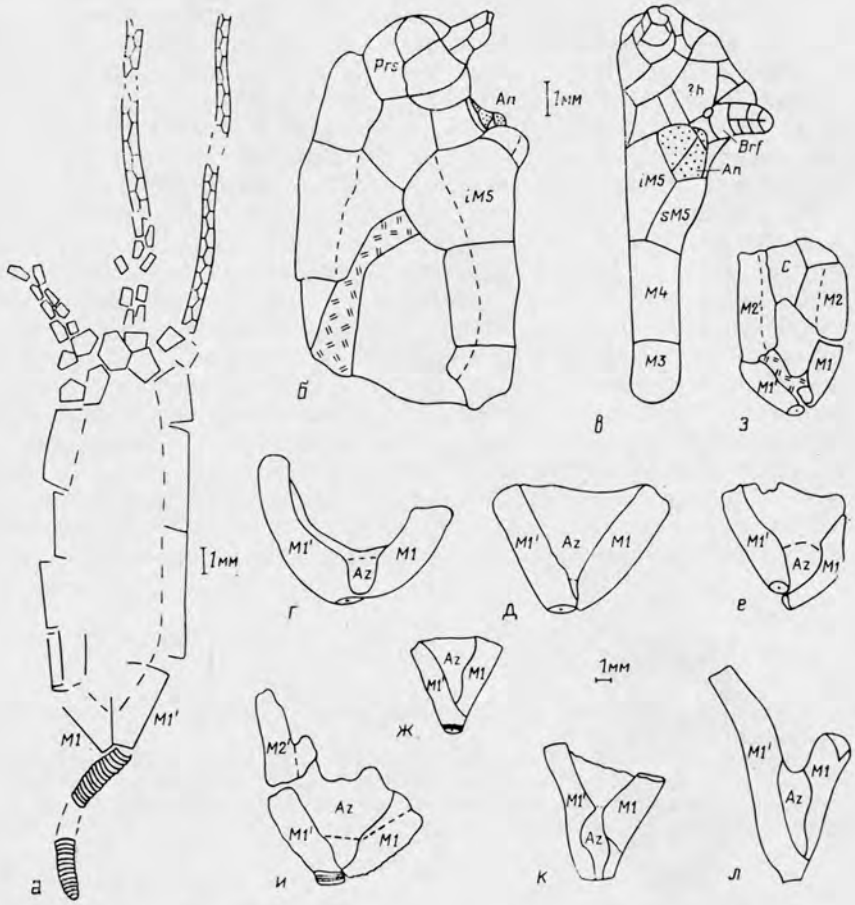


Рис. 3. *Rhipidocystis baltica* Jaekel.

а — экз. ПИН № 4125/340, тека с брахиолами и стеблем, вид сверху; *б, в* — экз. ПИН № 4125/335, приротовая половина теки: *б* — снизу, *в* — слева; *г—л* — пристеблевая часть теки снизу: *г* — экз. ПИН № 4125/338, *д* — экз. ПИН № 4125/328, *е* — экз. ПИН № 4125/331, *ж* — экз. ПИН № 4125/329, *з* — экз. ПИН № 4125/337, *и* — экз. ПИН № 4125/333, *к* — экз. ПИН № 4125/330, *л* — экз. ПИН 4125/332. Обозначения, как на рис. 1 *а, г, з* — Путиловские ломки, *б, в, д, е, ж, и, к, л* — карьер близ дер. Бабино. Волховский горизонт (арениг).

Сравнение. Все другие виды этого рода известны лишь фрагментарно, поэтому невозможно провести полного сравнения. От *R. esthona* и *R. robusta* отличается резким утолщением пристеблевой части, а от последнего вида, кроме того, — резким, а не постепенным переходом периферической части маргинальных табличек в центральную. От *R. batheri* отличается меньшими размерами и «однопорядковым» характером скульптуры, от *R. concentricus* — значительно меньшими размерами и относительно маленькой стеблевой фасеткой.

Материал. Две целых теки с брахиолами и стеблем, несколько тек различного размера и сохранности и многочисленные фрагменты тек из волховского горизонта карьера близ дер. Бабино и Путиловских ломок.

Распространение. Волховский горизонт Ленинградской области. Достоверные экземпляры этого вида из кундаского горизонта неизвестны.

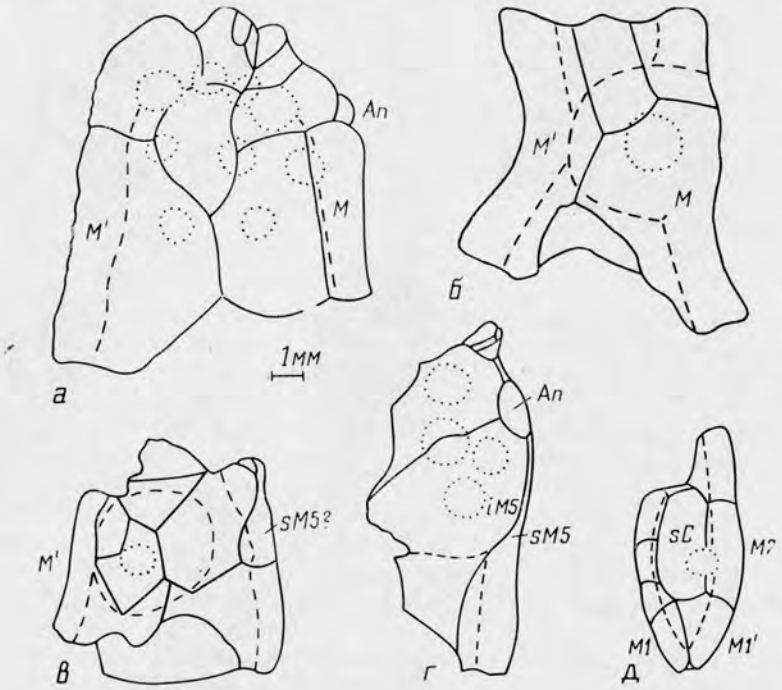


Рис. 4. Поселение паразитов *Balticapunctum inchoatus* ichnogen. et ichnosp. nov. на теках *Rhipidocystis baltica* Jaekel.

а — экз. ПИН № 4125/371; *б* — голотип, ПИН № 4125/348; *в* — экз. ПИН № 4125/349; *г* — экз. ПИН № 4125/347; *д* — экз. ПИН № 4125/342. Точками оконтурены углубления, оставшиеся от поселения паразитов. Остальные обозначения, как на рис. 1. Путиловские ломки, волховский горизонт (арениг).

Rhipidocystis concentricus (Yeltyschewa, 1964)
Табл. II, фиг. 12—24

Pentagonocyclicus concentricus: Елтышева, 1964, с. 73, табл. II, фиг. 22—28.

Голотип. ЦНИГР музей, Ленинград, № 9/8198, фрагмент стебля; нижний ордовик, волховский горизонт; Ленингр. обл., р. Волхов, д. Извоз.

Описание (рис. 5). Крупные массивные первые маргинали. Правая из

них с оттянутым дистальным концом, несущим широкую стеблевую фасетку, обычно заметно вогнутую, с осевым каналом небольшого диаметра в центре. Длина первой правой маргинали достигает 25—30 мм при максимальном диаметре краевого валика в середине таблички около 7 мм. Таким образом длина теки могла достигать 8—10 см, а общая длина животного вместе со стеблем и брахиолами — видимо, 25—30 см. Вместе с маргинальными табличками встречаются низкие широкие членики, своими размерами соответствующие стеблевой фасетке на теке. Среди них встречен самый проксимальный членик с выпуклой сочленовной поверхностью, соответствующий углубленной стеблевой фасетке маргинали. Так как не встречено других члеников, которые могли бы принадлежать стеблю этих гигантских рипидоцистисов, то нет сомнения, что найденные совместно широкие членики и крупные маргинальные таблички являются частями организмов одного вида. Хотя эти членики весьма разнообразны, но относятся они к одному виду, о чем свидетельствуют, как убедительно показала Р. С. Елтышева (1964), многочисленные постепенные переходные формы между их крайними вариациями.

Диаметр члеников — обычно 6—7 мм, но достигает и 9,2 мм. Поперечное очертание круглое. В центре находится узкий осевой канал диаметром 0,7—0,8 мм, что составляет около 0,1 диаметра членика. Поперечное очертание осевого канала от ярко выраженного трехлопастного до едва заметного трехлопастного и совсем круглого. Вокруг осевого канала у многих члеников располагается круглая гладкая вдавленная площадка, часто отделенная от периферической части членика валиком, несущим невысокие бугорки. Периферическая поверхность членика может быть покрыта более или менее заметными невысокими концентрическими морщинами или радиальными ребрами, более рельефными к периферии членика. Ребра могут сочетаться с концентрической скульптурой. Центральная вдавленная площадка может занимать значительную часть сочленовной поверхности у члеников маленького диаметра, небольшую часть — у более крупных члеников и совсем отсутствовать у некоторых крупных члеников. Ребра на сочленовной поверхности характерны для члеников большого диаметра. Прикрепительное образование — диаметром 7 мм с вогнутой фасеткой для причленения стебля диаметром 5 мм, покрытой слабыми концентрическими морщинами.

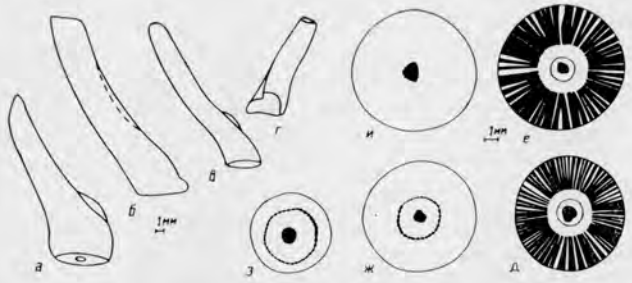


Рис. 5. *Rhipidocystis concentricus* (Yeltyschewa).

а—в — первая правая маргиналь снизу, *г* — первая левая маргиналь снизу: *а* — экз. ПИН № 4125/364, *б* — экз. ПИН № 4125/365, *в* — экз. ПИН № 4125/363, *г* — экз. ПИН № 4125/366; *д—и* — членики стебля: *д—е* — поверхность сочленения с выраженными ребрами, *ж—з* — без ребер, *и* — пришлифовка (*д* — экз. ПИН № 4125/361, *е* — экз. ПИН № 4125/360, *ж* — экз. ПИН № 4125/386, *з* — экз. ПИН № 4125/372, *и* — экз. ПИН № 4125/359). Р. Волхов, с. Симонково, верхи волховского горизонта или самые низы кундаского (верхний арениг).

Сравнение. От всех известных видов отличается крупными размерами, гладкой поверхностью маргинальных табличек и характерными члениками.

Материал и местонахождение. Несколько маргинальных табличек теки, множество члеников и фрагментов стебля и одно прикрепительное образование. Нижний ордовик, верхний арениг, верхи волховского или низы кундаского горизонтов; Ленинградская обл., правый берег р. Волхов близ дер. Симонково.

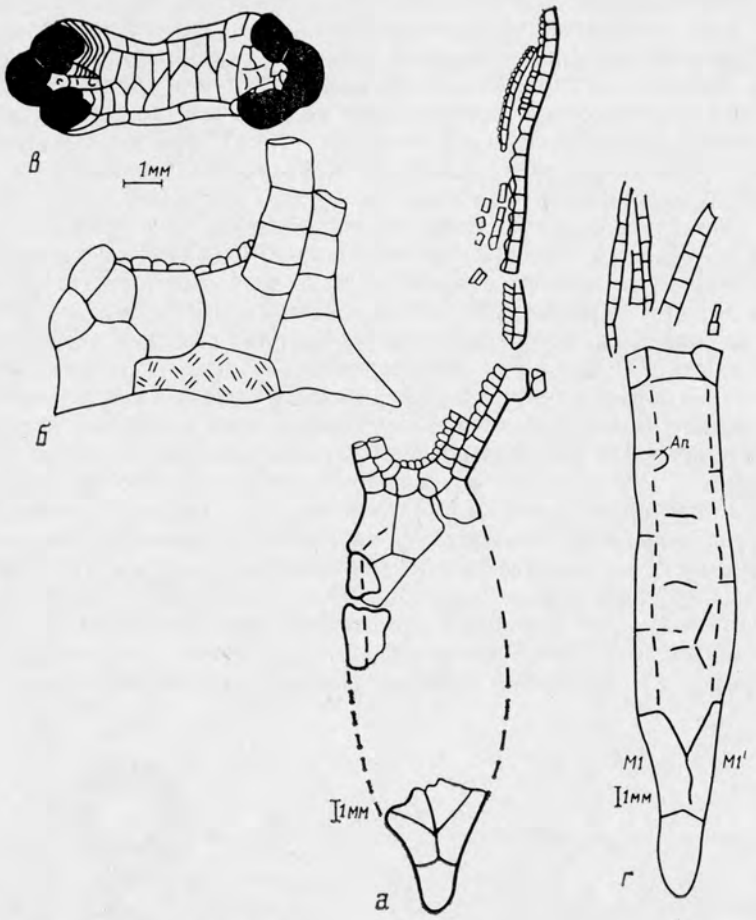


Рис. 6. Представители рода *Neorhipidocystis* gen. nov.
а—в — *Neorhipidocystis oepiki* (Hecker), экз. ПИН № 4125/367: *а* — общий вид теки снизу (?), *б* — приротовая часть теки сверху (?), *в* — оральная сторона. Обозначения, как на рис. 1. Северная Эстония, кукрузеский горизонт; *г* — *Neorhipidocystis uralicus* sp. nov. Экз. ПИН № 3424/253. Общий вид сверху. Западный склон Среднего Урала, р. Усьва в среднем течении, чердынский или тыпыльский горизонт, карадок.

Род *Neorhipidocystis* Rozhnov, gen. nov.

Название рода от *neo* (лат.) — новый и рода *Rhipidocystis*.

Типовой вид. *Rhipidocystis oepiki* Hecker, 1938. Средний ордовик, йыхвиский горизонт Северной Эстонии (Спитхам).

Диагноз. Тека двусторонне-симметричная, плоская на всем протяжении, включая приротовую часть. Брахиолы однорядные, располагаются двумя группами с правой и левой сторон теки. Анус удален от приротовой части. Стеблевая фасетка расположена симметрично на двух табличках. Стебель, по крайней мере проксимально, состоит из одного или нескольких длинных массивных члеников.

Видовой состав. Кроме типового вида еще два: *N. norvegica* (Bockelie, 1981); слои с *Coelsphaeridium* свиты Фуруберг (нижний карадок) северной части района Осло; *N. uralicus* sp. nov.; чердынско-тыпыльский горизонт среднего ордовика западного склона Среднего Урала.

Сравнение. От *Rhipidocystis* Jaekel отличается массивными проксимальными члениками стебля, стеблевой фасеткой, расположенной симметрично на двух маргиналях, двусторонне-симметричной текой, уплощенной приротовой частью, анусом, удаленным от приротовой части, однорядными брахиолами, расположенными двумя пучками с правого и левого краев теки. От *Batherocystis* Bassler отличается симметричной текой и иным расположением приротовых табличек и фасеток для прикрепления брахиол.

Распространение. Средний ордовик Эстонии, Урала и Норвегии.

Neorhipidocystis oepiki (Hecker, 1938)
Табл. II, фиг. 26

Rhipidocystis oepiki: Геккер, 1938, с. 422; 1940, с. 18, табл III, фиг. 1, рис. 6; Ubaghs, 1967, fig. 318, 4.

Описание (рис. 6а—в). См. Р. Ф. Геккер, 1940, с. 18. Здесь укажем лишь дополнительные данные, видные на образце из кукрузеского горизонта Северной Эстонии, переданном мне Р. Ф. Геккером. Двусторонне-симметричная тека длиной 26 мм при ширине около 10 мм. Шесть однорядных брахиол расположены двумя пучками с правой и левой сторон теки. Длина брахиол около 28 мм, т. е. примерно равна длине теки. Высота члеников брахиол 1,5 мм. Овальное ротовое отверстие покрыто крупными чередующимися кроющими табличками. У этого же образца сохранилась и дистальная часть теки, по которой видно, что массивный длинный проксимальный членик стебля причленяется сразу к двум маргиналям, в одинаковой степени участвующим в строении фасетки. На дистальном конце этого длинного членика сохранилась узкая фасетка для прикрепления следующего членика.

Сравнение. От *N. norvegica* (Bockelie) отличается вытянуто-овальной, а не треугольной формой теки, пятью, а не четырьмя маргинальными табличками справа и шестью, а не восемью брахиолами, относительно меньшими размерами фасетки для прикрепления второго членика стебля на первом членике. От *N. uralicus* sp. nov. отличается несколько более широкой текой и менее массивным и округлым проксимальным члеником стебля.

Распространение. Кукрузеский (C_{II}) и йыхвиский (D_1) горизонты Северной Эстонии.

Neorhipidocystis uralicus Rozhnov, sp. nov.
Табл. 11, фиг. 27

Голотип. ПИН, № 3424/253, отпечаток теки с брахиолами и со стеблем. Чердынско-тыпыльский горизонт среднего ордовика. Западный склон Среднего Урала, р. Усьва в среднем течении, карьер на левом склоне долины р. Большая Язь, в 1,5 км от устья.

Описание (рис. 6г). Тека удлиненно-овальная, длиной 23 мм при максимальной ширине около 5,5 мм. Маргинальных табличек с правой стороны — четыре, а с левой — пять. Брахиолы однорядные, располагались двумя пучками; слева — из четырех брахиол и справа, возможно, тоже из четырех, хотя видна только одна. Длина члеников брахиол — около 1,5 мм. Анус располагался, по-видимому, между четвертой и пятой левыми маргиналями. Стебель длиной 4,0 мм и наибольшей шириной в средней части состоял из одного вздутого членика округло-конической формы; причленялся симметрично к двум первым маргиналям.

Фиг. 1—9. Следы паразитов *Balticapunctum inchoatus* ichnogen. et ichnosp. nov. на теке *Rhipidocystis baltica* Jaekel. 1 — экз. ПИН № 4125/242, углубление, окруженное небольшим вздутием скелета на верхней поверхности теки, на границе между второй правой маргинальной табличкой и централью, x5; 2 — экз. ПИН № 4125/345, маргинальная табличка с пятью углублениями различной глубины и разной степени раздутия окружающей скелетной ткани, x2,5; 3 — экз. ПИН № 4125/346, два углубления со слабыми раздутиями вокруг на верхней стороне теки в ее правой проксимальной части; 4 — экз. ПИН № 4125/371, девять углублений на нижней стороне проксимальной части теки, x4; 5 — экз. ПИН № 4125/347, четыре углубления на нижней стороне прианальной части теки, x3; 6 — голотип ПИН № 4125/348, углубление в центре сильного вздутия на верхней правой стороне сильно измененной проксимальной части теки; x3; 7 — экз. ПИН № 4125/349, углубление, окруженное сильным вздутием на нижней стороне справа сильно измененной проксимальной части теки, x3; 8 — экз. ПИН № 4125/350, углубление с небольшим вздутием на нижней стороне теки, x3; 9 — экз. ПИН № 4125/351, пять углублений на нижней стороне прианальной половины проксимальной части теки, x2,5.

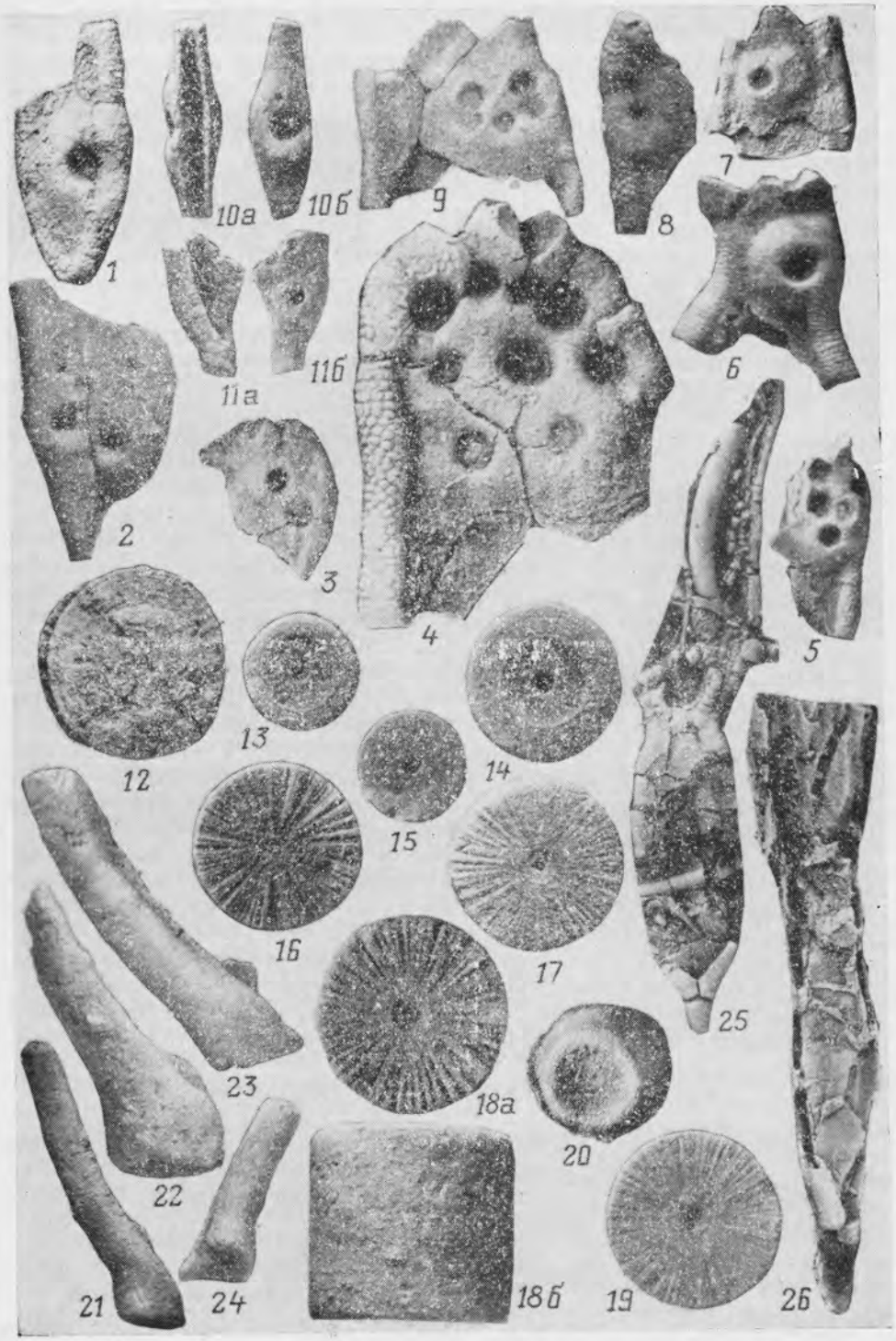
Все образцы из волховского горизонта восточной части Ленинградской области: 1, 3—7, 9 — Путиловские ломки, 2 — устье р. Лынны, 8 — карьер близ дер. Бабино.

Фиг. 10—11. Следы паразитов *Balticapunctum inchoatus* ichnogen. et ichnosp. nov. на теке *Rhipidocystis concentricus* (Yeltyschewa). 10 — экз. ПИН № 4125/352 — углубление, окруженное вздутием на краю маргинальной таблички: 10*а* — вид сбоку, 10*б* — снаружи, x3; 11 — экз. ПИН № 4125/353, три углубления на верхней стороне первой правой маргинальной таблички: 11*а* — с наружной стороны, 11*б* — с внутренней стороны, x3; правый берег р. Волхова близ дер. Симонково, верхи волховского или самые низы кундаского горизонта, верхний аренig.

Фиг. 12—24. *Rhipidocystis concentricus* (Yeltyschewa). 12 — экз. ПИН № 4125/354, ? проксимальная часть стебля, x3; 13 — экз. ПИН № 4125/355, членик, x3; 14 — экз. ПИН № 4125/356, членик, x3; 15 — экз. ПИН № 4125/357, членик, x3; 16 — экз. ПИН № 4125/358, членик, x3; 17 — экз. ПИН № 4125/359, членик, x3; 18 — экз. ПИН № 4125/360, фрагмент стебля: 18*а* — сверху, 18*б* — сбоку, x3; 19 — экз. ПИН № 4125/361, членик, x3, 20 — экз. ПИН № 4125/362, прикрепительное образование, x3; 21 — экз. ПИН № 4125/363, первая правая маргиналь, x2; 22 — экз. ПИН № 4125/364, первая правая маргиналь, x2; 23 — экз. ПИН № 4125/365, первая правая маргиналь, x2; 24 — экз. ПИН № 4125/366, первая левая маргиналь, x2. Все образцы из верхов волховского горизонта или из самых низов кундаского, верхний аренig; правый берег р. Волхова близ дер. Симонково.

Фиг. 25. *Neorhipidocystis oepiki* (Hecker). Экз. ПИН № 4125/367 из коллекции Р. Ф. Геккера, сборы И. Т. Журавлевой и Е. И. Мягковой. Тека со стеблем и брахиолами, общий вид снизу (?), x1,5. Северная Эстония, кукрузеский горизонт.

Фиг. 26. *Neorhipidocystis uralicus* sp. nov. Голотип, ПИН № 3424/253, частично растворенная тека с брахиолами и стеблем, вид сверху, x2,5. Западный склон Среднего Урала, р. Усьва в среднем течении; средний ордовик, карадок, чердынско-тыпыльский горизонт.


1
10а
10б
9
8
7
11а
11б
6
2
3
4
5
12
13
14
15
16
17
25
23
18а
20
22
21
24
18б
19
26

Сравнение. От двух других видов отличается более вытянутой и узкой текой и сильно вздутым проксимальным члеником стебля. От *N. norvegica* (Bockelie), кроме того, отличается пятью, а не четырьмя левыми маргиналями.

Материал. Только голотип.

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ

Новые данные о рипидоцистисах позволяют сделать следующие выводы об их морфологии:

1) тека — исходно небольшая, около 2—3 см длины. В филогенезе могла сильно увеличиваться (до 10 см). Ее очертание исходно также асимметричное, но с переходом животного к лежачему образу жизни становится симметричным;

2) стебель — исходно короткий (половина или треть длины теки), из небольшого числа низких круглых члеников с «точечным» осевым каналом. У видов из более молодых отложений стебель мог утолщаться до 7—8 мм. Осевой канал у члеников такого стебля более широкий и обычно в той или иной степени трехлопастный. У форм, перешедших к лежачему образу жизни, стебель редуцированный при сильно разросшейся проксимальной части;

3) прикрепительное образование имеет вид маленького пенька с вогнутой фасеткой для прикрепления стебля;

4) приротовая часть — исходно круглая, с расположением брахиол по всей окружности. У лежачих форм становится уплощенной эллипсовидной с расположением брахиол двумя пучками по бокам теки;

5) брахиолы из исходно двурядных становятся у лежащих форм однорядными. Возможны два варианта перестройки: 1. Постепенное внедрение члеников правой стороны в левую сторону и левых — в правую, так что в конечном итоге один «получленик» разрастается до целого, раздвигая соседние с противоположной стороны; 2. Изменение типа роста брахиол: брахиолофорный членик надстраивал над собой себе подобный, т. е. возникал тип роста однорядных рук. Пока неясно, какой процесс имел место в действительности;

6) анус первично располагался рядом со ртом сбоку. Затем оказывался удаленным ото рта (за счет удлинения табличек, находившихся между ртом и анусом, и вытеснения их из ротового круга) и немного перемещался на верхнюю поверхность;

7) по крайней мере некоторые маргинальные таблички первично разделены на верхнюю и нижнюю продольным швом.

Эти выводы должны быть положены в основу наших представлений о происхождении и филогенетическом развитии рипидоцистид.

ПОСЕЛЕНИЯ ПАРАЗИТОВ НА РИПИДОЦИСТИСАХ

На некоторых теках *Rhipidocystis baltica* разного размера и на двух мелких теках, вероятно, юных *R. concentricus* встречены небольшие углубления, трактуемые здесь как следы поселения паразитов. Им дается специальное родовое и видовое названия.

ИХНОРОД *BALTICAPUNCTUM* ROZHNOV, ICHNOGEN. NOV.

Название рода от видового названия наиболее обычного хозяина *R. baltica* и от punctum (лат.) — маленькое отверстие.

Типовой ихновид. *Balticapunctum inchoatus* ichnogen. et ichnosp. nov. Восток Ленинградской области. Волховский горизонт (B_{II}), аренит.

Диагноз. Небольшие, почти цилиндрические углубления на нижней или верхней поверхности теки рипидоцистисов, окруженные более или менее сильно развитым валиком. Углубления отделены от внутренней полости теки очень тонким слоем стереома.

Состав. Типовой вид.

Сравнение. Это древнейшие следы паразитов на иглокожих и пока единственные, известные на эокриноидеях. Поэтому обособленность паразитов на родовом уровне не вызывает сомнений, хотя подобные поселения известны и на морских лилиях, особенно на их стеблях.

Balticapunctum inchoatus Rozhnov, ichnosp. nov.
Табл. II, фиг. I—II

Название вида от *inchoatus* (лат.) — неоконченный.

Голотип. ПИН, № 4123/348. Восток Ленинградской обл., Путиловские ломки; волховский горизонт.

Описание (рис. 4). Углубления — на нижней или верхней поверхности теки. Их поперечное очертание круглое, диаметром от 0,5 до 1,5 мм, обычно 0,8—1,1 мм. Дно углубления плоское, диаметром лишь немного меньшим, чем выходное отверстие, так что углубление почти цилиндрическое. Глубина отверстий разная и зависит от степени развития валикообразного раздутия скелета вокруг входного отверстия. Это раздутие может быть незначительным и тогда глубина отверстия маленькая, так как стенки теки рипидоцистиса в прицентральных частях верхней и нижней поверхностей теки, где обычно расположены поселения, в норме крайне тонкие. Валикообразное раздутие скелета вокруг отверстия увеличивает его глубину, иногда очень существенно. Углубление не соединяется с внутренней полостью теки, от которой отделено обычно очень тонким слоем стереома. В некоторых случаях небольшое вздутие скелета может наблюдаться с внутренней стороны теки, непосредственно под углублением. Большинство углублений располагается на краю центральной части теки, без перегиба к утолщенному валику маргинальных табличек, оконтуривающего теку. Нередко они встречаются и в примедианной части теки. На валиках же, в наиболее толстой части теки, они вообще не встречаются. На одной теке бывает от одного до девяти углублений. Эти поселения могли почти не оказывать влияния на общую морфологию теки, даже когда их число было значительным. Но иногда даже одно поселение приводило к задержке роста теки в этом месте и образованию здесь пережима с одновременным сильным раздутием и появлением дополнительных табличек.

Замечание. Хотя реакция скелетной ткани рипидоцистисов на поселение паразитов значительно отличалась у разных особей, все же кажется, что все поселенцы относились к одному виду. В пользу этого предположения говорят сходные размеры всех углублений и их местоположение на теке, а также постепенные переходы от почти невыраженных вздутий скелетной ткани к сильному вздутию. Характер изменения скелета был связан, по-видимому, с возрастом хозяина при поселении паразита и, возможно, с местом поселения.

Материал и местонахождения. 24 теки со следами поселенцев. Из них 22 теки *Rhipidocystis baltica* из волховского горизонта р. Лынны, из карьера близ дер. Бабино и Путиловских ломок, а две теки, видимо, относятся

к юным особям *R. concentricus* из верхов волховского горизонта или самых низов кундаского на р. Волхоз близ дер. Симонково.

Рассмотренные отверстия, как отмечалось выше, трактуются нами как следы паразитов. Для такой трактовки имеются следующие основания:

1) поселения были прижизненными, о чем свидетельствует реакция ткани хозяина — вздутие стереома;

2) поселенцы не были хищниками — углубления никогда не достигали внутренней полости;

3) поселенцы не питались экскрементами хозяина, так как их расположение относительно ануса разнообразно;

4) поселенцы не использовали скелет хозяина только как подходящий субстрат для поселения: это видно из того, что они не селились в самой толстой части теки, на самом ее краю;

5) тонкость стереома, отделяющего дно углубления от внутренней полости теки, делает наиболее вероятным предположение, что поселенцы были паразитами, питавшимися веществом из целомической жидкости хозяина через тонкую перегородку дна углубления;

6) углубление никогда полностью не капсулировалось, поэтому поселенцы имели и значительную связь с внешней средой, осуществляя через нее дыхание, а возможно и дополнительное питание.

Зараженность *Rhipidocystis baltica* паразитами в обследованных местонахождениях составляла около 5%.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Рипидоцистиды предпочитали умеренно-подвижные неглубокие воды. Во время накопления отложений волховского горизонта на территории нынешней Ленинградской области они в подобных условиях часто были преобладающими иглокожими и одними из наиболее многочисленных бентосных скелетных организмов. Юные и большинство взрослых форм *Rhipidocystis baltica* были прикрепленными животными и держались в толще воды на коротком и тонком стебельке более или менее вертикально (рис. 7). Об этом свидетельствуют находки экземпляров хорошей сохранности, прикрепленные к какому-либо объекту, обычно раковинам брахиопод. По изгибу стебля и особенностям расположения теки видно, что их распластанность в осадке — результат захоронения, а неприжизненного положения. Доказывают это и паразиты, селившиеся часто не с одной стороны теки, а с обеих. Но некоторые взрослые особи данного вида, прижимаясь ко дну при некотором усилении или изменении направления течения, не могли вернуться в исходное положение, но при этом не погибали, а продолжали существовать, лежа на плоской стороне теки, часто с обломанным стеблем. О том, что лежащие на грунте некоторые особи этого вида могли жить продолжительное время, свидетельствуют редкие находки тек с коротким стеблем, росшим в толщину уже после того, как он был обломан. Массивные стебли *Rhipidocystis concentricus* свидетельствуют о приспособлении к вертикальному положению в толще воды и при более сильных течениях или волнении воды.

Все виды *Neorhipidocystis* gen. nov. во взрослом состоянии лежали на дне (рис. 8), так как их короткий массивный стебель не имел прикрепительного образования. С этим, видимо, связана двусторонне-симметричная форма их тела. Ориентация теки рипидоцистид по отношению к преобладающим течениям не совсем ясна. Для вертикально живших рипидоцистисов плоскости теки соответствовали направлению течения, иначе такая плоская тека не могла бы удержаться в толще воды. Но с какой из

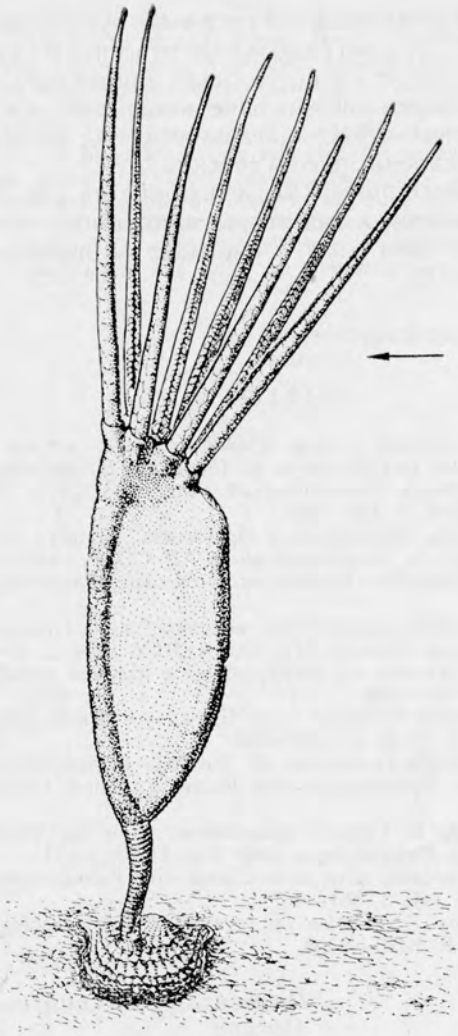


Рис. 7. Прижизненное положение *Rhipidocystis* (реконструкция). Стрелкой показано направление течения.

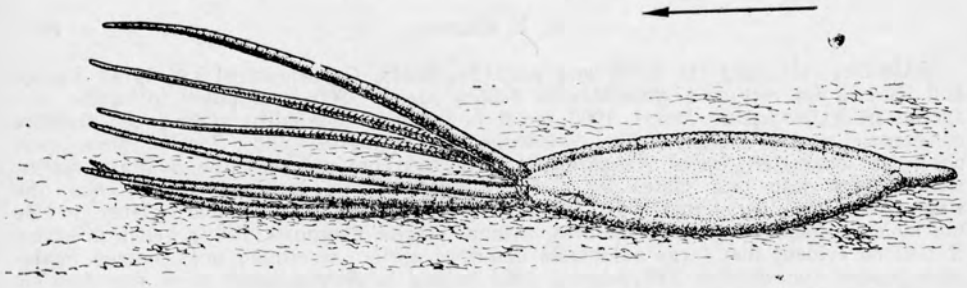


Рис. 8. Прижизненное положение *Neorhipidocystis* (реконструкция). Стрелкой показано направление течения.

двух сторон подходил ток воды: со стороны ануса (левой) или с противоположной (правой?). Трудно однозначно ответить на этот вопрос, но наиболее вероятно все же, что течение было направлено со стороны ануса. Об этом свидетельствует захоронение некоторых крон анусом вверх. В этом случае брахиолы, располагавшиеся под углом к вертикальной оси теки, были направлены против течения.

Представители *Neorhipidocystis*, лежавшие на дне, были скорее всего ориентированы по течению, так что частички пищи попадали в желобки брахиол не прямо из тока воды, а благодаря завихрениям, возникавшим вокруг брахиол (рис. 8).

ЛИТЕРАТУРА

Геккер Р. Ф. Новые данные о роде *Rhipidocystis* Jkl (отряд Digitata n. o., класс Carpoidea Jkl) и новый род *Bockia* n. g. (подкласс Eocrinoidea Jkl., класс Crinoidea Mill.) из нижнего силура Ленинградской области СССР и Эстонии // Докл. АН СССР. 1938. Т. XIX, № 5. С. 421—425.

Геккер Р. Ф. Carpoidea, Eocrinoidea и Ophiocistia нижнего силура Ленинградской области и Эстонии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1940. Т. 9. С. 5—82.

Геккер Р. Ф. Класс Carpoidea. Карпоидеи // Основы палеонтологии. М.: Недра, 1964. С. 23—27.

Елтышева Р. С. Стебли ордовикских морских лилий Прибалтики (нижний ордовик) // Вопросы палеонтологии, т. IV. Изд-во ЛГУ, 1954. С. 59—84.

Рожнов С. В. Новые данные об эокриноидеях с плоской текой // Докл. АН СССР. 1987. Т. 295, № 4. С. 985—988.

Bather F. A. Caradocian Cystidea from Girvan // Trans. Royal Soc. of Edinburg. 1913. Vol. XLIX. P. II (N 6). P. 359—529.

Bockelie J. F. The Middle Ordovician of the Oslo Region, Norway. 30. The eocrinoid genera *Cryptocrinites, Rhipidocystis* and *Bockia* // Norsk Geologisk Tidsskrift. 1981. Vol. 61. P. 123—147.

Gill E. D., Caster K. E. Carpoid echinoderms from the Silurian and Devonian of Australia // Bull. Am. Paleontology. 1960. Vol. 41. P. 1—71.

Jaekel O. Ueber Carpoideen, eine neue Classe von Pelmatozoen // Zeitsch. Deutsch. Geol. Gesell. 1900. 52 (4). S. 661—667.

Ubaghs G. Eocrinoidea // Treatise on invertebrate paleontology, part S. Echinodermata 1. 1967. Vol. 2, P. S455—S495.

Палеонтологический институт АН СССР, Москва

NEW DATA ABOUT RHIPIDOCYSTIDS (EOCRINOIDEA)

S. V. Rozhnov

Rhipidocystids from the Early and partially Middle Ordovician of Leningrad Region and Estonia are restudied. *Rhipidocystis baltica* Jaekel, 1900 is proposed to be the type species of *Rhipidocystis* Jaekel, 1900 for it is the only possibility to keep the stability of generic names *Rhipidocystis, Volchovia, Heckerycystis* and *Bockia*. New morphological characteristics of *Rhipidocystis* have been brought out (the holdfast, marginals divided into two plates by a longitudinal suture, the position of anus, the structure of the peristomal part, biserial arrangement of brachiolar plates in the brachioles). Considering these features, a more precise diagnosis of the genus is given. It became evident that large columnals described earlier as crinoid ones, named *Pentagonocyclicus concentricus* Yeltyschewa, 1964 belong to *Rhipidocystis* as it was possible to correlate them with large marginals and holdfasts from one and the same bed. Some Middle Ordovician rhipidocystids, earlier known as *Rhipidocystis*, are included into a new genus *Neorhipidocystis*. In addition to the type species *N. oepiki* (Hecker,

1938) two species are related to the genus *Neorhipidocystis: N. norvegica* (Bockelie, 1981) and *N. uralicus* sp. nov. The latter is known from the western slope of the Middle Urals (Middle Ordovician, Caradocian). *Neorhipidocystis* is characterized by bilaterally symmetrical theca having a thickened oval peristomal part, uniserial brachioles, arranged in two bundles, and a short stem consisting of several massive columnals without holdfast. The traces of parasites are discovered on *R. baltica* (covering 5% of the theca fragments), and on several juvenile *R. concentricus*. These traces are small, almost cylindrical pits on the surface of theca, surrounded by a more or less strongly developed roller. The pits are separated from the inner cavity by a very thin layer of stereom. Traces are named *Balticapunctum ichnoatus* ichnogen. et ichnosp. nov. The theca of *Rhipidocystis* being in a vertical position was attached to the ground by a short stem. Adult *Neorhipidocystis* was lying on the ground on the lower side of the theca.

Paleontological Institute, Acad. Sci. USSR, Moscow

К МОРФОЛОГИИ И СИСТЕМАТИКЕ РОДА *ACHRADOCYSTITES* (КЛАСС PARACRINOIDEA)

Г. А. СТУКАЛИНА, Л. М. ХИНТС

Паракриноидеи, как известно, немногочисленный класс раннепалеозойских стебельчатых иглокожих. В его составе рассматривается не более двух десятков родов, преимущественное распространение которых связано со средним ордовиком Северной Америки (Parsley, Mintz, 1975).

В составе класса Paracrinoidea Regnell, 1945, гетерогенность которого признается многими исследователями, род *Achradocystites* занимает особое место. Характерные признаки этого рода в общем не противоречат диагнозу класса, который был дан Г. Регнелем (Regnell, 1945), а позднее уточнен Р. Ф. Геккером (1964) и американскими исследователями (Kesling, 1967; Parsley, Mintz, 1975). Вместе с тем такие его характерные признаки, как особенности строения поровой системы, двурядные ручные придатки и крупное ротовое поле, резко обособляют его от большинства других паракриноидей. Поэтому указанный род рассматривался среди паракриноидей как группа неясного систематического положения или условно сближался с родами *Comarocystites Billings*, 1854 или *Amygdalocystites* Billings, 1854 (см. Bather, 1900; Jaekel, 1905, Regnell, 1945; Геккер, 1958; Parsley, Mintz, 1975; Parsley, 1978 и др.).

Род *Achradocystites* имеет сравнительно небольшой ареал распространения в пределах северо-запада Восточно-Европейской платформы (Северная Эстония и, возможно, Ленинградская область) и узкий стратиграфический интервал в верхней половине среднего ордовика (кейлаский и оандуский горизонты).

После установления рода *Achradocystites* и вида *A. grewingkii* А. Ф. Фольбортом (Volborth, 1870) дальнейшие их исследования были проведены Р. Ф. Геккером (1958, 1964). Они способствовали формированию современных представлений о структурной организации ахрадоциститесов и их систематического положения. Р. Ф. Геккером расширен объем рода за счет включения в его состав нового вида *(A. schmidti)*. Им также впервые сформулирован диагноз рода *Achradocystites*.

В последующие годы коллекционный материал по роду *Achradocystites* пополнился многочисленными остатками скелетных элементов (теки, стебля, рук), которые были получены путем специальной обработки пород из обнажений и разрезов буровых скважин. Р. М. Мяннилем также были найдены в 1961 г. две неполные чашечки. Часть фрагментарных остатков *Achradocystites* обнаружена и среди коллекционных материалов А. Эпика (сборы 30-х годов).

Авторами настоящей статьи был изучен новый материал, а также переизучены оригиналы, описанные А. Ф. Фольбортом и Р. Ф. Геккером. Основные результаты этих исследований касаются особенностей строения сутуральных пор, ручных придатков, стебля и строения текальных табличек. Новые данные позволяют уточнить систематику рассматриваемых иглокожих (повысить их ранг в составе класса Paracrinoidea, выделить новый вид).

Все коллекции по роду *Achradocystites* хранятся в Таллинне в Институте геологии АН ЭССР под каталоговыми номерами Ec.

Авторы выражают благодарность Р. М. Мяннилю, А. Н. Соловьеву и С. В. Рожнову за предоставленный материал и полезные замечания в ходе исследования скелетных элементов и составления рукописи статьи.

К МОРФОЛОГИИ АХРАДОЦИСТИТЕСОВ

Строение каналов поровой системы

Как показано А. Ф. Фольбортом (Volborth, 1870) и Р. Ф. Геккером (1958), каждая из многочисленных текальных табличек рода *Achradocystites* связана с сутуральными поровыми каналами (порами). По́ра представлена системой каналов, расположенной на двух смежных текальных табличках. Полукруглые или полуовальные в сечении выемки посередине боковых граней табличек образуют базальную часть канала, который открывается только внутрь чашечки. Под эпитекой он раздваивается и оба его ствола суживаются по направлению к центру табличек. Общий профиль порового канала у плоских и слабовыпуклых табличек имеет Т-образную форму, а у сильновыпуклых — Y-образную (см. Геккер, 1958, рис. 2 и рис. 1 в настоящей статье).

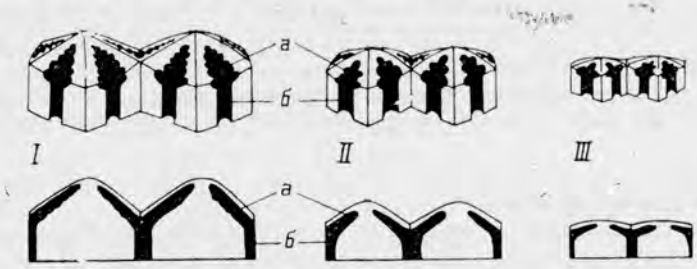


Рис. 1. Схема строения пор у видов *Achradocystites heckeri* sp. nov. (I), *A. schmidti* (II) и *A. grewingkii* (III). Сверху — поровый канал при снятой эпитеке, снизу — продольное сечение порового канала, *а* — подэпитекальная часть канала (ствол канала с поперечными расширениями), *б* — основной ствол канала.

На многочисленных текальных табличках с разрушенной эпитекой прослеживалось, что ответвления порового канала имеют поперечные расширения (выемки). Их количество по обе стороны от порового канала достигает шести (табл. II, фиг. 1—3). На некоторых табличках такие выемки видны также на их боковых поверхностях (табл. I, фиг. 14).

Строение пор изучалось также на сериях последовательных пришлифовок текальных табличек. В продольном разрезе выемки порового канала представлены (в зависимости от места сечения) в виде резких расширений канала или в виде отверстий, расположенных в один ряд под тонким слоем эпитеки (рис. 2, I). На пришлифовках, параллельных внутренней поверхности табличек, выемки каналов представлены расширениями или небольшими отверстиями, расположенными по обеим сторонам подэпитекального ствола порового канала (рис. 2, II).

Система каналов одной сутуральной поры охватывает под эпитекой площадь ромбовидной формы; одна ее половина находится на одной текальной табличке, а другая — на соседней. Подобное поровое поле можно наблюдать также у представителей семейства Amygdalocystitidae, но

в отличие от рода *Achradocystites* это поле у них образовано несколькими (2—3) сутуральными порами на каждой боковой грани табличек. Отмеченное различие можно сравнить с различиями в строении пор между семействами Amygdalocystitidae и Comarocystitidae. Последнее из них характеризуется многочисленными сутуральными порами на каждой границе между текальными табличками (Parsley, Mintz, 1975).

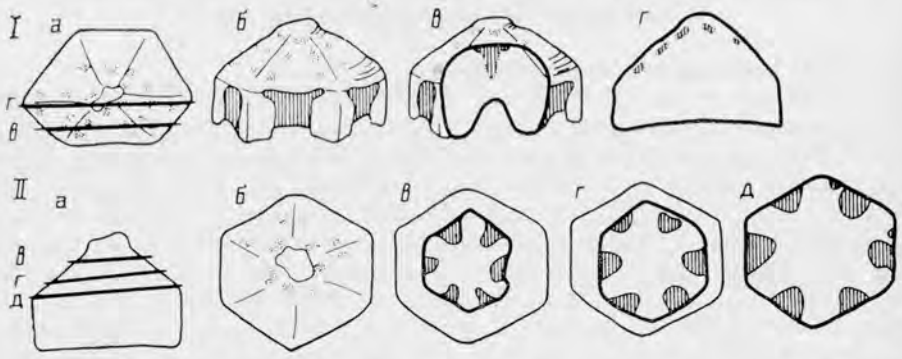


Рис. 2. Схема строения пор у *Achradocystites schmidti* (таблички чашечки Ec 1303). Ряд I — вид на табличку с внешней стороны с линиями поперечных пришлифовок (*а*), сбоку (*б*) и на поверхности пришлифовок (*в, г*). Ряд II — вид на табличку сбоку с линиями пришлифовок, субпараллельными нижней поверхности таблички (*а*), на внешнюю поверхность (*б*) и на поверхности пришлифовок (*в, г, д*).

Вертикальной штриховкой обозначен кристаллический кальцит, заполняющий поры; точечными пятнами и линиями показана импрегнация мелкозернистым пиритом.

Строение ручных придатков

Некоторые уцелевшие таблички рук и строение их сочленовных поверхностей в приротовых частях послужили основанием для Р. Ф. Геккера (1958) считать руки у рода *Achradocystites* двурядными. Полученный нами из одного образца материал (в виде разрозненных табличек) позволил уточнить представление о строении рук этого рода. По 38 табличкам (20 из которых левые *), относящимся предположительно к виду *A. schmidti,* можно сказать следующее. Руки у него относительно короткие и быстро суживающиеся (дистальная сочленовная поверхность одной и той же таблички по размерам меньше проксимальной) (табл. II, фиг. 4, 5). Членики, входящие в состав рук, массивные, в поперечном сечении треугольной формы. Высота их — 1,5—2,0 мм, при этом дистальные членики более вытянуты в длину, чем проксимальные. Поверхности их сочленения вогнутые, с гребнем на уровне дна амбулакрального желобка. На проксимальной сочленовной поверхности гребень более мощный, чем на дистальной (табл. II, фиг. 5).

Левые и правые членики руки располагаются в чередующемся порядке (табл. II, фиг. 4—15). Амбулакральный желобок на руке глубокий ($^1/_3$—$^1/_2$ толщины табличек) с отходящими под острым углом ответвлениями — по одному на каждую табличку. Последние доходят до места причленения пиннул на боковых частях члеников рук. Строение пиннул не известно, но, судя по местам их причленения к руке (табл. II, фиг. 10а), они были достаточно большими и располагались перисто с правой и левой сторон руки.

* Левый и правый ряды табличек руки обозначаются при взгляде на ротовое поле сверху (Геккер, 1958).

Остальные признаки, касающиеся строения рук (первая проксимальная табличка, сочленение к табличкам ротового поля, скульптура), охарактеризованы достаточно детально Р. Ф. Геккером (1958).

Строение стебля

На особенности и специфичность строения стеблей рода *Achradocystites, Comarocystites* и *Amygdalocystites* впервые обратил внимание Р. Ф. Геккер (1958). Он считал возможным их использование в качестве диагностических признаков для паракриноидей в целом. К такому выводу пришли также Р. Л. Парсли и Л. В. Минц (Parsley, Mintz, 1975), отмечавшие сходство стеблей *Comarocystites* и *Amygdalocystites*. Одновременно они отмечали их сходство со стеблями бластоидей.

У рода *Achradocystites* стебель известен прежде всего по двум экземплярам, относящимся к разным видам (Ес 1202, Ес 1152; табл. I, фиг. 1, 2, 6, 7). В дополнение к ним в коллекции имеется ряд разрозненных стеблевых члеников, принадлежность которых к *Achradocystites* не вызывает особых сомнений благодаря сопутствующим им текальным табличкам и другим скелетным элементам этого рода.

Длина стебля изученного рода точно не известна, так как у обоих экземпляров, отмеченных выше, он разломан в дистальной части. Судя по экземпляру вида *A. grewingkii* (Геккер, 1958; табл. I, фиг. 1а), длина стебля может превышать высоту чашечки. Стебель жестко соединяется с основанием чашечки, а именно — с нижним венчиком, состоящим из трех крупных текальных табличек (табл. I, фиг. 2, 7; табл. III, фиг. 6, 7). Места сочленения многоугольных мелких текальных табличек с табличками базального венчика представлены на верхнем крае последних в виде четко разграниченных углублений (табл. III, фиг. 6). На одной табличке отмечается до 8 таких углублений.

Стебель имеет круглое очертание диаметром до 7 мм. В дистальном направлении наблюдается его некоторое сужение. Стеблевые членики представляют собой тончайшие пластинки, незначительно отличающиеся между собой по размерам (диаметру и высоте). Условно наиболее крупные стеблевые членики можно называть «нодалями», а заключенные между ними членики меньшего диаметра — «интернодалями». Высоту и характер боковой поверхности стеблевых члеников Р. Ф. Геккер рассматривал как диагностические признаки видов *Achradocystites grewingkii* и *A. schmidti*.

Членики имеют слабовыпуклую с бугорками или, возможно, гладкую боковую поверхность. Сочленовные фасетки стеблевых пластинок неровные и часто волнистые, с тонкими радиальными дихотомирующими и тесно примыкающими друг к другу ребрами (сочленения симплексиального типа) (табл. III, фиг. 8, 10). На внешней поверхности стебля отчетливо видна рельефная зубчатая линия сочленения смежных члеников-пластинок (сизигиальная линия).

Стебель пронизан осевым каналом, суживающимся в дистальном направлении. На разрозненных стеблевых члениках, как и на экземплярах Ес 1152 и Ес 1202 видов *A. grewingkii* и *A. schmidti*, видно, что осевой канал в поперечном сечении треугольный или трехлопастный (табл. I, фиг. 4).

Таким образом полученные новые данные позволяют внести уточнения в представления об основных диагностических и важных для таксономии морфологических особенностях ахрадоцистителесов. Следуя системе, предложенной Р. Л. Парсли и Л. В. Минцем (Parsley, Mintz, 1975), целесообразно рассматривать ахрадоцистителесы в составе паракриноидей с сутуральными поровыми каналами отряда Comarocystitida. Од-

нако, принимая во внимание такие важные для диагностики ахрадоциститесов признаки, как двурядные ручные придатки пищесборного аппарата и один сутуральный поровый канал по каждой боковой грани текальных табличек, резко обособляющих их от семейств Amygdalocystitidae Jaekel, 1900 и Comarocystitidae Bather, 1899, считаем необходимым выделить этот род в самостоятельное семейство Achradocystitidae. Диагнозы двух первых семейств, как и таксонов высшего ранга, см. Parsley and Mintz, 1975.

Диагнозы рода *Achradocystites* и трех его видов (один новый) дополнены признаками строения стебля, ручных придатков и текальных табличек.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Класс Paracrinoidea Regnell, 1945, emend. Parsley et Mintz, 1975
Отряд Comarocystitida Parsley et Mintz, 1975
Семейство Achradocystitidae Stukalina et Hints, fam. nov.

Типовой род. *Achradocystites* Volborth, 1870; средний ордовик, кейласский и оандуский горизонты северо-запада Восточно-Европейской платформы (Северная Эстония, Ленинградская область).

Диагноз. Текальные таблички от слабо- до сильновыпуклых. На середине боковых граней смежных табличек располагается одна сутуральная пора. Под эпитекой ответвления (стволы) порового канала имеют поперечные выемки (расширения). Руки свободные, крупные, экзотекальные, двурядные.

Состав. Типовой род.

Сравнение. От семейств Comarocystitidae Billings, 1899 и Amygdalocystitidae Jaekel, 1900 отряда Comarocystitida выделяемое семейство резко отличается строением каналов поровой системы (одной сутуральной порой, расположенной на стыке текальных табличек) и двурядными ручными придатками.

Род *Achradocystites* Volborth, 1870

Achradocystites: Volborth, 1870, s. 9—11, taf. 1, fig. 3—10; Regnell, 1945, p. 38; Геккер, 1958, с. 145—167, табл. I—III, рис. 1—3; Геккер, 1964, с. 54, табл. VII, рис. 8—10; рис. 49; Kesling, 1967, p. 288, fig. 170; Regnell, 1975, p. 541; Parsley, Mintz, 1975, p.. 27; Parsley, 1978, p. 471.

Типовой вид. *Achradocystites grewingkii* Volborth, 1870; средний ордовик, оандуский горизонт Северной Эстонии и ?Ленинградской области.

Диагноз. Чашечка вздутая, мешкообразная. Текальные таблички гладкие или скульптированные. Сутуральные поровые каналы в поперечном сечении Т- или Y-образной формы. Под эпитекой стволы порового канала имеют поперечные выемки (расширения). На боковой поверхности чашечек располагается анальное отверстие с пирамидкой. Ротовое поле массивное, трехлопастное с тремя крупными двурядными подвижными руками. Стебель сложен очень тонкими, без признаков пентамеризма члениками; осевой канал стеблей треугольной или трехлопастной формы; волнистая поверхность сочленения стеблевых члеников имеет тонкую радиальную ребристость.

Состав. *Achradocystites grewingkii* Volborth, 1870; *Achradocystites schmidti* Hecker и *Achradocystites heckeri* sp. nov.

Распространение. Средний ордовик, кейлаский и оандуский горизонты (D_{II} и D_{III}); северо-запад Восточно-Европейской платформы; Северная Эстония и ?Ленинградская область.

Achradocystites grewingkii Volborth, 1870
Табл. I, фиг. 1—5; табл. III, фиг. 5; рис. 1, 3

Achradocystites grewingkii: Volborth, 1870, s. 9—11., taf. 1, fig. 3—10; Геккер, 1958, с. 145—161, табл. I, фиг. 1, 2; рис. 1; Геккер, 1964, с. 54, табл. VII, фиг. 8.

Голотип. Ec 1152, чашечка со стеблем (Volborth, 1870, табл. I, фиг. 3, 4; Геккер, 1958, табл. I, фиг. 1; 1964, табл. VII, фиг. 8). Верхняя часть среднего ордовика (оандуский? горизонт Северной Эстонии?). Валун в Кааренере — окрестности г. Тарту. Название «Кярса близ Вяйке-Маарья» (см. Геккер, 1958, стр. 147), отмеченное в качестве местонахождения голотипа, по-видимому, следует рассматривать как неточную интерпретацию старого названия Керсели (см. Pall, 1969, стр. 105). В Каталоге палеонтологических коллекций (1974, стр. 43) ошибочно отмечен в качестве голотипа *A. grewingkii* экземпляр Ec 1202, который относится к виду *A. schmidti* (см. Геккер, 1958, табл. I, фиг. 3).

Диагноз. Чашечка небольшая (высота — 32 мм, диаметр — около 25 мм); диаметр текальных табличек — от 0,6 до 3,2 мм (средний — 1,5 мм). Текальные таблички слабовыпуклые, почти плоские. Поровый канал в продольном сечении имеет Т-образную форму. Хорошо развиты боковые выемки табличек, образующие базальную часть порового ка-

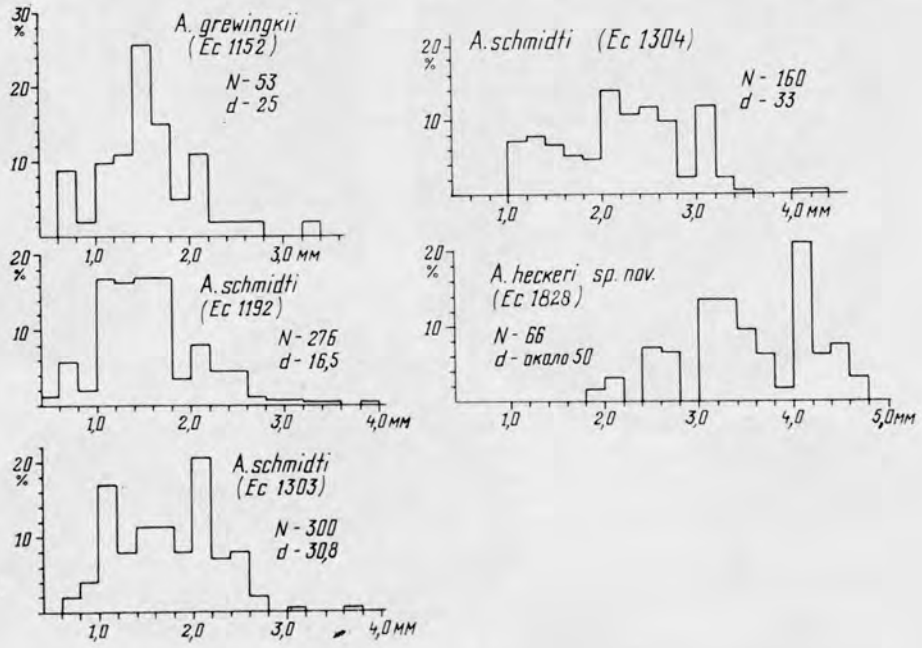
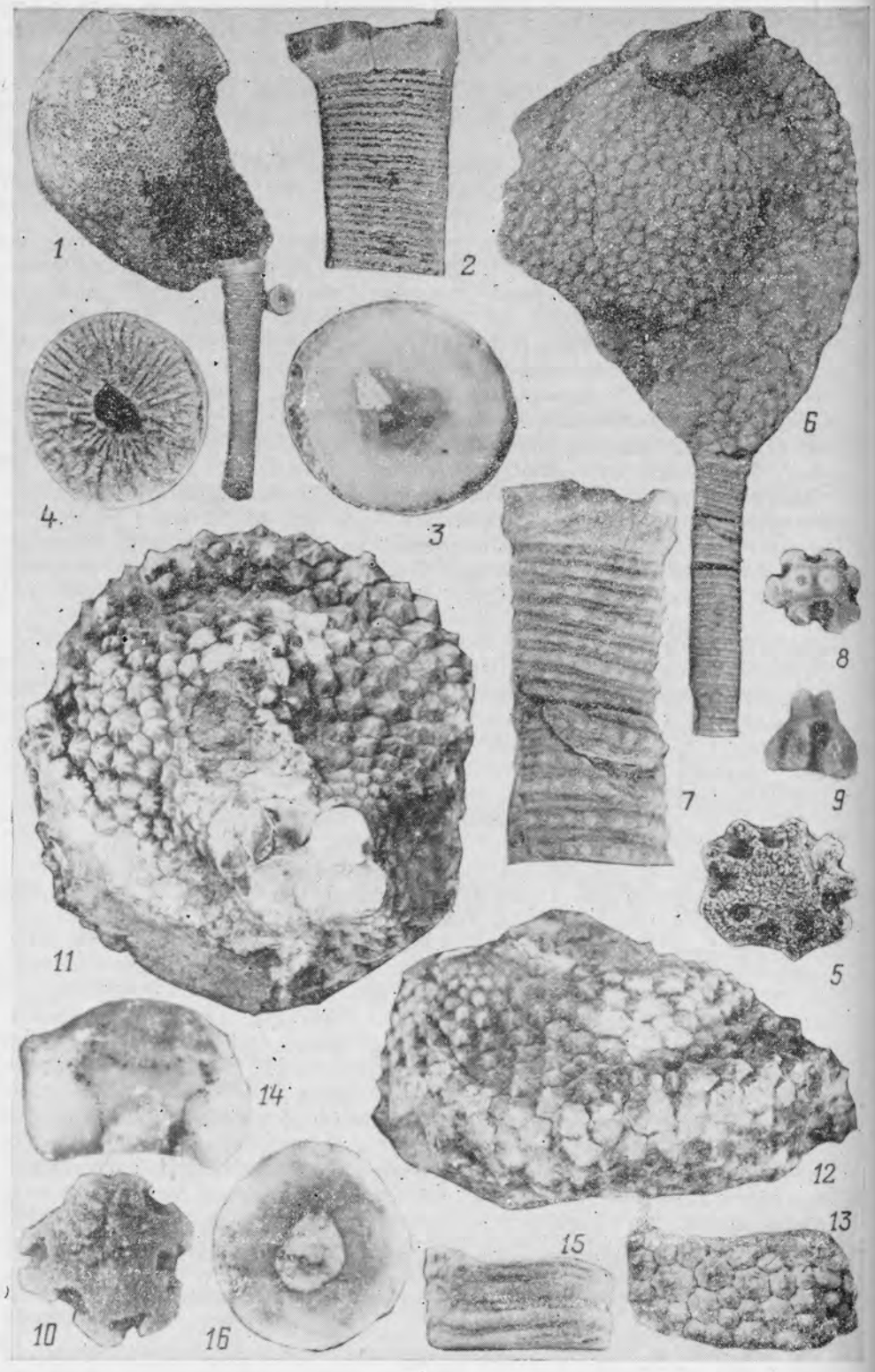


Рис. 3. Распределение табличек чашечки *Achradocystites* по их размерам.
По вертикали — количество измеренных табличек (в процентах), по горизонтали — диаметр табличек (в мм). N — количество табличек (измерений), d — диаметр чашечки. Измерены таблички в верхней половине чашечки, около 1 см ниже ротового поля.


1
2
6
4
3
7
8
9
11
5
14
12
13
15
10
16

нала. Эпитека табличек гладкая или скульптированная слаборельефными очень мелкими бугорками и валиками. Анальная пирамидка с семью клапанами. Боковая поверхность члеников стебля нодалей выпуклая и гладкая.

Описание. См. работы А. Ф. Фольборта (Volborth, 1870) и Р. Ф. Геккера (1958, 1964).

Замечания. Голотип *A. grewingkii* имеет выветрелую и потертую поверхность чашечки и стебля, что затрудняет его сравнение с экземплярами ахрадоцистителесов других видов и определение видовых признаков, которые относятся к внешней скульптуре текальных табличек. Единственная чашечка *A. grewingkii* достаточно хорошо отличается от чашечек других видов по общей форме и размерам, а также по размерам текальных табличек и характеру их внешней поверхности, продольному профилю порового канала, количеству клапанов анальной пирамидки и особенностям строения боковой поверхности стеблевых члеников. Но все же нередко разрозненные текальные таблички со слабовыпуклой и нечетко скульптированной внешней поверхностью могут быть отнесены к виду *A. grewingkii* лишь условно. К такому материалу относятся текальные таблички из обнажения на р. Долгая (Ленинградская область) и некоторые таблички из обнажения Лехтметса (Северная Эстония). Они отличаются от табличек чашечки *A. grewingkii* менее развитыми поровыми каналами. Некоторые из них по плоской наружной поверхности напоминают таблички рода *Heckerites* Rozhnov, рассматриваемого в качестве представителя эокриноидей (Рожнов, 1987).

Распространение. Северная Эстония, ?Ленинградская область. Средний ордовик, ?оандуский горизонт (D_{III}).

Местонахождения. Деревня Каарепера, валун из морены — 1 чашечка со стеблем и 9 текальных табличек (встреченная вместе с *A. grewingkii* створка брахиоподы *Ilmarinia?* sp. и отсутствие спор *Leiosphaeridia* во вмещающей породе указывают скорее всего на оандуский возраст пород валуна, а не на кейлаский, как это отмечалось раньше); обнажение Лехтметса — 5 текальных табличек; р. Долгая (Ленинградская обл.) — около 30 текальных табличек.

Achradocystites schmidti Hecker, 1958

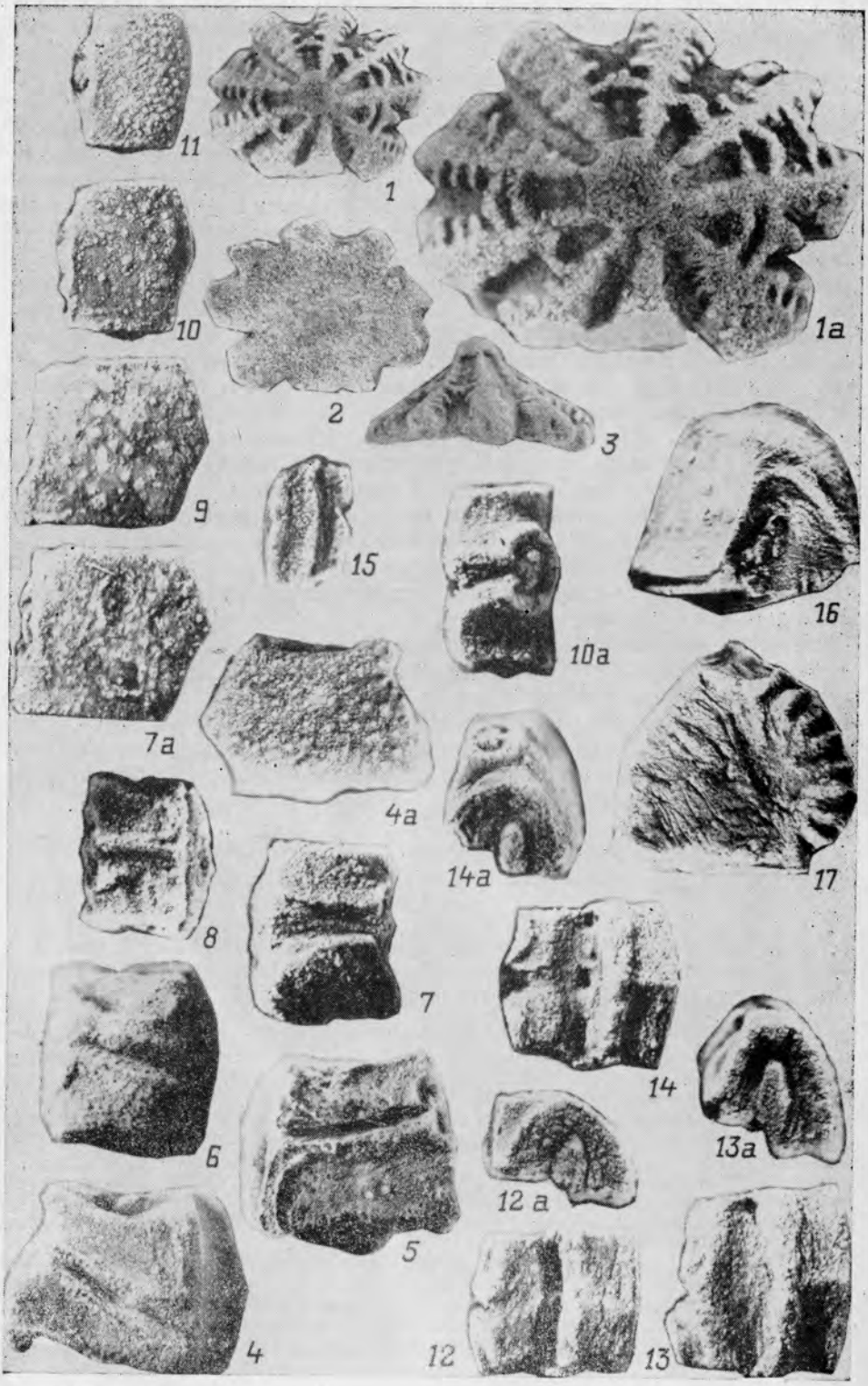
Табл. I, фиг. 6—10; табл. II, фиг. 4—17; табл. III, фиг. 1, 3, 4, 5—14; рис. 1—3

Achradocystites schmidti: Геккер, 1958, стр. 145—163, табл. I, фиг. 3, 4; табл. II, фиг. 1, 2; табл. III, фиг. 1, 2; рис. 2в, 3; поп рис. 2а, б; Геккер, 1964, стр. 54, табл. VII, фиг. 9, 10; рис. 49а, б; поп рис. 49в, г.

Фиг. 1—5. *Achradocystites grewingkii* Volborth. 1—4 — голотип, Ec 1152, общий вид, вид на проксимальную часть стебля с базальными табличками чашечки, вид на поперечное сечение стебля (пришлифованная поверхность), вид на сочленовную поверхность фрагмента стебля, лежащего отдельно от чашечки. Валун в Каарепера. 1×1,5, 2×5,3, 4 ×10. 5 — Ec 1307, вид на внешнюю поверхность таблички (см. Геккер, 1958, с. 147; экз. № 12). ×15.

Фиг. 6—10. *Achradocystites schmidti* Hecker. 6 и 7 — Ec 1202, общий вид, вид на проксимальную часть стебля с базальными табличками чашечки, Саку, D_{III}. 6×1,5, 7×5. 8 и 9 — Ec 1807, вид на табличку сверху и сбоку. ×14. 10 — Ec 1801, вид на табличку сверху. ×10. Лехтметса, D_{III}.

Фиг. 11—16. *Achradocystites heckeri* sp. nov. 11 и 12 — голотип, Ec 1828, вид со стороны ротового поля и сбоку. ×1,5. 13 и 14 — Ec 1154, фрагмент чашечки и вид на боковую поверхность таблички с пиритовой импрегнацией (наиболее темные пятна) порового канала. 13 ×1,5, 14 ×16. 15 и 16 — Ec 1785, фрагмент стебля, вид сбоку и на поперечное сечение (пришлифованная поверхность). ×5. Все из каменоломни Саку, D_{III}.


11
1
1a
10
2
3
9
15
16
10a
7a
4a
14a
17
8
7
14
6
13a
12a
5
4
12
13

Голотип. Ес 1303, чашечка (Геккер, 1958, табл. II, фиг. 1; Геккер, 1964, табл. VII, фиг. 9, 10). Северная Эстония, каменоломня Саку. Средний ордовик, оандуский горизонт (D_{III}), сакуская пачка вазалеммаской свиты.

Диагноз. Чашечка средних размеров: высота — до 46, диаметр — до 34 мм, диаметр текальных табличек — от 0,5 до 4,4 мм (в преобладающем — 1,4—2 мм). Поровый канал в поперечном сечении имеет Y-образную форму. Боковые выемки табличек, образующие базальную часть порового канала, развиты хорошо. Внешняя поверхность текальных табличек выпуклая, скульптирована рельефными бугорками. У анальной пирамидки имеется 6 клапанов. Гидропора располагается левее гонопоры (см. табл. III, фиг. 1). Для нодальных члеников стебля характерна выпуклая боковая поверхность, орнаментированная крупными бугорками, равномерно распределяющимися по окружности члеников.

Описание. См. работы Р. Ф. Геккера (1958 и 1964 гг.).

Сравнение и замечания. *Achradocystites schmidti* Hecker является единственным видом рода, который известен по нескольким экземплярам чашечек различной величины, что позволяет судить о некоторых аспектах изменчивости этого вида. С точки зрения видовой диагностики заслуживает внимания то, что возрастные изменения почти не проявляются (или мало проявляются) во внешней форме и скульптуре эпитеки текальных табличек. Выпуклые текальные таблички с крупными и мелкими бугорками, особенно частыми у вершины табличек, характерны как для чашечки диаметром около 20 мм, так и для чашечки диаметром 34 мм. Сравнение чашечек вида *A. schmidti* разной величины показывает, что в онтогенезе изменчива величина (общие размеры) текальных табличек при среднем диаметре табличек от 1,4 мм у экз. Ес 1825 до 2,1 мм — у экземпляра Ес 1304 (см. рис. 3). Если предположить, что единственный экземпляр *Achradocystites grewingkii* представляет собой взрослую особь, то он будет существенно отличаться от таковых вида *A. schmidti* значительно меньшим количеством табличек диаметром свыше 2 мм (см. рис. 3). В то же время небольшая чашечка вида *A. schmidti* (экз. Ес 1825), диаметр которой меньше 20 мм, по этому признаку не отличается от чашечки *A. grewingkii* (типового вида *Achradocystites*) и его видовая принадлежность определяется прежде всего особенностями строения анальной пирамидки. Число клапанов анальной пирамидки у вида *A. grewingkii* — 7, а у вида *A. schmidti* — 6, что рассматривается в качестве одного из диагностических признаков этих видов (Геккер, 1958, 1964). Сравнение диагностических признаков видов *Achradocystites* приведено в помещенной ниже таблице.

В коллекции имеются многочисленные разрозненные текальные таблички несомненных ахрадоцистителесов, имеющих по внешней форме большое сходство с текальными табличками *Achradocystites schmidti*. Они происходят из вазалеммаской свиты, охватывающей отложения кейласского и оандуского горизонтов в непосредственной близости от обнажения Саку, откуда происходят все чашечки рассматриваемого вида. С некоторой условностью к данному виду относятся многоугольные текаль-

---

Фиг. 1—3. *Achradocystites heckeri* sp. nov. Ес 1826, табличка чашечки, вид с внешней и внутренней сторон и сбоку. Саку, D_{III}. 1—3 ×5, 1а ×10.

Фиг. 4—17. *Achradocystites schmidti* Hecker. 4—15 — членики ручных придатков Ес 1824 (1—12); 4—8 — вид со стороны амбулакрального желобка; 4а, 7а, 9—11 — вид с внешней стороны; 12—15 — вид со сторон сочленения члеников; 10а — вид на место причленения пиннулы; 16—17 — Ес 1823, табличка ротового поля, вид со стороны места причленения руки и с внутренней стороны. Саку, D_{III}. 4—15 ×12, 16, 17×7.

ные таблички с сутуральными порами из оандуской свиты, которая замещает поздневазалеммаские отложения за пределами района распространения биогермного комплекса. Эти таблички (скв. Куузику и Роокюла) отличаются от текальных табличек *A. schmidti* прежде всего меньшей высотой и менее рельефной внешней скульптурой (табл. III, фиг. 11, 12). Возможно, что это обусловлено фациальной изменчивостью.

Распространение. Северная Эстония. Средний ордовик, кейлаский (D_{II}) и оандуский (D_{III}) горизонты.

Местонахождения. D_{III}: сакуская пачка вазалеммаской свиты: с. п. Саку — старая каменоломня, 7 частично поврежденных чашечек и их фрагментов, 13 текальных табличек; временные канавы, около 100 разных скелетных элементов; скважина Саку (№ 1098А), гл. 3,1—6,5 м, 25 текальных табличек; скв. Вооре (№ 1081), гл. 2,5—7,05 м, 49 текальных табличек; обн. Коппелмаа, 74 текальных таблички; D_{II}—D_{III}: вазалеммаская свита: нижне- и средневазалеммаская пачки вазалеммаской свиты: с. п. Вазалемма, 11 разрезов скважин в пределах и окрестностях поселка, 45 текальных табличек; D_{III}: хирмузеская свита: скв. Куузику, гл. 12,50—14,5 м, 22 текальных таблички; скв. Роокюла, гл. 39,40—39,53 м, 2 текальные таблички; D_{II}: ?лехтметсаская пачка кейлаской свиты: обн. Лехтметса, 11 текальных табличек.

Achradocystites heckeri Stukalina et Hints, sp. nov.

Табл. I, фиг. 11—16; табл. II, фиг. 1—3; табл. III, фиг. 2; рис. 1, 3

Название вида в честь Р. Ф. Геккера.

Achradocystites schmidti: 1958. Геккер, с. 150. рис. 2а, б.

Голотип. Ес 1828, чашечка. Северная Эстония, каменоломня Саку. Средний ордовик, оандуский горизонт (D_{III}), сакуская пачка вазалеммаской свиты.

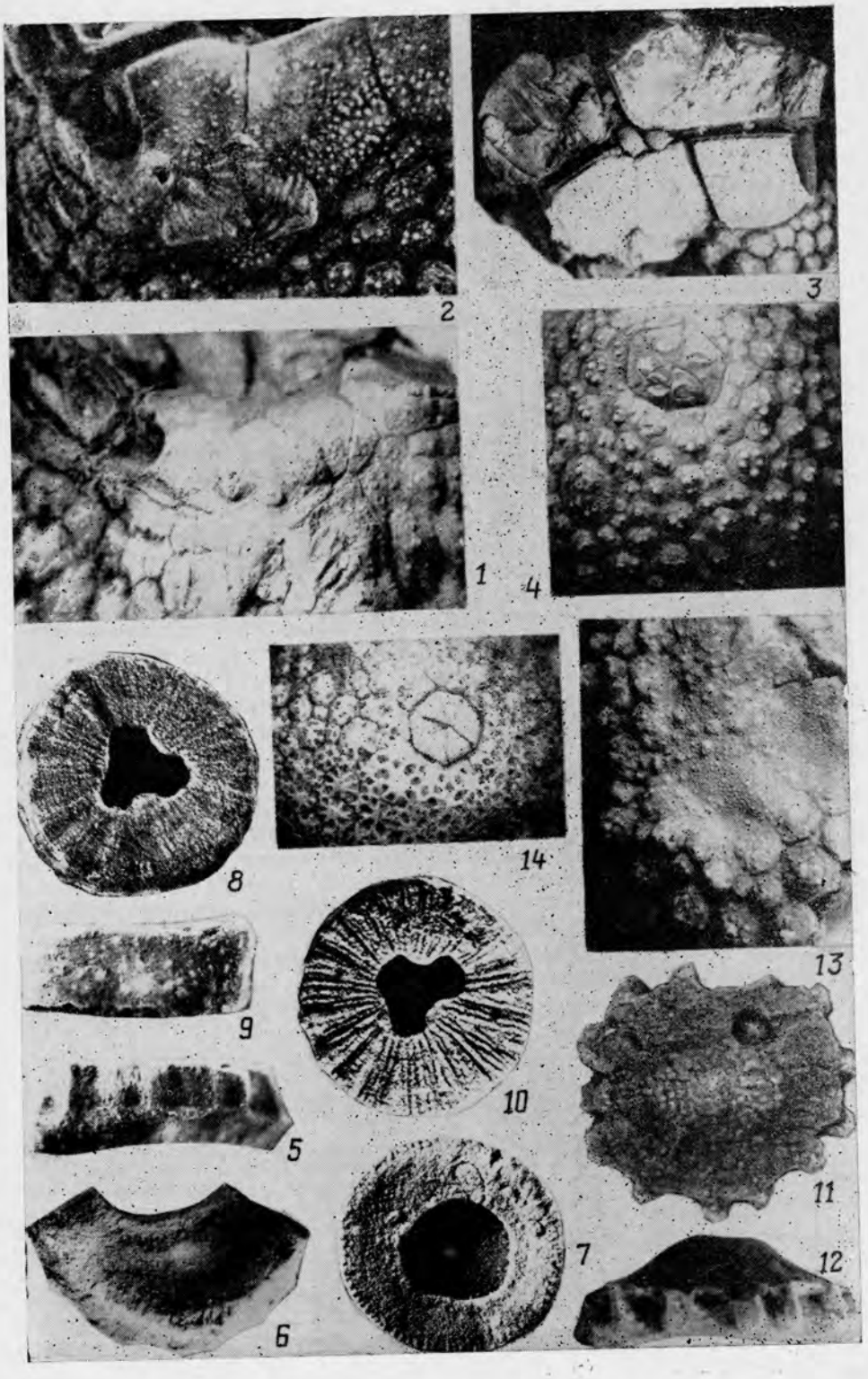
Диагноз. Чашечка крупная (высота более 50 мм, диаметр около 50 мм). Диаметр текальных табличек — от 0,8 до 7,0 мм (средний — 3,4 мм). Текальные таблички сильновыпуклые: поровый канал в продольном сечении имеет Y-образную форму. Эпитека табличек скульптирована рельефными очень крупными бугорками и концентрическими валиками. Боковая поверхность нодальных члеников стебля выпуклая, гладкая.

Описание. Чашечка деформирована. Сохранившаяся ее боковая часть имеет длину около 5 см. Таблички, слагающие чашечку, крупные, со средним диаметром 3,4 мм. Наибольший диаметр табличек — 7 мм. Высота табличек — около 1,2 мм по краям и до 3,2 мм — в середине.

Фиг. 1. *Achradocystites heckeri* sp. nov. Ес 1828, голотип, вид на пирамидку гидропоры и гонопоры (снизу). Саку, D_{III}. ×4.

Фиг. 2—13. *Achradocystites schmidti* Hecker. 2 — Ес 1303, голотип, вид на пирамидку гидропоры и гонопоры (слева), Саку, D_{III}. ×5,5; 3 — Ес 1200, вид на ротовое поле, проксимальный левый членик и два дистальных (на ротовом поле) членика руки. Саку, D_{III}. ×3; 4 — вид на анальную пирамидку чашечки Ес 1825. Саку, D_{III}. ×4; 5 и 6 — Ес 1822, базальная табличка чашечки, вид сбоку и со стороны стебля. ×8; 7 — Ес 1829 (1), проксимальный членик стебля, вид на сочленовную поверхность. ×8; 8 и 9 — Ес 1829 (2), членик стебля, вид на сочленовную поверхность и сбоку. ×8; 10 — Ес 1829 (3), членик стебля, вид на сочленовную поверхность. ×8. Все из Саку, D_{III}; 11 и 12 — Ес 1817, табличка чашечки, вид с внешней стороны и сбоку. Скв. Куузику, гл. 14,4—14,5 м, D_{III}. ×8; 13 — Ес 1201, вид на прижизненно поврежденную часть чашечки. Саку, D_{III}. ×3,2.

Фиг. 14. *Achradocystites grewingkii* Volborth. Ес 1152, голотип, вид на анальную пирамидку. Кааренера, из валуна. ×4.


2
3
1
4
8
14
13
9
10
5
11
7
12
6

Сравнительная характеристика видов рода *Achradocystites*
(измерения приведены в мм)

Видовые признаки	Названия видов		
	A. grewingkii	*A. schmidti*	*A. heckeri*
Размеры чашечки: высота	32,0	До 46	Более 50
диаметр	25,0	До 34	Около 50
Размеры текальных табличек:			
диаметр	0,6—3,2	0,5—4,4	0,8—7,0
высота	1,0—1,25	2,0—3,0	До 3,2
Число текальных табличек в 1 см²			
а) непосредственно около ротового поля	?	30—45	21, 22
б) на 1 см ниже ротового поля	60	25—39	10
Наружная поверхность табличек	Слабовыпуклая, с очень мелкими бугорками и низкими валиками	Выпуклая, с крупными бугорками	Сильновыпуклая, почти пирамидальная, с крупными бугорками и концентрическими валиками
Продольное сечение порового канала	Т-образное	Y-образное	Y-образное
Количество поперечных расширений ствола порового канала	1—2	До 4	До 6
Количество клапанов анальной пирамидки	7	6	?
Высота члеников стебля: нодалей,	0,20—0,30	0,25—0,50	0,25—0,50
интернодалей	0,05—0,10	0,15—0,20	0,15—0,20
Скульптура боковой поверхности члеников стебля	Отсутствует	Бугорки	Отсутствует

С внешней стороны таблички имеют вид многоугольных пирамидок с рельефной концентрической штриховкой и бугорками. Наиболее высокие бугорки располагаются у вершин пирамидки и по периферии порового поля, образуя характерные для внешней поверхности табличек радиальные ряды. Некоторые бугорки располагаются без видимой закономерности. Сильно развитый поровый канал в продольном сечении Y-образный, под эпитекой стволы канала имеют по обе стороны до 6 поперечных выемок (табл. II, фиг. 1).

Ротовое поле представлено шестью массивными неодинаковыми по размерам табличками. Из табличек ротового поля полностью сохранились V и VI*, между которыми располагается трехлопастная гидропора, не достигающая краев табличек. Гонопора в виде сосочка располагается непосредственно ниже гидропоры в середине небольшой таблички между лопастями последней (табл. III, фиг. 2). Кроме чашечки, в коллекции имеется несколько разрозненных табличек и фрагмент стебля, происходящий, по-видимому, из проксимальной части. Длина последнего составляет 3 мм. Членики в этом фрагменте представляют собой монолитные очень тонкие пластинки, округлые в сечении. Среди них различаются относительно крупные нодальные членики с выпуклой гладкой боковой поверхностью и очень тонкие, лишенные орнаментации интернодальные членики (табл. I, фиг. 15, 16). Осевой канал у члеников очень широкий, его диаметр составляет почти одну треть диаметра члеников. Форма канала в поперечном сечении приближается к треугольной. По краю сочленовных фасеток члеников наблюдаются тонкие радиальные длинные ребрышки.

Сравнение. От *Achradocystites grewingkii* Volborth и *A. schmidti* Hecker описанный вид резко отличается прежде всего крупными общими размерами чашечки и крупными выпуклыми, почти пирамидальными текальными табличками с хорошо развитыми поровыми каналами Y-образной формы. От *A. schmidti* отличается, кроме того, иным расположением гонопоры по отношению к гидропоре: у чашечки нового вида гонопора располагается непосредственно ниже гидропоры. Характер чередования нодалей и интернодалей в стебле и общие размеры члеников у описываемого вида такие же, как у *A. schmidti*. Однако в отличие от скульптированных широкими бугорками нодалей *A. schmidti* нодали описываемого вида имеют гладкую выпуклую боковую поверхность.

Распространение. Северная Эстония. Средний ордовик, оандуский горизонт (D_{III}), сакуская пачка вазалеммаской свиты.

Местонахождение. Пос. Саку, старая каменоломня; кроме голотипа, один фрагмент стебля, фрагмент чашечки и несколько разрозненных текальных табличек.

ЛИТЕРАТУРА

Геккер Р. Ф. Новые данные о роде *Achradocystites* (Echinodermata, Paracrinoidea) // Тр. Ин-та геол. АН ЭССР. Таллин, 1958, III. С. 145—167.

Геккер Р. Ф. Класс Paracrinoidea. Паракринонден // Основы палеонтологии. Иглокожие, гемихордовые, погонофоры и щетинкочелюстные. М.: Недра, 1964. С. 53, 54.

Каталог палеонтологических коллекций. Таллин, Ин-т геол. АН ЭССР, 1974.

Рожнов С. В. Новые данные об эокринонденх с плоской текой // Докл. АН СССР. Палеонтология, 1987, т. 295, № 4. С. 965—968.

* Применяется индексация табличек ротового поля, предложенная Р. Ф. Геккером (1958, рис. 3).

Bather F. A. The Echinodermata // A Treatise on Zoology. E. R. Lankester (ed.), 1900. Pt. 3. P. 38—77.
Kesling R. V. Paracrinoids // Treatise on Invertebrate Paleontology. Ed. R. C. Moore. Pt. S. Echinodermata. Kansas, 1967. P. 268—288.
Pall V. Põhja-Tartumaa kohanimed I — 1969. Tallinn, ENSV TA Keele ja Kirjanduse Instituut.
Parsley R. L. Thecal morphology of the Ordovician paracrinoid Comarocystites (Echinodermata) // Journal. Paleont., 1978, vol. 52, N 2. P. 472—479.
Parsley R. L. and Mintz L. W. North American Paracrinoidea (Ordovician: Paracrinozoa, new Echinodermata) // Bull. Amer. Paleont., 1975, vol. 68, N 288. P. 5—115.
Paul C. R. Palaeogeography of Primitive Echinoderms in the Ordovician. The Ordovician System. Ed. M. G. Bassett. Cardiff., 1976. P. 553—574.
Regnell G. Non-Crinoid Pelmatozoa from the Paleozoic of Sweden // Meddelanden från Lunds Geol.-Mineral. Inst., 1945, N 108. P. 1—255.
Regnell G. Review of Recent Research on «Pelmatozoans» // Paläontol. Zeitschrift, 1975, vol. 49, N 4. P. 530—564.
Jaekel O. Ueber Carpoideen, eine neue Klasse von Pelmatozoen // Zeitschr. Deutsch. Geolog. Gesellsch., 1900, Bd. 52, Hft. 4. S. 661—677.
Volborth A. Über Achradocystites und Cystoblastus, zwei neue Crinoideen — Gattungen, eingeleitet durch kritische Betrachtungen über die Organe der Cystideen // Memoires. Acad. Imp. Sci. St-Petersbourg, 1870, VII ser., Bd. XVI, N 2. S. 1—15.

Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт, Ленинград
Институт геологии АН ЭССР, Таллинн

ON THE MORPHOLOGY AND SYSTEMATICS OF ACHRADOCYSTITES (PARACRINOIDEA)

G. A. Stukalina, L. Hints

Achradocystites from the Middle Ordovician (Keila and Oandu Regional Stages) of Estonia and Leningrad district is one of the few taxa of paracrinoids distributed outside North America (Геккер, 1958; Parsley, Mintz, 1975). New material on *Achradocystites* (a fairly complete theca, numerous plates of the theca and arm, fragments of the column and some columnals) enabled to gain additional data on the morphology of thecal plates and sutural pores, for the first time are described the plates of arms and columnals. On the basis of that a new monotypic family Achradocystitidae has been distinguished in the order Comarocystitidae Parsley et Mints. It comprises the comarocystitidae with convex thecal plates, one sutural pore with lateral extensions on each side of a plate and exothecal biserial arms.

One new species *A. heckeri* has been described and diagnoses of the other two species of the genus — *A. grewingkii* and *A. schmidti* have been given.

All-Union Geological Research Institute, Leningrad,
Institute of Geology, Acad. Sci. Estonian SSR, Tallinn

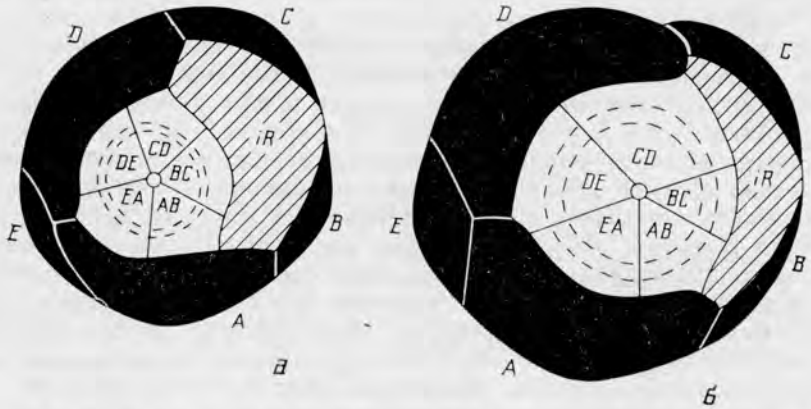
МОРСКИЕ ЛИЛИИ ПИЗОКРИНИДЫ ИЗ НИЖНЕГО СИЛУРА ПРИБАЛТИКИ

С. В. РОЖНОВ, Р. М. МЯННИЛЬ, Х. Э. НЕСТОР

Пизокриниды — небольшое семейство моноциклических инадунат (отряд Disparida), распространенное в силуре и девоне Евразии и силуре Северной Америки и Восточной Австралии. Для его представителей характерно резко неодинаковое строение и размеры радиальных табличек в разных радиусах при общем их расположении, подчиненном гомокриноидной плоскости симметрии, проходящей через радиус E и интеррадиус BC. Расцвет пизокринид приходился на верхний силур. Нижнесилурийские представители значительно более редки и весьма важны для выяснения происхождения этого семейства. Проблема происхождения пизокринид заключается в следующем. Особенности морфологии убедительно свидетельствуют о происхождении пизокринид от гомокринид (Рожнов, 1981). Это подтверждается и стратиграфическим распространением семейств: гомокриниды развивались преимущественно в ордовике и угасли в силуре, а пизокриниды появились впервые в начале силура. Среди гомокринид можно указать и род, наиболее близкий к пизокринидам. Это *Homocrinus* Hall. Гомокриниды до настоящего времени известны исключительно в Новом Свете. Там же, начиная с верхов лландовери (Ausich, 1977), известны и пизокриниды. Логично было бы заключить, что центром происхождения этих морских лилий является Северная Америка, откуда они затем распространились в Евразию и Австралию. Но другие данные по североамериканским пизокринидам противоречат этому. Дело в том, что, хотя они и широко распространены здесь в силурийских отложениях, но представлены весьма ограниченным набором форм. Это только роды *Pisocrinus* и *Parapisocrinus*. Причем представители подрода *Pisocrinus (Pocillocrinus)* Rozhnov, 1981, являвшиеся по морфологическим данным исходными для всего семейства, в Северной Америке отсутствуют. О том, что их отсутствие не артефакт, связанный с недостаточной изученностью североамериканских местонахождений, свидетельствует и отсутствие здесь более поздних потомков этого рода — *Trichocrinus* и *Calycanthocrinus*. Представители исходного для пизокринид подрода *Pisocrinus (Pocillocrinus)* наиболее многочисленны в Европе. Поэтому можно предположить три возможных центра происхождения пизокринид: 1) Северная Америка, где они первоначально появились и откуда сразу же мигрировали в Европу. При этом специализированные формы либо оставались в Новом Свете, либо попали сюда из Европы; 2) Европа, куда проникли еще не найденные гомокриниды, давшие начало пизокринидам, специализированные формы которых проникли в Северную Америку; 3) иной центр происхождения, откуда разные представители пизокринид попали в Северную Америку и Европу. Третий вариант чисто гипотетический. До последнего времени первый вариант следовало считать более вероятным, так как в Северной Америке первые пизокриниды были известны с конца лландо-

вери, а в Европе — лишь с начала венлока (Рожнов, 1975, 1981). Находки пизокринид в разрезах Прибалтики (Рожнов, Мянниль, Нестор, 1987) меняют это представление.

Чашечки пизокринид были найдены и отобраны М. П. Рубелем из скважин и переданы им Р. М. Мяннилю, первично их обработавшему. Среди пизокринид выявлено 4 вида, относящихся к разным подродам рода *Pisocrinus*. Наиболее распространенный и обильный среди них — *P. (Pisocrinus) pilula* De Koninck, 1858. В Эстонии этот вид встречен в основании тыллаской пачки яниского горизонта (скв. Хяэдемеэсте). Обнаружен этот вид и в Литве, где он найден в самых верхах лландовери (верхи швянченской свиты), но в основном распространен в папреняйской свите нижнего и низов среднего венлока. Новый вид этого же подрода *P. (P.) trialobus* sp. nov. встречен в верхах ямаяской свиты (середина яагарахуского горизонта) скв. Икла, т. е. в среднем венлоке. *P. (Pocillocrinus) rubeli* sp. nov. встречен в низах тыллаской пачки в Эстонии (скв. Хяэдемеэсте, Рухну) и папреняйской свиты в Латвии (скв. Балтинава), т. е. в самом основании венлока. Встречен этот вид и в ямаяской свите (низы яагарахуского горизонта) скв. Охесааре. *P. (Granulosocrinus) lanceatus* sp. nov. обнаружен в низах ямаяской свиты (низы яагарахуского горизонта) скв. Охесааре и в середине папреняйской свиты в литовской скважине Калвария, т. е. приурочен к среднему венлоку.



Правые и левые формы базального венчика у *Pisocrinus* (*Pisocrinus*) *pilula* de Koninck; *а* — левый базальный венчик (базальная табличка EA заострена), экз. Ес 1943; *б* — правый (базальная табличка DE заострена), экз. Ес 1942. Скважина Икла, гл. 224,0—224,1 м. Средний венлок, яагарахуский горизонт, верхи ямаяской свиты.

Большие и маленькие радиальные таблички зачернены, нижние радиальные косо заштрихованы, базальные оставлены белыми. Штрихами показаны стеблевая фасетка и перегиб впадины стеблевой фасетки. A, B, C, D, E — обозначения радиусов; AB, BC, CD, DE, EA — обозначения интеррадиусов и базальных табличек, iR — нижняя радиальная табличка.

Таким образом, уже к началу среднего венлока в Прибалтике были представлены все три подрода рода *Pisocrinus*, причем *P. (Pisocrinus)* Rozhnov, 1981 впервые был обнаружен в верхах лландовери, а *P. (Pocillocrinus)* Rozhnov, 1981 — в самых низах венлока. Все найденные виды близкородственные и появились в результате недавней от времени их фактически отмеченного существования дивергенции. В пользу этого говорит, во-первых, перекрывающаяся изменчивость их видовых призна-

ков, а во-вторых, одинаковое у всех четырех видов резкое, почти абсолютное преобладание форм с правым базальным венчиком над формами с левым. Последнее требует пояснения. Появление правых и левых форм базиса у пизокринид связано с атрофией у них нижней радиальной таблички E, имевшейся у гомокринидного предка, и смыканием в прибазальной части соседних радиальных табличек A и D. При такой перестройке чашечки заостренной могла оставаться лишь одна из базальных табличек: либо DE, либо EA. Определялось это, видимо, случайным образом, и первоначально преобладание правых и левых форм могло характеризовать лишь популяции. Преобладание правых форм над левыми особенно хорошо доказывает близкородственность *P. (Pis.) pilula* и *P. (Poc.) rubeli*, так как для всех более поздних представителей подрода *P.* (*Pocillocrinus*) характерно значительное преобладание левых форм. Следовательно, мы можем указать на поздний лландовери как на самое позднее время возникновения *P. (Pis.) pilula* от *P. (Poc.) rubeli*. Этим доказывается возникновение подрода *P.* (*Pisocrinus*) от подрода *P.* (*Pocillocrinus*) не позднее верхнего лландовери именно в Балтийском бассейне. К этому же времени приурочено, видимо, и проникновение вида, близкого к *P. (P.) pilula*, в Северную Америку, где вскоре произошел процесс бурного видообразования. Где впервые возник *P.* (*Pocillocrinus*), остается пока не совсем ясным, но все же в свете новых данных кажется более вероятным его европейское происхождение от попавших сюда гомокринидных предков.

Все рассмотренные находки пизокринид в Прибалтике приурочены к мергелям, иногда доломитизированным. Они встречаются в разрезах, занимающих промежуточное положение между граптолитовой и раковинной биофациями, т. е. являются представителями наиболее глубоководного бентосного комплекса — ассоциации 5 по А. Буко (Boucot, 1975).

Таким образом, выявляются две любопытные особенности появления пизокринид в геологической летописи: 1) центр их становления и, весьма вероятно, происхождения не там, где место расцвета предкового семейства; 2) характерные морфологические черты группы первоначально проявились в тиховодных, относительно глубоководных условиях, а не в подвижном мелководье, где они были наиболее многочисленны и обильны и к чему лучше всего были приспособлены.

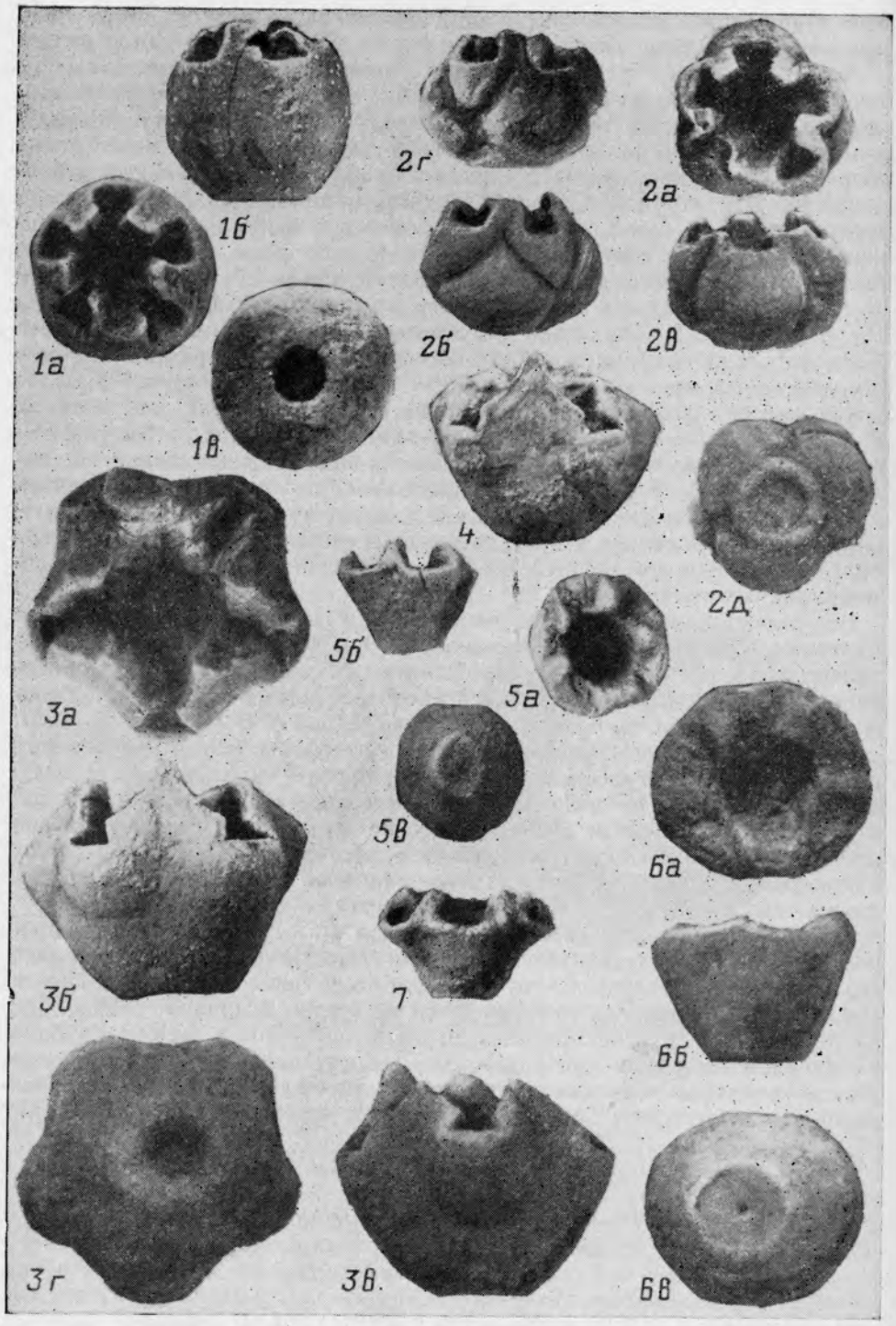
Еще одна интересная особенность изученной фауны пизокринид: полное отсутствие представителей рода *Parapisocrinus*. Это подтверждает его появление в Старом Свете именно в конце венлока. Но и в Новом Свете этот род появился примерно в то же время. Возникает вопрос, была ли вторая, верхневенлокская миграция пизокринид между Европой и Северной Америкой или одновременное появление *Parapisocrinus* в этих двух регионах явилось результатом параллельной эволюции разных видов рода *Pisocrinus*? Более вероятным кажется второе предположение.

ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Pisocrinus (Pisocrinus) trialobus
Rozhnov et Männil, sp. nov.
Табл., фиг. 2а—д

Название вида от *tria*, греч. — три и *lobus*, греч. — лопасть.

Голотип. Ес 1924, чашечка. Скважина Икла (побережье Эстонии близ границы с Латвией), глубина 228, 7—228,8 м, середина яагарахуского горизонта.


1б
2г
2а
1а
2б
2в
1в
4
2д
5б
5а
3а
5в
6а
3б
7
6б
3г
3в
6в

Описание. Чашечки маленькие, округлой формы с сильновыпуклыми радиальными табличками, причем большие радиали наиболее сильновыпуклые, из-за чего поперечное очертание чашечки трехлопастное. Ширина чашечки в 1,7—2,3 раза больше ее высоты (без дистальных выростов). Уровень наибольшей ширины чашечки расположен несколько выше середины ее высоты. Поверхность чашечки гладкая. Стеблевая фасетка немного углублена, так как окружена невысоким, округлым в сечении, четко выраженным валиком, образованным утолщением базальных табличек. Диаметр стеблевой фасетки составляет 1/5—1/3 ширины чашечки. Базальные таблички видны сбоку чашечки, но они невысокие — около 1/5 высоты чашечки. Базальная табличка DE заострена у всех экземпляров, т. е. базальный венчик относится к правому типу. Высота маленьких радиальных табличек около половины высоты чашечки или чуть больше, так что их проксимальные концы заметно удалены от базального венчика. Дистальные выросты чашечки небольшие, с параллельными сторонами, ширина которых равна высоте или чуть больше. Радиальные фасетки в 1,5—2 раза шире дистальных выростов.

	Размеры в миллиметрах						
Экз. №	высота чашечки (без дистальных выростов)	ширина чашечки	диаметр стеблевой фасетки	высота базалей	высота маленьких радиалей	ширина дистальных выростов	ширина радиальных фасеток
Ec 1927 голотип	1,5	2,6	0,8	0,3	0,8	0,4	0,8
Ec 1928	1,5	3,5	0,7	0,2—0,3	1,0	0,8	0,8
Ec 1929	1,2	1,9	0,5	0,2	0,5	0,4	0,5

Сравнение. От других видов этого подрода хорошо отличается маленькими размерами чашечки, ее трехлопастным поперечным очертанием из-за сильной выпуклости больших радиальных табличек и валиком вокруг стеблевой фасетки.

Материал и местонахождение. Кроме голотипа, еще две чашечки из скв. Икла. Одна найдена вместе с голотипом, другая — с гл. 226,1—226,2 м. Венлок, середина яагарахуского горизонта, ямаяская свита.

Увеличение ×10

Фиг. 1. *Pisocrinus (Pisocrinus) pilula* de Koninck, экз. Ec 1941, чашечка: *1а* — сверху, *1б* — сбоку, интеррадиус DE; *1в* — снизу. Скв. Калвария, гл. 791,3 м. Папреняйская свита.

Фиг. 2. *Pisocrinus (Pisocrinus) trialobus* sp. nov., голотип, Ec 1927, чашечка: *2а* — сверху; *2б* — сбоку, интеррадиус BC; *2в* — сбоку, радиус D, *2г* — сбоку, интеррадиус DE, *2д* — снизу. Скв. Икла, гл. 228,7—228,8 м. Ямаяская свита яагарахуского горизонта.

Фиг. 3, 4. *Pisocrinus (Granulosocrinus) lanceatus* sp. nov.: 3 — голотип, Ec 1930, чашечка: *3а* — сверху; *3б* — сбоку, интеррадиус AB; *3в* — сбоку, радиус E; *3г* — снизу; 4 — Ec 1931, чашечка сбоку, интеррадиус BC. О-в Сааремаа, скв. Охесааре, гл. 289,7 м, нижний венлок, яагарахуский горизонт, ямаяская свита.

Фиг. 5—7. *Pisocrinus* (*Pocillocrinus*) *rubeli* sp. nov.: 5 — голотип, Ec 1933, чашечка: *5а* — сверху; *5б* — сбоку, интеррадиус BC; *5в* — снизу; 6 — Ec 1934, чашечка: *6а* — сверху; *6б* — сбоку; *6в* — снизу. Скв. Хяэдемеэсте, гл. 213,6 м. Низы венлока, тыллаская пачка яаниского горизонта; 7 — Ec 1939, чашечка сбоку, радиус A. Скв. Балтинава, гл. 493,2 м, венлок, папреняйская свита.

Материал хранится в ИГ АН ЭССР (Таллинн).

Pisocrinus (Pocillocrinus) rubeli Rozhnov et Männil, sp. nov.
Табл., фиг. 5а—в, 6а—в, 7

Название вида в честь М. П. Рубеля.

Голотип. Ес 1933, чашечка, скважина Хяэдемеэсте, гл. 213,6 м; низы яниского горизонта.

Описание. Мелкие, ширококонические, конические и колоколовидные чашечки с шириной, превышающей высоту (без дистальных выростов) в 1,5—2 раза. Стеблевая фасетка неуглубленная, диаметром обычно 1/3—1/2 ширины чашечки, но иногда 1/4. Поверхность чашечки гладкая. Поперечное очертание круглое или округло-пятиугольное. Базальные таблички низкие, около 0,1—0,2 высоты чашечки. Базальная табличка DE во всех случаях, когда ее удалось наблюдать, заострена, т. е. базальный венчик относится к правому типу. Маленькие радиальные таблички невысокие, обычно несколько меньше половины высоты чашечки, так что их проксимальные концы далеко отстоят от базальных табличек. Дистальные выросты чашечки узкие, обычно чуть больше 1/3 ширины фасеток, довольно высокие и слегка сужающиеся кверху. У самых мелких экземпляров дистальные выросты относительно более широкие.

Экз. №	Размеры в миллиметрах						
	высота чашечки без дистальных выростов	ширина чашечки	диаметр стеблевой фасетки	высота базалей	высота маленьких радиалей	ширина выростов	ширина радиальных фасеток
Ес 1933 голотип	1,2	2,1	0,7	0,1—0,8	0,6	0,3	0,8
Ес 1934	1,7	3,0	1,5	0,0—0,3	0,7	0,5	1,2
Ес 1935	0,8	1,9	0,6	0,1	0,3	0,15	0,55
Ес 1936	1,1	1,6	0,6	0,2	0,5	0,2	0,5
Ес 1937	0,8	1,5	0,5	0,1—0,15	0,3	0,3	0,3
Ес 1938	0,8	1,3	0,3	0,1—0,2	0,2	0,25	0,4
Ес 1939	1,0	2,4	0,9	0,2	0,4	0,3	1,0
Ес 1940	1,7	2,5	1,0	0,2—0,3	0,6	0,3	1,1

Сравнение. От других видов подрода хорошо отличается мелкими размерами, ширококонической или колоколовидной формой и хорошо развитыми дистальными выростами чашечки.

Замечание. Этот вид близок к коническим и колоколовидным формам *Pisocrinus (Pisocrinus) pilula,* но отличается от них более тонкостенной чашечкой, неуглубленностью стеблевой фасетки и несколько более узкими дистальными выростами. Морфологически сходные с описываемым видом экземпляры *P. (P.) pilula* встречаются редко как крайние варианты изменчивости, тогда как в новом виде такие формы составляют подавляющее большинство.

Материал и местонахождение. Всего 24 чашечки: из скв. Хяэдемеэсте имеется 16 экз. с гл. 213,6 м и одна — с гл. 212,6 м; Рухну — 3 экз. с гл. 457,3 м. Низы венлока, низы яниского горизонта, тыллаская пачка; из скв. Балтинава — 4 экз. с гл. 493,2—493,4 м. Венлок, папреняйская свита.

Pisocrinus (Granulosocrinus) lanceatus Rozhnov et Männil, sp. nov.
Табл., фиг. 3а—г, 4

Название вида от *lanceatus*, лат. — с копейным наконечником.

Голотип. Ес 1930, чашечка. Скважина Охесааре, глубина 289,7 м. Нижний венлок, яагарахуский горизонт.

Описание. Чашечка ширококоническая, пятилопастная в поперечном очертании, с максимальной шириной на уровне радиальных фасеток, превышающей высоту чашечки (без дистальных выростов) в 2,1—2,2 раза. Мелкие формы относительно более низкие. Поверхность чашечки гладкая. Стеблевая фасетка углубленная, диаметром 1/5—1/6 ширины чашечки. Базальные таблички видны сбоку, но невысокие — около 1/4 высоты чашечки. Базальная табличка DE заострена у всех экземпляров, т. е. базальный венчик относится к правому типу. Высота маленьких радиальных табличек несколько больше половины высоты чашечки, причем радиальная E немного выше двух других (B и C). Их проксимальные концы заметно отстоят от базального венчика. Дистальные выросты чашечки заостренные, с характерным оттянутым концом, с наибольшей шириной на уровне 1/3 их высоты. Их высота составляет около 3/4 высоты остальной чашечки, а ширина у основания в два раза превышает ширину радиальных фасеток. Шов между табличками в дистальных выростах проходит не по плоскости их симметрии, а изгибается в сторону, так что заканчивается не на конце выроста, а заметно сбоку от него, так что маленькие радиальные таблички B и E участвуют в строении выростов несколько меньше, чем соседние. Радиальные фасетки для прикрепления рук узкие, с двумя хорошо выраженными лигаментными впадинами.

Экз. №	Размеры в миллиметрах							
	высота чашечки (без дистальных выростов)	ширина чашечки	диаметр стеблевой фасетки	высота базалей	высота маленьких радиалей	высота дистальных выростов	ширина дистальных выростов	ширина радиальных фасеток
Ес 1930 голотип	1,9	4,1	0,8	0,5	1,0—1,2	1,3	1,5	0,8
Ес 1931	1,6	3,5	0,6	0,4	0,9—1,0	1,2	1,4	0,7
Ес 1944	1,2	2,8	0,4	0,1	0,6—0,7	0,7	1,1	0,5
Ес 1932	2,0	4,7	1,0	0,2	1,6	1,0	1,5	1,0

Сравнение. От наиболее близкого вида *P. (G.) jefferiesi* Rozhnov, 1981 из венлока Англии отличается сильно оттянутыми концами дистальных выростов, несколько меньшими размерами относительно более низкой чашечки, ее пятилопастным, а не круглым поперечным очертанием и наибольшей шириной на уровне радиальных фасеток, а не ниже. От *P. (G.) yeltyschevae* Rozhnov, 1975 из нижнего венлока Подолии отличается относительно более низкими чашечками, более широкими дистальными выростами и их характерным оттянутым концом. Формой чашечки и сильно оттянутыми дистальными выростами рассматриваемый вид сходен с *P. (G.) kosovensis* Bouška, 1956 из лудлова Урала и Чехословакии, но хорошо отличается от него меньшими размерами, гладкой, а не гранули-

рованной поверхностью чашечки, низкими базальными табличками и относительно низкой чашечкой. От остальных видов хорошо отличается оттянутыми концами длинных и широких дистальных выростов, низкой ширококонической чашечкой и другими признаками.

Материал и местонахождения. Две чашечки, включая голотип, из скважины Охесааре (о. Сааремаа) с гл. 289,7 м; яагарахуский горизонт среднего венлока; 4 чашечки из скважины Калвария: одна с гл. 793,0 м и три — с гл. 785,8 м. Венлок, папреняйская свита.

ЛИТЕРАТУРА

Рожнов С. В. Первые пизокриниды из нижнего силура Подолии // Палеонтол. журн. 1975. № 1. С. 70—75.

Рожнов С. В. Морские лилии надсемейства Pisocrinacea // Тр. ПИН АН СССР, т. 192. М.: Наука, 1981.

Рожнов С. В., Мянниль Р. М., Нестор Х. Э. Находки пизокринид из силурийских разрезов Прибалтики // Тезисы докл. VI Всесоюзного симпозиума по иглокожим. Таллин, 1987. С. 79—80.

Ausich W. I. The functional morphology and evolution of *Pisocrinus* (Crinoidea: Silurian) // J. Paleontol. 1977. Vol. 51. N 4. P. 672—686.

Boucot A. J. Evolution and extinction rate controls. Developments in Palaeontology and Stratigraphy, I, 1975.

Палеонтологический институт АН СССР, Москва
Институт геологии АН ЭССР, Таллинн

PISOCRINID CRINOIDS FROM THE LOWER SILURIAN OF THE EAST BALTIC

S. V. Rozhnov, R. Männil, H. Nestor

Four species of pisocrinids from the Uppermost Llandovery, Lower and Middle Wenlockian of Estonia and Lithuania are described. The species representing three subgenera of *Pisocrinus* were found in the deep-water sediments lying between graptolite and shelly facies.

Pisocrinus (Pisocrinus) trialobus sp. nov. (Middle Wenlockian) has a small cup with strongly convex radials and a trilobate outline.

Pisocrinus (Pocillocrinus) rubeli sp. nov. (Lower Wenlockian) is characterized by a small wide-conical and bell-like thinwalled cup with well developed distal processes.

Pisocrinus (Granulosocrinus) lanceatus sp. nov. (Middle Wenlockian) differs from the others in having extending lancetiformis distal processes.

Pisocrinus (Pisocrinus) pilula De Koninck, 1858 (Llandovery, Lower and Middle Wenlockian) is the most wide-spread species. The forms with the right basal circlet predominate among these species. This fact and similar characteristics of variability prove their close relationship. Consequently, all three subgenera of *Pisocrinus* originated from the Baltic. The emergence of pisocrinids has some peculiarities: 1. the centre of their origin does not coincide with the area of flourishing of their ancestor — homocrinids; 2. several morphological features, usually considered to be the result of adaptation to the shallow water environment with high hydrodynamics, initially emerged actually in deep water conditions with low hydrodynamics.

Paleontological Institute, Acad. Sci. USSR, Moscow,
Institute of Geology, Acad. Sci. Estonian SSR, Tallinn

ЭЙФЕЛЬСКИЕ МОРСКИЕ ЛИЛИИ ЮЖНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ

Т. В. ШЕВЧЕНКО

В эйфельских отложениях Южного Тянь-Шаня заключена богатая и разнообразная фауна морских лилий. Наиболее многочисленными из них являются представители рода *Cupressocrinites*. В разрезах девона Южного Тянь-Шаня купрессокринитесы появляются в слоях, содержащих табулятоморфные кораллы *Favosites regularissimus*. Однако основное их распространение в этом регионе повсеместно связано со стратиграфическим интервалом *Zdimir pseudobaschciricus — Megastrophia uralensis*.

Сопутствующий купрессокринитесам комплекс эйфельских морских лилий представлен видами родов *Floricrinus, Formosocrinus?, Mediocrinus, Salairocrinus, Pisocrinus, Hexacrinites, Melocrinites* и *Storthyngocrinus*. В сае Шишкат в доломитизированных эйфельских известняках обнаружена чашечка, принадлежащая роду *Orthocrinus*. Эта находка примечательна тем, что в Рейнской области по появлению в девонских разрезах морских лилий *Orthocrinus* определяется основание эйфельского яруса (Schmidt, 1942).

Описанная ниже коллекция эйфельских криноидей (№ 585 и 720) хранится в музее Управления геологии при Совете Министров Таджикской ССР (УГ СМ) в г. Душанбе.

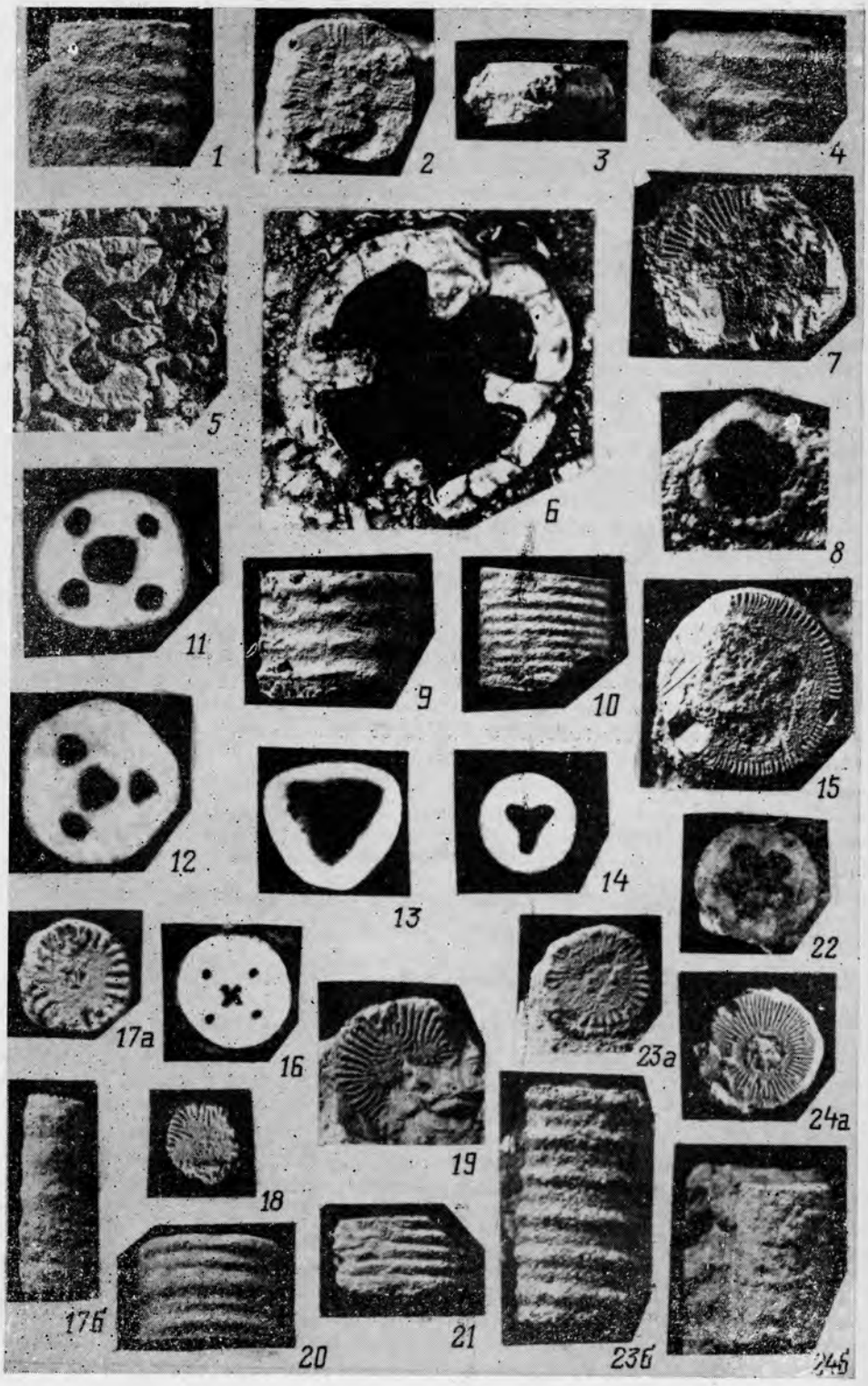
Автор выражает благодарность С. Х. Позняковой и Б. С. Погребову за выполненные к статье рисунки и фотографии, а Ю. А. Арендту — за замечания, сделанные к рукописным материалам статьи.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Семейство Cupressocrinitidae Roemer, 1854
Род *Cupressocrinites* Goldfuss, 1831 (sensu lato)

Типовой вид. *Cupressocrinites crassus* Goldfuss, Рейнская область; средний девон, эйфель.

Замечания. Диагноз рода *Cupressocrinites* первоначально был основан лишь на морфологическом строении чашечек. Вместе с тем еще Гольдфуссом было подмечено своеобразное строение стеблей рода *Cupressocrinites*. «Этот род так оригинален, что при первом же взгляде хорошо отличается от всех других. Стебель купрессокринитесов почти круглый или округло-четырехугольный, имеет четырехлопастный центральный (питательный) канал, лопасти которого слегка округлые; срединный канал четырехугольный; вокруг канала расположены маленькие дополнительные канальчики». Помимо четырехугольных в сечении стеблевых члеников с четырехлопастным осевым (центральным) каналом или почти круглых в сечении, но с овально-четырехугольным осевым каналом и с четырьмя дополнительными каналами, к роду *Cupressocrinites* Гольдфусс относит также треугольные в очертании членики стеблей с овально-треугольным осевым каналом и с тремя дополнительными ка-


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
17а
16
17б
18
19
20
21
22
23а
23б
24а
24б

налами (Godfuss, 1862, табл. 59, фиг. 7). Позже Шульц из эйфельских отложений Рейнской области описал чашечки *Cupressocrinites inflatus* и *Cupressocrinites hieroglyphicus*, стебли которых имеют круглое очертание члеников и трехлопастный осевой канал (Schultze, 1866—1867). Квенштедт из эйфельских отложений Герольштейна описал чашечки *Cupressocrinites trimerus*, у которых проксимальный членик стебля имеет овально-треугольное очертание, а осевой канал изменяется от овально-треугольного до трехлопастного (Quenstedt, 1849, атлас 1874—1876, табл. III, фиг. 69—70). Определенное сходство по строению стеблей купрессокринитесы имеют с гастерокомидами. Так, стеблевые членики с трехлопастным осевым каналом описаны у *Tripleurocrinus laevis* из онондагских известняков Северной Америки (Wood, 1904, стр. 57,

---

Фиг. 1—6. *Cupressocrinites crassus* Goldfuss: 1 — экз. 1к/585, фрагмент стебля сбоку; 2 — экз. 1г/585, поверхность сочленения членика; 3 — экз. 1-О/585, фрагмент стебля сбоку; 4 — экз. 1в/585, фрагмент стебля сбоку; 5 — экз. 1а/585, поверхность сочленения членика; 6 — экз. 1б-5/585, поверхность сочленения членика. Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат. Средний девон, эйфель.

Фиг. 7—10. *Cupressocrinites ovatus* Schewtschenko: 7 — экз. 7б/585, поверхность сочленения членика; 8 — экз. 6б/585, поверхность сочленения членика; 9 — экз. 7/585, фрагмент стебля сбоку; 10 — экз. 7Н/585, фрагмент стебля сбоку. Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат. Средний девон, эйфель.

Фиг. 11. *Cupressocrinites planus* Schewtschenko: экз. 38-5а/585, поверхность сочленения членика. Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат. Средний девон, эйфель.

Фиг. 12. *Cupressocrinites tripartitus* Schewtschenko: экз. 5а-7/585, поверхность сочленения членика. Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат. Средний девон, эйфель.

Фиг. 13, 14. *Cupressocrinites* aff. *trimerus* Quenstedt: экз. 38-10/585, поверхность сочленения проксимального членика; 14 — экз. 38-10в/585, поверхность сочленения дистального членика. Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат. Средний девон, эйфель.

Фиг. 15. *Cupressocrinites brevis* Schewtschenko, sp. nov.: голотип 38-2/585, поверхность сочленения членика. Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат. Средний девон, эйфель.

Фиг. 16. *Cupressocrinites elegans* Schewtschenko: голотип 1014-2/720, поверхность сочленения членика. Южный Тянь-Шань, перевал Тавасанг. Средний девон, эйфель.

Фиг. 17. *Facetocrinus menakovae* Schewtschenko, sp. nov.: голотип 10б/585: *а* — поверхность сочленения членика, *б* — фрагмент стебля сбоку. Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат. Средний девон, эйфель.

Фиг. 18. *Floricrinus sogdianus* Schewtschenko, sp. nov.: голотип 38-7/585, поверхность сочленения членика. Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат. Средний девон, эйфель.

Фиг. 19. *Floricrinus floreus* (Yeltyschewa et J. Dubatolova): экз. 10а/585, поверхность сочленения членика. Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат. Средний девон, эйфель.

Фиг. 20—21. *Salairocrinus humilis* J. Dubatolova: 20 — экз. 15а/585, фрагмент стебля сбоку; 21 — экз. 18/585, фрагмент стебля сбоку. Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат. Средний девон, эйфель.

Фиг. 22. *Mediocrinus* sp.: экз. 3072/10, поверхность сочленения членика. Южный Тянь-Шань, р. Чап-Дара. Средний девон, эйфель.

Фиг. 28. *Hexacrinites? amanteeus* Schewtschenko, sp. nov.: голотип 15/585: *а* — поверхность сочленения членика, *б* — фрагмент стебля сбоку. Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат. Средний девон, эйфель.

Фиг. 24. *Peribolocrinus cylindricus* Schewtschenko, sp. nov.: голотип 17/585: *а* — поверхность сочленения членика, *б* — фрагмент стебля сбоку. Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат. Средний девон, эйфель.

Фиг. 10, 20—22 и 24 увеличены в два раза, фиг. 16, 17 — в 5, остальные — в 4.

табл. XVI, фиг. 2а). Гольдринг описала треугольные в сечении стебли с трехлопастным или трехдольным осевым каналом, принадлежащие чашечке гастерокомид *Schultzicrinus*? *elongatus* Springer (Goldring, 1923, стр. 352, табл. 44, фиг. 8—10). Морские лилии, описанные ранее Вудом как *Tripleurocrinus*, Гольдринг отнесла к роду *Schultzicrinus*, у которого стебли могут варьировать от треугольных в сечении с треугольным или трехлопастным осевым каналом до четырехугольных с четырехлопастным или четырехугольным осевым каналом.

Cupressocrinites crassus Goldfuss, 1866

Табл., фиг. 1—6

Cupressocrinites crassus: Goldfuss, 1866, табл. 64, фиг. 4; Schultze, 1867, стр. 134, табл. 1, фиг. 1.

Голотип. Экземпляр, изображенный в работе Шульца: Schultze, 1867, стр. 134, табл. 1, фиг. 1; Рейнская область, средний девон, эйфель.

Замечания. В коллекции эйфельских криноидей, имеющейся в распоряжении автора, имеются экземпляры, которые с достаточной уверенностью можно отнести к типовому виду рода *Cupressocrinites* — *C. crassus* Goldfuss. Для члеников стеблей этого вида характерны четырехугольные очертания члеников, хорошо развитый широкий четырехлопастный осевой канал и ровные сочленовные фасетки с радиальными ребрами. От наиболее близких *Cupressocrinites ovatus* Schewtschenko, преимущественное распространение которых в девоне Южного Тянь-Шаня связано с нижним эйфелем, рассматриваемые формы отличаются более узким осевым каналом и более резким его расчленением.

Распространение. Средний девон, эйфель (главным образом низы эйфеля) Средней Азии (Южного Тянь-Шаня и Памира), а также Закавказья, Салаира, Казахстана, Урала, Дальнего Востока и Северо-Востока СССР. Вне СССР — средний девон, эйфель Арденно-Рейнской области.

Cupressocrinites ovatus Schewtschenko, 1959

Табл., фиг. 7, 8; рис. 1

Cupressocrinites ovatus: Шевченко, 1959, стр. 9, табл. I, фиг. 5—7.

Голотип. Экз. № 1014-3/720, музей УГ СМ, г. Душанбе; Южный Тянь-Шань, Зеравшано-Гиссарская горная область, перевал Тавасанг; средний девон, эйфель.

Описание. См. работу Т. В. Шевченко (1959).

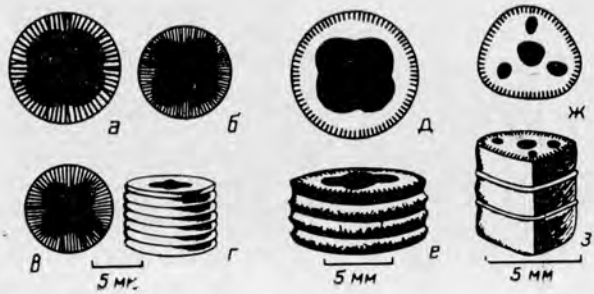


Рис. 1. Схематические изображения стеблей видов рода *Cupressocrinites: C. ovatus* Schewtschenko *(а—г), C. brevis* Schewtschenko *(д, е)* и *C. tripartitus* Schewtschenko *(ж, з)*. Вид на сочленовные фасетки *(а—в, д, ж)* и на боковую поверхность фрагмента стебля *(г, е, з)*.

Замечания. Типовой материал, который лежит в основе выделения вида, происходит из района перевала Зиндаут на северном склоне Зеравшанского хребта (Шевченко, 1959). От наиболее близких *Cupressocrinites crassus* Goldfuss он существенно отличается очень широким слабо дифференцированным на лопасти осевым каналом.

Распространение. Средний девон, эйфель, преимущественно низы эйфеля Южного Тянь-Шаня, Памира, Салаира и Урала.

Местонахождение. Южный Тянь-Шань, Зеравшано-Гиссарская горная область, средний девон, эйфель, преимущественно низы эйфеля: сай Кули-Варсаут (сборы В. В. Лоскутова, 1955 г.), верховья р. Зидды (сборы В. Д. Салтовской, 1958 г.), бассейн р. Кафирниган, сай Мушкрут (сборы А. С. Шадчинева и В. Б. Аверьянова, 1957—1959 гг.), сай Зорхок (бассейн р. Шинг), сай Шишкат (бассейн р. Арча — Майдан — Кштут) (сборы Т. В. Шевченко, 1955—1971 гг.) и ряд других местонахождений.

Cupressocrinites brevis Schewtschenko, sp. nov.
Табл., фиг. 15; рис. 1

Название вида от brevis (лат.) — короткий.

Голотип. Экз. 38-2/585, музей УГ СМ, г. Душанбе; Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат; средний девон, эйфель.

Описание. Членики стебля в очертании почти круглые, диаметр их равен 8—10 мм. Осевой канал в сечении четырехлопастный, широкий. Лопасти канала очень широкие и округленные. Диаметр канала составляет немногим более половины диаметра членика. Поверхность сочленения члеников ровная, с круглой лигаментной площадкой вокруг осевого канала. Край членика покрыт короткими и грубыми радиальными ребрами-зубчиками. Стебель состоит из однопорядковых члеников, боковая поверхность их килеватая — посредине каждого членика располагается выпуклый поясок, состоящий из отдельных мелких бугорков, образующих киль. Сизигиальная линия погруженная.

Сравнение и замечания. Описываемые формы обнаруживают большое сходство с *Cupressocrinites ovatus* Schewtschenko (Шевченко, 1959, табл. I, фиг. 5—7), от которого отличаются почти недифференцированными, очень широкими лопастями осевого канала и короткими, грубыми ребрами-зубчиками, радиально покрывающими край членика, а также скульптированной боковой поверхностью члеников. Сравниваемые виды отличаются также разным стратиграфическим положением: *Cupressocrinites ovatus* характерен преимущественно для нижнеэйфельских отложений, тогда как распространение *Cupressocrinites brevis* связано со средней частью эйфеля, главным образом с верхним эйфелем.

Распространение. Средний девон, средняя и верхняя часть эйфеля Зеравшано-Гиссарской горной области Южного Тянь-Шаня.

Местонахождение. Южный Тянь-Шань, Зеравшано-Гиссарская горная область, эйфель, средняя и верхняя части эйфеля; сай Шишкат, горы Хазрет-Султан и Хадзи-Эрам, бассейн р. Кафирниган (сборы Т. В. Шевченко, 1958—1961 гг.).

Cupressocrinites elegans Schewtschenko, 1959
Табл., фиг. 16

Cupressocrinites elegans: Шевченко, 1959, стр. 8, табл. I, фиг. 4.

Голотип. Экз. 1014-2/720, музей УГ СМ, г. Душанбе; Южный Тянь-

Шань, Зеравшано-Гиссарская горная область, перевал Тавасанг; средний девон, верхний эйфель.

Описание. См. работу Т. В. Шевченко (1959).

Сравнение и замечания. Типовой материал, лежащий в основе выделения вида, происходит из района перевала Тавасанг Зеравшано-Гиссарской горной области (Шевченко, 1959). Наибольшее сходство рассматриваемые формы имеют с *Cupressocrinites quadruus* Quenstedt, описанным из эйфельских отложений Рейнской области (Quenstedt, 1849, атлас 1876, табл. 112, фиг. 9), от которых отличаются меньшими размерами члеников, очень узкими центральным и периферическими каналами.

Распространение. Средний девон, верхний эйфель Южного Тянь-Шаня.

Местонахождение. Южный Тянь-Шань, Зеравшано-Гиссарская горная область; средний девон, преимущественно верхний эйфель: перевал Тавасанг (сборы В. И. Степанова, 1956 г.), северный склон гор Яхак-Тау (сборы Т. В. Шевченко, 1958 г.).

Cupressocrinites planus Schewtschenko, 1959
Табл., фиг. 11

Cupressocrinites planus: Шевченко, 1959, стр. 7—10; табл. I, фиг. 1—4.

Голотип. Экз. 1014/1, музей УГ СМ, г. Душанбе; Южный Тянь-Шань, Зеравшанский хребет, перевал в сай Зиндаут; средний девон, эйфель.

Описание. См. работу Т. В. Шевченко (1959).

Сравнения и замечания. Отличительные особенности *Cupressocrinites planus* относятся к строению осевого и периферических каналов: осевой (центральный) канал довольно широкий, его диаметр составляет около половины или одну треть диаметра членика, а очертание меняется от четырехлопастного до четырехугольного; диаметр периферических каналов, располагающихся вблизи основного центрального ствола канала, в 2—3 раза меньше диаметра осевого канала (Шевченко, 1959). Подобное строение осевого и периферических каналов описано у стеблей *Cupressocrinites nodosus* Sandberger (Sandberger and Sandberger, 1850—1856, табл. 35, фиг. 5). Сравниваемые формы имеют одинаковое строение осевого канала. Однако в отличие от гладкой боковой поверхности стеблевых члеников *C. nodosus* боковая поверхность члеников у *C. planus*, как правило, скульптирована рельефными мелкими бугорками, которые располагаются по срединной линии члеников.

Распространение. Средний девон, эйфель Южного Тянь-Шаня, Памира, Кузбасса, Урала, Центральной и Западной Европы.

Местонахождение. Южный Тянь-Шань, Зеравшано-Гиссарская горная область; средний девон, эйфель: горы Хазрет-Султан, бассейн р. Шинг, сай Шишкат (сборы Т. В. Шевченко, 1957—1971 и 1984 гг.).

Cupressocrinites tripartitus Schewtschenko, 1968
Табл., фиг. 12; рис. 1

Cupressocrinites tripartitus: Шевченко, 1968, стр. 284, табл. 66, фиг. 8, рис. 36.

Голотип. Экз. 38-11/557, музей УГ СМ, г. Душанбе; Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат; средний девон, верхний эйфель.

Описание. См. в работе Т. В. Шевченко (1968).

Сравнение и замечания. Своеобразное строение осевого и периферического каналов стеблей у *Cupressocrinites tripartitus* Schewtschenko резко

обособляет этот вид от других видов этого рода. Зарисовка стебля, очень близкого к *Cupressocrinites tripartitus*, имеется в работе Гольдфусса (Goldfuss, 1862, табл. 59, фиг. 7), но, к сожалению, без видового названия.

Описанные формы по очертанию члеников и строению осевого канала сходны также со стеблями гастерокомид, описанными как *Tripleurocrinus laevis* Wood, из среднедевонских известняков Северной Америки (Wood, 1904, стр. 57, табл. XVI, фиг. 2а). Сравниваемые формы отличаются друг от друга различным очертанием центральной части осевого канала.

Распространение. Средний девон, верхний эйфель Южного Тянь-Шаня, Памира, Урала и Западной Европы.

Местонахождение. Южный Тянь-Шань, Зеравшанский и Гиссарский хребты, средний девон, верхний эйфель; бассейн р. Шинг, сай Зорхок, горы Хазрет-Султан; сай Шишкат, бассейн р. Кафирниган (сборы Т. В. Шевченко, 1955—1971 и 1984 гг.), горы Хазрет-Султан и Хаузи-Эрам (сборы В. Л. Лелешуса, 1959 г.).

Cupressocrinites aff. *trimerus* Quenstedt, 1849
Табл., фиг. 13, 14

Описание. Стебли этого вида имеют почти треугольное сечение со сглаженными углами. Диаметр стеблей колеблется от 1,5 до 2,5 мм. Осевой канал трехлопастный или почти треугольный, широкий, лопасти или углы канала совпадают с углами стебля. Для осевого канала характерна быстрая изменчивость в очертании: на небольшом участке стебля (около 3,5 мм) удалось проследить, как его очертание от трехлопастного изменилось до овально-треугольного. Боковая поверхность члеников гладкая; форма их цилиндрическая, высота достигает 2 мм, сизигиальная линия незаметна.

Замечания. Очертание осевого канала описываемых форм очень близко к очертанию канала проксимальных члеников стеблей *Cupressocrinites trimerus* Quenstedt (Quenstedt, 1849; атлас 1874—1876, табл. III, фиг. 69 и 70) и *Cupressocrinites inflatus* Schultze (Schultze, 1866—1867, табл. I, фиг. 2). Сравниваемые формы имеют трехлопастный осевой канал, но значительно отличаются очертаниями члеников: у *C. inflatus* оно круглое, у *C. trimerus* треугольное или овально-треугольное.

Распространение. Средний девон, верхний эйфель Южного Тянь-Шаня и Западной Европы.

Местонахождение. Южный Тянь-Шань, Зеравшанский хребет; средний девон, верхний эйфель: горы Хазрет-Султан (сборы В. Л. Лелешуса, 1959 г.), сай Шишкат (сборы Т. В. Шевченко, 1959—1961 гг.).

Семейство Anthinocrinidae Schewtschenko, 1966
Род *Floricrinus* Stukalina, 1977
Floricrinus floreus (Yeltyschewa et J. Dubatolova, 1967)
Табл., фиг. 19; рис. 2

Anthinocrinus floreus: Дубатолова, Елтышева, Модзалевская, 1967, стр. 37, табл. IV, фиг. 7, 8.

Floricrinus floreus: Стукалина, 1977, стр. 152.

Голотип. Экз. 1/8676, ЦНИГР музей, Ленинград; Казахстан; Прибалхашье; нижний девон, сарджальский горизонт.

Описание. Имеющиеся в коллекции членики стеблей имеют пятиугольное очертание, диаметр их не превышает 5,5 мм. Осевой канал узкий

($d_c = {}^1/_5 D$), имеет форму правильного пятиугольника. Канал окружен пятилопастной лигаментной площадкой. Лопасти площадки пальцевидные, короткие; углы осевого канала и площадки не совпадают по направлению. В промежутках между лопастями площадки и по краю члеников располагаются высокие, грубые, перистые ребра. Вокруг одной лопасти насчитывается 12—15 таких ребер. Боковая поверхность члеников выпуклая.

Сравнение и замечания. По строению осевого канала, лигаментной площадки и поверхности сочленения члеников описываемые формы ближе всего к формам вида *Floricrinus floreus* (Yeltyschewa et J. Dubatolova, 1967), распространенным в девонских отложениях Дальнего Востока (Дубатолова, Елтышева, Модзалевская, 1967, стр. 37, табл. IV, фиг. 7, 8). Отличаются от них более грубыми ребрами на поверхности сочленения.

Распространение. Средний девон, верхний эйфель Южного Тянь-Шаня, верхи нижнего и низы среднего девона Урала, Казахстана, Горного Алтая, Дальнего Востока; средний девон штата Айова Северной Америки.

Местонахождение. Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат; средний девон, верхний эйфель (сборы Т. В. Шевченко, 1958 г.).

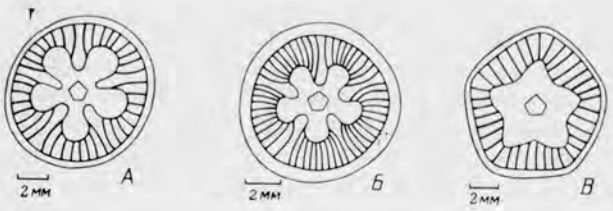


Рис. 2. Схематическое изображение сочленовных фасеток члеников стеблей *Floricrinus sogdianus* Schewtschenko, sp. nov. (А), *F. floreus* Yeltyschewa et J. Dubatolova (Б) и *Facetocrinus menakovae* Schewtschenko, sp. nov. (В).

Floricrinus sogdianus Schewtschenko, sp. nov.
Табл., фиг. 18; рис. 2

Название вида происходит от наименования древнего государства на юге Средней Азии.

Голотип. Экз. 38-7/585, музей УГ СМ, г. Душанбе; Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат; средний девон, верхний эйфель.

Описание. Пятиугольные или овально-пятиугольные в сечении членики стеблей с очень узким пятиугольным осевым каналом. Диаметр стеблевых члеников равен 3 мм, осевого канала — 0,2 мм. Канал окружен пятилопастной лигаментной площадкой. Удлиненные лопасти площадки с округленными вершинами совпадают по направлению с углами члеников. Характерно расположение ребер на сочленовной поверхности члеников: в промежутке между лопастями лигаментной площадки проходит разделяющее их длинное ребро; у края членика вокруг каждой лопасти насчитывается до 7 очень коротких радиальных ребер, расположенных перисто по отношению к лопастям лигаментной площадки. Членики однопорядковые, боковая поверхность их гладкая, высота около 1 мм; сизигиальная линия незаметна.

Сравнение. Описанные формы по строению поверхности сочленения обнаруживают сходство с *Floricrinus proteus* Stukalina (Стукалина, 1986, табл. XV, фиг. 22), существенные отличия сравниваемых форм относятся к строению сочленовной поверхности члеников и характеру ребристости.

Распространение. Средний девон, верхний эйфель Южного Тянь-Шаня.

Местонахождение. Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат; средний девон, верхний эйфель (сборы Т. В. Шевченко, 1958 г.).

Семейство Facetocrinidae Stukalina, 1968
Род *Facetocrinus* Stukalina, 1968
Facetocrinus menakovae Schewtschenko, sp. nov.
Табл., фиг. 17; рис. 2

Название вида дано в честь геолога Г. Н. Менаковой.

Голотип. Экз. 10б/585, музей УГ СМ, г. Душанбе; Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат; средний девон, верхний эйфель.

Описание. Членики стеблей в сечении почти круглые, диаметр их — около 2 мм. Осевой канал пятиугольный, очень узкий ($d_c = {}^1/_5$ D). Центральную часть сочленовных фасеток члеников занимает пятиугольная лигаментная площадка. Углы площадки широкие, имеют плавные пологие вершины. На периферическом крае члеников располагаются грубые радиальные ребра. Стебли образованы однопорядковыми высокими члениками (высота которых равна 2,5 мм) с выпуклой боковой поверхностью. Сизигиальная линия погруженная.

Распространение. Средний девон, верхний эйфель Южного Тянь-Шаня, Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат (сборы Т. В. Шевченко, 1958 г.).

Семейство Hexacrinitidae Wachsmuth et Springer, 1885
Род *Hexacrinites* Austin et Austin, 1843 (sensu lato)
Hexacrinites? amentaceus Schewtschenko, sp. nov.
Табл., фиг. 23

Название вида от amentaceae (лат.) — в виде сережки.

Голотип. Экз. 15/585, музей УГ СМ, г. Душанбе; Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат; средний девон, верхний эйфель.

Описание. Круглые в сечении членики стеблей имеют диаметр около 2 мм. Осевой канал пятиугольный или овально-пятиугольный в поперечном сечении, $d_c = {}^1/_5$D. На поверхности сочленения члеников располагается два ряда радиальных ребер — они тонкие в центральной ее части, у осевого канала, и грубые, рельефные по краю членика. Промежуток между двумя параллельными окружностями ребер занят узкой вогнутой лигаментной площадкой с тонкозернистой поверхностью. Членики стеблей двухпорядковые, с выпуклой орнаментированной мелкими бугорками боковой поверхностью. Нодали от интернодалей отличаются бóльшей высотой и диаметром.

Сравнение. От известных видов *Hexacrinites* описываемые формы резко отличаются особенностями строения сочленовных фасеток члеников.

Распространение. Средний девон, эйфель Южного Тянь-Шаня.

Местонахождение. Южный Тянь-Шань, Гиссарский и Зеравшанский хребты, сай Шишкат, сай Мушкрут и бассейн р. Шинг; средний девон, верхний эйфель (сборы Т. В. Шевченко, 1958—1971 гг.).

Семейство Salairocrinidae J. Dubatolova, 1971
Род *Salairocrinus* J. Dubatolova, 1971
Salairocrinus humilis (J. Dubatolova, 1964)
Табл., фиг. 20, 21

Голотип. Экз. 124/846, ЦСГМ, г. Новосибирск; Северо-Восточный Са-

лаир, район г. Гурьевска, левый берег реки Малый Бачат; средний девон, салаиркинский горизонт.

Описание. (См. также Дубатолова, 1964, 1971; Милицина, 1977.) Имеющиеся в коллекции членики — круглые в поперечном сечении, с диаметром около 10 мм. Осевой канал пятиугольный, неширокий, его диаметр не более 1,2 мм. Стебли сложены однопорядковыми, немного ребристыми (с боковой поверхности) члениками. Поверхность сочленения равномерно покрыта тонкими, дихотомирующими ребрами. Сизигиальная линия не заметна. Членики однопорядковые. Боковая поверхность члеников килеватая, выпуклая или слегка выступающая.

Распространение. Средний девон Южного Тянь-Шаня, Салаира, Горного Алтая и Северного Урала (восточный склон).

Местонахождение. Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат и сай Урметан; средний девон, эйфель (сборы Т. В. Шевченко, 1958 г.).

Семейство Mediocrinidae Stukalina, 1982

Mediocrinus? sp.

Табл., фиг. 22

Описание. Стебли в очертании круглые, с широким пятилопастным осевым каналом, лопасти округленные. Размеры стеблей могут изменяться в пределах 7—15 мм. Осевой канал составляет около $^1/_2$ диаметра стебля. Поверхность сочленения члеников ровная, плоская. На ней располагаются простые с дихотомирующими у края членика радиальные ребра.

Замечания. Соотношение размеров члеников стеблей и осевого канала, а также очертание осевого канала рассматриваемых форм такие же, как у *Mediocrinus microgrumosus* J. Dubatolova (Дубатолова, 1971, стр. 78, рис. 37) из пестеревского известняка (средний девон) Северо-Восточного Салаира.

Распространение. Нижний и средний девон Южного Тянь-Шаня, Алтая, Кузбасса и Урала.

Местонахождение. Зеравшано-Гиссарская горная область, нижний и средний девон, р. Арги и р. Чап-Дара (сборы Т. В. Шевченко, 1959 г.).

Семейство Peribolocrinidae J. Dubatolova, 1971

Peribolocrinus J. Dubatolova, 1971

Peribolocrinus cylindricus Schewtschenko, sp. nov.

Табл., фиг. 24

Название вида от cylindricus (лат.) — цилиндрический.

Голотип. Экз. 17/585, музей УГ СМ, г. Душанбе; Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат; средний девон, эйфель.

Описание. Стебли в сечении круглые, диаметр их около 5 мм. Круглый осевой канал составляет около $^1/_3$ диаметра членика — 1,7 мм. Канал окружен узенькой лигаментной площадкой (0,25 мм), покрытой мелкими бугорками. Дихотомирующие ребра равномерно покрывают всю поверхность сочленения члеников. Стебли состоят из однопорядковых высоких цилиндрических члеников, высота которых равна $^1/_2$ D. Боковая поверхность члеников гладкая. Сизигиальная линия слабозаметная.

Сравнение. Стебли построены характерными цилиндрическими члениками, что резко отличает их от известных видов *Peribolocrinus* из среднего палеозоя Южного Тянь-Шаня.

Местонахождение. Южный Тянь-Шань, северный склон Зеравшанского хребта, сай Шишкат; средний девон, эйфель (сборы Т. В. Шевченко, 1958—1961 гг.).

ЛИТЕРАТУРА

Дубатолова Ю. А. Морские лилии девона Кузбасса. М.: Наука, 1964. 124 с.

Дубатолова Ю. А. Морские лилии раннего и среднего девона Алтая и Кузбасса. М.: Наука, 1971. 158 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР, вып. 124).

Дубатолова Ю. А., Елтышева Р. С., Модзалевская Е. А. Морские лилии девона и нижнего карбона Дальнего Востока. М.: Наука, 1967. 71 с.

Милицина В. С. Криноидеи из эйфельских отложений восточного склона Северного и Среднего Урала // Новые материалы по палеонтологии Урала. Свердловск. 1977. С. 123—142.

Стукалина Г. А. Новые морские лилии девона Урала, Казахстана и Дальнего Востока // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Наука, 1977. Вып. 4. С. 151—159.

Стукалина Г. А. Закономерности исторического развития криноидей в раннем и среднем палеозое СССР. М.: Наука, 1986. 141 с.

Шевченко Т. В. Стебли *Cupressocrinus* из среднедевонских отложений Зеравшано-Гиссарской горной области // Докл. АН Таджикской ССР, 1959. Т. II, № 4. С. 7—10.

Шевченко Т. В. Некоторые виды палеозойских криноидей Средней Азии // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Недра, 1968. Вып. II, ч. II. С. 278—285.

Goldfuss G. A. Petrefacta Germaniae I. Düsseldorf, 1826—1935. T. 39—64. S. 159—205.

Goldfuss G. A. Petrefacta Germaniae und Repertorium zu Goldfuss. Petrefacten Deutschlandes. Leipzig, 1862—1866. T. 2. 234 S; T. 2. 298 S.; T. 3. 120 S.

Goldring W. Devonian Crinoids of New York State Museum, 1923. Mem. 16. P. 1—670.

Quenstedt F. E. Petrefactenkunde Deutschlands. Berlin, 1874. Bd. IV. Abt. I. S. 1—742.

Sandberger G. und Sandberger F. Die Versteinerungen des Rheinischen Schichtensystems in Nassau. Wiesbaden, 1856. S. 1—564.

Schmidt W. E. Die Crinoideen des Rheinischen Devons. T. II. A. Nachtrag zu: Die Crinoideen des Hunsrückschiefers; B. Die Crinoideen des Unterdevons bis zur Cultrijugatus Zone // Reichstelle Bodenforsch. Abh., n. Ser. 1942. N 182. S. 1—253.

Schultze L. Monographie des Echinodermen des Eifler Kalkes // Denkschr. Akad. Wiss., 1967. Bd. 26. Th. 2. S. 1—230.

Wood E. On New and Old Middle Devonic Crinoids // Smithsonian Miss. Coll., 1904. Vol. 47. N 1467. P. 56—84.

Всесоюзный научно-исследовательский и проектный институт «Термнефть», Краснодар

EIFELIAN CRINOIDS OF SOUTH TIEN SHAN

T. V. Schewtschenko

This paper is a sequel to the author's publications (Schewtschenko, 1959, 1966, 1967, 1968) on the composition and distribution of the Devonian crinoids in the South Tien Shan and their use for the stratigraphic subdivision and correlation of sections. The most characteristic Emsian and Eifelian crinoids from South Tien Shan are described here. Particular emphasis is given to representatives of the Eifelian genus *Cupressocrinites*, widespread in carbonate deposits of the Eifelian in Zeravshan-Turkestan, Turkestan-Alai and Zeravshan-Gissar Mountains. The following forms are described: *Cupressocrinites crassus* Goldfuss, *C. ovatus* Schewtschenko, *C. brevis* sp. nov., *C. elegans* Schewtschenko, *C. planus* Schewtschenko, *C. tripartites* Schewtschenko, *C.* aff *trimerus* Quenstedt.

All-Union Research and Projecting Institute «TermPetroleum», Krasnodar

НОВОЕ СЕМЕЙСТВО СРЕДНЕДЕВОНСКИХ МОРСКИХ ЛИЛИЙ POLYMORPHOCRINIDAE

Ю. А. ДУБАТОЛОВА

В алчедатском горизонте среднего девона на северо-восточной окраине Кузнецкого бассейна автором обнаружены многочисленные остатки морских лилий, привлекающие к себе внимание необычным строением стеблевых фрагментов. Слагающие их членики состоят из большого количества узких и широких табличек. Таблички в члениках расположены ступенчато; узкие таблички при этом смещены почти наполовину высоты члеников. Отчетливы шовные линии между табличками, которые прослеживаются на сочленовных фасетках члеников и на их боковой поверхности. Отчетливо также строение осевого звездчатого канала, в котором различается широкий центральный ствол и пять лопастей (лучей), направление которых совпадает с направлением шовных линий смежных широких табличек. Эти признаки резко отличают рассматриваемые формы от морских лилий, известных в девоне, и «сближают» их с ордовикскими видами семейств Apertocrinidae Stuk., 1968, Stellaricrinidae Stuk., 1982 и Fascicrinidae Stuk,. 1980. Вместе с тем о несомненном живетском возрасте находок свидетельствуют обнаруженные в том же местонахождении (12-й слой разреза Лебедянский карьер) *Euryspirifer pseudocheehiel* (Hou), *Emanuella subumbona* (Hall), *Cyrtina heteroclita intermedia* (Ochl), *Cryptonella planirostra* Hall, *Athyris concentrica* (Buch), *Coenites verus* Tchud., *Alveolitella fecunda* (Salée), *A. arbuscula* Rhad. (Иванова, Бельская, Чудинова, 1964, с. 114—121).

Рассматриваемые формы выделены автором в новый род *Polymorphocrinus* и новое семейство Polymorphocrinidae (Дубатолова, 1987, с. 32). Установлено два вида нового рода: *P. altschedatensis* J. Dubatolova, sp. nov. и *P. multilaminatus* J. Dubatolova, sp. nov., которые отличаются друг от друга количеством табличек, образующих членики, формой осевого канала и длиной ребер на сочленовных фасетках члеников.

Ниже дано описание новых таксонов. Описанный материал хранится в Центральном Сибирском Геологическом Музее (ЦСГМ) при Институте геологии и геофизики СО АН СССР в Новосибирске, коллекция № 895.

Семейство Polymorphocrinidae J. Dubatolova, fam. nov.

Типовой род. *Polymorphocrinus* gen. nov. Северо-восточная окраина Кузнецкого бассейна; средний девон, живетский ярус.

Диагноз. Диагноз семейства совпадает с диагнозом рода.

Состав. Типовой род.

Род *Polymorphocrinus* J. Dubatolova, gen. nov.

Название рода от polymorphus (греч.) — многообразный и crinon (греч.) — лилия.

Типовой вид. *Polymorphocrinus altschedatensis* sp. nov. Северо-восточная окраина Кузнецкого бассейна, Анжеро-Судженский район, карьер в с. Лебедянском на правом берегу р. Алчедат; средний девон, живетский ярус, алчедатский горизонт.

Диагноз. Стеблевые членики состоят из многочисленных широких и узких табличек. Узкие таблички смещены почти наполовину высоты члеников. Очертание члеников почти круглое. Осевой канал широкий, в поперечном сечении звездчатый или пятилопастный. Поверхность сочленения члеников ступенчатая. Ребра на поверхности сочленения короткие или длинные, простые, радиальные. Боковая поверхность члеников слабовыпуклая, гладкая или скульптированная.

Состав. Два вида: *Polymorphocrinus altschedatensis* sp. nov. и *P. multilaminatus* sp. nov.

Распространение. Средний девон, живетский ярус. Северо-восточная окраина Кузнецкого бассейна.

Polymorphocrinus altschedatensis J. Dubatolova, sp. nov.
Табл. I, фиг. 1—6; рис. 1

Название вида от р. Алчедат.

Голотип. Экз. № 1/859, ЦСГМ, Новосибирск; северо-восточная окраина Кузнецкого бассейна, Анжеро-Судженский район, карьер в с. Лебедянском на правом берегу р. Алчедат; средний девон, живетский ярус, алчедатский горизонт; табл. I, фиг. 1 а—б.

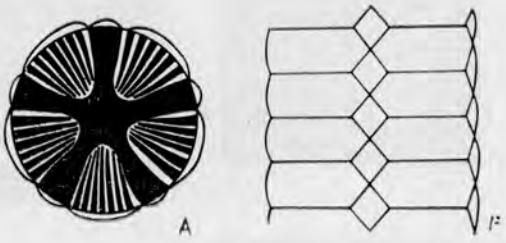
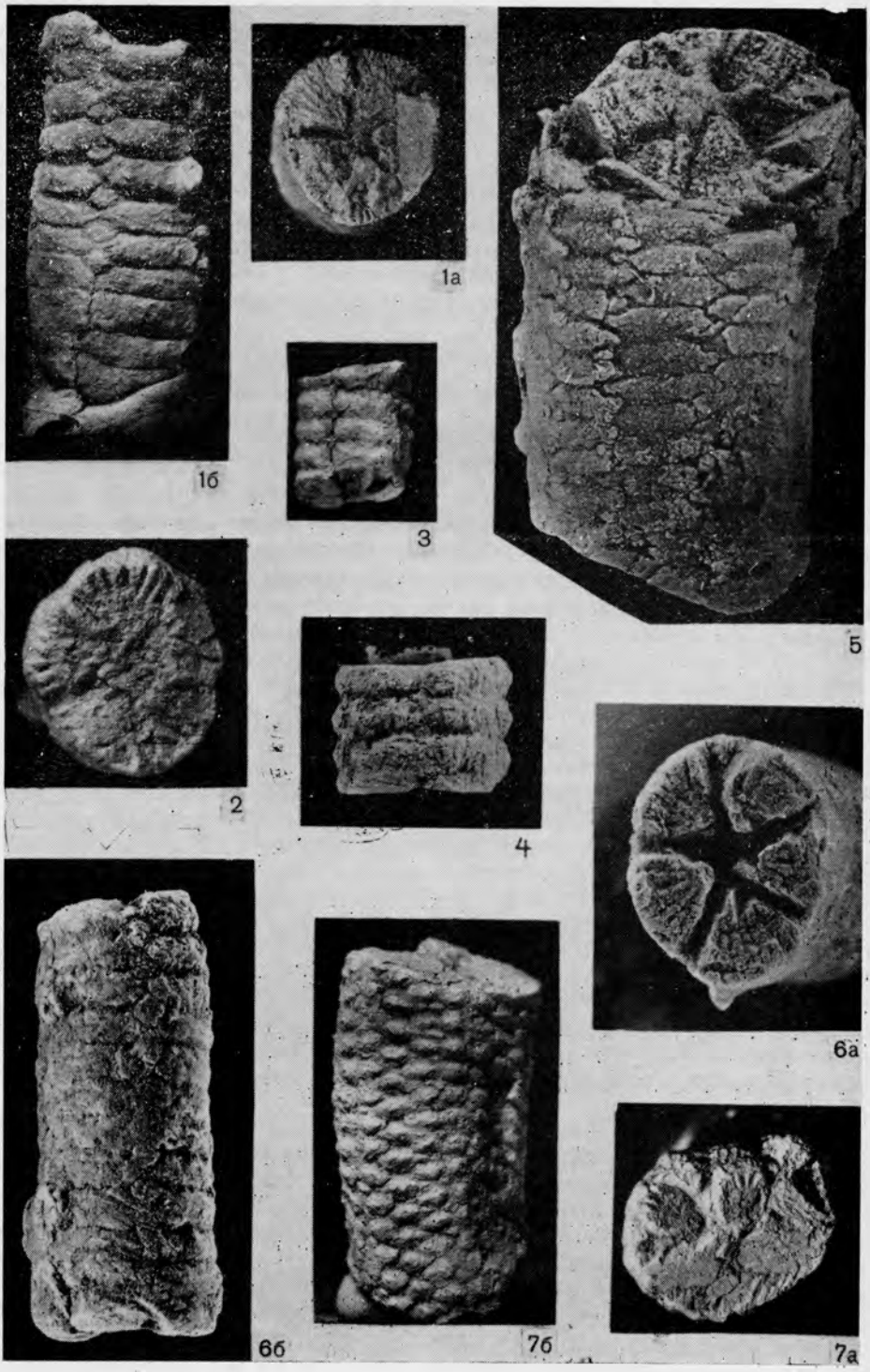


Рис. 1. *Polymorphocrinus altschedatensis* J. Dubatolova, sp. nov.: А — поверхность сочленения фрагмента стебля, Б — его боковая поверхность ×4.

Материал. 12 фрагментов стеблей криноидей хорошей сохранности.

Описание. Сохранившиеся фрагменты стеблей небольшие. Стеблевые членики имеют почти круглое или пятиугольное очертание. Диаметр их колеблется от 6 до 8,2 мм. Осевой канал пятилопастный, широкий. Центральный ствол канала пятиугольный. Диаметр его равен 1,8—2 мм. Лопасти канала отходят от углов центрального ствола. Они относительно длинные, узкие, пальцевидной формы. Длина лопастей варьирует от 0,6 до 1,6 мм (рис. 1).

Каждый членик стебля состоит из пяти крупных широких табличек треугольной формы и пяти наполовину смещенных маленьких узких табличек ромбовидной формы. Последние являются как бы клиньями между двумя соседними широкими табличками и двумя соседними члениками и доходят до лопастей осевого канала. Ширина широких табличек по краю членика — около 3—5 мм, ширина узких табличек колеблется от 0,6 до 1,6 мм. У некоторых экземпляров ширина узких табличек достигает ширины широких. Членики одного, реже — двух порядков и различаются только по высоте, которая варьирует от 1 до 1,8 мм: первого порядка — от 1,2 до 1,8 мм; второго — от 1 до 1,6 мм. Чередуются обычно через один. Боковая поверхность члеников гладкая, выпуклая или слабовыпуклая.


1а
1б
3
5
2
4
6а
6б
7б
7а

Поверхность сочленения члеников неровная. Узкие таблички наполовину выступают над поверхностью сочленения. Ребра на них не обнаружены. На поверхности сочленения широких табличек размещается 30—35 ребер, на одной широкой табличке — обычно 5—7 ребер. Ребра длинные, простые, изредка дихотомирующие, заметно утолщающиеся к периферии.

У некоторых экземпляров наблюдаются на месте узких табличек небольшие цирры. Диаметр их — 2 мм, диаметр канала — 1 мм.

Изменчивость. Изменения наблюдаются в диаметре стебля (от 6 до 8,2 мм) и канала (от 2 до 3,6 мм), в высоте члеников (от 1 до 1,8 мм) и в ширине широких (от 3 до 5 мм) и узких табличек (от 0,6 до 3 мм).

Сравнение. От *Polymorphocrinus multilaminatus* sp. nov. отличается меньшим количеством узких табличек ромбовидной формы и бо́льшей шириной осевого канала.

Распространение. Средний девон, живетский ярус. Северо-восточная окраина Кузнецкого бассейна.

Местонахождение. Анжеро-Судженский район, карьер в с. Лебедянском на правом берегу р. Алчедат, обр. Д-60196 (6 экз.), сборы Ю. А. Дубатоловой, 1960 г.; обр. Д-7341 (5 экз.), Д-7345б (1 экз.) (из осыпи), сборы В. Н. и Ю. А. Дубатоловых, 1973 г., алчедатский горизонт.

Polymorphocrinus multilaminatus J. Dubatolova, sp. nov.
Табл. I, фиг. 7; рис. 2

Название вида от multi (лат.) — много и laminatus (лат.) — пластинчатый.

Голотип. Экз. № 7/859, ЦСГМ, Новосибирск; северо-восточная окраина Кузнецкого бассейна, Анжеро-Судженский район, карьер в с. Лебедянском на правом берегу р. Алчедат; средний девон, живетский ярус, алчедатский горизонт; табл. I, фиг. 7 а—б.

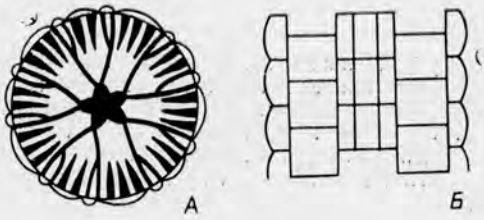


Рис. 2. *Polymorphocrinus multilaminatus* J. Dubatolova, sp. nov.: А — поверхность сочленения фрагмента стебля, Б — его боковая поверхность ×3.

Фиг. 1—6. *Polymorphocrinus altschedatensis* J. Dubatolova, sp. nov.: 1 — обр. Д-60196, голотип № 1/859: *а* — фрагмент поверхности стебля со стороны сочленения, ×3; *б* — его боковая поверхность, ×3; 2 — обр. Д-60196, экз. № 2/859, фрагмент стебля со стороны поверхности сочленения, ×5; 3 — обр. Д-60196, экз. № 3/859, боковая поверхность фрагмента стебля, ×3; 4 — обр. Д-60196, экз. № 4/859, боковая поверхность фрагмента стебля, ×4; 5 — обр. Д-7345, экз. № 5/859, поверхность сочленения и боковая поверхность фрагмента стебля, ×4; 6 — обр. Д-7345^{б}, экз. № 6/859: *а* — фрагмент стебля со стороны поверхности сочленения, ×5; *б* — его боковая поверхность, ×4.

Северо-восточная окраина Кузнецкого бассейна, Анжеро-Судженский район, карьер в с. Лебедянском на правом берегу р. Алчедат. Средний девон, живетский ярус, алчедатский горизонт. Сборы автора, 1960, 1973 гг.

Фиг. 7. *Polymorphocrinus multilaminatus* J. Dubatolova, sp. nov.: 7 — обр. Д-60192^{в}, голотип № 7/859: *а* — фрагмент стебля со стороны поверхности сочленения, ×3; *б* — его боковая поверхность, ×3.

Местонахождение, возраст и сборы те же.

Материал. 1 фрагмент стебля хорошей сохранности.

Описание. Фрагмент стебля неправильно круглого очертания. Диаметр его равен 9 мм. Осевой канал нешироκий, в поперечном сечении пятилопастный, с небольшими лопастями. Диаметр его около 2 мм.

Фрагмент стебля состоит из большого количества табличек. В состав каждого членика входит пять широких и пятнадцать узких смещенных табличек. Между двумя смежными широкими табличками располагаются три узких таблички. Средняя из них более крупная. Высота табличек около 1—1,2 мм. Ширина более широких табличек колеблется от 1,6 до 2,6 мм, средних более узких смещенных — от 1,2 до 1,4, крайних смещенных — около 1 мм. Из трех узких табличек только средняя доходит до осевого канала, а две крайние выклиниваются на уровне окончания ребер. Членики — одного или двух порядков. Последние различаются по высоте и чередуются через один. Боковая поверхность всех члеников выпуклая и гладкая.

Поверхность сочленения члеников из-за смещения табличек неровная, ступенчатая. На ней размещается примерно 30—35 ребер. На широких табличках находится 4—5 ребер, на средней табличке из трех более узких — обычно 2—3 ребра. Ребра короткие, простые, изредка дихотомирующие, почти ровные, некоторые слегка утолщаются к периферии (рис. 2).

Изменчивость. Наибольшие изменения наблюдаются в ширине табличек.

Сравнение. От *Polymorphocrinus altschedatensis* sp. nov. отличается более узким осевым каналом и значительно бо́льшим количеством узких смещенных табличек в членике.

Распространение. Средний девон, живетский ярус. Северо-восточная окраина Кузнецкого бассейна.

Местонахождение и возраст. Анжеро-Судженский район, карьер в с. Лебедянском на правом берегу р. Алчедат, обр. Д-60192в (из осыпи), сборы Ю. А. Дубатоловой, 1960 г., алчедатский горизонт.

ЛИТЕРАТУРА

Дубатолова Ю. А. Новое семейство среднедевонских морских лилий Polymorphocrinidae // Проблемы филогении и систематики иглокожих. Тезисы докладов VI Всесоюзного симпозиума по иглокожим. Таллин, 1987. С. 32.

Иванова Е. А., Бельская Т. Н., Чудинова И. И. Условия обитания морской фауны силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов // Труды ПИНа. Т. CII. М.: Наука, 1964. 226 с., табл. I—XXIV.

Институт геологии и геофизики Сибирского отделения АН СССР, Новосибирск

POLYMORPHOCRINIDAE — A NEW FAMILY OF THE MIDDLE DEVONIAN CRINOIDS

J. A. Dubatolova

The new genus of crinoids *Polymorphocrinus* and the new family Polymorphocrinidae have been distinguished from the Alchedat Horizon (Givetian of the northeastern margin of the Kuznetsk Basin).

Polymorphocrinidae have the following typical features: stem columnals are composed of numerous shifted narrow and wide plates; columnals have a nearly rounded outline; axial canal is narrow and pentalobate; the articular surface of columnals is step-like;

crenulae are simple, radial and of two types — short or long; lateral surface of the columnals is slightly convex, smooth or sculptured. A «multiplate» character of columnals distinguishes Polymorphocrinidae from the other Devonian crinoids and makes them similar to the Ordovician ones.

Two new species of *Polymorphocrinus, P. altschedatensis* sp. nov. and *P. multilaminatus* sp. nov. have been described. They differ from each other in the number of columnal plates, shape of the axial canal and length of crenulae on the articular facets.

Institute of Geology and Geophysics,
Acad. Sci. USSR, Siberian Branch, Novosibirsk

ДЕВОНСКИЕ МОРСКИЕ ЛИЛИИ СЕМЕЙСТВА HEXACRINITIDAE УРАЛА

В. С. МИЛИЦИНА

До недавнего времени сведения об уральских гексакринитидах девона исчерпывались характеристикой находок лишь чашечек *Prohexacrinus arcticus* (Яковлев, 1946; Арендт, Геккер, 1964).

Между тем, как показывают результаты биостратиграфических исследований последних десятилетий, в девонских отложениях Урала (как в карбонатных, так и в терригенных фациях) широко распространены представители рода *Hexacrinites*. В сообществах морских лилий нижнего и среднего девона они принадлежат к числу характерных и нередко доминирующих форм. Среди них *Hexacrinites? humilicarinatus* Yeltyschewa, *H.? tuberosus* Yeltyschewa, *H.? kartzevae* Yeltyschewa et J. Dubatolova, *H.? biconcavus* Yeltyschewa et J. Dubatolova, *H.? subbiconcavus* Stukalina, *H.? dentatus* (Quenstedt) распространены в нижнем и среднем девоне и за пределами Урала, в других регионах территории СССР: Казахстане, Южном Тянь-Шане, Салаире и Алтае, Дальнем Востоке и Северо-Востоке СССР и кроме того в девоне европейских стран и Северной Америки.

Автором изучена обширная коллекция гексакринитесов, систематическое накопление которой началось с 1964 года. В статье описаны наиболее характерные формы (13 видов), находки которых связаны преимущественно со светлыми рифогенными известняками, особенно широко развитыми в нижнем и среднем девоне восточного склона Среднего, а также Северного Урала — от р. Северная Тошемка на севере до р. Турья на юге. Стратиграфическое распространение описанных видов показано в помещенной ниже таблице.

Изученный материал представлен преимущественно фрагментами стеблей и стеблевыми члениками. При определении их систематической принадлежности автор придерживался традиционной для них номенклатуры и классификации, предложенной Ю. А. Дубатоловой (1964, 1971 и др.), Г. А. Стукалиной (1965 и др.) и Р. С. Елтышевой (Дубатолова, Елтышева, Модзалевская, 1967; Елтышева, Стукалина, 1977).

Рисунки к статье выполнены И. С. Максимовой; фотографии — Г. Ф. Арефьевой.

Оригиналы описанной коллекции хранятся в музее Уральского производственного геологического объединения (УПГО) в Свердловске, номер коллекции — 1739.

Пользуясь случаем, автор выражает глубокую благодарность всем лицам, принимавшим участие в многолетних сборах коллекционного материала и оформлении рукописи к печати.

Распространение морских лилий семейства Hexacrinitidae в девоне восточного склона Урала

СИСТЕМА, ОТДЕЛ, ЯРУС, ГОРИЗОНТ / ВИДЫ	ДЕВОН										
	НИЖНИЙ					СРЕДНИЙ (s. l.)			ВЕРХНИЙ	
	ЛОХКОВСКИЙ		ПРАЖСКИЙ		ЭМССКИЙ	ЭЙФЕЛЬСКИЙ	ЖИВЕТСКИЙ		ФРАНСКИЙ	ФАМЕНСКИЙ
	САРАЙНИНСКИЙ	САУМСКИЙ	ВИЖАЙСКИЙ	ТОШЕМСКИЙ	КАРПИНСКИЙ	ТАЛЬТИЙСКИЙ	ЛАНГУРСКИЙ	ВЫСОТИНСКИЙ		
Prohexacrinus arcticus Yakovlev										
Hexacrinites yeltyschewae Milicina, sp. nov.										
H.? dentatus dentatus (Quenst.)										
H.? dentatus echinatus Yeltyschewa et J. Dubatolova										
H.? ex gr. dentatus (Quenst.)										
H.? tuberosus Yeltyschewa										
H.? subtuberosus Milicina, sp. nov.										
H. multipunctatus Milicina, sp. nov.										
H.? punctaticarinatus Milicina										
H.? humilicarinatus Yeltyschewa										
H.? kartzevae Yeltyschewa et J. Dubatolova										
H.? biconcavus Yeltyschewa et J. Dubatolova										
H.? subbiconcavus Stukalina										

Семейство Hexacrinitidae Wachsmuth et Springer, 1885
emend. Bassler, 1938
Hexacrinites Austin et Austin, 1843 (sensu lato)
Hexacrinites yeltyschewae Milicina, sp.. nov.
Табл., фиг. 1; рис. 1

Название вида дано в честь палеонтолога Р. С. Елтышевой.

Голотип. Экз. № 48/1739, музей УПГО, Свердловск; восточный склон Северного Урала, Ивдельский район, р. Сосьва, обн. 180; девон, карпинский горизонт.

Описание. Чашечка бокаловидной формы, сравнительно невысокая, состоит из гладких табличек. Высота чашечки — 15 мм, ширина по брахиальным фасеткам — 18 мм. Три шестиугольные базальные таблички (BB) равны по величине. Ширина BB у экземпляров 111/1739 и 48/1739 — 5 и 12 мм, высота BB — 2,2—6 мм. Радиальных табличек (RR) — пять. Ширина RR на уровне брахиальных табличек у тех же экземпляров — 4 и 8 мм, высота — 4 и 8 мм. Анальная табличка (A) приблизительно равна по величине RR и расположена в одном ряду с радиальными. Стеблевая площадка лежит в вогнутом основании чашечки, ее диаметр — 3 и 6 мм. На стеблевой площадке заметны короткие ребра-зубчики. Число зубчиков — 54 и 72. Стебель, руки и крышечка лилии не сохранились.

Фиг. 1. *Hexacrinites yeltyschewae* Milicina. 1 — голотип № 48/1739: *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид чашечки с аборальной стороны, ×2. Ивдельский район, р. Сосьва, обн. 180. Карпинский горизонт.

Фиг. 2, 3. *Hexacrinites? humilicarinatus* Yeltyschewa. 2 — экз. № 61/1739: *а* — поверхность сочленения; *б* — фрагмент стебля сбоку, ×5. Североуральский район, р. Козья, скв. 4813/132,9—136. Карпинский горизонт; 3 — экз. № 60/1739: *а* — поверхность сочленения членика; *б* — фрагмент стебля сбоку, ×3. Местонахождение и возраст те же.

Фиг. 4. *Hexacrinites? punctaticarinatus* Milicina. 4 — голотип № 5/1739: *а* — поверхность сочленения членика; *б* — фрагмент стебля сбоку, ×5. Ивдельский район, р. Сосьва (Талинский карьер), обн. 154. Карпинский горизонт.

Фиг. 5. *Hexacrinites? subtuberosus* Milicina. 5 — голотип № 53/1729: *а* — поверхность сочленения членика; б — фрагмент стебля сбоку, ×2. Североуральский район, карьер у пос. Черемухово, обн. 762[4а]. Карпинский горизонт.

Фиг. 6. *Hexacrinites? multipunctatus* Milicina. 6 — голотип № 56/1739: *а* — поверхность сочленения членика; *б* — фрагмент стебля сбоку, ×2,5. Местонахождение и возраст те же.

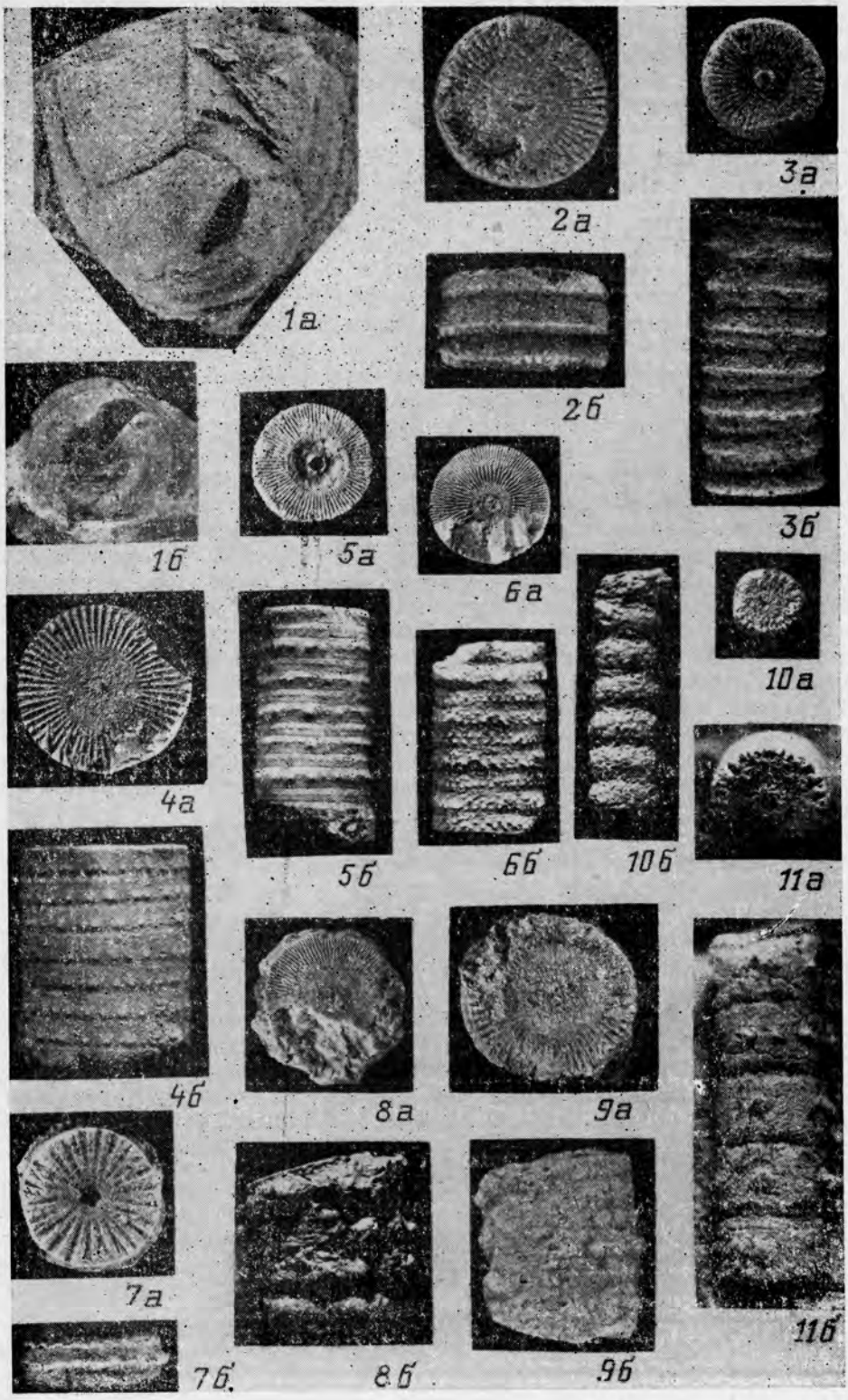
Фиг. 7. *Hexacrinites? biconcavus* Yeltyschewa et J. Dubatolova. 7 — экз. № 55/1739: *а* — поверхность сочленения членика; *б* — фрагмент стебля сбоку, ×5. Североуральский район, р. Козья, скв. 4813/132,9—136. Карпинский горизонт.

Фиг. 8. *Hexacrinites? kartzevae* Yeltyschewa et J. Dubatolova. 8 — экз. № 50/1739: *а* — поверхность сочленения членика; *б* — фрагмент стебля сбоку, ×2. Карпинский район, правый берег р. Тоты, обн. 686[в]. Тальтийский горизонт.

Фиг. 9. *Hexacrinites? tuberosus* Yeltyschewa. 9 — экз. № 59/1739: *а* — поверхность сочленения членика; *б* — фрагмент стебля сбоку, ×3,5. Ивдельский район, Юртище, обн. 1623. Тальтийский горизонт.

Фиг. 10. *Hexacrinites? dentatus dentatus* (Quenstedt). 10 — экз. № 66/1739: *а* — поверхность сочленения членика; *б* — фрагмент стебля сбоку, ×5. Карпинский район, Тотинский карьер, обн. 696. Карпинский горизонт.

Фиг. 11. *Hexacrinites? dentatus echinatus* Yeltyschewa et J. Dubatolova. 11 — экз. № 64/1739: *а* — поверхность сочленения членика; *б* — фрагмент стебля сбоку, ×5. Карпинский район, Тотинский карьер I, обн. 698. Карпинский горизонт.


1а
2а
3а
2б
3б
1б
5а
6а
10а
4а
5б
6б
10б
11а
4б
8а
9а
11б
7а
7б
8б
9б

Сравнение. От наиболее близкого вида *Hexacrinites invitabilis* J. Dubatolova (Дубатолова, 1964, с. 36, табл. IV, фиг. 5а—в), описанного из малобачатских слоев нижнего девона юго-западной окраины Кузбасса, отличается гладкой поверхностью табличек чашечки.

Распространение. Девон, эмс, карпинский горизонт; восточный склон Северного Урала.

Материал. Две чашечки хорошей сохранности. Ивдельский район, р. Сосьва, обн. 180 и обн. 150, карпинский горизонт.

Hexacrinites? kartzevae Yeltyschewa et J. Dubatolova, 1961
Табл., фиг. 8.

Hexacrinites kartzevae: Дубатолова, Елтышева, 1961, с. 554, табл. Д-87, фиг. 3—4.

Hexacrinites? kartzevae: Дубатолова, 1964, с. 40, табл. IV, фиг. 7—10, табл. V, фиг. 1; Дубатолова, Елтышева, 1969, с. 60, табл. XV, фиг. 3; Елтышева, Стукалина, 1977, с. 209—210, табл. II, фиг. 11—13.

Голотип. Экз. № 3/10453, ЦНИГР музей, Ленинград; северная окраина Кузбасса, правый берег р. Алчедат, выше устья р. Каменки; средний девон, лебедянские слои.

Описание. Стеблевые членики в поперечном сечении круглые. D=4,5—14 мм. Осевой канал очень узкий (d_c=0,7—1,2 мм), пятиугольный или пятилопастный, окружен валиком с зубчиками. Поверхность сочленения покрыта довольно длинными, грубыми, простыми и дихотомирующими ребрами. Длина ребер составляет третью или четвертую часть диаметра стебля. Число ребер в четверти сочленовной фасетки от 10 до 20. Фрагменты стеблей сложены члениками трех—четырех порядков. Боковая поверхность члеников выпуклая. На нодальных члениках имеются крупные, округлые или шиповидные бугры. На члениках второго порядка бугорки поменьше. Боковая поверхность члеников третьего и четвертого порядков гладкая, иногда с килем посредине членика, образованного мелкими бугорками. Высота члеников первого порядка — 1,5—2,5 мм, второго — 0,8—1,9 мм, третьего — 0,8—1,5 мм, четвертого — 0,7 мм. Порядок расположения члеников в стебле: I-IV-III-IV-II-IV-III-IV-I или I-III-II-III-I.

Сравнение. От наиболее близкого вида *Hexacrinites? tuberosus* Yeltyschewa (Елтышева, 1961) резко отличается наличием члеников четырех порядков, более редкими и крупными бугорками или шипами на боковой поверхности члеников.

Распространение. Средний девон — низы верхнего девона: Закавказье, Салаир, Казахстан, Северный Урал, Новая Земля.

Материал. Многочисленные фрагменты стеблей хорошей сохранности. Североуральский район, пос. Калья, скв. 628/689,6—691,6; Карпинский район, р. Тота, обн. 682в, обн. 687 , обн. 694; тальтийский горизонт. Североуральский район, пос. Калья, скв. 3820/338, скв. 3820/482—488; пос. Черемухово, скв. 7115/922, скв. 7115/973; лангурский горизонт.

Hexacrinites? tuberosus Yeltyschewa, 1961
Табл., фиг. 9; рис. 2, 3

Hexacrinites tuberosus: Дубатолова, Елтышева, 1961, с. 554, табл. Д-87, фиг. 5.

Hexacrinites? tuberosus: Дубатолова, 1964, с. 38, табл. III, фиг. 12а—б,

13; Дубатолова, Елтышева, 1969, с. 59, табл. XIV, фиг. 11—13, табл. XV, фиг. 1—2; Дубатолова, 1971, с. 60, табл. VII, фиг. 10—11, рис. 27.

Голотип. Экз. № 8(Р/5), музей ГИН АН Армянской ССР, Ереван; Закавказье, р. Дагна; средний девон, эйфель.

Описание. Стеблевые членики круглые в поперечном сечении, Д=6—

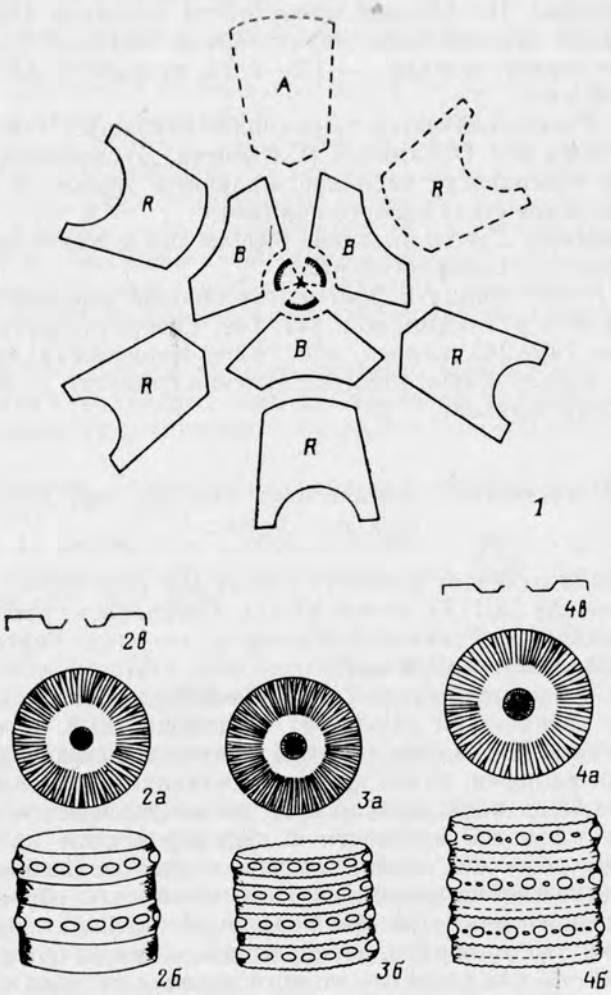


Рис. 1. Схема строения чашечки *Hexacrinites yeltyschewae* sp. nov.: BB — базальные таблички; RR — радиальные таблички; А — анальная табличка. В основании чашечки видна стеблевая площадка.

Рис. 2, 3. Схема строения стеблевых члеников *Hexacrinites? tuberosus* Yeltyschewa: *2а, 3а* — фрагмент стебля с поверхности сочленения; *2б, 3б* — фрагмент стебля сбоку; *2в* — продольный разрез стеблевого членика.

Рис. 4. Схема строения стеблевых члеников *Hexacrinites? subtuberosus* Milicina; *4а* — фрагмент стебля с поверхности сочленения; *4б* — фрагмент стебля сбоку; *4в* — продольный разрез стеблевого членика.

—12 мм. Осевой канал очень узкий (d_c=1,2 мм), пятилопастный, почти круглый, окружен валиком с мелкими зубчиками. Поверхность сочленения вогнутая от периферического края к валику, окружающему осевой канал, и покрыта ребрами, простыми и дихотомирующими. Длина ребер составляет одну четвертую или одну третью часть диаметра сочленовной фасетки. Число ребер в четвертой части поверхности сочленения — 20—30. Стебель сложен члениками двух—трех порядков. Для боковой поверхности нодальных члеников характерны 10—20 крупных, асимметрично расположенных бугорков, смещенных в сторону нижней сочленовной поверхности членика. На боковой поверхности члеников второго, иногда третьего порядка заметен киль, образованный мелкими бугорками. Высота члеников первого порядка — 1,2—2 мм, второго — 0,5—1,5 мм, третьего — 0,3—0,5 мм.

Сравнение. Резко отличается от наиболее близкого *Hexacrinites? kartzevae* Yeltyschewa et J. Dubatolova (Елтышева, Дубатолова, 1961) строением боковой поверхности члеников, наличием мелких и многочисленных бугорков на члениках первого порядка.

Распространение. Девон, эмсский, эйфельский и живетский ярусы Салаира, Закавказья и Северного Урала.

Материал. Более тридцати фрагментов стеблей хорошей сохранности. Ивдельский район р. Сосьва, обн. 141, 142; Североуральский район, Черемухово, скв. 1979/246, карьер, обн. 762[4а]; Карпинский район, Тотинский участок, карьер 2, обн. 1523; карпинский горизонт, р. Тота, обн. 681, 697; тальтийский горизонт.

Hexacrinites? subtuberosus Milicina, sp. nov.
Табл., фиг. 5; рис. 4

Название вида означает близость к виду *H.? tuberosus*.

Голотип. Экз. № 53/1739, музей УПГО, Свердловск; восточный склон Северного Урала, известняковый карьер у поселка Черемухово, обн. 762[4а]; девон, карпинский горизонт.

Описание. Стеблевые членики круглые в поперечном сечении. D=8 мм. Осевой канал очень узкий (d=1 мм), пятилопастный, почти круглый, окружен валиком. На валике заметны мелкие зубчики. Фасетки сочленения покрыты ребрами, длина которых составляет третью часть их диаметра. Центральная площадка вогнута по направлению к осевому каналу или лежит в одной плоскости с периферическим краем членика, d_c=1/2 D. Стебель сложен члениками двух порядков. На боковой поверхности ближе к нижней стороне членика имеется киль, образованный бугорками различного диаметра. На нодальных члениках бугорки более крупные, вытянутые в ширину, чередуются с мелкими бугорками. Число бугорков — 20—40. На члениках второго порядка бугорки очень мелкие, располагаются близко друг к другу. Высота члеников первого порядка — 1,2—1,8 мм, второго — 0,8—1 мм.

Сравнение. Отличается от наиболее близкого *Hexacrinites? tuberosus* Yelt. строением боковой поверхности стеблевых члеников: присутствием на члениках первого порядка более мелких, часто различного диаметра бугорков. От *Hexacrinites? punctaticarinatus* Milicina отличается наличием члеников двух порядков с бугорками различной формы и величины на боковой поверхности.

Распространение. Девон, карпинский горизонт восточного склона Северного Урала.

Материал. Более двадцати фрагментов стебля хорошей сохранности. Североуральский район, карьер близ поселка Черемухово, обн. $762^{4а}$.

Hexacrinites? multipunctatus Milicina, sp. nov.
Табл., фиг. 6; рис. 7

Название вида от multi (лат.) — много и punctatus (лат.) — точечный.

Голотип. Экз. № 53/1739, музей УПГО, Свердловск; восточный склон Северного Урала, карьер у поселка Черемухово, обн. $762^{4а}$; девон, эмс, карпинский горизонт.

Описание. Стеблевые членики круглые в поперечном сечении. D=8—11 мм. Осевой канал очень узкий (d_c=0,5—2 мм), пятилопастный, иногда почти круглый, окружен невысоким валиком, на котором заметны мелкие зубчики. Поверхность сочленения плоская, покрыта слабоизвилистыми, дважды дихотомирующими ребрами. Число ребер в четверти сочленовной фасетки — 15. Длина ребер — 2,5 мм при диаметре стебля 7,5 мм. Стебель образован члениками одного или двух порядков. Боковая поверхность члеников покрыта мелкими, многочисленными бугорками разной величины. Высота члеников первого порядка — 1,2—1,8 мм, второго — 1—1,2 мм.

Сравнение. От близкого вида *Hexacrinites? subtuberosus* Milicina, sp. nov. отличается извилистыми, дважды и трижды дихотомирующими ребрами на поверхности сочленения и бугристой боковой поверхностью члеников.

Распространение. Девон, эмс, карпинский горизонт восточного склона Северного Урала.

Материал. 15 фрагментов стебля хорошей сохранности. Североуральский район, карьер у поселка Черемухово, обн. $762^{4а}$, карьер у пос. Третий Северный, обн. 763^{4}, 763^{5}.

Hexacrinites? humilicarinatus Yeltyschewa, 1961
Табл., фиг. 2, 3; рис. 6

Hexacrinites humilicarinatus: Дубатолова, Елтышева, 1961, с. 155; табл. Д-87, фиг. 6.

Hexacrinites? humilicarinatus: Дубатолова, 1964, с. 37, табл. III, фиг. 8—11; 1967, с. 34, табл. VI, фиг. 3—7; 1971, с. 59, табл. VII, фиг. 8—9, рис. 26; Елтышева и Стукалина, 1977, с. 208—209, табл. I, фиг. 8—13.

Laudonomphalus regularis: Moore, Jeffords, 1968, p. 72, pl. 21, fig. 4.

Голотип. Экз. № 8/180(9), музей ГИН АН Армянской ССР, Ереван; Закавказье, с. Араздаян; средний девон, эйфель.

Описание. Стеблевые членики круглые в поперечном сечении, D=3,5—7 мм. Осевой канал пятиугольный, очень узкий, d_c=0,7—0,8 мм. Вокруг канала невысокий валик, на котором заметны тонкие зубчики. Поверхность сочленения члеников плоская или вогнутая к осевому каналу с короткими простыми зубчиками. В четверти круга насчитывается 13—15 зубчиков. Стебель состоит из члеников первого и второго порядков. Членики в форме усеченного конуса нависают друг над другом. Боковая поверхность члеников гладкая, на нижней части боковой поверхности члеников выделяется килевидное возвышение. Членики второго порядка конусовидные или цилиндрические. Высота члеников первого порядка — 0,8—1,2 мм, второго — 0,5—0,7 мм.

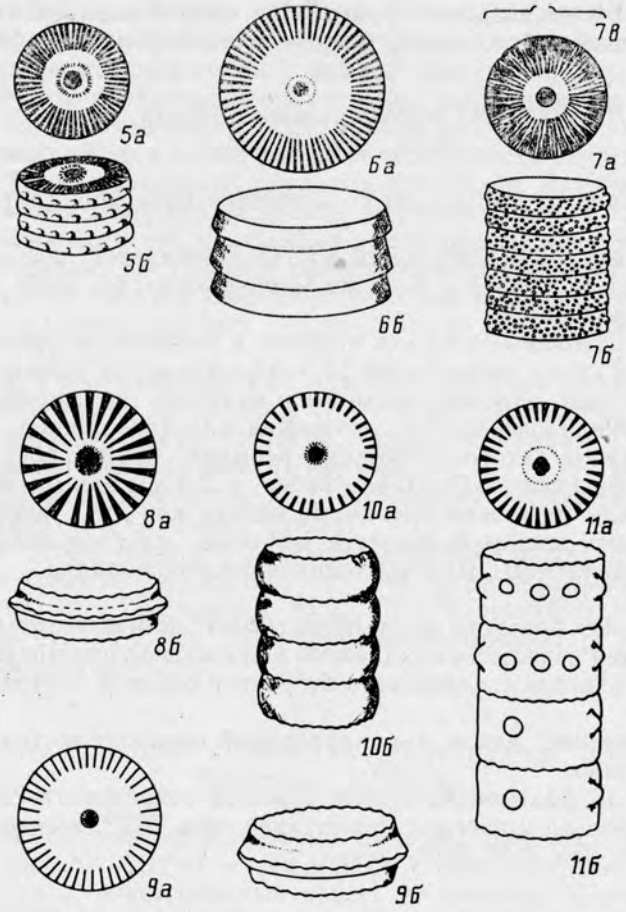


Рис. 5. Схема строения стеблевых члеников *Hexacrinites? punctaticarinatus* Milicina; *5а* — фрагмент стебля с поверхности сочленения; *5б* — фрагмент стебля сбоку.

Рис. 6. Схема строения стеблевых члеников *Hexacrinites? humilicarinatus* Yeltyschewa: *6а* — фрагмент стебля с поверхности сочленения; *6б* — фрагмент стебля сбоку.

Рис. 7. Схема строения стеблевых члеников *Hexacrinites? multipunctatus* Milicina; *7а* — фрагмент стебля с поверхности сочленения; *7б* — фрагмент стебля сбоку; *7в* — продольный разрез стеблевого членика.

Рис. 8, 9. Схема строения стеблевых члеников *Hexacrinites? biconcavus* Yeltyschewa et J. Dubatolova: *8а, 9а* — фрагмент стебля с поверхности сочленения; *8б, 9б* — фрагмент стебля сбоку.

Рис. 10. Схема строения стеблевых члеников *Hexacrinites? dentatus dentatus* (Quenstedt): *10а* — фрагмент стебля с поверхности сочленения; *10б* — фрагмент стебля сбоку.

Рис. 11. Схема строения стеблевых члеников *Hexacrinites? dentatus echinatus* Yeltyschewa et J. Dubatolova: *11а* — фрагмент стебля с поверхности сочленения; *11б* — фрагмент стебля сбоку.

Сравнение. От близкого *Hexacrinites? punctaticarinatus* Milicina отличается формой члеников стебля в виде усеченного конуса с гладкой боковой поверхностью.

Распространение. Нижний — средний девон (преимущественно эйфель), Новая Земля, Северо-Восток СССР, Салаир, Кузбасс, Горный Алтай, Казахстан, восточный склон Урала, Закавказье: Центральная Европа; Северная Америка.

Материал. Более пятидесяти фрагментов стеблей хорошей сохранности. Североуральский район, р. Козья, скв. 4813/132,6—136; Карпинский район, р. Каква, обн. 663, 668, 671, 673; Тотинский участок, карьер 2, обн. 1523, карьер 7, обн. 1529[1а], карпинский горизонт. Южный Урал, Учалы, обн. 1[в] (сборы О. В. Богоявленской, Ф. Е. Янет, 1967), высотинский горизонт.

Hexacrinites? punctaticarinatus Milicina, 1977
Табл., фиг. 4; рис. 5

Hexacrinites? punctaticarinatus: Милицина, 1977, с. 129—130, табл. III, фиг. 5—7, рис. 6.

Голотип. Экз. № 5/1739, музей УПГО, Свердловск; восточный склон Северного Урала; правобережье р. Сосьвы, Талинский карьер; девон, карпинский горизонт.

Описание. Стеблевые членики круглые в поперечном сечении, D=4—6,5 мм. Осевой канал пятиугольный, узкий, d_c=0,5 мм. Поверхность сочленения члеников почти плоская. На ней вокруг осевого канала имеется узкое, пологое возвышение, покрытое короткими, тонкими зубчиками. Ребра простые, расширяющиеся к боковой поверхности стебля. Число ребер — 64—80, их длина равна половине радиуса члеников или немного короче. При диаметре члеников 6,5 мм диаметр центральной площадки — 3,5 мм. Стебель сложен члениками одного порядка. Высота членика — 1,2 мм. Боковая поверхность члеников слабовыпуклая. На нижней половине боковой поверхности членика стебля имеется ряд характерных мелких, четких, круглых бугорков.

Сравнение. Отличается от наиболее близкого *Hexacrinites? tuberosus* Yeltyschewa (Дубатолова, Елтышева, 1961) строением боковой поверхности члеников стебля: наличием ряда мелких бугорков на нижнем крае члеников.

Распространение. Девон, эмсский (преимущественно), эйфельский и живетский ярусы восточного склона Северного Урала.

Материал. Более тридцати фрагментов стеблей хорошей сохранности. Ивдельский район, р. Атюс, обн. 536, р. Сосьва (Талинский карьер), обн. 154; Североуральский район, карьер у пос. Черемухово, обн. 762[4а], восточный карьер «Красная Шапочка», обн. 823[в], карпинский горизонт; Ивдельский район, карьер у пос. Старая Сама, обн. 570; р. Ивдельская Талица, обн. 1634; р. Сев. Тошемка, обн. 617; Североуральский район, Калья, скв. 3366/925, тальтийский горизонт.

Hexacrinites? dentatus dentatus (Quenstedt, 1874)
Табл., фиг. 10; рис. 10

Entrochus cf. *dentatus:* Дубатолова, Елтышева, 1961, с. 551, табл. Д-87, фиг. 16, 17.

Pentagonocyclicus cf. *dentatus:* Милицина, 1970, с. 103, табл. XXVII, фиг. 11—13, рис. 13.

Голотип. Не выбран.

Описание. Стеблевые членики тонкие, круглые в поперечном сечении. D=3—4 мм. На поверхности сочленения — 20—40, редко 60 грубых, коротких ребер. Осевой канал очень узкий (d_c=0,1—0,7 мм), звездчатый или пятиугольный, почти круглый. На некоторых фрагментах стебля на поверхности сочленения вокруг осевого канала заметен невысокий валик. На других члениках валик отсутствует, вероятно, он не сохранился. Стебель состоит из члеников одного или двух порядков. Высота члеников — 1,6—2,5 мм. Боковая поверхность члеников гладкая, слабовыпуклая.

Сравнение. Отличается от наиболее близкого *Hexacrinites? dentatus echinatus* Yeltyschewa et J. Dubatolova (Елтышева, Дубатолова, Модзалевская, 1967) гладкой боковой поверхностью члеников.

Распространение. Нижний девон восточного склона Урала; средний девон Дальнего Востока, Горного Алтая, восточного склона Урала, Центральной Европы.

Материал. Более пятидесяти фрагментов стеблей хорошей сохранности. Г. Полевской, обн. 375; г. Невьянск, обн. 11, 14; Н. Тагил, Балакино, обн. 213; В. Уфалей, Крестовский карьер, обн. 411; Широкая Речка, обн. 5824[в], Веселовка, скв. 2076/433, тошемский горизонт; Ивдельский район, р. Сосьва (Талинский карьер), обн. 144, 150[а], 151[А], 152, 154; Североуральский район, р. Козья, скв. 4813/132,9—136,9; Карпинский район, р. Тота, обн. 697, 698, Веселовка, скв. 2037/64—67, карпинский горизонт; Североуральский район, р. Вагран, обн. 796[2], Черемухово, скв. 1884/31, тальтийский горизонт; Североуральский район, Калья, 3820/612,5, скв. 3866/6665,5, Черемухово, скв. 7115/930, лангурский горизонт; Южный Урал, озеро Кундравы, обн. 2р, 3р В. Ф. Турбанова, нижний — средний девон.

Hexacrinites? dentatus echinatus Yeltyschewa et J. Dubatolova, 1967
Табл., фиг. 11; рис. 11

Entrochus dentatus var. *echinata:* Дубатолова, Елтышева, 1961, с. 517, табл. Д-87, фиг. 13.

Pentagonocyclicus dentatus var. *echinata:* Дубатолова, 1964, с. 88—89, табл. XII, фиг. 12, табл. XIII, фиг. 1а—б, 2.

Hexacrinites? dentatus echinatus: Елтышева, Дубатолова, Модзалевская, 1967, с. 26—28, табл. III, фиг. 1—12.

Голотип. Экз. № 9597/2, ЦНИГР музей, Ленинград; Верхнее Приамурье, вблизи станции Имачи; средний девон, имачинская свита.

Описание. Стеблевые членики круглые в поперечном сечении, D=3—3,5 мм. Осевой канал пятиугольный или пятилопастный, почти круглый, очень узкий, d_c=0,6 мм. Вокруг осевого канала иногда заметно небольшое возвышение. Стебель сложен бочонковидными члениками высотой 2,5 мм. Посредине боковой поверхности члеников располагаются круглые бугорки. На поверхности сочленения — 32—40 грубых коротких зубчиков.

Сравнение. Отличается от *Hexacrinites? dentatus dentatus* (Quenstedt) (Дубатолова, Елтышева, 1961) наличием бугорков на боковой поверхности стеблевых члеников.

Распространение. Средний девон; Дальний Восток, Горный Алтай, восточный склон Урала.

Материал. Более тридцати фрагментов криноидей хорошей и удовлетворительной сохранности. Ивдельский район, р. Сосьва (Талинский карьер), обн. 154; Североуральский район, р. Козья, скв. 4813/132,6—136;

Карпинский район, р. Каква, обн. 668, р. Тота, карьер 1, обн. 698, 696-Б, эйфельский ярус, карпинский горизонт; Североуральский район, пос. Черемухово, скв. 7115/930, скв. 7231/11, высотинский горизонт; Западный склон Урала, р. Демид, обн. 2385, 2385г, 2386 (сборы Верхне-Сергинской партии, 1974 г.), верхи нижнего девона — средний девон.

Hexacrinites? biconcavus Yeltyschewa et J. Dubatolova, 1960
Табл., фиг. 7; рис. 8, 9

Hexacrinus? biconcavus: Елтышева, Дубатолова, 1960, с. 369, 370, табл. 7, фиг. 7, 8.

Hexacrinites?: Елтышева, Дубатолова, 1967, с. 23—25, табл. 11, фиг. 7—10, рис. 12.

Голотип. Экз. № 9110/1098а, ЦНИГР музей, Ленинград; Дальний Восток, Зейско-Депский район; средний девон, ольдойская свита.

Описание. Стебель образован члениками круглого сечения D=2,5—7 мм. Осевой канал узкий пятилопастный, его диаметр — 0,5 мм. Валик вокруг осевого канала не всегда заметен. Поверхность сочленения вогнута в направлении осевого канала и покрыта простыми, реже дихотомирующими ребрами: число ребер — 32—60. На члениках первого порядка посредине выпуклой боковой поверхности имеется возвышение, образованное вытянутыми в ширину бугорками.

Высота члеников первого порядка — 1,2 мм, второго — 0,8 мм.

Сравнение. От наиболее близкого *Hexacrinites? tuberosus* Yeltyschewa (Дубатолова, Елтышева, 1961) отличается рельефной срединной линией боковой поверхности нодальных члеников, скульптированной вытянутыми в ширину бугорками.

Распространение. Нижний и средний девон Дальнего Востока, верхнего Приамурья и Зейско-Депского района; средний девон восточного склона Урала.

Материал. Многочисленные фрагменты стеблей и стеблевые членики. Североуральский район, р. Вагран, ниже устья р. Коноваловки, обн. 756(2); р. Козья, скв. 4813/132—136,9; Карпинский район, р. Тота, карьер 1, обн. 697, карпинский горизонт; Средний Урал, д. Калюткино, обн. 7044; Полярный Урал, р. Есто-Вис, обн. 7544; р. Есто-Шор, обн. 7546 (сборы В. А. Наседкиной, 1980, 1981), верхи нижнего — низы среднего девона.

ЛИТЕРАТУРА

Арендт Ю. А., Геккер Р. Ф. Класс Crinoidea. Морские лилии // Основы палеонтологии. Иглокожие. гемихордовые, погонофоры и щетинкочелюстные. М.: Недра, 1964. С. 86.

Дубатолова Ю. А. Морские лилии девона Кузбасса, М.: Наука, 1964. С. 1—134.

Дубатолова Ю. А. Морские лилии раннего и среднего девона Алтая и Кузбасса. М.: Наука, 1971. С. 59—62.

Дубатолова Ю. А. Девонские криноидеи хребта Тас-Хаяхтах (Северо-Восток СССР) // Новые данные по биостратиграфии девона и верхнего палеозоя Сибири. М.: Наука, 1967. С. 34, 35.

Дубатолова Ю. А., Елтышева Р. С. Тип Echinodermata. Иглокожие // Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Новосибирск, 1961. С. 554—555 (Тр. СНИИГГИМС, II, выпуск 20).

Дубатолова Ю. А., Елтышева Р. С., Модзалевская Е. А. Морские лилии девона и нижнего карбона Дальнего Востока. М.: Наука, 1967. С. 23—28.

Елтышева Р. С., Стукалина Г. А. Первые находки позднесилурийских и девонских морских лилий на Вайгаче, Новой Земле и Центральном Таймыре. Л.: Наука. 1977. С. 208—210 (Ежегодник ВПО, т. XX).
Милицина В. С. Криноидеи // Биостратиграфия и фауна раннего девона восточного склона Урала. М.: Недра, 1977. 141 с.
Милицина В. С. Некоторые криноидеи из мраморов и известняков нижнего и среднего девона Южного и Среднего Урала // Материалы по палеонтологии Урала. Свердловск, 1970. С. 103—104.
Яковлев Н. Н. Гексакринид из верхнего силура // Докл. АН СССР. 1946. Т. I, № 2. С. 149—150.
Moore R. C., Jeffords R. M. Classification and nomenclature of fossil crinoids based on studies of dissociated parts of their columns // Paleont. Contribut. Univ. Kansas, 1968. Art. 9. Ser. 46. P. 1—86.
Quenstedt F. A. Petrefactenkunde Deutschlands, Abt. 1, Bd. 4. Leipzig, 1876. 742 s.

Производственное геологическое объединение «Уралгеология», Свердловск

ON HEXACRINITIDAE FROM THE DEVONIAN DEPOSITS OF THE URALS

V. S. Militsina

Diverse and rich hexacrinitid fauna has been established in the Lower and Middle Devonian of the Urals. Up to the recent time only cups of *Prohexacrinus arcticus* Yakovlev had been found in these deposits.

In the Devonian crinoid communities hexacrinitids belong to characteristic and often predominant forms. Among them, *Hexacrinites? humilicarinatus* Yeltyschewa, *H. tuberosus* Yeltyschewa, *H.? kartzevae* Yeltyschewa et J. Dubatolova, *H.? biconcavus* Yeltyschewa et J. Dubatolova, *H.? subbiconcavus* Stukalina are widespread in the Lower and Middle Devonian of Kazakhstan, South Tien Shan, Salair, Altai, Far East and Northeast USSR, as well as some European countries and North America.

13 species of *Hexacrinites* are described in this paper, mainly on the basis of stem fragments and columnals (Table 1 shows their stratigraphic range). The author uses the traditional nomenclature and systematics of J. Dubatolova (1964 etc.) and G. Stukalina (1965 etc.)

Geological Producing Enterprise «Uralgeologia», Sverdlovsk

К СИСТЕМАТИКЕ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ МОРСКИХ ЛИЛИЙ СЕМЕЙСТВА FLORICYCLIDAE

Г. Н. ЧЕРНОВА, Г. А. СТУКАЛИНА

Семейство Floricyclidae установлено в 1968 году Р. С. Моором и Р. М. Джеффордсом на материале, который происходит из различных формаций карбона (миссисипия и пенсильвания) Северной Америки (Moore et Jeffords, 1968). В дальнейшем оказалось, что флорициклиды достаточно широко распространены в каменноугольных отложениях и за пределами американского континента: в Южном Китае, Северной и Южной Монголии, на территории СССР — в Забайкалье, на Алтае, Южном Тянь-Шане, Казахстане и Южном Урале (Стукалина, 1973; Дубатолова, 1976; Сизова, 1979, 1983; Елтышева, Полярная, 1975 и др.). В Средней Азии и Казахстане находки флорициклид зарегистрированы как в каменноугольных, так и верхнедевонских (фаменских) отложениях.

В составе семейства Floricyclidae Р. С. Моором и Р. М. Джеффордсом выделено четыре рода: *Floricyclus, Cyclocion, Lamprosterigma* и *Plummeranteris* (Moore, Jeffords, 1968). Позднее его объем был расширен за счет включения в состав флорициклид родов *Acbastaucrinus* и *Plummerantericrinus* (Сизова, 1979, 1983).

Весь материал, на котором основано выделение семейства и входящих в его состав родов (и видов), представлен исключительно стеблевыми остатками — фрагментами стеблей и отдельными члениками.

Сравнивая диагнозы *Floricyclus, Cyclocion, Lamprosterigma, Plummeranteris, Acbastaucrinus* и *Plummerantericrinus* с диагнозом семейства *Floricyclidae,* нетрудно убедиться, что в качестве родовых признаков и признаков семейства практически рассматриваются одни и те же морфологические особенности стеблевых члеников. Они относятся к внешней форме нодальных и интернодальных члеников, их гомеоморфному* или гетероморфному* расположению, характеру цирровых ветвлений, продольному профилю члеников, особенностям сизигиальной линии и особенностям строения сочленовных фасеток; характеру ребристости (кренуляриуму), гладкому или зернистому шагреневому лигаментному полю (ареоле); кольцевому валику, окаймляющему осевой канал (перилюмену) и осевому каналу (люмену). Следует отметить также, что практически те же морфологические особенности стеблевых члеников флорициклид, дополненные лишь их количественной характеристикой, рассматриваются и в качестве видовых признаков.

К этому необходимо добавить, что в работах прошлых лет в определении таксономической оценки морфологических особенностей стеблей флорициклид не нашли отражения особенности их эволюции, онтогенетические и морфогенетические изменения.

Впервые П. Р. Симон и Г. В. Гэйцер (Simon, Geizer, 1976) предприняли попытку упорядочить критерии определения таксономических признаков и диагнозов видов и родов семейства Floricyclidae, изучив боль-

---

* Терминология Р. С. Моора и Р. М. Джеффордса (Moore et Jeffords, 1968).

шие выборки (около 2000 экземпляров члеников и фрагментов стеблей) из известняков Эймс (Ames Limestone, пенсильваний) запада штата Огайо. Уточнение критериев родовой и видовой принадлежности флоридиклид сопровождалось составлением для них видового определительского ключа.



Рис. 1.



Рис. 2.

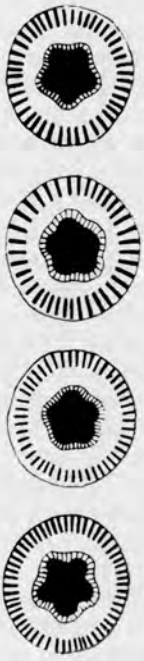


Рис. 3.



Рис. 4.

Рис. 1. Схема морфогенеза стеблей морских лилий семейства Floricyclidae.
Рис. 2. Схема онтогенетических изменений стеблей *Lamprosterigma mirificus* Moore et Jeffords.
Рис. 3. Схема онтогенетических изменений стеблей *Plummeranteris candidus* (Sisova).
Рис. 4. Схема онтогенетических изменений стеблей *Floricyclus paratus* (Sisova).

Вслед за ними подобную попытку предприняли авторы настоящей статьи, которые использовали для этих целей новый фактический материал, послойно отобранный из визейских отложений Бетпак-Далы Южного Казахстана. Коллекция собрана во время полевых работ Г. Н. Черновой (1983—1985 гг.). В ней насчитывается более 1500 экземпляров проксимальных и дистальных члеников стеблей, несомненно относящихся к видам родов *Lamprosterigma* [*L. mirificus* Moore et Jeffords], *Plummeranteris* [*P. candidus* (Sisova)], *Floricyclus* [*F. paratus* (Sisova)] и *Cyclocion* [*C. distinctus* Moore et Jeffords]. В изученной коллекции имеется более 300 фрагментов стеблей и отдельных члеников *Lamprosterigma mirificus*, 452 — *Plummeranteris candidus*, 612 — *Floricyclus paratus* и 216 — *Cyclocion distinctus*. Представительность выбо-

рок и исключительно хорошая сохранность материала позволили сосредоточить внимание прежде всего на анализе морфологических особенностей строения сочленовных фасеток этих флорициклид и проследить особенности их онтогенетических изменений. Определению характера направленности этих изменений способствовал опыт составления морфологических рядов для ширококанальных стеблей криноидей нижнего и среднего палеозоя (Стукалина, 1982, 1986).

Известный материал по флорициклидам, происходящий из каменноугольных отложений разных стран мира, свидетельствует о том, что они представляют собой достаточно хорошо очерченную таксономическую группу, резко обособленную среди криноидей позднего палеозоя.

Наиболее выразительные и яркие морфологические особенности строения стеблевых члеников флорициклид относятся к их сочленовной поверхности (сочленовной фасетке), где отчетливо выделяются четыре основных элемента: 1) широкий пятилопастный осевой канал (люмен); 2) окаймляющий осевой канал рельефный кольцевой валик (перилюмен) с зубчатой или шагреневой поверхностью; 3) лигаментное поле с гладкой или шагреневой зернистой поверхностью (ареола) и 4) ребристая (зубчатая) кайма периферической части сочленовной фасетки (кренуляриума) (см. палеонтологические таблицы I—III).

На примере стеблей *Lamprosterigma mirificus, Plummeranteris candidus, Floricyclus paratus* и *Cyclocion distinctus* можно видеть, что существует очевидная тенденция последовательного и взаимосвязанного изменения этих морфологических элементов, которая прослеживается в дистальном направлении. Эта тенденция проявляется: 1) в постепенном сужении центрального ствола осевого канала и возрастающей дифференциации его лопастей; 2) в усилении рельефа перилюмена; 3) в развитии лигаментного поля и усилении зернистости, шагрени на его поверхности; 4) в сокращении зоны, которую занимают на сочленовных фасетках радиальные ребра или зубчики, и 5) в увеличении высоты члеников. Важно отметить также, что эти изменения в строении сочленовных фасеток флорициклид, в которых «ведущими» являются сужение осевого канала и усиление рельефа перилюмена и лигаментного поля, проходят на фоне сохранения и стабильности общего плана строения сочленовных фасеток, т. е. типа сочленения стеблевых члеников флорициклид.

У стеблей *Lamprosterigma mirificus* в дистальном направлении уменьшается диаметр осевого канала от $^2/_3$ D (в проксимали) до $^1/_3$ D (в дистали); при этом становятся более резкими низкие полукруглые лопасти канала, усиливается рельеф тонкого зубчатого перилюмена, становится более глубоким узкое кольцо лигаментного поля, уменьшается длина радиальных ребер, которые сохраняют в проксимальных и дистальных участках стеблей свой рельеф и число (10—15 ребер в $^1/_4$ сочленовной фасетки); незначительно, но заметно увеличивается в дистальном направлении высота стеблевых члеников.

Стебли *Plummeranteris candidus,* так же как и *Lamprosterigma mirificus,* принадлежат ширококанальным формам флорициклид. Диаметр их осевого канала с низкими углублениями лопастей в проксимали почти равен $^1/_3$ диаметра члеников; в дистальном направлении ширина просвета канала сужается незначительно, но лопасти канала, как и у *L. mirificus,* становятся дифференцированными, резкими и высокими; усиливается рельеф широкого перилюмена с зубчатой поверхностью, углубляется и расширяется кольцо лигаментного поля и соответственно уменьшается длина рельефных радиальных зубчиков у периферического края члеников, увеличивается высота самих члеников. Как и у *L. mirificus,*

число зубчиков на сочленовных фасетках проксимальных и дистальных члеников сохраняется одинаковым (10—12—15 зубчиков в $^1/_4$ сочленовной фасетки).

В отличие от *Lamprosterigma mirificus* и *Plummeranteris candidus* стебли *Floricyclus paratus* имеют узкий центральный ствол осевого канала, который тем не менее также иллюстрирует тенденцию к сужению в дистальном направлении: d_c у проксимальных члеников равен $^1/_8$ D, а у дистальных — $^1/_7$ D. Для осевого канала *F. paratus* характерны хорошо развитые узкие длинные лопасти, имеющие булавовидную или пальцевидную форму. Длина лопастей у проксимальных члеников составляет $^1/_4$ радиуса сочленовной фасетки, а у дистальных — $^1/_5$ ее радиуса. Для *F. paratus* характерен также очень широкий хорошо развитый перилюмен с зернистой или зубчатой поверхностью, который становится более рельефным и широким у дистальных члеников. Тенденцию к расширению в дистальном направлении имеет и лигаментное поле стеблей *F. paratus*. Рельефные радиальные зубчики у периферического края фасеток сочленения стеблевых члеников *F. paratus* в дистальном направлении, как и у *L. mirificus* и *P. candidus*, становятся короче. При этом, так же как и у этих видов, постоянным сохраняется их число в проксимали и дистали стеблей (7—10 зубчиков в $^1/_4$ сочленовной фасетки). Высота члеников в дистальном направлении практически не меняется.

Стебли *Cyclocion distinctus*, так же как и стебли *F. paratus*, имеют осевой канал с узким центральным стволом ($^1/_8$ у проксимальных члеников и $^1/_7$ у дистальных члеников) и хорошо развитыми лопастями. Лопасти канала более широкие, чем у *F. paratus*, заметно суженные у основания и имеют характерную булавовидную форму. Длина лопастей у проксимальных члеников составляет $^1/_2$ радиуса сочленовной фасетки, у дистальных — $^1/_4$ ее радиуса. Тонкий рельефный перилюмен сохраняется по всей длине стебля, а хорошо развитое лигаментное поле как у проксимальных, так и у дистальных члеников распространяется почти на всю площадь сочленовных фасеток, при этом грубые рельефные зубчики оказываются оттесненными к самому краю члеников; стабильно число зубчиков на сочленовных фасетках в проксимали и дистали стеблей *C. distinctus* (10—12 в $^1/_4$ сочленовной фасетки).

Обращает на себя внимание и то, что в строении сочленовных фасеток стеблевых члеников флорициклид проявляются одновременно признаки, характерные для стеблей криноидей нижнего и среднего палеозоя (широкий пятилопастный осевой канал, свойственный древним формам криноидей нижнего и среднего палеозоя), и признаки, типичные для высокоразвитых морфофункциональных типов стеблей криноидей позднего палеозоя (хорошо развитые перилюмен и лигаментное поле с зернистой шагреневой поверхностью). Именно эти особенности, на наш взгляд, определяют специфику флорициклид как таксономической группы, которые резко отличают и обособляют их от известных криноидей верхнего палеозоя. Широкий расчлененный с хорошо очерченными лопастями осевой канал флорициклид, казалось бы, «сближает» их с ордовикскими и силурийскими семействами Compositocrinidae Stukalina, 1979; Egiasarowicrinidae Stukalina, 1982; Bystrowicrinidae Yeltyschewa et Stukalina, 1963 и нижнедевонским семейством Pentapterocrinidae J. Dubatolova, 1980. Строение широкого дифференцированного на лопасти осевого канала является главным определяющим признаком этих семейств. Сходство усиливается, если принять во внимание очевидные аналогичные морфогенетические тенденции осевого канала рассматриваемых

флорициклид и семейств Compositocrinidae, Egiasarowicrinidae, Bystrowicrinidae (Стукалина, 1966, 1986), которые проявляются в последовательном сужении полости осевого канала, сопровождаемом развитием лопастей пальцевидной и булавовидной формы.

Так же как для композитокринид, егиазаровикринид и быстровикринид, особенности морфогенеза осевого канала могут быть, вероятно, использованы и в систематике семейства Floricyclidae.

Так, опираясь на особенности морфогенетических изменений пятилопастного осевого канала флорициклид, проявляющиеся и в онтогенезе стеблей *Lamprosterigma mirificus*, *Plummeranteris candidus*, *Floricyclus paratus* и *Cyclocion distinctus*, среди флорициклид можно выделить по крайней мере три основные группировки в соответствии с особенностями изменений размеров, формы и характера расчленения осевого канала. Первой из них приближенно соответствуют родовые группы *Lamprosterigma* и *Plummeranteris*, второй — *Floricyclus* и третьей — *Cyclocion*.

Сравнивая диагнозы родов *Lamprosterigma*, *Plummeranteris*, *Floricyclus*, *Cyclocion*, *Plummerantericrinus* и *Acbastaucrinus*, нельзя не заметить, что наряду с общими признаками они имеют и четкие отличительные, присущие только им особенности.

Общие признаки относятся к особенностям строения сочленовных фасеток флорициклид, отражающим общий план их строения и определяющим тип и характер сочленения стеблевых члеников. Они же являются определяющими и диагностирующими для высокоразвитого морфофункционального типа стеблей криноидей палеозоя, который иллюстрирует семейство Floricyclidae. К этим признакам относятся: широкий пятилопастный осевой канал, окаймляющий осевой канал, рельефный кольцевой валик (перилюмен) с зубчатой или шагреневой поверхностью; лигаментное поле с гладкой или шагреневой зернистой поверхностью и ребристая (зубчатая) кайма (зона) периферической части сочленовной фасетки. Эти признаки, вероятно, следует рассматривать как диагностические основные таксономические признаки семейства Floricyclidae.

Отличительные особенности известных родовых групп семейства Floricyclidae относятся к форме и размерам осевого канала, характеру его расчленения, рельефу, размерам и строению поверхности перилюмена и лигаментного поля и характеру ребристости — рельефу радиальных ребер и зубчиков, их длине и числу. Так, род *Floricyclus* имеет осевой канал с длинными булавовидными или пальцевидными лопастями и хорошо развитые зубчатый перилюмен и лигаментное поле. У рода *Cyclocion*, близкого к *Floricyclus* по особенностям строения осевого канала, перилюмен развит слабо, но лигаментное поле распространяется почти на всю площадку сочленовной поверхности члеников. Род *Lamprosterigma* резко отличается от *Floricyclus* и *Cyclocion* прежде всего благодаря широкому осевому каналу со слабо дифференцированными низкими лопастями, что сближает его с родом *Plummeranteris*. В то же время род *Plummeranteris* резко отличен от *Lamprosterigma* хорошо развитым рельефным перилюменом и широким лигаментным полем. Отличительные признаки родов *Floricyclus* и *Acbastaucrinus* относятся к второстепенным в таксономическом отношении особенностям строения стеблевых члеников — их боковой внешней стороне. Род *Plummerantericrinus* практически не отличается от рода *Floricyclus* по особенностям строения осевого канала, перилюмена, лигаментного поля и ребристости.

Диагностические особенности видов флорициклид могут относиться скорее всего лишь к внешней форме стеблевых члеников и продольному

профилю, орнаментации, количественным характеристикам, а также к особенностям строения цирровых ветвлений и корневых образований.

С рассмотренных позиций ниже систематизирован известный материал по флорициклидам, уточнены диагнозы и объем семейства *Floricyclidae*, диагнозы и объем входящих в его состав родов и диагнозы видов. Упорядочены сведения о типовых видах и типовых экземплярах флорициклид и данные о распространении этой группы. Объем семейства Floricyclidae Moore et Jeffords ограничен родами *Lamprosterigma* Moore et Jeffords, *Plummeranteris* Moore et Jeffords, *Floricyclus* Moore et Jeffords и *Cyclocion* Moore et Jeffords. Роды *Acbastaucrinus* и *Plummerantericrinus* (Сизова, 1979, 1983) рассматриваются синонимичными *Floricyclus* и *Plummeranteris*.

Группа Pentamerata Stukalina, 1966
Отряд Angulata Stukalina, 1967
Семейство Floricyclidae Moore et Jeffords, 1968

Членики стеблей ширококанальные, с резко расчлененным пятилопастным осевым каналом. На сочленовных фасетках хорошо развит перилюмен, на поверхности которого располагаются короткие извилистые зубчики или мельчайшие бугорки (гранулы). Всегда присутствует круглая в очертании ареола с гладким или гранулированным полем. На периферической части сочленовных фасеток располагаются рельефные простые радиальные ребра или зубчики.

Состав. *Lamprosterigma* Moore et Jeffords, 1968; *Plummeranteris* Moore et Jeffords, 1968; *Floricyclus* Moore et Jeffords, 1968; *Cyclocion* Moore et Jeffords, 1968.

Распространение. Поздний девон (фамен) — карбон. Преимущественно нижний карбон (визе и серпуховский ярус) и средний карбон (московский ярус). На территории СССР: Казахстан, Южный Урал, Средняя Азия, Забайкалье. Вне СССР: Северная и Южная Монголия, Южный Китай, Северная Америка.

Род *Lamprosterigma* Moore et Jeffords, 1968

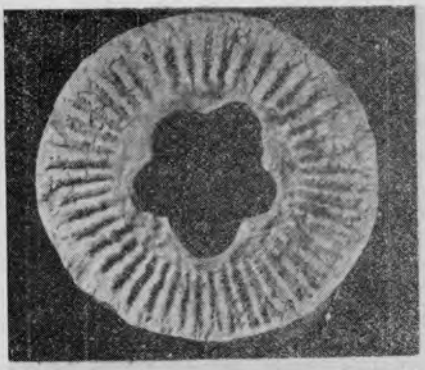
Типовой вид. *L. mirificus* Moore et Jeffords, 1968; средний пенсильваний (демойн) Северной Америки (штат Канзас).

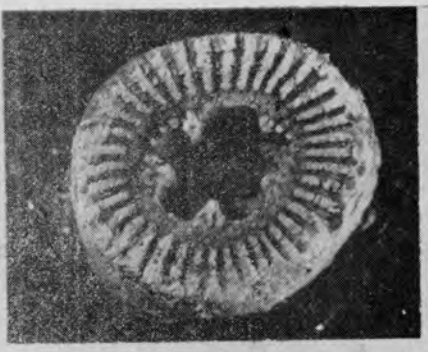
Диагноз. Осевой канал очень широкий, $d_c = {}^1/_3$ D и $> {}^1/_3$ D. Лопасти канала в проксимали и дистали низкие и широкие, с плавными полукруглыми вершинами. Перилюмен очень узкий, тонкий. Ареола развита слабо. Ребра на сочленовных фасетках длинные, постепенно утолщающиеся в дистальном направлении, у края фасеток — дихотомирующие.

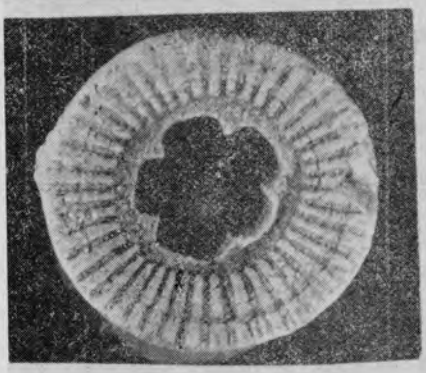
Состав. Кроме типового вида — *L. erathense* Moore et Jeffords, 1968; *L. welleri* (Moore et Jeffords, 1968), *L. parvicostatus* (Sisova, 1983).

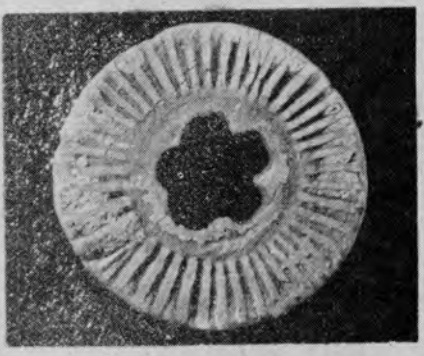
Распространение. Нижний карбон Казахстана. Вне СССР: миссисипий и пенсильваний Северной Америки.

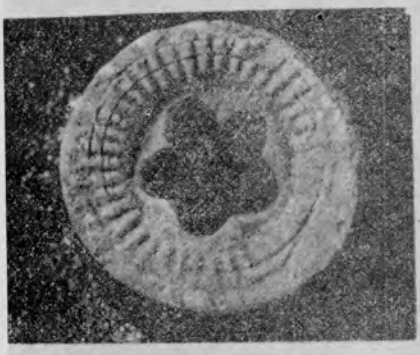
Фиг. 1—8. *Lamprosterigma mirificus* Moore et Jeffords, 1968. 1—4 — экземпляры члеников стеблей одного морфологического ряда: 1 — экз. № 1/12660, проксимальный членик с поверхности сочленения, ×5; 2 — экз. № 2/12660, проксимальный членик с поверхности сочленения, ×5; 3 — экз. № 3/12660, дистальный членик с поверхности сочленения, ×5; 4 — экз. № 4/12660, дистальный членик с поверхности сочленения, ×5; 5—8 — экземпляры члеников стеблей одного морфологического ряда: 5 — экз. № 5/12660, проксимальный членик с поверхности сочленения, ×5; 6 — экз. № 6/12660, проксимальный членик с поверхности сочленения, ×5; 7 — экз. № 7/12660, дистальный членик с поверхности сочленения, ×5; 8 — экз. № 8/12660, дистальный членик с поверхности сочленения, ×5. Южный Казахстан, Северная Бетпак-Дала. Нижний карбон, визе. Сборы Г. Н. Черновой, 1983—1985 гг.

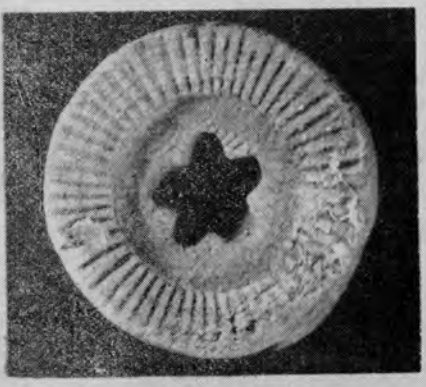

1

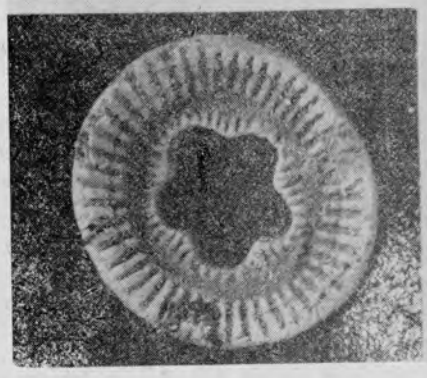

5

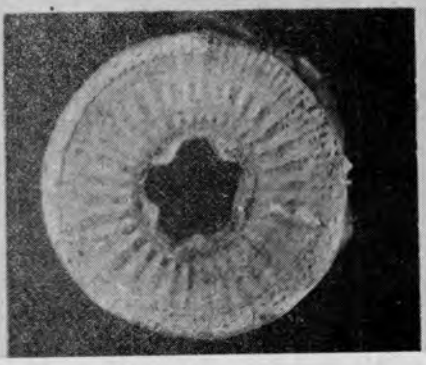

2


6


3


7


4


8

Lamprosterigma mirificus Moore et Jeffords, 1968

Lamprosterigma mirificus, Moore et Jeffords, 1968, p. 79; Дубатолова, 1976, стр. 93.

Голотип. UKPI, Phu 5; средний пенсильваний (демойн) Северной Америки, штат Канзас, местонахождение Phu (Moore et Jeffords, 1968, pl. 25, fig. 10a, b).

Диагноз. Членики стеблей однопорядковые, низкие, боковая поверхность их гладкая, выпуклая. D = 14 мм, h = $^1/_7$ D.

Распространение. Нижний — средний карбон (московский ярус) Казахстана. Средний пенсильваний (демойн) Северной Америки (штат Канзас).

Lamprosterigma erathense Moore et Jeffords, 1968

Lamprosterigma erathense: Moore et Jeffords, 1968, p. 79.

Голотип. UKPI, Рак 15; средний пенсильваний (демойн) Северной Америки, штат Техас, местонахождение Рак (Moore et Jeffords, 1968, pl. 25, fig. 15a, b).

Диагноз. Членики стеблей однопорядковые, низкие, цилиндрической формы. Боковая поверхность их гладкая. D = 20 мм, h = 1/10 D.

Распространение. Средний пенсильваний (демойн) Северной Америки (штат Техас).

Lamprosterigma welleri (Moore et Jeffords, 1968)

Floricyclus welleri: Moore et Jeffords, 1968, p. 77.

Голотип. UKPI, Md 43, нижний миссисипий (осейдж) Северной Америки, штат Кентукки, местонахождение Md (Moore et Jeffords, 1968, pl. 24, fig. 8a, b).

Диагноз. Членики однопорядковые и двухпорядковые, высокие, с гладкой выпуклой боковой поверхностью. Характерны ответвления цирр.

Распространение. Нижний миссисипий (осейдж) Северной Америки (штат Кентукки).

Lamprosterigma parvicostatus (Sisova, 1983)

Floricyclus parvicostatus: Сизова, 1983, стр. 267.

Голотип. Экз. № 8/11955, ЦНИГР музей, Ленинград; нижний карбон, серпуховский ярус, белеутинский горизонт Южного Казахстана (Сизова, 1983, табл. I, фиг. 8).

Диагноз. Членики стеблей двухпорядковые и трехпорядковые, с гладкой выпуклой боковой поверхностью. Характерны ответвления цирр. D = 7,5—11 мм, h = 1/6—1/9 D.

Распространение. Нижний карбон, серпуховский ярус Южного Казахстана.

Род *Plummeranteris* Moore et Jeffords, 1968

Типовой вид. *P. sansaba* Moore et Jeffords, 1968; средний пенсильваний (атока) Северной Америки (штат Техас).

Диагноз. Осевой канал широкий, $d_c = 1/3$ и $< 1/3$ D. Лопасти канала широкие и низкие у проксимальных члеников, узкие и высокие булавовидной формы у дистальных члеников; вершины лопастей полукруглые.

Перилюмен широкий, резкий рельефный. Ареола хорошо развита, $d_c = 1/2$ D. Ребра на сочленовных фасетках короткие, утолщающиеся у края фасеток, иногда дихотомирующие.

Состав. Кроме типового вида — *P. pulcher* (Moore et Jeffords, 1968), *P. hebes* (Moore et Jeffords, 1968), *P. candidus* (Sisova, 1983), *P. leiocauliscens* (J. Dubatolova, 1976).

Распространение. Нижний и средний карбон Казахстана. Вне СССР пенсильваний Северной Америки.

Plummeranteris sansaba Moore et Jeffords, 1968

Plummeranteris sansaba: Moore et Jeffords, 1968, p. 78.

Голотип. UKPI, Peg 3; средний пенсильваний (атока) Северной Америки, штат Техас, местонахождение Peg (Moore et Jeffords, 1968, pl. 24, fig. 10).

Диагноз. Членики стеблей высокие, однопорядковые, с очень выпуклой боковой поверхностью, на которой намечаются крупные бугорки. D = 10—11 мм, h = 1/4 D.

Распространение. Средний пенсильваний (атока) Северной Америки (штат Техас).

Plummeranteris pulcher (Moore et Jeffords, 1968)

Floricyclus pulcher: Moore et Jeffords, 1968, p. 77.

Голотип. UKPI, Phu 1 d; средний пенсильваний (демойн) Северной Америки, штат Канзас, местонахождение Phu (Moore et Jeffords, 1968, pl. 24, fig. 4).

Диагноз. Членики стеблей низкие однопорядковые, цилиндрической формы. Боковая поверхность их гладкая. D = 13 мм, h = 1/1—1/7 D.

Распространение. Средний пенсильваний (демойн) Северной Америки (штат Канзас).

Plummeranteris hebes (Moore et Jeffords, 1968)

Floricyclus hebes: Moore et Jeffords, 1968, p. 77.

Голотип. UKPI, Pak 13; средний пенсильваний (демойн) Северной Америки, штат Канзас, местонахождение Pak (Moore et Jeffords, 1968, pl. 24, fig. 5).

Диагноз. Членики стеблей низкие однопорядковые, с гладкой выпуклой боковой поверхностью. D = 13,5 мм, h = 1/5 D.

Распространение. Средний пенсильваний (демойн) Северной Америки (штат Канзас).

Plummeranteris candidus (Sisova, 1983)

Floricyclus candidus: Сизова, 1983, стр. 268.

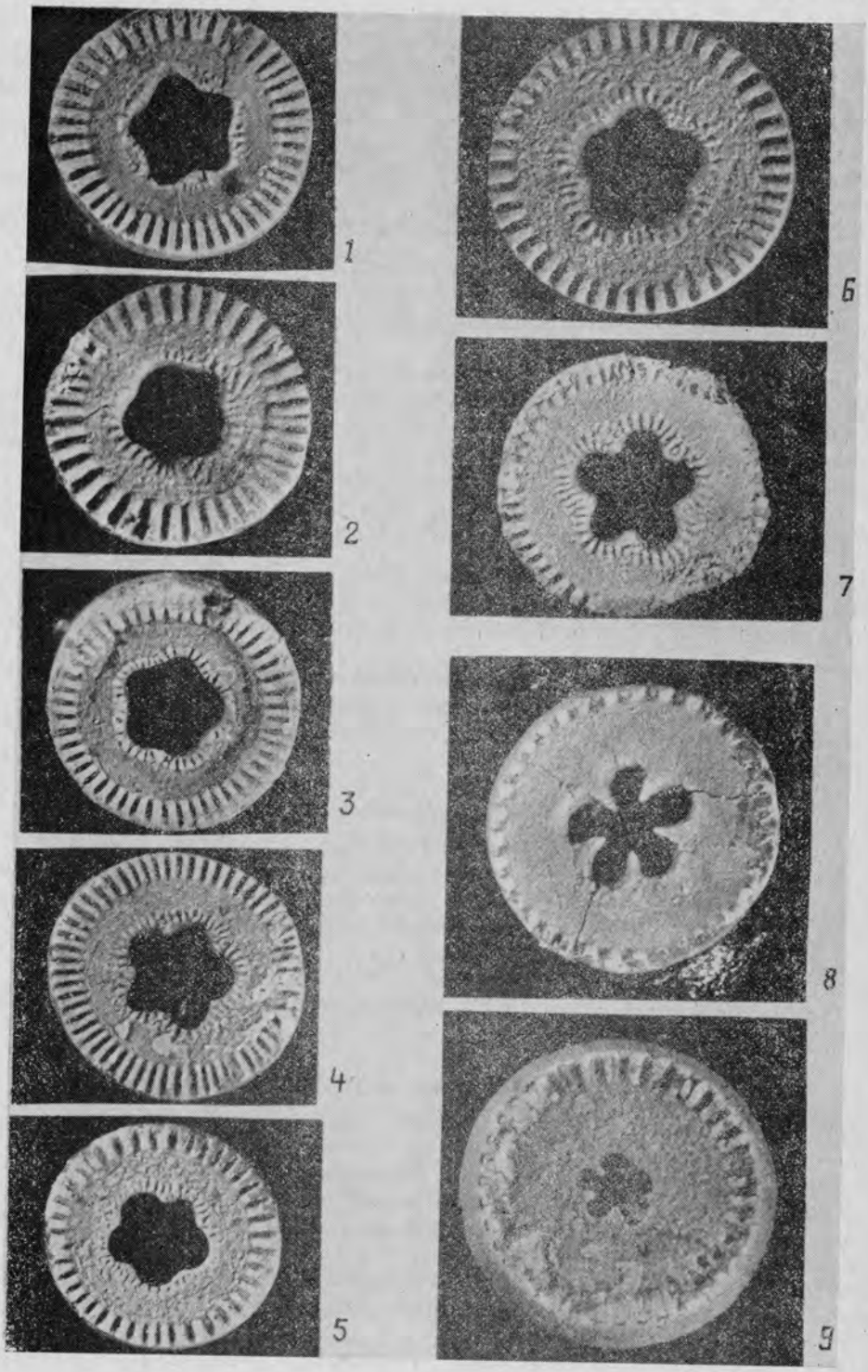
Floricyclus insolitus: Сизова, 1983, стр. 269.

Floricyclus virgalensis: Елтышева, Полярная, стр. 207.

Голотип. Экз. № 10/11955, ЦНИГР музей, Ленинград; нижний карбон, серпуховский ярус, белеутинский горизонт Центрального Казахстана (Сизова, 1983, табл. I, фиг. 10).

Диагноз. Низкие двухпорядковые стеблевые членики цилиндрической формы. Боковая поверхность члеников гладкая. Характерны ветвления цирр. D = 5—7 мм, h = 1/3—1/4 D.

Распространение. Нижний карбон, визе и серпуховский ярус Южного и Центрального Казахстана.


1
2
3
4
5
6
7
8
9

Plummeranteris leiocauliscens (J. Dubatolova, 1978)

Floricyclus leiocauliscens: Дубатолова, 1976, стр. 91.

Голотип. Колл. 513, экз. 8, ЦСГМ, Новосибирск: средний карбон, московский ярус, таскудукская свита, северосаякский горизонт Центрального Казахстана (Дубатолова, 1971, табл. XXIV, фиг. 15).

Диагноз. Членики стеблей низкие двухпорядковые с гладкой выпуклой боковой поверхностью. D = 9—10 мм, h = 1/5—1/6 D.

Распространение. Средний карбон, низы московского яруса Центрального Казахстана.

Род *Floricyclus* Moore et Jeffords, 1968

Типовой вид. *F. hebes* Moore et Jeffords, 1968; средний пенсильваний (демойн) Северной Америки (штат Техас).

Диагноз. Осевой канал широкий, $d_c = 1/3$ и $< 1/3$ D. В проксимали центральный ствол канала широкий, лопасти — широкие и низкие, в дистали центральный ствол канала узкий, лопасти — узкие, длинные, имеют пальцевидную или булавовидную форму. Перилюмен очень широкий, рельефный. Ареола хорошо развита, $d_c = 1/3$ D и 1/2 D. По краю сочленовных фасеток располагаются широкие короткие зубчики.

Состав. Кроме типового вида — *F. angustimargo* Moore et Jeffords, 1968; *F. kansasensis* Moore et Jeffords, 1968; *F. granulosus* Moore et Jeffords, 1968; *F. martynovae* (Sisova, 1983); *F. kazangapicus* Sisova, 1983; *F. paratus* (Sisova, 1983); *F. akbastauensis* (Sisova, 1979); *F. virgalensis* (Sisova et Stukalina, 1973); *F. kungesaensis* J. Dubatolova, 1976; *F. pulverlus* (J. Dubatolova et Shao, 1959); *F. kuangsinensis* (J. Dubatolova et Shao, 1959); *F. expressus* (J. Dubatolova et Shao, 1959); *Floricyclus bobrovi* Stukalina, sp. nov.

Распространение. Верхний девон (фамен) — средний карбон Центрального Казахстана, нижний карбон Южного Урала, Средней Азии и Забайкалья. Вне СССР: средний и верхний пенсильваний Северной Америки, нижний и средний карбон Южного Китая и Монголии.

Floricyclus angustimargo Moore et Jeffords, 1968

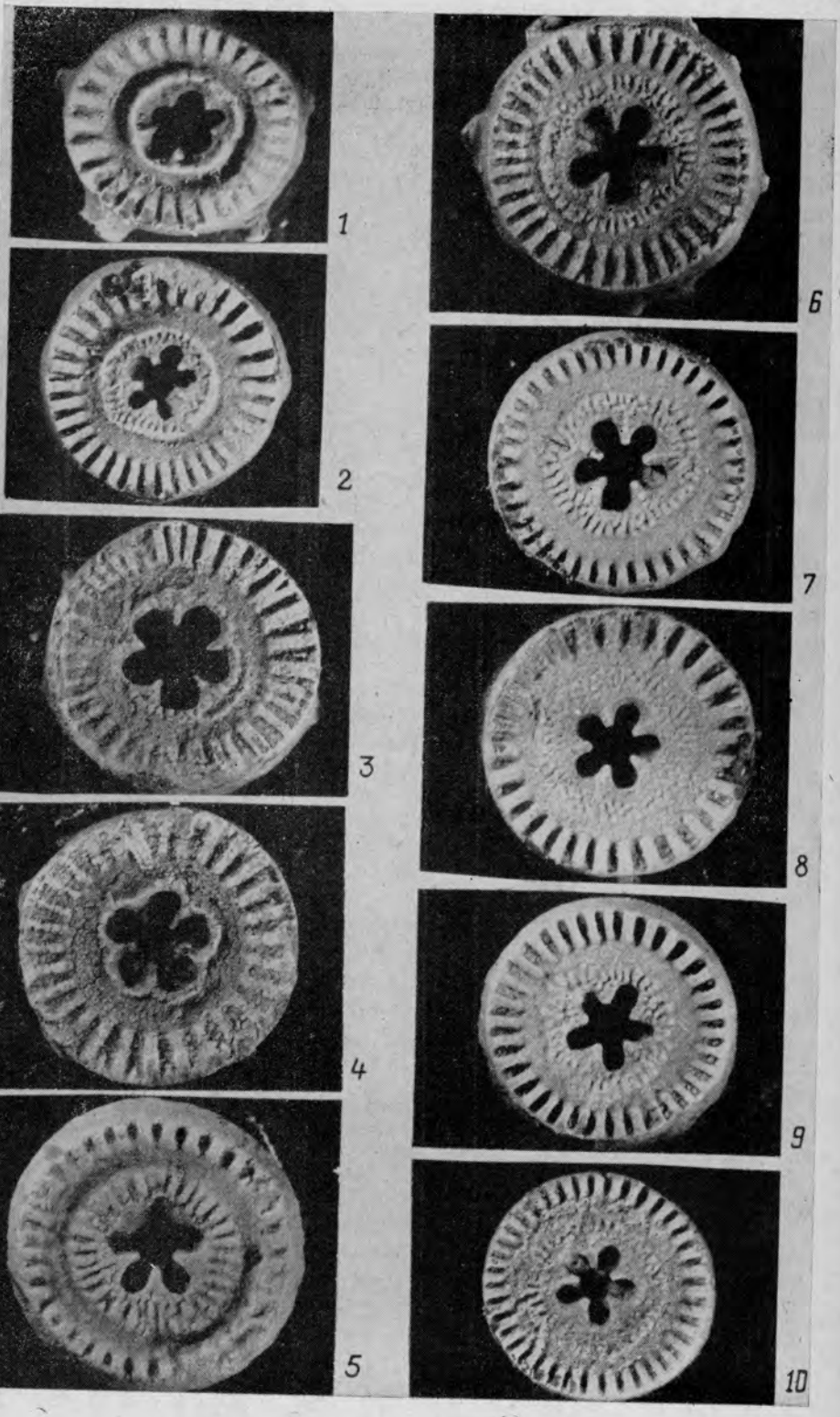
Floricyclus angustimargo: Moore et Jeffords, 1968, p. 77.

Голотип. UKPI, Piw 2; средний пенсильваний (демойн) Северной Аме-

---

Фиг. 1—7. *Plummeranteris candidus* (Sisova, 1983). 1—5 — экземпляры члеников стеблей одного морфологического ряда: 1 — экз. № 16/12660, проксимальный членик с поверхности сочленения, ×5; 2 — экз. № 17/12660, проксимальный членик с поверхности сочленения, ×5; 3 — экз. № 18/12660, проксимальный членик с поверхности сочленения, ×5; 4 — экз. № 19/12660, дистальный членик с поверхности сочленения, ×5; 5 — экз. № 20/12660, дистальный членик с поверхности сочленения, ×5. 6, 7 — экземпляры члеников стеблей одного морфологического ряда: 6 — экз. № 21/12660, проксимальный членик с поверхности сочленения, ×5; 7 — экз. № 22/12660, дистальный членик с поверхности сочленения, ×5. Южный Казахстан, Северная Бетпак-Дала. Нижний карбон, визе. Сборы Г. Н. Черновой, 1983—1985 гг.

Фиг. 8, 9. *Cyclocion distinctus* Moore et Jeffords, 1968. 8, 9 — экземпляры члеников одного морфологического ряда: 8 — экз. № 29/12660, проксимальный членик с поверхности сочленения, ×5; 9 — экз. № 30/12660, дистальный членик с поверхности сочленения, ×5. Южный Казахстан, Северная Бетпак-Дала. Нижний карбон, визе. Сборы Г. Н. Черновой, 1983—1985 гг.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

рики, штат Колорадо, местонахождение Piw (Moore et Jeffords, 1968, pl. 24, fig. 2).

Диагноз. Однопорядковые членики с гладкой выпуклой боковой поверхностью. D = 10 мм, h = 1/4—1/5 D.

Распространение. Средний пенсильваний (демойн) Северной Америки (штат Колорадо).

Floricyclus kansasensis Moore et Jeffords, 1968

Floricyclus kansasensis: Moore et Jeffords, 1968, p. 77.

Голотип. UKPI, Phu 1c, средний пенсильваний (демойн) Северной Америки, штат Канзас, местонахождение Phu (Moore et Jeffords, 1968, pl. 24, fig. 9).

Диагноз. Высокие однопорядковые членики с выпуклой боковой поверхностью, гранулированной мельчайшими бугорками. D = 7—8 мм, h = 1/4 D.

Распространение. Средний пенсильваний (демойн) Северной Америки (штат Канзас).

Floricyclus granulosus Moore et Jeffords, 1968

Floricyclus granulosus: Moore et Jeffords, 1968, p. 77.

Голотип. UKPI, Pba 4, верхний пенсильваний (верджил) Северной Америки, штат Техас, местонахождение Pba (Moore et Jeffords, 1968, pl. 24, fig. 1).

Диагноз. Членики высокие однопорядковые с очень выпуклой боковой поверхностью. Характерны ветвления цирр. D = 7—8 мм, h = 1/4—1/5 D.

Распространение. Верхний пенсильваний (верджил) Северной Америки (штат Техас).

Floricyclus martynovae (Sisova, 1983)

Acbastaucrinus? martynovae: Сизова, 1983, стр. 264.

Acbastaucrinus quinqueangularis: Сизова, 1983, стр. 263.

Голотип. Экз. № 3/11955, ЦНИГР музей, Ленинград; верхний девон, фамен, сульциферовый горизонт Центрального Казахстана (Сизова, 1983, табл. I, фиг. 3).

Диагноз. Членики пятиугольные в очертании, трехпорядковые, с выпуклой боковой поверхностью. Нодали очень высокие, $h_n = 1/2$ D. Нижний край члеников нависающий, орнаментированный мелкими бугорками, равномерно распределяющимися по окружности члеников. D = 3—4 мм.

Фиг. 1—10. *Floricyclus paratus* (Sisova, 1983). 1, 2 — экземпляры члеников стеблей одного морфологического ряда: 1 — экз. № 33/12660, проксимальный членик с поверхности сочленения, ×5; 2 — экз. № 34/12660, дистальный членик с поверхности сочленения, ×5; 3—8 — экземпляры члеников одного морфологического ряда: 3 — экз. № 35/12660, проксимальный членик с поверхности сочленения, ×5; 4 — экз. № 36/12660, проксимальный членик с поверхности сочленения, ×5; 5 — экз. № 37/12660, дистальный членик с поверхности сочленения, ×5; 6 — экз. № 38/12660, дистальный членик с поверхности сочленения ×5; 7 — экз. № 29/12660, дистальный членик с поверхности сочленения, ×5; 8 — экз. № 40/12660, дистальный членик с поверхности сочленения, ×5; 9, 10 — экземпляры члеников одного морфологического ряда: 9 — экз. № 41/12660, дистальный членик с поверхности сочленения, ×5; 10 — экз. № 42/12660, дистальный членик с поверхности сочленения. ×5. Южный Казахстан, Северная Бетпак-Дала. Нижний карбон, визе. Сборы Г. П. Черновой, 1983—1985 гг.

Распространение. Верхний девон, фамен, сульциферовый горизонт Казахстана.

Floricyclus kazangapicus Sisova, 1983

Floricyclus kazangapicus: Сизова, 1983, стр. 265.
Floricyclus kotasensis: Сизова, 1983, стр. 266.
Голотип. Экз. № 4/11955, ЦНИГР музей, Ленинград; нижний карбон, турне, кассинский горизонт Южного Казахстана (Сизова, 1983, табл. I, фиг. 4).
Диагноз. Членики трех- и четырехпорядковые, с очень выпуклой боковой поверхностью, орнаментированной мелкими бугорками. Членики имеют цирровые ветвления. D=4—5,2 мм, h=1/—1/4 D.
Распространение. Нижний карбон, турне, кассинский горизонт и низы русаковского горизонта Южного Казахстана.

Floricyclus paratus (Sisova, 1983)

Plummerantericrinus paratus: Сизова, 1983, стр. 271.
Голотип. Экз. № 14/11955, ЦНИГР музей, Ленинград; нижний карбон, серпуховский ярус, белеутинский горизонт Южного Казахстана (Сизова, 1983, табл. I, фиг. 14).
Диагноз. Членики высокие, однопорядковые, с выпуклой боковой поверхностью, скульптированной редкими конусообразными бугорками. D=6—8,5 мм, h=$^1/_2$—$^1/_3$ D.
Распространение. Нижний карбон, визе и серпуховский ярус, дальненский и белеутинский горизонты Центрального и Южного Казахстана.

Floricyclus acbastauensis (Sisova, 1979)

Acbastaucrinus acbastauensis: Сизова, 1973, стр. 167.
Acbastaucrinus undosus: Сизова, 1973, стр. 169.
Голотип. Экз. № 1/11572, ЦНИГР музей, Ленинград; верхний девон, фамен, сульциферовый горизонт Восточного Казахстана (Сизова, 1973, табл. I, фиг. 1).
Диагноз. Членики трех- и четырехпорядковые. Нодали имеют нависающий нижний край, орнаментированный бугорками. D=2,5—5 мм,
Распространение. Верхний девон, фамен, сульциферовый и симоринский горизонты Казахстана.

Floricyclus virgalensis (Sisova et Stukalina, 1973)

Pentagonocyclicus virgalensis: Стукалина, 1973, стр. 47.
Голотип. Экз. № 64/9707, ЦНИГР музей, Ленинград, средний карбон, харашибирская? свита, Забайкалье (Стукалина, 1973, табл. VI, фиг. 5).
Диагноз. Членики стеблей низкие, однопорядковые, с гладкой слабовыпуклой боковой поверхностью. D=6—7 мм, h=$^1/_8$—$^1/_9$ D.
Распространение. Нижний и средний карбон Забайкалья и Северной Монголии.

Floricyclus kungesaensis J. Dubatolova, 1976

Floricyclus kungesaensis: Дубатолова, 1976, стр. 93.

Голотип. Колл. 513, экз. 9, ЦСГМ, Новосибирск; средний карбон, московский ярус, северосаякский горизонт Центрального Казахстана (Дубатолова, 1976, табл. XXIV, фиг. 14).

Диагноз. Членики стеблей высокие, двухпорядковые, с гладкой выпуклой боковой поверхностью. D=8 мм, h=$^1/_4$ D.

Распространение. Средний карбон, низы московского яруса, северосаякский горизонт Центрального Казахстана (Северо-Восточного Прибалхашья).

Floricyclus pulverlus (J. Dubatolova et Shao, 1959)

Pentagonocyclicus pulverlus: Дубатолова, Шао Цзе, 1959, стр. 58.

Голотип. Экз. 22-Ву 005-11, верхи нижнего карбона, Южный Китай, провинция Гуандун, уезд Яншан, к СЗ в 1 км от Зюцайшуй (Дубатолова, Шао Цзе, 1959, табл. I, фиг. 2).

Диагноз. Членики круглые в очертании, трехпорядковые, с выпуклой боковой поверхностью. На боковой поверхности члеников располагаются три ряда мелких редких бугорков. Характерны цирровые ветвления. D=7—8 мм.

Распространение. Верхи нижнего карбона и низы среднего карбона Южного Китая.

Floricyclus kuangsinensis (J. Dubatolova et Shao, 1959)

Pentagonocyclicus kuangsinensis: Дубатолова, Шао Цзе, 1959, стр. 59.

Голотип. Экз. 2158-А/21-3, нижний карбон, визейский ярус, Южный Китай, провинция Гуанси, уезд Фуцзун, к ЮЗ в 60 км от Чжанцин (Дубатолова, Шао Цзе, 1959, табл. I, фиг. 3).

Диагноз. Членики круглые в очертании, двух- или трехпорядковые, с гладкой слабовыпуклой боковой поверхностью. D=9,6—12 мм.

Распространение. Нижний карбон, визейский ярус Южного Китая.

Floricyclus expressus (J. Dubatolova et Shao, 1959)

Pentagonocyclicus expressus: Дубатолова, Шао Цзе, 1959, стр. 59.

Голотип. Экз. 22-Ву 005-16, верхи нижнего и среднего карбона, Южный Китай, провинция Гуандун, уезд Яншан, к СЗ в 1 км от Зюцайшуй (Дубатолова, Шао Цзе, 1959, табл. 1, фиг. 4).

Диагноз. Членики круглые в очертании, трехпорядковые, с гладкой слабовыпуклой боковой поверхностью. D=8 мм.

Распространение. Верхи нижнего карбона и низы среднего карбона Южного Китая.

Род *Cyclocion* Moore et Jeffords, 1968

Типовой вид. *C. distinctus* Moore et Jeffords, 1968; верхний миссисипий (честер) Северной Америки (штат Иллинойс).

Диагноз. Осевой канал пятилопастный, сильно расчлененный. Осевой канал в проксимали и дистали имеет узкий центральный ствол, лопасти канала узкие, расширяющиеся в дистальном направлении, имеют пальцевидную или булавовидную форму. Перилюмен едва заметный. Глад-

кое лигаментное поле (ареола) очень широкое, распространяется почти на всю поверхность сочленовных фасеток. По краю сочленовных фасеток располагаются очень короткие зубчики.

Состав. Типовой вид.

Распространение. Нижний карбон (визе) Центрального Казахстана. Верхний миссисипий Северной Америки.

Cyclocion distinctus Moore et Jeffords, 1968

Cyclocion distinctus Moore et Jeffords, 1968, p. 78.

Голотип. UKPI Mey 1a, верхний миссисипий (честер) Северной Америки, штат Иллинойс, местонахождение Мey (Moore et Jeffords, 1968, pl. 24, fig. 15).

Диагноз. Низкие двух- и трехпорядковые членики, с гладкой выпуклой боковой поверхностью. Характерна отчетливая сизигиальная линия. D=5—7 мм, h=$^1/_8$—$^1/_{10}$ D.

Распространение. Нижний карбон (визе — серпуховский ярус) Казахстана. Верхний миссисипий (честер) Северной Америки (штат Иллинойс).

ЛИТЕРАТУРА

Дубатолова Ю. А., Шао Цзе. Стебли морских лилий каменноугольных, пермских и триасовых отложений Южного Китая // Acta Paleontologica Sinica. 1959. Vol. 7, № 1. P. 41—73.

Дубатолова Ю. А. Тип Echinodermata // Прибалхашье — переходная зона биогеографических поясов позднего карбона. Труды ИГиГ СО АН СССР, вып. 285. М.: Наука, 1976. С. 81—98.

Елтышева Р. С., Полярная Ж. А. Crinoidea (Морские лилии) // Атлас каменноугольных отложений Урала. Труды ВНИГРИ, вып. 383. М.: Недра, 1975. С. 204—207.

Стукалина Г. А. О принципах классификации стеблей древних морских лилий // Палеонтологический журнал. 1966. № 3. С. 94—102.

Стукалина Г. А. Позднепалеозойские морские лилии Забайкалья и Монголии // Записки Забайкальского филиала Геогр. общества СССР, вып. 64. Стратиграфия и палеонтология осадочных геологических формаций Забайкалья. Чита, 1973. С. 16—55.

Сизова Е. Н. Флорициклиды позднего девона Восточного Казахстана и Средней Азии // Ежегодник ВПО, т. XXII. Л., 1979. С. 166—172.

Сизова Е. Н. О некоторых флорициклидах девона Центрального и Южного Казахстана (криноидеи) // Ежегодник ВПО, т. XXVI. Л., 1983. С. 263—275.

Moore R. C., Jeffords R. M. Classification and nomenclature of fossil crinoids based on studies of dissociated parts of their columns // Paleont. Contribut. Univ. Kansas, 1968. Art. 9, Ser. 46. P. 1—86.

Simon P. R., Geizer H. N. A pluricolumnal assemblage from the Ames Limestone in Eastern Ohio // Compass Earth Science Journal Sigma Gamma Epsilon. 1976. Vol. 53, N 3. P. 85—99.

Химико-металлургический институт
АН КазССР, Караганда
Всесоюзный научно-исследовательский
геологический институт, Ленинград

ON THE SYSTEMATICS OF THE LATE PALEOZOIC CRINOIDS OF THE FAMILY FLORICYCLIDAE

G. N. Chernova, G. A. Stukalina

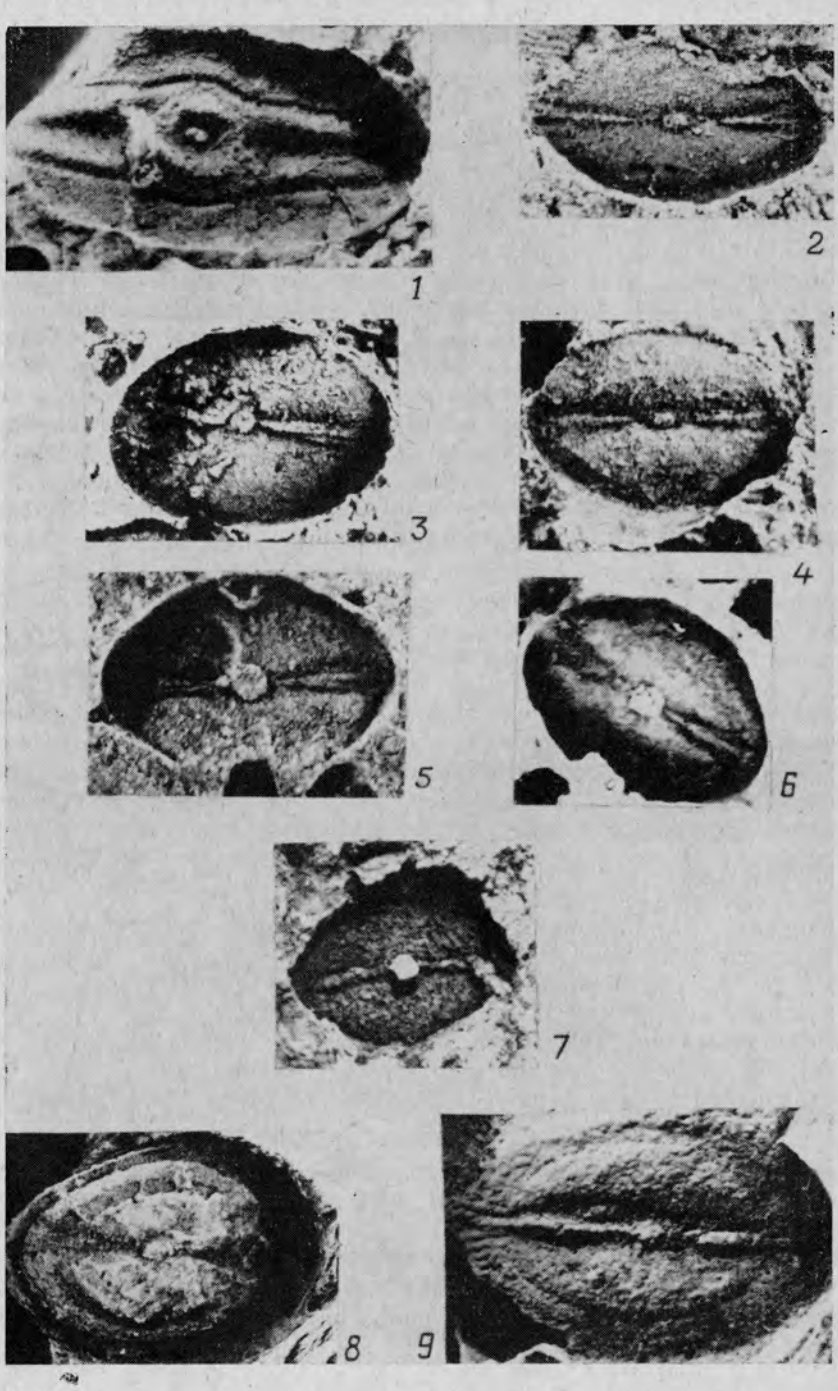
Floricyclids, initially recorded from the Carboniferous of America, are also known from the USSR, from Transbaikal area, Altai, Southern Tien Shan, Kazakhstan and Southern Urals. The revision of the collections of floricyclids (solely stems) and the study of the new material (from the Visean of Betpak-Dala in Kazakhstan) permitted to improve the diagnoses of the families, genera and species.

Diagnostic features of the family Floricyclidae are a broad pentalobate axial canal, an indented perilumen, shagreen-surfaced crenulate ligamentary field. The generic features are the shape and size of the axial canal, type of its subdivision, relief and disposition of the perilumen and ligamentary field, relief, length and number of crenulae. The diagnostic features of the species are the shape of stem columnals, their longitudinal profile, type of ornamentation, quantitative and morphological features of cirrial branches and holdfast formations. Four genera *Lamprosterigma, Plummeranteris, Floricyclus, Cyclocion* are included into the family Floricyclidae. The generic names *Acbastaucrinus* Sisova and *Plummerantericrinus* are considered to be synonymous to *Floricyclus* and *Plummerarteris,* respectively.

Chemistry-Metallurgy Institute, Acad. Sci. Kaz. SSR, Karaganda
All-Union Geological Research Institute, Leningrad

Материал. Пять отпечатков члеников хорошей сохранности.

Описание. Членики удлиненно-овального или почти ромбического очертания. Диаметр члеников по короткой оси примерно в полтора раза меньше длинного диаметра. Боковая поверхность равномерно выпуклая.



Осевой канал точечный, эллипсовидной формы. Фульклярный гребень узкий, расширяющийся к периферическому краю члеников. Поверхность расширяющихся участков фульклярного гребня покрыта тонкими радиальными зубчиками, 4—5 пар таких же зубчиков наблюдается у некоторых экземпляров и на сочленовной поверхности у окончаний фульклярного гребня. Широкие сильновогнутые в центральной части лигаментные ямки оконтурены широкими концентрическими выпуклыми валиками.

Размеры (мм): диаметр члеников по длинной оси — 7—12,5, по короткой — 4,5—8, высота члеников — 1,5—2.

Сравнение. Присутствие характерных концентрических валиков на сочленовной поверхности члеников резко отличает описываемый вид от всех известных представителей рода *Platycrinites* (s. l.). Близких форм не имеет.

Местонахождение. Восточное Забайкалье, Среднее Пригазимурье, падь Малая и Средняя Кулинда. Нижний карбон, газимурозаводская свита. Сборы С. М. Синица, А. В. Куриленко, 1983 г., обн. 304, 2025.



Рис. 2. Схематическое изображение стеблевых члеников *Platycrinites? gazimuricus* sp. nov. (см. табл., фиг. 9 и 8).

Platycrinites? subtuberosus Stukalina, 1973
Табл., фиг. 2—7; рис. 3

Platycrinites? subtuberosus: Стукалина, 1973, с. 33, табл. III, фиг. 11.
Голотип. Экз. № 27/9707, ЦНИГР музей, Ленинград; Северная Монго-

---

Фиг. 1. *Platycrinites? donicus* Kurilenko, sp. nov. 1 — голотип № 1/12506, поверхность сочленения членика, ×7. Восточное Забайкалье, Кличкинский хребет, район с. Доно, падь Ондруча. Нижний карбон, верхи яковлевской свиты. Сборы Биостратиграфической партии, ПГО «Читагеология», 1984 г.

Фиг. 2—7. *Platycrinites? subtuberosus* Stukalina. 2 — экз. № 2/12506, поверхность сочленения членика, ×6,5. Восточное Забайкалье, Среднее Пригазимурье, падь Средняя Кулинда. Нижний карбон, газимурозаводская свита. Сборы А. В. Куриленко, 1983 г.; 3 — экз. № 3/12506, поверхность сочленения членика, ×8; 4 — экз. № 4/12506, поверхность сочленения членика, ×9. Восточное Забайкалье, Кличкинский хребет, район с. Доно, падь Ондруча. Нижний карбон, верхи яковлевской свиты. Сборы Биостратиграфической партии, ПГО «Читагеология», 1984 г.; 5 — экз. № 5/12506, поверхность сочленения членика, ×7; 6 — экз. № 6/12506, поверхность сочленения членика, ×6; 7 — экз. № 7/12506, поверхность сочленения членика, ×7,5. Восточное Забайкалье, Среднее Пригазимурье, падь Котиха. Нижний карбон, газимурозаводская свита. Сборы А. В. Куриленко, 1986 г.

Фиг. 8—9. *Platycrinites? gazimuricus* Kurilenko, sp. nov. 8 — голотип № 8/12506, поверхность сочленения членика, ×5. Восточное Забайкалье, Среднее Пригазимурье, падь Малая Кулинда; 9 — экз. № 9/12506, поверхность сочленения членика, ×7. Падь Средняя Кулинда. Нижний карбон, газимурозаводская свита. Сборы С. М. Синица, А. В. Куриленко, 1983 г.

лия, Хантай-Хэнгейский прогиб, междуречье Толы-Орхона; верхи нижнего карбона.

Материал. Около ста члеников хорошей сохранности, представленных преимущественно отпечатками.

Описание. Членики мягкого овального очертания, однопорядковые. Диаметр члеников по длинной оси в полтора раза превышает диаметр по короткой. Боковая поверхность члеников слегка выпуклая, на срединной линии члеников располагаются мелкие бугорки. Осевой канал стеблей точечный. Основную часть поверхности сочленения занимают слабовогнутые лигаментные ямки. Фулькларный гребень низкий и очень узкий в центральной части, по направлению к краю резко расширяется. Поверхность фулькларного гребня состоит из двух радиальных ребер, разделенных тонкой бороздкой.

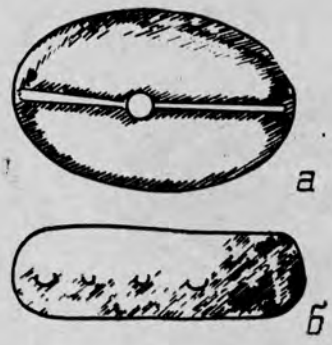


Рис. 3. Схематическое изображение стеблевых члеников *Platycrinites? subtuberosus* Stukalina, ×3.

Размеры (мм): диаметр члеников по длинной оси — 4—6, по короткой — 2,5—4, высота члеников — 1.

Сравнение. По особенностям строения, относящимся к сочленовной и боковой поверхностям члеников и их размерам, описываемые формы можно рассматривать в составе вида *P.? subtuberosus* Stukalina, 1973, распространенного в нижнем карбоне Северной и Южной Монголии (Стукалина, 1973, с. 33, табл. III, фиг. 11). От монгольских форм этого вида описываемые формы отличаются незначительно лишь меньшей высотой члеников. Некоторое сходство *Platycrinites? subtuberosus* Stuk. обнаруживает с видом *Platycrinites? laevis* Miller, 1821, описанным из нижнего карбона (визе) Южного Урала (Елтышева, Полярная, 1975, с. 205, табл. 95, фиг. 1, 2). Резко отличается от него строением фулькларного гребня.

Распространение. Нижний карбон (визе—серпуховский ярус) Северной и Южной Монголии. Нижний карбон Забайкалья.

Местонахождение. Восточное Забайкалье. Среднее Пригазимурье, пади Средняя Кулинда и Котиха. Нижний карбон, газимурозаводская свита. Сборы А. В. Куриленко, 1983, 1986 гг., обн. 2025, 2135. Кличкинский хребет, район с. Доно, падь Ондруча. Нижний карбон, верхи яковлевской свиты. Сборы Биостратиграфической партии ПГО «Читагеология», 1984 г., обн. 4014.

ЛИТЕРАТУРА

Дубатолова Ю. А. Тип Echinodermata // Прибалхашье. — Переходная зона биогеографических поясов позднего карбона. Труды ИГиГ СО АН СССР, вып. 285. М.: Наука, 1976. С. 81—98.

Елтышева Р. С., Полярная Ж. А. Crinoidea (Морские лилии) // Палеонтологический атлас каменноугольных отложений Урала. Л.: Недра, 1975. С. 204—207.

Сизова Е. Н. Новые каменноугольные платикринитесы Казахстана // Ежегодник ВПО, т. XXIV. Л.: Наука, 1981. С. 205—214.

Скорописцева Л. Е. Позднепалеозойские морские лилии советской и зарубежной Арктики // Уч. зап. НИИГА. Палеонтология и стратиграфия, вып. 25. Л., 1969. С. 30—57.

Стукалина Г. А. Позднепалеозойские морские лилии Забайкалья и Монголии // Стратиграфия и палеонтология осадочных геологических формаций Забайкалья. Чита, 1973. С. 16—54.

Стукалина Г. А., Шишкина Г. Р. Первые находки криноидей в карбоне бассейна р. Уда (Дальний Восток) // Ежегодник ВПО, т. XXVIII. Л.: Наука, 1985. С. 281—285.

Яковлев Н. Н., Иванов А. П. Морские лилии и бластоидеи каменноугольных и пермских отложений СССР // Труды ВСЕГЕИ, нов. сер., т. II. М.: Госгеолтехиздат, 1956. С. 1—141.

Moore R. C. Platycrinid columnals in Lower Permian Limestone of Western Texas // Journal of Paleontology, 1952, vol. 13, N 2. P. 228—229.

Moore R. C. and Jeffords R. M. Classification and nomenclature of fossil crinoids based on studies of dissociated parts of their columns // Paleont. Contribut. Univ. Kansas, 1968. Art. 9. Ser. 46. P. 1—86.

Производственно-геологическое объединение «Читагеология», Чита

NEW PLATYCRINITIDAE FROM THE LOWER CARBONIFEROUS OF EASTERN TRANSBAIKAL AREA

A. V. Kurilenko

New data on the Carboniferous crinoids of the Eastern Transbaikal area enable to draw more precise conclusions about their systematic composition and stratigraphic range. Among the crinoid assemblages, Platycrinitidae receive the greatest attention, being most often represented by stem columnals, which are easily distinguished. The author gives their systematization and a key for the definition of *Platycrinites* stems. The paper describes *Platycrinites? donicus* sp. n., *P. gazimuricus* sp. n. and *P. subtuberosus* Stukalina.

Geological Producing Enterprise "Chitageologia", Chita

СВОЕОБРАЗНЫЕ ПРИКРЕПИТЕЛЬНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ МОРСКИХ ЛИЛИЙ ИЗ ОРДОВИКА ЭСТОНИИ

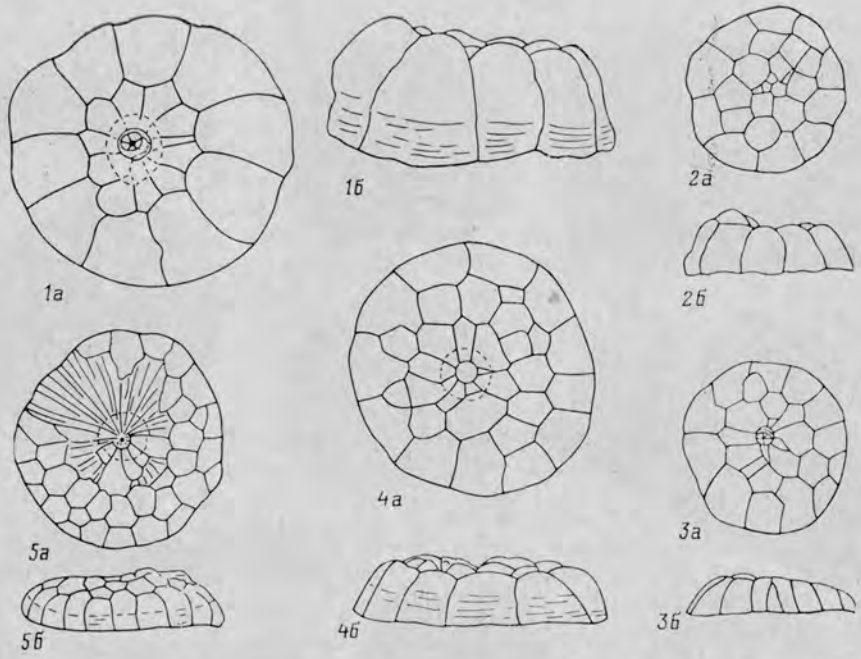
Л. М. ХИНТС, С. В. РОЖНОВ, А. Н. СОЛОВЬЕВ

В средне- и верхнеордовикских отложениях Эстонии нами было найдено двенадцать многотаблитчатых прикрепительных образований, оказавшихся весьма сходными с таковыми из ордовика Северной Америки, где они были впервые описаны Д. Холлом (Hall, 1866) под названием *Lichenocrinus*. Морфология этих прикрепительных образований столь необычна, что автор первоописания принял их за «тело» паразитической морской лилии, прикреплявшейся к раковинам или скелетам других животных.

Необычность этих образований заключается в следующем: 1) свод из многоугольных табличек, располагающихся концентрическими венчиками, опирается на единую базальную пластинку, обычно приставшую к какому-либо твердому субстрату; 2) таблички окружают довольно значительную полость, разделенную многочисленными радиально расположенными септами нескольких порядков; 3) в центре прикрепительного образования имеется кратеровидное углубление, из центра которого выходит узкий пятираздельный стебелек, диаметр которого в 10—20 раз меньше диаметра всего образования. Этот стебелек Холл (Hall, 1866) трактовал как хоботок или анальную трубку других криноидей.

В настоящее время эта версия полностью оставлена и всеми исследователями разделяется мнение, что эти многотаблитчатые тела являются прикрепительными образованиями морских лилий, от которых отходил стебелек. Более того, Д. Уорн и Н. Стримпл (Warn, Strimple, 1977), основываясь на совместном нахождении этих прикрепительных образований и известных чашечек, показали, что они принадлежат представителям цинциннатикринид и гомокринид. В дальнейшем Д. Брауэр и Д. Вейнус (Brower, Veinus, 1978) пришли к выводу, что они могут принадлежать и другим группам криноидей. Поскольку стало ясно, что они не принадлежат одному роду, то название *Lichenocrinus* лучше не употреблять. Р. Левис (Lewis, 1982) выделил их в единый морфотип 1D среди восьми выявленных им морфотипов прикрепительных образований ордовикских иглокожих свиты Бромайд.

Указанные образования, происходящие из Эстонии, прикреплены к раковинам брахиопод, и лишь одно, видимо, было неприкрепленным (рис., табл.). Одиннадцать экземпляров [3 из скважины Вооре (№ 1081) и 8 из карьера Вазалемма] приурочены к околобиогермным фациям среднего ордовика (лехтметсаская пачка кейлаского горизонта). Экземпляры из скв. Вооре имеют диаметр от 3 до 10 мм и высоту от 1 до 4 мм. Их характерная особенность — значительная упорядоченность в расположении табличек, образующих два концентрических венца. Таблички внешнего венца более крупные, с вертикально расположенными нижними частями, на которых хорошо видны линии нарастания. Число табличек в каждом венце от 10 до 13. Правильность расположения иногда



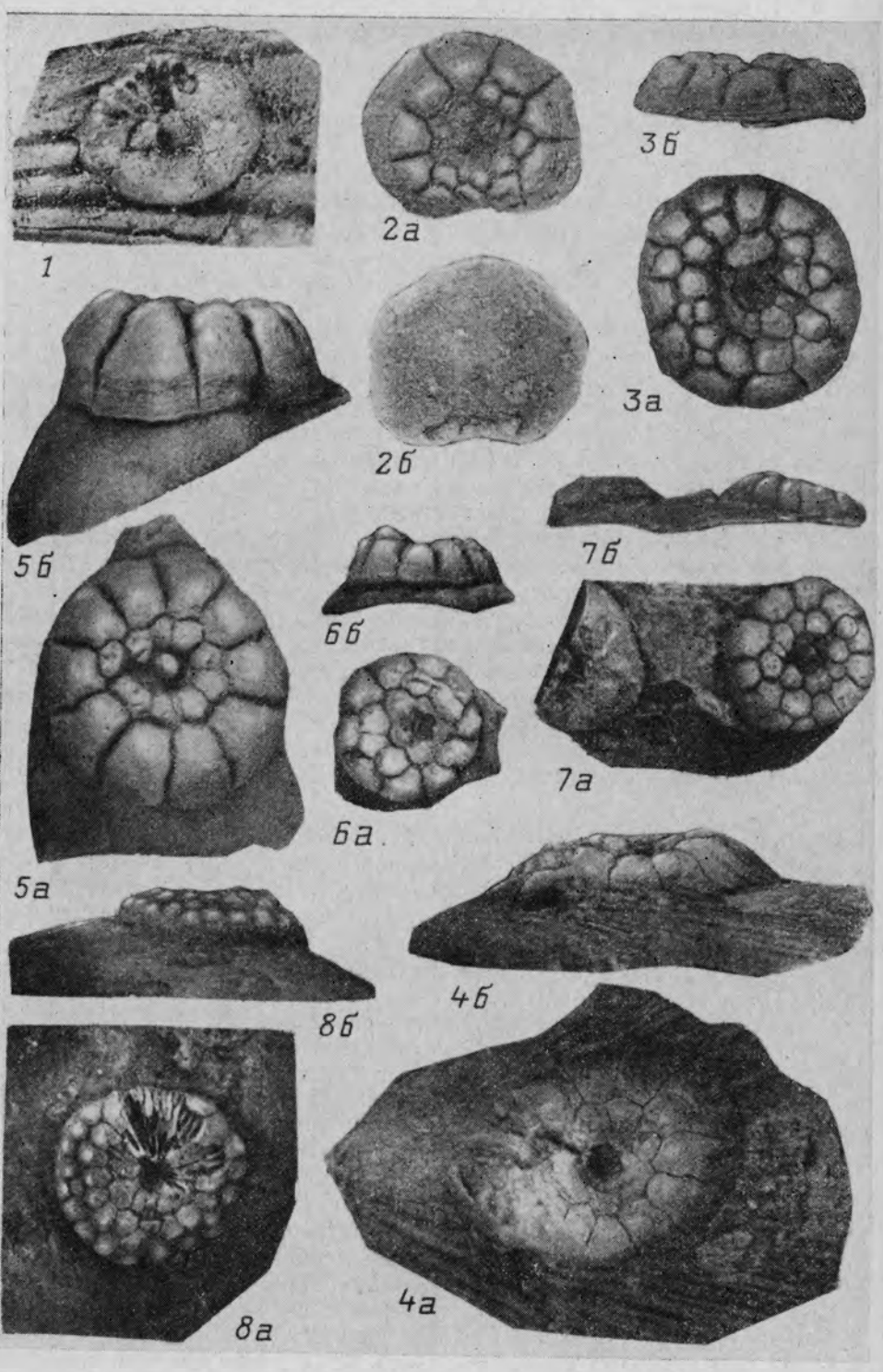
Многотаблитчатые прикрепительные образования морских лилий из среднего и верхнего ордовика Эстонии: 1 — экз. Ес 1924, 2 — экз. Ес 1923; 3 — экз. Ес 1925, скв. Вооре (№ 1081), гл. 11,0 м, средний ордовик, кейлаский горизонт, лехтметсаская пачка; 4 — экз. ПИН 4125/368, карьер близ пос. Вазалемма, верхи кейлаского горизонта; 5 — экз. Ес 1926, пос. Пийрсалу, верхний ордовик, пиргуский горизонт, адилаская свита. *а* — вид сверху, *б* — вид сбоку (коллекция ИГ АН ЭССР).

несколько нарушается вклинивающимися дополнительными табличками. В кратеровидном углублении центральной части находится место сочленения со стеблем, диаметр которого менее 1 мм. Стебель имеет пятиугольное очертание и пятиугольный центральный канал, углы которого примыкают к швам между пентамерами.

Восемь экземпляров из карьера Вазалемма имеют диаметр не более 10 мм. По морфологии они сходны с экземплярами из скважины Вооре, хотя их концентрическое строение выражено немного слабее. На экземплярах с частично разрушенным многотаблитчатым сводом видно строение внутренней полости, состоящей из узких ветвящихся камер, разделенных септами нескольких порядков. От самого центра (места прикрепления стебля) отходят пять септ. По направлению к периферии почти сразу их число увеличивается до 10, а у края достигает 40.

Единственный экземпляр из верхнего ордовика (пиргуский горизонт, адилаская свита, каменоломня деревни Пийрсалу) имеет 6,5 мм в диаметре (табл., фиг. 8, рис., фиг. 5) и отличается от предыдущих большим числом табличек, располагающихся тремя венцами. На этом экземпляре также видны многочисленные внутренние камеры и септы.

Хотя уже очевидно, что рассмотренные выше образования являются прикрепительными органами морских лилий, их особенности, и в первую очередь резкое несоответствие между объемом полости широкого диска и диаметром отходящего от него стебля с очень узким осевым каналом, требуют своего объяснения.


1
2а
3б
2б
3а
5б
7б
6б
5а
6а
7а
8б
4б
8а
4а

Маленький диаметр стебля (не более 1,0—1,5 мм) свидетельствует о том, что и крона, удерживаемая этим стеблем, очевидно, тоже была небольшой. Следовательно, это были либо микрокриноидеи, либо ювенильные формы животных среднего или крупного размера. Последнее предположение могло бы объяснить и очень сильное несоответствие между диаметром стебля и размером прикрепительного образования, диаметр которого в 10—20 раз больше диаметра стебля. Поэтому наиболее слабое соединение было не в месте прикрепления к субстрату, а в месте причленения стебля. Видимо, углубление, в котором располагалось основание стебля, служило для защиты сочленения этих двух структур. Если это ювенильные формы, то относительно большие размеры прикрепительного образования можно объяснить его ускоренным развитием. По мере роста это соотношение, по-видимому, могло выравниваться. Но морфология некоторых эстонских экземпляров, особенно найденных в одном и том же образце из скважины Вооре и отражающих, видимо, онтогенетические изменения, не подтверждает этого предположения. Прикрепительные образования с возрастом резко увеличиваются в объеме, а стебель утолщается незначительно. Таким образом, объем мягких тканей в прикрепительных образованиях и у взрослых животных мог превосходить объем остальных мягких тканей. Это может означать, что прикрепительный орган мог быть одновременно и местом накопления запасных питательных веществ. Не исключено также, что с ним было связано и развитие половых продуктов.

Доказательство возможности последнего предположения основывается на особенностях исторического и индивидуального морфогенеза прикрепительных образований и стебля у морских лилий.

Для прикрепительного образования в англоязычной литературе используется термин «holdfast» (холдфаст), который был введен в литературу в двух смыслах: 1) как многотаблитчатое образование, отходящее от основания теки некоторых эокриноидей (Sprinkle, 1969, 1973); 2) как прикрепительное образование на дистальном конце стебля морских лилий и других иглокожих (Moore, Jeffords, 1968). Общеупотребительным в настоящее время является второе значение термина. В этом значении холдфаст морфогенетически соответствует (в той или иной степени гомологичен) прикрепительному участку на преоральной лопасти личинки морских лилий. У них после торсионного процесса с этим местом соединяются задние целомы, обеспечивающие метамерный рост стебля, соединяющего холдфаст и основание чашечки. В наиболее типичном виде холдфаст у морских лилий служит для прикрепления к субстрату, а стебель — для поддержания кроны высоко над субстратом. Стебель, видимо, произошел от холдфаста * (в смысле Спринкла) в результате обособления и усиления метамерности в строении этой

* На русском языке «holdfast» (в смысле Спринкла) предлагается называть «ножка».

Фиг. 1—8. Прикрепительные многотаблитчатые образования морских лилий: 1 — экз. ПИН 4125/71, вид сверху, ×7; *2а, б* — экз. ПИН 4125/69: *2а* — вид сверху, *2б* — вид снизу, ×7; *3а, б* — экз. ПИН 4125/368: *3а* — вид сверху, *3б* — вид сбоку; *4а, б* — экз. 4125/70: *4а* — вид сверху, *4б* — вид сбоку, Северо-Западная Эстония, карьер близ пос. Вазалемма, верхи кейлаского горизонта среднего ордовика; *5а, б* — экз. Ес 1924: *5а* — вид сверху, *5б* — вид сбоку; *6а, б* — экз. Ес 1923: *6а* — вид сверху, *6б* — вид сбоку; *7а, б* — экз. Ес 1925: *7а* — вид сверху, *7б* — вид сбоку, Северо-Западная Эстония, скв. Вооре, гл. 11,0 м, лехтметсаская пачка кейлаского горизонта; *8а, б* — экз. Ес 1926: *8а* — вид сверху, *8б* — вид сбоку, Западная Эстония, пос. Пийрсалу, верхний ордовик, пиргуский горизонт, адилаская свита. 3—8 ×4.

ножки между прикрепительным образованием (холдфастом в узком смысле) и основанием теки. Ножка обладала не только прикрепительной и поддерживающей функцией, но и, имея большую полость, несомненно служила значительным вместилищем внутренних органов. Каких? Несомненно тех, которые были связаны с сильным развитием осевого органа, и в первую очередь, как показывает эмбриональное развитие современных морских лилий, первичной гонады. Вероятно, она служила и для накопления запаса питательных веществ. При дифференциации ножки на холдфаст и стебель основная масса мягких тканей перемещалась из нее сначала в стебель (стебли с широким осевым каналом), а потом и в чашечку (стебли с крайне узким стеблевым каналом). Но не могло ли быть иногда и иначе — сохранение значительной массы мягких тканей в холдфасте, тогда как стебель принимал бы на себя и значительную проводящую функцию? Находки эстонских многотаблитчатых холдфастов, по-видимому, позволяют утвердительно ответить на этот вопрос.

ЛИТЕРАТУРА

Хинтс Л. М., Рожнов С. В., Соловьев А. Н. Многотаблитчатые прикрепительные образования морских лилий из ордовика Эстонии // Тезисы докладов IV Всесоюзного симпозиума по иглокожим. Таллин, 1987. С. 90—91.

Brower J. C., Veinus J. Middle Ordovician Crinoids from the Twin Cities area of Minnesota // Bull. Amer. Paleontology. 1978. Vol. 74, N 304. P. 371—506.

Hall J. Descriptions of new species of Crinoidea and other fossils from the Lower Silurian strata of the age of the Hudson-River Group and Trenton Limestone. Albany, New York, 1866.

Lewis R. D. Holdfasts // Echinoderm Faunas from the Bromide Formation (Middle Ordovician) of Oklahoma. J. Sprinkle, Ed. The University of Kansas Paleontological Contributions, 1982. Monograph 1. P. 57—64.

Moore R. C., Jeffords R. M. Classification and nomenclature of fossil crinoids based on studies of dissociated parts of their columns // Paleont. Contribut., Echinodermata Univ. Kansas, 1968. Art. 9.

Sprinkle J. The early evolution of crinozoan and blastozoan echinoderms (abst.) // Geol. Soc. America, Spec. Paper 121, 1969. P. 287—288.

Sprinkle J. Morphology and Evolution of Blastozoan Echinoderms // Spec. Publ. Mus. Comparative Zoology Harvard University. Cambridge, Mass., 1973. 284 p.

Warn J., Strimple H. L. The disparid inadunate superfamilies Homocrinacea and Cincinnaticrinacea (Echinodermata, Crinoidea), Ordovician-Silurian North America // Bull. Amer. Paleont. 1977. Vol. 72, N 296.

Институт геологии АН ЭССР, Таллинн
Палеонтологический институт АН СССР, Москва

PECULIAR CRINOID HOLDFASTS FROM THE ORDOVICIAN OF ESTONIA

L. Hints, S. V. Rozhnov, A. N. Solovjev

Polyplated holdfasts of crinoids have been described for the first time from the Ordovician of Estonia. 11 specimens were found in the Middle Ordovician Keila Regional Stage and only one specimen in the Upper Ordovician Pirgu Regional Stage. Most of the holdfasts have been attached to the brachiopod shells and are of round cupolalike form with the diametre ranging from 3 to 10 mm and with the height ranging from 1 to 4 mm. Plates of the holdfasts are arranged in concentric circlets, the inner cavity is divided by septa into narrow cells. The stem (diametre less than 1 mm) is fastened to the hollow central part of the holdfast. It is supposed that these formations served not only as a junction to the substrate but also had certain vital organs.

Institute of Geology, Acad. Sci. Estonian SSR, Tallinn,
Paleontological Institute Acad. Sci. USSR, Moscow

ЭКОГЕНЕЗ МОРСКИХ ЛИЛИЙ ПЕНТАКРИНИД

В. Г. КЛИКУШИН

Среди пентакринид известны сессильные, полусессильные, свободные, полусвободные, планктонные и псевдопланктонные формы. Возникновение, развитие и исчезновение разнообразных направлений тесно связано с изменением абиотических факторов. Адаптация криноидей совершенствовалась в тесной связи с филогенетической «канвой».

Исходная форма

При чрезвычайном разнообразии позднепалеозойских и раннемезозойских криноидей ничего не известно о раннетриасовых (индских) представителях класса. В этом отношении наглядна диаграмма (рис. 1), составленная по данным Х. Шаймера (Shimer, 1919). Только в верхнеоленекских отложениях появляются первые бесспорные остатки криноидей (в том числе пентакриноидного облика), найденные в тетической провинции повсюду, где развиты морские нижнетриасовые толщи (Klikushin, 1987).

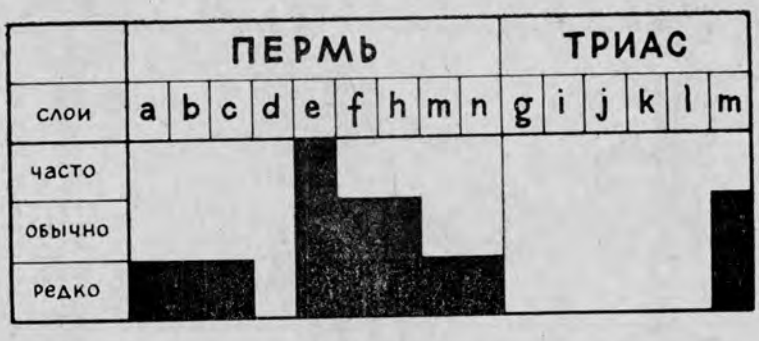


Рис. 1. Распространение остатков криноидей в пермских и триасовых отложениях северо-западной Аризоны в США (Shimer, 1919).

Облик исходной раннетриасовой формы можно попытаться восстановить, используя онтогенетические закономерности. Юные экземпляры пентакринид (Carpenter, 1884) обладают короткими руками и высокими радиалями. Проксимальная часть их стеблей несет черты взрослых животных (закономерное чередование нодалей с интернодалями, функциональные циррусы, краевые кренелли на артикулумах члеников). Дистально стебель сужается, а циррусы атрофируются. Стебель заканчивается прикрепительным диском (рис. 2А). Сочленения члеников здесь синартриальные, а краевых кренеллей почти нет. Аналогичное строение имеют личиночные стебельки коматулид (Clark, 1921). Под чашечкой развиваются одна или две нодали (превращающиеся позднее в центродорзаль) с крупными циррусами. Имеется прикрепительный диск, а колумнали соединены синартриально (рис. 2Б). Сходны с описанными выше скелеты ювенильных Encrinidae (Hagdorn, 1982): короткие руки

на высоких радиалях, циррусы в проксимальной части стебля, дистальный прикрепительный диск (рис. 2В).

Приведенные данные с привлечением сведений о строении Holocrinidae (самого древнего семейства пентакринид) позволяют реконструировать гипотетическую исходную форму для отряда Pentacrinida и связанных с ним групп. Ее небольшая крона отличалась простотой структуры. Таблички чашечки были высокими и уплощенными и образовывали расширяющийся вверх конус, в построении которого большую роль играли базали и инфрабазали. Стебель сужался и заканчивался снизу прикрепительным диском. В его проксимальной части имелись нодали, снабженные короткими циррусами, число которых в мутовке нередко было меньше пяти (рис. 2Г). Членики под чашечкой были пятиугольными, с хорошо развитыми кренеллями на сочленовных поверхностях. Дистально они становились округлыми, кренелли здесь были слабо выражены.

Развитие Holocrinidae и происхождение Roveacrinida

После позднепермской-раннетриасовой регрессии площадь морских бассейнов стала увеличиваться. Это привело к нивелированию разнооб-

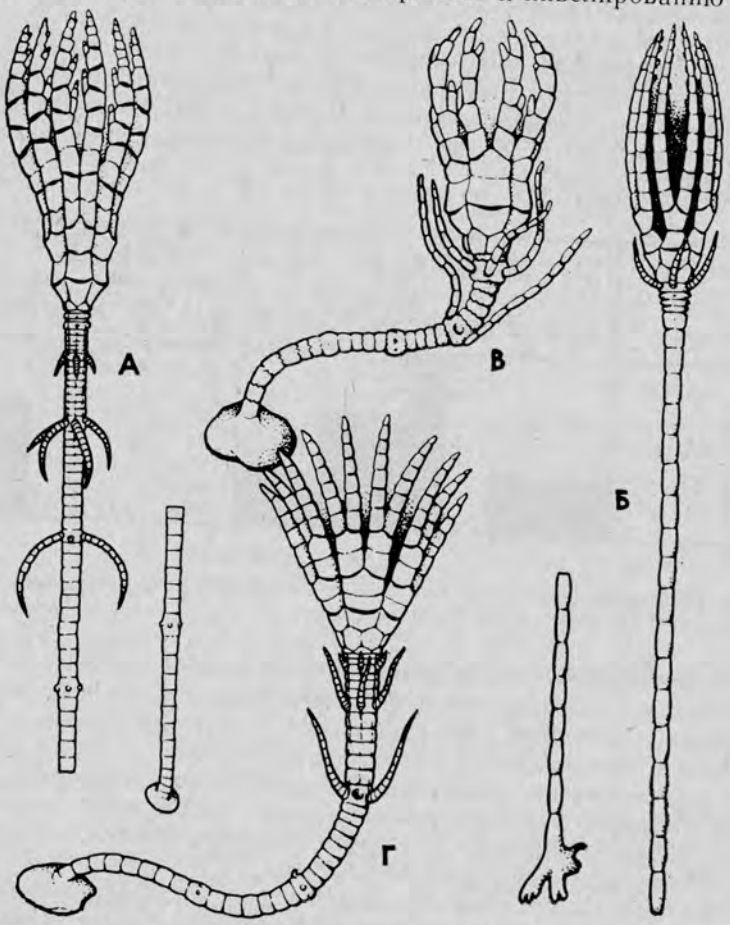


Рис. 2. Юные формы некоторых послепалеозойских криноидей и реконструкция возможной предковой формы (увеличено): А — семейство Isocrinidae *(Diplocrinus)* (Carpenter, 1884), внизу справа — дистальное окончание стебля; Б — отряд Comatulida *(Heliometra)* (Clark, 1921), внизу слева — дистальное окончание стебля; В — семейство Encrinidae *(Chelocrinus)* (Hagdorn, 1982), Г — реконструкция.

разия биотопов и распространению спокойных обстановок осадконакопления. Фации илистого дна заселялись криноидеями, которые приспосабливались к временному закреплению.

В начале этого направления находились триасовые Holocrinidae, дистальный диск которых превратился в «набалдашник», служивший якорем для закрепления на илистом дне (рис. 3А). Переход к новому образу жизни вызвал увеличение подвижности проксимальной части стебля, где формировались пять лигаментных полей. Осевой канал оставался

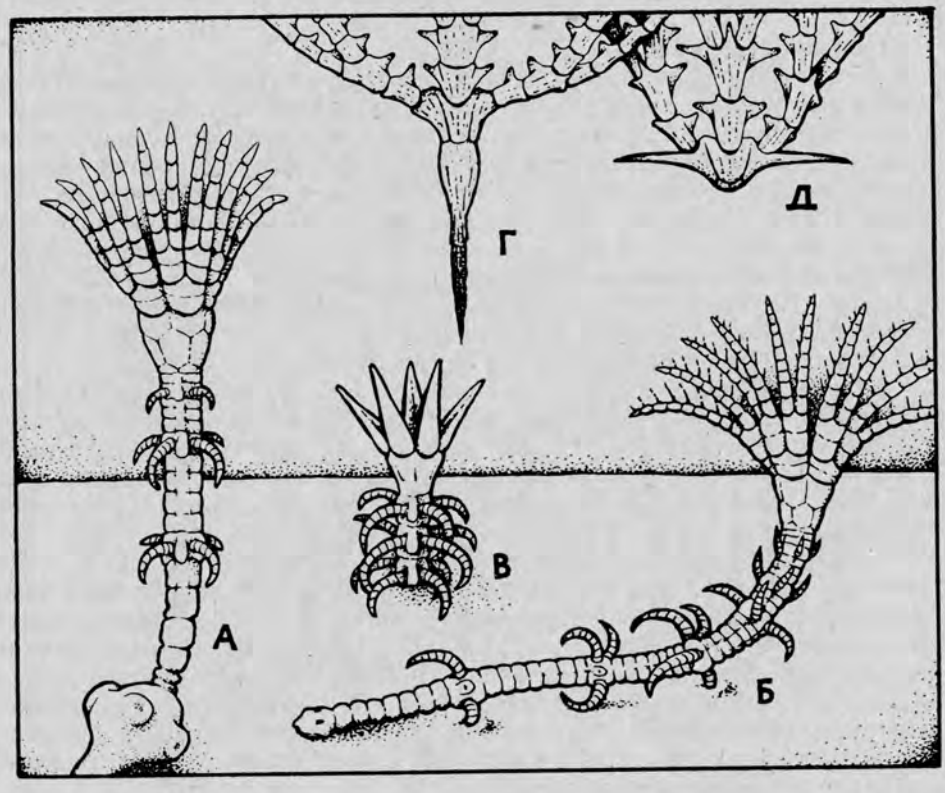


Рис. 3. Реконструкции основных экологических типов Holocrinidae, Tulipacrinidae и Roveacrinida (увеличено): А — ранние Holocrinidae; Б — поздние Holocrinidae; В — Tulipacrinidae (Kristan-Tollmann, 1980); Г — *Osteocrinus* (Kristan-Tollmann, 1977); Д — *Roveacrinus*.

основной артерией стебля и был относительно широким. Возрастающая мобильность требовала образования структур, препятствующих осевому скручиванию. Появлялись кренелли, занимавшие почти весь артикулум колумналей и располагавшиеся перпендикулярно внешнему (опорному) контуру члеников.

Вслед за этим в экогенезе пентакринид наметились две тенденции. Стебель мог сохранять опорные функции, а развивавшиеся мутовки циррусов служили для закрепления на дне. В этом случае было полезным увеличение длины интернодов (рис. 3Б). Мобильного закрепления можно было достичь и «пучком» мощных циррусов. Эта возможность была реализована у позднетриасовых Tulipacrinidae (рис. 3В). Редукция стебля позволила им перейти к относительно свободному образу жизни. Крона

же у них превратилась в пять шиповидных брахиальных пластин, подвижно причлененных к чашечке, таблички которой консолидировались в единое целое (Kristan-Tollmann, 1980). Крошечные размеры тулипакринид способствовали переходу к планктонному существованию. Стебель у них атрофировался или превращался в «шпору» (рис. 3Г), а чашечка оснащалась шиповидными или пластинообразными выростами (рис. 3Д).

Происхождение Roveacrinida от Tulipacrinidae явилось первой попыткой послепалеозойских криноидей приспособиться к свободному образу жизни. Эти морские лилии существовали от позднего триаса до позднего мела.

Развитие Isocrinidae

В позднетриасовую эпоху стебельчатые формы приобрели систему подвижных и закономерно расположенных циррусов. Это направление развития было связано с приспособлением к бентическому образу жизни. Стебель становился все более длинным и гибким, что требовало интенсивного притока пищи. Формировалась крупная и сложная крона. Чашечка превращалась в структуру, соединяющую мощный стебель с не менее мощными руками. Поэтому инфрабазали, а часто и базали атрофировались. Оформились продольные лигаментные тяжи стебля, что привело к образованию петалоидного сочленения. Кренелли ориентировались перпендикулярно к радиальным (опорным) зонам. Осевой канал был освобожден от прежней нагрузки и сократился в размерах.

Крупный стебель, однако, ограничивал свободу движения. Поэтому под каждой нодалью сформировались криптосимплектиальные артикулумы (Hagdorn, 1983) — места возможного прижизненного отрыва стебля. Животное могло отбросить стебель и планировать вдоль дна, используя подъемную силу придонных течений и медленных взмахов рук (Kirk, 1911).

Среди изокринид встречается несколько экологических типов, у которых дистальная часть стебля могла лежать на дне, закрепляясь циррусами, а проксимальная поддерживала крону (рис. 4А). Циррусы могли быть настолько крупными, что создавалось впечатление, будто стебель опирается на своеобразные «ходули» (рис. 4Б). Иногда стебель лежал на дне, почти никак не закрепляясь (рис. 4В). Короткий и тонкий стебель мог располагаться вертикально, закрепляясь циррусами дистальных нодалей (рис. 4Г). Некоторые виды прикреплялись «пучком» длинных и крепких циррусов (рис. 4Д).

Развитие Pentacrinidae

Возможность открепляться от стебля позволила изокринидам менять места обитания и заселять новые биотопы, в том числе и «плавающие острова». Толчком к поселению на плавающих предметах послужила раннеюрская трансгрессия, приведшая к образованию обширных эпиконтинентальных морских бассейнов, придонные условия в которых не способствовали расселению прикрепленного бентоса.

Pentacrinus (рис. 5А) остался временным поселенцем «поплавков». У него сохранился короткий стебель (рис. 5Б), не имеющий ни интернодалей, ни криптосимплектиальных швов, а циррусы превратились в длинные и подвижные ленты, состоящие из многочисленных ромбовидных члеников. Подобная конструкция отвечала «перепархивающему» образу жизни пентакринусов.

Заселение нерители позволило *Pentacrinus* освободиться от влияния конкуренции со стороны донных фильтратов. Но неритовая область оказалась бедна источниками пищи, что потребовало увеличения размеров и совершенствования кроны. В результате возросло число разветвлений,

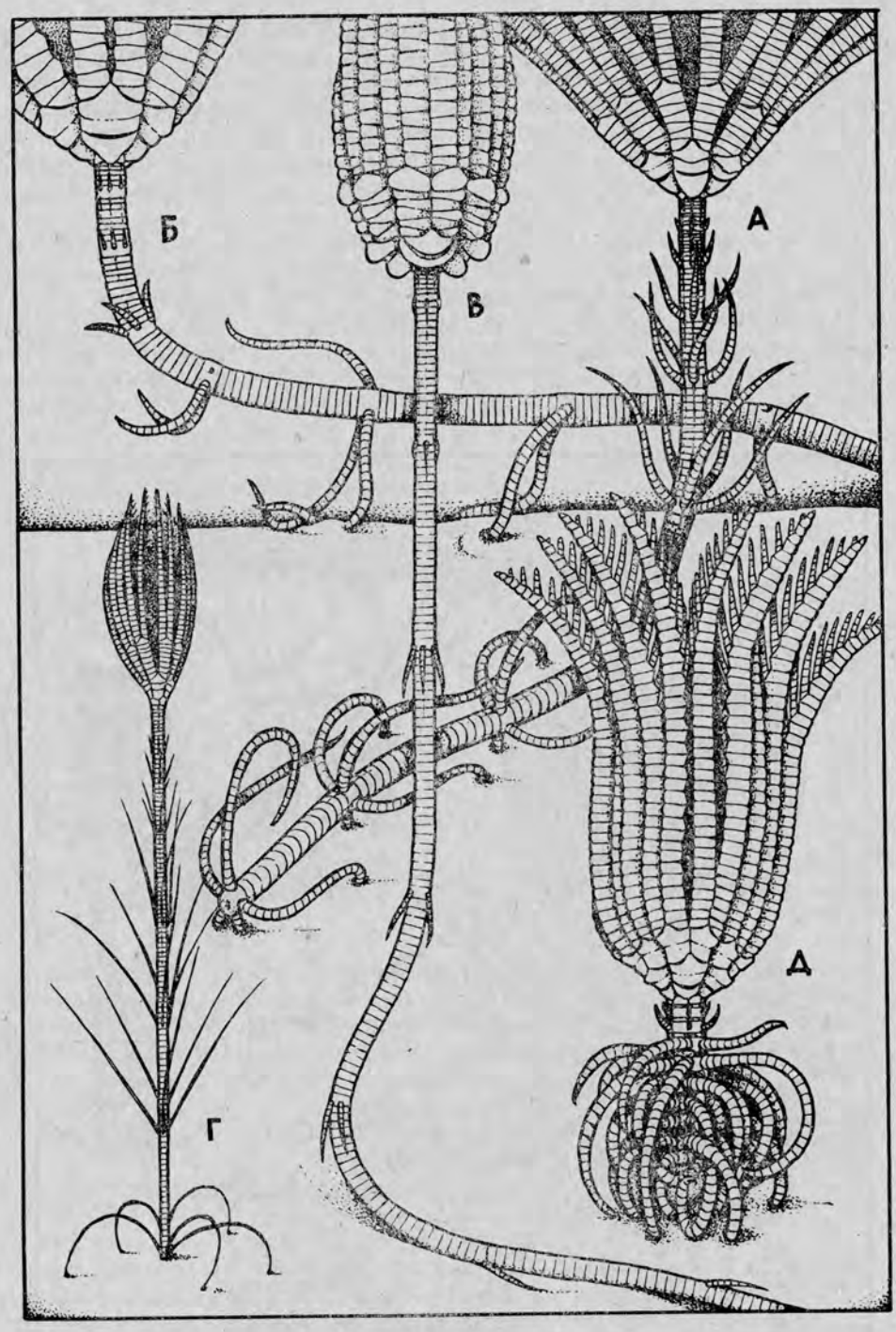


Рис. 4. Основные экологические типы Isocrinidae (приблизительно в натуральную величину): А — *Chladocrinus;* Б — *Austinocrinus;* В — *Isselicrinus;* Г — *Percevalicrinus;* Д — *Diplocrinus* (Carpenter, 1884).

приобретших гетеротомический характер. Общая длина пищесборных каналов составила несколько сотен метров, а число табличек в кроне могло достигать нескольких миллионов (Quenstedt, 1868). Радиали укрепились длинными «шпорами» (см. рис. 5Б). Излюбленным местом поселения пентакринид были плавающие древесные обломки (Simms, 1986). Появление *Pentacrinus* явилось второй попыткой пентакринид перейти к свободному образу жизни. Это направление просуществовало от позднего триаса до поздней юры.

Другое направление адаптации к псевдопланктонному образу жизни представляет *Seirocrinus*, постоянно обитавший на поплавках, к которым прикреплялся дистальными циррусами (рис. 5В). Стебель у него был длинным и гибким (Beringer, 1926; Hauff, 1936; Seilacher et al., 1968), на значительных интервалах располагались крошечные циррусы (рис. 5Г). Криптосимплектиальные швы в стебле отсутствовали. Псевдопланктонный образ жизни сейрокринусов позволил им не только распро-

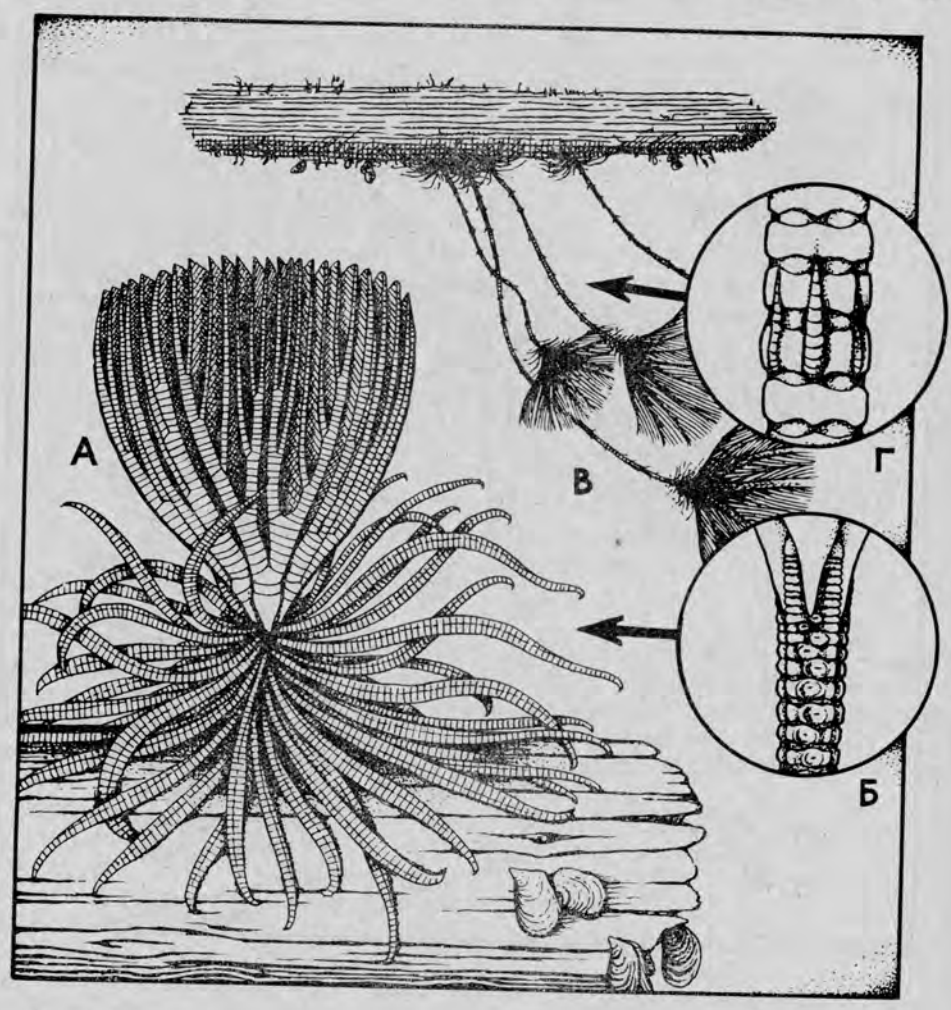


Рис. 5. Экологические типы Pentacrinidae: А — *Pentacrinus* (натуральная величина); Б — проксимальный фрагмент его стебля (увеличено); В — *Seirocrinus* (сильно уменьшено); Г — фрагмент его стебля (натуральная величина).

страниться на огромных площадях, но и освоить неритовые области даже тех бассейнов, где бентическая фауна была угнетенной (Seilacher et al., 1968; Seilacher, 1982).

Происхождение Comatulida

Потепление климата к середине юрского периода и сокращение площади морских бассейнов создали предпосылки для развития фаций твердого грунта. Возможность изокринид отделяться от стебля и развитие крепких коротких циррусов способствовали заселению таких фаций и возникновению перспективного экологического направления — бестебельчатых коматулид. Преобразования скелета были при этом невелики. Строение кроны оставалось изокриноидным, но могли редуцироваться базали и исчезать неподвижные сочленения между брахиалями. Остаток стебля (рис. 6А), выполнявший функции «цирредержателя», лишился интернодалей и консолидировался в центродорзаль. Первоначально циррусные цоколи располагались вертикальными рядами по сторонам центродорзали (рис. 6В), а затем утрачивалось и их закономерное размещение (рис. 6Г). Примерами перестройки стебля являются среднеюрская *Paracomatula helvetica* (Hess, 1951) (рис. 6Б) и нынеживущий *Carpenterocrinus mollis* (Carpenter, 1884).

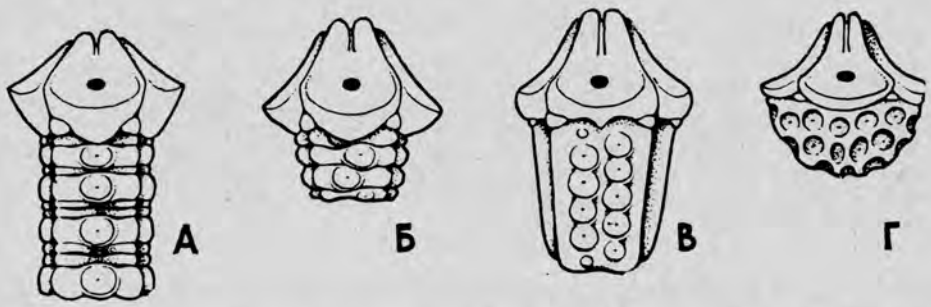


Рис. 6. Развитие центродорзали коматулид: А — проксимальная часть стебля Isocrinidae; Б — *Paracomatula* (Hess, 1951); В — *Zenometra* (Clark, 1921); *Г — Glenotremites.*

Возникновение Comatulida — это третья попытка пентакринид перейти к свободному образу жизни. Коматулиды повсеместно заселили участки твердого грунта и вторично распространились в батиальной зоне на илистых осадках. Они приобрели способность переплывать небольшие расстояния, медленно взмахивая руками, но планктонные формы среди них не известны.

Заключение

1. Для пентакринид и связанных с ними групп установлено шесть следующих экологических уровней (рис. 7):

а) прикрепление к субстрату дистальным диском (закрепленный сессильный бентос) — исходный тип (ранний триас);

б) заякоривание в мягком грунте дистальным утолщением (незакрепленный сессильный бентос) — Holocrinidae (ранний — средний триас);

в) закрепление на мягком грунте мутовками подвижных циррусов (семисессильный бентос) — Tulipacrinidae (поздний триас) и Isocrinidae (средний триас — ныне);

г) прикрепление к плавающим предметам (псевдопланктон) — роды *Seirocrinus* (поздний триас — средняя юра) и *Pentacrinus* (см. ниже);

д) планирование вдоль морского дна (вагильный бентос) — род *Pen-*

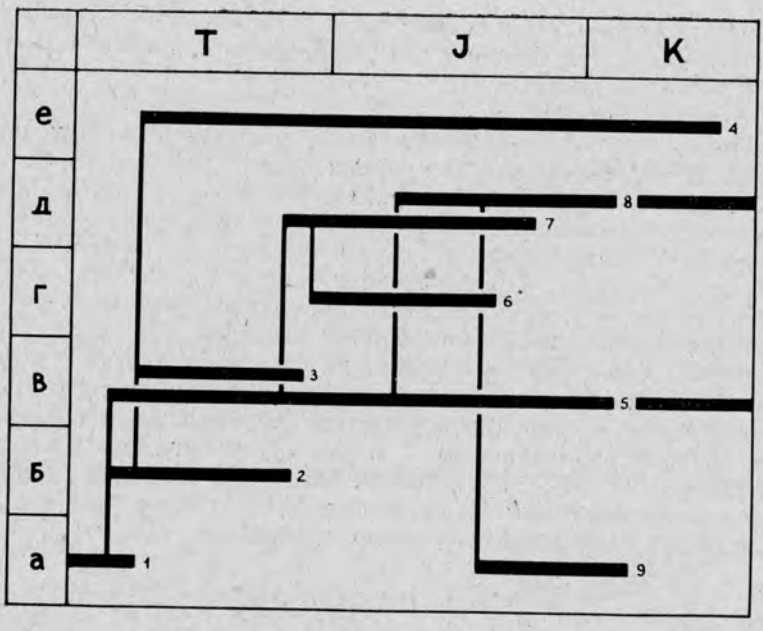


Рис. 7. Схема экогенетических взаимосвязей Pentacrinida, Roveacrinida и Comatulida в триасовом (T), юрском (J) и меловом (K) периодах. Экологические условия: *а* — закрепленный сессильный бентос; *б* — незакрепленный сессильный бетос; *в* — семисессильный бентос; *г* — псевдопланктон; *д* — вагильный бентос; *е* — планктон. Таксономические группы: 1 — исходная форма; 2 — Holocrinidae; 3 — Tulipacrinidae; 4 — Roveacrinida; 5 — Isocrinidae; 6 — *Seirocrinus;* 7 — *Pentacrinus;* 8 — Comatulida; 9 — Thiollericrinidae.

tacrinus (поздний триас — поздняя юра) и отряд Comatulida (средняя юра — ныне);

е) пассивное или полуактивное плавание (планктон) — Roveacrinida (поздний триас — поздний мел).

2. Пентакриниды трижды давали начало формам, приспособившимся к свободному образу жизни: Roveacrinida (от Tulipacrinidae), Comatulida (от Isocrinidae) и Pentacrinidae (от Isocrinidae).

3. Среди послепалеозойских криноидей различаются два экогенетических направления: Pentacrinida, Roveacrinida и Comatulida проявляют склонность к свободному образу жизни; Millericrinida, Cyrtocrinida и Bourgueticrinida развивают прикрепительные структуры.

4. Подкласс Articulata распадается на две таксономические категории (см. п. 3), ранг и состав которых требуют дальнейшего рассмотрения.

5. Две категории могли возникнуть от единого предка — палеозойского предшественника Encrinidae. Разделение стволов (циррусные и бесциррусные формы) произошло, вероятно, в конце палеозоя.

ЛИТЕРАТУРА

Beringer K. C. Die Pentacriniten des schwäbischen Posidonienschiefers // Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, 1926. Jg. 82. S. 1—49.

Carpenter P. H. Report on the Crinoidea collected during the Voyage of H. M. S. Challenger. Stalked Crinoids // Report on the scientific results of the Voyage of H. M. S. Challenger. Zoology, v. 11. London, 1884. 442 p.

Clark A. H. A Monograph of the existing crinoids, vol. 1. The Comatulids, pt. 2. // Bull. U.S.Nat. Mus. 1921. Vol. 82. 795 p.
Hagdorn H. *Chelocrinus schlotheimi* (Quenstedt) 1835 aus dem Oberen Muschelkalk (mo 1, Anisium) von Nordwestdeutschland // Veröff. Naturk. Mus. Bielefeld, 1982. Bd. 4. S. 5—33.
Hagdorn H. *Holocrinus doreckae* n. sp. aus dem Oberen Muschelkalk und die Entwicklung von Sollbruchstellen im Stiel der Isocrinida // N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1983. Hf. 6. S. 345—368.
Hauff B. Die Pentacrinen des Posidonienschiefers // Naturw. Monatsch. Deutsch. Naturkundevereins. 1936. Jh. 49, Hf. 7. S. 189—194.
Hess H. Ein neuer Crinoide aus mittleren Dogger der Nordschweiz (*Paracomatula helvetica* n. gen. n. sp.) // Ecl. geol. Helv. 1951. Vol. 43, N 2. S. 208—216.
Kirk E. The structure and relationships of certain Eleutherozoic Pelmatozoa // Proc. U. S. Nat. Mus. 1911. Vol. 41. P. 1—137.
Klikushin V. G. Distribution of Crinoidal remains in Triassic of the USSR // N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 1987. Bd. 173, N 3. S. 321—338.
Kristan-Tollmann E. Zur Gattungsunterscheidung und Rekonstruktion der triadischen Schwebcrinoiden // Paläontol. Zeitsch. 1977. Bd. 51, N 3—4. S. 185—198.
Kristan-Tollmann E. *Tulipacrinus tulipa* n. g. n. sp., eine Mikrocrinoide aus der alpinen Obertrias // Ann. Naturhist. Mus. Wien, 1980. Bd. 83. S. 215—229.
Quenstedt F. A. Schwabens Medusenhaupt. Eine Monographie der subangularen Pentacriniten. Tübingen, 1868. 73 S.
Seilacher A. Posidonia shales (Toarcian, S. Germany) — stagnant basin model revalidated // Palaeontology, Essential of Historical Geology. Modena, 1982. P. 25—55.
Seilacher A., Drozdzewski G., Haude R. Form and function of the stem in a pseudoplanktonic Crinoid (*Seirocrinus*) // Palaeontology. 1968. Vol. 11, Pt. 2. P. 275—282.
Shimer H. W. Permo-Triassic of northwestern Arizona // Bull. Geol. Soc. Amer. 1919. Vol. 30, N 4. P. 471—497.
Simms M. J. Contrasting lifestyles in Lower Jurassic Crinoids: a comparison of benthic and pseudopelagic Isocrinida // Palaeontology. 1986. Vol. 29. Pt. 3. P. 475—493.

Ленинградский горный институт,
Ленинград

ECOGENY OF THE PENTACRINID CRINOIDS

V. G. Klikushin

Post-Paleozoic crinoids developed in two directions and have a common origin. One direction (Millericrinida, Cyrtocrinida and Bourgueticrinida) developed by perfection of attachment structures. The second one (Pentacrinida, Comatulida and Roveacrinida) for three times brought about free-living forms in the Mesozoic. Pentacrinida derived from an attached form having short cirri in the proximal part of the stem. Unattached Holocrinidae, later semisessile Tulipacrinidae and Isocrinidae, originated from these forms. Planktonic Roveacrinida originated from Tulipacrinidae, and pseudoplanktonic Pentacrinidae and free-living Comatulida originated from Isocrinidae. Development of the pentacrinid adaptive types and correlated groups took place in close connection with changes in abiotic conditions.

Leningrad Mining Institute, Leningrad

НОВЫЙ РОД МОРСКИХ ЕЖЕЙ *EOHOLASTER* (SPATANGOIDA, HOLASTERIDAE) ИЗ БЕРРИАСА

А. Н. СОЛОВЬЕВ

Материал по берриасским морским ежам юго-западного Крыма (басс. рек Черной и Бельбека), собранный в течение нескольких лет автором настоящей статьи и рядом сотрудников кафедры палеонтологии Геологического факультета Московского государственного университета, имеет довольно плохую сохранность — это в основном сильно деформированные и поврежденные панцири или ядра.

Несмотря на фрагментарность, на нескольких панцирях удалось увидеть детали морфологии и установить их систематическую принадлежность. Среди них были панцири, принадлежащие описанному ниже новому роду и виду *Eoholaster poslavskae*.

Отложения берриаса с морскими ежами в юго-западной части горного Крыма представлены так называемой «толщей переслаивания», в которой чередуются прослои серых и буро-серых более или менее известковистых песчаников и алевролитов. Залегает эта толща с размывом в селе Кучки (басс. р. Черной) на известняках титона, а на реке Бельбек — на конгломератах неизвестного возраста (возможно титона или нижнего берриаса). Покрыта же она более высокими горизонтами берриаса и валанжина. Общая мощность толщи — 12—15 м.

В толще встречаются обильные органические остатки (Соловьев, 1971). Перечислим некоторые из них. Это прежде всего аммониты (*Subthurmannia boissieri* Pict., *Dalmasiceras dalmasi* Pict., *Euthymiceras transfigurabilis* (Bogosl.)), двустворчатые моллюски (*Pterotrigonia caudata* (Ag.), *Rutitrigonia longa* (Ag.), *Protocardia sphaeroidea* Forb., *Gervillia anceps* Desh., *Lima dubisiensis* Pict. et Camp.), брахиоподы (*Psilothyris airgulensis* Moiss., *Sellithris sella uniplicata* Smirn.), кораллы (*Montlivaltia kaufmani* Koby) и морские ежи (*Pygurus rostratus* Ag., *Toxaster* ex gr. *granosus* Orb., *Collyropsis ultimus* Solov., *Eoholaster poslavskae* gen. et sp. nov.).

Возраст этих отложений на основании встреченных в них аммонитов Dalmasiceras dalmasi Pict. и Euthymiceras transfigurabilis (Bogosl.) датируется как берриасский (по-видимому, средняя и верхняя части берриаса).

Комплекс морских ежей приурочен в них в основном к средней части берриаса (зона *Tirnovella occitanica*) (Лобачева, Соловьев, 1983).

Несколько позднее мне была передана для определения коллекция морских ежей из мела Алжира (сборы В. В. Козлова), в которой оказалось несколько экземпляров *Eoholaster laffittei* (Devries), происходящих из берриаса района Ореса. Описание этого вида также приводится в статье.

Изученные коллекции (№ 2276, 2282 и 4003) хранятся в Палеонтологическом институте АН СССР.

За переданные материалы и ценные советы автор выражает благодарность В. В. Друщицу, Б. Т. Янину и В. В. Козлову.

Анализ берриасских фаунистических комплексов представляет интерес с разных точек зрения. Во-первых, до сих пор дискутируется вопрос о том, к какой системе следует относить этот ярус — к юрской или к меловой. Во-вторых, выяснение особенностей развития органического мира на рубеже юры и мела, естественно, должно быть связано с детальным рассмотрением берриасских групп.

В эволюции морских ежей отряда Spatangoida рубеж юры и мела проявляется достаточно ярко.

В юре этот отряд был представлен только так называемыми дизастеридными формами (семейства Collyritidae и Disasteridae), для которых характерно разорванное апикальное поле и целый ряд примитивных особенностей. В раннем мелу эти группы постепенно угасли и впервые появились и получили широкое распространение формы с сомкнутым апикальным полем: Holasteridae (подотряд Meridosternina) и Toxasteridae (подотряд Amphisternina).

Вопросам филогении и систематики спатангоидов и эволюционным связям юрских и меловых групп посвящен ряд работ.

К. Бойрлен (Beurlen, 1934) высказал предположение о том, что холастериды произошли от дизастеридных морских ежей с удлиненным апикальным полем (подсемейство Collyritinae у Бойрлена), а токсастериды — от дизастеридных морских ежей с компактным апикальным полем (подсемейство Disasterinae у Бойрлена). На возможность такой преемственности между указанными группами позднее указывали и другие авторы (Mortensen, 1950; Jesionek-Szymańska, 1963; Соловьев, 1968, 1971). Естественно возникает вопрос о возможных предковых родах и переходных группах. Эти вопросы рассматривались в указанных работах, а также в статье Е. С. Порецкой (1974), поэтому мы не будем подробно писать здесь об этом.

Остановимся лишь на роли рода *Eoholaster* в филогении холастерид. Его морфологические особенности, к которым относятся почти полное отсутствие передней борозды, округлый перистом, непеталоидные амбулакры, большие размеры апикального поля с сильно удлиненными I и V окулярными пластинками, гаплостернальный пластрон, а не типичный для холастерид меридостернальный, позволяют предполагать, что он связан своим происхождением с позднеюрскими коллиритидами. Об этом может свидетельствовать и его древность. В качестве наиболее вероятной промежуточной формы между коллиритидами и холастеридами ранее указывался *Proholaster* из титона Туниса (Beurlen, 1934; Mortensen, 1950), у которого оторванные I и V окулярные пластинки расположены очень близко к передней части апикального поля по сравнению с другими коллиритидами. По строению апикального поля *Eoholaster* представляет следующий этап развития по сравнению с *Proholaster*. У него сильно удлиненные I и V окулярные пластинки уже контактируют с передней частью апикального поля.

В развитии этих переходных групп мы постоянно встречаемся с явлением мозаичной эволюции. В данном случае это проявляется, в частности, в том, что более древнему роду *Proholaster* свойственны такие более прогрессивные черты, как, например, субпеталоидные амбулакры, отсутствующие у *Eoholaster*.

Я не могу согласиться с А. Деврие (Devries, 1960), что его вид *Toxaster laffittei* принадлежит действительно этому роду и является самым первым его представителем (этой точки зрения придерживался и А. Фи-

шер) (Fisher, 1966). Этот вид я также отношу к роду *Eoholaster*. В одновозрастных же отложениях в Алжире и Крыму действительно встречаются настоящие и, по-видимому, первые представители *Toxaster* из группы *«granosus»*.

Род *Eoholaster* просуществовал относительно недолго и, по-видимому, дал начало роду *Holaster*, наиболее ранние находки которого (виды группы *«intermedius»*), вероятно, датируются валанжином.

Отряд Spatangoida
Подотряд Meridosternina
Семейство Holasteridae Pictet, 1857
Род *Eoholaster* Solovjev, gen. nov.

Родовое название от Eo (греч.) — ранний и родового названия *Holaster*.

Типовой вид. *Eoholaster poslavskae* sp. nov. Берриас юго-западного Крыма.

Диагноз. Панцирь продольно-овальный, низкий. Передняя борозда развита слабо и только на нижней поверхности. Перистом передний. Перипрокт супрамаргинальный. Апикальное поле больших размеров, обычно с сильно удлиненными задними окулярными пластинками. Амбулакры лентовидные. Пластрон гаплостернальный. Фасциол нет.

Сравнение. От близкого рода *Holaster* отличается отсутствием передней борозды на верхней поверхности панциря, сильно удлиненными задними окулярными пластинками, непеталоидными амбулакрами и отсутствием меридостернального пластрона.

Состав. Кроме типового вида, еще один вид *E. laffittei* (Devries, 1960).

Распространение. Берриас Крыма и Алжира.

Eoholaster poslavskae Solovjev, sp. nov.
Табл., фиг. 1—3, рис. 1

Видовое название в память Н. А. Пославской.

Голотип. ПИН, № 2276/7, юго-западный Крым, с. Кучки, берриас.

Описание. Панцирь удлиненно-овальный, низкий. Передняя борозда выражена слабо и только на участке от амбитуса до перистома. На нижней поверхности в области пластрона имеется нерезко выраженный киль. Задняя арея едва намечается.

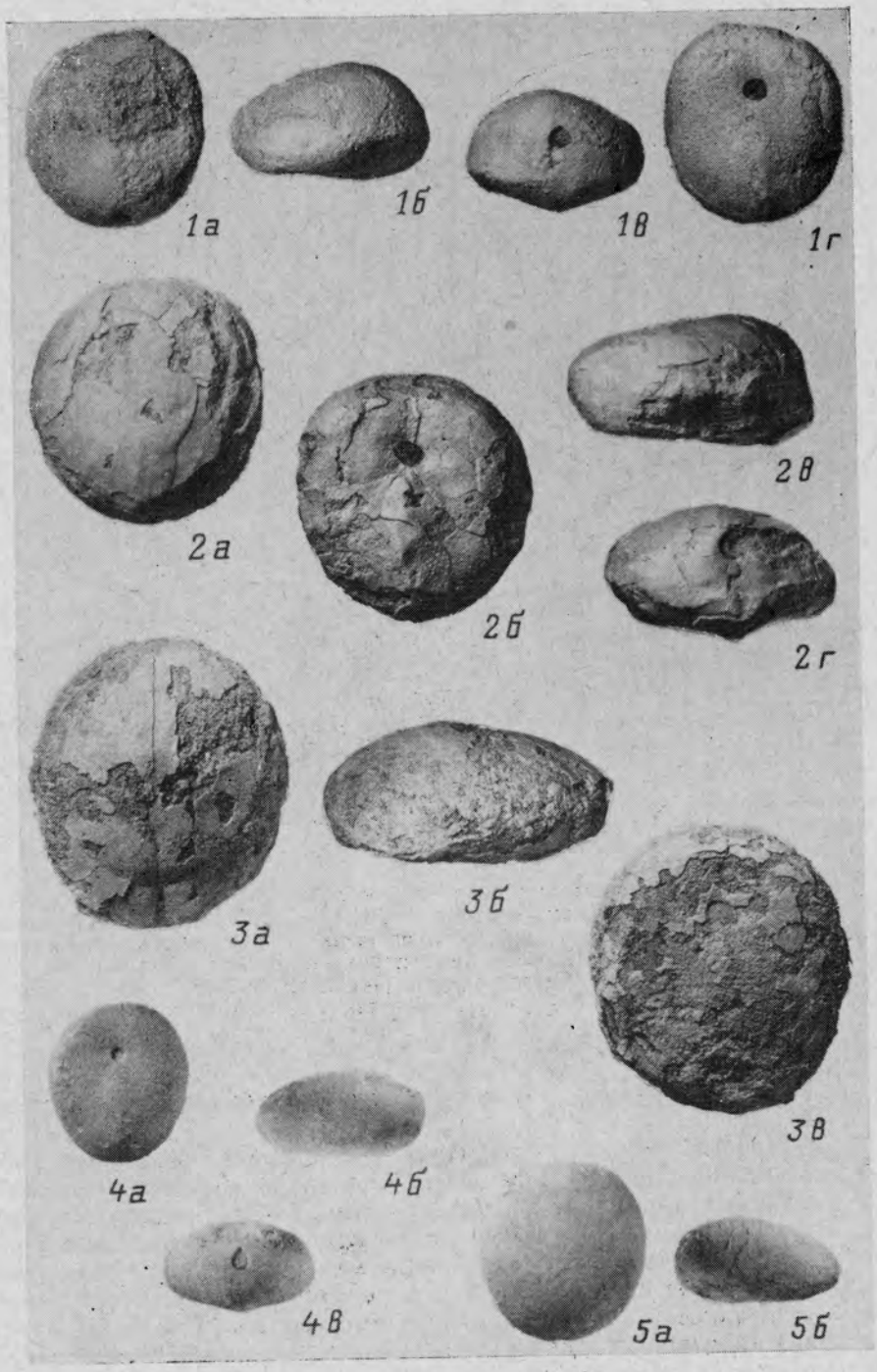
Перистом поперечно-овальный или почти круглый. Плоскость его ориентирована вниз. Расстояние от переднего края до перистома примерно в 2,5 раза меньше расстояния от перистома до заднего края.

Перипрокт каплевидный, супрамаргинальный, но расположенный довольно низко.

Амбулакры на верхней поверхности прямые, очень постепенно расширяющиеся от вершин к амбитусу. Амбулакральные пластинки высокие, ширина их лишь немного больше высоты. Амбулакральные поры почти круглые (иногда наружные поры несколько крупнее внутренних). Пары пор косо ориентированы по отношению к горизонтальным швам пластинок (рис. 1а).

Интерамбулакры широкие — на верхней стороне примерно в 2—2,3 раза шире амбулакров. Каждая интерамбулакральная пластинка на верхней стороне равна по высоте в среднем двум амбулакральным.

Пластрон гаплостернальный. Приротовая пластинка неправильно треугольная, большая. За ней следуют две крупные изометричные стер-



Фиг. 1—3. *Eoholaster poslavskae* gen. et sp. nov. Берриас, юго-западный Крым: фиг. 1 — экз. ПИН № 2282/15, г. Айвергуль: *а* — вид сверху; *б* — вид сбоку; *в* — вид сзади; *г* — вид снизу; фиг. 2 — голотип, ПИН № 2276/7, с. Кучки: *а* — вид сверху, *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку; *г* — вид сзади; фиг. 3 — экз. ПИН № 2276/2, с. Кучки: *а* — вид сверху; *б* — вид сбоку; *в* — вид снизу.

Фиг. 4, 5. *Eoholaster laffittei* (Devries), берриас Ореса (Алжир): 4 — экз. ПИН № 4003/1; *а* — вид снизу; б — вид сбоку; *в* — вид сзади; 5 — экз. ПИН № 4003/2: *а* — вид сверху, *б* — вид сбоку. Все изображения даны в натуральную величину.

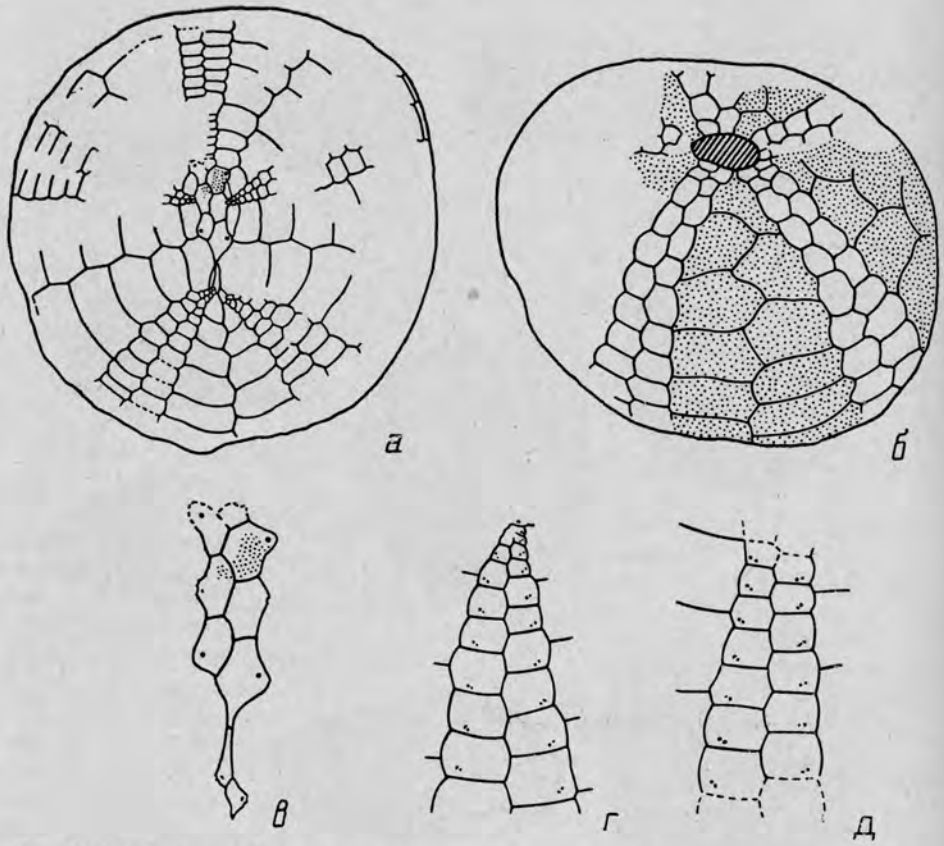


Рис. 1. *Eoholaster poslavskae* gen. et sp. nov., берриас, юго-западный Крым, с. Кучки: *а* — строение верхней поверхности (голотип — ПИН № 2276/7; ×2), видно апикальное поле с сильно удлиненными I и V окулярными пластинками; *б* — строение нижней поверхности (экз. ПИН № 2276/8, ×2), виден гаплостернальный пластрон (закраплены интерамбулакральные поля); *в* — апикальное поле (экз. ПИН № 2276/7, ×4); *г* — адапикальная часть V амбулакра; *д* — часть IV амбулакра на верхней поверхности (*г*, *д* — экз. ПИН № 2276/2).

нальные и почти равные им по размеру эпистернальные пластинки (рис. 1б).

Апикальное поле больших размеров — его длина составляет около $^1/_3$ общей длины панциря. Пары передних и задних генитальных и боковых окулярных пластинок близки по размерам друг другу. Передняя окулярная пластинка значительно меньшего размера. Гидропоры распространяются за пределы мадрепорита на IV окулярную пластинку. Задние окулярные сильно отличаются по форме от остальных пластинок — они узкие и вытянутые в передне-заднем направлении, правая пластинка иногда не контактирует с задними генитальными (рис. 1в).

Туберкуляция на имеющихся панцирях сохранилась плохо. На оральной стороне одного экземпляра видна дифференциация туберкулов, густо расположенных на пластроне и других интерамбулакрах, амбулакры же практически лишены крупных туберкулов.

Размеры. Длина от 28 до 39 мм, ширина от 25 до 35,5 мм, высота от 17 до 21 мм.

Среднее отношение длины, ширины и высоты 1 : 0,9 : 0,57.

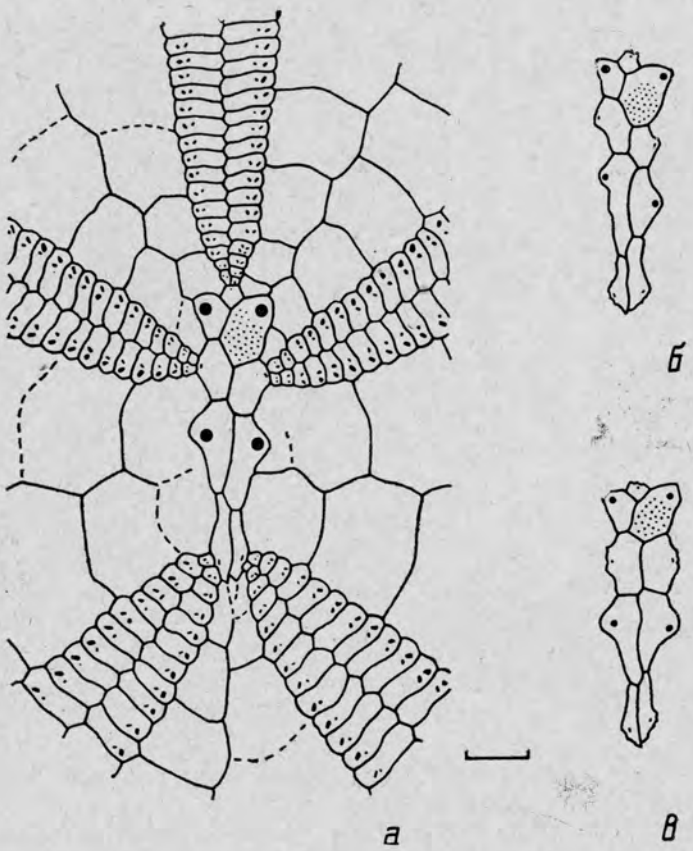


Рис. 2. *Eoholaster laffittei* (Devries), берриас, Ореса (Алжир): *а* — экз. ПИН № 4003/3, адапикальная часть панциря; *б* — экз. ПИН № 4003/4, апикальное поле; *в* — экз. ПИН № 4003/5, апикальное поле. Длина масштабной линейки равна 1 мм.

Сравнение. Отличается от *Eoholaster laffittei* (Devries) (рис. 2, 3) более широким панцирем, более высокими амбулакральными пластинками в привершинных частях амбулакров и более округлыми амбулакральными порами.

Распространение. Берриас юго-западного Крыма.

Материал. 22 экземпляра из юго-западного Крыма (с. Кучки, басс. реки Черной; басс. реки Бельбека) — 10 панцирей и 12 обломков. Большинство экземпляров деформированные, плохой сохранности. Детали морфологии видны на 8 экземплярах.

Eoholaster laffittei (Devries, 1960)
Табл., фиг. 4, 5; рис. 2, 3

Toxaster laffittei: Devries, 1960, p. 21, Pl. V, fig. 10—20, Pl. XXXV, fig. 15—16.

Описание. Панцирь овальный, низкий. Передняя борозда практически не выражена даже на нижней поверхности. Задняя арея развита слабо.

Перистом круглый, плоскость его ориентирована вниз. Расстояние от

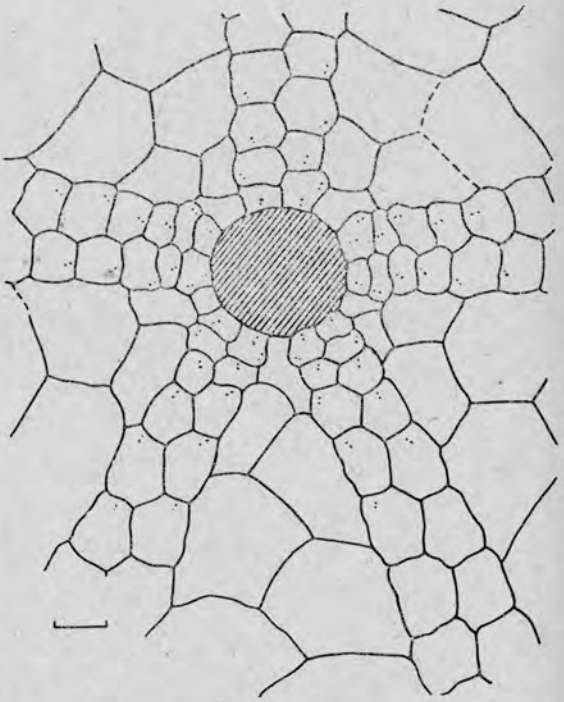


Рис. 3. *Eoholaster laffittei* (Devries), берриас, Ореса (Алжир). Экз. ПИН № 4003/5, строение адоральных частей панциря. Длина масштабной линейки равна 1 мм.

переднего края до перистома примерно в 2,3 раза меньше расстояния от перистома до заднего края панциря.

Перипрокт каплевидный супрамаргинальный, расположен низко.

На верхней поверхности панциря пластинки в амбулакральных полях низкие; ширина пластинки в середине аборальной части каждого поля в 2,7—3,7 раза больше ее высоты. Амбулакральные поры двускатные, несколько удлиненные (рис. 2). В филлодиях наблюдается тенденция к двурядному расположению пор в каждом ряду амбулакральных пластинок (рис. 3).

Ширина интерамбулакров в середине верхней поверхности в 2,3—3,1 раза больше ширины амбулакров. Пластрон гаплостернальный, стернальные пластинки не дифференцированы и по высоте несколько меньше эпистернальных пластинок. На одном экземпляре в адоральной части 1-го интерамбулакра наблюдается меридоплакоидное расположение пластинок (рис. 3).

Апикальное поле по длине составляет $^1/_4$—$^1/_5$ от общей длины панциря. Наблюдается довольно сильная изменчивость в его строении, проявляющаяся главным образом в форме и длине 1 и 4 генитальных и I и V окулярных пластинок (рис. 2). А. Деврие (Devries, 1960, рис. 14 и 15) показал еще более контрастную разницу в длине I и V окулярных пластинок у двух экземпляров этого вида.

Размеры. Длина от 18,3 до 24,5 мм; ширина от 14,7 до 21 мм; высота от 9,1 до 12,5 мм; среднее отношение длины, ширины и высоты 1:0,86:0,51.

Сравнение. По форме панциря *E. laffittei* очень похож на E. poslavskae, но отличается от него меньшими размерами, меньшей относительной длиной апикального поля, более низкими пластинками в адапикальных частях амбулакров и более крупными каплевидными амбулакральными порами в этих частях.

Распространение. Берриас Алжира.

Материал. 15 экземпляров из района Ореса, из которых 7 хорошей и средней сохранности (сборы В. В. Козлова).

ЛИТЕРАТУРА

Лобачева С. В., Соловьев А. Н. Берриасский этап в развитии морских ежей // Сравнительная морфология, эволюция и распространение современных и вымерших иглокожих. Тезисы V Всес. симпоз. по иглокожим. Львов, 1983. С. 38—40.

Порецкая Е. С. О новых морских ежах из верхнего оксфорда Копетдага и к вопросу о классификации и филогении дизастерид // Вопросы стратиграфии, вып. 1. Изд. Ленингр. университета, 1974. С. 85—91.

Соловьев А. Н. Морфология и эволюция дизастеридных морских ежей и систематика Spatangoida // Тр. XII сессии Всес. палеонтол. об-ва. Л., 1968. С. 108—115.

Соловьев А. Н. Позднеюрские и раннемеловые дизастеридные морские ежи СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 131. М., 1971. 123 с.

Beurlen K. Monographie der Echinoiden — Familie Collyritidae d'Orb. // Palaeontographica A, 1934. Bd. 80. P. 42—194.

Devriés A. Note sur le genre *Proholaster* Gauthier // Bull. Soc. histoire natur. Afrique Nord, 1958. T. 49, N 5—6. P. 245—253.

Devries A. Contribution à l'étude de quelques groupes d'Échinides fossiles d'Algérie // Publ. Serv. carte geol. Algérie, nouv. sér. Paléontol. mém., 1960. T. 3. 279 p.

Fisher A. G. Echinoids. Systematic descriptions. Spatangoids. Treatise on invertebrate paleontology, pt. U // Echinodermata, 1966. T. 3. P. 543—627.

Jesionek-Szymańska W. Échinides irréguliers du dogger de Pologne // Acta palaeontol. polon., 1963. Vol. 8, N 3. P. 293—414.

Mortensen Th. A monograph of the Echinoidea, vol. V. Spatangoida. I. Copenhagen. Reitzel-Publisher, 1950. 432 p.

Палеонтологический институт АН СССР, Москва

NEW ECHINOID GENUS EOHOLASTER (SPATANGOIDA, HOLASTERIDAE) FROM THE BERRIASIAN

A. N. Solovjev

From the Berriasian fossiliferous calcareous sandstones and siltstones of the South-Western Crimea a new genus *Eoholaster* and a new species *E. poslavskae* have been described. *Toxaster laffittei* Devries, 1960 from the Berriasian of Algeria is also included in this genus.

The new genus is characterized by the following features: test is oval, slightly truncate posteriorly; feebly developed frontal notch is situated on the oral surface; apical system is elongate, large (its length makes 1/3 of the total length of the test); plastron is haplosternous. This genus is the most primitive member of the family Holasteridae. We consider *Eoholaster* to be the intermediate form between the Jurassic Collyritids and Cretaceous Holasterids.

Paleontological Institute, Acad. Sci. USSR, Moscow

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НОВОГО ВИДА РОДА *HETERASTER* ORBIGNY, 1853 (ECHINOIDEA) ИЗ УРГОНСКОЙ РИФОГЕННОЙ ФАЦИИ АЗЕРБАЙДЖАНА

О. Г. МЕЛИКОВ

В 70-х годах А. Г. Халиловым вместе с другими сотрудниками Института геологии АН Азерб. ССР Г. А. Алиевым, Р. Б. Аскеровым и О. Зейниевым, а также сотрудником Московского государственного университета Е. И. Кузьмичевой проводились детальные полевые исследования и сборы остатков ископаемых организмов в ургонском комплексе нижнего мела в пределах Малого Кавказа (Халилов и другие, 1977). На основании изучения ряда разрезов был сделан вывод, что в исследуемом районе формирование ургонского комплекса закончилось на рубеже барремского и аптского веков (лишь в одном разрезе были обнаружены маломощные отложения апта). Было установлено также, что ургонские (барремские) отложения как по литологии, так и по ископаемым остаткам организмов очень близки к ургонскому комплексу юго-восточной Франции и Швейцарии.

Для разрезов ургона Малого Кавказа характерно присутствие кораллово-гидроидно-водорослевых биогермов большой протяженности, чередующихся с органогенно-обломочными, пелитоморфными, органогенными, иногда песчанистыми и кристаллическими известняками, а также с туфоконгломератами и туфопесчаниками; общая мощность этих отложений 200—240 м. Среди разнообразной фауны ургона наиболее обильны здесь остатки фораминифер (орбитолинид), характерны также брахиоподы, рудисты, устрицы и другие двустворчатые моллюски, брюхоногие моллюски и морские ежи. Последние, представленные преимущественно панцирями рода Heteraster, приурочены к обломочным и пелитоморфным известнякам. Их А. Г. Халилов передал автору для изучения.

В указанных разрезах было найдено несколько видов рода *Heteraster: H. couloni* (L. Agass.), *H. renngarteni* Poretz. и *H. magnus* Poretz. Были также найдены панцири со своеобразным строением пор и другими признаками, отличающими их от известных видов рода *Heteraster*, что послужило основанием для выделения нового вида, описание которого приводится ниже.

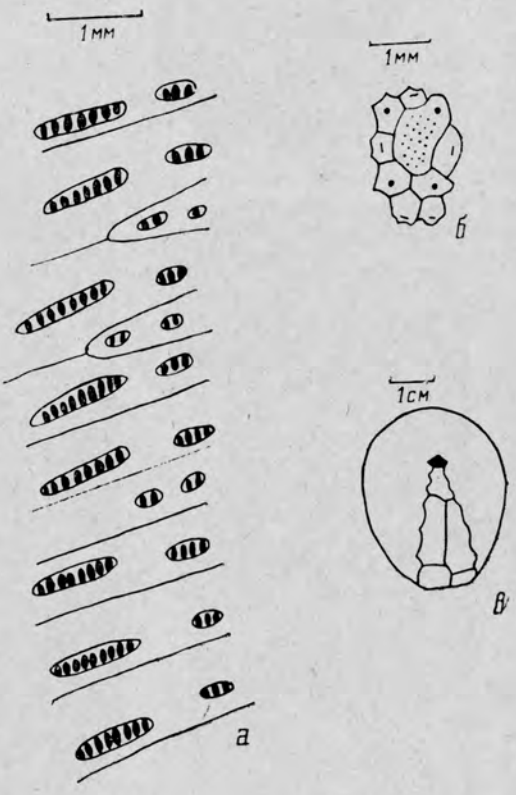
Видовыми признаками для рода *Heteraster*, как известно, являются ширина и степень «открытости» петалоидных частей амбулакров, глубина передней борозды, форма апикального поля, отношение длины, ширины и высоты панциря и другие признаки (Orbigny, 1853—1855; Порецкая, 1961; Rey, 1972). Особенно важен характер расположения пор в непарном амбулакре: у названных видов и нового вида длинные и короткие поры чередуются в порядке, характерном для рода *Heteraster*, при этом длинные поры нередко наклонены и изогнуты. Детальное изучение расположения пор в непарном амбулакре, возможно, даст основание для более четкого разграничения видов этого рода.

Heteraster heckeri Melikov sp. nov. выделен на основании строения пор в петалоидных частях всех амбулакров и формы передних парных амбулакров.

Отряд Spatangoida
Подотряд Amphisternina
Семейство Toxasteridae Lambert, 1920
Род *Heteraster* Orbigny, 1853
Heteraster heckeri Melikov, sp. nov.
Табл., фиг. 1—6; рис.

Название вида в честь Р. Ф. Геккера.

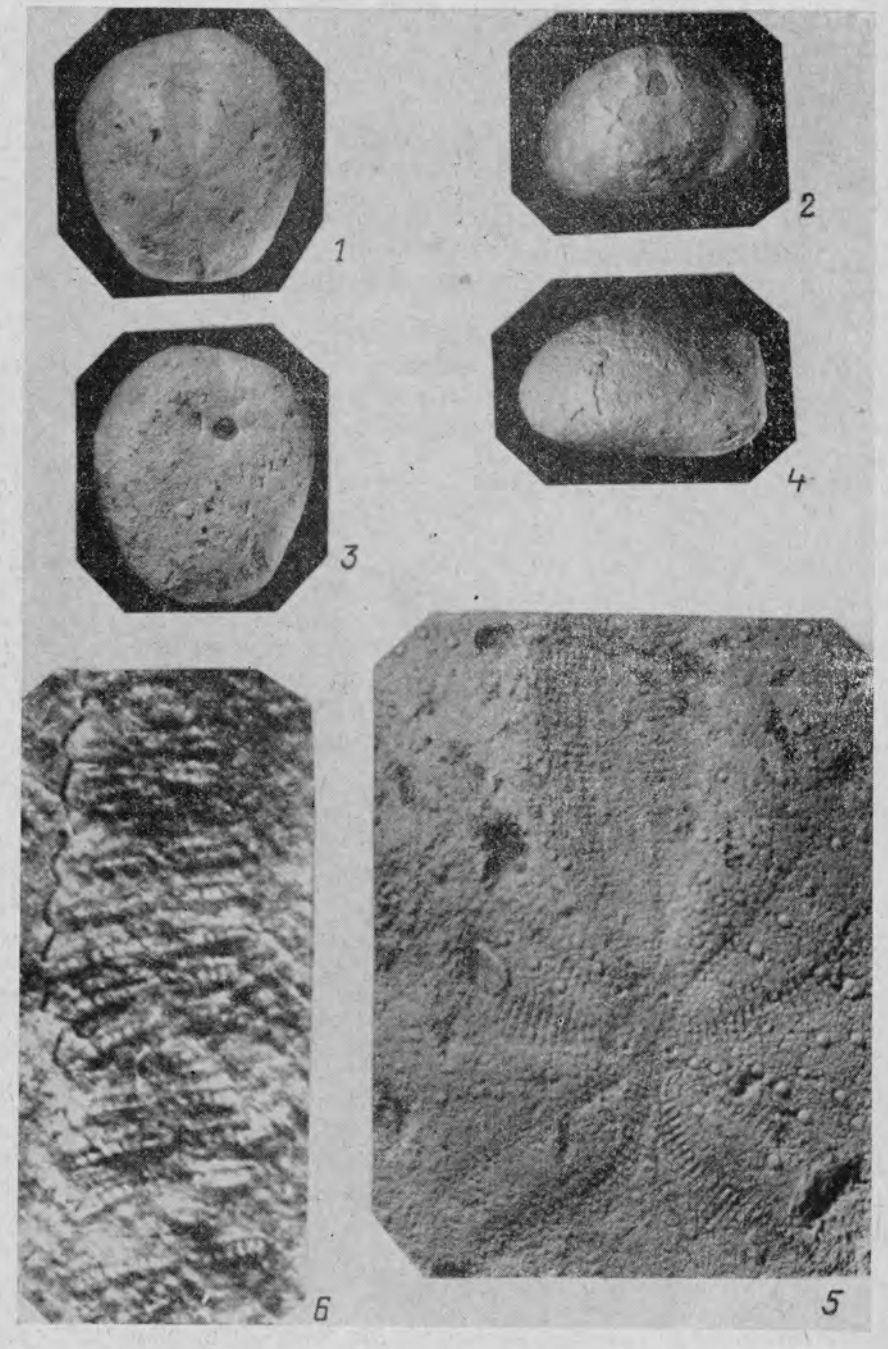
Голотип. АзИНХ, № 775/15ф/4/; целый панцирь хорошей сохранности; Азербайджанская ССР, Зангеланский район, селение Вежнали, верхний баррем.



Heteraster heckeri Melikov, sp. nov.: *а* — строение пор в петалоидной части III амбулакра; *б* — апикальное поле; *в* — пластрон (схемы).

Диагноз. Панцирь средних размеров, овально-сердцевидного очертания, вздутый. Задний конец усечен почти вертикально. Непарный амбулакр в неглубокой борозде. Петалоидные части парных амбулакров широкие, изогнутые. Чередование пор в III амбулакре незакономерное. Строение пор во всех амбулакрах своеобразное: они не сплошные, а прерывистые, «ситообразные» Мадрепорит почти в два раза больше остальных генитальных. Перистом пентагональный.

Описание. Панцирь средней величины, овально-сердцевидный, вздu-



Heteraster heckeri Melikov, sp. nov.,

Фиг. 1—5. Голотип АзИНХ № 775/15ф (4): 1 — вид сверху; 2 — вид сзади; 3 — вид снизу; 4 — вид сбоку, нат. вел; 5 — адапикальные части панциря, ×4. АзССР, Зангеланский р-н, сел. Вежнали, верхний баррем.

Фиг. 6. Экз. № 775/15ф (II), часть петалоида III амбулакра, ×15. АзССР, Кубатлинский р-н, сел. Аликулиушаги, верхний баррем.

тый, суживающийся к заднему концу. Верхняя и боковые стороны панциря выпуклые. Задний конец усечен почти вертикально.

Передняя борозда неширокая и неглубокая, наиболее четко выражена у амбитуса. Непарный амбулакр неширокий, прямой, с узкой межпоровой зоной; расширившись вблизи апикального поля, он сохраняет почти на всем своем протяжении одинаковую ширину. Поры внутренних рядов мелкие; в наружных рядах (через 8—10 пар от вершины) они гетерогенные, с чередованием 2 или 3 длинных щелевидных пор одной короткой, но в средней части амбулакра после одной короткой часто встречается от 5 до 7 длинных пор. Длинные поры расположены более или менее параллельно друг другу, но около коротких пор они изогнуты и наклонены к оси поровой зоны. Короткие поры часто находятся в полупластинках.

Петали парных амбулакров широкие, изогнутые, с широкими межпоровыми зонами.

Строение пор в петалоидах как непарного, так и парных амбулакров своеобразное: они имеют сложное «ситообразное» строение — каждая пора подразделена на ряд линейно расположенных отверстий. Количество отверстий зависит от величины поры: от 3 до 7 и более (рис. а).

Амбулакральные пластинки в петалоидной части низкие, поры расположены у нижнего края.

Апикальное поле компактное, слегка смещено назад, немного вытянуто в длину (его длина примерно в 1,5 раза превышает ширину). Мадрепорит значительно крупнее остальных генитальных. Гидропоры занимают больше половины его площади. Остальные генитальные пластинки имеют почти равные размеры; мадрепорит контактирует с ними. Окулярные пластинки по размеру несколько меньше генитальных; IV окулярная инсертная (рис. б).

Нижняя сторона панциря слегка уплощена, небольшая выпуклость наблюдается в области эпистернальных пластинок пластрона. Пластрон примитивный, протамфистернальный (рис. в). Перистом пентагональный, поперечно удлиненный; его плоскость наклонена вперед. Расстояние от переднего края до перистома составляет $^1/_3$ длины панциря.

Перипрокт овальный, расположен у верхнего края расширяющейся книзу задней ареи.

Туберкулы на верхней стороне панциря довольно мелкие, на нижней стороне они крупнее, особенно в передней части, на пластроне и по краям панциря. На боковых сторонах рассеяны гранулы.

Размеры (в мм):

№ обр.	Длина (Д)	Ширина (Ш)	Высота (В)	Ш/Д	В/Д
775/1	46,0	43,0	23,4	0,93	0,51
775/2	35,7	32,2	20,6	0,90	0,58
775/3	35,5	31,0	18,3	0,87	0,56
775/4	35,2	31,0	21,0	0,88	0,60
775/5	34,0	32,0	20,2	0,94	0,59
775/6	33,2	28,5	18,2	0,86	0,55
775/7	33,0	30,5	20,4	0,92	0,62
775/8	31,6	29,5	20,4	0,93	0,65
775/9	30,3	27,3	18,3	0,90	0,60
775/10	26,2	24,4	16,8	0,93	0,64

Сравнение и замечания. Новый вид отличается от других видов рода Heteraster своеобразными прерывистыми, «ситообразными» порами во всех амбулакрах (см., напр.: Devries, 1960; Rey, 1972) (такой характер пор пока не отмечался и у других представителей отряда Spatangoida). Принадлежность его к роду *Heteraster* определяет чередование коротких и длинных пор в непарном амбулакре. Кроме того, от близкого вида *H. renngarteni* Poretz. новый вид отличается более широкими передними парными амбулакрами, а также относительно более коротким и высоким панцирем.

Материал. 10 панцирей различной сохранности (сборы О. Зейниева).

Местонахождение. Азербайджанская ССР, Зангеланский и Кубатлинский районы, селения Вежнали и Аликулиушаги. Баррем (ургонская фация).

ЛИТЕРАТУРА

Порецкая Е. С. Морские ежи // Неоком Западной Туркмении. Труды ВСЕГЕИ, проблема нефтегазоносности Средней Азии. Новая серия, т. 51, выпуск 6. Л.: Гостоптехиздат, 1961. С. 157—179.

Соловьев А. Н. Развитие и систематическое значение пластронов у морских ежей спатангоидов // Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. Л., 1977. С. 62—66.

Халилов А. Г., Алиев Г. А., Кузьмичева Е. И., Аскеров Р. Б. Ургонский комплекс бассейна р. Базарчай (Малый Кавказ) // Бюл. МОИП, 1977. Т. 52 (4). С. 85—92.

Devries A. Contribution a l'étude de quelques groupes d'Echinides fossiles d'Algérie // Publ. service carte géol. de l'Algérie (nouv. sér.), Paleontologie, Alger, 1960. M. 3. P. 277. Pl. 1—39.

Orbigny A. Paleontologie Francaise // Terrain crétacés, Echinides irréguliers. Paris, 1853—1855. T. 6. 176, 179. Pl. 847, 848.

Rey Jacques. Recherches géologiques sur le crétacé inférieur de l'Estramadura (Portugel) // Laborat. géol. de l'Universite Paul Sabatier Toulouse 1972, memoira 21 (nova serie), 529 p.

Азербайджанский институт нефти и химии. Баку

MORPHOLOGICAL PECULIARITY OF THE NEW SPECIES OF THE GENUS HETERASTER ORBIGNY, 1853 (ECHINOIDEA) FROM THE URGONIAN FACIES OF AZERBAIJAN

O. G. Melikov

The new species *Heteraster heckeri* from the urgonian facies (Barremian) of Azerbaijan is described. This species is characterized first of all by the sieve-like ambulacral pores in petals.

Azerbaijan Institute of Oil and Chemistry, Baku

НОВЫЙ ВИД МОРСКИХ ЕЖЕЙ *CODECHINUS PROSOROVSKYI* ИЗ БАРРЕМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ТУРКМЕНИИ

Е. С. ПОРЕЦКАЯ*

Присутствие панцирей некоторых видов правильных морских ежей является хорошим показателем ургонской фации, которая была достаточно типичной для раннемеловых бассейнов в области океана Тетис. Для этой фации характерно широкое распространение рифовых образований. В хребте Малый Балхан (Западная Туркмения) в барреме ургонская фация представлена зоогенными известняками (кумдагская свита) с многочисленными и разнообразными ископаемыми, характерными для этой фации (Бугрова и др., 1985). Среди них часто встречаются панцири и иглы морских ежей: *Cidaris lardyi* Des., обломки игл *C.* cf. *pyrenaica* Cott. и панцири *Salenia prestensis* Des., *Tetragramma balkhanensis* (Vial.), *Codechinus prosorovskyi* Poretzkaja, sp. nov., *Goniopygus peltatus* L. Ag., *Codiopsis lorini* Cott., *Pygopyrina pygaea* (L. Ag.), *Toxaster ricordeanus* Cott., *Heteraster renngarteni* Poretzk. Особого внимания заслуживают панцири нового вида *Codechinus prosorovskyi* Poretzkaja, sp. nov. Несомненный интерес представляют также сохранившиеся следы прижизненной окраски на поверхности панциря в интерамбулакрах и на туберкулах голотипа нового вида. Аналогичные ряды пятен в интерамбулакрах описаны у другого вида рода *Codechinus* — *C. rotundus* (A. Gras) из апта Юго-Восточной Франции. Случаи сохранения прижизненной окраски на панцирях и иглах нижнемеловых морских ежей, по-видимому, довольно редки. Тем более обращает на себя внимание совпадение сохранившейся окраски у родственных форм в отдаленных друг от друга регионах.

Ниже приведено описание нового вида *Codechinus prosorovskyi* Poretzkaja, sp. nov. В настоящей статье принята классификация Т. Мортенсена (Mortensen, 1928—1951) с дополнением из классификации Г. Филипа (Philip, 1965, с. 57).

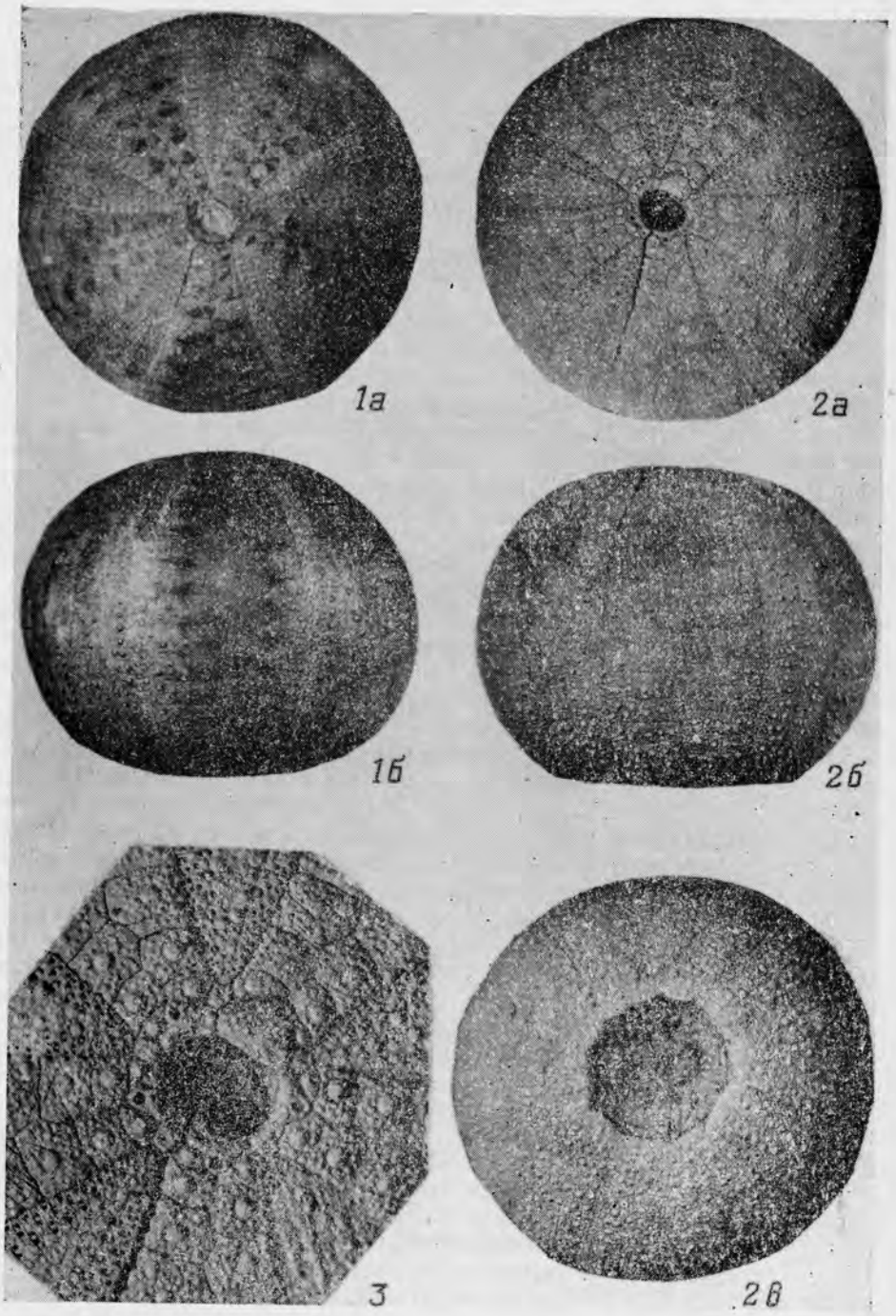
Коллекция описанных морских ежей хранится в музее кафедры исторической геологии Ленинградского государственного университета под № 305.

Отряд Stirodonta
Подотряд Phymosomina
Семейство Stomechinidae Pomel, 1883
Род *Codechinus* Desor, 1856
Codechinus prosorovskyi Poretzkaja, sp. nov.
Табл., фиг. 1—3, рис.

Название вида в честь геолога В. А. Прозоровского.

Голотип. Экз. № 305/21; Малый Балхан, западная часть; нижний мел, баррем, кумдагская свита, верхняя пачка.

* Подготовка статьи к публикации по материалам Е. С. Порецкой осуществлена С. В. Лобачевой.



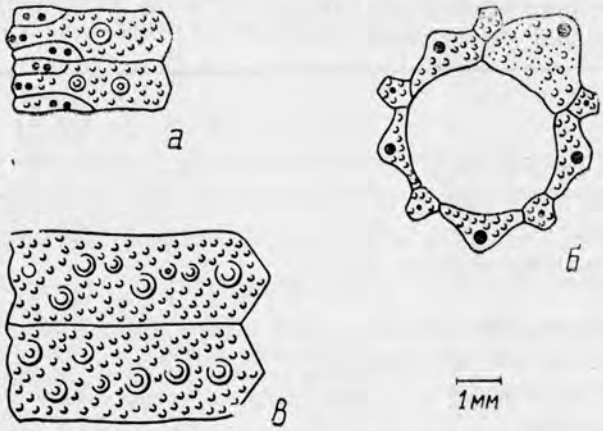
Фиг. 1—3. *Codechinus prosorovskyi* Poretzkaja, sp. nov. Экз. № 21/305 — голотип: 1 — панцирь не опылен, на нем видны пятна прижизненной окраски, ×2, *1а* — вид сверху, *1б* — вид сбоку; 2 — панцирь опылен, ×2; *2а* — вид сверху, *2б* — вид сбоку, *2в* — вид снизу; 3 —апикальное поле, ×8. Туркмения, хребет Малый Балхан, западное окончание; нижний мел, баррем, кумдагская свита. Сборы В. А. Прозоровского, 1980 г.

Описание. Панцирь почти сферический, со слегка волнистой поверхностью из-за выпуклых в средней части амбулакральных и интерамбулакральных пластинок, снизу немного уплощенный. Амбулакры в верхней части незначительно выпуклые, с широкими поровыми зонами (у амбитуса около половины ширины межпоровой зоны). Амбулакральные пластинки олигопоровые, диадематоидные (см. рис. а). Пары пор расположены косыми дугами по три пары с тенденцией к образованию трех вертикальных рядов; каждая пара разделена гранулой.

Амбулакральные и интерамбулакральные туберкулы неперфорированные и некренулованные, очень мелкие, не вполне равные по величине; на панцире голотипа их конусы имеют серую, а головки — белую окраску.

В амбулакрах туберкулы группируются местами вдоль поровых зон двумя вертикальными рядами, а часть туберкулов смещается, и ряды не выдерживаются. На одной пластинке — один-два туберкула.

Интерамбулакральные туберкулы образуют в адапикальных частях полей два нечетких вертикальных ряда посередине пластинок от вершины до перистома. Самые верхние пластинки маленькие, изометрические, ниже — три крупные пластинки, выпуклые в середине, почти равной высоты и длины, еще ниже — пластинки такой же высоты, но длиннее, а дальше с увеличением длины их высота уменьшается.



Codechinus prosorovskyi Poretzkaja, sp. nov.: *а* — амбулакральные (олигопоровые, диадематоидные) пластинки; *б* — строение апикального поля; *в* — интерамбулакральные пластинки (ниже амбитуса).

На самых верхних пластинках по одному более крупному туберкулу, ниже, вблизи поровых зон, — по три—четыре туберкула; срединная зона с углубленным швом остается свободной. Ближе к амбитусу на всей пластинке — шесть—восемь туберкулов (см. рис. в). Ниже амбитуса туберкулы крупнее и расположены чаще. Между туберкулами вся поверхность панциря заполнена гранулами, несколько различающимися по величине.

На панцире голотипа в интерамбулакрах в середине горизонтальных швов пластинок имеются темно-коричневые пятна, обращенные широкой стороной к шву и образующие два вертикальных ряда от апикального поля до амбитуса. На верхних пластинках они темнее и, кроме них, заметны небольшие пятна у срединного шва; к амбитусу пятна бледнеют. На сохранившемся значительно хуже панцире второго экземпляра из

Малого Балхана заметны неотчетливые серые пятна в интерамбулакрах. Панцирь голотипа местами окрашен в коричневый цвет в результате вторичного ожелезнения. Ряды темных пятен в интерамбулакрах и серые конусы туберкулов с белыми головками, по-видимому, представляют собой следы сохранившейся прижизненной окраски панциря.

Апикальное поле небольшое, асимметричное. Мадрепорит выпуклый, весь пронизан гидропорами, значительно крупнее других генитальных пластинок. Генитальные поры крупные. Довольно большие, неправильно пятиугольные окулярные пластинки расположены различно. Окулярные пластинки II и III значительно отделены генитальными от перипрокта, I и V с ним контактируют, а IV на панцире голотипа соприкасается с перипроктом, но небольшим участком — края 3 и 4 генитальных пластинок лишь немного раздвинуты (см. рис. б). На панцире второго экземпляра из Малого Балхана эти края соединяются, так что IV окулярная пластинка незначительно отделена от перипрокта. Все пластинки апикального поля гранулированы.

Перипрокт неправильно широкоовальный, расположен слегка косо. Перистом небольшой, на уровне панциря с неглубокими, но четкими жаберными вырезами.

На панцире голотипа в области амбитуса с двух сторон границы между IV амбулакром и 4 интерамбулакром сохранились две маленькие неполные иглы длиной около 1 мм.

Размеры (в мм) и отношения:

	Голотип № 305/21	Экз. № 305/22
Диаметр панциря	31,0	35,0
Высота панциря	24,0	27,0
Отношение высоты панциря к его диаметру	0,77	0,77
Диаметр апикального поля	5,50	6,25
Отношение диаметра апикального поля к диаметру панциря	0,18	0,18
Диаметр перистома	10,0	11,0
Отношение диаметра перистома к диаметру панциря	0,32	0,31

Изменчивость. Изменчиво расположение I и IV окулярных пластинок по отношению к перипрокту.

Сравнение и замечания. По форме и скульптуре панциря новый вид очень близок к единственному известному виду рода *Codechinus* — *C. rotundus* (A. Gras), подробно описанному Г. Котто из апта Юго-Восточной Франции, также с рядами пятен в интерамбулакрах, признанными Котто следами прижизненной окраски (Cotteau, 1862—1867, т. VII, с. 853, табл. 1198). У экземпляра из ургонских отложений Алжира тоже отмечено темное пятно в интерамбулакре (Cotteau, Peron et Gauthier, 1876—1884, т. I, вып. III, с. 42). *Codechinus prosorovskyi sp. nov.* отличается от этого вида строением апикального поля с различным положением окулярных пластинок по отношению к перипрокту. На рисунках же автора вида А. Граса у нескольких экземпляров *C. rotundus* апикальное поле более асимметричное, с крупным мадрепоритом и разной величиной других

генитальных пластинок. Поскольку не на всех описанных экземплярах *C. rotundus* сохранилось апикальное поле, то возможно, что не все они принадлежат к этому виду. Кроме того, у нового вида наблюдаются отчетливые жаберные вырезы перистома. Автор вида *C. rotundus*, а также Г. Котто и ряд других авторов указывали на слабовыраженные жаберные вырезы или на их отсутствие. Однако на рисунке автора рода *Codechinus* изображены ясные жаберные вырезы (Desor, 1858, с. 111, табл. XIX, фиг. 12) и такие же описаны у экземпляров из ургона Югославии (Восточной Сербии) (Митровић-Петровић, 1966, с. 128, табл. I, фиг. 3).

В связи с выделением второго вида рода *Codechinus*, а также с указанными расхождениями в описании *C. rotundus* диагноз рода следует дополнить следующими положениями: 1) апикальное поле дицикличе-ское или часть окулярных пластинок раздвигает генитальные и соприкасается с перипроктом; 2) перистом со слаборазвитыми или отчетливыми жаберными вырезами.

Материал. 5 панцирей, из которых два из верхней пачки кумдагской свиты западной части Малого Балхана (голотип очень хорошей сохранности, лишь с небольшим повреждением, и второй панцирь, местами разрушенный, со скульптурой, сохранившейся только на отдельных участках) и три панциря — из кумдагской свиты Западного Копетдага, района Пырнуара (неполные и поврежденные).

ЛИТЕРАТУРА

Бугрова И. Ю., Преображенский М. Б., Прозоровский В. А. Нижнемеловые рифовые комплексы Западной Туркмении // Вестник Ленингр. университета. 1985. № 7. С. 22—30.

Cotteau G. Paléontologie Francaise. Terrain cretacé. Échinides. Paris, 1862—1867. T. VII. 894 p.

Cotteau, Peron et Gauthier. Échinides fossiles de l'Algérie. Paris, 1876—1884. T. 1. Pt. 3, 90 p.

Desor E. Synopsis des echinides fossiles. Paris, Wiesbaden, 1855—1858. 490 p.

Митровић-Петровић J. Кредни и миоценски ехиниди Сербије. Геолошки анали Балканског полуострва, кн. XXXII. Београд, 1966. С. 87—163.

Mortensen T. A. Monograph of the Echinoidea, v. 2. Copenhagen, Reitzel, 1935. 647 p.

Philip G. M. Classification of Echinoids // Journal of Paleontology. 1965. Vol. 39, N 1. P. 45—62.

Ленинградский государственный университет, Ленинград

NEW ECHINOID SPECIES CODECHINUS PROSOROVSKYI FROM THE BARREMIAN OF TURKMENISTAN

E. S. Poretzkaja

From the Barremian (Lower Cretaceous) of the Lesser Balkhan in Turkmenistan *Codechinus prosorovskyi* sp. nov. (Stirodonta, Stomechinidae) is described. Representatives of this genus, as well as other regular sea urchins, are indicators of the Urgon facies, widespread in the Mediterranean paleobiogeographic area in the Early Cretaceous.

Leningrad State University, Leningrad

АССОЦИАЦИЯ ЭКТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ ПЕРЕДНЕЖАБЕРНЫХ ГАСТРОПОД С ПОЗДНЕМЕЛОВЫМИ МОРСКИМИ ЕЖАМИ *GALERITES*

А. С. АЛЕКСЕЕВ. Л. Г. ЭНДЕЛЬМАН

Панцири ископаемых морских ежей нередко несут большое число разнообразных эпибионтов, посмертных сверлений и прижизненных повреждений, описанию которых посвящено довольно много работ. Особенно многочисленны такие образования на панцирях позднемеловых морских ежей, происходящих преимущественно из мергельно-меловых толщ юга СССР, которые формировались в обширных относительно мелководных морских бассейнах. Бедность этих бассейнов твердыми субстратами приводила к тому, что панцири как живых, так и мертвых морских ежей наряду с рострами белемнитов представляли собой настоящие «островки колонизации», очень густо заселенные разнообразной, но специфической биотой, изучение которой можно выделить в особую задачу. Однако из всего разнообразия посмертных и прижизненных повреждений наибольший интерес вызывают последние, так как они позволяют выявить непосредственные биотические взаимоотношения организмов.

Прижизненные повреждения в свою очередь могут быть разделены, с одной стороны, на следы хищничества, а с другой — комменсализма и паразитизма. Следы хищничества зафиксированы как на позднемеловых морских ежах (Gripp, 1929; Saint-Seine, 1950; Thies, 1985), так и на кайнозойских, особенно миоценовых, представителях этого класса (Mitrovič-Petrovič, 1964; Zinmeister, 1980; Ali, 1982 и др.). Форма проявления такого рода повреждений разнообразна и требует специального изучения. В то же время выявленные случаи комменсализма и паразитирования других организмов на древних морских ежах весьма немногочисленны.

Комменсалами современных морских ежей могут быть почти все группы беспозвоночных, среди которых преобладают черви, различные ракообразные и двустворчатые моллюски. На ископаемых эхиноидеях засвидетельствовано только два случая комменсализма. А. Деврие (Devriès, 1953) описал в качестве комменсалов мелких (0,5—1,5 мм) гастропод, отнесенных им к новому виду *Capulus hemiastericolus,* которые поселялись в большом количестве на панцире крупного *Hemiaster batnensis* (Coquand) из сеномана Алжира повсюду, кроме нижней поверхности. Гуще всего были заселены фасциолы и область анальной ареи, то есть участки панциря, где циркуляция воды наиболее активна.

Р. Сен-Сейн (Saint-Seine, 1958) описала желобообразное углубление шириной до 12 мм и длиной 10,5 см, проходящее почти от амбитуса поперек петали IV амбулакра, а затем вдоль него почти до вершины панциря миоценового морского ежа *Clypeaster campanulatus* Schl. В углублении наблюдались регенерированные туберкулы. Это образование по аналогии с другими известными случаями было объяснено как след, оставленный комменсальной полихетой *Lumbriconereis.*

Среди паразитов современных эхиноидей встречаются представители различных групп беспозвоночных начиная с простейших, но чаще других — гастроподы и ракообразные. Случаи паразитизма на ископаемых морских ежах фиксировались чаще, чем случаи комменсализма, вероятно, из-за бо́льшей легкости распознавания. Остановимся несколько подробнее на таких исследованиях.

На позднемеловом материале описаны случаи повреждения панциря, приписываемые эулимидным гастроподам (Saint-Seine, 1950), которые имеют вид неправильно-овальных сквозных перфораций, расположенных исключительно на амбулакрах панцирей *Micraster schroederi* Stoll. (кампан Франции) и *M. schloenbachi* (кампан ФРГ). Другой очень интересный случай паразитирования гастропод наблюдал П. Кир (Kier, 1981). Среди 32 панцирей *Hemiaster elegans washitae* (Lambert) из верхнего альба Техаса обнаружен один экземпляр с четырьмя отверстиями, одно из которых расположено на деформированной и укороченной левой задней петали. Деформация вызвана остановкой формирования новых амбулакральных пластинок (на этой петали почти вдвое меньше пар амбулакральных пор, чем на других), которая, очевидно, была вызвана продырявливанием панциря вблизи заднего края глазной пластинки (Kier, 1981, рис. 1в). Три других отверстия возникли позднее, так как они расположены на более молодых пластинках. Три факта, по мнению Кира, убедительно подтверждают предположение о том, что на этом морском еже паразитировали именно гастроподы: характерный размер отверстий, присутствие их в количестве более одного и то обстоятельство, что одно из них функционировало в течение длительного периода времени. По аналогии с современными проявлениями паразитизма на морских ежах делается вывод, что такими гастроподами были представители семейства Eulimidae.

Другая группа паразитов, обнаруженных на ископаемых морских ежах, — это ракообразные. А. Н. Соловьев (1961) описал следы паразита на панцирях *Collyrites elliptica* (Lamarck) (келловей Северного Кавказа, Дагестана и Туркмении). Это — округлые, полые внутри камеры, представляющие собой разрастания на апикальном поле или вокруг него на амбулакрах. Данные образования, получившие название *Cancericipustula nocens*, были приписаны А. Н. Соловьевым аскоторацидам, но скорее всего они принадлежат копеподам. Второй случай паразитирования, в результате которого также образовались цисты, действительно принадлежащие аскоторацидам, описан на келловейском *Pygorhytis ringensis* (Agassiz) из Крыма (Соловьев, 1971). Следы паразитических аскоторацид обнаружены также на позднемеловых эхинокорисах Дании. Они встречаются довольно часто и имеют вид округлых отверстий (в поперечнике максимально до 19 мм) в основном на верхней стороне панциря (Madsen, Wolf, 1965). Паразитические аскоторациды отнесены к современному роду *Ulophysema*, хозяевами которого являются *Echinocardium cordatum, E. flavescens* и *Brissopsis lyrifera* (Brattström, 1947).

Известны и другие следы на панцирях ископаемых морских ежей, которые, возможно, связаны с паразитизмом. Они установлены на позднемеловом *Micraster turonensis* из Франции (Saint-Seine, 1950) и на среднемиоценовом *Clypeaster pyramidalis*, случаи L и M (Mitrović-Petrović, 1964).

На отечественном позднемеловом материале выявлены следы паразитирования, продуценты которых остались нерасшифрованными (Савчинская, 1982). Это «мелкие круглые сверления паразитов» на верхних

поверхностях панцирей *Epiaster nobilis* Stoliczka из маастрихта Донбасса и на некоторых *Echinocorys* sp.

Этим исчерпываются выявленные случаи паразитирования на ископаемых морских ежах.

Среди обильного комплекса морских ежей отряда Holectypoida, приуроченных к нижнему маастрихту Мангышлака и западного чинка Устюрта и представленных различными видами родов *Conulus* и *Galerites*, обнаружено 6 экземпляров *Galerites orbicularis* (d'Orbigny), которые привлекают к себе внимание своеобразными углублениями. Эти галеритесы встречаются в мелоподобных плотных известняках (например, в разрезе Байсарлы) либо в плотных детритовых глауконитовых известняках (Суллу-капы). Три из этих экземпляров обнаружены в мергелях верхней части нижнего маастрихта урочища Жосалы (западный чинк Устюрта).

Это местонахождение расположено на западном крыле Жосалинской антиклинали у подножья чинка Устюрта в 0,5 км южнее круглого останца, который бронируется известняками датского яруса. Присутствие *Belemnella sumensis praearkhangelskii* Naid. свидетельствует о принадлежности данной части разреза к самым верхам нижнего маастрихта (Копаевич и др., 1987). В мергелях встречен богатый комплекс относительно мелководного характера, к которому относятся губки *Porosphaera*, многочисленные серпулы, кораллы *Smilotrochus excavatus* (Hagenow), *Cyathoceras mangyschlakense* Kusm., усоногие раки *Arcoscalpellum fossula* (Darwin), *A. maximum* (Sowerby), *A. cylindraceum* (Darwin), различные брахиоподы, мшанки, морские ежи (правильные, *Echinocorys* и др.), морские звезды (преимущественно маргинальные таблички), морские лилии, немногочисленные устрицы. Редко встречаются зубы акул. Обстановку обитания морских ежей со следами поселения на них паразитов можно охарактеризовать как отвечающую средней части сублиторали тепловодного морского бассейна с довольно мягкими грунтами.

Приведем основные характеристики изученных образований.

1. Цистообразные углубления на панцирях галеритесов расположены как на верхней, так и на нижней сторонах панциря, преимущественно на последней. При этом определенной закономерности в их размещении не наблюдается. Они приурочены либо к амбулакральным, либо к интерамбулакральным полям или одновременно захватывают (в различной степени) оба поля. В то же время можно говорить об отсутствии прямой зависимости числа углублений от размеров панциря.

2. Наружные отверстия углублений неправильно округлые или овальные, их диаметр колеблется от 1,0 до 2,3 мм, преимущественно будучи равным 1,4—1,9 мм.

3. Углубления ориентированы к поверхности панциря не строго перпендикулярно, а всегда под некоторым углом. На поздних стадиях развития, когда вдавленности достигают наибольшей глубины, этот наклон становится слабозаметным или практически исчезает.

4. Рассматриваемые углубления никогда не пронизывают панцирь насквозь даже в тех случаях, когда его толщина меньше глубины этих образований. Их глубина изменяется от 0,2 до 1,4 мм, составляя главным образом 0,3—0,8 мм.

5. Изнутри на панцире можно наблюдать желвакообразные «нашлепки», своеобразные вздутия, расположенные под углублениями (см. табл., фиг. 4). Их диаметр примерно в 1,5—2 раза больше поперечника углублений, поверхность неровная. Вблизи углубления толщина панциря уве-

личивается почти в два раза по сравнению с обычной величиной (с 1,05 до 1,74 мм). На поперечных сколах не заметно каких-либо особенностей структуры стереома, которые можно было бы связать с деятельностью организмов, продуцировавших углубления. Неглубокие вдавленности не сопровождаются какими-либо вздутиями на внутренней поверхности панциря. По мере углубления следов, когда они становятся соизмеримыми с толщиной панциря, на последнем изнутри появляются слабые вздутия, постепенно увеличивающиеся в диаметре и по высоте.

6. Наиболее полно развитые углубления нередко характеризуются наличием вокруг наружного отверстия слабовыраженного валика. Края отверстий в ряде случаев несут слабые зазубренности.

7. Формирование углублений, вероятно, происходило в несколько стадий. Сначала возникали неглубокие вдавленности (табл., фиг. 1д, е), затем их глубина увеличивалась при весьма незначительном росте диаметра отверстия. На самых первых стадиях этого процесса еще сохранялась грануляция, но более редкая, чем на остальной поверхности панциря (очевидно, восстановленная после ухода паразита). В крупных углублениях на их дне грануляция отсутствует, дно углублений «тонкошагреневое». Исчезновение туберкуляции в таких углублениях может быть связано с бóльшей длительностью обитания в них организмов. В одном случае различима ступенчатость процесса формирования углублений (табл., фиг. 1д).

8. Поперечник наружного отверстия углублений последних стадий развития несколько меньше внутреннего диаметра, так что в радиальном сечении следы имеют бутылковидную форму. Вероятно, эта особенность связана с постепенным ростом организма, обитавшего на поверхности панциря морских ежей, при сохранении первоначального размера ранее сформировавшихся частей тела, подобно тому как это наблюдается у раковин брюхоногих моллюсков.

Анализ особенностей наружных образований убедительно свидетельствует об их прижизненной природе, на что указывает прежде всего появление болезненных вздутий на внутренней поверхности панциря. Наличие ряда стадий и углублений, превышающих толщину панциря, свидетельствует о длительности обитания организмов-продуцентов. Описанные выше образования можно трактовать как следы паразитизма, поскольку они явно приводили к неблагоприятным последствиям для морских ежей-хозяев.

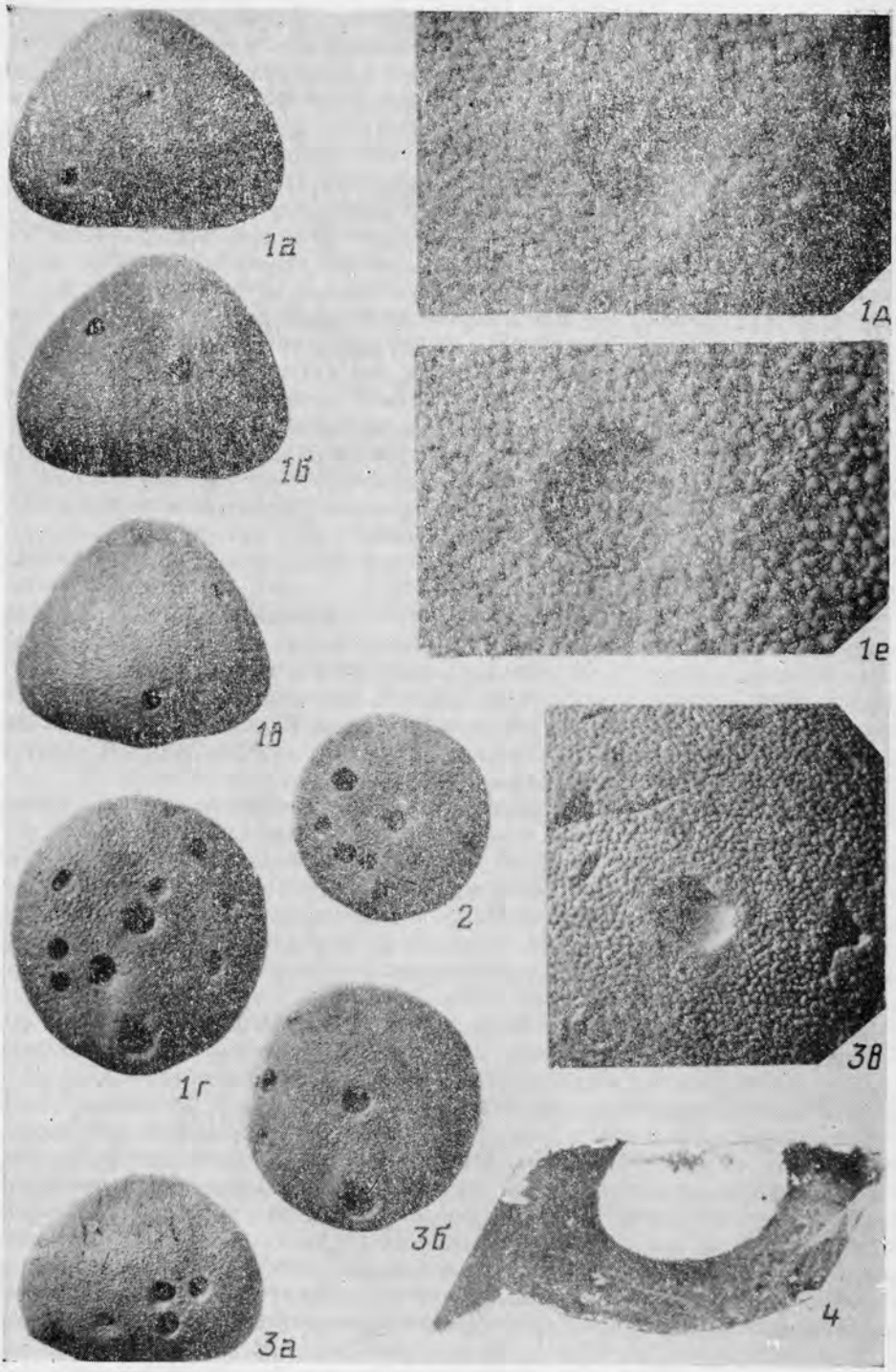
Какие же организмы могли быть этими паразитами?

Ими не могли быть копеподы, поскольку в результате их жизнедеятельности формируются цисты, закрытые сверху крышечкой с отверстиями. Следов подобных цист на изученных морских ежах не обнаружено.

Аскоторациды, как отмечалось выше, поселяющиеся на морских ежах, приводят к образованию в панцире отверстий неправильной формы, чего на нашем материале также не наблюдается. Следовательно, аскоторациды также могут быть исключены из рассмотрения.

Из возможных паразитов морских ежей и других иглокожих остаются лишь эулимидные гастроподы, являющиеся, вероятно, продуцентами вышеописанных углублений. Для доказательства этого положения рассмотрим более подробно особенности поведения этой группы паразитов.

Наиболее обычными экто- и эндопаразитами современных иглокожих, в том числе и морских ежей, являются переднежаберные мезогастроподы семейств Eulimidae и Stiliferidae, происходящие от свободноживущих Melanellidae (Иванов, 1952; Humphreys, Lützen, 1972; Gooding, Lützen, 1973; Lützen, Nielsen, 1975; Habe, 1976; Warén, 1980; Hoskin, Warén,


1а
1б
1в
1г
1д
1е
2
3а
3б
3в
4

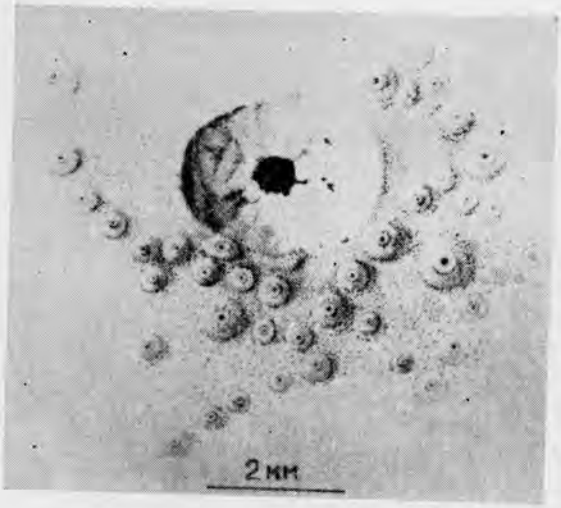
1983; Berry, 1956). Эти брюхоногие моллюски, как правило, прочно прикрепляются к хозяину длинным хоботком, который пронизывает стенку тела и достигает внутренней полости. Моллюски питаются полостной жидкостью. Эндопаразитические формы селятся в пищеводе или прямой кишке. Однако среди эулимид и стилиферид известны и менее специализированные формы, например *Megadenus arrhynchus* Ivanov (Иванов, 1952), которые располагаются в галловидных углублениях всегда в интеррадиусах на дорсальной поверхности морской звезды *Anthenoides* и лишены хоботка. Со стороны внутренней полости хозяина занятые паразитом углубления имеют вид неправильных галлообразных вздутий, образованных двумя рядами утолщенных деформированных известковых табличек. Раковина моллюска в «цисте» лежит боком, края углубления утолщены и грубо гранулированы. У этого вида имеются карликовые самцы, всегда расположенные на хозяине рядом с самками. Диаметр углублений, занятых самками, около 5 мм при глубине около 7 мм.

У эулимид и стилиферид в большинстве случаев наблюдается очень тесная связь с определенным видом-хозяином. Например, *Pesastilifer nitidula* обитает только на *Holothuria* (*Halodeima*) *edulus*, а *P. edulus* — на *Holothuria atra*. Последний вид в количестве 660 экз. был обнаружен у 1300 экз. голотурий *H. atra*, тогда как 3000 экз. других видов голотурий не несли этих паразитов (Hoskin, Warén, 1983). Тем не менее известны случаи связи одного вида моллюсков с двумя—тремя хозяевами.

Эктопаразитические эулимиды обитают в тропических и субтропических водах и обнаружены на различных, главным образом на правильных морских ежах. Чаще всего моллюски прикрепляются к нижней (оральной) стороне панциря всегда вне перистома, но поблизости от него, располагаясь между иглами как в пределах амбулакров, так и интерамбулакров. Довольно подробно характер прикрепления описан для *Echineulima mittrei* (Petit) — эктопаразита тропических мелководных ежей семейств Diadematidae и Echinometridae (Lützen, Nielsen, 1975). Раковина моллюска свободна, но плотно прижата к наружной поверхности панциря так, что в месте прикрепления на последнем образуется овальное, несколько суженное с одного конца углубление, ограниченное нешироким и слегка приподнятым валиком (см. рисунок). Вблизи углубления таблички панциря могут заметно видоизменяться, а иглы значительно редуцироваться или отсутствовать. В центре отпечатка наблюдается неправильной формы округлое отверстие, через которое хоботок моллюска проникает в полость морского ежа.

Некоторые эулимиды и стилиферид, например *Megadenus cysticola* Koehler et Vaney (Koehler, Vaney, 1925) и *Turveria encopeudema* Berry, (Berry, 1956), обитают в галлообразных вздутиях на иглах мелководных

Фиг. 1—4. Следы *Heckerina mangyshlakensis* Alekseev et Endelman, ichnogen. et ichnosp. nov. на панцире *Galerites orbicularis* (d'Orbigny): *1а* — вид панциря справа, следы № 4314/*1л, м*; *1б* — вид панциря слева, следы № 4314/*1и, к*; *1в* — вид панциря сзади, след № 4314/*1н*; *1г* — вид панциря с оральной стороны, следы № 4314/*1а—з*; голотип — самое крупное углубление на 1 амбулакре, № 4314/*1а*; *1д* — след № 4314/*1б*, видна ступенчатость; *1е* — след № 4314/*1к*; западный чинк Устюрта, урочище Жосалы; верхняя часть нижнего маастрихта. Фиг. *1а—г* — увеличение ×2; фиг. *1д, е* — увеличение ×10; *2* — вид панциря с оральной стороны, следы № 4314/*2а—д* (×2); западный чинк Устюрта, урочище Жосалы; верхняя часть нижнего маастрихта: *3а* — вид панциря сбоку, следы № 4314/*6а, б, д, е* (×2); *3б* — вид панциря с оральной стороны, следы № 4314/*6б, д* (×2); *3в* — след № 4314/*6г* (×10); Мангышлак, точное местонахождение неизвестно; нижний маастрихт; *4* — поперечный скол панциря через след № 4314/*3а* (×14); западный чинк Устюрта, урочище Жосалы; верхняя часть нижнего маастрихта.



След прикрепления паразитической гастроподы *Echineulima mittrei* (Petit) на панцире морского ежа *Diadema setosum* (Gay) (Liitzen, Nielsen, 1975).

тропических морских ежей *Dorocidaris* и *Encope*. Однако описание подобных «цист» в литературе отсутствует.

Таким образом, среди эулимидных гастропод выделяются два типа приспособления к паразитизму. Примитивные формы обитают на поверхности тела иглокожих и лишены хоботка. Пища всасывается непосредственно через покровы тела. Более совершенную стадию отражают формы с хоботком, пронизывающим стенку тела насквозь и позволяющим моллюску питаться полостной жидкостью.

Углубления на панцирях морских ежей из маастрихта Мангышлака весьма сходны со следами прикрепления современных эулимидных гастропод (*Echineulima mittrei*, см. рис.). Так же как и современные, они слегка овальные, ориентированы под некоторым углом (в связи со скошенностью устья спиральнозавитой раковины) и имеют бутылкообразное радиальное сечение. Единственным их отличием является отсутствие сквозного отверстия в центре углублений. Однако среди эулимид известны формы, лишенные хоботка. Есть все основания полагать, что в позднемеловое время наряду с продвинутыми формами, о чем свидетельствует находка Кира (Kier, 1981), еще существовали многочисленные бесхоботные эулимиды. На основе вышеизложенного можно сделать вывод о том, что продуцентами рассматриваемых образований были древние эулимидные гастроподы.

Описанные следы жизнедеятельности (паразитизма) на панцирях морских ежей в соответствии с современной практикой должны получить латинское наименование. Поскольку же аналогичные образования ранее не были известны, то они выделяются в новые род и вид, описание которых приводится ниже. Коллекция под № 4314 хранится в Палеонтологическом институте АН СССР.

Род *Heckerina* Alekseev et Endelman, ichnogen. nov.

Название рода в честь Р. Ф. Геккера.

Типовой вид. *Heckerina mangyshlakensis* ichnogen. et ichnosp. nov., верхний мел, маастрихт западного чинка Устюрта и Мангышлака.

Диагноз. Округлые углубления (диаметром 1,0—2,3 мм, глубиной 0,2—1,4 мм) на панцирях морских ежей Galerites orbicularis (d'Orb.), ориентированные слегка косо к наружной поверхности панциря. Наруж-

ное отверстие в поперечнике обычно меньше наибольшего диаметра углубления, приуроченного к его середине. Следы, по глубине соизмеримые с толщиной панциря, на внутренней поверхности последнего сопровождаются вздутиями. Внутри неглубоких следов обычно сохраняется грануляция панциря.

Состав. Типовой вид.

Сравнение. От следов *Canceripustula* Solovjev, представляющих собой цистообразные камеры на панцирях юрских морских ежей рода *Collyrites*, отличается наличием широкого наружного отверстия и иным хозяином.

Замечания. Продуцентами этих следов, по-видимому, были древние эулимидные гастроподы.

Heckerina mangyshlakensis Alekseev et Endelman, ichnogen. et ichnosp. nov.
Табл., фиг. 1—4

Название вида от п-ва Мангышлак.

Голотип. ПИН, № 4314/1а; полноразвитое углубление; западный чинк Устюрта, урочище Жосалы; верхний мел, верхи нижнего маастрихта.

Описание. Совпадает с диагнозом рода.

Распространение. Верхний мел, нижний маастрихт; Мангышлак и западный чинк Устюрта.

Материал. 30 углублений на 6 панцирях *Galerites orbicularis* (d'Orbigny).

Авторы выражают благодарность О. В. Ржезницкому за помощь в изготовлении фотографий на электронном микроскопе.

ЛИТЕРАТУРА

Иванов А. В. Строение эктопаразитических брюхоногих Stiliferidae как результат их образа жизни // Тр. Ленингр. об-ва естествоиспытателей. 1952. Т. 71, вып. 4. С. 86—140.

Копаевич Л. Ф., Беньямовский В. Н., Найдин Д. П. Граница нижнего и верхнего маастрихта в Европейской палеобиогеографической области // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1987. Т. 62, № 5. С. 43—57.

Савчинская О. В. Условия существования позднемеловой фауны Донецкого бассейна. М.: Наука, 1982. 132 с.

Соловьев А. Н. Паразит *Canceripustula nocens* у позднеюрского морского ежа // Палеонтол. ж. 1961. № 4. С. 115—119.

Соловьев А. Н. Позднеюрские и раннемеловые дизастеридные морские ежи СССР. М.: Наука, 1971. 124 с.

Ali M. S. M. Predation and repairing phenomena in certain clypeasteroid echinoid from the Miocene and Pliocene epochs of Egypt // J. Palaeontol. Soc. India. 1982. Vol. 27. P. 7—8.

Berry S. S. A new west Mexican prosobranch mollusk parasitic on echinoids // Amer. Midland Naturalist. 1956. Vol. 56, N 2. P. 355—357.

Brattström H. On the ecology of the ascothoracid *Ulophysema oeresundense* Brattström // Lunds Univ. Arsskrift. 1947. N. F. Avd. 2. Bd. 43, N 7. P. 1—74.

Devriès A. Un cas commensalisme chez un *Hemiaster*. II. Contribution a l'étude de la symmétrie bilatérale chez les spatangues // Bull. Serv. Carte Geol. Algerie. Ser. I. Paléontol. 1953. N 15. 69 p.

Gooding R. U., Lützen J. Studies on parasitic gastropods from echinoderms. III. A description of *Robillardia cernica* Smith, 1889, parasitic in the sea urchin *Echinometra* Meuschen, with notes on its biology // Det Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Skrifter. 1973. Bd. 20, N 4. P. 1—22.

Gripp K. Über Verletzungen an Seeigeln aus der Kreide Norddeutschlands // Paläontol. Z. 1929. Bd. II. S. 238—245.

Habe T. Parasitic gastropods from echinoderms of Japan // Bull. Nat. Sci. Museum. Ser. A (Zoology). 1976. Vol. 2, N 3. P. 157—168.

Hoskin G. P., Warén A. *Peasistilifer edulis*, a new eulimid prosobranch on Indo-Pacific holothurian // Nautilus (USA). 1983. Vol. 97, N. 1. P. 23—26.
Humphreys W. F., Lützen J. Studies on parasitic gastropods from echinoderms. I. On the structure and biology of the parasitic gastropod *Megadenus cantharelloides* n. sp., with comparisons on *Paramegadenus* n. g. // Det Kongel. Danske Vidensk. Selskab. Biol. Skrifter. 1972. Bd. 19, N 1. P. 1—27.
Kier P. A bored Cretaceous echinoid // J. Paleontol. 1981. Vol. 55, N 3. P. 656—659.
Koehler R., Vaney C. Un nouveau Gastropode producteur de galles sur les piquants du *Dorocidaris tiara* Anderson // C. r. Acad. sci. Paris. 1925. T. 180. P. 1559—1563.
Lützen J., Nielsen K. Contributions to the anatomy and biology of *Echineulima* n. g., parasitic on sea urchins // Vidensk. Medd. Dansk. Naturh. Foren. 1975. Bd. 138. P. 171—199.
Madsen N., Wolfe T. Evidence of the occurrence of Ascothoracica (parsitic cirripeds) in Upper Cretaceous // Medd. Dansk. geol. Foren. 1965. Vol. 15, N 4. P. 556—558.
Mitrovič-Petrovič J. Les apparitions des irregularites et des anomalies sur le squelette et des echinides du Miocene moyen, comme consequence du parasitisme et des lesions biotiques // Ann. Géol. Pénins. Balkanique. 1964. T. 31. P. 135—145.
Saint-Seine R. Lisions et régeneration chez le *Micraster* // Bull. Soc. géol. France. 5 sér. 1950. T. 20, N 7—9. P. 311—315.
Saint-Seine R. Sur un cas de commensalisme d'une annélide et d'un *Clypeaster* miocenes // Bull. Soc. geol. France. 6 sér. 1958. T. 8. P. 581—584.
Thies D. Bißspuren an Seeigel-Gehäusen der Gattung *Echinocorys* Leske, 1778 aus dem Maastrichtium von Hemmoor (NW-Deutschland) // Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg. 1985. H. 59. Teil 1. S. 71—81.
Warén A. Revision of the genera *Thyca, Stilifer, Scalenostoma, Mucronalia* and *Echineulima* (Mollusca, Prosobranchia, Eulimidae) // Zool. scripta. 1980. Vol. 9, N 3. P. 187—210.
Zinsmeister W. J. Observations on the predation of the clypeasteroid echinoid, *Monophoraster darwini*, from the Upper Miocene Entrerrios Formation, Patagonia, Argentina // J. Paleontol. 1980. Vol. 54, N 5. P. 910—912.

Московский государственный университет,
Палеонтологический институт АН СССР,
Москва

ASSOCIATION OF ECTOPARASITIC PROSOBRANCH GASTROPODS WITH UPPER CRETACEOUS ECHINOID GALERITES

A. S. Alekseev, L. G. Endelman

Numerous subcircular pits of undoubtedly living origin have been discovered on the tests of echinoid *Galerites orbicularis* (d'Orbigny) (Holectypoida) found from the Lower Maastrichtian of Mangyshlak and western chink of Usturt. They are commonly slightly slanting to the test surface and never penetrate it. The test around the pits is thickened having swellings on its inner surface. These pits are supposed to be traces of inhabitation of parasitic eulimid prosobranch gastropods.

Heckerina Alekseev et Endelman, ichnogen. nov.

Name — in honour of R. Hecker

Type species — *Heckerina mangyshlakensis* Alekseev et Endelman, ichnogen. et ichnosp. nov.; Upper Cretaceous, Lower Maastrichtian of western chink of Usturt and Mangyshlak.

Diagnosis — Subcircular pits (diameter 1.0—2.3 mm, depth 0.2—1.4 mm) on the tests of echinoid *Galerites orbicularis* (d'Orbigny) slightly slanting to the outer surface of sea urchin test. The diameter of the pit opening is commonly less than that of the largest middle part. The traces commensurable in the depth with the test thickness, are accompanied by swellings on the inner surface. Inside the shallow pits the test granulation is preserved.

Comparison — *Heckerina* differs from *Canceripustula* Solovjev, 1961 (cyst chambers on the tests of some Jurassic echinoids) by the wide pit opening and having the different species.

Moscow State University,
Paleontological Institute, Acad. Sci. USSR, Moscow

МОРСКИЕ ЕЖИ НА РУБЕЖЕ МЕЗОЗОЯ И КАЙНОЗОЯ

М. М. МОСКВИН

Достаточно хорошо известно значительное обновление состава большинства фаунистических групп на рубеже мелового и палеогенового периодов. Граница маастрихтского и датского ярусов по биостратиграфическим данным относится к числу наиболее четких во всем фанерозое. Такое обновление весьма резко проявляется в сообществах неправильных морских ежей, что уже отмечалось нами (Москвин, Соловьев, Эндельман, 1980). Известно также существование различных объяснений этого явления. Некоторые из них кажутся довольно вероятными, но ни одно пока еще надежно не подтверждено фактическим материалом.

При обсуждении проблемы большое значение имеет не только констатация фаунистических изменений на определенном рубеже, но и анализ самого характера таких изменений. Иными словами, выяснение того, как и в каких условиях происходит эта смена.

Ограничивая рассмотрение только неправильными морскими ежами, важнейшие из известных на территории нашей страны роды по их отношению к границе меловой и палеогеновой систем можно подразделить следующим образом:

I. Заканчивающие свое развитие в маастрихте *Micraster, Stegaster, Seunaster, Guettaria, Conulus, Galerites, Catopygus, Rhynchopygus.*

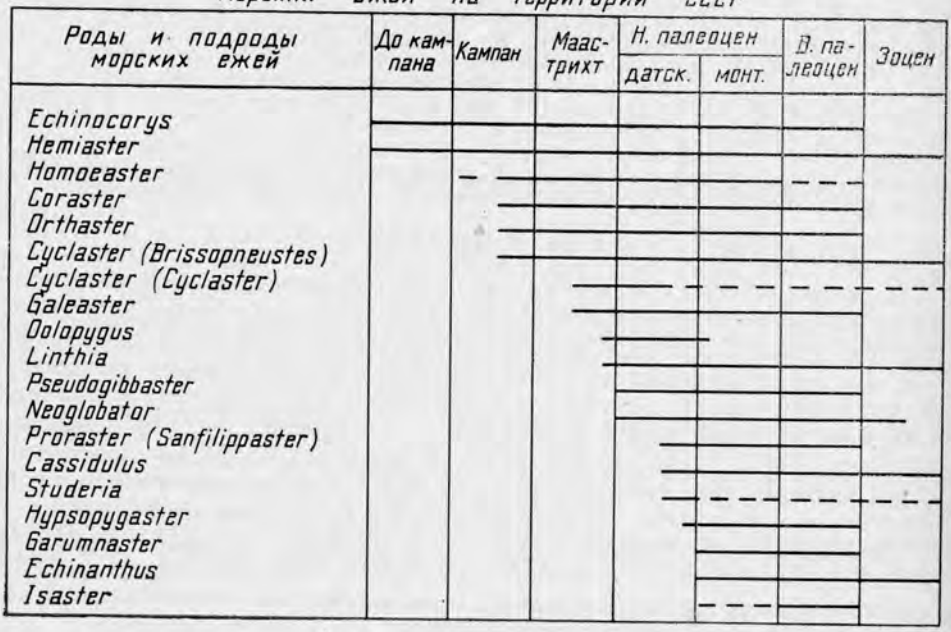
II. Обычные в датских фаунистических комплексах, среди которых:
   а) проходящие через весь поздний мел *Echinocorys, Hemiaster*;
   б) впервые появляющиеся в кампане (преимущественно в позднем) *Cyclaster* (*Brissopneustes*), *Coraster, Orthaster, Homoeaster*;
   в) впервые появляющиеся в маастрихте *Galeaster, Linthia, Cyclaster* (*Cyclaster*), *Oolopygus*;
   г) впервые появляющиеся в датском веке *Pseudogibbaster, Proraster* (*Sanfilippaster*), *Cassidulus, Studeria, Hypsopygaster, Neoglobator.*

III. Впервые появляющиеся в конце раннего палеоцена, примерно соответствующего монтскому веку, *Garumnaster, Echinanthus* (см. таблицу).

Характерный облик нижнепалеоценовых морских ежей определяют, как видно, роды, начинающие свое развитие с датского века, а также представители родов, впервые появившихся в кампане и маастрихте. Среди последних в южных районах распространения отложений датского яруса — на Кавказе и в Копетдаге — своим обилием выделяются *Coraster, Orthaster, Homoeaster*, широко представленные также на юго-западе Европы и в Северной Африке и практически полностью отсутствующие в более северных районах, включая и стратотипическую область.

Появление в наших разрезах этой группы морских ежей обусловлено, очевидно, благоприятными климатическими условиями кампанского ве-

Стратиграфическое распространение важнейших нижнепалеоценовых морских ежей на территории СССР



ка. Данные палеобиогеографии свидетельствуют о значительном продвижении на север границ распространения теплолюбивых фаун в результате экваториальных трансгрессий позднего кампана — раннего маастрихта (Найдин и др., 1986). С этим же может быть связано присутствие в Кызылкумах и Тургайском прогибе рода *Hardouinia* (Москвин, 1984), распространенного в странах Нового Света, а также впервые появившаяся в позднем кампане общность комплексов фораминифер Западной Сибири и Восточно-Европейской платформы.

Менее ясны происхождение и генетические связи морских ежей, начинающих свое развитие в датском веке. Из них *Pseudogibbaster* также тяготеет к южным районам (Южная Франция, Болгария, Крым, Кавказ, Копетдаг), но отмечен в Прикаспийской впадине и в Средней Польше (Москвин, 1983); распространение *Hypsopygaster* приурочено главным образом к полуострову Мангышлак. Остальные роды этой группы известны и в стратотипической области датского яруса на севере Европы. Такое смешение северных и южных элементов фауны могло явиться следствием общего понижения температуры в датском веке.

На территории СССР верхнемеловые и палеоценовые морские ежи распространены преимущественно в ее юго-западных областях. В Крыму, на Кавказе, в Донецком бассейне и на обширных площадях, расположенных за Каспийским морем, они играют видную роль в сообществах морской фауны. Для суждения о развитии этой группы беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя наибольший интерес представляют сборы из разрезов юго-западного и центрального Крыма, Кавказа и особенно Мангышлака, вскрывающие палеонтологически хорошо охарактеризованные пограничные слои мела и палеогена. На материале главным образом из этих районов и основываются предлагаемые краткие сведения о важнейших родах.

ОТРЯД SPATANGOIDA

Одним из наиболее распространенных и часто очень обильно представленных в отложениях родом является *Echinocorys*. Он появляется впервые в среднем сеномане (Крым, Ю. Франция) и продолжает свое развитие вплоть до позднего палеоцена. В отличие от многих других неправильных морских ежей этот род благополучно пересекает границу маастрихтского и датского ярусов и сохраняет свое значение в датских породах. Значительное уменьшение численности происходит позднее в монтском веке, что может быть связано с неблагоприятными фациальными условиями этого регрессивного этапа. В датском ярусе известно всего около десяти видов и только один из них переходит в более высокие слои. У границы с маастрихтом и в верхнем палеоцене наблюдается полное обновление видового состава (Москвин, Шиманская, 1981), но появившиеся виды сохраняют все основные, характерные для рода признаки: структуру апикального поля, строение амбулакров и пластрона. Большой изменчивостью отличается общая форма панциря.

В комплексе датских *Echinocorys* несколько обособленное положение занимают виды *E. pentagonalis* и *E. asymmetrica*, описанные Р. Конгелем (Kongiel, 1949) из средней части свиты Сивак на р. Висле. Они считались эндемичными для этих районов Польши, но последующие исследования показали довольно широкое распространение их также на Мангышлаке и в Крыму. Своеобразие строения панциря этих двух видов состоит в извилистости переднего края основания, напоминающей слабую переднюю борозду, высоком краевом положении перипрокта, «псевдокомпактном» облике апикального поля, обусловленном поперечной вытянутостью и сближенностью образующих его пластинок.

Наибольшим сходством с некоторыми позднесенонскими видами обладает *E. edhemi* Boehm, выделенный в обнажениях на Анатолийском побережье Черного моря (Boehm, 1927). Крупные панцири этого вида местами очень обильны в нижней части датского яруса Кавказа и Копетдага и не встречаются в расположенных севернее районах. Можно полагать, что они являются реликтами меловых *Echinocorys*, сохранившихся на юге при общем похолодании в датском веке. С этим может быть связано и присутствие в наших южных разрезах большинства видов (*E. sulcata* Goldfuss, *E. obliqua* Ravn), характерных для датского яруса Дании и юго-западной Швеции (Asgaard, 1979).

Видную роль начинает играть семейство Schizasteridae. В самом конце маастрихта появляется род *Linthia*, к которому относятся относительно редкие экземпляры *L. spiennensis* Schlüter. Эти ранние представители обладают уже всеми характерными для рода чертами строения, в частности наличием двух фасциол — субанальной и латероанальной, отличаясь лишь заметной асимметрией в расположении стернальных пластинок (рис. 1). У последующих видов, приуроченных к датскому ярусу и особенно многочисленных в мелководных отложениях монтского яруса *L. bajsarensis* Bajarunas, пластрон приобретает более правильную форму (рис. 2).

Примерно в средней части датского яруса в Крыму и на Мангышлаке встречены немногие экземпляры *Proraster desori* (Oedum) (рис. 3). Этот вид, описанный из одновозрастных отложений Дании, был отнесен Эдумом ((Oedum, 1926) к роду *Micraster*. Его отличие от истинных *Micraster* сомнений не вызывает, не вполне ясной остается связь с позднемеловыми видами *Proraster*, почти не известными у нас в стране. На Кавказе и за Каспийским морем в вышележащих слоях, относящихся к верхнему

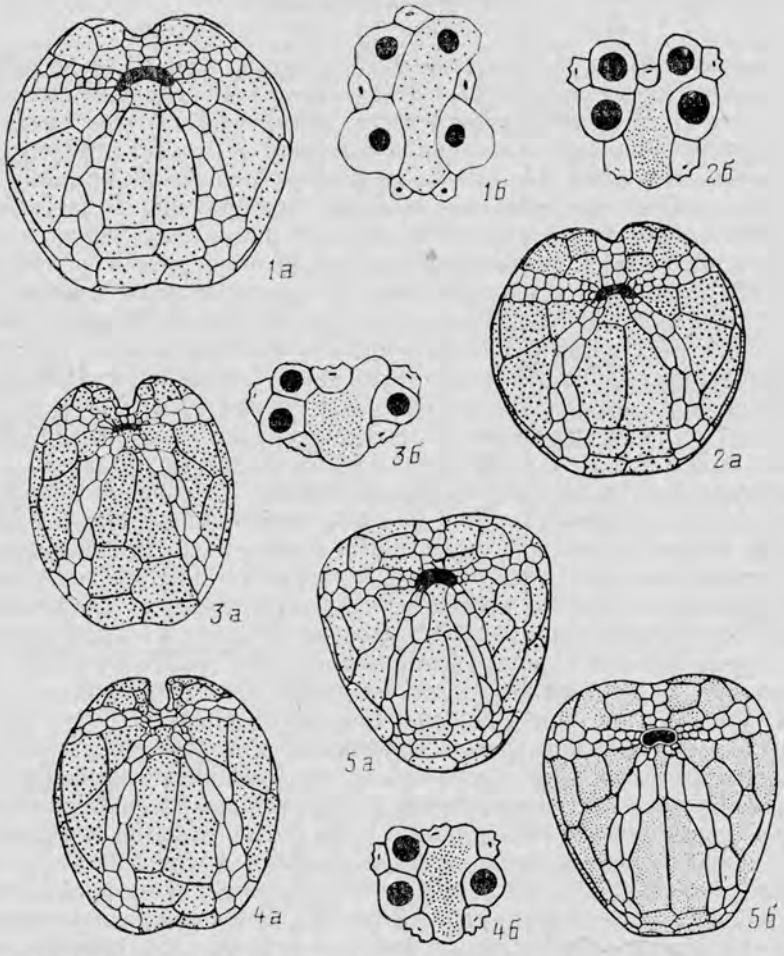


Рис. 1. *Linthia spiennensis* Schlüter, Мангышлак, верхний маастрихт: *а* — строение оральной стороны; *б* — апикальное поле (увелич.).

Рис. 2. *Linthia bajsarensis* Bajarunas, Мангышлак, монт: *а* — строение оральной стороны; *б* — апикальное поле (увелич.) (Послависка, Соловьев, 1964).

Рис. 3. *Proraster* (*Sanfilippaster*) *desori* (Oedum), Мангышлак, датский ярус: *а* — строение оральной стороны; *б* — апикальное поле (увелич) (Послависка, Соловьев, 1964).

Рис. 4. *Proraster* (*Sanfilippaster*) aff. *geayi* (Cottreau), Мангышлак, верхний палеоцен: *а* — строение оральной стороны; *б* — апикальное поле (увелич.) (Послависка, Соловьев, 1964).

Рис. 5. *Cyclaster* (*Brissopneustes*), строение оральной стороны: *а* — *C.* (*B.*) sp. n. (Малый Кавказ, верхний кампан); *б* — *C. (B.) aturicus* Seunes (Северный Кавказ, датский ярус).

палеоцену, более обычны остатки морских ежей, обладающих признаками, свойственными роду *Sanfilippaster* Checchia-Rispoli, в частности виду *S. geayi* (Cottreau) (рис. 4). В американском справочном издании по палеонтологии беспозвоночных (Treatise..., 1966) этот род рассматривается как синоним *Proraster* Lambert. Своеобразие строения его представителей при несомненной близости их к роду *Proraster* дает основание сохранять *Sanfilippaster* в качестве подрода.

Очень сходное строение панциря имеют роды *Cyclaster* и *Brissopneus-*

tes, обычные компоненты фауны морских ежей конца мела и палеоцена. Оба они обладают этмофрактным апикальным полем с тремя генитальными порами, резко гетерогенными петалями, амфистернальным пластроном и хорошо выраженной субанальной фасциолой. Единственным отличием между ними служит наличие у *Cyclaster* наряду с субанальной также и перипетальной фасциолы, которая часто заметна только у дистальных концов петалей, имеет диффузный характер и трудно различима на ископаемом материале. Такие различия кажутся недостаточными для разделения этих двух родов. Поэтому более правильным будет рассматривать *Brissopneustes* в ранге подрода ранее созданного рода *Cyclaster*, как это делается некоторыми палеонтологами.

В пределах нашей страны первые *Cyclaster* (*Brissopneustes*) sp. n. (рис. 5а) встречены в верхнем кампане Малого Кавказа. От датских представителей подрода *C. (Br.) aturicus* Seunes (рис. 5б) они отличаются менее симметричным пластроном с короткой и широкой лабральной пластинкой. Примерно в средней части маастрихтского яруса Крыма были найдены самые ранние *Cyclaster* (*Cyclaster*), несущие достаточно полную перипетальную фасциолу. Они близки и, возможно, тождественны установленному на том же стратиграфическом уровне в разрезах острова Рюген (ГДР) виду *Cyclaster platornatus* Kutscher (Kutscher, 1978). Эволюционные изменения у более поздних палеоценовых видов рода проявляются главным образом в размере и форме панциря.

В числе морских ежей, начавших свое развитие в датском веке, выше был назван род *Pseudogibbaster*. Относящиеся к нему виды давно уже известны в литературе под такими родовыми названиями, как *Micraster, Gibbaster, Protobrissus* и *Diplodetus*. Действительно, они имеют определенное сходство с представителями этих родов, но отличаются от них своей морфологией и филогенетическими связями. Поэтому эта группа может рассматриваться как новый элемент в послемаастрихтских сообществах морских ежей. Она широко распространена в палеоценовых отложениях Крыма, Кавказа и Закаспийской области, где представлена рядом последовательно сменяющих друг друга видов, имеющих важное стратиграфическое значение (рис. 6). Первый из них — *P. akkajensis* (Moskvin et Poslavskaja) появляется в самой нижней части датского яруса. Так же как и следующие за ним *P. depressus* (Kongiel) и *P. tercensis* (Cotteau), он обладает сильно вздутым до шаровидного панцирем. Для более поздних палеоценовых видов характерен относительно уплощенный панцирь с низким положением амбитуса и ширококонусовидной верхней поверхностью. Три названных ранних вида имеют гетерогенные петали, степень различия которых постепенно уменьшается в филогенетическом ряду, а у следующих двух известных видов амбулакры гомогенные. Одновременно с изменением петалей наблюдается исчезновение субанальной фасциолы, которая трудно различима у *P. indolensis* (Poslavskaja et Moskvin) и, по-видимому, полностью отсутствует у позднепалеоценового *P. rionensis* (Moskvin) (Москвин, 1983).

Значительно реже на территории СССР встречаются представители рода *Garumnaster*, поэтому о первом их появлении судить трудно. Наиболее ранние из них были найдены в Туаркыре и на Кавказе в пограничных слоях датского и монтского ярусов. Можно полагать, что они относятся к тем немногочисленным группам морских ежей, которые начинают свое развитие с монтского века. Ряд признаков, свойственных этому роду, и прежде всего сочетание интеркалярного апикального поля и ортостернального пластрона с субанальной фасциолой, делает наиболее вероятной принадлежность его к семейству Urechinidae, современные

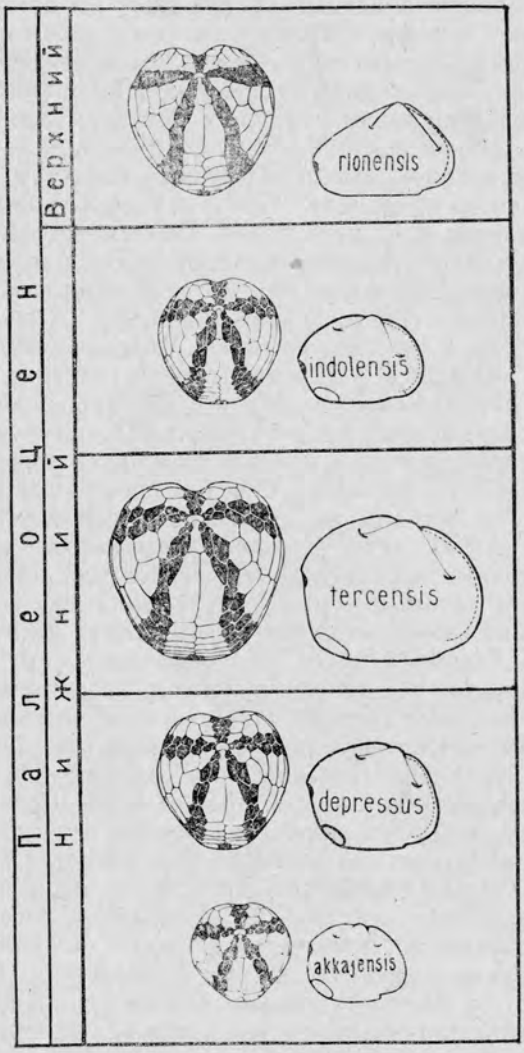


Рис. 6. Последовательная смена во времени видов рода *Pseudogibbaster* (Москвин, 1983).

представители которого обитают в глубоководных условиях. В нижнем палеоцене известен лишь один вид, сходный с описанным из гарумнийских отложений Южной Франции *G. michaleti* Lambert (Lambert, 1906) (рис. 7). Несколько более обычен, но также немногочислен в верхнем палеоцене Закаспийской области и Кавказа *G. parvus* Bajarunas, сохраняющий те же характерные черты строения (рис. 8).

К группе палеоценовых морских ежей, с которыми связаны нынеживущие глубоководные виды, относится также *Isaster*, очень близкий, а возможно, и тождественный современному батиальному роду *Isopatagus*. Впервые род *Isaster* (*I. aquitanicus* Grateloup) отмечен на юго-западе Франции в слоях верхнего гарумния с *«Micraster» tercensis* (Lambert, 1906), залегающих выше датского яруса. В пределах Советского Союза виды, принадлежащие этому роду (*I. abkhasicus* Schwetzov, *I. usakensis*

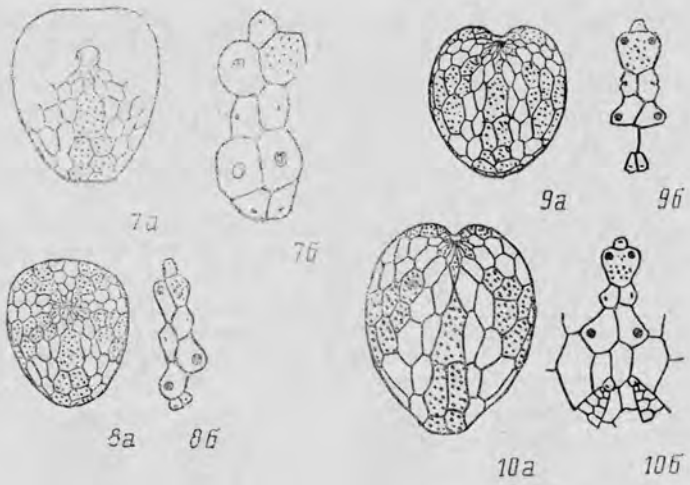


Рис. 7. *Garumnaster michaleti* Lambert, Туар-Кыр, монт: *а* — строение оральной стороны; *б* — апикальное поле (увелич.).

Рис. 8. *Garumnaster parvus* (Bajarunas), Мангышлак, верхний палеоцен: *а* — строение оральной стороны; *б* — апикальное поле (увелич.) (Послявская, Москвин, 1960).

Рис. 9. *Galeaster sumbaricus* Poslavskaja, Зап. Копетдаг, маастрихт: *а* — строение оральной стороны; *б* — апикальное поле (увелич.) (Послявская, Москвин, 1960).

Рис. 10. *Galeaster carinatus* Ravn, Мангышлак, датский ярус: *а* — строение оральной стороны; *б* — апикальное поле (увелич.) (Послявская, Москвин, 1960).

Schmidt), встречаются только в верхнем палеоцене Крыма, Кавказа и Закаспия. Надо сказать, что имеющиеся в литературе (Lambert, 1906; Stokes, 1986) указания на нахождение *Isaster* в отложениях датского яруса нуждаются в проверке. Это относится и к датировке возраста пород, заключающих на северо-западе Малой Азии *I. toulai* (Boehm) *(Ismidaster)*. Кажется более вероятным, что первое появление *Isaster* приурочено к последатскому времени.

В маастрихте Копетдага были найдены первые, но уже довольно многочисленные морские ежи рода *Galeaster,* отмеченные примерно на том же стратиграфическом уровне и на юго-западе Франции. Этот род обладает рядом особенностей, сохраняющихся у всех относящихся к нему видов вплоть до последнего, известного пока из верхнего палеоцена (Послявская, Москвин, 1960). Для него характерны овально-сердцевидная форма панциря, наличие фасциолы, окружающей задний ростр, глубокая передняя борозда, удлиненное, часто разорванное апикальное поле со сросшимися передними генитальными пластинками и четырьмя генитальными порами. Многие из этих признаков сближают род *Galeaster* с семейством Pourtalesiidae, объединяющим современных глубоководных морских ежей.

Маастрихтский вид этого рода *G. sumbaricus* Poslavskaja (рис. 9) отличается относительно низким положением перипрокта, находящимся на середине высоты панциря, и сильно варьирующим цельным или разорванным апикальным полем. У следующих видов из датского яруса *G. minor* Poslavskaja, *G. carinatus* Ravn (рис. 10) явно преобладают апикальные поля с отделенными задними окулярными пластинками, перипрокт занимает более высокое положение.

Выше уже отмечалось большое значение для рассматриваемого стратиграфического интервала морских ежей, принадлежащих родам *Coras-*

ter, Orthaster, Homoeaster. Первые, еще очень немногочисленные представители *Coraster (C. caucasicus* Poslavskaja et Moskvin) встречены в отложениях верхнего кампана Северного Кавказа. Они становятся более частыми в маастрихте *(C. cubanicus* Poslavskaja et Moskvin, *C.* aff. *vilanovae* Cotteau) и особенно в датском ярусе *(C. sphaericus* Seunes, *C. ansaltensis* Poslavskaja et Moskvin), резко сокращаясь в вышележащих слоях палеоцена *(C. urmaensis* Moskvin).

Ряд последовательно сменяющихся видов позволяет проследить направление их эволюционной изменчивости (рис. 11). У видов рода *Coras-*

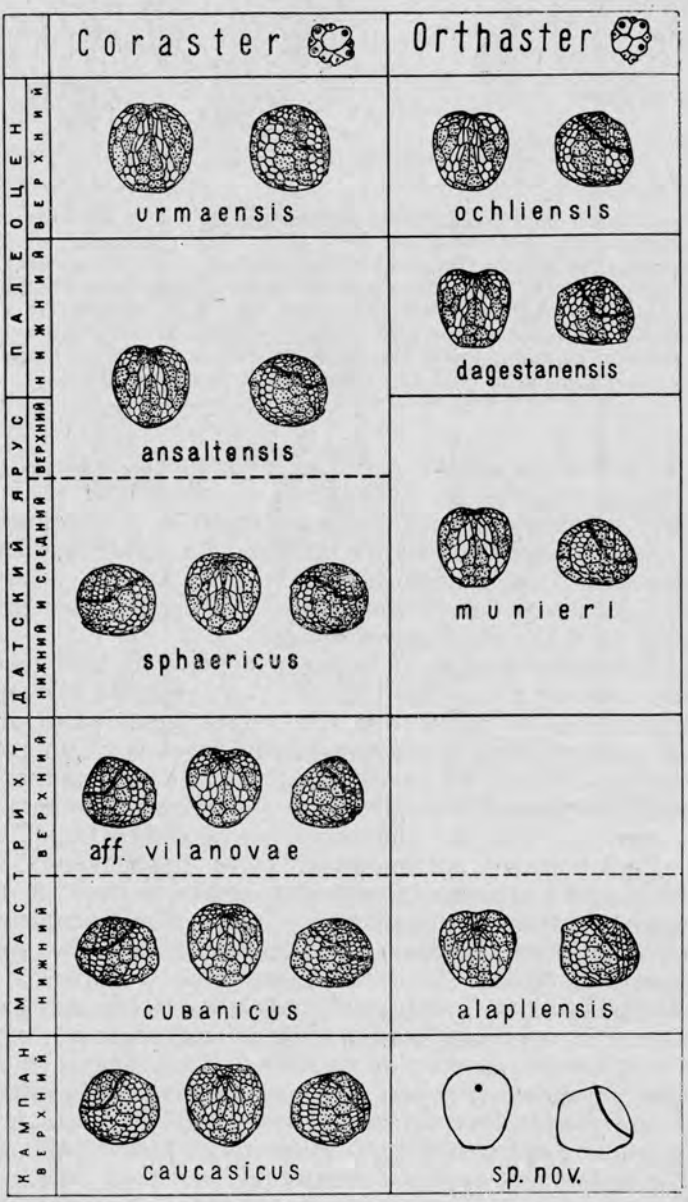
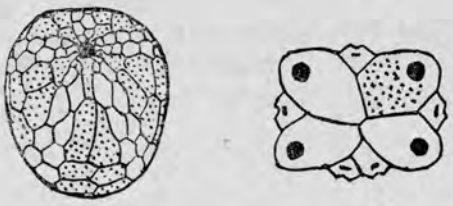


Рис. 11. Последовательная смена во времени видов родов *Coraster* и *Orthaster.*

ter, сохраняющих общую сферическую форму панциря, наблюдается постепенное смещение вперед перистома и изменение формы перипетальной фасциолы: у первого известного вида полностью отсутствуют боковые коленчатые изгибы, у *C. cubanicus* такой изгиб имеется только на правом боку, а у *C.* aff. *vilanovae* не вполне симметричные перегибы присутствуют с каждой стороны. Начиная с датских *C. sphaericus* фасциола становится симметричной с одинаковыми коленчатыми изгибами, величина которых имеет тенденцию к постепенному возрастанию.

Для большинства видов рода *Orthaster* характерно уплощение передней и задней сторон панциря и трапециевидная форма нижней поверхности. Этот признак еще слабо выражен у экземпляров из верхнего кампана *(O. alievi* Moskvin), но отчетливо проявляется у маастрихтских *O. alapliensis* (Lambert) и последующих видов. Более или менее симметричные коленчатые изгибы перипетальной фасциолы возникают, по-видимому, только после датского века. Особенно резко выражены они у последнего — позднепалеоценового вида *O. okhliensis* Moskvin. По этому признаку род *Orthaster* как бы отстает от параллельно развивающегося *Coraster,* у которого ступенчатость фасциолы выражена уже в раннем маастрихте (Москвин, 1982).

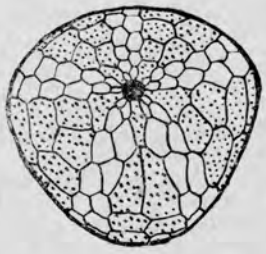
Раньше появляется в разрезах территории СССР близкий род *Homoeaster,* принадлежащий тому же семейству. Первые единичные экземпляры этих морских ежей найдены в отложениях нижнего кампана Северного Кавказа и Копетдага. Раннекампанский вид *H. socolovi* (Poslavskaja et Moskvin) отличается от более поздних представителей рода удлиненно-овальной формой панциря, поперечно вытянутым апикальным полем, пятиугольным перистомом, асимметричным пластроном с очень сильно скошенным швом между стернальными пластинками (рис. 12).



12а 12б

Рис. 12. *Homoeaster socolovi* (Poslavskaja et Moskvin), Северный Кавказ, кампан: *а* — строение оральной стороны; *б* — апикальное поле (увелич.)

Рис. 13. *Homoeaster abichi* (Anthula), Северный Кавказ, датский ярус: строение оральной стороны (Послав-ская, Москвин, 1960).



13

Перипетальная фасциола образует кольцо, удаленное от перипрокта. У маастрихтского *H. tunetanus* Pomel сзади она расположена непосредственно над перипроктом, а спереди опускается до амбитуса, на правой же стороне панциря можно наблюдать ясно выраженный коленчатый изгиб. Такое усложнение рисунка фасциолы не сохраняется у весьма обычного в датском ярусе *H. abichi* (Anthula), приобретающего округло-треугольную форму панциря и симметричное строение пластрона (рис. 13). Всем послекампанским видам *Homoeaster* свойствен круглый, удаленный от переднего края перистом.

ОТРЯД CASSIDULOIDA

В относительно мелководных детритовых породах палеоцена местами многочисленны морские ежи, относящиеся к отряду Cassiduloida. Их развитие характеризуется проявлением параллельной эволюции, свойственной бóльшей части семейств (Kier, 1962). В начале позднего мела за пределами петалоидной части амбулакров происходит смена двойных пор единичными и главным образом после маастрихта на смену тетрабазальному строению апикального поля приходит монобазальная структура. Уже с раннего палеоцена такие признаки, как правило, не совмещаются. Редким исключением является род *Oolopygus,* продолжающий свое развитие до раннего палеоцена и сохраняющий наряду с единичными порами типичное тетрабазальное апикальное поле (рис. 14, 15).

Палеоценовые представители этого рода известны в Крыму и на Мангышлаке. Один вид *O. affinis* Sorignet был описан из верхней части так называемых пизолитовых известняков Парижского бассейна, сопоставляемой с монтским ярусом. На территории нашей страны виды *Oolopygus* (*O. pyriformis* Leske, *O. jandrainensis* Smiser) впервые встречаются в отложениях маастрихта Кавказа и Закаспийской области. Для всех них, так же как и для экземпляров из нижнего палеоцена, характерно наличие только трех генитальных пор.

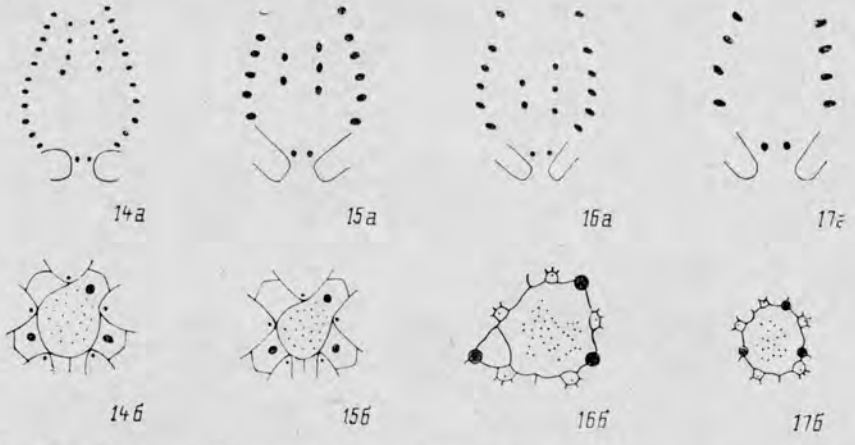


Рис. 14. *Oolopygus jandrainensis* Smiser, Мангышлак, маастрихт: *а* — филлодий IV A; *б* — апикальное поле (увелич.).

Рис. 15. *Oolopygus* sp. n., Мангышлак, датский ярус: *а* — филлодий IV A; *б* — апикальное поле (увелич.).

Рис. 16. *Studeria crassa* (Stoliczka), Мангышлак, датский ярус: *а* — филлодий II A; *б* — апикальное поле (увелич.) (Кадильникова, Москвин, 1984).

Рис. 17. *Hypsopygaster ungosensis* Bajarunas, Мангышлак, монт: *а* — филлодий IV A; *б* — апикальное поле (увелич.) (Кадильникова, Москвин, 1984).

К средним и верхним частям датского яруса приурочены находки *Studeria,* в более высоких слоях присутствуют *Hypsopygaster;* наиболее обильны они на Мангышлаке и значительно реже встречаются на Кавказе, что может быть обусловлено фациальными причинами. Оба названных рода, начинающие свое развитие в датском веке, обладают преимущественно монобазальным апикальным полем, единичными порами амбулакров за пределами их петалоидной части, наличием буккальных пор. В рассматриваемом раннем, в определенной степени переходном этапе некоторые из этих признаков оказываются нестойкими. У датских видов *S. crassa* Stoliczka и *S. faberi* Ravn часто встречаются экземпляры с ясно отделенной от мадрепорита левой задней генитальной пластинкой (рис. 16б), что несвойственно монобазальной структуре поля. У нижнепалеоценовых видов *Hypsopygaster ungosensis* Bajarunas и *H. rostriformis* Kadilnikova et Moskvin наблюдаются типичные монобазальные вершинные щитки (рис. 17б), тогда как среди верхнепалеоценовых *H. bajarunasi* Kadilnikova et Moskvin имеются панцири как с монобазальным, так и с тетрабазальным строением полей (Кадильникова, Москвин, 1984).

Определенная «незавершенность» формирования монобазальной структуры апикального поля проявляется и у первых представителей рода *Cassidulus,* появляющихся в верхней половине датского яруса Мангышлака. Немногие встреченные экземпляры, близкие к описанному из «туфов Сипли» района г. Монса Бельгии (Smiser, 1935) *C. chalmasi* (Lambert), обладают довольно явственно отделенными от мадрепорита 3-й и 4-й генитальными пластинками (рис. 18). У более многочисленных в вышележащих слоях *C. gliberti* Smiser наблюдается типичная монобазальная структура апикального поля (рис. 19). Этот последний вид выделен впервые из так называемых грубых известняков Монса Бельгии.

Уже у первых известных представителей рода *Echinanthus* устойчиво проявляется такой «кайнозойский» признак, как типичная монобазальная структура апикального поля (рис. 20). Крупные панцири этих мор-

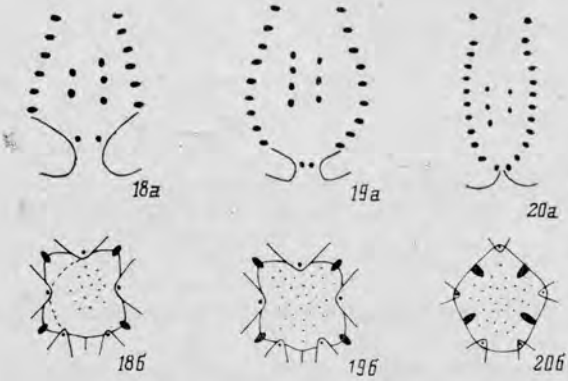


Рис. 18. *Cassidulus* aff. *chalmasi* Lambert, Мангышлак, датский ярус: *а* — филлодий II А; *б* — апикальное поле (увелич.).

Рис. 19. *Cassidulus gliberti* Smiser, Мангышлак, монт: *а* — филлодий IV А; *б* — апикальное поле (увелич.).

Рис. 20. *Echinanthus arizensis* Cotteau, Мангышлак, монт: *а* — филлодий IV А; *б* — апикальное поле (увелич.).

ских ежей местами обильны в мелководных отложениях Крыма, Кавказа и западной части Средней Азии до низовьев Амударьи. Появление их в разрезах отмечает стратиграфический уровень, примерно соответствующий монтскому ярусу нижнего палеоцена. Первые виды этого рода указываются из «грубых известняков Монса» в Бельгии (Cotteau, 1878; Smiser, 1935), верхней части «пизолитовых известняков» Парижского бассейна (Lambert, 1920), слоев, относящихся к зоне *Globorotalia angulata* s. l. Малых Пиренеев на юге Франции (Plaziat et al., 1975). В юго-западном Крыму, на Мангышлаке и в Туаркыре они ассоциируются с комплексом моллюсков, характерных для монтского яруса.

ОТРЯД HOLECTYPOIDA

Изменения в сообществах морских ежей, приуроченные к рубежу мезозоя и кайнозоя, в большой степени затронули и отряд Holectypoida. Палеоценовая эпоха характеризуется резким обеднением систематического состава этого отряда, в котором наибольшее значение приобретает род *Neoglobator* (Эндельман, 1980а, б). Он встречается в разрезах Крыма, Мангышлака и Кавказа от низов датского яруса до нижнего эоцена и на этом интервале сохраняет основные отличительные черты строения: поперечно скошенный перистом (в направлении IIA—4 IA), тетрабазальное, трапециевидной формы апикальное поле с несоприкасающимися задними окулярными пластинками, наличие в амбулакрах ниже амбитуса «триад» или групп пластинок, состоящих из двух первичных и заключенной между ними вставочной полупластинки (рис. 21). На терри-

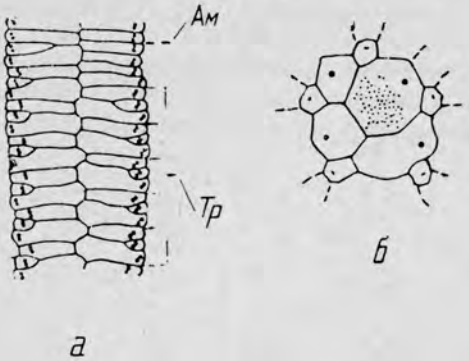


Рис. 21. *Neoglobator panteleevi* Endelman, Мангышлак, монт: *а* — строение амбулакра ниже амбитуса (Ам — амбитус, Тр — триады); *б* — апикальное поле (увелич.) (Эндельман, 1980).

тории СССР в указанных выше районах известны десять видов этого рода.

Как видно, по составу родов граница мезозоя и кайнозоя выражена не очень резко. Несравненно отчетливее она проявляется на более низком таксономическом уровне — ни один из видов неправильных морских ежей, по-видимому, не переходит этот рубеж.

ЛИТЕРАТУРА

Кадильникова Е. И., Москвин М. М. Датские и палеоценовые виды морских ежей *Studeria* и *Hypsopygaster* // Палеонтологический журнал. 1984. № 1. С. 37—46.

Москвин М. М. Новые позднемеловые и палеоценовые морские ежи семейства Palaeostomatidae // Палеонтологический журнал. 1982. № 3. С. 101—107.

Москвин М. М. *Pseudogibbaster* — новый род датских и палеоценовых морских ежей // Палеонтологический журнал. 1983. № 3. С. 112—116.

Москвин М. М. Морские ежи *Domechinus* и *Hardouinia* из верхнего мела Средней Азии // Палеонтологический сборник. 1984. № 21. Изд. Львовского университета. С. 63—69.

Москвин М. М., Соловьев А. Н., Эндельман Л. Г. Класс Echinoidea. Морские ежи // Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1980. С. 116—167.

Москвин М. М., Шиманская Н. В. Палеоценовые *Echinocorys* (морские ежи) на территории СССР // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. 1981. Т. 56, вып. 3. С. 127—137.

Найдин Д. П., Похиалайнен В. П., Кац Ю. И., Красилов В. А. Меловой период. Палеогеография и палеоокеанология. М.: Наука, 1986. 260 с.

Послwoвская Н. А., Москвин М. М. Морские ежи отряда Spatangoida в датских и пограничных с ними отложениях Крыма, Кавказа и Закаспийской области // Междунар. геол. конгр. XXI сессия. Докл. сов. геол. Пробл. 5. Граница меловых и третичных отложений. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 47—82.

Послaвская Н. А., Соловьев А. Н. Класс Echinoidea. Морские ежи. Систематическая часть (отряд Spatangoida) // Основы палеонтологии. Иглокожие, гемихордовые, щетинкочелюстные. М.: Недра, 1964. С. 174—189.

Эндельман Л. Г. К ревизии отряда Holectypoida (Echinoidea) // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. 1980а. Т. 55, вып. 1. С. 93—103.

Эндельман Л. Г. Новые виды *Neoglobator* (Echinoidea, Holectypoida) из дания — эоцена юга СССР // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. 1980б. Т. 55, вып. 3. С. 93—103.

Asgaard U. The irregular echinoids and the boundary in Denmark // In Cretaceous-Tertiary boundary event symposium. I. The Maastrichtian and Danian of Denmark. Univ. Copenhagen, 1979. P. 74—77.

Boehm J. Beitrag zur Kenntnis der Senonfauna der Bithynischen Halbinsel // Palaeontographica. 1927. Bd. 69, Lief. 1-6. S. 187—222.

Cotteau G. Description des Echinides du Calcaire grossier de Mons. Mem. Acad. Roy. des Sciences de Belgique, 1878, XLI.

Kier P. M. Revision of the cassiduloid echinoids // Smithsonian Misc. Coll. 1962. Vol. 144, N 3, 262 p.

Kongiel R. Les *Echinocorys* du Danien de Danemark de Suède et de Pologne // Travaux du service géologique de Pologne. 1949. Vol. V. 89 p.

Kutscher M. Neue Echiniden aus dem Untermaastricht der Insel Rügen // Zeitschr. für geol. Wiss. 1978. Bd. 6, N 8. S. 1025—1037.

Lambert J. Note sur quelques Echinides de la Haute — Garonne // Bull. Soc. géol. de France. 1916. Ser. 4. T. 6. P. 695—723.

Lambert J. Sur un échinide nouveau du Montien des environs de Paris // Bull. Soc. géol. de France. 1920. S. 4. T. XX. P. 246—250.

Oedum H. Studier over Daniet i Jylland og paa Fyn. Danmarks geologiske Undersogelse. 1926. 2R. N 45. 306 p.

Plaziat J. C., Toumarkine M., Villatte J. L'âge des calcaires pelagiques et neritiques de la base du Tertiaire (Danien — Paléocène) Bassin basco-cantabrique et béarnais (Espagne, France). Mice du point sur leurs faunes d'Echinides // Eclogae geol. Helv. 1975. Vol. 68/3. P. 613—647.

Smiser J. S. A monograph of the Belgian Cretaeous Echinides // Mém. Mus. Roy. d'Hist. Natur. Belgique. 1935. Vol. 68. P. 1—98.

Stockes R. B. The echinoid *Isaster* from the Danian of Turkey // N. Jahrb. Geol. Paleont. Mn. 1986. Vol. 3. P. 171—174.

Treatise on invertebrate paleontology. Part U. Echinodermata 3. 1—2. New York: Geol. Soc. Amer.: Lawrence: Univ. Kansas Press, 1966, I—XXX. 695 p.

Московский государственный университет, Москва

ECHINOIDS OF THE MESOZOIC-CENOZOIC BOUNDARY BEDS

M. M. Moskvin

Changes in the distribution of irregular echinoids on the Mesozoic-Cenozoic boundary (Maastrichtian and Danian Stages) have been analyzed.

The Paleocene echinoid communities in the southern areas (Southwest Europe, North Africa) abound in genera *(Coraster, Orthaster, Homoeaster)* first appearing in the Campanian and Maastrichtian. These thermophilic genera appear in the Caucasus and Kopet-Dag after the Late Campanian — Early Maastrichtian equatorial transgression. They are almost completely missing in more northern regions.

Northern and southern echinoid faunas were mixed during the Danian age at moderate latitudes in the Crimea, Caucasus, Transcaspian regions due to migrations in the conditions of general cooling of the climate. There are found almost all species recorded in North Europe, the stratotype area of the Danian Stage.

The distribution of irregular echinoids shows that the Mesozoic-Cenozoic Boundary is distinct only by species composition.

Moscow State University, Moscow

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ, МОРФОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ МОРСКОГО ЕЖА *SCHIZASTER BURLENSIS* BAJARUNAS (SPATANGOIDA, SCHIZASTERIDAE) ИЗ ЭОЦЕНА МАНГЫШЛАКА

А. В. МАРКОВ

Неправильный морской еж *Schizaster burlensis* Bajarunas, одной из характерных черт которого являются маленькие размеры панциря, часто встречается в эоценовых (лютетских) отложениях Мангышлака. Краткое описание этого вида было опубликовано в «Атласе руководящих форм ископаемых фаун СССР» (Вебер, 1949). Под названием *Brisaster burlensis* этот вид упомянут в «Основах палеонтологии» (Послявская, Соловьев, 1964). В целом морфология этого вида изучена слабо, и не вполне ясным было его систематическое положение.

Материал из коллекции Палеонтологического института АН СССР (№ 4351) позволил детально исследовать морфологию вида, проанализировать возрастную изменчивость, уточнить систематическое положение, а также выдвинуть и обосновать гипотезу о его происхождении от более крупных предков в результате выпадения поздних стадий морфогенеза, т. е. путем педоморфоза.

В работе используется система измерений и их буквенных обозначений, разработанная для сердцевидных морских ежей Р. Чешером (Chesher, 1968) (см. рис. 1). Четыре из использованных признаков не показаны на этом рисунке: ps — расстояние от переднего края губы до переднего края перистома, apd и ppd — глубина петалоида (соответственно переднего и заднего), измеренная в его середине, dIII — глубина амбулакра III, измеренная посередине между апикальной системой и перипетальной фасциолой.

Автор выражает благодарность А. Н. Соловьеву и Л. Г. Эндельману за предоставленный материал и ценные замечания.

Семейство Schizasteridae Lambert, 1905
Род *Schizaster* Agassiz, 1836
Подрод *Schizaster* Agassiz, 1836
Schizaster (Schizaster) burlensis Bajarunas, 1949

Schizaster (Brisaster) burlensis: Вебер, 1949, с. 150, табл. XX, фиг. 6а-с.

Brisaster burlensis: Послявская, Соловьев, 1964, с. 188, рис. 231в, 232в, табл. XXXVII, фиг. 8—9.

Описание. Мелкий морской еж, tl не более 19 мм. Панцирь широкий, tw составляет 84—97% tl, очень высокий (h=74—85% tl). Апикальная система этмолитическая с двумя генитальными порами, субцентральная, as=38—50% tl. Передний амбулакр углубленный, dIII=8,2—1,3% tl, широкий: wIII=12,5—25% tl. Передняя выемка крупная, nd=5,9—11,5% tl. Передние петали короткие, слабо углубленные, ap=34—44% tl, ape=52—70% tl, apw=6,3—13% tl, apd=0,9—4,4% tl. Задние петли

очень малы: pp=5,7—13% tl, ppe=15—27% tl, ppw=2,0—9,4% tl, ppd==0,0—2,0% tl. Позади апикальной системы возвышающийся гребень. Лабрум длинный (l=18—24% tl), контактирует с четырьмя амбулакральными пластинками. Стернум обычной формы: pl=45—62% tl, plw=28—39% tl. Интерамбулакральная пластинка № 3 в ряду 2b и симметричная ей пластинка в ряду 3a сильно редуцированы и отделены от амбулакра III сомкнувшимися пластинками № 2 и 4 (рис. 2). Имеются перипетальная и латеро-анальная фасциолы (см. таблицу).

Пластинки панциря, по которым проходят фасциолы *S. burlensis*

Фасциола	Номера пластинок в ряду:											
	Ia	Ib	Ia	Ib	IIa	IIb	2a	2b	IIIa	IIIb	5a	5b
Перипетальная	16	16	7	5, 6, 7	8	8	4	4	4	4	10	10
Латеро-анальная	10	10	5	5	—	—	—	—	—	—	4,5	4, 5, 6

Перипетальная фасциола приближена к апикальной системе сзади и удалена от нее спереди: pf=13—21% tl, ff=50—69% tl. Перистом передний (lp=71—87% tl), горизонтально вытянутый (ps=8,5—12,5% tl, psw=12—19% tl); губа выражена в различной степени. Перипрокт вертикально вытянут: ah=15—22% tl, aw=9,4—15% tl.

Замечание. Рассматриваемый вид отнесен в «Основах палеонтологии» к роду *Brisaster*. Однако по целому ряду признаков этот вид не соответствует диагнозу рода *Brisaster* и резко отличается от типового вида *B. fragilis*. Важнейшими отличиями являются число генитальных пор, размеры панциря и его высота, форма и размер лабрума. Кроме того, по мнению Т. Мортенсена (Mortensen, 1951), к роду *Brisaster*, описанному по современным формам, нецелесообразно относить ископаемые виды, потому что важнейшей характеристикой этого рода является строение створок глобиферных педицеллярий, в ископаемом состоянии не сохраняющихся. Все важнейшие признаки (две генитальные поры, высокий панцирь с передним желобом, развитая латеро-анальная фасциола и др.) указывают на принадлежность этого вида к типовому подроду рода *Schizaster*.

Сравнение. От всех известных видов рода *Schizaster* вид *S. burlensis* отличает следующий комплекс признаков: маленькие размеры, высокий панцирь, редуцированные задние петали, глубокая передняя выемка, субцентральная апикальная система. Уникальной особенностью вида является редукция третьих пластинок в рядах 2b и 3a.

Возрастные изменения. Материал не позволяет судить о ранних стадиях развития вида (самый мелкий экземпляр имеет 8,5 мм в длину). В процессе роста от 8,5 до 19 мм происходят следующие морфологические изменения. Относительные длина, ширина и глубина петалей и глубина передней выемки и переднего амбулакра увеличиваются. Относительные размеры перипрокта и перистома, а также относительная ширина переднего амбулакра уменьшаются. Остальные морфометрические характеристики меняются пропорционально росту длины панциря. Генитальные поры появляются при длине панциря 9 мм.

Происхождение. Для объяснения возможных путей происхождения карликового вида *S. burlensis* предлагаются две гипотезы. 1. Карликовость является результатом редукции поздних стадий развития. 2. Кар-

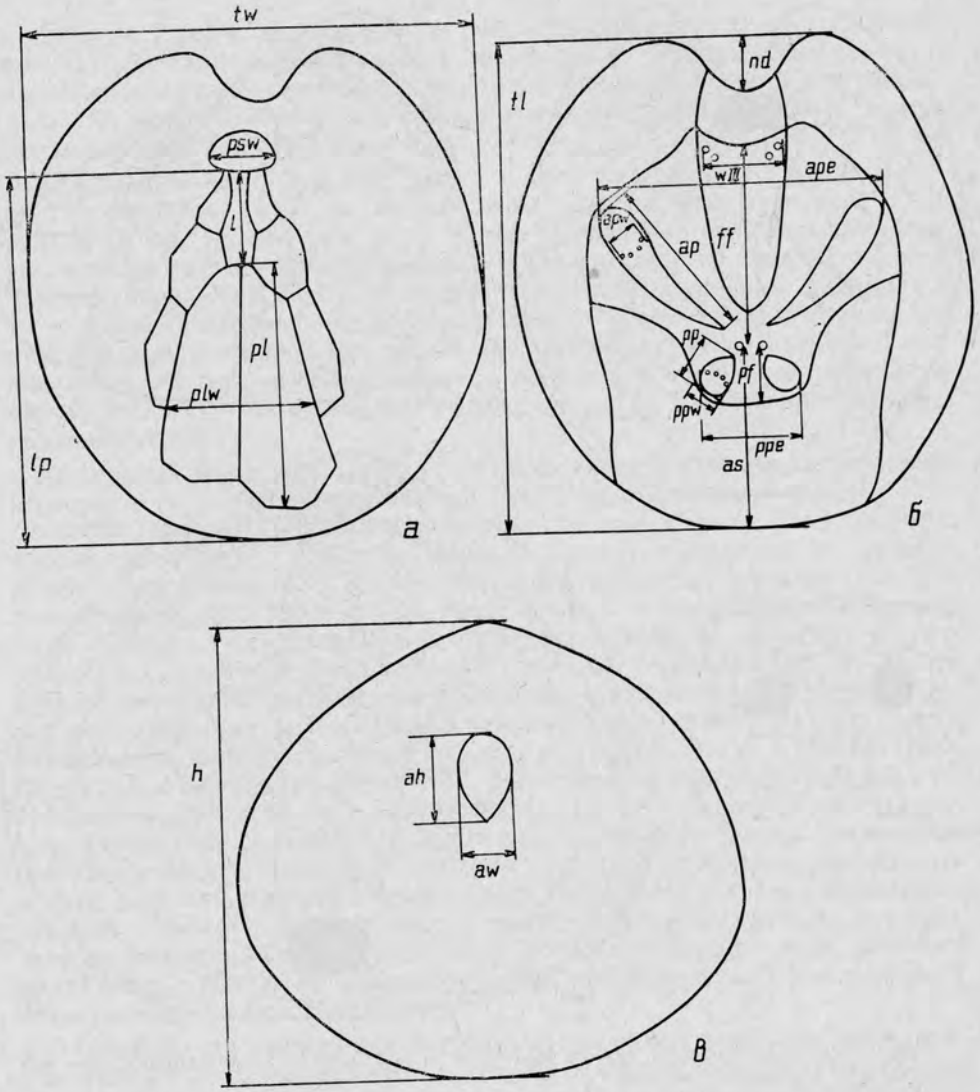


Рис. 1. Морфометрические признаки и их условные обозначения: *а* — вид панциря снизу; *б* — вид сверху; *в* — вид сзади. *ah* — высота перипрокта; *ap* — длина переднего петалоида; *ape* — расстояние между концами передних петалоидов; *apw* — ширина переднего петалоида (ширина амбулакров измеряется как максимальное расстояние между наружными краями пар пор); *as* — расстояние от апикального поля до заднего края панциря; *aw* — ширина перипрокта; *ff* — расстояние от апикального поля до переднего края перипетальной фасциолы; *h* — высота; *l* — длина лабрума; *lp* — расстояние от переднего края лабрума до заднего края панциря; *nd* — глубина передней выемки; *pf* — расстояние от апикального поля до заднего края перипетальной фасциолы; *pl* — длина пластрона; *plw* — ширина пластрона; *pp* — длина заднего петалоида; *ppe* — расстояние между концами задних петалей; *ppw* — ширина заднего петалоида; *psw* — ширина перистома; *tl* — длина панциря; *tw* — ширина панциря; *wIII* — ширина амбулакра III.

ликовость возникла вследствие равномерного, сбалансированного замедления линейного роста при сохранении всех стадий морфогенеза. Понятно, что предложенные гипотезы представляют собой крайние вари-

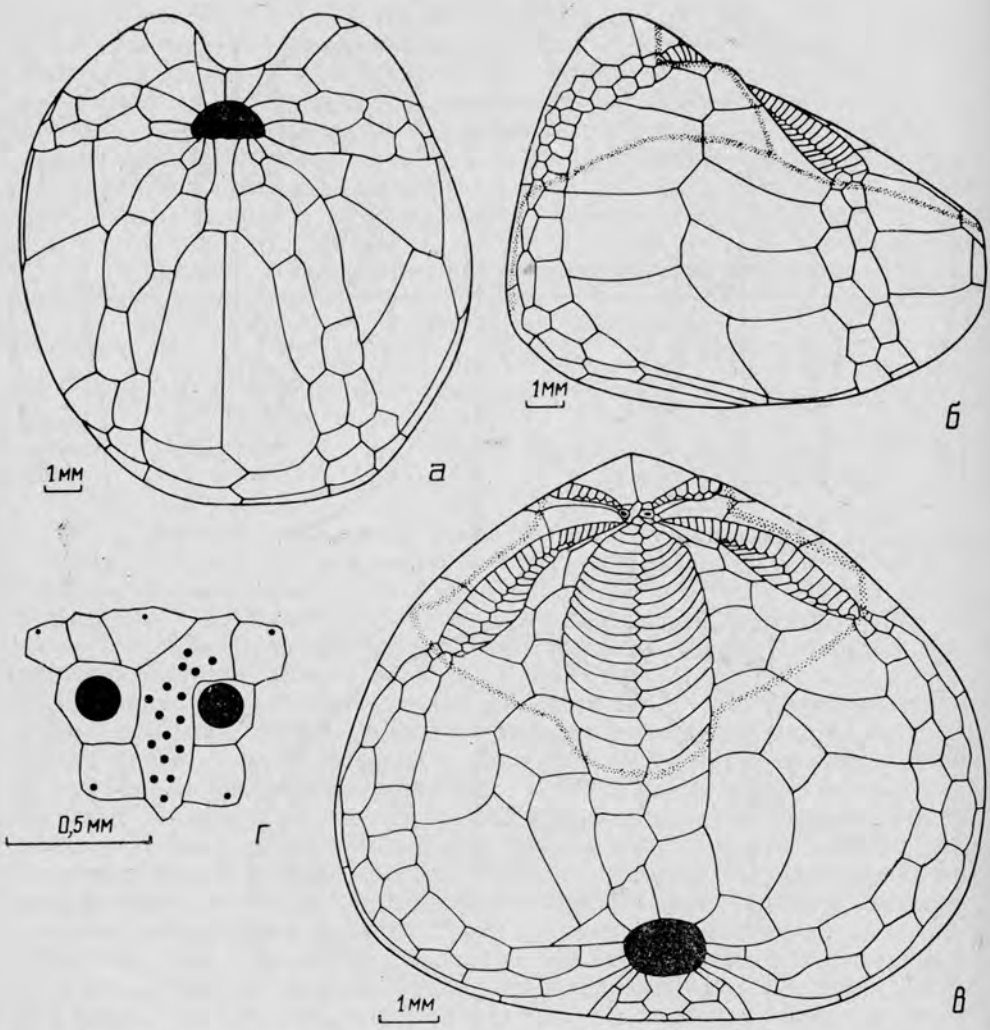


Рис. 2. *Schizaster burlensis*, экз. № 4351/47: *а* — вид снизу; *б* — вид справа; *в* — вид спереди; *г* — апикальная система.

анты, между которыми существует множество промежуточных возможностей. Для проверки правильности этих гипотез исследовалась возрастная динамика относительной скорости роста признаков. Относительная скорость роста признака (v) вычислялась по формуле:

$$v = \frac{200\ (A_{tl2} - A_{tl1})}{(A_{tl2} + A_{tl1})\ (tl2 - tl1)}.$$

Эта формула выведена на основе следующих соображений. Пусть у нас имеются две размерные группы особей со средними длинами панциря tl1 и tl2. Обозначим среднюю величину признака A в первой размерной группе как A_{tl1}, во второй — A_{tl2}. Тогда изменение признака A при росте tl от tl1 до tl2 выражается как $A_{tl2} - A_{tl1}$. Поделив эту величину на прирост длины панциря tl2—tl1, получим выражение, показывающее, на сколько миллиметров меняется признак A при росте панциря

в длину на 1 мм, т. е. абсолютную скорость изменения признака. Чтобы получить относительную скорость, необходимо полученную величину поделить на среднее значение A на данном размерном интервале ($(A_{u2}+A_{u1})/2$). Результат выражаем в процентах (умножаем на 100). В итоге приходим к приведенной выше формуле.

V была вычислена у *S. burlensis* для трех интервалов tl для каждого из 23 признаков: tw, h, as, ap, ape, apw, apd, pp, ppe, ppw, ppd, pf, ff, wIII, dIII, nd, ah, aw, psw, ps, l, pl, lp. Усреднение относительной скорости роста по всем 23 признакам ($\bar{v}$) для каждого из трех интервалов tl имеет определенный биологический смысл. Полученная величина $\bar{v}$ (v — среднее) показывает, насколько быстро в организме в данный момент происходят морфологические преобразования. Эту величину, следовательно, можно использовать как показатель степени морфогенетической зрелости организма: чем моложе организм, тем быстрее меняется его морфология.

Величина $\bar{v}$ была вычислена по тем же признакам для девяти размерных групп (т. е. для девяти интервалов tl) крупного современного вида *Brisaster latifrons* (обширный материал по этому виду был любезно предоставлен автору А. Н. Мироновым). Затем, откладывая по горизонтальной оси значения tl, соответствующие среднему размеру особи в данной возрастной группе, а по вертикальной — вычисленные значения $\bar{v}$, мы получили эмпирическую кривую, отражающую динамику морфологических преобразований в процессе роста *B. latifrons* (рис. 3(1)). Эта кривая послужила основой для построения двух модельных кривых динамики морфогенеза *S. burlensis*: первая кривая (рис. 3(2)) строилась в соответствии с первой гипотезой, вторая (рис. 3(3)) — в соответствии со второй. Модельная кривая № 1 представляет собой начальный участок эмпирической кривой *B. latifrons* (до tl = 20 мм, так как это максимальный размер *S. burlensis*). Модельная кривая № 2 представляет собой эмпирическую кривую *B. latifrons*, сжатую по горизонтальной оси в 4 раза (так как максимальный размер *B. latifrons* в 4 раза превышает таковой *S. burlensis*) и растянутую по вертикальной оси тоже в 4 раза (так как согласно второй гипотезе на 1 мм линейного роста *S. burlensis* приходится столько же морфологических преобразований, сколько и на 4 мм линейного роста *B. latifrons*).

Оказалось, что эмпирические точки, построенные на основе выполненных измерений экземпляров *S. burlensis*, точно совпадают с модельной кривой № 1 (рис. 3). Это говорит о том, что, по-видимому, первая гипотеза верна, и карликовость *S. burlensis* возникла в результате выпадения поздних стадий развития. Поэтому самые крупные экземпляры *S. burlensis* похожи на молодь более крупных схизастерид не только по размеру, но и по степени морфогенетической зрелости.

Ряд других особенностей *S. burlensis* свидетельствует о справедливости первой гипотезы. Так, короткие задние петали, свойственные взрослым особям этого вида, характерны для молоди крупных схизастерид. Генитальные поры у *S. burlensis* открываются при tl = 9 мм (т. е. 45% максимальной tl) значительно позже, чем у крупных схизастерид (у *B. latifrons* tl открывания генитальных пор составляет лишь 17—25% от максимальной длины панциря).

Все это говорит в пользу того, что *S. burlensis*, по-видимому, является неотенической формой и произошел, вероятно, от какого-то более крупного представителя рода в результате выпадения поздних стадий морфогенеза, т. е. путем педоморфоза.

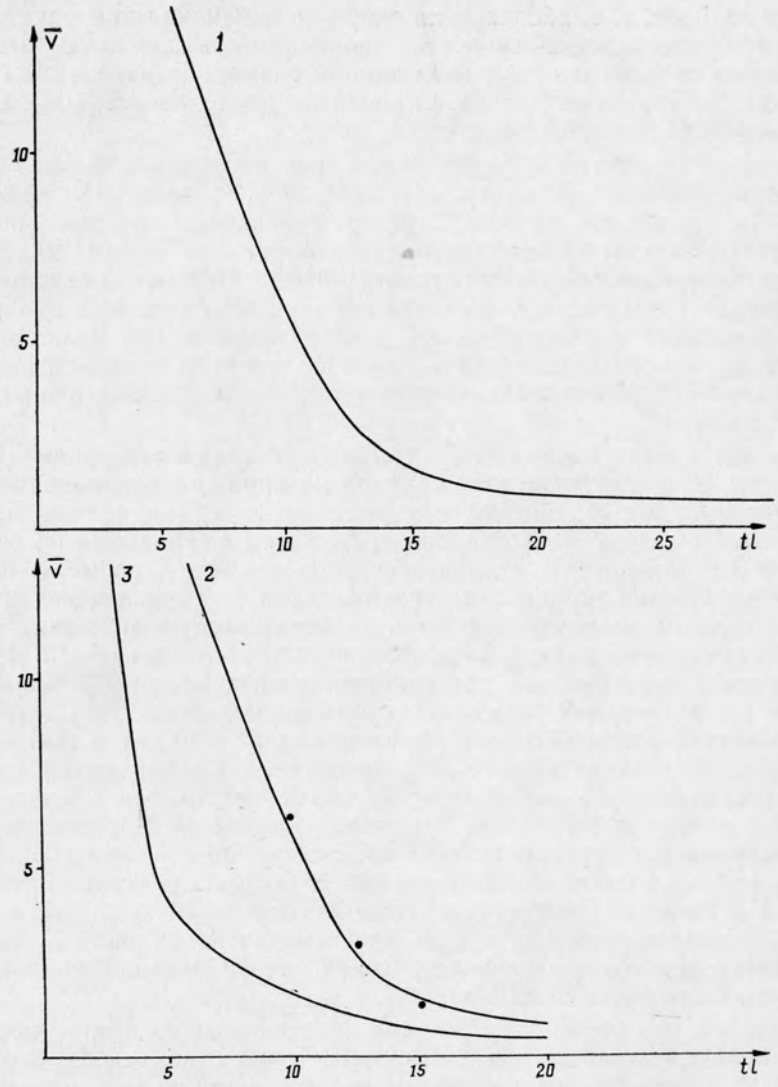


Рис. 3. Зависимость относительной скорости морфологических преобразований от длины панциря: 1 — эмпирическая кривая *Brisaster latifrons;* 2 — модельная кривая № 1; 3 — модельная кривая № 2; ... — эмпирические точки *Schizaster burlensis.* См. пояснения в тексте.

Распространение. Белые и кремовые известняки среднего эоцена (лютетский ярус) Мангышлака (колодец Бурлю, ущелье Коурта-Капы, родник Санды в зап. чинке Устюрта).

Материал. 74 экземпляра хорошей сохранности длиной от 8,5 до 19 мм.

ЛИТЕРАТУРА

Вебер Г. Ф. Класс Echinoidea. Морские ежи // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. 12. М., 1949. С. 143—152.

Послwoвская Н. А., Соловьев А. Н. Отряд Spatangoida // Основы палеонтологии. Справочник для геологов и палеонтологов СССР. М.: Недра, 1964. Т. 10. С. 174—189.

Chesher R. H. The systematics of sympatric species in West Indian spatangoids // Studies on tropical oceanography. 1968. Vol. 7. 168 p.
Mortensen Th. A monograph of the Echinoidea // Copenhagen. Reitzel publisher. 1951. V. 5. Pt. 2. 593 p.

Палеонтологический институт АН СССР, Москва

SYSTEMATIC POSITION, MORPHOLOGY AND DEVELOPMENT OF THE ECHINOID SCHIZASTER BURLENSIS BAJARUNAS (SPATANGOIDA, SCHIZASTERIDAE) FROM THE EOCENE OF MANGYSHLAK

A. V. Markov

The morphology, development and origin of the Lutetian sea urchin *Schizaster burlensis* are considered. This species, formerly included into genus *Brisaster*, is now placed into the type-subgenus of *Schizaster*. It is suggested that this dwarf-species originates from the larger ancestors by the reduction of later growth and development stages, i. e. by paedomorphosis. This hypothesis is based on the analysis of the rate of morphological changes.

Paleontological Institute, Acad. Sci. USSR, Moscow

МОРСКИЕ ЕЖИ И ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ КОНТИНЕНТАЛЬНОГО ШЕЛЬФА

А. Н. МИРОНОВ

В настоящей статье сопоставляются два подхода к исследованию фауны. Система современных фаунистических комплексов рассматривается, с одной стороны, как результат влияния на распространение животных современных факторов среды, а с другой — как конечный этап длительных фаунистических преобразований, происшедших в прошлом. Совмещение этих подходов позволяет увидеть систему фаунистических комплексов в ее статике и динамике и тем самым приблизиться к пониманию чрезвычайно сложных причинно-следственных связей между изменениями окружающей среды и фауны.

Начатая Л. А. Зенкевичем (1947) и Г. В. Никольским (1947) дискуссия о том, что следует понимать под фаунистическим комплексом, все еще продолжается. Обсуждаются преимущественно теоретические вопросы, связанные с разграничением смысла фаунистических и популяционно-экологических категорий (Левушкин, 1974, 1975; Крыжановский, Старобогатов, 1974; Семенов, 1986 и другие). Фаунистические понятия при этом нередко связывают только с абстрактными композициями таксонов (см. Чернов, 1984). Отсутствие же методологических определений и неоднократные изменения содержания термина «фаунистический комплекс» обусловили его неконкретность.

Тем не менее имеются показатели и методы, которые позволяют выявлять реально существующие совокупности организмов, характеризующиеся относительной однородностью своего таксономического состава, которая сохраняется на больших территориях. Эти совокупности организмов, обитающие в конкретном месте и в конкретное время, рациональнее всего, видимо, рассматривать в качестве фаунистических комплексов. Традиционной основой для разграничения фаунистических (зоогеографических) регионов служат зоны интенсивной смены таксономического состава фауны, характеризующиеся сгущениями границ видовых ареалов. Последние используются нами в качестве единственного критерия при выделении фаунистических комплексов. За фаунистический комплекс в настоящей работе принята совокупность животных, обитающих в пределах пространства (фаунистического региона), очерченного по зонам сгущения границ видовых ареалов (Миронов, 1985а, 1986). Сгущения границ видовых ареалов служат основой при выявлении границ регионов в разных измерениях: вертикальном и горизонтальном, в плоскостях, параллельных и перпендикулярных по отношению к побережью континента. Если рассматривать комплекс в четвертом измерении (во времени), то его методологическое определение существенно не изменится: это — совокупность животных, обитающих в пространстве и времени, очерченных по зонам сгущения границ распространения видов.

Ареал ограничивается линиями, соединяющими самые крайние точки местонахождений вида. То есть ареал включает в себя как участки обитания вида, так и преграды. За верхние и нижние границы ареала в кон-

кретном районе принимаются горизонты, в которых расположены крайние точки по глубине нахождения вида в этом же районе.

В основу работы положены данные о распространении современных видов и родов морских ежей в настоящем и прошлом. Всего в классе Echinoidea насчитывается 936 современных видов, относящихся к 249 современным родам, из них в районах континентального шельфа и верхнего склона встречено около 560 видов. В ископаемом состоянии найдены представители 114 современных видов и 111 современных родов. Границы фаунистических комплексов выявляются с помощью методов фаунистических разрезов (вертикальных, широтных и меридиональных) и типизации ареалов (Миронов, 1985б, 1986; Жирков, Миронов, 1985).

Результаты изучения вертикального распространения морских ежей уже опубликованы (Миронов, 1986). Из них выяснилось, что в разных районах Мирового океана имеются фаунистические границы, проходящие на глубинах 150—250 м. На этих же горизонтах наблюдаются существенные геоморфологические и трофические изменения. Границы, проходящие на глубинах 150—250 м, приблизительно соответствуют границе зоны фотосинтеза. Значительная биомасса донных (корковых) водорослей отмечена до глубин 268 м (Litter, Litter, 1985), но обычно наблюдается на глубинах не более 200 м. На глубинах около 200 м в большинстве районов проходит кромка материковой отмели, характеризующейся высокими скоростями терригенной седиментации. По приуроченности к сходным глубинам и трофическим условиям приконтинентальные регионы могут быть объединены в сублиторальную зону, нижняя граница которой проходит на глубине около 200 м (Миронов, 1986). Сублиторальная зона, выделенная на основе обобщенных данных о распространении морских ежей, соответствует таковой в схеме вертикальной зональности, предложенной советскими биогеографами (Беляев и др., 1959).

Своеобразным вертикальным распространением характеризуется фауна морских ежей антарктического шельфа. На глубине около 200 м сгущения образуют только верхние (а не нижние и верхние, как обычно) границы ареалов. На шельфе Антарктиды нет родов морских ежей, обитающих только до глубины 200 м, что отличает эту область от других районов Мирового океана, в частности от соседних австралийских районов (рис. 1). В фауне шельфа Антарктиды представлены лишь эврибатные (сублиторально-батиальные и сублиторально-абиссальные) роды. Такие же особенности отмечены в распределении по вертикали других групп животных. По мнению Е. Н. Грузова (1984, 1985), они обусловлены опусканием в прошлом ледников до кромки шельфа. Во время максимальных оледенений мелководная фауна Антарктиды, вероятно, полностью погибла, а после отступления ледников сублиторальную зону заселили представители эврибатных таксонов.

Границы видовых ареалов различных типов в значительной своей части проходят вдоль материковых побережий. Их картирование, а также широтные океанические разрезы показали, что границы ареалов образуют вблизи континентов сгущения (Миронов, 1985б). Чтобы выявить эти сгущения, достаточно учитывать лишь ареалы приконтинентального типа, поскольку виды, обитающие только на континентальном шельфе и склоне, составляют значительную часть фауны морских ежей (30—40%). Положение океанических границ приконтинентальных регионов в различных районах показано на рис. 2, из которого видно, что они соответствуют ходу изолиний, характеризующих циркумконтинентальное распределение биомассы или неживого органического вещества в толще

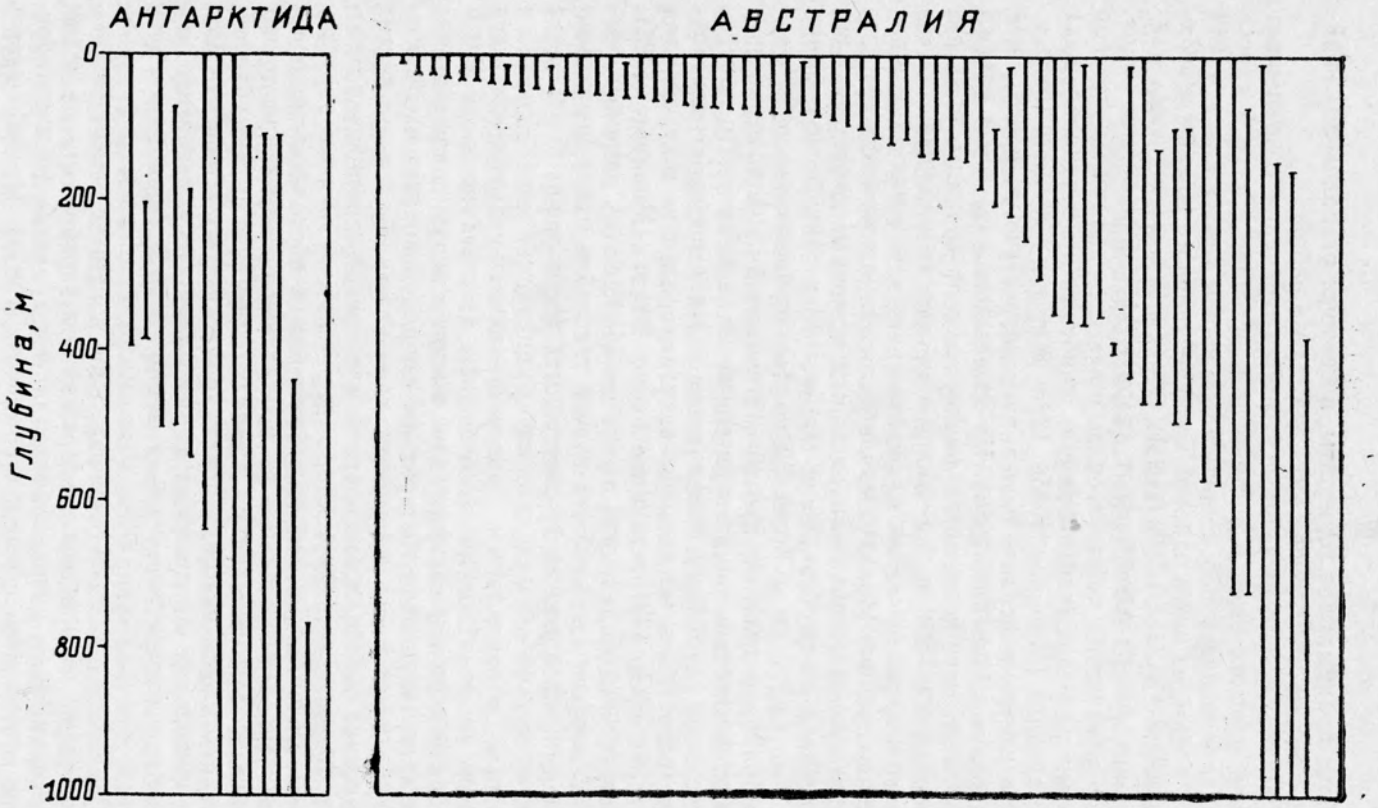


Рис. 1. Диапазоны вертикального распределения родов морских ежей, представленных в фауне Антарктиды и Австралии.

воды и на дне. Океанические границы регионов континентального шельфа делят океаны на две циркумконтинентальные фаунистические зоны: субконтинентальную и океаническую.

Границы между приконтинентальными регионами выявлялись с помощью меридиональных фаунистических разрезов и типизации ареалов. При проведении меридиональных разрезов южные и северные границы ареалов подсчитывались в каждом одноградусном или в каждом пятиградусном диапазонах широты (Миронов, 1985б). Всего на континентальном шельфе выделено 34 региона (рис. 2): 1 — Акадийский, 2 — Виргинский (Делаварский), 3 — Каролинский, 4 — Карибский, 5 — Бразильский, 6 — Южнобразильско-Уругвайский (Бонеренский), 7 — Аргентинский, 8 — Кельтский (Скандинавский), 9 — Лузитанский, 10 — Мавританский, 11 — Средиземноморский, 12 — Гвинейский, 13 — Намибийский, 14 — Южноафриканский, 15 — Восточноафриканский, 16 — Индийский, 17 — Красноморский, 18 — Андаманский, 19 — Яванский, 20 — Домперианский, 21 — Флиндерсианский, 22 — Тасманийский, 23 — Перонианский, 24 — Солендарианский, 25 — Индомалайский, 26 — Рюкюенский, 27 — Южнояпонский, 28 — Северояпонский, 29 — Северопацифический, 30 — Калифорнийский, 31 — Мексиканский, 32 — Панамский, 33 — Перуано-Чилийский, 34 — Антарктический. Границы этих регионов довольно точно совпадают с границами ранее известных фаунистических регионов, выявленных на основе данных по другим группам животных (Briggs, 1974; Несис, 1982). Некоторые же ранее известные границы не удалось выявить по причине бедности таксономического состава фауны морских ежей, например, в Арктике, северной и юго-восточной частях Тихого океана и Антарктике.

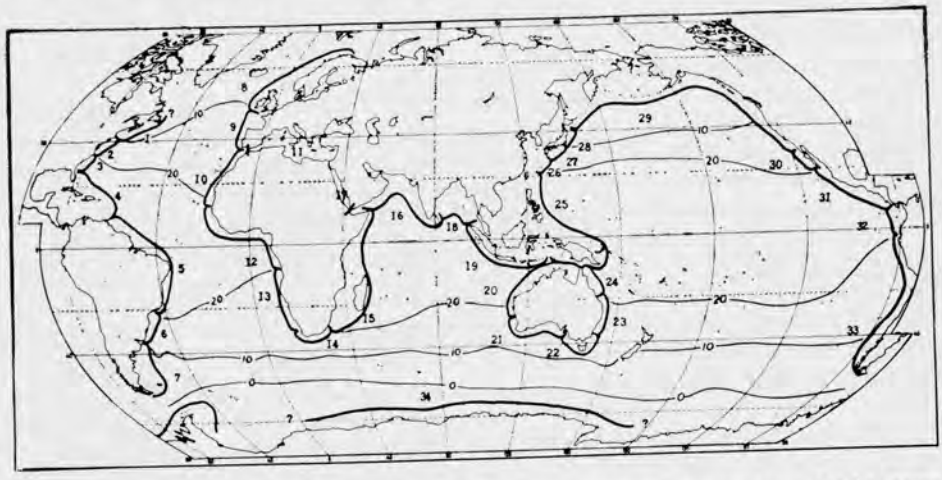


Рис. 2. Положение границ фаунистических регионов континентального шельфа, выявленных на основе данных по морским ежам, и изотерм поверхностных вод. Названия регионов с соответствующей нумерацией даны в тексте.

Ранее неоднократно отмечалось, что северные и южные границы ареалов и фаунистических регионов совпадают с границами водных масс (Нейман, 1961; Зезина, 1979; Семенов, 1982; Кусакин, Ростомов, 1982; Зезина и др., 1986). Несколько в меньшей степени выражена приуроченность фаунистических границ, проходящих в разных океанах, к одним и тем же изотермам поверхностных вод (рис. 1).

Постоянство приуроченности фаунистических границ, проходящих в разных районах, к одним и тем же изолиниям дает основание предполагать, что их положение в большинстве случаев определяется современным зональным распределением факторов среды, в первую очередь температуры, освещенности и органического вещества.

Однако многие особенности системы современных фаунистических комплексов сформировались миллионы лет назад. Так, резкие различия между фауной морских ежей Северо-Восточной Атлантики и Индо-Вест-пацифики существуют с середины миоцена, после появления сухопутного моста между Евразией и Африкой (Ali, 1983). Степень фаунистических различий между западными и восточными районами Атлантики в течение кайнозоя постоянно возрастала по мере увеличения ширины океана (Fallow, Dromgoole, 1980). Район Индо-Малайского архипелага начал играть роль центра таксономического разнообразия в миоцене после формирования сложной системы внутренних морей (Миронов, 1977, 1985а). Сходная с современной широтная зональность в распределении таксонов морских ежей наблюдается с миоцена. Сужение широтной зоны обитания тепловодных таксонов наиболее четко прослеживается на примере фауны плоских морских ежей, имеющих вырезки или лунулы в панцире (Миронов, Эндельман, 1987). У плоских морских ежей с вырезками и лунулами в панцире развиты морфологические адаптации к обитанию в песчаных грунтах, содержащих малое количество органического вещества. В миоцене увеличиваются также различия между средними и низкими широтами по трофическим показателям, выраженные в первую очередь в формировании глобальных широтных поясов интенсивного биогенного осадконакопления (Левитан, Богданов, 1980; Лисицын, 1980). Одновременность рассматриваемых явлений позволяет предполагать, что сужение тепловодных фаунистических зон связано с увеличением контраста между средними и низкими широтами не только по температурным, но и по трофическим показателям.

Таким образом, стабильность во времени многих современных черт распределения таксонов обусловлена стабильностью условий их возникновения. Существенные изменения температурного, ледового, гидродинамического, трофического, кислородного режимов в океане приводят, видимо, к мгновенным в масштабе геологического времени фаунистическим преобразованиям: расселению, вытеснению, вымиранию и образованию таксонов.

В статике и динамике фаунистических комплексов проявляется их единство с абиотической средой, что позволяет говорить о существовании крупномасштабных экосистем (биото-геологических комплексов), соответствующих фаунистическим регионам. Роль основного интегрирующего фактора в фаунистическом комплексе играет относительная однородность среды, прослеживаемая на акваториях, соизмеримых с видовыми ареалами. Представление о фаунистическом комплексе как о части экосистемы требует развития синтетических методов его исследования, позволяющих объединять в одну картину данные палеонтологии и неонтологии, филогении и экологии.

ЛИТЕРАТУРА

Беляев Г. М., Бирштейн Я. А., Богоров В. Г., Виноградова Н. Г., Виноградов М. Е., Зенкевич Л. А. О схеме вертикальной биологической зональности океана // Докл. АН СССР. 1959. Т. 129, № 3. С. 658—661.

Грузов Е. Н. Биология // Северный Ледовитый и Южный океаны (Сер. «География Мирового океана»). Л.: Наука, 1985. С. 341—364.

Жирков И. А., Миронов А. Н. К зоогеографии полихет Северного Ледовитого океана // Тр. Ин-та океанол. 1985. Т. 120. С. 137—151.
Зезина О. Н. О формировании современной фауны брахиопод на шельфах и склонах Мирового океана // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 5. С. 52—59.
Зезина О. Н., Соколова М. Н., Пастернак Ф. А. О биотопической основе ареалов донных животных в разных вертикальных зонах // Биотопическая основа распределения морских организмов. М.: Наука, 1986. С. 64—75.
Зенкевич Л. А. О задаче, объекте и методе морской биогеографии // Зоол. журн. 1947. Т. 26, № 3. С. 201—220.
Крыжановский О. Л., Старобогатов Я. И. Современное состояние учения об ареале и фаунистических комплексах и задачи исследования // Проблемы долгосрочного планирования биологических исследований. Зоология, вып. 1. Л.: Наука, 1974. С. 44—52.
Кусакин О. Г., Ростомов С. А. Биогеографическая структура фауны равноногих ракообразных шельфа Западного Сахалина и острова Монерон // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука, 1982. С. 176—184.
Левитан М. А., Богданов Ю. А. История биогенного кремненакопления // Океанология. Геология океана. Геологическая история океана. М.: Наука, 1980. С. 231—252.
Левушкин С. И. К постановке вопроса об экологическом фаунистическом комплексе // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35, № 5. С. 692—709.
Левушкин С. И. Об экологических фаунистических комплексах (на примере подземельных фаун) // Журн. общ. биол. 1975. Т. 36, № 6. С. 814—828.
Лисицын А. П. Палеоокеанология // Океанология. Геология океана. Геологическая история океана. М.: Наука, 1980. С. 386—407.
Миронов А. Н. Роль расселения в формировании современных фаунистических комплексов морских ежей в тропической зоне // Океанология. 1985а. Т. 25, № 2. С. 301—307.
Миронов А. Н. Циркумконтинентальная зональность в распространении морских ежей Атлантического океана // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1985б. Т. 120. С. 70—94.
Миронов А. Н. Вертикальное распространение морских ежей // Зоол. журн. 1986. Т. 65, № 9. С. 1341—1348.
Миронов А. Н., Эндельман Л. Г. Формирование современной фауны морских ежей-клипеастероидов // Тез. докл. VI Всесоюзного симпозиума по иглокожим. Таллин. 1987.
Нейман А. А. Вертикальное распределение зоогеографических комплексов на шельфе и верхних горизонтах склона восточной части Берингова моря // Океанология. 1961. Т. I, вып. 6. С. 1073—1078.
Несис К. Н. Зоогеография Мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального шельфа (по головоногим моллюскам) // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука, 1982. С. 114—134.
Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализов для зоогеографии // Зоол. журн. 1947. Т. 26, № 3. С. 221—232.
Семенов В. Н. Биогеографическое районирование шельфа Южной Америки на основе классификации видовых ареалов донных беспозвоночных // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. 1982. С. 184—269.
Семенов В. Н. О фауне, фаунистическом комплексе и логической структуре понятия «элемент биоты» в биогеографии // Биотическая основа распределения морских организмов. М.: Наука, 1986. С. 76—90.
Чернов Ю. И. Флора и фауна, растительность и животное население // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45, № 6. С. 732—748.
Ali M. S. M. Tertiary echinoids and the time of collision between Africa and Eurasia // Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh. 1983. N 4. S. 213—227.
Briggs J. C. Marine Zoogeography. N. Y. 1974. 475 p.
Fallaw W. C., Dromgoole E. L. Faunal similarities across the South Atlantic among Mesozoic and Cenozoic invertebrates correlated with widening of the ocean basin // J. Geol. 1980. Vol. 88, N 6. P. 723—727.
Litter M. M., Litter D. S. Deepest known plant life discovered on an uncharted seamount // Science. 1985. Vol. 227, N 4682. P. 57—59.

Институт океанологии АН СССР, Москва

ECHINOIDS AND FAUNAL COMPLEXES OF THE CONTINENTAL SHELF

A. N. Mironov

Continental shelf distribution areas of echinoids (species and genera) have been drawn out using published and newly obtained data. Zones where the boundaries of several areas concentrate, mark the boundary of faunal regions. Animals inhabiting the faunal region, form a faunal complex. It is a part of a large-scale ecosystem.

Location of faunal regions reflects all-important environmental gradients and the boundaries correspond to present-day vertical, latitudinal and circumcontinental zonation of the environment. It is also shown that some characteristics in the distribution of echinoids had already appeared some million years ago, but the stability of this geographical distribution pattern was determined by the following stability of conditions. Great changes in the temperature, hydrodynamic, glacial and other regimes led quickly to the transformation of faunal complexes.

Institute of Oceanology, Acad. Sci. USSR,
Moscow

СООТНОШЕНИЕ СИСТЕМ ИСКОПАЕМЫХ И СОВРЕМЕННЫХ ГОЛОТУРИЙ СЕМЕЙСТВА SYNAPTIDAE

А. В. СМИРНОВ

В настоящее время наряду с традиционной системой класса Holothurioidea существует формальная система ископаемых скелетных элементов голотурий (склеритов). Система нынеживущих форм основана на анализе строения всего организма, его мягких и скелетных частей, причем для одного таксона может быть характерно сочетание нескольких типов различных скелетных элементов. Система склеритов носит искусственный характер, так как в силу своей специфики оперирует только со скелетными элементами, которые объединяются в таксоны по степени морфологической близости. Зачастую склериты, принадлежащие к особям одного вида, оказываются отнесенными палеонтологами к разным «родам» и даже «семействам». Тем не менее наличие формальной системы склеритов позволяет классифицировать исключительно разнообразные по своей форме скелетные остатки голотурий. Параллельное существование двух систем голотурий (нынеживущих форм и склеритов) не только оправдано, но и совершенно необходимо. Однако при этом назрела острая необходимость в соотнесении этих двух систем друг с другом. Это позволит не только систематизировать скелетные остатки голотурий, но и даст ценную информацию о составе группы, ее стратиграфическом (временном) распространении, закономерностях географического расселения и экологии вымерших форм, а также существенно расширит наши представления о возрасте, истории развития и распространения ряда современных таксонов голотурий.

Как со стороны палеонтологов, так и со стороны зоологов предпринимались попытки соотнести формальные таксоны ископаемых склеритов голотурий с современной системой класса. М. Дефландр-Риго (Deflandre-Rigaud, 1962) и Д. Л. Паусон (Pawson, 1966) отнесли ряд родов ископаемых склеритов голотурий к современным отрядам, а Паусон (Pawson, 1980) попытался сопоставить некоторые из формальных родов склеритов с современными родами голотурий. Однако детального анализа соотношения вымерших и нынеживущих форм, к сожалению, до сих пор не было проведено.

В настоящей работе предпринята попытка дальнейшей детализации и разработки системы одного из трех семейств отряда Synaptida (=Apodida) — семейства Synaptidae, для которого очень характерны спикулы кожи тела в виде якорей и якорных пластинок, и соотнесение с таксонами этого семейства формальных таксонов вымерших голотурий, объединяющих склериты в форме якорей и якорных пластинок. В формальной системе эти склериты объединяются в два семейства Synaptitidae (склериты в виде якорных пластинок) и Calcancoridae (склериты в виде якорей).

Строение якорей и якорных пластинок. Прежде чем перейти к системе семейства Synaptidae и вопросу о соотношении входящих в его состав таксонов с формальными таксонами вымерших семейств, необходимо остановиться на строении якорей и якорных пластинок. Эти два вида спикул всегда встречаются вместе и функционируют как единое целое.

Якорь всегда лежит над якорной пластинкой и шарнирно соединен с ней. С помощью якорей голотурии буквально заякориваются в грунте и передвигаются в нем.

Якорь. Свое название эти спикулы получили из-за необычайного сходства с морскими якорями. Для обозначения частей якоря используется терминология, принятая в русской морской практике. Различают рога, веретено и шток якоря. На нижней стороне веретена, вблизи штока, имеется выступ для сочленения с якорной пластинкой. Шток якоря может быть разветвленным или неразветвленным, иногда он несет мелкие зубчики. Рога якорей могут нести на внешнем крае зубцы или же имеются формы с гладкими рогами и мелкими зубчиками на вершине якоря.

Якорная пластинка. В результате ветвления исходной спикулы в виде палочки развивается пластинка, пронизанная отверстиями, края которой могут быть как гладкими, так и заостренными. Отверстия пластинки также бывают как гладкими, так и с зубцами по краю. У многих видов число отверстий в несочленовной (условно называемой основной) части пластинки равно семи. Сочленовная часть пластинки пронизана мелкими гладкими отверстиями и имеет специальное образование для сочленения с выступом веретена якоря. В сочленовной части пластинки может быть развито ложкообразное углубление, получившееся в результате слияния сети перекладин, поднимающихся над пластинкой. Такое образование для сочленения характерно для современного рода *Protankyra*. В ряде случаев на пластинке развито образование, называемое мостом и образованное немногими слившимися, как в современном роде *Rynkatorpa*, или только одной, как в современном подсемействе Synaptinae, перекладиной. Мост возвышается над якорной пластинкой и служит упором для якоря. В других случаях вторичная сеть перекладин, поднимающихся над пластинкой, не развита, но имеется уступ, на который опирается якорь. Такой характер сочленения характерен для большинства родов современного подсемейства Leptosynaptinae. В современных родах *Labidoplax* и *Oestergrenia* сочленовная часть пластинки вытянута в узкую рукоятку лодочкообразной формы.

Особенности строения рогов и штока якоря, устройства сочленовного конца якорной пластинки, количество и характер расположения отверстий в основной части якорной пластинки, наличие или отсутствие зубцов по краям отверстий — все эти признаки широко используются в систематике семейства Synaptidae. Иногда они характеризуют видовые отличия (роды *Protankyra*, *Rynkatorpa*, *Oestergrenia*), но чаще родовые (подсемейство Leptosynaptinae) или даже трибовые (подсемейство Synaptinae). Эти же признаки используются при классификации склеритов семейств Synaptitidae и Calcancoridae для характеристики формальных родов и видов.

Якорь и пластинка развиваются в тесной взаимосвязи. Сначала закладывается палочка, из которой развивается якорь, а затем рядом с ней появляется зачаток пластинки. На основании исследования развития якорных пластинок у 11 видов, относящихся к 7 родам, и анализа данных литературы выделяются два типа развития пластинок (рис. 1). При развитии пластинок по первому типу палочка, из которой развивается пластинка, лежит параллельно продольной оси веретена якоря. Из нее образуется якорная пластинка с многочисленными мелкими отверстиями либо пластинка с небольшим количеством отверстий, из которых пара, лежащая по сторонам от продольной оси якорной пластинки, выделяется своими крупными размерами (рис. 1, 2). При развитии по второму типу

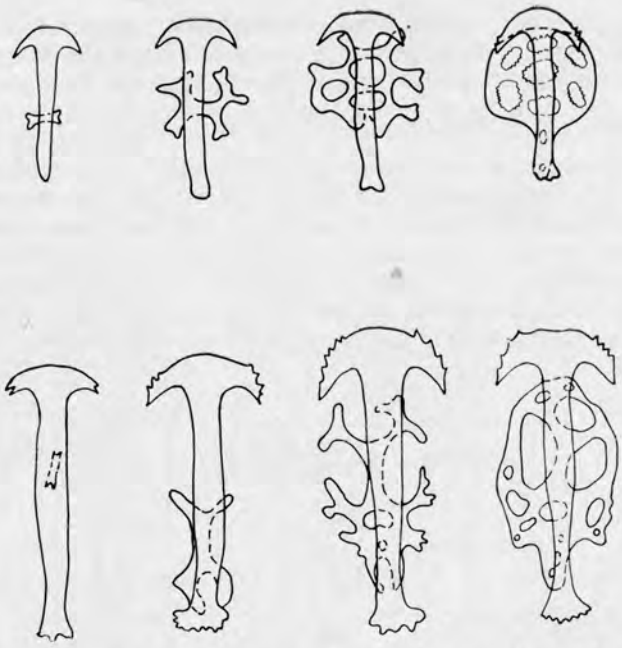


Рис. 1. Развитие якорей и якорных пластинок (ориг.): верхний ряд (1) — тип развития, характерный для подсемейств Leptosynaptinae и Synaptinae *(Labidoplax buskii)*, нижний ряд (2) — тип развития, характерный для подсемейства Rynkatorpinae *(Oestergenia* sp.).

палочка, которая дает начало будущей пластинке, лежит перпендикулярно по отношению к оси веретена якоря. Из нее образуется якорная пластинка, несущая в своей основной части центральное отверстие, окруженное шестью периферическими отверстиями. При дальнейшем развитии такой пластинки могут образовываться дополнительные отверстия, однако семь (1+6) основных различимы и на пластинках, имеющих значительное количество отверстий (рис. 1, 1).

Система нынеживущих Synaptidae

Семейство Synaptidae Burmeister, 1837 sensu Ostergren, 1898.

В коже тела спикулы имеют вид якорей и якорных пластинок. Щупальца перистые, пальцевидные или простые. У многих видов Synaptidae на внутренней стороне шупалец имеются чувствительные бугорки. Мадрепорит расположен в дистальной части каменистого канала. Сегменты известкового глоточного кольца не несут большого зубца на верхнем крае. Углубления для прикрепления мускулистых частей щупалец расположены на наружной стороне известкового глоточного кольца. Личинки имеют простые щупальца.

Типовой род. *Synapta* Eschscholtz, 1829.

Роды, входящие в состав семейства, описаны и переописаны в ряде работ (Östergren, 1898; Ludwig, 1905; Fisher, 1907; Becher, 1907; Clark, 1907; Heding, 1928, 1929, 1931; Rowe, Pawson, 1967; Menker, 1970).

Изучение семейства показало, что его можно подразделить на четыре группы, которым придается ранг подсемейств: Rynkatorpinae subfam. nov., Leptosynaptinae subfam. nov., Synaptinae Burmeister, 1837 sensu nov., Rhabdomolginae subfam. nov. При выделении подсемейств основное

значение придавалось следующим признакам: характеру развития и строения якорных пластинок, строению якорей, форме щупалец, некоторым чертам анатомии (строению амбулакрального кольца и гонады).

Подсемейство Rynkatorpinae Al. Smirnov subfam. nov.

Якорная пластинка развивается из палочки, лежащей параллельно продольной оси развивающегося якоря (рис. 1, 2). Пластинки с большим количеством отверстий (рис. 3, 2) или с двумя выделяющимися по своим размерам отверстиями, которые лежат по обе стороны от продольной оси якорной пластинки (рис. 1, 2). Якоря с зазубренными рогами, без зубчиков на вершине. Веретено якоря вблизи штока не имеет перетяжки. Пальцевидные щупальца с двумя или одной парой отростков на вершине (рис. 2).

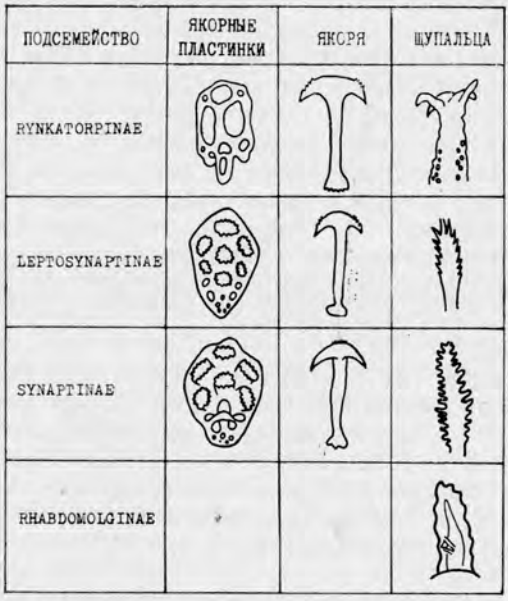


Рис. 2. Схема, иллюстрирующая подразделение семейства Synaptidae на подсемейства.

Типовой род. *Rynkatorpa* Rowe et Pawson, 1967.

К подсемейству относятся четыре рода: *Protankyra* Ostergren, 1898; *Rynkatorpa* Rowe et Pawson, 1967; *Oestergrenia* Heding, 1931; *Dactylapta* H. L. Clark, 1907. Род *Dactylapta* лишен спикул в виде якорей и якорных пластинок, но обладает щупальцами, очень сходными с щупальцами остальных родов подсемейства.

Подсемейство Leptosynaptinae Al. Smirnov, subfam. nov.

Якорная пластинка развивается из палочки, лежащей перпендикулярно к продольной оси развивающегося якоря (рис. 1, 1). Пластинки с небольшим количеством отверстий в основной части. Обычно выделяются семь (1+6) отверстий в основной части пластинки. В сочленовной части пластинки имеется уступ, на который опирается якорь (рис. 3, 8). Якоря не несут на вершине зубчиков и, как правило, имеют рога с зубцами по краю. Веретено якоря вблизи штока имеет заметную перетяжку

(рис. 3, 10). Щупальца перистые, с небольшим количеством отростков (4—9) с каждой стороны. Отростки щупальца постепенно увеличиваются в размерах по направлению от основания к вершине. На вершине щупальца расположен непарный терминальный отросток, по размерам превышающий боковые (рис. 2).

Типовой род. *Leptosynapta* Verrill, 1867.

К подсемейству отнесено шесть родов: *Leptosynapta* Verrill, 1867; *Patinapta* Heding, 1938; *Eupatinapta* Heding, 1928; *Epitomapta* Heding, 1928;

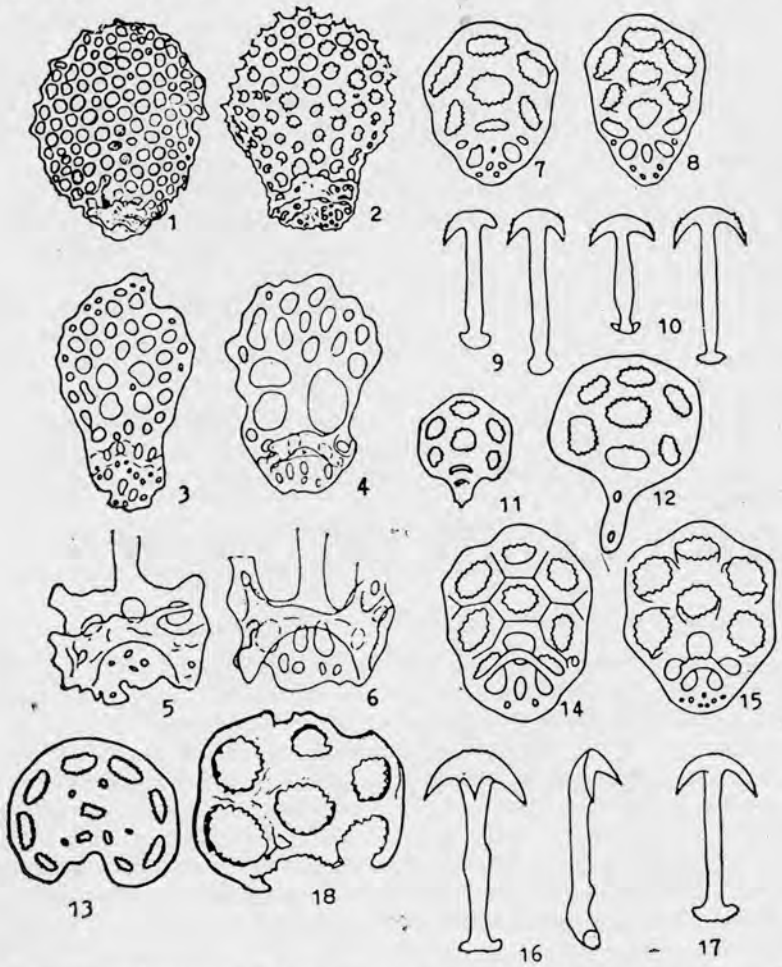


Рис. 3. Якорные пластинки и якоря современных и вымерших форм: 1 — формальный вид *Rigaudites cuvillieri;* 2 — современный вид *Protankyra brychia;* 3 — формальный вид *Rigaudites punctatus;* 4 — современный вид *Rynkatorpa duodactyla;* 5 — фрагмент ископаемой якорной пластинки; 6 — фрагмент якорной пластинки современного вида *Rynkatorpa duodactyla;* 7 — формальный вид *Synaptites eocoenus;* 8 — современный вид *Leptosynapta variopatina;* 9 — формальный вид *Calcancora arduohamata;* 10 — современный вид *Leptosynapta jacksonia;* 11 — формальный вид *Synaptites pappi;* 12 — современный вид *Labidoplax buskii;* 13 — формальный вид *Synaptites reniferus;* 14 — формальный вид *Croneisites oligocaenicus;* 15 — современный вид *Synaptula albolineata;* 16 — формальный вид *Calcancoroidea spandeli;* 17 — современный вид *Synaptula mortensenii;* 18 — формальный вид *Croneisites? rioulti* (1 — по Frizzell, Exline, 1957; 2 — по Ludwig, Heding, 1935; 3, 5 — по Mutterlose, 1982; 7 — по Deflandre-Rigaud, 1949; 8, 10, 15 — по Heding, 1928; 9, 11 — по Kristan-Tollmann, 1964; 13 — по Schlumberger, 1890; 14, 16 — по Spandel, 1900; 17 — по Heding, 1929; 18 — по Rioult, 1965; 4, 6, 12 — ориг.).

Labidoplax Ostergren, 1898 sensu Heding, 1931; *Anapta* Semper, 1868. Род *Anapta* лишен спикул в виде якорей и якорных пластинок, но имеет щупальца, характерные для Leptosynaptinae. У рода *Labidoplax* щупальца испытывают значительную редукцию. У *L. buskii* количество боковых отростков с каждой стороны щупальца уменьшается до двух и, как правило, исчезает терминальный отросток. У *L. media* при наличии терминального отростка число боковых отростков с каждой стороны равно одному.

Подсемейство Synaptinae Burmeister, 1837 sensu nov.

Якорная пластинка развивается из палочки, лежащей перпендикулярно к продольной оси развивающегося якоря. Пластинки, кроме рода *Synapta*, с семью (1+6) отверстиями в основной части. В сочленовной части пластинки развит мост, образованный одной перекладиной (рис. 3, 15). Якоря с гладкими рогами и мелкими зубчиками на вершине (рис. 3, 17). Щупальца перистые, с большим количеством отростков (больше 5, обычно 10—40 с каждой стороны щупальца). Самые длинные отростки располагаются посередине щупальца, несколько ближе к его основанию. По направлению к вершине и основанию щупальца отростки уменьшаются в размерах. На вершине расположено непарное терминальное щупальце (рис. 2).

Типовой род. *Synapta* Eschscholtz, 1829.

К подсемейству отнесено шесть родов: *Synapta* Eschscholtz, 1829; *Synaptula* Orsted, 1849; *Pendekaplectana* Heding, 1931; *Polyplectana* H. L. Clark, 1907; *Euapta* Ostergren, 1898 sensu Fisher, 1907; *Opheodesoma* Fisher, 1907.

Подсемейство Synaptinae подразделяется на две трибы: Synaptini Burmeister, 1837 sensu nov. и Euaptini trib. nov.

Триба Synaptini Burmeister, 1837 sensu nov.

Якорные пластинки с большим количеством (около 100 и более) гладких отверстий (род *Synapta*), либо с семью (1+6) отверстиями в основной части пластинки с зубцами по краю. У пластинок с семью отверстиями в основной части зубцы на верхней и нижней сторонах пластинки расположены только на половине окружности отверстия, причем зубцы на верхней и нижней сторонах пластинки расположены с противоположных сторон и дополняют друг друга, так что в целом зубцы располагаются по всей окружности отверстия. Сочленовная часть якорной пластинки не отделена от основной части перетяжкой. Якоря с неразветвленным штоком. Хрящевое кольцо хорошо развито и имеет отверстия в нижней части.

Типовой род. *Synapta* Eschscholtz, 1829.

К трибе относятся четыре рода: *Synapta, Synaptula, Pendekaplectana, Polyplectana.*

Род *Synapta* отличается от остальных родов трибы крупными якорными пластинками с большим количеством гладких отверстий. Однако С. Хединг (Heding, 1929) обнаружил у *S. oceanica* якорные пластинки типичного для других родов Synaptini строения с семью отверстиями в основной части.

Триба Euaptini Al. Smirnov, trib. nov.

Зубцы отверстий якорных пластинок расположены по всей окружно-

сти на верхней стороне пластинки и только на половине окружности на нижней. Сочленовная часть якорной пластинки отделена от основной части перетяжкой либо имеет вид короткой четырехугольной рукоятки. Якоря с разветвленным штоком. Хрящевое кольцо не развито, а если имеется, то с отверстиями в передней части.

Типовой род. *Euapta* Ostergren, 1898 sensu Fischer, 1907.

К трибе отнесено два рода: *Euapta* и *Opheodesoma*.

Подсемейство Rhabdomolginae Al. Smirnov, subfam. nov.

Спикулы в коже тела и щупальцах отсутствуют. Щупальца простые. Щупальцевый нерв охватывает кольцом амбулакральный канал щупальца. Амбулакральное кольцо замыкается на полиев пузырь. Гонада одинарная.

Типовой род. *Rhabdomolgus* Keferstein, 1862.

К подсемейству относится один род и вид *Rhabdomolgus ruber* Keferstein, 1862. Наличие простых щупалец с чувствительным бугорком позволяет отнести *R. ruber* к семейству Synaptidae, но связать этот вид с каким-либо из трех охарактеризованных выше подсемейств не представляется возможным.

Система семейства Synaptidae, принятая в настоящей работе, приведена в табл. 1.

Таблица 1

Система семейства Synaptidae

Семейство Synaptidae			
п/сем. Rynkatorpinae	п/сем. Leptosynaptinae	п/сем. Synaptinae	п/сем. Rhabdomolginae
Род *Protankyra*	Род *Leptosynapta*	Триба *Synaptini*	Род *Rhabdomolgus*
„ *Rynkatorpa*	„ *Patinapta*	Род *Synapta*	
„ *Oestergrenia*	„ *Eupatinapta*	„ *Synaptula*	
„ *Dactylapta*	„ *Epitomapta*	„ *Pendekaplectana*	
	„ *Labidoplax*	„ *Polyplectana*	
	„ *Anapta*	Триба *Euaptini*	
		Род *Euapta*	
		„ *Opheodesoma*	

Обзор палеонтологических таксонов. Наиболее важными публикациями, содержащими сведения о склеритах, которые можно соотнести с современным семейством Synaptidae, является ряд работ М. Дефландр-Риго (Deflandre-Rigaud, 1949, 1952, 1962) и Д. Л. Фриззелл и Х. Экспляйн (Frizzell, Exline, 1956, 1957, 1966).

Семейство Synaptitidae Frizzell et Exline, 1956 (нижний мел — миоцен, ?голоцен).

Семейство объединяет склериты в виде якорных пластинок.

Типовой род. *Synaptites* Deflandre-Rigaud, 1949 sensu Frizzell et Exline, 1957.

Семейство монографически обработано Фриззелл и Экспляйн (Frizzell, Exline, 1957). В этой статье авторы выделяют четыре формальных рода склеритов: *Spandelites, Rigaudites, Synaptites* и *Croneisites*. Три последних рода весьма точно соответствуют якорным пластинкам, характерным для трех подсемейств современных Synaptidae — Rynkatorpinae, Leptosynaptinae, Synaptinae, диагнозы которых приведены выше.

Род *Rigaudites* Frizzell et Exline, 1957 (нижний мел — олигоцен, ?голоцен). Якорные пластинки с многочисленными (более 40) отверстиями, края которых обычно зазубрены. В сочленовной части пластинки ложкообразное углубление, образованное за счет слияния сети перекладин, поднимающихся над пластинкой (рис. 3, 1). Спикулы подобного строения характерны для современного рода *Protankyra* (рис. 3, 2), с которым и соотнесен род *Rigaudites*.

Типовой вид. *Synaptites cuvillieri* Deflandre-Rigaud, 1949.

Виды: *Rigaudites cuvillieri* (Deflandre-Rigaud, 1949) (палеоцен, Алабама и Техас, США; эоцен, Ган, Франция, Пиренеи); *R. cunninghami* (Deflandre-Rigaud, 1949) (олигоцен, Миссисипи, США); *R. bastropanus* Frizzell et Exline, 1957 (эоцен, Техас и Миссисипи, США); *R. plummerae* Frizzell et Exline, 1957 (нижний мел, Техас, США); *R. spinosus* Frizzell et Exline, 1957 (нижний мел, Техас, США); *R. tallaili* Frizzell et Exline, 1957 (нижний мел, Техас, США); *Rigaudites* n. sp. Frizzell et Exline, 1957 (нижний мел, Техас, США); *Rigaudites* sp. (Bertels, 1965) (палеоцен, Рио Негро, Аргентина); *R. chatterjii* Tandon et Saxena, 1977; *R. chiplonkari* Tandon et Saxena, 1977; *R. narainsarovarensis* Tandon et Saxena, 1977; *R. rainathi* Tandon et Saxena, 1977; *R. valdiyai* Tandon et Saxena, 1977; *R. waghopadarensis* Tandon et Saxena, 1977 (шесть последних видов — средний эоцен, Кач, Индия).

Вид *Rigaudites punctatus* Mutterlose, 1982 (нижний альб, нижний мел, нижнесаксонский бассейн, северная Германия). Якорные пластинки со средним (около 30) количеством отверстий. На некоторых пластинках заметно выделяются 4 крупных отверстия, которые лежат по два, одно над другим, по сторонам от продольной оси пластинки. В нижней части пластинки развит мост, образованный несколькими перекладинами (рис. 3, 3). Эти склериты сходны по строению с якорными пластинками некоторых видов современного рода *Rynkatorpa* (рис. 3, 4). Склериты, описанные Муттерлозе под названием *Rigaudites? albiensis*, по-видимому, относятся к этому же виду. Вид *Rigaudites punctatus* Mutterlose, 1982 может быть соотнесен с современным родом *Rynkatorpa*. С этим же родом можно соотнести и неопределенные фрагменты якорных пластинок, фотографии которых приведены Муттерлозе (Mutterlose, 1982, Taf. 8. 6—2, Figs. 4, 9). Фрагмент нижнего конца пластинки, изображенный на Fig. 9, очень схож с сочленовным концом якорных пластинок рода *Rynkatorpa* (рис. 3, 5 и 3, 6).

Род *Synaptites* Deflandre-Rigaud, 1949 sensu Frizzell et Exline, 1957 (эоцен — миоцен). Якорные пластинки с семью (1+6) отверстиями в основной части; по краю отверстий располагаются зубцы; мост не развит (рис. 3, 7). По строению эти пластинки сходны с якорными пластинками современного подсемейства Leptosynaptinae (рис. 3, 8), с которым и соотнесен этот формальный род.

Типовой вид. *Synapta eocoena* Schlumberger, 1888.

Виды: *Synaptites eocoenus* (Schlumberger, 1888) (лютет, эоцен, парижский бассейн, Франция); *S. stueri* (Schlumberger, 1890) (лютет, эоцен, парижский бассейн, Франция); *S. truncatus* (Schlumberger, 1890) (лютет, эоцен, парижский бассейн, Франция); *S. circularis* (Schlumberger, 1890) (лютет, эоцен, парижский бассейн, Франция); *S. aspis* Kristan-Tollmann, 1964 (тортон, миоцен, Австрия).

Вид *Synaptites pappi* (Deflandre-Rigaud, 1962) (тортон, миоцен, Австрия). Склерит с шестью (1+5) отверстиями в основной части пластинки и вытянутой рукояткой (рис. 3, 11). Название предложено Дефландр-Риго для склерита, изображенного Паппом и Купером (Papp, Küpper,

1953, Fig. 8), и Кристан-Толман (Kristan-Tollmann, 1964, Taf. 1, Fig. 6). Склерит сходного строения, изображенный в работе Паппа и Купера на фиг. 7, который скорее всего является плохо сохранившимся склеритом *S. pappi*, Дефландр-Риго (Deflandre-Rigaud, 1962) назвала *S. austriacus*. Якорные пластинки сходного строения характерны для современного рода *Labidoplax* (рис. 3, 12), с которым с некоторым сомнением можно соотнести вид *Synaptites pappi*.

Вид *Synaptites reniferus* (Schlumberger, 1890) (лютет, эоцен, парижский бассейн, Франция). Склерит округлой формы с небольшой выемкой в нижней части пластинки. По наружному краю пластинки расположено 8 отверстий, несущих по краю зубцы. В центре пластинки расположено несколько мелких отверстий с зубцами (рис. 3, 13). Характер строения склерита (отверстия, несущие зубцы по краю; отсутствие моста) свидетельствуют о возможной близости этого вида к современному подсемейству Leptosynaptinae. Весьма вероятно, что эта пластинка принадлежала вымершему виду и роду голотурий, не известному в современной фауне.

Род *Croneisites* Frizzell et Exline, 1957 (эоцен—миоцен). Якорные пластинки с семью (1+6) отверстиями в основной части. Зубцы на отверстиях основной части на нижней и верхней сторонах пластинки имеются только на половине окружности отверстия, причем нижние и верхние зубцы расположены с противоположных сторон и дополняют друг друга, так что в целом все отверстие оказывается зазубренным. Мост в сочленовной части пластинки хорошо развит и состоит из одной перекладины (рис. 3, 14). Наличие моста и характер расположения зубцов по краю отверстий свидетельствуют о близости этого формального рода к трибе Synaptini подсемейства Synaptinae (рис. 3, 15), с которой соотнесен род *Croneisites*.

Типовой вид. *Synapta oligocaenica* Spandel, 1900.

Виды: *Croneisites laevigatus* (Schlumberger, 1890) (лютет, эоцен, парижский бассейн, Франция); *C. oligocaenicus* (Spandel, 1900) (верхний олигоцен, Оффенбах, Германия); *C. insignis* Kristan-Tollmann, 1964 (тортон, миоцен, Австрия); *C. incrassatus* Kristan-Tollmann, 1964 (тортон, миоцен, Австрия); *C. polonicus* Górka et Luszczewska, 1969 (миоцен, Польша); *Croneisites* sp. Górka et Luszczewska, 1969 (миоцен, Польша) (два последних вида являются, вероятно, синонимами *C. insignis* Kristan-Tollmann, 1964); *C. gutschki* Tandon et Saxena, 1977 (средний эоцен, Кач, Индия); *Croneisites? rioulti* sp. nov. (эоцен, лютет, парижский бассейн, Франция).

Вид *C. laevigatus* отличается от остальных видов рода гладкими отверстиями, не несущими зубцов. По аналогии с современными формами, у которых зубцы у отверстий появляются только на последней стадии формирования якорной пластинки, можно предположить, что описанный склерит представляет собой стадию развития якорной пластинки формального рода *Croneisites*.

Вид *Croneisites? rioulti* Al. Smirnov, sp. nov. Голотип — склерит, описанный и изображенный в работе М. Риуль (Rioult, 1965, p. 166, pl. 1, fig. 1) и отнесенный к виду *Synaptites eocoenus*. Однако, на мой взгляд, он никак не может относиться к данному виду. Изображенный склерит имеет не ромбическую форму, свойственную склеритам *S. eocoenus*, а шестигранную. К сожалению, не сохранилась у него и сочленовная часть якорной пластинки, поэтому нельзя узнать, имелся ли у этой формы развитый мост. По внешней же форме и характеру расположения отверстий склерит весьма близок к роду *Croneisites* (рис. 3, 18). К этому формальному роду под вопросом я отношу и данную форму, предлагая

назвать ее *Croneisites? rioulti.* Не исключена также возможность сближения этого склерита с группой *Synaptites pappi* — современным родом *Labidoplax,* однако против такой трактовки свидетельствует строение отверстия, расположенного рядом с сочленовным концом пластинки. У *Croneisites? rioulti* это отверстие хорошо развито и несет по краю зубцы, тогда как у *Synaptites pappi* и видов современного рода *Labidoplax* оно недоразвито и сужено.

Род *Spandelites* Frizzell et Exline, 1957 (юра). Склериты, относящиеся к этому роду (Deflandre-Rigaud, 1949, p. 10, fig. 4; Frizzell, Exline, 1956, p. 146—147, pl. 9, fig. 12; 1957, p. 101; Deflandre-Rigaud, 1962, p. 85—87, figs. 138—143; Frizzell, Exline, 1966, p. 670, fig. 534-7a-c), на мой взгляд, ничего общего с якорными пластинками Synaptidae не имеют. Расположенная в углу пластинок возвышающаяся сеть вторичных перекладин неправильной формы никак не может быть интерпретирована как структура, служащая для сочленения с якорем, да и сами пластинки по форме и строению совсем не похожи на якорные пластинки как современных, так и вымерших Synaptidae. Так как к формальному семейству Synaptitidae относятся только якорные пластинки, характерные для современного семейства Synaptidae, то род *Spandelites* должен быть выделен из состава семейства Synaptitidae в самостоятельное семейство. На мой взгляд, строение склеритов *Spandelites* не дает оснований рассматривать их и как предковые формы Synaptitidae.

Семейство Calcancoridae Frizzell et Exline, 1956 (поздняя юра — миоцен, плейстоцен). К этому формальному семейству относятся склериты в форме якорей, очень схожих с якорями, свойственными современному семейству Synaptidae.

Типовой род *Calcancora* Frizzell et Exline, 1956.

К семейству относятся два рода: *Calcancora* и *Calcancoroidea.*

Род *Calcancora* Frizzell et Exline, 1956 (поздняя юра — миоцен, плейстоцен). Якоря с зазубренными или гладкими рогами без зубчиков на вершине. Среди современных форм якоря такого строения свойственны подсемействам Rynkatorpinae и Leptosynaptinae.

Типовой вид. *Calcancora mississippiensis* Frizzell et Exline, 1956.

Вид *Calcancora sieboldi* (Muenster, 1843) (мальм, юра, Германия). Склерит в виде якоря с гладкими рогами, гигантского размера — 2 мм. По сей день это единственная находка представителя семейства из юрских отложений. Соотнести эту форму с каким-либо из современных подсемейств не представляется возможным.

Виды *Calcancora mississippiensis* Frizzell et Exline, 1956 (олигоцен, Миссисипи, США); *Calcancora* sp. Bertels, 1965 (палеоцен, Рио Негро, Аргентина); *C. ahmadi* Tandon et Saxena, 1977 (средний эоцен, Кач, Индия). Наличие рогов, несущих по краю зубцы, и отсутствие заметной перетяжки вблизи штока якоря позволяют соотнести эти виды с современным родом *Protankyra* (подсемейство Rynkatorpinae). В пользу такой точки зрения свидетельствует и нахождение этих якорей совместно с якорными пластинками формального рода *Rigaudites,* также соотнесенного с современным родом *Protankyra.* Возможно к этой группе принадлежит и плохо сохранившийся фрагмент якоря, описанный как *Calcancora cuvillieri* Deflandre-Rigaud, 1962 (эоцен, Ган, Франция), найденный совместно со склеритом *Rigaudites cuvillieri.*

Вид *Calcancora kistnai* Jafar, 1970 (плейстоцен, Аравийское море, 19°7′ с. ш., 72°2′ в. д., глубина 64 м). Крупные якоря сходного строения с хорошо выраженными зубцами по краю рогов свойственны ряду современных видов рода *Protankyra,* например *P. suensoni, P. javaensis,*

P. magnihamula. Возможно, что склерит *Calcancora kistnai* относится к одному из перечисленных видов, но так как вместе с ним не было найдено якорных пластинок, вопрос о более точном соотнесении *C. kistnai* с видами рода *Protankyra* пока решить невозможно.

Вид *Calcancora michaeli* Mutterlose, 1982 (нижний альб, нижний мел, нижнесаксонский бассейн, северная Германия). Эти склериты найдены вместе с якорными пластинками *Rigaudites punctatus* Mutterlose, 1982 (последние соотнесены с современным родом *Rynkatorpa*). У *Calcancora michaeli*, как и у якорей, свойственных роду *Rynkatorpa*, шток якоря не разветвлен и покрыт небольшими зубцами, а на веретене якоря отсутствует перетяжка вблизи штока. По-видимому, *C. michaeli* можно соотнести с современным родом *Rynkatorpa* (подсемейство Rynkatorpinae).

Виды *Calcancora gallica* Frizzell et Exline, 1956 (лютет, эоцен, парижский бассейн, Франция) и *C. arduohamata* Kristan-Tollmann, 1964 (тортон, миоцен, Австрия). Якоря с рогами, несущими по краю зубцы. Веретено якоря имеет заметную перетяжку перед штоком (рис. 3, 9). Якоря подобного строения среди современных форм характерны для подсемейства Leptosynaptinae (рис. 3, 10), с которым и соотнесены эти виды. Вид *C. chaussiensis* Frizzell et Exline, 1956 (лютет, эоцен, парижский бассейн, Франция). Якорь с гладкими рогами. По аналогии с современными формами можно предположить, что эта форма представляет собой лишь стадию развития якоря. Вид найден совместно с *C. gallica* и, вероятно, является лишь стадией развития последнего.

Род *Calcancoroidea* Frizzell et Exline, 1956 (верхний олигоцен, Оффенбах, Германия).

Типовой вид. *Calcancoroidea spandeli* Frizzell et Exline, 1956.

К этому роду отнесены склериты двух видов, найденных вместе: *Calcancoroidea spandeli* Frizzell et Exline, 1965 и *C. trifida* Frizzell et Exline, 1956, но скорее всего они принадлежат к одному виду. Якоря с гладкими рогами. Шток якоря не разветвлен. На вершине якоря у *C. spandeli* расположены зубчики, вершина у *C. trifida* гладкая. Такое строение якорей свойственно представителям современной трибы Synaptini (подсемейство Synaptinae) (рис. 3, 17). В отличие от нынеживущих Synaptini у *Calcancoroidea* имеется не 2, а 3 рога, из которых два обычных по бокам, а третий направлен вперед (рис. 3, 16). По-видимому, склериты *Calcancoroidea* относятся к интересному вымершему роду подсемейства Synaptinae.

К сказанному следует добавить, что некоторые склериты в виде якорных пластинок и якорей найдены совместно. В случаях, когда, кроме этих склеритов, других якорей и якорных пластинок в пробе не встречалось, можно предположить, что эти склериты при жизни относились к одному виду. Ниже приводится их перечень.

Rigaudites sp. + *Calcancora* sp. (Bertels, 1965) (палеоцен, Рио Негро, Аргентина); *Rigaudites cuvillieri* + *Calcancora cuvillieri* (эоцен, Ган, Франция, Пиренеи); *Rigaudites cunninghami* + *Calcancora mississippiensis* (олигоцен, Миссисипи, США) соотнесены с современным родом *Protankyra* (подсемейство *Rynkatorpinae*).

Rigaudites punctatus + *Calcancora michaeli* (нижний альб, нижний мел, нижнесаксонский бассейн, северная Германия) соотнесены с современным родом *Rynkatorpa* (подсемейство Rynkatorpinae).

Synaptites eocoenus + *Calcancora gallica* (лютет, эоцен, парижский бассейн, Франция) соотнесены с современным подсемейством Leptosynaptinae.

Croneisites oligocaenicus + *Calcancoroidea spandeli* (верхний оли-

Таблица 2

Соотнесение формальных родов и видов ископаемых склеритов семейств Synaptitidae и Calcancoridae с системой современного семейства Synaptidae

(Знаком «+» обозначены таксоны, объединяющие склериты, которые у современных Synaptidae не встречаются; знаком «?» обозначены формальные виды, соотнесенные с современным таксоном под вопросом)

Система семейства **Synaptidae**	Формальные таксоны (роды и виды) ископаемых склеритов голотурий
Сем. Synaptidae	*Calcancora sieboldi*
П/сем. Rynkatorpinae	
Род *Protankyra*	*Rigaudites (R. cuvillieri; R. cunninghami; R. bastropanus; R. plummerae; R. spinosus; R. tallaili; Rigaudites* n. sp., Frizzell et Exline, 1957; *Rigaudites* sp. (Bertels, 1965); *R. chatterjii; R. chiplonkari; R. narainsarovarensis; R. rainathi; R. valdiyai; R. waghopadarensis) Calcancora mississippiensis; Calcancora* sp. Bertels, 1965; *C. ahmadi; C. cuvillieri; C. kistnai*
Род *Rynkatorpa*	*Rigaudites punctatus Calcancora michaeli*
П/сем. Leptosynaptinae	*Synaptites (S. eocoenicus; S. stueri; S. truncatus; S. circularis; S. aspis)* + *Synaptites reniferus Calcancora gallica, C. arduohamata,* ?*S. chaussiensis*
Род *Labidoplax*	?*Synaptites pappi,* ?*S. austriacus*
П/сем. Synaptinae	
Триба Synaptini	*Croneisites (C. laevigatus; C. oligocaenicus; C. insignis; C. incrassatus; C. polonicus; Croneisites* sp. Gorka et Luszczewska, 1969; *C. gutschki, Croneisites* ? *rioulti)* + *Calcancoroidea spandeli,* + *C. trifida*

гоцен, Оффенбах, Германия) соотнесены с современной трибой Synaptini (подсемейство Synaptinae).

К сожалению, я не смог ознакомиться с двумя работами К. С. Судана, известными мне только по Zoological Record: 1) Soodan K. S. Fossil Holothuroidea from the subsurface Pleistocene rocks of the Bay of Bengal. — Indian Colloq. Micropalaeontol. Stratigr., 1976, N 6, p. 279—282 (Zool. Rec., 1981, vol. 118, sect. 5, N 635). Рекорд отмечает в этой работе описание формального вида *Calcancora bengalensis* Soodan, 1976; 2) Soodan K. S. Holothurian sclerites from the recent sediment. — Indian Colloq. Micropalaeontol. Stratigr. (1974—1975), 1977, N 4, p. 104—109 (Zool. Rec., 1981, vol. 118, sect. 5, N 637). В этой работе, по данным Рекорда, автор описывает 8 новых формальных видов рода *Rigaudites* из голоценовых отложений Аравийского моря: *R. datti, R. ghoshi, R. gujaraticus, R. indicus, R. rajui, R. sastrii, R. singhi, R. subcircularis.* Скорее всего все эти формальные виды относятся к нынеживущим видам современного рода *Protankyra.* Кроме того, по данным Рекорда, в этой работе переописан формальный вид *Calcancora kistnai* Jaffar, 1970.

Соотнесение таксонов, выделяемых в системе нынеживущих Synaptidae, с формальными родами и видами ископаемых форм дано в табл. 2.

Таким образом проведенный анализ ископаемых склеритов голотурий позволил соотнести многие из них с таксонами, в которые объединяются современные формы. Это позволило получить данные о возрасте некоторых родов, триб и подсемейств семейства Synaptidae.

Полученные данные могут быть использованы при построении филогении семейства. По морфологическим признакам (строению якорных пластинок с большим количеством отверстий, наличию большого разнообразия структур, ряду анатомических черт) ближе всего к исходным формам Synaptidae стоит подсемейство Rynkatorpinae. Подсемейства Leptosynaptinae и Synaptinae обладают рядом более продвинутых черт. Палеонтологическая летопись также свидетельствует в пользу такой точки зрения. Ископаемые склериты, которые можно отнести к Rynkatorpinae, известны с нижнего мела, тогда как склериты, характерные для подсемейств Leptosynaptinae и Synaptinae, встречаются с эоцена.

Возможно также на основании находок ископаемых склеритов и получение некоторых палеоэкологических данных. Виды современного подсемейства Synaptinae обитают только на литорали и в верхней сублиторали тропических и субтропических морей и не встречаются за пределами этих климатической и вертикальной зон. Находки склеритов формальных родов *Croneisites* и *Calcancoroidea,* а также возможные находки склеритов в виде якорей с гладкими рогами и зубчиками на вершине скорее всего будут свидетельствовать о сходных условиях в морских водоемах прошлого.

Хочется надеяться, что изучение ископаемых остатков голотурий на территории нашей страны позволит получить новые данные о систематике, эволюции, палеогеографии и стратиграфии этой интересной группы животных.

ЛИТЕРАТУРА

Becher S. Rhabdomolgus ruber Keferstein und die Stammform der Holothurien // Ztschr. wiss. Zool. 1907. Bd. 88. S. 545—689.

Bertels A. Noticia sobre el Hallazgo de restos de equinodermos en el Paleoceno de General Roca (Pcia. Rio Negro) // Ameghiniana. 1965. T. 4, N 3. P. 84—99.

Clark H. L. The apodous holothurians. A monograph of the Synaptidae and Molpadiidae // Smithson. Contr. Knowl. 1907. Vol. 35. P. 1—231.

Deflandre-Rigaud M. Révision du Manipule Synaptites sclérites d'holothurides fossiles // Bull. Inst. Océanogr. 1949. Vol. 46, N 946. P. 1—11.
Deflandre-Rigaud M. Contribution à la systématique des sclerites d'holothurides fossiles // Bull. Inst. Océanogr. 1952. Vol. 49, N 101. P. 1—15.
Deflandre-Rigaud M. Contribution à la connaissance des sclérites d'holothurides fossiles // Mém. Mus. Nat. Hist., ser. C. 1962. T. 11. Fasc. 1. P. 1—123.
Fisher W. K. The holothurians of the Hawaiian Islands // Proc. U. S. Nat. Mus. 1907. Vol. 32. P. 637—744.
Frizzell Don L., Exline H. Monograph of fossil holothurian sclerites // Bull. Univ. Missouri School Mines Metallurgy. Technical Ser. 1956 (1955). N 89. P. 1—204.
Frizzell Don L., Exline H. Revision of the family Synaptitidae, fossil holothurian sclerites (Echinodermata, Holothuroidea) // Bol. Soc. Geol. Peru. 1957. T. 32. P. 97—119.
Frizzell Don L., Exline H. Holothuroidea — fossil record // Treatise on Invertebrate Paleontology. 1966. Pt. U. Echinodermata 3. Vol. 2. P. 646—672.
Górka H., Luszczewska L. Holothurian sclerites from the Polish Jurassic and Tertiary // Ann. Soc. Géol. Pologne. 1969. Vol. 39. Fasc. 1—3. P. 361—402.
Heding S. G. Synaptidae. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914—16. XLYI // Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren. 1928. Bd. 85. S. 105—323.
Heding S. G. Contribution to the knowledge of the Synaptidae. I // Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren. 1929. Bd. 88. S. 139—154.
Heding S. G. Über die Synaptiden des Zoologischen Museums zu Hamburg // Zool. Jb. (Syst.). 1931. Bd. 61. S. 637—696.
Jafar S. A. A new species of holothurian sclerite from the Pleistocene of the Arabian Sea // Micropaleontology. 1970. Vol. 16, N 2. P. 233—234.
Kristan-Tollmann E. Holothurien Sclerite aus dem Torton des Burgenlandes, Österreich // S.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-natwiss. Kl., Abt. I. 1964. Bd. 173. S. 75—100.
Ludwig H. Ein wiedergefundenes Tier, *Rhabdomolgus ruber* Keferstein (Vorläufige Mittheilung) // Zool. Anz. 1905. Bd. 28. S. 458—459.
Ludwig H., Heding S. Die Holothurien der Deutschen Tiefsee-Expedition. I. Fusslose und dendrochirote Formen // Wiss. Ergeb. Deutschen Tiefsee Expedition auf dem Dampfer «Valdivia» 1898—1899. 1935. Bd. 24. H. 2. S. 123—414.
Menker D. Lebenszyklus, Jugendentwicklung und Geschlechtsorgane von *Rhabdomolgus ruber* (Holothuroidea: Apoda) // Mar. Biol. 1970. Vol. 6. P. 167—186.
Münster G. v. Ueber einige Theile fossiler Holothurien im Jura-Kalk von Streitberg // Beitr. Petref.-Kunde. 1843. Bd. 6. S. 92—93.
Mutterlose J. Holothuriensklerite aus der höhren Unterkreide Nordwestdeutschlands // Geol. Jb., R. A. 1982. H. 65. S. 597—615.
Östergren H. Das System der Synaptiden // Öfvers. Kgl. Vetensk.-Akad. Förhandl. 1898. Arg. 55. S. 111—120.
Papp A., Küpper K. Holothurienreste aus dem Torton des Wiener Beckens // S.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-natwiss. Kl., Abt. 1. 1953. Bd. 162. S. 49—51.
Pawson D. L. Phylogeny and evolution of holothuroids // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. U. Echinodermata 3. 1966. Vol. 2. P. 641—646.
Pawson D. L. Holothuroidea // Echinoderms. Notes for a short course. Univ. Tennessee Dep. Geol. Sci. Studies in Geology. 1980. Vol. 3. P. 175—192.
Rioult M. Sclerites d'holothuries Tertiaires (Eocène du Bassin de Paris et Miocène du Bassin d'Aquitaine) // Rev. Micropaleontol. 1965. Vol. 8, N 3. P. 165—174.
Rowe F. W. E., Pawson D. L. A new genus in the holothurian family Synaptidae, with a new species from Tasmania // Pap. Proc. Roy. Soc. Tasmania. 1967. Vol. 101. P. 31—35.
Schlumberger M. Note sur les Holothuridées du Calcaire grossier // Bull. Soc. Géol. France, ser. 3. 1888. T. 16. P. 437—441.
Schlumberger M. Seconde note sur les Holothuridées fossiles du Calcaire Grossier // Bull. Soc. Géol. France, ser. 3. 1890. T. 18. P. 191—216.
Spandel E. Eine fossile Holothurie (Synapta-Reste aus den oberoligocänen Cerithienschichten des Mainzer Beckens) // Abh. Naturhist. Ges. Nurenberg. 1900. Bd. 13. S. 45—56.
Tandon K. K., Saxena R. K. Fossil holothuroids from middle Eocene rocks of Kutch, India // Geophytology. 1977. Vol. 7, N 2. P. 229—259.

Зоологический институт АН СССР,
Ленинград

COORDINATION OF THE SYSTEM OF RECENT AND EXTINCT HOLOTHURIAN OF THE FAMILY SYNAPTIDAE

A. V. Smirnov

The paper includes diagnoses of four subfamilies and two tribes distinguished in the holothurian family Synaptidae (Rynkatorpinae Al. Smirnov subfam. nov., Leptosynaptinae Al. Smirnov subfam. nov., Synaptinae Burmeister, 1837 sensu nov., Synaptini Burmeister, 1837 sensu nov., Euaptini Al. Smirnov trib. nov., Rhabdomolginae Al. Smirnov subfam. nov.). Formal taxa of sclerites of extinct holothurians of the family Synaptitidae (anchor plate sclerites) and of the family Calcancoridae (anchor sclerites) are compared with taxa of the recent Synaptidae. The data obtained are given in Table 2. A list of presumably conspecific anchors and anchor plates is added. The formal genus *Spandelites* is excluded from the family Synaptitidae since the structure of its plates does not allow to consider the plates as synaptid.

Zoological Institute, Acad. Sci. USSR, Leningrad

НОВЫЙ ВИД ГОЛОТУРИЙ *ELPIDIA* ИЗ СЕВЕРНОГО ЛЕДОВИТОГО ОКЕАНА

З. И. БАРАНОВА

Долгое время род *Elpidia* (отряд Elasipoda, семейство Elpidiidae), установленный в 1876 г. Х. Тилем (Théel, 1876) по материалам из Карского моря, собранным Шведской арктической экспедицией на глубинах от 70 до 230 м, считался монотипическим. При подробном описании вида *Elpidia glacialis* Тиль (Théel, 1877) указывает на его нахождение не только в Карском море, но и близ Гренландии на глубине 1620 м. В дальнейшем арктическими экспедициями разных стран этот вид был обнаружен в Норвежском, Гренландском, Баренцевом и Карском морях, а также в глубоководных районах Северного Ледовитого океана на глубинах до 4400 м. За пределами своего основного ареала вид был отмечен также в море Баффина, Атлантическом океане, вблизи Северной Америки, в Индийском океане, к югу от Австралии, в Курило-Камчатском желобе на глубинах до 8100 м, а также во многих других желобах и впадинах Тихого и Индийского океанов.

При исследовании эльпидий из различных районов отдельные авторы указывали на их отличия от эльпидий из Карского моря, но эти отличия считались недостаточными для выделения географических подвидов или новых видов. Так, Э. Дейхманн (Deichmann, 1933) высказала предположение, что *E. glacialis* не выходит за пределы Арктики, а эльпидии, найденные у Северной Африки, должны быть отнесены к другому виду.

Б. Ханзен (Hansen, 1956), обрабатывая материалы Датской глубоководной экспедиции 1950—1952 гг. на «Галатее», обнаружил различия между особями из разных желобов, обратив внимание на строение спикул как на один из отличительных признаков, и выделил несколько географических подвидов *E. glacialis*.

З. И. Баранова на основании таких отличительных признаков, как число, размер и расположение спинных папилл, строение спикул кожи тела и размер тела, выделила экземпляры из Курило-Камчатского желоба, собранные на глубине 8100 м, в новый подвид *E. glacialis kurilensis* (Баранова, 1962, 1969). Ею же было высказано предположение, что и на глубинах Северного Ледовитого океана в пределах своего основного ареала *E. glacialis* представлена отличающимися подвидами (Баранова, 1964, рис. 1в).

Большое значение для выяснения систематического положения эльпидий, обитающих в различных районах Мирового океана, имела обработка Г. М. Беляевым обширных коллекций по этой группе, хранящихся в Институте океанологии АН СССР, собранных многочисленными экспедициями на исследовательских судах «Витязь», «Академик Курчатов» и «Обь» (Беляев, 1971, 1975). Им было показано, что различия между представителями рода *Elpidia* из различных районов и с разных глубин не менее значительны и характерны, чем различия между видами в пределах других родов данного отряда. В качестве наиболее существенных видовых признаков эльпидий наряду с числом, расположением и размерами парных спинных папилл могут служить строение и размеры спикул

кожи спинной и брюшной сторон тела, а иногда и щупалец. Им было описано много новых видов. Выделенные подвиды переведены в ранг самостоятельных видов, и теперь род *Elpidia* включает не менее 20 видов.

В настоящей статье дано описание нового вида эльпидий — *Elpidia heckeri* Baranova sp. n., обнаруженного на глубинах Северного Ледовитого океана. Вид назван в честь профессора Романа Федоровича Геккера, одного из крупнейших специалистов по изучению иглокожих в нашей стране.

Elpidia heckeri Baranova, sp. nov.
Рис. 1—3

Голотип. Экземпляр длиной 21 мм, шириной 10 мм, высотой 9 мм хранится в Ленинграде в Зоологическом институте АН СССР, 1/17903. 8 паратипов, из которых 3 экземпляра сильно повреждены, хранятся там же.

Материал. Дрейфующая станция СП-4, ст. 4, 26—27 августа 1955 г., 82°35′ сев. ш., 172°22′ зап. долг., глубина 3311 м, грунт, ил, гравий, ракуша, сборщик Шилов. 9 экземпляров длиной тела от 13 до 21 мм.

Описание. Тело овальное, с заметной перетяжкой в передней части, отделяющей область ротового диска. Задний конец тела слегка вытянут и притуплен. Анус терминальный. Длина тела примерно в 2 раза больше его ширины. Спинная сторона сильновыпуклая, вентральная слегка вог-

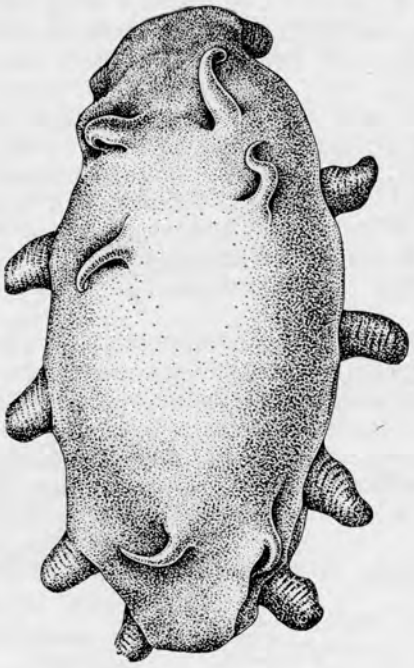


Рис. 1. *Elpidia heckeri* Baranova sp. n. Общий вид со спинной стороны (голотип).

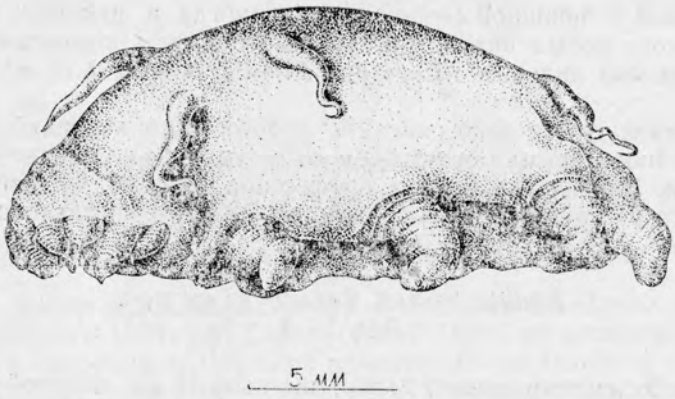


Рис. 2. *Elpidia heckeri* Baranova sp. n. Общий вид сбоку (голотип).

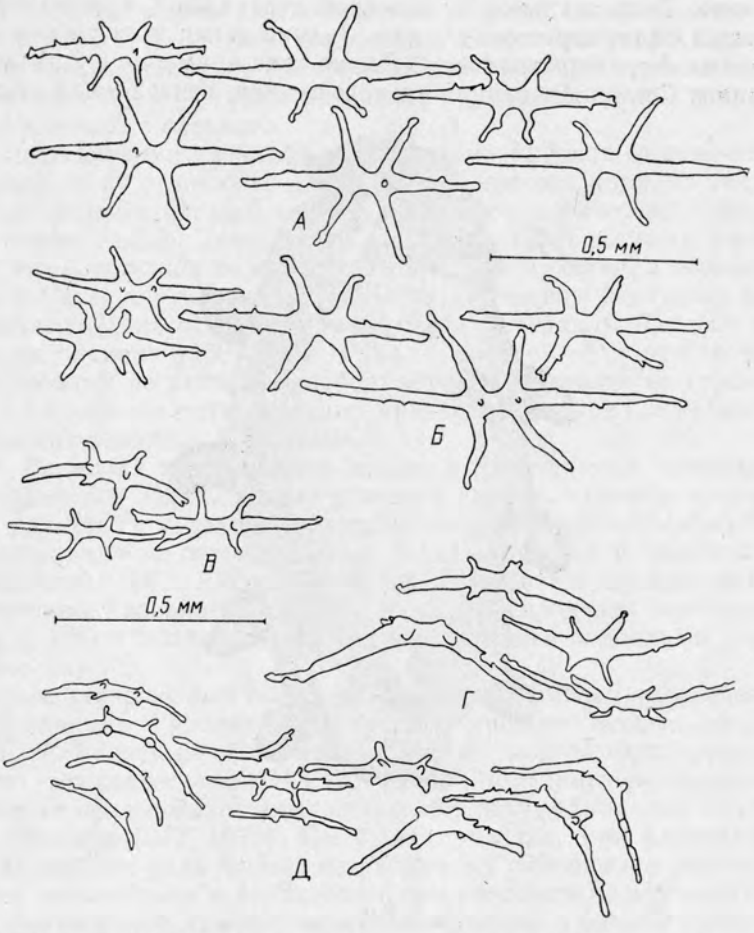


Рис. 3. *Elpidia heckeri* Baranova sp. n. (голотип). Спикулы: *А* — кожи брюшной стороны; *Б* — кожи спинной стороны; *В* — папилл, *Г* — ножек; *Д* — щупалец.

нутая. Наибольшая высота тела — в районе второй пары папилл и чуть меньше половины его длины. По бокам тела — 4 пары крупных ножек, из которых передняя пара заметно дальше от переднего края тела, чем задняя пара от заднего.

Три пары спинных папилл длиной 4—5 мм расположены двумя группами: в передней группе — две пары, в задней — одна пара (рис. 1, 2). Первая пара папилл передней группы находится перед первой парой ножек и немного толще и длиннее второй пары. Вторая пара папилл отстоит от первой пары на длину папиллы и расположена за первой парой ножек. Третья пара папилл размещается за третьей парой ножек.

Ротовой диск расположен вентрально, вытянут в поперечном направлении, его наибольший диаметр составляет около 25% длины тела. Рот окружен 10-ю щупальцами, из которых 5 передних несут по 2 длинных наружных пальцевидных отростка и по 2 бугорка; 5 задних щупалец немного мельче передних и имеют короткие отростки.

Кожа хрупкая, стекловидная и шероховатая благодаря спикулам, которые расположены в ней очень густо.

Спикулы кожи брюшной и спинной сторон тела сходны по своему строению (рис. 3А, Б). Длина стержня наиболее крупных спикул брюшной стороны — 0,65—0,75 мм, спинной — до 0,9 мм. Преобладают спикулы без вертикальных отростков или только с одним очень коротким отростком, реже встречаются спикулы с двумя отростками в виде маленьких конических бугорков. Средняя часть осевого стержня спикул заметно шире его концов (в два раза и более) и сужается к концам постепенно. Концы осевого стержня и горизонтальные отростки часто неровные, бугристые или с выемками. Наиболее длинные горизонтальные отростки в 4 и более раз короче осевого стержня.

Спикулы в щупальцах дуговидно изогнуты, с короткими горизонтальными отростками, слаборазвитыми вертикальными отростками или без них и с неровными краями осевого стержня (рис. 3Д). Наиболее крупные из них достигают в длину 0,5 мм. В ножках преобладают дугообразно изогнутые спикулы, но крупнее и толще, чем в щупальцах, и достигают в длину 0,7 мм (рис. 3Г). В папиллах мелкие, слабоизогнутые спикулы длиной до 0,4 мм, напоминающие по форме спикулы кожи (рис. 3В).

Сравнение. От вида *E. glacialis* Théel s. str. новый вид отличается более высоким и широким телом, высота которого чуть меньше $^1/_2$ длины, тогда как у *E. glacialis* она составляет $^1/_4$ или $^1/_3$ длины, числом и расположением спинных папилл, преобладанием в коже тела спикул без вертикальных отростков или спикул с одним, реже двумя очень короткими вертикальными отростками, широкой средней частью осевого стержня спикул, наличием бугорков либо выемок на осевом стержне и горизонтальных отростках.

Мелкие колесики, встречающиеся в коже *E. glacialis*, у нового вида *E. heckeri* нам не удалось обнаружить.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова З. И. Голотурии дальневосточных морей СССР (тезисы). Л., 1962. С. 1—7.

Баранова З. И. Иглокожие (Echinodermata), собранные экспедицией на л/р «Ф. Литке» в 1955 г. // Тр. Арктического и Антарктического научно-исследовательского ин-та. 1964. Т. 259. С. 355—372.

Баранова З. И. Голотурии (Holothurioidea) // Тихий океан. Биология Тихого океана, кн. 2. Глубоководная донная фауна. Плейстоцен. М.: Наука. 1969. С. 101—109.

Беляев Г. М. Глубоководные голотурии рода *Elpidia* // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1971. Т. 92. С. 326—367.
Беляев Г. М. Новые виды голотурий рода *Elpidia* из южной части Атлантического океана // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1975. Т. 103. С. 259—280.
Deichmann E. The holothurians of the western part of the Atlantic Ocean // Bull. Mus. Compar. Zool., Harvard College. 1930. Vol. 71, N 3. P. 43—226.
Hansen B. Holothurioidea from depths exceeding 6000 meters // Galathea Report. 1956. Vol. 2. P. 33—54.
Théel H. Note sur l'*Elpidia*, genre nouveau du groupe des Holothuries // Bihang till Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar. 1876. Vol. 4. P. 3—7.
Théel H. Memoire sur l'*Elpidia*, nouveau genre d'Holothuries // Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar. 1877. Vol. 14, N 8. P. 1—30.

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

A NEW HOLOTHURIAN SPECIES OF THE GENUS *ELPIDIA* FROM THE ARCTIC OCEAN

Z. I. Baranova

The paper contains a description of a new holothurian species *Elpidia heckeri* Baranova, found at a depth of 3.311 m at high latitudes in the Arctic Ocean (82°35′ N, 172°22′ *W*). Differences from the most similar species *E. glacialis* Theel are shown.

Zoological Institute, Acad. Sci. USSR, Leningrad

ОГЛАВЛЕНИЕ

От редколлегии 5
Геккер Р. Ф. Слово об ископаемых иглокожих и иглокожниках 9
Геккер Р. Ф. О профессоре Мортенсене 13
Малахов В. В. Проблема происхождения иглокожих в свете данных по их эмбриональному развитию 14
Вигман Е. П., Свешников В. А. Эколого-морфологическая систематика иглокожих 24
Кыртс А. Л. Таблички брахиол *Bockia* (Eocrinoidea) из среднего ордовика Эстонии и Ленинградской области 34
Рожнов С. В. Новые данные о рипидоцистидах (Eocrinoidea) 38
Стукалина Г. А., Хинтс Л. М. К морфологии и систематике рода *Achradocystites* (класс Paracrinoidea) 58
Рожнов С. В., Мянниль Р. М., Нестор Х. Э. Морские лилии пизокриниды из нижнего силура Прибалтики 73
Шевченко Т. В. Эйфельские морские лилии Южного Тянь-шаня 81
Дубатолова Ю. А. Новое семейство среднедевонских морских лилий Polymorphocrinidae 92
Милицина В. С. Девонские морские лилии семейства Hexacrinitidae Урала 98
Чернова Г. Н., Стукалина Г. А. К систематике позднепалеозойских морских лилий семейства Floricyclidae 111
Куриленко А. В. Находки платикринитесов в нижнем карбоне Восточного Забайкалья 128
Хинтс Л. М., Рожнов С. В., Соловьев А. Н. Своеобразные прикрепительные образования морских лилий из ордовика Эстонии 134
Кликушин В. Г. Экогенез морских лилий пентакринид 139
Соловьев А. Н. Новый род морских ежей *Eoholaster* (Spatangoida, Holasteridae) из берриаса 148
Меликов О. Г. Морфологические особенности нового вида рода *Heteraster* Orbigny, 1853 (Echinoidea) из ургонской рифогенной фации Азербайджана ... 156
Порецкая Е. С. Новый вид морских ежей *Codechinus prosorovskyi* из барремских отложений Туркмении 161
Алексеев А. С., Эндельман Л. Г. Ассоциация эктопаразитических переднежаберных гастропод с позднемеловыми морскими ежами *Galerites* 166
Москвин М. М. Морские ежи на рубеже мезозоя и кайнозоя 175
Марков А. В. Систематическое положение, морфология и развитие морского ежа *Schizaster burlensis* Bajarunas (Spatangoida, Schizasteridae) из эоцена Мангышлака 189
Миронов А. Н. Морские ежи и фаунистические комплексы континентального шельфа 196
Смирнов А. В. Соотношение систем ископаемых и современных голотурий семейства Synaptidae 203
Баранова З. И. Новый вид голотурий рода *Elpidia* из Северного Ледовитого океана 218

CONTENTS

Editorial comments
Hecker, R. F. On fossil Echinoderms and Echinoderm workers
Hecker, R. F. Professor Th. Mortensen
Malakhov, V. V. On the origin of echinoderms in the light of embryonic development 22
Wiegmann, E. P., Sveshnikov, V. A. The ecomorphological systematics of echinoderms 33
Kõrts, A. Brachiolar plates of *Bockia* (Eocrinoidea) from the Middle Ordovician of Estonia and Leningrad Region 37
Rozhnov, S. V. New data about rhipidocystids (Eocrinoidea) 57
Stukalina, G. A., Hints, L. On the morphology and systematics of *Achradocystites* (Paracrinoidea) 72
Rozhnov, S. V., Männil, R., Nestor, H. Pisocrinid crinoids from the Lower Silurian of the East Baltic 80
Schewtschenko, T. V. Eifelian crinoids of South Tien Shan 91
Dubatolova, J. A. Polymorphocrinidae — a new family of the Middle Devonian crinoids 96
Militsina, V. S. On Hexacrinitidae from the Devonian deposits of the Urals 110
Chernova, G. N., Stukalina, G. A. On the systematics of the Late Paleozoic crinoids of the family Floricyclidae 127
Kurilenko, A. V. New Platycrinitidae from the Lower Carboniferous of Eastern Transbaikal area 133
Hints, L., Rozhnov, S. V., Solovjev, A. N. Peculiar crinoid holdfasts from the Ordovician of Estonia 138
Klikushin, V. G. Ecogeny of the pentacrinid crinoids 147
Solovjev, A. N. New echinoid genus *Echolaster* (Spatangoida, Holasteridae) from the Berriasian 155
Melikov, O. G. Morphological peculiarity of the new species of the genus *Heteraster* Orbigny, 1853 (Echinoidea) from the urgonian facies of Azerbaijan 160
Poretzkaja, E. S. New echinoid species *Codechinus prosorovskyi* from the Barremian of Turkmenistan 165
Alekseev, A. S., Endelman, L. G. Association of ectoparasitic prosobranch gastropods with Upper Cretaceous echinoid Galerites 174
Moskvin, M. M. Echinoids of the Mesozoic-Cenozoic Boundary beds 188
Markov, A. V. Systematic position, morphology and development of the echinoid *Schizaster burlensis* Bajarunas (Spatangoida, Schizasteridae) from the Eocene of Mangyshlak 195
Mironov, A. N. Echinoids and faunal complexes of the continental shelf 202
Smirnov, A. V. Coordination of the system of recent and extinct holothurians of the family Synaptidae 217
Baranova, Z. I. A new holothurian species of the genus *Elpidia* from the Arctic Ocean 222

Академия наук Эстонской ССР. Институт геологии. **Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих.** На русском языке. Редакционно-издательский совет АН ЭССР, Таллинн. Редактор В. Семенова.
Сдано в набор 4. 11. 88. Подписано к печати 5. 04. 89. МВ-08703. Бумага 70×108/16. Печатных листов 14,0. Условно-печатных листов 13,02. Учетно-издательских листов 19,05. Тираж 700. Заказ № 2624. Цена 3 руб. 80 коп. Типография «Юхисэлу». Таллинн, ул. Пикк, 40.

УДК 563.91:733.1

Новые данные о рипидоцистидах (Eocrinoidea). Рожнов С. В. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 38—57 (русск., рез. англ.).

Переизучены рипидоцистиды из нижнего и частично среднего ордовика Ленинградской области и Эстонии. Предлагается считать типовым видом рода *Rhipidocystis* Jaekel, 1900 вид *R. baltica* Jaekel, 1900. Выявлены также новые морфологические черты рода *Rhipidocystis*. Стебли, описанные ранее среди морских лилий под названием *Pentagonocyclicus concentricus* Yeltyschewa, 1964, отнесены к роду *Rhipidocystis*. Часть среднеордовикских представителей рипидоцистид, ранее относимых к роду *Rhipidocystis*, выделена в самостоятельный род *Neorhipidocystis* с типовым видом *Rhipidocystis oepiki* Hecker, 1939. Кроме типового, к нему отнесено еще два вида: *N. norvegica* (Bockelie, 1981) и *N. uralicus* sp. nov. Обнаружены следы поселений паразитов на теках *R. baltica* и *R. concentricus* (небольшие углубления на нижней или верхней поверхности теки, окруженные более или менее сильно развитым валиком). Эти следы названы *Balticapunctum inchoatus* ichnogen. et ichnosp. nov. Представители рода *Rhipidocystis* были прикрепленными животными, державшимися вертикально в толще воды на небольшом стебельке. Взрослые представители *Neorhipidocystis* нижней стороной теки лежали на грунте.

Библ. 10, 2 фототабл., 7 рис.

УДК 563.9:001.4

К морфологии и систематике рода *Achradocystites* (класс Paracrinoidea). Стукалина Г. А., Хинтс Л. М. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 58—72 (русск., рез. англ.).

Изучены новые находки ахрадоцистителесов, связанные преимущественно с отложениями биогермного комплекса оандуского горизонта (средний ордовик) северо-запада Восточно-Европейской платформы. Новый материал позволил расширить представление об особенностях строения текальных табличек, респираторных структур, ротового поля, ручных придатков и стеблей и уточнить их таксономическое значение. В составе рода *Achradocystites* выделен новый вид *A. heckeri*. Изменен статус рода *Achradocystites*, на основе которого выделено новое монотипическое семейство Achradocystitidae. В системе класса Paracrinoidea, которую предлагают Р. Парсли и Л. Минц (Parsley, Mintz, 1975), новое семейство рассматривается в составе отряда Comarocystitida.

Библ. 14, 3 фототабл., 3 рис.

УДК 563.911:551.733.3

Морские лилии-пизокриниды из нижнего силура Прибалтики. Рожнов С. В., Мянниль Р. М., Нестор Х. Э. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 73—80 (русск., рез. англ.).

Изучены пизокриниды из самых верхов лландовери и нижнего — среднего венлока Эстонии и Литвы, представленные четырьмя видами, из которых три новых: *Pisocrinus* (*Pisocrinus*) *trialobus* sp. nov. (средний венлок), *Pisocrinus* (*Pocillocrinus*) *rubeli* sp. nov. (низы венлока) и *Pisocrinus* (*Granulosocrinus*) *lanceatus* sp. nov. (средний венлок). *Pisocrinus* (*Pisocrinus*) *pilula* de Koninck, 1858 является наиболее распространенным и обильным видом. Он появляется в самых верхах лландовери, но в основном распространен в нижнем и низах среднего венлока. Для всех этих видов характерно резкое преобладание форм с правым базальным венчиком, что наряду с перекрытием изменчивости их видовых признаков свидетельствует об их близком родстве. Центр происхождения пизокринид был, видимо, в Прибалтийском регионе. Эти древнейшие ископаемые встречены в разрезах, занимающих промежуточное положение между граптолитовой и раковинной биофациями, и являются представителями наиболее глубоководного бентосного комплекса. Отмечены две особенности появления пизокринид в геологической летописи: 1) центр их становления и, вероятно, происхождения не там, где место расцвета предкового семейства гомокринид; 2) характерные морфологические черты группы первоначально проявились в тиховодных относительно глубоководных условиях, а не в подвижном мелководье, в котором пизокриниды были в дальнейшем наиболее многочисленны и обильны и к которому лучше всего приспособились.

Библ. 5, 1 фототабл., 1 рис.

УДК 563.911:551.734.3(575)

Эйфельские морские лилии Южного Тянь-Шаня. Шевченко Т. В. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 81—91 (русск., рез. англ.).

В статье описаны девонские криноидеи, характерные для эмсских и эйфельских отложений Южного Тянь-Шаня. Особое внимание уделено представителям эйфельского рода *Cupressocrinites*, широко распространенного в карбонатных эйфельских отложениях этого региона. Из купрессокринитесов описаны *Cupressocrinites crassus* Goldfuss, *C. ovatus* Schewtschenko, *C. brevis* Schewtschenko, sp. nov., *C. elegans* Schewtschenko, *C. planus* Schewtschenko, *C. tripartitus* Schewtschenko, *C.* aff. *trimerus* Quenstedt.

Библ. 20, 1 фототабл., 2 рис.

УДК 563.911

Экогенез морских лилий-пентакринид. Кликушин В. Г. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 139—147 (русск., рез. англ.).

Послепалеозойские криноидеи развивались двумя направлениями, имеющими общий корень. Одно направление (Millericrinida, Cyrtocrinida и Bourgueticrinida) совершенствовало прикрепительные структуры, другое (Pentacrinida, Comatulida, Roveacrinida) в течение мезозоя трижды давало начало свободноживущим формам. Pentacrinida произошли от позднепалеозойских прикрепленных форм (близких к Encrinidae), имеющих короткие циррусы в проксимальной части стебля. От этих форм берут начало незакрепленные Holocrinidae, затем семисессильные Tulipacrinidae и Isocrinidae. От Tulipacrinidae произошли планктонные Roveacrinida, от Isocrinidae — псевдопланктонные Pentacrinidae и свободноживущие Comatulida. Развитие адаптивных типов пентакринид и связанных с ними групп протекало в тесной связи с меняющейся абиотической обстановкой.

Библ. 16, 7 рис.

УДК 563.954.23:551.763.12

Новый род морских ежей *Eoholaster* (Spatangoida, Holasteridae) из берриаса. Соловьев А. Н. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 148—155 (русск., рез. англ.).

Установлен новый род *Eoholaster* с типовым видом *E. poslavskae* sp. nov. из берриаса (зона *Tirnovella occitanica*) юго-западного Крыма. К этому же роду отнесен вид *Toxaster laffittei* Devries, 1960 из берриаса Алжира. Приводятся описания этих двух видов. Новый род — наиболее древний и наиболее примитивный представитель семейства Holasteridae. Особенности его морфологии (большие размеры апикального поля с весьма удлиненными I и V окулярными пластинками, непеталоидные амбулакры, гаплостернальный пластрон) позволяют считать его переходной формой между юрскими коллиритидами и меловыми холастеридами.

Библ. 10, 1 фототабл., 2 рис.

УДК 563. 954.22:551.763.12(479.24)

Морфологические особенности нового вида рода *Heteraster* Orbigny, 1853 (Echinoidea) из ургонской рифогенной фации Азербайджана. Меликов О. Г. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 156—160 (русск., рез. англ.).

Из ургонской фации баррема Малого Кавказа описан новый вид *H. heckeri*, характеризующийся ситообразным строением амбулакральных пор в петалоидах и рядом других особенностей, отличающих его от остальных видов рода.

Библ. 6, 1 фототабл., 1 рис.

УДК 563.9:551.763.12(575.4)

Новый вид морских ежей *Codechinus prosorovskyi* из барремских отложений Туркмении. Порецкая Е. С. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 161—165 (русск., рез. англ.).

Среди морских ежей, происходящих из барремских отложений Малого Балхана (Западная Туркмения), многочисленны виды и роды, характерные для рифовых образований нижнего мела (ургонской фации) Средиземноморской области. Описан новый представитель рода *Codechinus* (*C. prosorovskyi* sp. nov.). Панцири морских ежей нового вида несут следы прижизненной окраски.

Библ. 7, 1 фототабл., 1 рис.

УДК 563.9

Слово об ископаемых иглокожих и иглокожниках. Геккер Р. Ф. Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 9—12 (русск.).

В очерке рассказывается о ряде известных палеонтологов XIX — первой половины XX века А. Ф. Фольборте, Э. И. Эйхвальде, О. Иекеле, Н. Н. Яковлеве и других и их исследованиях ископаемых, главным образом ордовикских, иглокожих.

УДК 563.9

О профессоре Мортенсене. Геккер Р. Ф. Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 13 (русск.).

Воспоминания о встрече автора с крупнейшим датским исследователем иглокожих XX века Теодором Мортенсеном, приезжавшим в 1928 г. в Ленинград для изучения материалов по ордовикскому роду морских ежей *Bothriocidaris*.

УДК 593.9:575.8

Проблема происхождения иглокожих в свете данных по их эмбриональному развитию. Малахов В. В. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 14—23 (русск., рез. англ.).

Излагается оригинальная гипотеза происхождения иглокожих, согласно которой диплеврулообразные предки иглокожих перешли к малоподвижному образу жизни на поверхности грунта. Древние иглокожие лежали на правом боку, что привело к редукции щупальцевого аппарата правой стороны и правого гидроцеля. На заднем конце тела на правой стороне сформировался стебелек, заякоривавший тело животного в мягком грунте. Наиболее близки к этому гипотетическому прототипу ископаемые карпозои, широко распространенные в кембрии. Дальнейшая эволюция иглокожих связана с прикреплением стебельком к твердому субстрату, как это свойственно кринозоям. Изложенная гипотеза находит подтверждение в эмбриологических и сравнительно-анатомических фактах: повороте внутреннего комплекса органов на 180° в метаморфозе морских лилий, отражающем прикрепление стебельком к субстрату, наличии в стебельке производных правого соматоцеля, что доказывает его происхождение от выроста заднего конца тела, повороте внутреннего комплекса органов на 90° вокруг передне-задней оси и редукции правого гидроцеля, отражающих карпозойный этап эволюции иглокожих.

Библ. 16, 4 рис.

УДК 593.9

Эколого-морфологическая систематика иглокожих. Вигман Е. П., Свешников В. А. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 24—33 (русск., рез. англ.).

Необходимость построения экологических систем крупных таксонов в зоологии, ботанике и палеонтологии назрела давно (Геккер, 1968; Шарова, Свешников. 1988). Одно из основных направлений экологической морфологии — изучение морфоадаптивных типов организмов (жизненных форм) и классификация отдельных филогенетических групп по морфоэкологическим критериям.

В статье дан краткий обзор состояния проблемы жизненных форм в зоологии беспозвоночных и предложена иерархическая система жизненных форм типа иглокожих.

Центр морфоэкологического многообразия для рецентных иглокожих находится в экологической группе интрабионтов. Наибольшее многообразие морфоадаптивных типов (жизненных форм) отмечено в классе голотурий.,

Библ. 36.

УДК 563.91:733.1

Таблички брахиол *Bockia* (Eocrinoidea) из среднего ордовика Эстонии и Ленинградской области. Кыртс А. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 34—37 (русск., рез. англ.).

Приводятся описания разрозненных табличек брахиол двух видов *Bockia*, найденных в среднеордовикских отложениях Северо-Восточной Эстонии и западной части Ленинградской области. Скульптура на табличках брахиол, как и на внешней поверхности табличек теки, является видовым признаком. Брахиолярные таблички *Bockia laevis* имеют мелкогранулированную внешнюю поверхность, а у табличек брахиол *Bockia cucumis* на мелкогранулированной внешней поверхности расположено еще 6—8 неравномерно распределенных бугорков.

Вид *Bockia laevis* известен из кукрузеского, идавереского и йыхвиского горизонтов, а *Bockia cucumis* — только из идавереского горизонта (в основном из татрузеской свиты).

Библ. 3, 1 фототабл.

УДК 563.911:551.734.3(571.1)

Новое семейство среднедевонских морских лилий Polymorphocrinidae. Дубатолова Ю. А. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 92—97 (русск., рез. англ.).

В среднем девоне (алчедатском горизонте живетского яруса) северо-восточной окраины Кузнецкого бассейна встречены стеблевые остатки необычной морфологии, не свойственной девонским криноидеям: стеблевые членики образованы многочисленными табличками, имеют ступенчатую поверхность сочленения, широкий пятилопастный осевой канал. Выделено новое семейство Polymorphocrinidae fam. nov. с типовым родом *Polymorphocrinus* gen. nov. В составе нового рода рассматриваются два вида: *P. altschedatensis* sp. nov. и *P. multilaminatus* sp. nov.

Библ. 3, 1 фототабл., 2. рис.

УДК 563.911:551.734(740.5)

Девонские морские лилии семейства Hexacrinitidae Урала. Милицина В. С. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 98—110 (русск., рез. англ.).

В карбонатных и терригенных отложениях нижнего и среднего девона Урала широко распространены неизвестные ранее представители рода *Hexacrinites*; среди них — важные для широких межрегиональных корреляций *H.? kartzevae* Yelt. et J. Dubat., *H.? tuberosus* Yelt., *H.? humilicarinatus* Yelt. На новом материале проанализирован состав гексакринитесов, особенности их стратиграфического распространения и фациальной приуроченности. Описано 11 видов, среди которых три новых: *Hexacrinites yeltyschewae* sp. nov., *H.? subtuberosus* sp. nov. и *H.? multipunctatus* sp. nov.

Библ. 12, 1 фототабл., 11 рис.

УДК 563.911:551.73:001.4

К систематике позднепалеозойских морских лилий семейства Floricyclidae. Чернова Г. Н., Стукалина Г. А. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 111—127 (русск., рез. англ.).

Изучены новые материалы по флорициклидам визейских отложений Бетпак-Далы Казахстана. Пересмотрена таксономическая оценка морфологических особенностей стеблей флорициклид с позиций их морфогенеза и онтогенеза. Упорядочены критерии выделения семейства Floricyclidae, родов и видов этой группы и уточнены их диагнозы. Роды *Acbastaucrinus* Sisova и *Plummerantericrinus* Sisova рассматриваются синонимичными родам *Floricyclus* Moore et Jeffords и *Plummeranteris* Moore et Jeffords.

Библ. 9, 3 фототабл., 4 рис.

УДК 563.911:551.734/735(571.55)

Находки платикринитесов в нижнем карбоне Восточного Забайкалья. Куриленко А. В. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 128—133 (русск., рез. англ.).

В новых материалах по криноидеям девона и карбона Восточного Забайкалья многочисленны находки платикринитесов, представленных, как правило, стеблевыми члениками. Их систематизация проводится автором параллельно с разработкой видового определительского ключа. В статье описаны *Platycrinites? donicus* sp. nov., P.? *gazimuricus* sp. nov. и *P.? subtuberosus* Stukalina, 1973.

Библ. 5, 1 фототабл., 3 рис.

УДК 563.911:733.1

Своеобразные прикрепительные образования морских лилий из ордовика Эстонии. Хинтс Л. М., Рожнов С. В., Соловьев А. Н. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 134—138 (русск., рез. англ.).

Впервые из ордовика Эстонии описаны своеобразные прикрепительные образования морских лилий, для которых в англоязычной литературе принят термин «holdfast». 11 таких образований найдено в кейласком горизонте среднего ордовика и лишь один экземпляр — в пиргуском горизонте верхнего ордовика. Большинство из них прикреплено к раковинам брахиопод. Это — округлые куполовидные многотаблитчатые образования диаметром от 3 до 10 мм и высотой от 1 до 4 мм; таблички расположены концентрическими венцами; внутренняя полость разделена септами на узкие камеры. В углублении центральной части находится место причленения стебля диаметром менее 1 мм. Предполагается, что эти образования выполняли не только функцию прикрепления к субстрату, но могли также содержать какие-то жизненно важные органы.

Библ. 8, 1 фототабл., 1 рис.

УДК 563.954.22:551.781.4

Систематическое положение, морфология и развитие морского ежа *Schizaster burlensis* Bajarunas (Spatangoida, Schizasteridae) из эоцена Мангышлака. Марков А. В. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 189—195 (русск., рез. англ.).

Изучена морфология карликового вида *Schizaster burlensis* Bajar. из среднего эоцена (лютета) Мангышлака. Доказано, что он должен относиться к подроду *Schizaster* (в предыдущих описаниях он относился к подроду *Brisaster*). Высказана гипотеза о происхождении этого вида от какого-то крупного представителя рода в результате выпадения поздних стадий морфогенеза, т. е. путем педоморфоза.

Библ. 4, 3 рис.

УДК 591.93/26/:593.95

Морские ежи и фаунистические комплексы континентального шельфа. Миронов А. Н. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 196—202 (русск., рез. англ.).

На основе литературных и оригинальных данных определено положение границ видовых и родовых ареалов сублиторальных морских ежей. Выявлены зоны сгущения границ ареалов. Совокупность животных, обитающих в пространстве, очерченном по зонам сгущения границ ареалов (в фаунистическом регионе), рассматривается как фаунистический комплекс. Фаунистические границы, проходящие в разных океанах, приурочены к одним и тем же изолиниям, характеризующим вертикальное, широтное или циркумконтинентальное распределение факторов среды. Многочисленные нахождения представителей современных родов в ископаемом состоянии позволяют установить, что некоторые черты современного распространения морских ежей сформировались миллионы лет назад. Однако стабильность этих черт обусловлена стабильностью условий их возникновения. В статике и динамике фаунистических комплексов ярко проявляется их единство с абиотической средой, что свидетельствует о существовании крупномасштабных экосистем, соответствующих территориально-фаунистическим регионам.

Библ. 26, 2 рис.

УДК 563.96(100)

Соотношение систем ископаемых и современных голотурий семейства Synaptidae. Смирнов А. В. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 203—217 (русск., рез. англ.).

В работе приводятся диагнозы четырех подсемейств и двух триб, выделяемых в составе семейства Synaptidae. Проведено сопоставление формальных таксонов склеритов вымерших голотурий семейства Synaptitidae (объединяет склериты в виде якорных пластинок) и семейства Calcancoridae (склериты в форме якорей) с таксонами нынеживущих Synaptidae. Приведены данные о соотношении вымерших и современных форм.

Библ. 31, 3 рис.

УДК 563.9:(268)

Новый вид голотурий рода *Elpidia* из Северного Ледовитого океана. Баранова З. И. // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с. 218—222 (русск., рез. англ.).

В статье описан новый вид голотурий рода *Elpidia* (*E. heckeri* sp. nov.), обнаруженный на глубине 3311 м в Северном Ледовитом океане.

Библ. 9, 3 рис.

Институт геологии и геофизики
СО АН СССР
готовит к выпуску в издательстве
"Наука"

Темплан
1990
II полугодие
№ 443

СРЕДА И ЖИЗНЬ В ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ПРОШЛОМ. Аспекты эволюции организмов и среды. Новосибирск, 1990. 13 п.л. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 764). 2р.60к.

В сборнике рассматривается эволюция термобарических и физико-химических условий в седиментационных бассейнах фанерозоя. Для ряда конкретных бассейнов различных временных уровней (ордовик, девон, триас, эоцен) прослежена в историческом аспекте зависимость состава и структуры сообществ организмов от изменений факторов среды обитания. Рассмотрена эволюция отдельных групп организмов (камезииды, трилобиты, граптолиты, остракоды, двустворчатые моллюски, строматопороидеи) и причинно-следственные связи скорости и направленности эволюции и экологических факторов среды.

На примере Казантипского атолла (кайнозой) установлена этапность в развитии органогенных построек.

В приложении приведено содержание предыдущих 9 сборников серии "Среда и жизнь в геологическом прошлом".

Для стратиграфов, литологов, палеонтологов, палеоэкологов.

С заказами обращаться в ближайшие к Вам магазины "Академкнига" или по адресу: 630090 Новосибирск,90. Морской просп., 22, магазин "Наука".