

УДК 563.911

Г. А. СТУКАЛИНА

## О ПРИНЦИПАХ КЛАССИФИКАЦИИ СТЕБЛЕЙ ДРЕВНИХ МОРСКИХ ЛИЛИЙ

Существующие классификации стеблей морских лилий вызваны необходимостью практического использования этих ископаемых остатков в стратиграфических целях. Они отражают первый этап исследований и представляют первую систематизацию всего многообразия встречающихся стеблей криноидей, не связанных в ископаемом состоянии с другими частями скелета. Это положение вполне оправдывает искусственность известных классификаций (Вялов, 1953; Елтышева, 1956; Moore, 1938), которые не предусматривают выяснения по стеблям морских лилий их генетических взаимоотношений. В связи с тем, что подобные классификации стеблей морских лилий не основаны на принципах филогенетических исследований, выделяемые группировки стеблей не могут строго определяться существующими таксономическими подразделениями зоологической номенклатуры.

Как отмечают Конинк и Хон (Koninck et la Hon, 1854), наиболее ранними наименованиями стеблей морских лилий, не связанными в ископаемом состоянии с чашечками, были *Entrochus*, *Trochites*, *Trochi*, *Trochitae*, *Entrochae* и др. Они рассматриваются группами *Incertae sedis* (Biese, 1934). К аналогичным подразделениям можно отнести и группировки стеблей *Pentagonocyclopa*, *Cyclopentagonopa* и т. д. в классификации Моора (Moore, 1938) и *Pentagonopentagonalis*, *Pentagonocyclicus*, *Cyclocyclicus* и т. д. в классификации Р. С. Елтышевой (1956).

В настоящее время появляется возможность выделения из существующих групп *Incertae sedis* группировок оригинальных стеблей, сходных по морфологическим особенностям, в условные роды и семейства. Так, например, стебли палеозойских криноидей с хорошо развитым десятилопастным лигаментным полем выделены в семейство *Decacrinidae* (Елтышева, 1957); стебли со своеобразным пятилопастным каналом — в семейство *Bystrowicrinidae* (Елтышева и Стукалина, 1963). В наименованиях подобных семейств подчеркивается принадлежность ископаемых остатков к классу морских лилий.

Вполне оправданное употребление в наименованиях для условных родов и семейств окончания «*crinus*» создает вместе с тем и известные трудности. Они заключаются в неизбежном слиянии таксономических подразделений условной классификации, основанной на морфологических признаках стебля, с подразделениями классификации, базирующейся на филогенетических исследованиях по чашечкам. Во избежание возможных недоразумений и путаницы было бы, вероятно, удобным для подразделений, выделяемых по стеблям, введение значка (*col*) от слова *columna* — стебель. Этот значок в подобных случаях можно употреблять как после названия рода [*Decacrinus (col.) pennatus Yeltyschewa*], так и после названия семейств [*Decacrinidae (col.)*].

В определениях палеозойских криноидей по стеблям иногда употребляются родовые названия естественной систематики, например: *Crotaloc-*

rinites, Syndetocrinus, Hexacrinites и т. п. Однако такие определения, как правило, следует считать условными, поскольку нет никаких гарантий, что одинаковые морфофункциональные типы стеблей не могли возникать в разных генетических ветвях, т. е. принадлежать к разным таксономическим подразделениям высокого ранга. В этих случаях будет, вероятно, также уместным употребление предлагаемого значка (col.) и после родовых наименований естественной систематики, например, *Crotalocrinites (col.) natus* Stukalina. В данном случае, когда устанавливаются новые виды только по стеблям, введение этого дополнительного значка указывает на более широкое понимание объема этого рода, чем первоначально установленное по особенностям строения крон и стеблей.

Искусственные классификации стеблей морских лилий, как было отмечено выше, вполне отвечают поставленным задачам. Используя одну из них, Р. С. Елтышева впервые убедительно доказала важную стратиграфическую ценность стеблей морских лилий.

Однако существующий метод исследований стеблей криноидей оказывается мало приемлемым при решении вопросов, связанных с выяснением генетических взаимоотношений морских лилий по их стеблям. Впервые на это было обращено внимание в статьях автора (Стукалина, 1964, 1965), где были высказаны основные положения предлагаемого метода изучения этих ископаемых остатков. Сущность его сводится к морфофункциональному анализу ископаемых остатков стеблей морских лилий, при котором ставится задача выяснения функционального значения морфологических особенностей стеблей и рассмотрения их с позиций эволюционного развития морских лилий.

Возможность таких исследований, очевидно, может базироваться на том, что эволюционные изменения криноидей в рамках класса заключались в идиоадаптивных изменениях не только чашечки и рук морских лилий, а также и стебля. При этом эволюционные изменения стеблей были коррелятивно связаны с изменениями крон морских лилий, а в ряде случаев являлись определяющими в различных адаптивных направлениях этих животных.

Действительно, становление морских лилий (как самостоятельного класса) в значительной степени связано с появлением хорошо развитого стебля. Следуя представлениям Бэзера (Bather, 1900) и Иекеля (Jaekel, 1918), криноидеи произошли от бесстебельчатых форм, у которых тека, состоявшая из беспорядочно расположенных табличек, непосредственно прикреплялась к субстрату. Появление стебля как выроста (выпячивания) теки в нижней ее части привело в дальнейшем к закономерному расположению табличек в чашечке. Развитие длинного, гибкого, а иногда и активно подвижного стебля в значительной мере определило, по-видимому, консолидацию табличек чашечек криноидей, особенно тех, которые примыкают к нему непосредственно, а атрофия стебля — нарушение закономерного расположения табличек в основании чашечек, т. е. потерю таксономического значения этого признака. К тому же результату, по-видимому, приводит нарушение нормальной передачи давления от чашечки к стеблю, как это можно видеть у планктонных *Scyphocrinites*. Развитие неподвижно согнутого стебля морских лилий, фиксирующего определенный наклон чашечки, обуславливает двухстороннюю симметрию расположения не только табличек базиса чашечки, но и всей кроны (Яковлев, 1956).

Эти примеры могут иллюстрировать важное значение стебля, определявшего в ряде случаев различные адаптивные изменения морских лилий, а следовательно, и изменения их таксономических признаков высокого ранга.

Сказанное выше, очевидно, может служить основными предпосылками филогенетических исследований криноидей по стеблям. Основой таких исследований является выяснение закономерностей морфогенеза стеблей морских лилий.

Как уже отмечалось, основные тенденции развития стеблей криноидей, особенно в раннем палеозое, тесно связаны с развитием длинного подвижного гибкого стебля. Это нашло свое отражение в его морфологических особенностях. На ранних стадиях эволюционного развития стебли морских лилий имели сегментированное строение. Каждый членник стебля наиболее примитивных криноидей чаще всего состоял из пяти сегментов. Широкая полость осевого канала свидетельствует о возможном помещении в ней помимо осевой связки также некоторых органов мягкого тела. Полагают, что им мог быть камерный орган (Яковлев, 1937; Siénot, 1948; Müller, 1963).

В процессе эволюционного развития удлинение стебля сопровождалось упрочнением составляющих его членников и постепенном перемещением органов мягкого тела из полости осевого канала в полость чашечки.

Увеличение прочности членников осуществлялось путем слияния сегментов в единый монолитный членник и последовательного сужения осевого канала, который служил помещением главным образом осевой соединительной связки, скреплявшей членники, кровеносных сосудов и нервных тканей. Вследствие сужения осевого канала в известной мере увеличивалась поверхность сочленения членников, на которой развивались ребра. Функциональное значение ребер сводилось к противодействию скручивающих усилий, возникающих в стебле при его наклоне.

Изучение стеблей раннепалеозойских криноидей показало, что уменьшение полости осевого канала осуществлялось различными путями. Наиболее характерными из них являются два пути, отвечающие двум адаптивным направлениям. Первое из них заключается в простом уменьшении полости осевого канала с сохранением обычного (чаще пятиугольного) очертания (рис. 1, I—II) (*Apertocrinus* (col.) *apertus* (Yelt.), *Sidericrinus* (col.) *depressus* Stuk., *S.* (col.) *multiformis* Stuk. и др.), второе — в уменьшении осевого канала с образованием лопастей, направленных от центра в углы членников (рис. 1, III—IV) (*Bystrowicrinus* (cal.) *quinquelobatus* Yelt., *B.* (col.) *angustilobatus* Yelt., *Obuticrinus* (col.) *bullosus* Yelt. и др.).

В тесной зависимости от характера сужения осевого канала находится очертание членника. Так, при простом уменьшении осевого канала членники приобретают округлое очертание. Это явление легко объяснимо, так как при узком осевом канале разница расстояний от осевой соединительной связки до грани и угла членника возрастает и, следовательно, возрастает разница усилий связки при наклоне стебля в сторону угла и грани членников. При круглом очертании членников и узком осевом канале равномерный наклон стебля во всех направлениях происходит при одинаковом напряжении осевой соединительной связки. При сужении осевого канала с образованием лопастей напряжение осевой соединительной связки остается постоянным как при наклоне стебля в сторону грани, так и в сторону угла членника. Пятиугольное очертание членника в этом случае остается более стабильным (рис. 1, III—IV).

Отсюда следует, что при оценке соподчиненности таксономических признаков в этих случаях, очевидно, наибольшее значение нужно придавать очертанию осевого канала. Очертание членников и характер ребристости на поверхности сочленения являются признаками, коррелятивно связанными с характером изменения осевого канала и, следовательно, признаками, имеющими подчиненное значение.

Основные эволюционные тенденции стеблей, связанные с последовательным сужением полости осевого канала (при сохранении его первоначальной формы), сопровождаются последовательным уменьшением высоты члеников (рис. 1, V—VI). Уменьшение высоты члеников как бы

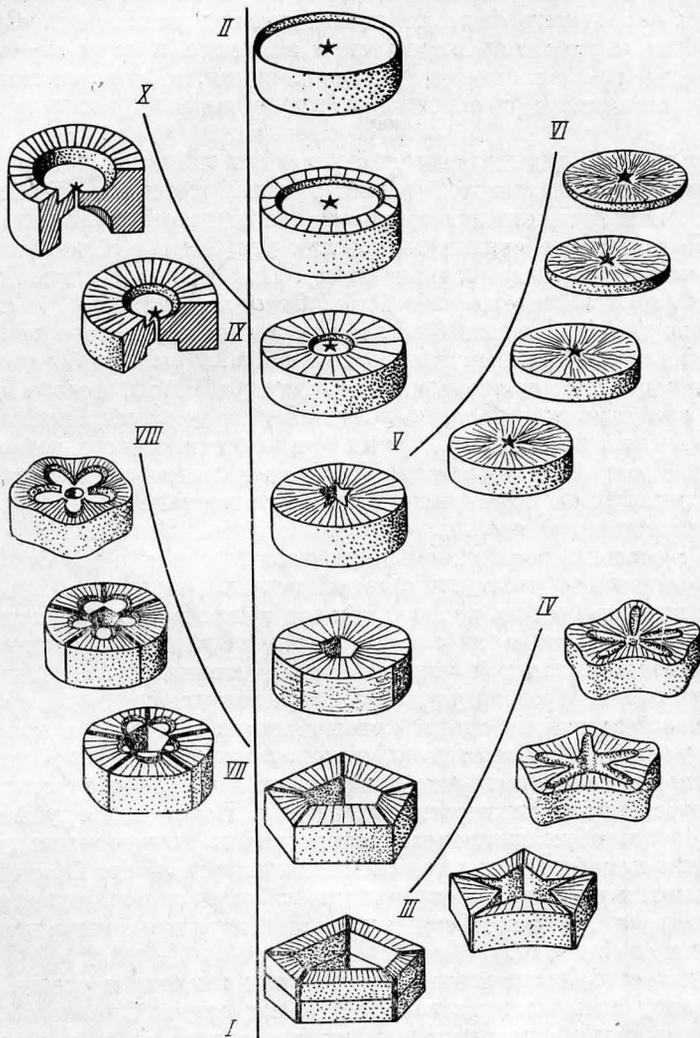


Рис. 1. Схема основных адаптивных изменений стеблей морских лилий

компенсирует напряжение суживающейся осевой связки. Морфофункциональные типы стеблей этого адаптивного направления могут иллюстрировать *Planocrinus* (col.) *multifidus* (Yelt.), *Pandocrinus* (col.) *randus* Stuk., *P.* (col.) *terra-novae* (Yelt.) и др. Общее увеличение числа члеников в стебле за счет уменьшения их высоты, вероятно, способствовало большим амплитудам наклона стеблей при незначительных углах расхождения члеников. Наклон стеблей складывается в этом случае из суммы небольших углов расхождения низких члеников, которые допускала тонкая осевая связка. Уменьшение высоты члеников при сужении полости осевого канала коррелятивно связано также с развитием густой сети тонких дихото-

мирующих ребер. Это обусловлено большой площадью соприкосновения ребер при наклонах стебля этого морфофункционального типа.

При определении соподчиненности признаков стеблей, отражающих рассмотренный выше адаптивный путь развития, основное таксономическое значение должно, очевидно, иметь соотношение высоты и диаметра члеников — ведущего фактора эволюционных изменений. Существенное, но более низкое таксономическое значение в этом случае должно быть отведено ребрам поверхности сочленения, и коррелятивно, функционально связанным с основными пропорциями размеров члеников в целом.

Одно из важнейших направлений развития гибких и подвижных стеблей заключается в появлении и развитии новой формы соединения члеников посредством лигаментных соединительных связок (рис. 1, VII—VIII, IX—II). Лигаментные связки выполняли углубления в поверхностях сочленения члеников (лигаментные поля). Как можно видеть на примере *Spinicrinus* (col.) *aktsethauensis* Stuk., *Gregariocrinus* (col.) *forus* Stuk., *Costatocrinus* (col.) *clamosus* Stuk. и др., лигаментное поле появляется у стеблей с неширокой полостью осевого канала. Функция соединения члеников таких стеблей осуществляется, таким образом, осевыми соединительными связками и связками, помещавшимися в углублениях поверхности сочленения члеников. С сужением полости осевого канала и, следовательно, с уменьшением массы осевых соединительных связок, которые ее выполняли, функция соединения члеников постепенно полностью переходит к лигаментным соединительным связкам. Лигаментные связки в сравнении с осевыми соединительными связками имели большую возможность прогрессивного увеличения своей массы. Они выполняли не суживающуюся полость осевого канала, как это имело место у осевых соединительных связок, а развивались в лигаментных полях поверхности сочленения достаточно прочных члеников. Развивающиеся лигаментные связки могли допускать все возрастающий угол расхождения члеников и, следовательно, все больший и больший угол наклона стебля. Это коррелятивно связано с увеличением высоты члеников, возможно даже в ряде случаев — с уменьшением общего числа члеников в стебле и с развитием грубой ребристости на поверхности сочленения. Появление грубых высоких ребер, вероятно, обуславливалось возрастанием скручивающих усилий, возникающих при большом угле расхождения члеников. При общей тенденции развития стеблей в направлении гибкости и подвижности появление и развитие лигаментной связи члеников являлось, очевидно, прогрессивным приспособлением.

Лигаментные соединительные связки, так же как и осевые соединительные связки, неизвестны в ископаемом состоянии. Однако об их строении можно судить по поверхностям их прикрепления, т. е. по лигаментным полям, их размерам и форме. Анализ изменений лигаментных полей у стеблей палеозойских морских лилий показывает, что пути развития лигаментного соединения члеников весьма разнообразны. Однако, несмотря на известную специфику изменений, их объединяет общая тенденция, связанная с последовательным увеличением общей массы лигаментных соединительных связок, скреплявших членики.

Наиболее распространенный и обычный тип изменения лигаментного поля заключается в последовательном расширении его площади, которое сопровождается незначительным углублением. Осевой канал при этом сужается до минимальных (точечных) размеров, а ребра оттесняются к периферическому краю члеников. Параллельно с уменьшением длины ребер, как правило, увеличивается их толщина и высота (*Tolenicrinus* (col.) *lenticularis* Stuk. и др.).

В тесной коррелятивной связи с изменением размеров лигаментного поля находится очертание члеников. При нешироком лигаментном поле независимо от его очертания, когда осевой канал сравнительно узкий, как правило, наблюдается округлое очертание члеников. Здесь имеет место явление, аналогичное тому, когда членики с узким осевым каналом, независимо от его очертания, имеют круглое очертание краев.

При расширении лигаментного поля, имеющего округлое очертание, сохраняется округлое очертание и самих члеников. В этом случае при одинаковом наклоне стеблей во всех направлениях угол расхождения члеников постоянен, а следовательно, постоянно и напряжение лигаментной связки.

При развитии лигаментных полей, отходящих отдельными лопастями от осевого канала к краям члеников, как правило, сохраняется пятиугольное очертание члеников. Здесь также, как и в первом случае, можно видеть прямую аналогию коррелятивной связи пятилопастного осевого канала и пятиугольного очертания членика. Усиление лигаментной связки, направленной в углы члеников, компенсирует их большее напряжение, возникающее при наклоне стебля в сторону углов члеников.

При установлении соподчинности признаков стеблей морфофункциональных типов, характеризующихся наличием лигаментных полей при узком осевом канале, очевидно, первостепенное значение должно быть придано морфологическим особенностям лигаментных полей. При этом особое внимание должно быть уделено пропорциональным соотношениям диаметров лигаментных полей и члеников. Находящиеся в стадии редукции ребра на поверхности сочленения в этом случае не могут иметь существенного таксономического значения.

Принципиально иное направление развития лигаментного поля иллюстрируют своеобразные морфофункциональные типы, к которым относятся стебли *Scyphocrinites*. Членики их стеблей имеют глубокое лигаментное поле. На поверхности сочленения равномерно распределяются простые, грубые радиальные ребра. Стебли планктонных *Scyphocrinites* были связующим звеном между чашечкой и воздухоносными камерными лоболитами. Отсюда становится понятным назначение глубоких лигаментных полей у члеников стеблей, которые образовывали вместительную полость для большой массы лигаментных связок, испытывавших большое напряжение растяжения. Грубые ребра, располагавшиеся на поверхности сочленения, при этом, очевидно, противодействовали интенсивным скручивающим усилиям. При выяснении генетических связей стеблей криноидей, принадлежащих таким морфофункциональным типам (рис. 1, IX—X), по-видимому, следует придавать большее значение величине углубления лигаментного поля, чем его диаметру. Ребра поверхности сочленения в этом случае имеют существенное функциональное, а следовательно, и таксономическое значение. Рассмотренные морфофункциональные типы стеблей, естественно, могут иметь параллельное развитие в разных филогенетических ветвях. Поэтому характеризующие их признаки, на которые было обращено внимание, должны, очевидно, рассматриваться как признаки сравнительно невысоких таксономических рангов, условно не выходящих за пределы семейств.

С нашей точки зрения, признаками большего таксономического значения у примитивных сегментированных форм является тип сегментации, а у более высоко развитых форм, имеющих лопастное лигаментное поле, большое значение имеет положение лопастей лигаментного поля по отношению к осевому каналу.

Среди сегментированных стеблей, широко развитых в ордовике и сохраняющих в дальнейшем долгое время реликты сегментов в виде швов

на поверхности сочленения, можно выделить два типа сегментации. Первый из них характеризуется наличием швов, идущих от углов осевого канала, второй — швами, отходящими от стенок осевого канала (рис. 2).

Сегменты стеблей по своей природе, если учесть происхождение морских лилий от далеких бесстебельчатых форм, близки табличкам чашечки, являвшимся некогда, как и сегменты стебля, табличками примитивной теки.

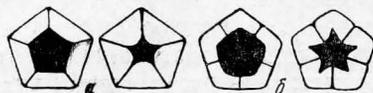


Рис. 2. Различные типы сегментации стеблей морских лилий: *a* — линии швов отходят от углов осевого канала, *б* — линии швов перпендикулярны стенкам осевого канала

Расположение сегментов стебля (или тип сегментации), очевидно, в какой-то мере было коррелятивно связано с процессом закономерного формирования табличек чашечки. Учитывая это обстоятельство, следует придавать этому признаку, в сравнении с рассмотренными выше, более крупное таксономическое значение.

Как уже отмечалось, наличие лигаментных полей свидетельствует о достаточно высокой степени развития стеблей. Лигаментные связки свойственны в большинстве случаев стеблям, состоящим из монолитных члеников, утративших какие бы то ни было признаки сегментации. Однако в ряде случаев лигаментные поля наблюдаются у форм, имеющих ясно выраженные швы сегментов. В этих случаях лигаментные поля постоянно развиваются между швами сегментов в виде лопастей, отходящих от осевого канала. В зависимости от типа сегментации лигаментные поля развиваются или от стенок осевого канала (сегментированные стебли первого типа), или от его углов (второй тип сегментированных стеблей).

В процессе дальнейшего развития такие членики стеблей постепенно утрачивают следы сегментации, однако расположение лигаментных полей по отношению к осевому каналу остается постоянным (рис. 1, VII—VIII). Это обстоятельство позволяет проследить генетические связи от примитивных сегментированных стеблей до хорошо развитых, имеющих монолитные членики. При таком делении появляется возможность распознать целый ряд параллельно развивающихся морфофункциональных типов стеблей.

Признаком более крупного таксономического значения по отношению к типам сегментации, по-видимому, является симметрия, которой в значительной степени определяется общий план строения и морфология морских лилий.

Наиболее характерна для криноидей пятилучевая симметрия, приобретенная животными в процессе перехода к прикрепленному образу жизни. Реже наблюдаются радиальная и четырехлучевая симметрия. По характеру симметрии, определяющей строение основных морфологических особенностей стеблей, их можно разделить на три крупные группы: *Quadrilaterata*, *Pentamerata* и *Asegmentata*.

Стебли криноидей, включаемые в группу *Quadrilaterata*, характеризуются признаками четырехлучевой симметрии, которая проявляется в четырехугольном или четырехлопастном очертании осевого канала, в расположении периферических каналов и лигаментных полей на поверхности сочленения и скульптурных образований на боковой поверхности. У наиболее примитивных форм, имеющих сегментированные стебли, членики состоят из четырех сегментов. Подобный тип симметрии свойствен только некоторым морским лилиям. По-видимому, он проявляется в строении ряда органов мягкого тела животных. Это находит отражение в строении стеблей *Cupressocrinitidae*, *Gasterocomidae* и ряда раннепалеозойских криноидей, от которых в настоящее время известны только стебли [*Dwortso-*

waecrinus (col.) dwortsowae Stuk., D. (col.) quadrihamatus Yelt., Altaecrinus (col.) altaicus (Yelt.), Tetragonocrinus (col.) pygmaeus Yelt. и др.]. Четырехлучевая симметрия является, вероятно, признаком примитивной организации морских лилий. Не случайно, по-видимому, в схеме филогенетических отношений в подклассе Inadunata, данной Моором и Лаудоном (Moore and Laudon, 1943), семейство Gasterocomidae наиболее близкие родственные отношения имеет с семейством древних, примитивно устроенных криноидей Palaeocrinidae. Семейство Supressocrinitidae в той же схеме имеет неясные взаимоотношения с другими семействами и принадлежит к одной из древних филогенетических ветвей.

В группу Pentamerata входят стебли, которые могут состоять как из сегментов, так и из монолитных члеников. Отличительной особенностью их является пятилучевая симметрия, проявляющаяся в строении осевого и периферических каналов, лигаментного поля, в очертании члеников, расположении ребер на поверхности сочленения члеников, в закономерном распределении скульптурных образований на боковой поверхности члеников, у сегментированных форм — в наличии у члеников пяти сегментов. Наиболее стабильна пятилучевая симметрия в строении осевого канала. Кроме того, к этой группе могут относиться стебли, утратившие в своем строении признаки пятилучевой симметрии, однако другими своими особенностями показывающие генетическую связь со стеблями, у которых пятилучевая симметрия выражена достаточно отчетливо. К группе Pentamerata относится большинство известных видов стеблей палеозойских морских лилий.

В третью группу Asegmentata выделяются стебли, основные особенности строения которых заключаются, как правило, в широком круглом и эллипсоидальном осевом канале, определяющем круглое или эллипсоидальное очертание лигаментного поля и члеников. Сегментация отсутствует.

Группы Quadrilaterata, Pentamerata и Asegmentata генетически связаны между собой, при этом Quadrilaterata является, по-видимому, более древней ветвью. Их дивергенция произошла, вероятно, еще в доордовикское время; начиная с раннего ордовика все группы развиваются в виде самостоятельных стволов.

В предлагаемой классификации основное стремление было направлено на выяснение и установление генетических связей стеблей, исходя из функционального значения их морфологических особенностей на разных этапах развития морских лилий. Применение морфофункционального анализа при систематизации стеблей криноидей, вероятно, позволит более объективно подойти к систематической оценке морфологических особенностей стеблей и их соподчиненности. Это исключит произвольный выбор признаков и снизит условность систематических подразделений, установленных по фрагментам скелетных образований морских лилий, приближая их к естественным подразделениям.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Вялов О. С. 1953. О классификации стебельков морских лилий. Тр. Львовск. геол. о-ва при ун-те, палеонтол. сер., вып. 2, стр. 30—45.
- Елтышева Р. С. 1956. Стебли морских лилий и их классификация. Вестн. Ленингр. ун-та, вып. 12, стр. 40—46.
- Елтышева Р. С. 1957. О новом семействе палеозойских морских лилий. Ежегодн. Всес. палеонтол. о-ва, т. 16, стр. 218—235.
- Елтышева Р. С., Стукалина Г. А. 1963. Стебли ордовикских и нижнесилурийских криноидей Центрального Таймыра, Новой Земли и Вайгача. Уч. зап. Н.-и. ин-та геол. Арктики сер. палеонтол. и биостратигр., вып. 2, стр. 23—62.

- Стукалина Г. А. 1964. К методике изучения и сборов стеблей морских лилий. Материалы по геол. и полезн. ископ. Алтая и Казахстана. Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, нов. сер., т. 3, стр. 31—35.
- Стукалина Г. А. 1965. О таксономическом значении стеблей древних морских лилий. Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, Биострат. сборник, нов. сер., т. 115.
- Яковлев Н. Н. 1937. Учебник палеонтологии, стр. 159—171.
- Яковлев Н. Н. 1956. В сб. «Организм и среда». Изд-во АН СССР, стр. 75—84.
- Bather F. A. 1900. The Grinoidea. In: E. R. Lankaster «Treatise on Zoology», vol. 3, p. 94—204.
- Biese W. 1934. Crinoidea triadica. Foss. Cat. I. Animalia, Pars 66, S. 1—255.
- Cuénot L. 1948. Anatomie, éthologie et systématique des échinodermes. In: P. P. Grasse «Traité de Zoologie», t. 11, p. 3—275.
- Jaekel O. 1918. Phylogenie und System der Pelmatozoen. Paläontol. Z., Bd 3, S. 1—128.
- Koninck L. G. et le Hon H. 1854. Recherches sur les Crinoïdes du terrain carbonifère de la Belgique. Mem. Acad. roy. Belgique, t. 28, p. 1, mem. 3, p. 1—215.
- Moore R. G. 1938. The use of fragmentary crinoidal remains in stratigraphic paleontology. Bull. Sci. Lab. Denison Univ., vol. 33, p. 165—250.
- Moore R. C. and Laudon L. R. 1943. Evolution and classification of Paleozoic crinoids. Geol. Soc. America, Spec. Papers No. 46, p. 1—153.
- Müller A. H. 1963. Lehrbuch der Paläozoologie. Bd II. Invertebraten, Teil 3, S. 313—395.

Всесоюзный научно-исследовательский  
геологический институт

Статья поступила в редакцию  
25 VI 1964