

ACADEMY OF SCIENCES
OF THE USSR
ZOOLOGICAL INSTITUTE

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

**СИСТЕМАТИКА, ЭВОЛЮЦИЯ,
БИОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ
СОВРЕМЕННЫХ И ВЫМЕРШИХ
ИГЛОКОЖИХ**

(СБОРНИК НАУЧНЫХ РАБОТ)

**SYSTEMATICS, EVOLUTION,
BIOLOGY AND DISTRIBUTION
OF RECENT AND FOSSIL
ECHINODERMS**

ACADEMY OF SCIENCES
OF THE USSR
ZOOLOGICAL INSTITUTE

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

СИСТЕМАТИКА, ЭВОЛЮЦИЯ,
БИОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ
СОВРЕМЕННЫХ И ВЫМЕРШИХ
ИГЛОКОЖИХ

(СБОРНИК НАУЧНЫХ РАБОТ)

SYSTEMATICS, EVOLUTION,
BIOLOGY AND DISTRIBUTION
OF RECENT AND FOSSIL
ECHINODERMS

ЛЕНИНГРАД · 1977

Главный редактор
директор Зоологического института Академии наук СССР
О. А. СКАРЛАТО

Ответственный редактор сборника
З. И. Баранова

Editor in Chief
Director of the Zoological Institute of the Academy of Sciences
O. A. SCARLATO

Editor
Z. I. Baranova

ПРЕДИСЛОВИЕ

За последнее время во всем мире заметно повысился интерес к изучению современных и вымерших иглокожих. Появились крупные сводки, возросло число специалистов, в том числе и советских, занимающихся исследованием в области систематики, филогении, зоогеографии, палеозоогеографии, биохимии, генетики, экологии и палеоэкологии этой важной в биологическом и биостратиграфическом отношении группы животных. Настоящий сборник содержит материалы III Всесоюзного коллоквиума по изучению иглокожих, организованного Зоологическим институтом Академии наук СССР и Научным советом Академии наук СССР по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов». В него включено 45 статей 58 авторов, касающихся вопросов систематики и эволюции крупных и мелких таксонов современных и вымерших иглокожих. Большой интерес представляют работы по изучению метаболизма, регенерации, размножению и развитию иглокожих, а также работы, посвященные исследованию возрастной и индивидуальной изменчивости отдельных видов. В ряде статей приводятся данные по составу, экологии и распределению иглокожих в различных районах Мирового океана, основанные на новых оригинальных материалах. Несколько работ посвящено вопросам палеоэкологии и палеозоогеографии, изучению ископаемых следов жизнедеятельности иглокожих. Сборник дает представление о направлении исследований в области изучения иглокожих в нашей стране.

ЯВЛЕНИЯ КОНВЕРГЕНЦИИ У МОРСКИХ ЛИЛИЙ И УСОНОГИХ РАКОВ

А. С. Алексеев

(Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва)

Морские лилии и усоногие раки (*Cirripedia, Thoracica*) при всем различии общего плана строения демонстрируют яркий пример гетерохронной конвергенции. К основным чертам конвергентного сходства этих групп и процессов, приводящих к нему, можно отнести следующие:

Для морских лилий, как известно, характерна пентамерная симметрия, возникающая у них как следствие малоподвижного образа жизни. По той же причине билатеральная симметрия ракообразных у бесстебельчатых усоногих (сем. *Balanidae, Chthamalidae*) маскируется радиальной симметрией домика.

Скелет усоногих раков и иглокожих (в том числе и криноидей) состоит из отдельных кальцитовых табличек. И у тех и у других он имеет трехчленное строение: стеблю, теке и рукам криноидей соответствует педункул, капитул и усоножки усоногих (п/сем. *Lepadoidea*).

Стебель и педункул обеспечивают гибкое прикрепление. Альтернативным ему является негибкое прикрепление, сопровождающееся редукцией и атрофией стебля у морских лилий (отр. *Cyrtocrinida* и др.) и педункула у усоногих (п/сем. *Balanoidea, Verrucoidea*). В филогенезе обеих групп негибкое прикрепление возникает сравнительно поздно.

Капитул усоногих, как и тека криноидей, состоит из ограниченного числа первичных табличек. Однако, в его состав могут входить таблички педункула, а в чашечку криноидей нередко входят проксимальные части стебля, а также брахиальные таблички.

Существует сходство и в строении аппарата питания. У усоногих нет скелетных образований подобных рукам криноидей, но задние 6 пар конечностей видоизменены в двуветвистые усоножки, выполняющие роль ловчего аппарата. Усоножки при этом состоят из отдельных члеников, как и руки криноидей, и несут щетинки.

Определенные черты сходства имеет процесс олигомеризации скелета криноидей и усоногих. У морских лилий он приводит к слиянию табличек стебля в членики, которые могут сливаться друг с другом и иногда давать монолитный стебель. Аналогичным образом таблички педункула усоногих, сливаясь, образуют целиком обызвествленный монолитный стебелек (*Euscalpellum zelandicum* Withers). Олигомеризация наблюдается также в теках бесстебельчатых прирастающих криноидей (*Holopus, Cyathidium*) и в домиках бесстебельчатых усоногих, где таблички могут полностью сливаться (*Pyrgouia*).

В обеих группах наблюдается переход к подвижному образу жизни. Основную локомоторную функцию у криноидей выполняют руки, а у усоногих (*Lepas fascicularis* Ellis et Solaudor) усоножки, то есть в обоих случаях органы сбора пищи. Переход к пелагическому образу жизни наблюдается неоднократно как среди морских лилий (*Saccocoma*,

а также *Seiocrinus*, прикреплявшийся к плавающей древесине), так и усонюгих (*Lepas*, прикрепляющийся к плавающим предметам, и представители мелового сем. *Stramentidae*).

Рассмотренное конвергентное сходство таких далеких групп беспозвоночных как криноидеи и усонюгие раки в значительной мере объясняется переходом их к сидячему образу жизни и общностью строения скелета, состоящего из множества отдельных табличек, что предполагает возможность аналогичных процессов преобразования.

ТРЕХРУКИЕ И РОДСТВЕННЫЕ ИМ КРИНОИДЕИ ПАЛЕОЗОЯ И МЕЗОЗОЯ

Ю. А. Арндт

(Палеонтологический институт АН СССР, Москва)

Рассматриваются 3- и 4-рукие криноидеи, принадлежавшие 45 видам, 15 родам (3 вида и рода — 4-рукие) и 7 семействам, известные из ордовика, карбона, перми и мела. Изучен большой материал, ревидирована вся литература, исследовано происхождение, параллельная эволюция, разработана классификация, установлен ряд новых таксонов.

Руки атрофировались в радиусах *B* и *E*, реже только в *B*, оставшиеся часто были весьма подвижны. Характерно обитание на биогермах и между ними, в местах с расчлененным рельефом морского дна, в подвижной воде, вместе с разнообразными микрофагами. Морфология этих криноидей обычно свидетельствует о реофильности. Руки при обилии микропланктона и течениях недоразвивались. Течение направлялось от радиуса *A* к анальной арее 3-руких форм.

У исходных 5-руких форм преобладала радиальная симметрия, сочетавшаяся с подчиненной билатеральной *A—CD*. У неполноруких — усиливалась радиальность и, как правило, билатеральность. 4 инфрабазали попарно сливались, чашечка и крышечка вытягивались, дистальный край чашечки наклонялся вперед, развивался анальный лоток, переднебоковые руки исчезали. Лучевая симметрия становилась малозаметной. У 4-руких форм значительно развита диссимметрия и билатеральность, но с иным положением плоскости симметрии. В общем же диссимметрия довольно слаба. Отчасти она уничтожалась — атрофия *RA* и *RX*, отчасти усиливалась — смещение инфрабазального венчика относительно плоскости *RA—CD*, положение радиальной таблички *C* на базальной *BC* без чередования в связи с фетализацией.

Для рассматриваемого типа криноидей характерно некоторое сокращение полости чашечки, укорочение и упрощение рук, редукция и атрофия мускульных и лигаментных впадин и поперечных валиков, уменьшение гибкости рук, атрофия 1—3 из них, рудиментация (*B*, *E*; *B*, *E*, *A*) и атрофия (*B*, *E*) радиалей, атрофия анального конуса, *RA*, *RX* и *X* с исчезновением анального лотка. Эти регрессивные изменения сопровождалось увеличением абсолютных размеров криноидей.

Ордовикские формы без рук *B* и *E* (как у большинства позднепалеозойских криноидей) принадлежат роду *Baerocrinus* моноциклических инадунат *Hybocrinida*.

Позднепалеозойские (каменноугольные и пермские) формы относятся к дициклическим инадунатым криноидеям подотряда *Poteriocrinina*. Они образуют не менее трех независимо возникших групп. Раннекаменноугольные формы с вогнутым основанием чашечки типа *Hosieocrinus* произошли, вероятно, от *Phanocrinidae*. Пермские формы с исходно близкой к конусовидной чашечкой типа *Sundacrinus* возникли скорее всего от *Agassizocrinidae*; остальные пермские 3-рукие морские лилии (основная часть таксонов) и 4-рукие формы с чашеобразной

чашечкой могли возникнуть от *Ulocrinidae*; 5-рукые предки их морфологически, вероятно, были тождественны раннепермским *Hemiindocrinus*.

Интересно, что все виды *Proindocrinus* (нижняя пермь, артинский ярус, Урал) имеют три анальные таблички, а все виды рода *Indocrinus* (верхняя пермь, слои Баслео, Тимор) — одну начальную табличку (реже она отсутствует). Эти отличия можно считать скорее всего отличиями родового ранга. Для нескольких видов с Тимора выявлено независимое возникновение каждого (параллельная эволюция), соответственно, от одного из уральских видов. Оказавшийся гетерогенным род *Indocrinus* разделен на несколько родов.

Меловые 3-рукые прираставшие чашечкой артикулятные лилии рода *Hemibrachiocrinus* (*Cyrtocrinida*) возникли, по-видимому, от юрских 5-рукых *Eudesicrinidae*. Билатеральная симметрия у них усилилась, а лучевая исчезла, две руки атрофировались, сохранились расположенные подряд три, из которых центральная была наиболее развита, а две боковые несколько редуцированы.

К ВОПРОСУ О «БИПОЛЯРНОСТИ» РОДА *TOPORKOVIA*

З. И. Баранова

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

В 1954 г. А. М. Дьяконов (3) описал новый род *Toporkovia* и новый вид *T. fragilis* по одному очень мелкому и сильно дефектному экземпляру, найденному к востоку от о. Итуруп (Курильские о-ва) на глубине 414 м. Этот род, как близкий к роду *Ophiuroconis*, был им отнесен к преимущественно тропическому сем. *Ophiodermatidae*.

После смерти А. М. Дьяконова была опубликована в 1961 г. (4) рукопись предполагавшегося его сообщения. В этом сообщении обращается большое внимание на штриховатость пластинок лучей отдельных видов офиур, которую, по мнению А. М. Дьяконова, трудно не заметить. Такая штриховатость хорошо выражена на пластинках лучей *Toporkovia fragilis* и является хорошим диагностическим признаком. На основании того, что Кларком (6) при описании вида *Ophiolimna papillata* (Clark) подобная штриховатость не была отмечена, А. М. Дьяконов переопределяет экземпляры, найденные к востоку от о. Итуруп на глубине 273—303 м и отнесенные им ранее к этому виду (3) и, вместе с экземплярами, обнаруженными в районе северных Курильских о-вов на глубинах 114—200 м, описывает в качестве нового вида *O. pseudo-papillata*. В конце своего сообщения А. М. Дьяконов уже делает заключение, что род *Toporkovia*, по строению ротовых папилл, ближе подходит к сем. *Ophiacanthidae*, чем к сем. *Ophiodermatidae*, поэтому последнее семейство, вероятно, в наших водах не представлено.

В этом же 1961 г. в Зоологическом журнале были опубликованы 2 статьи (2, 5), касающиеся вопроса о биполярности офиур рода *Toporkovia*. Как Фелл (5), так и Г. М. Беляев и Б. Г. Иванов (2) в своих статьях обращают внимание на большое сходство между видами *T. fragilis* Дьяконов и *Ophiocoris antarctica* Лутан, который был встречен в море Росса. Фелл (5) относит оба близких вида к одному биполярному роду *Toporkovia*. Г. М. Беляев и Б. Г. Иванов на основании исследования 23 экземпляров из северо-западной части Берингова моря высказывают предположение, что различия между этими видами не превышают подвидового ранга. По их мнению, после выхода в свет работы Фелла с полным описанием и изображением антарктических экземпляров, биполярным может оказаться единственный вид рода *To-*

porkovia (*T. antarctica*), представленный на севере и на юге различными подвидами.

В 1961 г. вышла работа Фелла (7) с полным описанием и изображением антарктических экземпляров *T. antarctica*, отнесенных к сем. *Ophiodermatidae*.

Докладчиком еще в 1955 г. при обработке материалов из Охотского моря и района Курильских островов было обнаружено заметное сходство экземпляров *Toporkovia fragilis* и *Ophiolimna pseudopapillata* с описанием и изображением *Ophioconis papillata* Clark (6). Единственная разница заключалась в отсутствии указаний в работе Кларка (6) на наличие штриховатости на пластинках лучей у экземпляров его вида, так как описание и изображение типа *Toporkovia fragilis* не было достаточно точным. Так, 2 папиллы на адоральных щитках, отмеченные при описании А. М. Дьяконовым, были обнаружены мной только в одном интеррадиусе, остальные отвалились из-за плохой сохранности экземпляра, но имелись их следы. В других же интеррадиусах этих папилл оказалось значительно больше. Докладчик предположила, что Кларк не придавал значения штриховатости, как диагностическому признаку, поэтому не отметил ее в своем описании вида. Для сравнения и уточнения диагноза вида, по моей просьбе, были присланы из США (Смитсоновский институт) 6 паратипов *Ophioconis papillata* Clark, 1911. У них оказалась прекрасная концентрическая штриховатость на боковых, брюшных и спинных пластинках лучей. Сомнений не осталось в том, что *Toporkovia fragilis* Djakonov и *Ophiolimna pseudopapillata* Djakonov синонимы *Ophioconis papillata* Clark = *Ophiolimna papillata* (Clark), по данным Мацумото (8). Поэтому офиуры из района о-вов Шумшу, Парамушир, Итуруп докладчиком были определены как *O. papillata* (Clark) и отнесены к сем. *Ophiacanthidae* (1), на основании изучения строения ротового угла и формы ротовых папилл. Обо всем этом было сообщено в письмах Г. М. Беляеву и Феллу, которые согласились со мной, что *Toporkovia fragilis* и *Ophiolimna papillata* (Clark) принадлежат к одному и тому же виду (2, 5), но высказали сомнение в том, что на основании опубликованных до сих пор данных можно считать род *Toporkovia* синонимом рода *Ophiolimna*. Фелл писал в своей статье (5), что решение этого вопроса зависит от того, будут ли обнаружены диагностические признаки рода *Toporkovia* у типа рода *Ophiolimna* — *O. bairdi* (Lyman). Эти диагностические признаки сводились к концентрической штриховатости пластинок лучей, которая не была отмечена при описании рода *Ophiolimna*.

Род *Ophiolimna* был установлен Верилем (11) в 1899 г. для широко распространенного в Атлантическом и Тихом океанах вида *Ophiacantha bairdi* Lyman, 1883. В описании рода и вида не была указана концентрическая штриховатость на пластинках лучей. Однако Люткен и Мортенсен в своей работе (10), опубликованной в том же 1899 г., уже отмечают в подробном описании вида *Ophiacantha bairdi* Lyman глубокую концентрическую штриховатость на пластинках лучей и показывают ее на приводимом рисунке. Ознакомление с материалами этого вида из Карибского и Охотского морей показало, что все они имеют концентрическую штриховатость на пластинках лучей, значит род *Toporkovia* Djakonov, 1954 следует считать синонимом рода *Ophiolimna* Verrill, 1899, а в диагноз рода добавить этот важный признак.

Род *Ophiolimna*, являющийся характерным представителем сем. *Ophiacanthidae*, достаточно четко охарактеризован Мацумото (8), который в 1917 г. навел порядок в систематике этой группы, но и он не указывал концентрической штриховатости пластинок лучей в диагнозе рода и в описаниях относимых к нему видов. Мацумото отнес к данному роду 7 видов: *Ophiacantha bairdi* Lyman, распространенный у берегов Японии, в Охотском море, вдоль берегов Аляски, штата Вашингтон,

в Калифорнийском заливе, затем в Атлантическом океане в районе Канарских о-вов и Вест-Индии; *Ophioconis papillata* Clark, найденный в Беринговом море, в районе Алеутских и Курильских о-вов; *Ophioconis diastata* Clark и *Ophiacantha lambda* Clark, встречающиеся у берегов южной Японии; *Ophiolimna opercularis* Koehler, обнаруженный к юго-западу от о-вов Зеленого мыса; *Ophiacantha perfida* Koehler, добытый в районе Малайского архипелага и *Ophioconis antarctica* Lyman, известный из района о-вов Марион, Принс-Эдуард и моря Росса. О необходимости выделения последнего вида из рода *Ophioconis* было указано в 1936 г. Мортенсенем (9), который убедительно доказал на основании изучения ротового аппарата, что он должен быть перенесен в род *Ophiacantha* или *Ophiolimna*. Род *Ophiolimna* оказался широко распространенным родом, а не биполярным.

Что касается сходства двух видов *O. papillata* и *O. antarctica*, то об этом писал еще Кларк (6) при описании своего нового вида, который он и отнес к роду *Ophioconis* на основании этого сходства, хотя считал, что более правильно было бы отнести его к роду *Ophiacantha*. Однако он указывает и отличительные признаки этих видов. По данным Кларка (6), *Ophiolimna papillata* отличается от *O. antarctica* покровом диска, более треугольными спинными пластинками лучей, более иглообразными гранулами ротового угла, меньшим количеством игл лучей.

Докладчиком были исследованы экземпляры *O. antarctica* (Lyman), собранные в заливах Ленинградский и Алашеева, в районе о. Крозе на глубинах от 280 до 490 м и хранящиеся в Зоологическом институте АН СССР. Удалось установить, что они отличаются от вида *O. papillata* не только признаками, указанными Кларком (6), но и формой первой брюшной пластинки лучей, формой и размерами наружной ротовой папиллы, числом гранул на ротовом углу. У *O. antarctica* первая брюшная пластинка лучей в длину больше, чем в ширину, а у *O. papillata* она в ширину больше, чем в длину; наружная ротовая папилла у первого вида более треугольной формы с закругленными углами, а у второго — с выступающим в виде лопасти наружным углом, который слегка приподнят над остальной частью папиллы. На основании всех этих отличительных признаков мы рассматриваем названных выше офиур как два самостоятельных вида.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баранова З. И. 1962. Иглокожие Курильских островов. Исслед. дальневост. морей СССР, 8: 348—363.
2. Беляев Г. М. и Иванов Б. Г. 1961. К вопросу о биполярности офиур рода *Toporkovia* Djakonov. Зоол. журн., 8: 1258—1260.
3. Дьяконов А. М. 1954. Офиуры (змеехвостки) морей СССР. Опр. по фауне СССР. Зоол. инст. АН СССР, 55: 1—135.
4. Дьяконов А. М. 1961. Некоторые дополнения к «Определителю офиур морей СССР». Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 72(1): 91—96.
5. Фелл Х. Б. 1961. Биполярный род *Ophiuroidea* — *Toporkovia* Djakonov. Зоол. журн., 8: 1257—1258.
6. Clark H. L. 1911. North Pacific Ophiurans in the Collection U. S. National Museum. Smithsonian. Inst. U. S. Nat. Mus., Bull. 75: 1—295.
7. Fell H. B. 1961. The Fauna of the Ross Sea, I. *Ophiuroidea*. Mem. N. Z. Oceanogr. Inst., 18: 9—79.
8. Matsumoto H. 1917. A Monograph of Japanese Ophiuroidea. J. College. Sc. Imp. Univ. Tokyo, 38(2): 1—407.
9. Mortensen Th. 1936. *Echinoidea* and *Ophiuroidea*. Discovery Rep., 12, Cambridge: 200—348.
10. Lütken C. F. a. Mortensen Th. 1899. The Ophiuroidea. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 23(2): 97—208.
11. Verrill A. E. 1899. Report on the Ophiuroidea collected by the Bahama Expedition in 1893. Bull. Lab. Nat. Hist. St. Univ. Iowa, 5(1): 1—86.

ВОЗРАСТНАЯ И ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИИ СКЕЛЕТА ПЛОСКИХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ *ECHINARACHNIUS PARMA* И *SCAPHECHINUS MIRABILIS*

В. А. Брыков

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Анализируются причины внутривидовой изменчивости морфологии скелета у двух видов плоских морских ежей. Материалом послужила коллекция этих животных, собранная летом 1975 г. в заливе Восток Японского моря. Ежей очищали от игл и мягких тканей, частично декальцинировали слабым раствором соляной кислоты, нумеровали, после чего детально исследовали морфологию скелета каждой особи. Для выяснения возрастных различий определяли индивидуальный возраст ежей. В качестве критерия возраста использовали зоны роста на пластинках оральной стороны скелета, которые у особей этих видов являются годовыми (1).

В процессе постэмбрионального роста у животных обоих видов наблюдается увеличение количества амбулакральных и интерамбулакральных пластинок (см. таблицу). Формирование новых элементов скелета происходит в районах, прилежащих к глазным пластинкам апикального поля. Общее число пластинок, составляющее скелет ежа, у *Echinarachnius parma* Lamarck с возрастом увеличивается примерно в три раза. У особей *Scaphechinus mirabilis* (Agassiz) количество элементов скелета удваивается.

Расхождение непарных базикорональных и первоначально прилежащих к ним первых парных интерамбулакральных пластинок у *S. mirabilis* происходит в возрасте около 3-х месяцев. Причем, разрываются

Возрастные изменения числа пластинок у двух видов плоских морских ежей

Возраст, годы	Количество исследованных экземпляров	Размеры, мм	Количество пластинок		Общее количество пластинок скелета
			в интерамбулакре	в амбулакре	
<i>Echinarachnius parma</i>					
1	9	5,6—8,8	23—25	38—46	315—365
2	7	11,5—14,0	25—29	64—68	355—495
3	8	14,2—18,1	25—31	74—78	395—545
4	9	18,0—34,0	25—31	74—88	395—595
5	8	29,0—49,7	31—35	112—124	715—795
6	7	49,1—59,4	33—35	118—140	755—875
7	8	56,8—63,7	33—37	136—150	845—935
8	9	62,3—67,5	35—39	148—156	915—975
9	4	64,7—68,9	35—39	144—160	895—995
10	3	67,5—69,4	35—39	162—164	985—1015
<i>Scaphechinus mirabilis</i>					
1	10	17,2—27,6	25—29	76—92	505—605
2	24	30,0—41,4	29—31	98—126	635—785
3	12	45,0—53,8	31—33	126—130	785—815
4	17	50,9—62,1	31—35	140—166	855—1005
5	9	55,3—61,7	31—35	124—164	775—995
6	11	54,7—68,1	33—37	164—166	985—1015
7	7	60,0—68,9	33—37	152—166	935—1015
8	6	65,9—69,5	33—37	166—176	995—1065
9	2	68,2—69,5	35	164—168	995—1015
10	2	70,2—73,0	37—39	164—176	1005—1075

все 5 интерамбулакальных рядов. У *E. parma* также наблюдается тенденция к разделению аналогичных рядов, однако происходит это значительно позже (начиная с 5 лет). У некоторых экземпляров этого вида все 5 (или менее) рядов остаются слитыми на протяжении всей жизни.

Наряду с возрастными наблюдаются индивидуальные особенности строения скелетов этих животных. К ним относятся наличие дополнительных (вставочных) пластинок, нарушение нормальной формы скелета, а также утрата его значительной части (до 40%). Причиной отклонений от нормального типа строения скелета ежей, по-видимому, являются нарушения в эмбриональном развитии. Редукция части скелета вызывается механическими повреждениями, которые морские ежи получают, обитая в подвижном песчаном грунте. Количество аномальных экземпляров в природных популяциях может достигать 5%. Среди особей *S. mirabilis* травмированные животные встречаются относительно чаще, чем у *E. parma*. Это обусловлено как более слабой механической прочностью скелета ежей этого вида, так и их обитанием в местах с незначительной глубиной, подвергающихся интенсивному воздействию водных масс в результате волнения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Брыков В. А. 1975. Об индивидуальном возрасте и продолжительности жизни некоторых видов морских ежей Японского моря. Биология моря, 2: 39—44.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ ГЕНОМОВ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТИПА *ECHINODERMATA*

Вл. А. Брыков и В. Г. Вольфсон

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток
и Институт цитологии АН СССР, Ленинград)

Эволюция организмов определяется, вероятно, структурными и функциональными изменениями их генетических систем. Так известно, например, что с повышением уровня организации от вирусов до млекопитающих увеличивается абсолютное содержание ДНК на клетку (4). Одним из методов, позволяющих изучать структурную и функциональную организацию основного вещества наследственности, является реассоциация ДНК (1, 3, 4). Эксперименты по реассоциации позволили установить, что наряду с уникальными последовательностями — одна копия на геном — в ДНК эукариотов имеется повторяющиеся последовательности. Эти последовательности неоднородны как по частоте встречаемости в геноме — 10^{-10} — 10^{-6} , так и по структурной организации (4). Функция их в настоящее время не установлена, возможно они имеют непосредственное отношение к регуляции генетической активности (2).

Нами проводилось исследование структуры геномов четырех видов, относящихся к трем классам типа *Echinodermata*: класс *Echinoidea* — *Strongylocentrotus intermedius* A. Agassiz, *S. nudus* A. Agassiz; класс *Asteroidea* — *Evasterias echinosoma* Fisher; класс *Holothurioidea* — *Stichopus japonicus* var. *armatus* Selenka.

Применялась методика хроматографии ДНК на гидроксипатите. Кинетики реассоциации ДНК всех исследованных видов очень сходны: 5—9% составляет палиндромная фракция, 5—10% — высокоповторяющиеся последовательности; 20—25% — средние повторы и 60—65% — уникальные последовательности. Эти данные говорят в пользу того, что единица генома у всех представителей типа примерно одинакова.

Характеристическим параметром для кинетики реассоциации ДНК является C_0t , при котором реакция реассоциации протекает на 50%, т. е. $C_0t^{1/2}$. Этот параметр при одинаковой длине ренатурирующих фрагментов ДНК (200—400 нуклеотидов) и одинаковых условиях реакции в основном существенно зависит от абсолютной величины уникальных последовательностей — размера генома. Из наших данных $C_0t^{1/2}$ для *Strongylocentrotus intermedius*, *Evasterias echinosoma*, *Stichopus japonicus* — 100, для *Strongylocentrotus nudus* — 200, т. е. представители различных классов имеют, вероятно, очень близкие по размеру геномы. Все это (сходность единицы и размеров геномов) позволяет предполагать, что эволюция в пределах типа Иголокожих не сопряжена с существенными изменениями в размерах геномов — количество ДНК на клетку, ни с количественными изменениями в соотношении последовательностей разной степени повторяемости.

Более удивительно, что по значениям $C_0t^{1/2}$ (и, вероятно, по величине геномов) отличаются два вида одного рода *Strongylocentrotus*. Связано это с симпатрическим существованием этих видов, или с происхождением — мы пока не знаем. Похожая ситуация обнаружена Вальехо-Роман и др., которые показали статистически достоверные отличия в кинетиках реассоциации ДНК двух подвидов грызунов, но не нашли у двух хороших видов (1).

ЛИТЕРАТУРА

1. Вальехо-Роман К. М., Мирошниченко Г. П. и Антонов А. С. 1975. Метод сопоставления полинуклеотидных последовательностей ДНК. Мол. биол., 9, (4) : 548—551.
2. Георгиев Г. П. 1972. О структуре оперона у эукариотов. В сб. Клеточное ядро. «Наука», М. : 129—139.
3. Тутуров Ю. А. и Брыков Вл. А. 1975. Структура генетического материала у горбуши. Биология моря, 6 : 69—72.
4. Britten R. J. et Kohne D. E. 1968. Repeat Sequences in DNA. Science, 161 : 529—540.

РАЗВИТИЕ СКЕЛЕТА У МОРСКИХ ЕЖЕЙ *ECHINARACHNIUS PARMA* LAMARCK В ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД

И. Н. Будин

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Агассиц в ревизии ежей (2) в таблице XII (1—13) привел серию различных стадий развития молоди морских ежей *E. parma*, найденных в желудке трески. Все ростовые стадии, приведенные в таблице, значительно отличаются друг от друга формой и очертанием. Мортенсен (3) и Дьяконов (1) высказали сомнение по поводу правильного определения систематической принадлежности изображенных ежей, но своего описания молоди *E. parma* не дали.

Имеющаяся у нас коллекция *E. parma* позволила проследить развитие отдельных элементов панциря в процессе роста ежей и подтвердить предположение Мортенсена и Дьяконова о неправильном определении систематической принадлежности изображенных ежей в работе Агассица.

Развитие отдельных признаков *E. parma* происходит в определенной последовательности.

Очертания панцирей самых маленьких ежей (3 мм в диаметре), имеющих в нашей коллекции, круглые по периметру, плоские сбоку. Форма более крупных животных (в диаметре от 5 мм и более), как и у взрослых особей, бывает почти круглой или слегка вытянутой

в передне-заднем направлении и немного расширенной над I и V амбулакрами. Иногда панцири бывают слабо пятиугольными. Нижняя сторона панциря у всех экземпляров немного вогнута к перистому, а верхняя (у самых маленьких ежей) — плоская, с постепенным поднятием макушки в районе апикального поля по мере роста животных.

Перипрокт у молодых особей расположен на верхней стороне у края панциря и с увеличением размеров ежей до 20 мм постепенно сдвигается на самый край панциря.

Перистом округлый, занимает центральное положение. Размер его по мере роста ежей увеличивается от 0,8 мм до 4 мм в поперечнике.

Амбулакральные борозды на оральной стороне панциря уже выражены у ежей, размер которых 5 мм в поперечнике, но они еще не ветвятся. Ветвление проявляется только у животных размером не менее 20 мм.

Окулярные поры присутствуют у самых юных ежей, тогда как генитальные поры можно обнаружить только у ежей, диаметр которых не меньше 20 мм.

В процессе роста *E. parma* количество петалоидных пластинок и, следовательно, число пар пор постепенно увеличивается от 3—4 у самых маленьких ежей до 70 у самых крупных особей (80 мм). Закладка новых петалоидных пластинок происходит в районе апикального поля. Характер петалоидов сначала слабо выражен, но у ежей размером 15 мм петалоиды приобретают такие же очертания, как и у взрослых особей.

На оральной стороне панциря у ежей диаметром 4 мм имеется полный набор пластинок, присущий взрослым ежам, и в процессе роста панциря добавления новых пластинок не происходит. В начале развития все интерамбулакры находятся в контакте с базикорональными пластинками, и только у ежей размером 30 мм происходит отрыв некоторых интерамбулакров от базикорональных пластинок.

На аборальной стороне панциря ежей диаметром 4 мм насчитывается 7—8 пластинок в каждом интерамбулакральном ряду. С увеличением размера панциря до 40 мм количество пластинок постепенно увеличивается до 11—12, причем закладка новых пластинок происходит в районе апикального поля. По мере дальнейшего увеличения размера ежей появления новых пластинок в интерамбулакрах не наблюдается.

У мелких экземпляров на аборальной стороне насчитывается четыре амбулакральных (вне петалоида) пластинки, а у взрослых ежей число их возрастает до семи. Четыре из них (первые от амбитуса) не имеют пор, а три, примыкающие к петалоиду, снабжены двойными порами. Это увеличение количества пластинок по мере роста ежей происходит за счет разрастания трех краевых пластинок петалоида.

У ежей диаметром 5 мм на перегибе панциря у амбитуса насчитывается 2 пластинки, а у более взрослых особей (40 мм) таких пластинок становится 3—4. Необходимо отметить, что это увеличение числа пластинок происходит в процессе перемещения примыкающих к амбитусу пластинок верхней стороны панциря на самый край по мере роста ежей.

Образование внутренних перегородок и структур, поддерживающих аристотелев фонарь, происходит на ранних стадиях постэмбрионального развития животных. У ежей диаметром 4 мм уже имеются, в основном, все элементы внутренних структур панциря, которые увеличиваются в размерах с ростом животных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дьяконов А. М. 1958. Иголкожие, кроме голотурий, собранные Курило-Сахалинской экспедицией 1947—1949 годов. Исслед. дальневост. морей СССР. 5: 271—357.

2. Agassiz A. 1872—1874. Revision of the Echini. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 3: 1—762.

3. Mortensen T. 1948. A monograph of the Echinoidea. Clypeasteroidea. IV₂, Copenhagen: 1—471.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛОВЫХ ЦИКЛОВ
У ИГЛОКОЖИХ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО
(*STRONGYLOCENTROTUS NUDUS*, *S. INTERMEDIUS*,
SCAPHECHINUS GRISEUS, *ASTERIAS AMURENSIS*,
PATIRIA PECTINIFERA)

Г. С. Вараксина, М. А. Ващенко и Г. П. Новикова
(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

На протяжении пяти лет (1971—1975 гг.) исследовались морфологическими, цитохимическими и электронномикроскопическими методами овогенез и половые циклы морских ежей и морских звезд.

У иглокожих половые железы представляют собой полый мешковидный орган, возникающий путем выпячивания целома (2). Концевые отделы имеют вид пузырьков — ацинусов. В ацинусах происходит развитие половых клеток от овогонии до зрелого яйца у морских ежей и от овогонии до овоцита I порядка у морских звезд.

Иглокожие залива Петра Великого имеют годовой репродуктивный цикл, на протяжении которого в гонаде возникают две генерации овоцитов. Каждая из них при благоприятных экологических условиях способна обеспечить полноценный нерест, что наблюдается у морских звезд и экспериментально доказано для морских ежей. Нерест клетками первой генерации у *Asterias amurensis* Lutken протекает в конце июня — начале июля, у *Patiria pectinifera* (Müller et Troschel) — в первой половине августа. Повторный нерест у *Asterias amurensis* наблюдается в первой половине сентября, у *Patiria pectinifera* — в ноябре (1).

В отличие от звезд, морские ежи нерестятся только один раз в год: *Strongylocentrotus nudus* Agassiz — с середины августа до первой половины октября, *Scaphechinus griseus* (Mortensen) — в июне. Вскоре после нереста возникает осенняя генерация растущих овоцитов, которые в дальнейшем, с понижением температуры воды, подвергаются резорбции. Одновременно происходит утилизация вспомогательными клетками трофического материала, который в дальнейшем используется растущими овоцитами. Весной, с повышением температуры воды, происходит не только активный рост овоцитов, возникших осенью, но и пролиферация новых осенних овогоний, быстро вступающих в стадию роста. Нерестятся морские ежи яйцеклетками двух генераций — осенней и весенней.

Гистологические исследования позволили в репродуктивном цикле каждого из исследованных видов иглокожих выделить 5 стадий, характеризующихся определенным морфологическим состоянием гонад.

I стадия — половой инертности, наступает сразу после нереста. Гонады дряблые, спавшиеся, уменьшены в размере. При микроскопическом исследовании обнаруживается значительное количество овогоний, молодые пристеночные овоциты, единичные невыметанные зрелые клетки. Последние вскоре резорбируются. Вспомогательные клетки занимают почти весь ацинус.

II стадия — начало роста. Гонада плотная. Пол определяется только микроскопически. В ацинусах находятся преимущественно пристеночные овоциты большого роста. Между ними обнаруживаются овоциты малого роста и гнезда овогоний. Вспомогательные клетки, как правило, занимают центральную часть ацинуса. Их цитоплазма начинает запол-

няться морфологически неоднородным, гранулярным и агранулярным материалом, который в дальнейшем оформляется в виде глобул.

III стадия — быстрого роста. Железы сильно увеличены в размере, яркие. В начале этой стадии в ацинусах преобладают пристеночные овоциты, затем в просвете ацинуса появляются свободнолежащие овоциты, число которых непрерывно нарастает. Одновременно замечаются резорбирующиеся овоциты. Вспомогательные клетки максимально заполнены глобулами.

IV стадия — преднерестовая. Ацинусы яичников заполняются свободнолежащими, заканчивающими рост овоцитами. Лишь в отдельных участках железы видны группы овогоний, единичные овоциты малого роста и скопления мелких пристеночных овоцитов. У морских ежей появляются единичные зрелые яйцеклетки. Процессы резорбции затухают. Количество вспомогательных клеток уменьшается. Многие из них лишены глобул.

V стадия — нерестовая. Половые железы разрастаются, набухают, достигают максимальных размеров. Яичники морских звезд заполнены свободнолежащими овоцитами предельной величины, каждый из которых охвачен вспомогательными клетками, а у ежей — зрелыми яйцеклетками. Оставшиеся вспомогательные клетки оттеснены на периферию ацинуса, размеры их уменьшены.

Таким образом, на основании полученных данных можно сделать вывод о том, что для иглокожих залива Петра Великого, обитающих в одинаковых экологических условиях, характерны сходные картины развития гонад. Как у звезд, так и у морских ежей на протяжении репродуктивного цикла возникают две генерации половых клеток. Однако двойной нерест наблюдается только у морских звезд, в то время как у ежей почти все овоциты осенней генерации резорбируются.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вараксина Г. С., Гнездилова С. М., Евдокимов В. В. и Новикова Г. П. 1974. Сезонная характеристика и экспериментальная регуляция гаметогенеза у иглокожих. В сб.: Биология морских моллюсков и иглокожих. Владивосток: 26—30.
2. Равен Х. 1964. Овогенез. Изд. «Мир», М.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ЭПИТЕЛИИ ЖЕЛУДКА АМУРСКОЙ ЗВЕЗДЫ

В. А. Воробьев

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Для эпителия желудка морской звезды *Asterias amurensis* Lütken (*Echinodermata, Asteroidea*) помимо диплоидных, характерно присутствие большого числа полиплоидных ($4c—32c$) клеток (1). Этот факт в известной степени отличает эпителий желудка звезд сем. *Asteriidae* от кишечного эпителия изученных на сегодняшний день животных (крыса, мышь, лягушка и др.).

Цитоморфологические и цитофотометрические исследования особей амурской звезды, проведенные нами в течение 10 месяцев (с марта по декабрь 1975 года), позволили установить, что эпителий желудка этого животного подвержен сезонным изменениям. В весенние месяцы происходила деструкция эпителия, выражающаяся в пикнотизации и фрагментации ядер преимущественно полиплоидных клеток, и последующая замена его новыми клеточными элементами. При этом наблюдались большие индивидуальные вариации от особи к особи. Деструктивные изменения в эпителии желудка морских звезд в наиболее резко

выраженной форме отмечены в марте (температура воды в море $+1^{\circ}$). В последующие месяцы (апрель, май) они постепенно затухали и затрагивали уже не основную часть эпителия, а только отдельные его участки. К лету цитоморфологическая картина эпителия в основном восстанавливалась, и он приобретал вид, характерный для нормального физиологического состояния. С августа по декабрь включительно в эпителии желудка звезды также отмечены отдельные участки, подвергающиеся деструкции и восстановлению. Такое постепенное протекание деструктивных и восстановительных процессов, очевидно, не препятствует на протяжении всего отмеченного выше периода выполнению органом его непосредственных функций. Описанные картины по-видимому отражают неодинаковую в разное время года интенсивность протекания в эпителии желудка морских звезд процессов физиологической регенерации.

Процесс гистолиза тканей желудка описан у *Asterias rubens* L. Соколовым и Астафьевой (2). Повышая температуру воды в аквариуме, где содержались звезды, авторы отмечали у отдельных особей полную деструкцию не только эпителия, но и всей стенки желудка. Фактором, вызвавшим этот процесс, является, по их мнению, температура, повышение которой стимулирует у морских звезд начало комплекса реакций, связанных с размножением и пассивным периодом в питании.

Как показали результаты настоящего исследования, деструктивные изменения в эпителии желудка амурской звезды, в разной степени выраженные, отмечены на протяжении почти всего года, т. е. при самых различных температурах воды. Следовательно, повышение температуры нельзя считать основным фактором, стимулирующим начало деструктивных процессов. На их ход, очевидно, оказывают влияние многие факторы, в том числе и смена температуры, а главное, как нам представляется, характер полового цикла этих животных.

Содержание ДНК в ядрах эпителиальных клеток желудка в течение исследуемого периода также не оставалось постоянным. В весенние и летние месяцы в эпителии желудка обнаружены клетки с содержанием ДНК $2c-16c$. Клетки же с максимальным уровнем плоидности ($32c$) отмечены лишь в сентябре — декабре.

Обсуждаются возможные источники клеток для восстановления эпителия желудка в весенние месяцы, а также роль пролиферации в процессах роста и восстановления этого органа.

ЛИТЕРАТУРА

1. Воробьев В. А. и Лейбсон Н. Л. 1974. Цитофотометрическое исследование эпителия кардиального желудка морской звезды. Цитология, 16, 10: 1222—1227.
2. Соколов В. А. и Астафьева Л. А. 1961. Деструкция тканей желудка морской звезды *Asterias rubens* L. как ответ на изменение условий содержания. Тр. ММБИ, 3(7): 55—60.

О ПРИНЦИПАХ КЛАССИФИКАЦИИ СТЕБЛЕЙ МОРСКИХ ЛИЛИЙ

О. С. Вялов

(Институт геологии и геохимии горючих ископаемых АН УССР, Львов)

Как известно, классификация морских лилий основана на особенностях строения чашечки. Вместе с тем, очень часто встречаются разнообразнейшие стебли, без чашечек, иногда образующие целые скопления. Невозможность, в большинстве случаев, их точного разделения делала стебли и отдельные членики бесполезными для стратиграфии. Поэтому

давно уже появились попытки создания специальной искусственной систематики члеников лилий с выделением только по морфологическим признакам формальных (искусственных) родов и других категорий — без связи с естественной классификацией по чашечкам. Установление определенных названий для тех или иных морфологических разностей сразу дало возможность судить об их распространении, возрастном положении и выявило статиграфическую ценность многих из них. В настоящее время многие форм-виды приобрели значение руководящих ископаемых, даже отдельные горизонты выделены по характерным для них членникам лилий.

Классификация члеников лилий строилась по различным признакам и очень отличалась у различных авторов. Первая классификация была предложена Муром (5). Она основывалась на двух главных признаках — форме сечения стебля и форме сечения центрального канала. Был выделен ряд комбинаций с названиями, определяющими форму сечения — *Cyclocyclopa*, *Cyclopentagonopa* и т. д. Сходную классификацию по тем же признакам и с названиями, введенными по тому же принципу, опубликовала в 1956 г. Р. С. Елтышева (3). Разница заключалась в том, что на первое место по значению она ставила сечение канала, а сечение самого стебля — на второе. Была введена таблица комбинаций сечений. Из 36 возможных комбинаций 16 были встречены в природе. «Родовые» названия имели следующий вид: *Pentagonopentagonalis*, *Hexagonocyclicus* и т. д.

Несколько раньше (1) докладчик выступил со схемой классификации, построенной на других принципах. Он показал, что характер сечения стебля может сильно варьировать не только в пределах одного рода, но и вида, а иногда даже у одного экземпляра (например, от округлого до пятиугольного). Поэтому сечению стебля в принципе нельзя придавать определяющего значения. В основу классификации — для выделения крупных групп — О. С. Вялов положил количество каналов, а затем — характер (рисунок) поверхности сочленения и сечения канала. Для того, чтобы различать родовые обозначения естественной классификации с окончанием *-crinus* и форм-роды искусственного деления стеблей, он предложил употреблять для них окончание — *-caulus* (стебель).

В СССР в те годы (1950—1958) только одна Р. С. Елтышева занималась изучением стеблей. Для О. С. Вялова это было лишь эпизодическое занятие в 1951—1953 гг., к которому он вернулся еще раз в 1969 г. (2). После того, как Р. С. Елтышева уже на большом материале практически показала ценность стеблей, в разных местах ряд молодых палеонтологов начал тоже собирать и обрабатывать ископаемые материалы и таким образом возникла целая группа учеников Р. С. Елтышевой, естественно первоначально целиком принявших ее классификацию «как более простую и легкую», по выражению одной из ее последовательниц. Обработке подверглись палеозойские стебли с Урала, Подолии, из Средней Азии, Казахстана, Сибирской платформы, Кузнецкого бассейна и др.

Взгляды автора формально не получили распространения, хотя очень скоро, занимаясь уже конкретным материалом, специалисты по стеблям криноидей тоже пришли к заключению о первостепенном значении характера поверхности сочленения. Дальнейшее выделение форм-родов и форм-семейств шло уже преимущественно на основе этого признака. Первоначальные обозначения, предложенные Муром, вообще не употреблялись. Обозначения Р. С. Елтышевой, не имевшие валидности, поскольку для них не были указаны типовые виды, также постепенно выходили из употребления. Сама она уже в 1957 г. описала сем. *Decacrinidae* (= *Decicaulidae* Vialov, 1953) с родом *Decacrinus*, не отвечавшим принятой ею системе. Новые роды выделялись

из состава родов и видов ее системы. Так, типовым видом рода *Mediocrinus* Stuk. является *Pentagonocyclicus medius* Yelt., рода *Medinecrinus* Stuk. — *Pentagonopentagonalis vitreus* Stuk., рода *Dwortosowaeocrinus* Stuk. — *Tetragonotetragonalis quadrihamatus* Yelt., *Squameocrinus* Stuk. — *Pentagonopentagonalis privus* Yelt., *Dentiferocrinus* Stuk. — *P. dentiferus* Yelt., *Particrinus* Stuk. — *P. partitus* Yelt., *Ramulicrinus* Stuk. — *P. multipartitus* Yelt. — и многие другие.

Снова вернувшись к вопросам классификации стеблей и не изменяя своих первоначальных названий, Мур вместе с Джеффердсом (6) разделил их на четыре группы: *Pentameri*, *Cyclici*, *Elliptici* и *Varii* (последняя включает все разнообразные стебли, не вошедшие в первые три). Кроме того, описано много новых родов с различным характером поверхности сочленения. Трудно уловить, какой признак был применен при выделении родов, а в названиях их, к сожалению, фигурирует смесь разнообразных окончаний, по которым трудно судить, к какому классу они принадлежат (*-pila*, *-rhachis*, *-nagma*, *-sterigma* и т. п.).

Общей схемы и принципов деления не существовало и новые роды и семейства описывались не по какой-либо единой системе, а по мере появления новых образцов с признаками, отличающими их от ранее установленных. В этом отношении только Г. А. Стукалиной (4) были выдвинуты определенные положения, взятые за основу общего деления. Придавая большое таксономическое значение симметрии и сегментации, она разделила все стебли на три группы *Quadrilaterata*, *Pentamerata* и *Asegmentata*. Эти принципы и сама схема заслуживают внимания и должны получить развитие, хотя и вызывают замечания. У представителей первых двух групп сегментация имеется только на ранних стадиях их развития — в раннем палеозое. В третью группу включаются формы с круглым и эллиптическим сечением — т. е. с разным характером симметрии. В схеме не находят места формы, лишенные симметрии, обладающие треугольной, билатеральной и радиальной симметрией. Следуя принципу, предложенному Г. А. Стукалиной, можно было бы дать такое деление: *Asymmetrata*, *Bilaterata*, *Trilaterata*, *Quadrilaterata*, *Pentamerata* и *Radiata*.

По мнению автора все стебли, имеющие один центральный канал (*Monocordalia*), делятся на четыре крупные группы (отряда) по характеру поверхности сочленения: 1) *Planocaulacea* — лишенные радиальной скульптуры. 2) *Fatinocaulacea* — с радиальной скульптурой. 3) *Tetracaulacea* — с четырехлопастным рисунком. 4) *Pentacaulacea* — с пентагональной скульптурой.* Дальнейшее подразделение на семейства производится по крупным различиям внутри общих типов скульптуры по схеме, уже опубликованной автором (1,2).

Важным, но очень дискуссионным является вопрос о номенклатуре стеблей. Нам кажется, что единицы выше вида в искусственной паратаксономической системе должны по самому характеру названий отличаться от единиц естественной классификации. Это может быть сделано либо путем введения иных окончаний (как предложил автор — *caulus* — стебель, вместо *crinus*), либо при помощи особого значка (например *col*, что значит *columna* — стебель, по предложению Г. А. Стукалиной). Второй способ не кажется нам удачным.

Можно провести следующую аналогию. При подразделении, также паратаксономическом, аптихов — крышечек аммонитов — различные их роды получают окончания *-aptychus*, им не даются «аммонитовые» окончания *-ceras* с добавлением значка *apt*. Введение в скобках значка

* В группу *Polycordalia* следует ввести новый отряд *Multicordata* и семейство *Forabilicaulidae* (типичный род *Forabilicaulis* gen. n. с типовым видом *Tetragonocyclicus multiforabilis* Dubatolova) с многочисленными периферическими каналами.

(col.), к тому же сходного с coll. (collection) в больших списках делает их громоздкими. Кроме того, между родовым и видовым названием не полагается помещать какие-либо обозначения кроме значков открытой номенклатуры.

Должен быть подвергнут обсуждению вопрос о том, следует ли вести описание и устанавливать виды и давать списки стеблей криноидей теперь уже только по одной — искусственной системе, или можно применять обе системы — искусственную, а там, где это возможно, — естественную, с теми родовыми (и видовыми) названиями, которые даны чашечкам.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вялов О. С. 1953. О классификации стебельков морских лилий. Тр. Львов. геол. общ., палеонт. серия, 2: 30—45.
2. Вялов О. С. 1909. Замечания о классификации стебельков морских лилий. Палеонт. сборник, 1(6): 31—39.
3. Елтышева Р. С. 1956. Стебли морских лилий и их классификация. Вестник Ленинградского ун-та, серия геол. и географ. 12: 40—46.
4. Стукалина Г. А. 1966. О принципах классификации стеблей древних морских лилий. Палеонт. жур., 3: 94—102.
5. Moore R. C. 1939. The use of fragmentary crinoidae remains in stratigraphic paleontology. Denison Univ. Bull. Sci. Lab. J., 33: 165—250.
6. Moore R. C. et Jeffords R. M. 1968. Classification and nomenclature of fossil crinoids based on studies of dissociated parts of their columns. Paleont. Contr. Univ. Kansas. 9(46): 1—86.

ОБ ИСКОПАЕМЫХ СЛЕДАХ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ИГЛОКОЖИХ

О. С. Вялов

(Институт геологии и геохимии горючих ископаемых АН УССР, Львов)

Ископаемых следов жизнедеятельности иглокожих мы знаем не так много, поэтому основной целью доклада является привлечь внимание палеонтологов вообще, а в первую очередь, конечно, занимающихся скелетными остатками иглокожих, к различным следам и проявлениям жизненных функций этих животных. При этом имеются в виду также и наблюдения над жизнью современных иглокожих и ознакомление с соответствующей литературой. В этом отношении большое значение может иметь подводное фотографирование, сильно развивающееся в последнее десятилетие. Сейчас фотографии морского дна получают практически на любых глубинах. На многочисленных подводных фотографиях можно видеть и разнообразные следы передвижения морских ежей, морских звезд и голотурий. Их следы на фотографиях были бы такими же проблематичными — современными биоглифами, как и многие нерасшифрованные ископаемые следы. Однако, в ряде случаев на фотографии вместе с дорожкой следов, оказывались и сами животные. Нам теперь известны разные типы современных следов, оставляемые морскими ежами — то передвигающимися как на ходулях при помощи игл, то прорывающими борозды в иллом дне. Может быть составлена серия изображений следов голотурий,двигающихся с помощью амбулакральных ножек тривиума или просто ползущих. Рисунки этих следов различны, но характерны для определенных систематических единиц. Они, как и изображения следов морских ежей, помогут и в ископаемом состоянии выделить среди множества других следов, в большинстве случаях еще не разгаданных, следы, оставленные иглокожими. Описанные в литературе ископаемые следы морских ежей представляют сделанные в приповерхностной части осадка галлерен или ровики, заполняющиеся сзади

отгребаемым осадком. Описываются образования, напоминающие следы ползания современных офиур.

В ископаемом состоянии указываются «следы лежания» морских звезд, известные под названием *Asteriacites*. Подобное же образование описано из нижнего кембрия Китая с преоккупированным названием *Cambraster*. Несомненно, некоторые морские ежи, подобно современным, обитали в выкопанных в грунте или высверленных в скалах норках, но ископаемых норок, которых можно было бы с уверенностью приписать ежам, мы не знаем.

Мы касались пока группы следов, оставляемых телом или конечностями животного, т. е. следов в обычном смысле этого слова, а также следов работы (сверления, норки, ходы). Все они в предложенной в 1972 г. автором классификации вошли в группу, названную *Vivichnia* (механически оставленные следы). Другая группа — это следы — остатки или признаки физиологической деятельности, жизненных отклонений — *Vivisignia*. Сюда входят следы размножения, питания, пищеварения, признаки различных аномалий, болезней, форм сожительства, прижизненных повреждений и, наконец, гибели. Можем отметить следы пищеварения — мелкие копролиты из отложений разного возраста, приписывавшиеся иглокожим и в частности голотуриям. Некоторые формы, сходные с фекалиями голотурий, описаны как *Aggregatella Elliotti*. Фекалии современных иглокожих описаны и изображены, частью по подводным фотографиям, в целом ряде работ. Особенно много изображений фекалий голотурий. Сравнение ископаемых остатков с современными важно для установления их природы.

Известно много примеров поражения морских лилий паразитами и возникновения у них патологических цист. В качестве паразитов называются главным образом черви *Myzostomidae*. В качестве примера можно назвать следы, получившие наименование *Myzostomites*, а также *Schizoproboscina ivanovi* Jakovlev на карбоновой лилии *Cronocrinus simplex*. О паразитизме *Protomyzostomum* писал еще в 1914 г. Д. М. Федотов. Чрезвычайно эффектные прикорневые образования, по форме напоминающие помидор и называемые лоболитами, некоторыми авторами также рассматривались как патологические цисты. Однако преобладает мнение, что это воздухоносный плавательный аппарат, способствующий планктонному образу жизни.

Описываются следы другой формы сожительства — комменсализма гастропод (сем. *Capulidae*), поселяющихся на брюшной стороне чашечек и питающихся экскрементами криноидей. При этом на чашечке остаются иногда следы прикрепления и даже роста моллюска. Иногда бывают случаи, что моллюск перекрывает анальное и ротовое отверстия лилии, что ведет к ее гибели. Это явление близко к тому, что докладчик назвал иммурацией или погребением заживо.

Прижизненные залеченные повреждения у морских ежей бывают либо механические (например, под действием волн), либо вызванные неудавшимися нападениями врагов, в частности ракообразных. В качестве паразитов, поселяющихся в иглах ежей, называется брюхоногий моллюск *Mucronalia*, но упоминаются также и черви *Myzostomum*. Встречающиеся аномалии в строении морских ежей заключаются в неправильном развитии одного из петалоидов, наличии только четырех или, наоборот, шести петалоидов, резком искривлении панциря. Причины таких аномалий, имеющих и у современных форм, не были установлены.

Когда мы говорим о признаках гибели, мы имеем в виду не естественную смерть, свидетельством которой служит каждый найденный экземпляр, а именно особые ее случаи.

Различаются случаи гибели от врагов (с целью питания), от повреждений, от природных бедствий и др. Однако, прямых ископаемых свидетельств гибели мы почти не знаем. Основными врагами морских

ежей являются морские звезды. Вероятно, и в прошлые периоды они тоже охотились на ежей. Вряд ли было много врагов у морских лилий (кроме паразитов), так как они не представляли большого интереса в качестве пищи. Однако остатки криноидей обнаружены в желудках аммонитов.

Докладчиком в 1966 г. было описано явление погребения заживо или иммурации. Упоминавшееся перекрывание чашечки лилии — брюхоногим моллюском могло привести и приводило, очевидно, к гибели путем иммурации. Морские ежи-сверлильщики, обитавшие в высверленных норках и расширявшие ее по мере роста, уже не могли покинуть норку через маленькое входное отверстие и становились анахоретами. Если в случае такого самозамурования входное отверстие закрывалось другими животными или литотамниями и др., животное в норке оказывалось замурованным, погребенным заживо и погибало.

ОБ ОРДОВИКСКИХ ИГЛОКОЖИХ БАЛТИЙСКОЙ ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ

В. А. Гинда

(Институт геологии и геохимии горючих ископаемых АН УССР, Львов)

К Балтийской палеобиогеографической области в ордовике относится территория Южной Норвегии, Швеции, Прибалтики и условно острова Вайгач и Новая Земля и Урал. К этой же области мы относим также территорию Брестской впадины и Волынского поднятия, ордовикские отложения которых по литологическому составу и фаунистическим комплексам принадлежат к эстонско-литовской фациальной зоне Балтийского ордовикского бассейна.

Богатая ордовикская фауна рассматриваемой палеобиогеографической области приурочена к карбонатным отложениям. Судя по ископаемым остаткам, в ней значительный процент принадлежал иглокожим. Они населяли мелководные, нередко прибрежные, районы большого эпиконтинентального бассейна. Одной из характерных особенностей иглокожих является наличие высокого процента эндемичных форм. На протяжении ордовикского периода здесь существовали почти все группы *Pelmatozoa* (карпоидеи, текоидеи, цистоидеи, эокриноидеи, паракриноидеи и криноидеи).

Наибольшим разнообразием и численностью отличаются цистоидеи (1) и криноидеи (2, 3). В отложениях ордовика некоторых районов Балтийской области остатки цистоидей были породообразующими (эхиносферитовые, гемикосмитовые известняки). Очень разнообразны в систематическом отношении цистоидеи. Среди них насчитывается около 11 семейств и 18 родов, из которых более 55% эндемичных форм. Эта группа прежде всего может быть использована для палеобиогеографического анализа. Почти повсеместно были распространены криноидеи, представленные в основном разрозненными члениками стеблей.

Среди ордовикских *Eleutherozoa* встречены представители четырех групп: официстий, морских звезд, морских ежей и голотурий. Официстии представлены одним родом *Volchovia* Necker, а морские звезды — неопределенными изолированными фрагментами скелетов (пластинками рук, крючками и шипами). Особого внимания заслуживают находки древних морских ежей рода *Bothriocidaris* Eichw. (4). Все четыре известных его вида, распространенные в среднем и верхнем ордовике Ленинградской области и Эстонии, являются эндемичными. Остатки голотурий обнаружены сравнительно недавно: в нижней части среднего ордовика Волыни найдены ситообразные склериты двух видов рода *Thuroholia* Gut., известного из среднего ордовика Северной Америки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Геккер Р. Ф. 1923. Эхиносферы русского силура. Тр. Геол. и Минер. Музея Росс. Акад. Наук, 4(1), Петроград: 1—63.
2. Елтышева Р. С. 1964. Стебли ордовикских морских лилий Прибалтики (нижний ордовик). Вопросы палеонтологии, IV. Изд. Ленинградского ун-та: 59—81.
3. Елтышева Р. С. 1966. Стебли ордовикских морских лилий Прибалтики (средний ордовик). Вопросы палеонтологии, V. Изд. Ленинградского ун-та: 53—70.
4. Мянниль Р. М. 1962. Таксономия и морфология рода *Bothriocidaridaris* (*Echinoidea*). Тр. Инст. геол. АН Эст. ССР, 9, Таллин: 143—190.

ИГЛОКОЖИЕ В ПРИБРЕЖНЫХ БИОЦЕНОЗАХ МОРЯ ДЕЙВИСА (АНТАРКТИКА)

Е. Н. Грузов

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

Материалом доклада служат наблюдения и сборы, произведенные в 11-й, 13-й и, главным образом, 16-й Советских Антарктических экспедициях на архипелаге Хасуэлл.

Иглокожие богато представлены практически во всех верхних биоценозах моря Дейвиса. Предварительный список включает следующие виды (голотурии, за исключением *Cucumaria spatha* Cherbonnier (опр. З. И. Барановой) остались необработанными).

Asteroidea: *Acodontaster capitatus* (Koehler), *A. conspicuis* (Koehler), *A. hodgsoni* f. *hodgsoni* (Bell), *Bathybiaster loripes obesus* (Sladen), *Cuenotaster involutus* (Koehler), *Diplasterias brucei* (Koehler), *Henricia smilax* (Koehler), *Leptychaster magnificus* (Koehler), *Lysasterias digitata* Clark, *L. sp.*, *Odontaster meridionalis* (Smith), *O. validus* Koehler, *Perknaster sp.*, *Porania antarctica* Smith. *Ophiuroidea*¹: *Astrotoma agassizii* Lyman, *Ophiacantha antarctica* Koehler, *Ophioceras incipiens* Koehler, *Ophiosparte gigas* Koehler, *Ophiosteira echinulata* Koehler, *Ophiuroglypha carinifera* (Koehler), *Ophiurolepis brevissima* Mortensen, *O. marteni* (Studer), *O. gelida* (Koehler). *Echinoidea*: *Abatus curvidens* Mortensen, *A. elongatus* (Koehler), *A. nimrodi* (Koehler), *Sterechinus neumayeri* (Meissner). *Crinoidea*: *Promachocrinus kerguelensis* Carpenter.

Общее число видов иглокожих (вместе с голотуриями) приближается к сорока. Многие виды обладают большой численностью и по биомассе оказываются доминирующими в ряде биоценозов.

Данные, приведенные в таблице, показывают, что из семи важнейших биоценозов в трех руководящие виды — морские звезды (*Odontaster validus*), ежи (*Sterechinus neumayeri*) и голотурии (*Cucumaria spatha*). В трех из оставшихся биоценозов общая биомасса иглокожих достаточно велика как в абсолютном, так и в процентном отношении и лишь в самом верхнем, вообще крайне бедном сообществе иглокожие практически отсутствуют.

Перечисленные руководящие виды оказываются хорошими индикаторами условий существования фауны и знание их экологии позволяет судить о специфике основных сообществ. Это тем более справедливо, что иглокожие занимают все основные трофические ниши: хищники (*Odontaster*, *Acodontaster*, *Cuenotaster* и др.), детритофаги (*Sterechinus*, ряд офиур) и планктонофаги (большинство голотурий, некоторые офиуры).

Odontaster validus — руководящий вид двух биоценозов в зоне 3—15 м. Широко распространен по всему шельфу Антарктиды от поверхности до глубины 653 м. Количественные данные, полученные нами,

¹ Офиуры определены И. С. Смирновым. В список включены также офиуры центральных частей моря Дейвиса.

Биомасса иглокожих в прибрежных биоценозах моря Дейвиса

Биоценозы	Средняя биомасса г/м ²						
	<i>Diatomea</i> + <i>Amphipoda</i> + <i>Tanaidacea</i> 0—5 м	<i>Diatomea</i> + <i>Odontaster</i> - <i>tubularia</i> 3—8 м	<i>Sterechinus neumayeri</i> + <i>Odontaster validus</i> 5—15 м	<i>Eunephthia</i> sp. 10—30 м	<i>Cucumaria spatha</i> 25—40 м	<i>Oswaldella antarctica</i> 25—40 м	<i>Spongia</i> + <i>Ascidia</i> глубже 40 м
<i>Sterechinus neumayeri</i>	0	0	300	320	450	250	170
<i>Odontaster validus</i>	0	10	60	80	0	36	0
<i>Cucumaria spatha</i>	0	0	0	100	3200	0	580
Всех иглокожих	0	10	390	500	5000	460	870
Всего зообентоса	3	20	500	1400	5500	1200	5000
% иглокожих от общей био- массы зообентоса	0	50	70	40	90	40	20

свидетельствуют о массовом развитии вида только в сравнительно узкой зоне 3—40 м, с максимумом на 20—30 м; глубже 40 м биомасса практически равна нулю. Склонен образовывать агрегации из 4—15 особей, наползающих друг на друга. Под подобными кучами часто находится дохлая рыба. По-видимому, всеяден. Наиболее часто в вывернутых желудках встречаются остатки морских ежей, многочисленны находки звезд с вывернутыми желудками на тубуляриях, причем в пищу, по-видимому, идут и гидроиды и обрастающие их диатомовые. За исключением поверхностной зоны вид не обнаруживает заметных колебаний численности и изменений поведения в зависимости от сезона года.

Sterechinus neumayeri — руководящий вид биоценоза на глубине 5—15 м. Распространен вокруг всей Антарктиды на глубинах 3—640 м. Начиная с 5 м вплоть до максимальных изученных нами глубин 50 м вид сохраняет высокую и сравнительно стабильную биомассу. Питается детритом. Встречается главным образом на скалистых грунтах. Ниже зоны образования донного льда не заметно существенных сезонных изменений в экологии вида.

Cucumaria spatha — руководящий вид в соответствующем биоценозе на глубине 25—40 м. Обитает на Антарктическом полуострове и в море Дейвиса (наши сборы) на глубинах 16—250 м на каменистых грунтах. Биомасса достигает максимума на 30—40 м, резко снижается в более мелководной зоне (не встречен нами выше 25 м) и постепенно в сторону больших глубин. Типичный планктонофаг. В течение лета с начала цветения воды (декабрь) интенсивно питается, захватывая добычу широко раскинутыми щупальцами. Зимой в течение восьми месяцев тягивает щупальцы, теряет тургор и пребывает в состоянии диапаузы.

При анализе особенностей вертикального распределения следует иметь в виду, что в условиях Антарктиды температура практически неизменна во всем столбе воды от поверхности до 200 м и не может оказаться лимитирующим фактором. Столь же стабильны и другие гидрологические показатели. Исключение составляют световой фактор и лед, как в виде сплошного покрова, так и в виде внутриводного и донного льда. Припай к концу зимы имеет толщину около 2 м, а у берегов продавливается до 3—10 м. Донный лед опускается до 12—15 м. В соответствии с этим в вертикальном распределении животных существуют две критические зоны: первая — от поверхности до нижнего слоя

припая, вторая — от этой границы до нижней зоны образования донного льда.

Первая зона оказывается непреодолимой для иглокожих. Зона образования донного льда, напротив того, заселена звездами *Odontaster validus* и ежами *Sterechinus neumayeri*, хотя оказывается непреодолимой для многих других видов. Однако условия существования звезд и ежей в рассматриваемой зоне резко отличаются от таковых на остальной части ареала. В сентябре — октябре донный лед отрывает вмерзших в него животных от грунта и выносит их под припай. В этом «ледяном плену» звезды и ежи остаются живыми до начала таяния припая (декабрь — январь), после чего падают назад на дно. Отсутствие ощутимого скачка биомассы при переходе через данную критическую зону свидетельствует о хорошей приспособленности этих видов к неблагоприятному воздействию донного льда.

Что касается голотурий, то объяснить их зональное распространение воздействием каких-либо абиотических факторов не представляется возможным и, по-видимому, оно вызвано конкурентными отношениями с другими планктонофагами. Характерно, что мелкие *Dendrochirotia* поселяются преимущественно в верхних ярусах соотвествующих сообществ, что свидетельствует об острой борьбе за пищевые ресурсы.

ГИБРИДНЫЕ ЛИЧИНКИ МОРСКИХ ЕЖЕЙ РОДА *STRONGYLOCENTROTUS*

В. В. Евдокимов и Г. А. Крючкова

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Данных о нахождении в планктоне личинок, строение которых представляло бы промежуточную форму между двумя родственными видами, нет. Однако Хагстрем и Леннинг (2) описывают популяцию ежей, которую они относят к роду *Echinus*, считая ее гибридной, возникшей в результате естественной гибридизации *E. acutus* Lamarck и *E. miliaris* Müller. Ими же в лаборатории были получены гибридные личинки при скрещивании указанных видов.

В Японском море обитают три вида морских ежей рода *Strongylocentrotus*. Нами была сделана попытка получения гибридных личинок при скрещивании *S. nudus* Agassiz и *S. intermedius* Agassiz — двух видов, наиболее распространенных в заливе Петра Великого.

Зимой и осенью зрелые половые клетки были получены по методу Мотавкина и Евдокимова (1). Летом опыты ставились с половыми клетками, взятыми от животных в период их естественного размножения. После оплодотворения развитие прослеживалось до плутеуса I стадии. Зародыши и личинки развивались в колбах объемом 1 л и в кристаллизаторах объемом 150—250 мл при температуре +22—24°С.

Были получены реципрокные межвидовые гибриды, развитие которых сравнивалось с развитием родительских форм. Развитие гибридных зародышей в обоих случаях скрещивания до стадии средней гаструлы ничем не отличалось от родительских. Закладка первичных спикул личиночного скелета у гибридов на стадии поздней гаструлы в обоих случаях шла по типу *S. intermedius*. Развившиеся гибридные плутеусы были крупнее родительских и имели существенные отличия в строении личиночного скелета. Необходимо отметить различия в соединении базальных игл личинок, полученных летом (при использовании половых продуктов животных, готовых к нересту) и зимой (при искусственной стимуляции созревания гамет). Летом, когда шло нормальное размножение ежей обоих видов, личинки, полученные в результате скрещива-

ния, отставали в развитии от личинок исходных видов. Среди гибридных культур наблюдался довольно высокий процент личинок, у которых были нарушения в закладке игл. Такие экземпляры погибли при переходе диплеврулы в личинку I стадии. Те же личинки, развитие которых шло относительно нормально, доходили только до конца I стадии. При этом у них были выявлены следующие дефекты развития. У гибридов *S. nudus* самка $\times$ *S. intermedius* самец базальные иглы имели вытянутую, заостренную на дистальном конце форму, без характерных для личинок *S. nudus* выростов, образующих замок. Вторично базальные иглы у имеющих их экземпляров были недоразвиты. У гибридов *S. intermedius* самка $\times$ *S. nudus* самец базальные иглы теряли свойственную *S. intermedius* булавовидную форму. Эти иглы, как в первом случае, становились тонкими, с заостренными концами, которые у некоторых личинок раздваивались. Кроме того, появлялись короткие вторично базальные иглы, которые в норме отсутствуют у *S. intermedius*.

В зимних опытах процент личинок, погибших при переходе диплеврулы в плутеус был ниже. Скорость развития была одинакова как для гибридов, так и для родительских видов. Гибридные личинки в обоих случаях скрещивания отличались от летних отсутствием вторично базальных игл. Базальные иглы, равномерно утолщенные по всей длине, на дистальном конце имели несколько крупных выростов. Выросты были направлены не во внутрь личинки, что дало бы возможность образовать соединение, подобное *S. nudus*, а наружу. При этом у гибридов *S. nudus* самка $\times$ *S. intermedius* самец иногда наблюдалось соединение базальных игл перемычкой чуть выше места образования выростов. У гибридных плутеусов ни летом, ни зимой не развивалась третья и четвертая пара рук, а по прошествии 20—30 дней зимой и 5—7 дней летом наблюдалась их гибель.

Личиночный скелет *S. nudus* значительно отличается от *S. intermedius* (3). Невозможность промежуточных форм скелета у гибридов, связанная, вероятно, со специфичностью плутеуса родительских особей, приводит к остановке развития гибридов, т. е. развивается только плутеус I стадии.

Можно сделать вывод, что естественная гибридизация *S. nudus* и *S. intermedius*, которая может быть спровоцирована совместным обитанием и перекрещивающимися сроками нереста, не приводит к формированию молодых особей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Мотавкин П. А. и Евдокимов В. В. 1975. Получение у морского ежа в искусственных условиях зрелых половых клеток и их функциональная характеристика. Биология моря. 1: 58—67.
2. Hagström B. E. a. Lønning I. 1961. Morphological and experimental studies at the genus *Echinus*. Sarsia, 4: 28—31.
3. Kawamura K. 1970. On the development of the planktonic larvae of Japanese sea urchins. *Strongylocentrotus intermedius* and *S. nudus*. Sci. Rep. Hokk. Fish. exp. Sta., 12: 25—32.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ МОРСКИХ ЛИЛИЙ

Р. С. Елтышева

(Ленинградский государственный университет, Ленинград)

Все морские организмы по области их обитания делятся С. А. Зерновым (1) на пелагические и бентосные. К бентосным организмам относится большинство криноидей, и их, подобно брахиоподам разделенным Е. А. Ивановой (2) на группы в зависимости от более узкого характера адаптации, можно также разделить на несколько групп.

В группы объединяются криноидеи по общности места обитания и образа жизни — т. н. экологические типы по Ивановой (3).

Классификация морских организмов по экологическим типам, предложенная С. А. Зерновым и несколько видоизмененная Е. А. Ивановой вполне может быть применена к криноидеям.

Морские лилии подразделяются на бентосные и пелагические. Среди бентосных морских лилий можно выделить такие экологические типы: неподвижно прикрепленные, подвижно прикрепленные, свободнолежащие, передвигающиеся. Среди пелагических морских лилий тип — пассивно парящие.

Особенности прикрепления морских лилий к субстрату являются главными в направлении приспособления группы.

Морские лилии на основании их морфологии и условий обитания можно отнести к следующим экологическим типам.

Прирастающий тип — криноидеи крепко прирастают своими корнями или основанием чашечки к субстрату.

Якорный (подвижно прикрепленный) тип — криноидеи подвижно закрепляются особым расширением дистальной части стебля.

Свободнолежащий тип — криноидеи свободно лежат на поверхности илистого грунта.

Передвигающийся тип (бродячие по дну) — криноидеи, передвигающиеся по дну и временно закрепляющиеся.

Пассивно-передвигающийся тип — криноидеи, парящие в толще воды, передвигающиеся течениями.

Характеристика экологических типов морских лилий

Экологический тип прирастающих криноидей. По характеру прикрепления среди криноидей этого типа выделяются три подтипа. Криноидеи, прирастающие основанием чашечки (*Brachypus*, *Cyathidum*, *Holopus*). Криноидеи, прирастающие дисковидными корнями (*Dianthicoeloma*, *Cupressocrinites*, *Ammonicrinus*, *Heterocrinus*, *Hypocrinidae* и возможно все цистоидеи). Дисковидные корни, как средство приспособления к твердому, устойчивому прикреплению на плотном субстрате, в подвижных водах. Криноидеи, прирастающие разветвленным (усиковыми) корневидным образованием (*Crotalocrinites*, *Platycrinites*, *Dictenocrinus*, *Eucalyptocrinus*, *Cyrtocrinus*, *Rhizocrinus*). Ветвистые корни как приспособление к не очень устойчивому прикреплению, к обитанию на довольно рыхлом субстрате, в сравнительно спокойных водах.

Экологический тип якорных (подвижно прикрепленных) криноидей. Дистальный конец стеблей имеет особое якоревидное образование (*Ancyrocrinus*), или дистальный конец заметно сужен, заострен (*Brachiocrinus*) или закручивающийся вокруг субстрата (*Eifelocrinus*), или крючкообразно загнут (*Tchunkocrinus*). Подобные корневые образования служили временным, возможно, постоянным закреплением на слабоилистых грунтах, переносились течением.

Экологический тип свободнолежащих криноидей. Стебли билатеральные, сворачивающиеся в спираль, несут большое количество цирр, при помощи которых удерживались на поверхности илистых осадков (*Myelodactylus*, *Camptocrinus*, *Stomiocrinus*) или покоились чашечкой на мягком грунте (*Unitocrinus*, *Marsupitocrinus*). Обитали на илистых грунтах, при слабом течении или отсутствии течений.

Экологический тип передвигающихся по дну криноидей. Бесстебельчатые криноидеи передвигаются по морскому дну и в толще воды при помощи рук. Закрепляются на субстрате много-

численными циррами, отходящими от центродорзальной таблички (отряд *Comatulida*).

Экологический тип криноидей, передвигающихся в воде. Планктонные криноидеи, пассивно парящие в воде, передвигающиеся течением. В толще воды поддерживаются с помощью особого образования (лоболит), находящегося на дистальном конце стебля (*Scyphocrinites*), или удерживаются благодаря присутствию многочисленных, своеобразно устроенных пиннул (*Saccosoma*).

Отнесение некоторых криноидей к определенному экологическому типу не вызывает сомнений, но есть криноидеи, у которых образ жизни не ясен или у исследователей нет единого мнения. Утверждать трудно, но делать предположения необходимо.

ЛИТЕРАТУРА

1. Зернов С. А. 1949. Общая гидробиология. Биомедгиз, М. — Л.: 47—57.
2. Иванова Е. А. 1949. Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. Тр. Палеонт. инст., 21: 1—144.
3. Иванова Е. А. 1962. Экология и развитие брахиопод силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов. Тр. Палеонт. инст., 88: 1—152.

СОДЕРЖАНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ИГЛОКОЖИХ ЯПОНСКОГО И БАРЕНЦЕВА МОРЕЙ И ЕГО СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ

С. М. Заярная

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Органическое вещество в тканях иглокожих часто составляет лишь небольшую часть веса скелетных элементов, а его определение представляет методические трудности. Были выбраны оптимальные условия измерения содержания органического вещества методом бихроматного окисления на основании экспериментов с модельным веществом, представлявшим смесь углекислого кальция, хлористого натрия и органического вещества в соотношениях сходных с сухими тканями иглокожих. Результаты выражены в условном органическом веществе с калорийностью 5,6 ккал/г. Ошибка измерений (3%) составляет незначительную часть биологической вариации и ее влияние на конечные результаты мало.

Определяли содержание органического вещества в тканях морских ежей из Баренцева моря (*Strongylocentrotus droebachiensis* Müller) и Японского моря (*S. intermedius* Agassiz, *S. nudus* Agassiz, *Scaphechinus mirabilis* Agassiz) и морских звезд из Японского моря (*Patiria pectinifera* Müller et Troschel). Пробы были собраны в различные сезоны года, средний размер пробы составлял 50—100 особей с максимально возможным интервалом весов. Полученные данные в большинстве случаев удовлетворительно аппроксимировались линейной функцией. В некоторых случаях была получена статистически достоверная зависимость содержания органического вещества от веса особи и сроков наблюдений (см. таблицу).

Наибольшее содержание органического вещества обычно наблюдается в половозрелых животных незадолго до сезона размножения, его накопление продолжается несколько месяцев. Сезонные изменения содержания органики в неполовозрелых особях или в популяциях, населяющих неблагоприятные для жизни участки биотопа, выражены значительно слабее. Величины содержания органического вещества и калорийности, отнесенные к определенному размеру животных, при внесении

Содержание (y) органического вещества в % как функция (x) сухого веса животного в г ($y=a+bx$) для различных иглокожих

a — свободный член, b — коэффициент регрессии, r — коэффициент корреляции между x и y

Вид	Срок	Температура	Глубина	a	b	r
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	февраль	2,5	3—15	6,33	0,265	0,85
<i>S. intermedius</i>	февраль	2,5	25—30	1,21	0,321	0,59 ¹
»	октябрь	13	1—3	7,74	—0,103	—0,54 ²
<i>S. nudus</i>	апрель	5,5	5—6	13,82	0,035	0,11
»	октябрь	12	5—6	7,94	0,058	0,48
<i>Patiria pectinifera</i>	апрель	5,5	5—6	10,98	0,018	0,18 ²
»	март	1,3	5—10	16,13	—0,041	—0,08 ²
»	апрель	5,5	3—5	12,92	0,458	0,86
»	август	21	3—5	10,78	0,463	0,69
<i>Scaphechinus mirabilis</i>	февраль	1,3	6	4,83	—0,045	—0,45 ²
	май	5,8	6	6,96	—0,103	—0,66

¹ Линейное приближение непригодно.

² статистически незначим.

ряда необходимых поправок, можно использовать для оценки генеративной продукции популяций, которая для некоторых приведенных видов достаточно велика и превосходит ростовую продукцию.

МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ ШЕЛЬФА КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

В. В. Карпенко

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Фауна морских звезд шельфа Курильских островов представлена 80 видами и подвидами, относящимися к 21 роду, 9 семействам и 3 отрядам. Семь видов и один подвид, включая два вида и один подвид новые для науки, отмечены нами в данном районе впервые.

В результате сравнения состава морских звезд различных участков Курильских островов по Престону (4) оказалось, что наиболее сильно по составу отличаются фауны шельфов южных (Малая Курильская дуга и о. Кунашир) островов, с одной стороны, средних и северных Курильских островов — с другой ($z=0,7$). Это объясняется принадлежностью этих регионов к различным биогеографическим подобластям (2). Фауна охотоморского побережья о-ва Итуруп сходна с фауной южных Курильских островов ($z=0$), хотя и сильно обеднена и довольно резко отличается от фауны средних и северных Курильских островов ($z=0,81$). В связи с этим фактом фауну морских звезд, обитающих на шельфах южных Курильских островов и охотоморском побережье о-ва Итуруп, можно рассматривать как относящуюся к единому биогеографическому региону. Фауна тихоокеанского побережья о-ва Итуруп примерно одинаково отличается от фауны средних и северных Курильских островов ($z=0,59$) и от южных Курильских островов ($z=0,54$). Это позволяет рассматривать фауну шельфа тихоокеанского побережья о-ва Итуруп как переходную между фаунами шельфов средних и северных Курильских островов с одной стороны и южных Курильских островов с другой.

Анализ географического распространения морских звезд дает возможность выделить в районе исследования 6 биогеографических групп видов. Терминология, применяемая нами при биогеографической характеристике видов, соответствует общепринятой у советских гидробиологов (1, 3).

- I. Бореально-арктические виды (11 видов).
- II. Тихоокеанские высокобореальные виды (17 видов).
- III. Тихоокеанские широкобореальные виды (31 вид).
- IV. Амфибореальные виды (2 вида): *Pseudarchaster parelii* (Düben et Kogen), *Leptychaster arcticus microplax* Djakonov.
- V. Приазиатские низкобореальные виды (16 видов).
- VI. Субтропическо-низкобореальные виды (2 вида): *Patiria pectinifera* (Müller et Troschel), *Distolasterias nipon* (Döderlein).

Широкобореальные виды составляют основу фауны почти на всех островах. Так, на Кунашире их 40%, на Шикотане — 42,8, на Итуруп — 50, на Уруп — 46,6, на Симушире — 26,3 и на Парамушире — 50.

Количество холодноводных видов (высокобореальных и бореально-арктических) закономерно увеличивается с юга на север до о-ва Симушир включительно. На Кунашире их 16%, на Шикотане — 17,2, на западном берегу Итурупа — 18,2, на восточном берегу этого острова — 25, на Уруп — 53,3, на Симушире — 73,6. На Парамушире количество холодноводных видов вновь уменьшается до 47,9%.

Низкобореальные виды на южных Курильских островах составляют 38,6% всей фауны. На побережье о-ва Итуруп их количество снижается до 23,5%, на средних Курильских островах низкобореальные виды отсутствуют и только на о-ве Парамушир найден один подвид этой группы — 2%.

Наиболее теплолюбивые субтропическо-низкобореальные виды обитают преимущественно на о-ве Кунашир, что составляет 8% от всей фауны этого острова, и лишь *Patiria pectinifera* встречается на охотоморском побережье о-ва Итуруп.

Биогеографический состав фауны морских звезд различных районов Курильских островов

Острова	К-во видов	I	II	III	IV	V	VI	Тепло-водные виды	Холодно-водные виды
Южные	39	5	—	15	2	15	2	17	5
		12,8	—	38,4	5,1	38,6	5,1	43,7	12,8
Итуруп	34	5	3	15	2	8	1	9	8
		14,8	8,8	44,1	5,8	23,5	2,9	26,4	23,5
Северные	55	10	17	26	1	1	—	1	27
		18,1	30,9	47,3	1,8	1,8	—	1,8	49

Примечание: Римскими цифрами в таблице обозначены перечисленные выше зоогеографические категории, цифры в числителе означают количество видов, в знаменателе указан процент к фауне района.

Как видно из таблицы, основу фауны морских звезд шельфа южных Курильских островов составляет тепловодный комплекс видов (низкобореальные и субтропическо-низкобореальные), на долю которых приходится 43,7% от общего числа видов. На шельфах северных и средних островов резко преобладают холодноводные (49%) и эвритермные широкобореальные виды (47,3%), представленные примерно поровну, и лишь 1,8% составляют тепловодные элементы. О промежуточном положении фауны шельфа о-ва Итуруп свидетельствует ее биогеографическая структура (см. таблицу). На охотоморском побережье этого острова 54,5% тепловодных видов и лишь 18,2% холодноводных. Фауна тихоокеанского побережья содержит 17,8% низкобореальных и около 25% холодноводных видов, а основная часть (57,2%) приходится на широкобореальные виды.

Таким образом, выделенные районы Курильских островов существенно отличаются друг от друга по биогеографическому составу фауны морских звезд, что, очевидно, связано с различными гидрологическими условиями обитания у этих островов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кусакин О. Г. 1970. Биогеографическое районирование осушной зоны Курильских островов. В сб.: Биологические ресурсы острова Сахалин и Курильских островов. Владивосток: 279—286.
2. Кусакин О. Г. 1974. Фауна и экология равноногих ракообразных (*Crustacea, Isopoda*) литорали Курильских островов. В сб.: Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск: 227—275.
3. Скарлато О. А., Голиков А. Н., Василенко С. В., Цветкова Н. Л., Грузов Е. Н. и Несис К. Н. 1967. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посыет (Японское море). Исслед. фауны морей, 5(13), М.—Л.: 5—61.
4. Preston F. W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology, 43(3): 410—432.

ГОНАДЫ ИГЛОКОЖИХ: КЛЕТКИ И ФУНКЦИИ

В. Л. Касьянов

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

В 100-летней истории исследования гонад иглокожих следует отметить работы Людвига (8), Хаманна (5), Коллери (2), Теннета и Ито (11), Танака (10), Фудзи (4), Холланда и Гиза (6), Пирса (9), Булутяна (1), Делава (3), Канатани и Сиран (7). Благодаря исследованиям многих авторов относительно хорошо изучены строение и функции гонад морских ежей и морских звезд. Однако очень мало известно о гонадах голотурий и, особенно, офиур и морских лилий, что ведет к некоторой спекулятивности при общей характеристике клеточного состава и функций половых желез иглокожих.

Судя по литературным и, отчасти, собственным данным в половой железе иглокожих (в работе не рассматриваются стенка гонады и половые протоки) присутствуют следующие специализированные клетки: гаметы на различных стадиях гаметогенеза, фолликулярные клетки, вспомогательные клетки, а также целомоциты, заселяющие гонаду во время резорбции невыметанных гамет.

В гонадах иглокожих отмечены оогонияльные и сперматогонияльные деления, которым, вероятно, предшествует миграция гониев. Об источнике миграции существуют противоречивые суждения.

Как у большинства животных во всех классах иглокожих процесс сперматогенеза проходит полностью в семенниках, приводя к формированию типичных спермиев. В ооцитах морских звезд, голотурий и офиур деления созревания завершаются после овуляции и оплодотворения. В яичниках морских ежей и морских лилий оогенез проходит полностью — у этих животных во время нереста в воду выходят завершившие деления созревания яйцеклетки, что встречается в животном мире очень редко.

Фолликулярные клетки, окружающие ооциты, обнаружены у большинства иглокожих, они не обнаружены у правильных и спатангоидных морских ежей, а также у морских лилий. На морских звездах и, в меньшей степени, на голотуриях, показано, что из фолликулярных клеток под воздействием нейросекрета, выделяемого в период нереста клетками эктоневральной нервной системы, выходит 1-метиладенин, индуцирующий созревание ооцитов и сперматоцитов. На основании косвенных данных можно предположить действие 1-метиладенина и на другие клетки гонады и ее стенки.

Очень изменчивые морфологически вспомогательные клетки присутствуют в гонадах всех иглокожих; особенно велик объем, занимаемый ими, в гонадах морских ежей. Многочисленные данные говорят об участии вспомогательных клеток в питании гамет. У морских ежей (в отличие от морских звезд и голотурий) питательные вещества, со-

держатся во вспомогательных клетках, расходуются также и при голодании животного.

По некоторым данным после нереста в гонаду входят целоциты, резорбирующие невыметанные гаметы.

Известно, что гонады морских ежей и морских звезд вырабатывают эстрогены и прогестерон, однако неясно, какие клетки участвуют в этом процессе. На морских звездах показано, что феромоны, способствующие образованию нерестовых скоплений, также продуцируются клетками гонады (не гаметами).

В целом, несмотря на фрагментарность сведений можно сделать вывод, что половые железы иглокожих обеспечивают нормальное прохождение гаметогенеза, вырабатывают гормоны, регулирующие нерест и половое поведение, а также могут служить депо питательных веществ для всего организма.

ЛИТЕРАТУРА

1. Booloofian R. A. 1966. Reproductive physiology in: Physiology of Echinodermata. Wiley. N.-Y.: 561—614.
2. Caullery M. 1925. Sur la structure et le fonctionnement des gonades chez les echinides. Trav. Stat. Zool. Wimereux. 9: 21—35.
3. Delavault R. 1966. Determination of sex. in: Physiology of Echinodermata. Wiley. N.-Y.: 615—638.
4. Fuji A. 1960. Studies on the biology of the sea urchin. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 11(2): 21—35.
5. Hamann O. 1877. Die wandernden Urkeimzellen und ihre Reifungsstätten bei den Echinodermen. Zeit. wiss. Zool. 46: 80—98.
6. Holland N. D. a. Giese A. C. 1965. An autoradiographic investigation of the gonads of the purple sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*). Biol. Bull. 128: 241—258.
7. Kanatani H. a. Shirai H. 1970. Mechanism of starfish spawning. Devel. Growth. Differ. 12(2): 119—140.
8. Ludwig H. 1877. Beitrage zur Anatomie der Crinoiden. Zeit. wiss. Zool. 28: 255—353.
9. Pears J. S. 1965. Reproductive periodicities in several contrasting populations of *Odontaster validus* Koehler, a common antarctic asteroid. Biol. Antarct. Seas. 2(5): 39—85.
10. Tanaka Y. 1958. Seasonal changes occurring in the gonadas of *Stichopus japonicus*. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 9(1): 29—36.
11. Tennent D. H. a. Ito T. 1941. A study of the oogenesis of *Mespilia globulus* (Linné). J. Morphol. 69: 347—404.

ОПЫТ СОСТАВЛЕНИЯ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ МАТРИЦЫ ДЛЯ СТЕБЛЕЙ ИЗОКРИНИД

В. Г. К л и к у ш и н

(Ленинградский горный институт им. Г. В. Плеханова, Ленинград)

При изучении стеблей изокринид приходится сталкиваться с их чрезвычайной изменчивостью. Крупные членики отличаются от мелких, звездчатые от круглых, хотя все они могут принадлежать одному виду. В значительной степени изменчивость является онтогенетической.

Следует различать онтогенез внутривидовой и индивидуальный. Рассмотрение первого возможно при наличии в сборах члеников разных диаметров: крупных, принадлежащих взрослым экземплярам, и мелких — юным. Изучение индивидуального онтогенеза основывается на том, что членики из разных частей одного стебля различаются не только по времени их появления близ чашечки, но и морфологически. При онтогенетических исследованиях необходимо учитывать два основных момента: 1) длина интеррадиуса сочленовной поверхности члеников в одном стебле практически постоянна; чем больше длина интеррадиуса, тем

более крупному экземпляру принадлежал членик; 2) членики из проксимальной части стебля имеют звездчатое или пятилопастное очертание, в дистальной — пятиугольное или круглое; изменение формы сечения вдоль стебля постепенное.

По двум названным параметрам все членики, имеющиеся в коллекции, могут быть разделены на группы по размерам и форме. Прежде всего производится разделение по размерам, т. е. по длине интеррадиусов. Полученные группировки члеников обозначаются цифрами: 1 (крупные членики), 2, 3... *i* (маленькие членики). Каждая группировка сортируется по форме сечения члеников, т. е. по звездчатости, которая может быть выражена следующей формулой:

$$Z = \frac{IR - R}{IR},$$

где Z — звездчатость, IR — длина интеррадиуса сочленовной поверхности, R — длина радиуса сочленовной поверхности.

Каждая из полученных внутри группировок группа обозначается буквами: А (максимальная звездчатость), Б, В... N (минимальная звездчатость). Совокупность групп может быть расположена в виде матрицы (рис. 1). Группы обозначаются двойным индексом: А-1 (крупные звездчатые членики), А-2, ... Б-1, Б-2... N-1... N-*i* (маленькие округлые членики). Число столбцов и строк в матрице, т. е. различие в размерах и форме соседних групп выбирается в зависимости от объема имеющегося материала и необходимой детальности исследований.

После составления матрицы подсчитывается количество члеников (даже если они во фрагментах) в каждой группе. Полученные цифровые данные позволяют ответить на следующие вопросы:

1. Каков относительный возрастной состав изучаемой популяции, каковы наиболее обычные размеры члеников (по соотношению сумм члеников в столбцах 1, 2, 3... *i*)?

2. Какова длина условной проксимальной, переходной и дистальной части стебля (по соотношению сумм члеников в строках А, Б, В... N)?

3. Как изменяется длина интернодов вдоль стебля (по соотношению числа нодалей и интернодалей в группах одного столбца)?

4. Как изменяется длина интернодов в зависимости от размеров морской лилии (по соотношению числа нодалей и интернодалей в группах одной строки)?

5. Как изменяется с возрастом и в зависимости от положения в стебле скульптура членика, рисунок его сочленовной поверхности, его высота и т. д.?

6. Для родов с неполными нодалями (*Austinocrinus*, *Doreckicrinus* и *Issellicrinus*): как изменяется значение нодалного индекса (среднего числа циррусных цоколей на нодали) в зависимости от размеров и положения нодали в стебле?

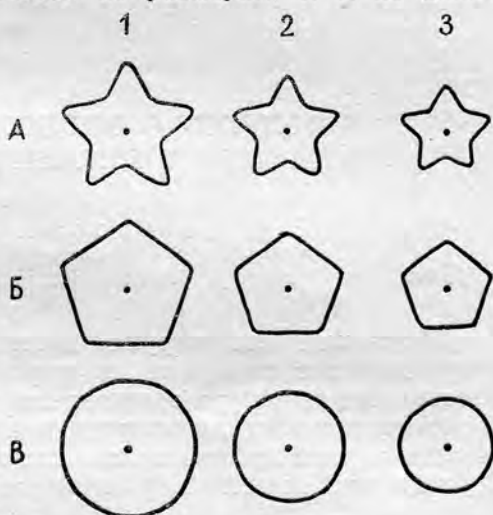


Рис. 1. Онтогенетическая матрица.

Матрица позволяет предсказать вид сочленовой поверхности, сечение, размеры и другие признаки для тех групп члеников, которых нет в коллекции, но существование которых возможно. Получаемые цифровые характеристики могут изучаться при помощи электронно-вычислительных машин, они имеют не только биологическое, но и большое систематическое значение.

К ВОПРОСУ О БИОЛОГИЧЕСКОЙ ФУНКЦИИ ХИНОИДНЫХ ПИГМЕНТОВ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

Е. А. Кольцова и О. Б. Максимов

(Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Иглокожие синтезируют хиноидные пигменты, не встречающиеся у других типов животных, но широко распространенные в растениях. Установлена структура этих веществ у большого числа иглокожих, особенно морских ежей, панцири и иглы которых содержат полиоксинафтохиноны (спинохромы) в виде кальциевых и магниевых производных. Функции этих веществ в организме животного не известны.

Нами изучен состав хиноидных пигментов морских ежей из залива Посыета Японского моря: *Strongylocentrotus nudus* Agassiz, *Scaphechinus mirabilis* (Agassiz), *S. griseus* (Mortensen) и *Echinarachnius parma* Lamarck. Все эти виды, кроме *Scaphechinus griseus*, содержат главные хиноидные пигменты, широко распространенные и у других видов морских ежей, а также большой набор минорных пигментов, производных юглона и нафтазарина. У *S. griseus* хиноидных пигментов не обнаружено.

Нами установлено, что у морского ежа *Strongylocentrotus nudus* спинохромы возникают уже на ранних стадиях развития. Из эмбрионов на стадии превращения гастролы в призму была выделена хиноидная фракция, содержащая около 24% спинохрома С, 76% эхинохрома А, следовые количества спинохрома А и неидентифицированного пигмента розового цвета.

У молоди, имеющей диаметр панциря от 5,5 до 22 мм, имеется набор всех основных пигментов, характерных для самых крупных экземпляров, но содержание эхинохрома А значительно выше, чем у взрослых (14% и 7% соответственно).

На протяжении летнего периода количественное соотношение пигментов подвержено колебаниям, зависимости которых от пола животного, даты и места отлова нам выявить не удалось.

У животных, живших в течение месяца в постоянно освещенном аквариуме, наблюдалось статистически достоверное увеличение содержания эхинохрома А и спинохромов В, С и Е относительно спинохрома А по сравнению с животными, выдержанными в этих же условиях в темноте.

Таким образом, возникновение хиноидных пигментов в процессе эмбриогенеза, направленная эволюция их состава при дальнейшем развитии и другие факты указывают на важные функции, выполняемые этими веществами в организме морских ежей.

ФОРМИРОВАНИЕ ДЕФИНИТИВНОГО СКЕЛЕТА ПЛОСКИХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

Г. А. Крючкова

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Литературы по метаморфозу морских ежей почти нет. Имеется две работы (1, 2), в которых дается описание формирования дефинитивного скелета плоского морского ежа *Echinarachnius parma*.

Для залива Петра Великого Японского моря описано три вида плоских морских ежей: *Echinarachnius parma* Lamarck, *Scaphechinus mirabilis* (Agassiz) и *S. griseus* (Mortensen). В настоящей работе приводится описание закладки пластинок панциря молодого ежа без учета видовых отличий.

Метаморфоз начинается с образования амниотической полости с левой стороны личинки, достигшей III стадии развития. В амниотической полости появляется ряд выростов гидроцеля, которые в дальнейшем дадут начало амбулакральной системе. Затем появляются первичные трехосные спикулы, с которых начнется формирование пластинок панциря. Пластинки располагаются по краю амниотической полости. Центральные оси личинки и ювенильной особи перекрещиваются под углом 60°. Почти одновременно с образованием и ростом пластинок начинается образование и рост дефинитивных игл. Иглы имеют четырех- и шестигранную структуру.

Формирование ротового аппарата происходит после того, как на оральной стороне образовались первые десять пластинок. Сначала закладываются зубы, которые состоят из двух толстых спикул, сростающихся под углом 30°. Позже появляются пластинки пирамидки.

Оседание ювенильных особей происходит, когда личиночные иглы рук еще не окончательно редуцированы.

У осевшего ежа, размеры которого не превышают 500 мкм, оральная сторона уже хорошо развита. Закончилась закладка всех частей ротового аппарата, идет их рост и кальцинация. Четко различимы первые десять амбулакральных пластинок. Между ними развивается еще десять пластинок, впоследствии располагающихся перед амбулакральными. Очередные амбулакральные пластинки появляются выше первых десяти, почти на границе оральной и аборальной стороны животного. Площадь орального отверстия довольно значительна и занимает почти половину этой стороны животного.

Иглы личиночного скелета постепенно исчезают. Базальные и вторично базальные иглы, распавшиеся на отдельные фрагменты, частично сохраняются довольно долго, частично исчезают. После полного исчезновения игл, поддерживавших руки личинки, начинается образование и рост пластинок на аборальной стороне. В формировании мадрепоровой пластинки принимает участие базальная арка личинки. Остальные пластинки аборального поля формируются без участия остатков личиночного скелета. Появляются пять глазных пластинок, после чего возникают зачатки генитальных. Анальное отверстие смещено вниз, края его ограничены тремя пластинками.

Форма панциря осевших ежей овальная. На переднем, чуть удлиненном конце, располагаются три иглы, по размерам в полтора раза превосходящие все остальные.

Окончательное становление формы и перераспределение пластинок панциря у молодых ежей заканчивается к первому месяцу существования, когда размеры их достигают 1—2 мм в диаметре.

ЛИТЕРАТУРА

1. Fewkes I. W. 1893. Preliminary observations on the development of *Ophiopholis* and *Echinarachnius*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 34(4): 106—152.
2. Gordon I. 1928. Skeletal development in *Arbacia*, *Echinarachnius* and *Leptasterias*. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., Ser. B, 217: 289—334.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПИТАНИЕ ЩИТОВИДНОЩУПАЛЬЦЕВЫХ ГОЛОТУРИЙ НА КОРАЛЛОВЫХ РИФАХ

В. С. Левин

(Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии, Владивосток)

Было исследовано содержимое кишечника 38 видов голотурий и их распределение по профилю рифов в ряде районов Тихого, Индийского и Атлантического океанов. Как показывает анализ пищевых частиц, их вещественно-генетический состав у большинства групп голотурий значительно варьирует, особенно у видов, обитающих на прилежащих к берегу участках лагуны рифа.

Очень важные параметры, объективно характеризующие набор заглатываемых голотуриями частиц, можно получить при гранулометрическом анализе проб. Наши данные показывают, что медианный диаметр и степень сортированности частиц меняются в широких пределах в зависимости от систематического положения и района сбора голотурий. В отдельных пробах частицы достигают очень крупных размеров и веса (до 1,5 кг), в то же время в кишечнике ряда видов (напр. *Holothuria difficilis* Semper) встречаются только мелкие частицы.

Проведенное нами исследование постоянства размерных характеристик и состава пищевых частиц у голотурий разных размеров не подтвердило данных Яманучи (4) об увеличении размеров пищевых частиц с увеличением размеров голотурий.

Кроме медианного диаметра пищевых частиц, большой интерес представляет размах варьирования их размеров и вещественно-генетического состава у экземпляров одного вида (мы условно называем этот показатель шириной пищевого спектра). Анализ частиц показывает, что в ряде систематических групп все виды имеют близкие спектры питания — роды *Actinopyga*, *Labidodemas*, *Stichopus*, подроды рода *Holothuria*: *Lessonothuria*, *Semperothuria* и *Stauropora*, тогда как некоторые близкородственные виды значительно отличаются по этому признаку: *Holothuria atra* Jaeger, *H. hilla* Lesson, *H. leucospilota* Brandt, *Bohadschia graeffei* (Semper).

Характер рыхлых поверхностных осадков является одним из показателей гидродинамических условий на исследуемых участках рифа (1), поэтому по гранулометрическому и вещественно-генетическому составу осадков, предпочитаемых голотуриями, можно судить о размахе колебаний физико-химических факторов среды, свойственных виду. В то же время из-за значительной мозаичности субстратов в большинстве зон рифов, подвижности голотурий и суточной периодичности поведения, свойственной многим видам, результат анализа проб осадков, даже взятых непосредственно на месте обитания животных, не может служить таким показателем.

Нами предпринята попытка использовать для характеристики однородности условий обитания разных видов голотурий на рифах результаты анализа пищевых частиц. Как показывают литературные данные (2), селекция частиц при питании голотурий очень незначительна. Работы последних лет (2, 4) опровергли старые данные (3) о значитель-

ном растворении известковых частиц при прохождении через кишечник голотурий. Таким образом, содержимое кишечника голотурий можно рассматривать как суммарную пробу субстратов, на которых питались животные в течение времени прохождения пищи через кишечник (у разных видов голотурий это время варьирует в пределах 10—36 часов).

Из сопоставления характера распределения и показателей обилия исследованных видов голотурий с данными по их питанию следует, что большинство видов, распределение которых ограничено отдельными зонами рифа — род *Thelenota*, подроды *Lessonothuria*, *Mertensiothuria*, *Platyperona*, *Selenkothuria*, *Thymiosycia*, такие виды, как *Holothuria flavomaculata* Semper, *Bohadschia graeffei* — имеют узкий пищевой спектр, и только несколько — род *Labidodemas*, подрод *Acanthotrapeza*, виды *Holothuria leucospilota*, *H. cinerascens* (Brandt) — широкий.

Если широкое распространение голотурий на рифах определяется эврибионтностью этих организмов, то у наиболее широко распространенных видов следует ожидать наибольшего размаха размеров и состава пищевых частиц. Однако наши данные показывают, что положительная связь между этими показателями, по-видимому, отсутствует. Напротив, такие широко распространенные виды, как *Holothuria nobilis* (Selenka), виды родов *Actinopyga* и *Bohadschia* имеют узкий пищевой спектр.

Очень четкая связь прослеживается между характером используемых голотуриями пищевых частиц и показателями обилия видов в отдельных зонах. Поселения с наиболее высокой плотностью образуют две резко различающихся по характеру питания группы голотурий: а — группа видов с узким пищевым спектром — роды *Actinopyga*, *Bohadschia*, *Stichopus*, *Isostichopus*, большинство видов рода *Holothuria*, и б — небольшое число видов с широким пищевым спектром — *H. atra*, *H. leucospilota*, *H. cinerascens*, виды подрода *Acanthotrapeza*.

Единственный вид из числа изученных, образующий поселения с очень высокой плотностью в большинстве зон рифов и имеющий очень широкий пищевой спектр — *Holothuria atra*. В то же время, как показывают наши наблюдения за этой голотурией в разных районах Индо-Пацифики, *H. atra* — стеноэдафический вид, встречающийся во всех зонах исключительно на участках открытого кораллового песка.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что все исследованные тропические виды *Aspidochirota* — стенобионтные организмы, очень чувствительные к гидродинамическим условиям и характеру грунта. По-видимому, широта распространения и обилие голотурий на рифах определяется в основном не высокой экологической пластичностью этих животных, а тем, насколько широко представлены необходимые специфические условия в разных зонах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Леонтьев О. К. 1970. Некоторые геоморфологические особенности коралловых побережий островов Индийского океана. Сб. «Комплексные исследования природы океана», вып. 1. М., Изд. МГУ.
2. Bakus G. J. 1973. The biology and ecology of tropical holothurians. In: Jones D. A. and R. Endean (ed.) Biology and geology of coral reefs, 2. Biology 1: 325—367.
3. Crozier W. J. 1918. The amount of bottom material ingested by holothurians. J. exp. Zool., 26: 376—389.
4. Yamanouchi T. 1939. Ecology and physiology of the holothurians in the coral reef on Palao Islands. Palao Trop. Biol. Stat. Studies, 1(4): 1—604.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ СТЕРОИДНЫХ ГЛИКОЗИДОВ МОРСКИХ ЗВЕЗД

Э. В. Левина, И. И. Капустина и В. С. Левин

(Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Стероидные гликозиды морских звезд (астеросапонины) встречаются только в пределах этой группы иглокожих. Такого рода вещества представляют значительный интерес, так как свидетельствуют о наличии у животных уникального биосинтетического аппарата, что дает возможность использовать их для целей систематики.

Астеросапонины отличаются от родственных им тритерпеновых гликозидов голотурий (2) составом углеводных цепей и строением агликонов, имеющих скелет холестерина или прегнана с 9—11 двойной связью и гидроксильными функциями у С-3 и С-6 (4). Поскольку имеющиеся в литературе данные по химическому исследованию астеросапонинов (1, 3) весьма ограничены, различаются по полноте и трудно сопоставимы, не было возможности дать общую характеристику гликозидов класса *Asteroidea* и сделать заключение о закономерностях в распределении этих веществ и разнообразии их химических форм.

Нами исследованы гликозидные фракции (в ряде случаев хроматографически однородные гликозиды) 17 видов морских звезд, в том числе впервые изучены гликозиды представителей обширного отряда *Phanerozonia*, включающего большинство тропических видов, которые значительно отличаются по уровню организации и экологическим особенностям. Для выделения гликозидов использовали хроматографию на полихrome, силикагеле и гельфильтрацию. Моносахариды, полученные при кислотном гидролизе, анализировали методом ГЖХ, генины выделяли хроматографией на силикагеле.

Все исследованные нами генины имели стероидный скелет и относились либо к прегнановому (I), либо к холестерановому (II—V) ряду. Они были обнаружены при гидролизе гликозидов всех видов *Forcipulata* и большинства (кроме *Oreasteridae*) гликозидов *Phanerozonia*, при этом отмечено большее разнообразие холестерановых производных в гликозидах *Forcipulata*. Углеводные цепи всех гликозидов состояли в основном из Fuc, Quin, Xyl, Glu, в меньшей степени Gal (см. таблицу).

Распределение астеросапонинов

Отряд, семейство	Число исследо- ванных видов	Продукты гидролиза					
		Генины	Fuc	Quin	Xyl	Glu	Gal
PHANEROZONIA							
<i>Ophidiasteridae</i>	4	I, II	×	×	×	×	—
<i>Luididae</i>	1	I, II, III	×	×	—	—	×
<i>Archasteridae</i>	1	I	×	×	—	×	—
<i>Asteropidae</i>	1	I, II	×	×	×	—	—
<i>Oreasteridae</i>	4	—	×	—	×	×	×
FORCIPULATA							
<i>Asteriidae</i>	6	I—V	×	×	×	×	×

Таким образом, результаты исследования гликозидов разных представителей *Asteroidea* указывают на значительную родственную близость отрядов этого класса иглокожих. В этом отношении *Asteroidea* представляются более однородной группой, чем *Holothurioidea*, у которых химические различия в составе гликозидов представителей разных

отрядов значительно больше. Выделяется только семейство *Oreasteridae*, у представителей которого стероидные и тритерпеновые гликозиды не обнаружены. Остается неясным, объясняется ли такое различие систематической отдаленностью этого семейства от других групп *Asteroidea*, или оно связано с особенностями биологии этих звезд.

ЛИТЕРАТУРА

1. Croft J. A. and Howden M. E. 1974. Isolation and partial characterization of a steroidal saponin from the starfish *Patiriella calcar*. Comp. Biochem. Physiol., 48B: 535—543.
2. Elyakov G. B., Stonic V. A., Levina E. V., Slanke V. P., Kusnetsova T. A. and Levin V. S. 1973. Glycosides of marine invertebrates. I. A comparative study of the glycoside fractions of pacific sea cucumbers. Comp. Biochem. Physiol. 44B: 325—336.
3. Mackie A. M. and Turner A. B. 1970. Partial characterization of a biologically active steroid glycoside isolated from the starfish *Marthasterias glacialis*. Biochem. J., 117: 543—550.

РЕГЕНЕРАЦИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА У ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ТРЕПАНГОВ (*STICHOPUS JAPONICUS* VAR. *ARMATUS* SELENKA) ПОСЛЕ СПОНТАННОЙ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ АУТОТОМИИ

Н. Л. Лейбсон и Н. Б. Марушкина

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Аутономия внутренних органов, или эвисцерация, с последующим быстрым и полным восстановлением этих органов широко распространена среди голотурий. Однако явление это изучено далеко не достаточно. Данные по морфологии регенерирующей кишки, полученные у некоторых видов голотурий после спонтанной или искусственной аутономии, весьма противоречивы (2—11). Гистологические наблюдения (5, 11) крайне недостаточны. Представляло интерес более детально исследовать процесс регенерации кишки, утраченной при аутономии, как в природных, так и в экспериментальных условиях.

С этой целью у дальневосточных трепангов, обитающих в бухте Троицы (залив Посыета Японского моря), проводилось систематическое наблюдение за состоянием их пищеварительного тракта в различное время года. Животных отлавливали ежемесячно большими партиями, распределяя их по размерно-весовым группам, соответствующим возрастным группам по Брегману (1). Показано, что в определенное время года (июль — сентябрь) встречается множество (до 30%) особей, у которых пищеварительный тракт или отсутствует вовсе, или представлен молодой регенерирующей кишкой, часто в виде короткого тонкого тяжа без просвета и дифференцировки на отделы. В этот же период у остальных, казалось бы «нормальных» животных наблюдается отчетливое падение абсолютного и относительного веса пищеварительной трубки, что, по-видимому, отражает атрофические изменения в ее стенке. Таким образом, эвисцерация у трепангов происходит, вероятно, как спонтанное массовое явление в период нереста и посленерестовой «спячки». Физиологические механизмы этого процесса и его взаимосвязь с состоянием репродуктивной системы животных требует специального исследования.

Особого внимания заслуживало изучение репаративных механизмов, обеспечивающих быстрое восстановление кишки после ее выброса. У нескольких особей с регенерирующей после спонтанной аутономии кишкой в эпителии наблюдалась необычно высокая активность синтеза ДНК. Но поскольку исследование клеточной кинетики на природном

гетерогенном материале затруднительно, была разработана экспериментальная модель. У трепангов, выловленных в бухтах Троицы и Витязь в сентябре — октябре 1973 г. и в августе 1974 г., вызывалась искусственная эвисцерация, после которой животных содержали в садках в условиях, максимально приближенных к естественным. В результате аутоотомии от пищеварительной трубки, так же как и в природных условиях, оставалось две культы — передняя (глотка и пищевод) и задняя (клоака). Наблюдавшаяся затем картина регенерации кишки совпадала в общих чертах с той, которую получил Доубин (5) у *Stichopus mollis* (Hutton) с тем, однако, отличием, что у этого вида уже на начальных стадиях процесса зачаток кишки был связан морфологически с дистальным концом пищевода. В наших экспериментах зачаток кишки формировался к 5—7 суткам после аутоотомии в виде плотного тяжа клеток на брюшной стенке тела равномерно вдоль всего края брыжейки. На 8—9 сутки происходило срастание пищевода и вновь образованной кишки; в этот период молодая кишка уже имела просвет и в ряде случаев функционировала, о чем можно было судить по присутствию в ней грунта. Гистологическими и автордиографическими с H^3 -тимидином исследованиями Грачевой и Марушкиной было показано, что с определенного момента (8—9 сутки) в эпителии пищевода и новой кишки начинается активная пролиферация, сопровождаемая синхронизацией вступления клеток в фазы синтеза ДНК и митоза и резким укорочением параметров митотического цикла у части клеточной популяции. Описанные изменения в динамике размножения клеток и лежат, по-видимому, в основе механизма, обеспечивающего предельно быстрый рост и дифференциацию регенерирующего органа.

ЛИТЕРАТУРА

1. Брегман Ю. Э. 1971. Рост трепанга (*Stichopus japonicus*) в заливе Петра Великого. Зоол. журн., 50(6) : 839—846.
2. Bai M. M. 1971. Regeneration in the holothurian *Holothuria scabra* Jager. Indian j. exp. Biol., 9: 467—471.
3. Bertolini F. 1930. Rigenerazione dell'apparato digerente nello *Stichopus regalis*. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 10: 439—449.
4. Bertolini F. 1932. Rigenerazione dell'apparato digerente nelle *Holothuria*. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 12: 432—443.
5. Dawbin W. H. 1949. Auto-evisceration and the regeneration of viscera in the Holothurian *Stichopus mollis* (Hutton). Trans. Royal soc. New Zealand, 77: 497—523.
6. Kille F. R. 1935. Regeneration in *Thyone briareus* (Lesueur) following induced autotomy. Biol. Bull., 69: 82—108.
7. Kille F. R. 1936. Regeneration in holothurians. Ann. Rept. Tortugas Labor., Carnegie Inst. Wash., Yearbook, 35: 85—86.
8. Kille F. R. 1937. Regeneration in genus *Holothuria*. Ann. Rept. Tortugas Labor., Carnegie Inst. Wash., Yearbok, 36: 93—94.
9. Mosher C. 1956. Observations on evisceration and visceral regeneration in the sea-cucumber, *Actinopyga agassizi* Selenka. Zoologica, 41: 17—26.
10. Scott J. W. 1914. Regeneration, variation and correlation in *Thyone*. Amer. naturalist, 48: 280—307.
11. Smith G. N. Jr. 1971. Regeneration in the sea cucumber *Leptosynapta*. I. The process of regeneration. J. exptl. Zool., 177: 319—330.

СВЯЗЬ СПОСОБНОСТИ К АУТОТОМИИ И РЕГЕНЕРАЦИИ С ОБРАЗОМ ЖИЗНИ У НЕКОТОРЫХ ОФИУР

Н. М. Литвинова и И. С. Жаркова

(Институт океанологии им. П. П. Ширшова АН СССР, Москва)

Способность в случае необходимости избавляться от лучей и других частей тела — аутоотомия — хорошо известна у иглокожих, в том числе у офиур. Некоторые офиуры могут отбрасывать не только лучи, но и части диска. Наличие безусловной связи между аутоотомией и высокой

регенерационной способностью делает особенно интересным параллельное изучение обоих этих процессов на одном объекте. В качестве такого объекта мы выбрали офиуру *Amphipholis kochii* Lütken, обитающую в прибрежной части Японского моря.

Офиура *A. kochii* проводит дневное время в укрытии между раковинами мидий или под камнями. Часто офиуры закапываются в грунт, причем на поверхности остаются лишь дистальные части лучей. Лучи у *A. kochii* обрываются чрезвычайно легко. Если закопавшуюся или прячущуюся среди камней офиуру схватить за луч, он немедленно обламывается. Возможно и самопроизвольное отделение луча, которое в условиях опыта может быть вызвано раздражающим действием поваренной соли. Если на дистальную часть луча положить несколько кристалликов соли, он начинает сильно сокращаться и отрывается. Обычно обрыв луча происходит не в месте контакта с солью, а на несколько сегментов выше, ближе к основанию диска. *A. kochii* может аутотомировать не только лучи: в аквариуме мы наблюдали, как офиура, стремясь пролезть в узкую щель между камнями, отбрасывает аборальную часть диска. Очевидно, для офиур этого вида утрата луча или части диска довольно обычное явление.

Поскольку у офиур подробно описана лишь регенерация лучей, мы решили изучить регенерацию спинной части диска. У ряда экземпляров *A. kochii* мы удаляли спинную часть диска, осторожно снимая ее пинцетом. В результате такой операции офиура лишается покровов тела, желудка, бурс и генитальных органов; в теле животного образуется сквозное отверстие. Такая офиура может двигаться, но, естественно, не может питаться. Оперированных особей сажали в садок и опускали в море. Ежедневно несколько экземпляров мы фиксировали для последующего изготовления гистологических препаратов.

Изучение гистологических препаратов показало, что по истечении 4—5 суток после операции сквозное отверстие в теле животного зарастает, восстанавливается желудок и, хотя дифференцировка его эпителия еще продолжается, офиура уже может начать питаться.

Столь значительная скорость регенерации у офиуры *A. kochii* безусловно связана со способностью этой офиуры к аутомии. Наличие такой связи подтверждается сравнением *A. kochii* с другим видом — *Ophiura sarsi vadicola* Djakonov, не обладающим этой способностью. Соответственно этому, *O. sarsi* не так легко регенерирует утраченные части тела и при потере значительной части луча, по-видимому, гибнет.

Способность к аутомии связана со способом защиты от хищников и выбором грунта. *Amphipholis kochii* обитает на каменистых грунтах. При нападении хищника, схватывающего офиуру за луч, она аутомирует этот луч, сама оставаясь в укрытии. Напротив, не обладающая способностью к аутомии *Ophiura sarsi* обитает на мягких, илистых грунтах и при приближении опасности делает 2-3 резких скачка в сторону, взмучивая ил, скрывающий ее от врага.

Таким образом, наличие или отсутствие аутомии и различная способность к регенерации связана с образом жизни животного.

ЗНАЧЕНИЕ МОРСКИХ ЕЖЕЙ ДЛЯ ПАЛЕОЗООГЕОГРАФИИ СРЕДНЕЙ АЗИИ РАННЕМЕЛОВОЙ ЭПОХИ

С. В. Лобачева

(Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт, Ленинград)

Раннемеловые морские ежи на территории Средней Азии известны в морских отложениях Копетдага, Малого и Большого Балханов, Туаркыра, Кубадага и Мангышлака на западе и — юго-западных отрогов

Гиссарского хребта на востоке. Среди них встречены представители отрядов: *Cidaroida*, *Stirodonta*, *Aulodonta*, *Holcotypoida*, *Cassiduloida* и *Spatangoida* (всего около 60 видов), из которых наиболее интересными в эволюционном отношении и важными стратиграфически являются спатангиды.

Как известно, морские ежи обладают большой чувствительностью к условиям окружающей среды. Этим, по-видимому, можно объяснить, например, избирательную приуроченность раннемеловых морских ежей к осадкам тонких известковых илов — мергелям, глинистым и алевроитистым, реже песчанистым известнякам. Они часто встречаются в сообществе брахиопод, мшанок и двустворчатых моллюсков. В отложениях нижнего мела Средней Азии остатки морских ежей распределяются неравномерно. Некоторые виды представлены единичными панцирями, а панцири других видов образуют значительные скопления.

В начале раннемеловой эпохи на западе Средней Азии существовало лишь два морских бассейна — в пределах Копетдага и Мангышлака.

В фауне берриасских морских ежей этих районов значительное место занимали спатангиды — представители рода *Toxaster* Ag. (2), появившегося в берриасе (*T. granosus* Orb., *T. neocomiensis* Orb. и др.). Характерен также широко распространенный вид *Pygurus rostratus* Ag. и другие (всего 7 родов, 11 видов). Видовой состав морских ежей в целом свидетельствовал о связи Копетдагского и Мангышлакского бассейнов и Мангышлакского моря с морями Северного Кавказа, Крыма, Швейцарской Юры и юго-западного Афганистана.

В валанжинское время на рассматриваемой территории отлагались грубые песчаные осадки и были условия, по-видимому, малоблагоприятные для жизни морских ежей. Именно этим, вероятно, можно объяснить, что в валанжине известен только один эндемичный вид, распространенный на востоке Мангышлака.

Готеривские морские ежи, населявшие моря Копетдага и Большого Балхана, характеризовались обилием особей токастерид (6 видов) и наличием представителей отряда *Stirodonta* (5 видов). Видовой состав (*Toxaster retusus* Lam., *T. granosus holasteroides* Lamb., *Psephechinus gillieronii* Des. и др.), как и в берриасе, свидетельствует о связи Среднеазиатского бассейна с бассейнами Северного Кавказа, Швейцарской Юры и Северной Африки и о принадлежности его к Средиземноморской палеозоогеографической области (1).

В раннебарремское время морской бассейн занимал район современных Копетдага, Малого и Большого Балханов и Туаркыра. Это время ознаменовало новый этап в развитии морских ежей, в частности спатангид. В раннем барреме появился род *Heteraster* Orb., представители которого — *H. renngarteni* Poretzk., *H. magnus* Poretzk. были широко распространены во всех этих районах. Также продолжали существовать токастериды и другие морские ежи: *T. exilis* Lobatsch., *Pygurus romani* Lamb., *Tetragramma balkhanensis* Vial., *T. pseudotranscaspia* Renng и др. Большую часть раннебарремских морских ежей составляли эндемичные виды, но присутствовали также и виды, известные из Швейцарской Юры и Португалии (5).

В позднем барреме и в раннем апте в Среднеазиатском морском бассейне были сходные условия, что и обусловило сходство видового состава морских ежей (*T. ricordeani* Cott., *Pyrina pygaea* Ag.). В позднебарремское время здесь появился род *Epiaster* Orb. (спатангиды), представители которого в Западной Европе известны лишь с аптского времени. Особенно широким распространением на территории Средней Азии (Копетдаг, М. и Б. Балханы, Туаркыр, Кубадаг) пользовался в позднебарремское и раннеаптское время *Epiaster toxasteroides* Po-

retzk. et Lobatsch. (3), обитавший также в морях Северного Кавказа, Грузии и Ирана.

В позднем апте морские ежи были представлены почти исключительно спатангидами родов *Holaster* (*H. benstedti* Forbes, *H. prestensis* Lör., *H. latissimus* Orb.) и *Epiaster* (*E. prior* Lamb., *E. aff. polygonus* Orb.), обитателями позднеаптских морей Швейцарской Юры, Франции и Южной Англии (4).

Условия альбского морского бассейна запада Средней Азии (быстрое осаждение терригенного материала) не благоприятствовали жизнедеятельности морских ежей. В это время жили редкие особи эндемичного вида *Epiaster kemali* Weber и единичные представители появившегося в альбе рода *Hemiaster*. В то же время в конце альбского времени в морях Копетдага, Б. Балхана, Туаркыра, Кубадага и Мангышлака наблюдался расцвет вида *Cardiaster caroli-magni* Schlüter, распространенного в позднеальбском бассейне Северной Германии.

На Востоке Средней Азии (юго-западные отроги Гиссарского хребта) в позднеаптское и альбское время существовал морской бассейн с другим режимом осадконакопления, чем в западных районах, что обусловило и различия видового состава населявших его морских ежей. Обилие карбонатных мелководных осадков способствовало развитию большого числа особей родов *Epiaster* (*E. restrictus* Cott.), *Hemiaster* (*H. phrynus* Des., *H. aff. saadensis* Peron et Gauth., *H. proclivis* Peron et Gauth.), *Echinobrissus* (*E. eddisensis* Cott.), *Salenia* (*S. scutigera* Grey), распространенных в морях Северной Африки (Алжира). По всей вероятности, этот морской бассейн соединялся с бассейнами Северной Африки, в отличие от морского бассейна Запада Средней Азии, связанного с морями Западной Европы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Богданова Т. Н., Лобачева С. В. 1966. Фауна неокома Копет-Дага. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер. 130(16) : 1—140.
2. Лобачева С. В. 1961. Представители рода *Toxaster* L. Agassiz из неокома Копет-Дага и Большого Балхана. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер. 46(2) : 151—174.
3. Лобачева С. В. и Порецкая Е. С. 1967. Новый *Epiaster* из Туркмении — древнейший представитель рода. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер. 129(3) : 181—188.
4. Лобачева С. В. 1968. О раннемеловых морских ежах рода *Epiaster* Туркмении. Ежегодник ВПО, XVIII : 268—281.
5. Порецкая Е. С. 1961. Морские ежи. В кн. Неомом Западной Туркмении. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., 51(6) : 157—177.

ОСНОВНОЙ ПЛАН СТРОЕНИЯ ИГЛОКОЖИХ И ИХ СВЯЗИ С ДРУГИМИ DEUTEROSTOMIA

В. В. Малахов

(Кафедра зоологии беспозвоночных МГУ, Москва)

Прототипом *Deuterostomia* следует считать диплеврулообразный организм со щелевидным blastoporem, тянущимся от вегетативного полюса по брюшной стороне. Вторичноротость можно рассматривать как результат усовершенствования процесса вытягивания и замыкания blastopora в онтогенезе. Следы щелевидного blastopora сохранились в развитии погонофор и хордовых. На месте замкнувшегося blastopora закладывается брюшной нервный тяж. Три пары целомов сообщаются с внешней средой порами, лежащими на спинной стороне. Всем вторичноротым свойственна асимметрия передней пары целомов: левый передний целом больше правого. Для вторичноротых характерно положение сердца на спинной стороне, по спинному сосуду кровь течет вперед, по брюшному — назад.

Наименее измененными по сравнению с диплеврулой в отношении плана строения являются *Pogonophora* и *Enteropneusta*. У молодых бабяноглоссусов, однако, имеется небольшой преанальный вырост брюшной стороны, исчезающий у взрослых форм. У *Pterobranchia* преанальный вырост брюшной стороны превращается в хорошо развитый стебелек. Стебелек снабжается целомической полостью от третьей пары целомов. Большинство крыложаберных используют стебелек как орган прикрепления, но у одиночных *Atubaria* он несет локомоторную функцию при ползании.

Сравнение плана строения примитивных *Cystoidea* с таковым *Pterobranchia* позволяет заключить, что стебель цистоидей гомологичен стебельку крыложаберных, т. е. является преанальным выростом брюшной стороны. Из-за гигантского разрастания брюшной стороны спинная сторона сокращается до небольшого участка между ртом и анусом на абактиальной стороне. Гомологию этого участка спинной стороне прочих *Deuterostomia* подтверждает положение здесь мадрепорового и полового отверстий, которые морфологически представляют собой поры целомов. С мадрепоровым отверстием топографически связан правый осевой синус — гомолог перикарда остальных вторичноротых. Положение перикарда у иглокожих соответствует, таким образом, его положению на спинной стороне у других вторичноротых. Плоскость, в которой лежат рот и анус у *Pelmatozoa*, соответствует сагиттальной плоскости других вторичноротых. Диссимметрия низших *Cystoidea*, выражающаяся в положении мадрепорового и полового отверстий слева от линии рот — анус, является следствием асимметрии целомов, свойственной и другим вторичноротым. Указанные отверстия являются порами левых целомов. У высших *Pelmatozoa* мадрепоровое и половое отверстия смещаются на линию рот — анус (среднюю линию спинной стороны). Билатеральная симметрия *Pelmatozoa* унаследована ими от билатерально-симметричных предков, плоскость билатеральной симметрии *Pelmatozoa* соответствует сагиттальной плоскости других вторичноротых.

Эктоневральная система *Pelmatozoa* связана с приводящими бороздками. Ключ к пониманию нервной системы *Pelmatozoa* дает сравнение ее с нервной системой *Pterobranchia*. Одиночный антианальный нервный тяж гомологичен брюшному тяжу крыложаберных и других вторичноротых. Дихотомически раздваивающиеся тяжи *Pelmatozoa* гомологичны парным тяжам рук *Pterobranchia*. Околоротовое эктоневральное кольцо иглокожих гомологично воротниковому нервному кольцу крыложаберных и других вторичноротых.

Предложенной трактовке стебля *Pelmatozoa* на первый взгляд препятствует тот факт, что личинки иглокожих прикрепляются к субстрату предротовой лопастью. Но стебель *Pelmatozoa* снабжается целомической полостью от третьей пары целомов, что подтверждает его гомологию стебельку крыложаберных. Прикрепление личинок иглокожих к субстрату с помощью предротовой лопасти, по-видимому, рекапитулирует процесс ползания предковых форм на предротовом отделе, подобно тому, как современные крыложаберные ползают на головном щите.

Хордовые также имеют преанальный вырост брюшной стороны — хвост. Хвост хордовых снабжается мезодермальными сомитами от третьей пары целомов. Однако, хордовые имеют ряд проморфологических особенностей, отличающих их от других вторичноротых: бластопор у хордовых закладывается на будущей спинной стороне, нервная пластинка, закладывающаяся на месте бластопора, дает начало не брюшному, а спинному нервному тяжу, поры целомов лежат не на спинной, а на брюшной стороне, асимметрия передних целомов носит обратный характер (правый целом больше левого), сердце лежит на брюшной стороне, кровь по спинному сосуду течет назад, а по брюшному вперед. Все это позволяет предположить, что хордовые — перевернутые вторич-

норотые. Спинная (нейральная) сторона хордовых на самом деле является морфологически брюшной, и наоборот. Первичное положение ротового отверстия на морфологически брюшной стороне сохранилось у личинок асцидий и аппендикулярий. У *Acrania* и *Vertebrata* ротовое отверстие переместилось на физиологически брюшную (морфологически спинную) сторону, что рекапитулируется соответствующим процессом в онтогенезе бесчерепных.

Таким образом, *Pterobranchia*, *Echinodermata* и *Chordata* выводятся из общего морфологического прототипа. Можно предположить, что эти три группы имели общего предка — диплеврулообразный организм с мощным преанальным выростом брюшной стороны. Крыложаберные и иглокожие используют этот вырост как орган прикрепления, хордовые — как орган активного плавания.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БЕЛКОВ МОРСКИХ ЗВЕЗД

Г. П. Манченко, А. И. Пудовкин

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

О. Л. Серов, В. И. Глазко

(Институт цитологии и генетики СО АН СССР, Новосибирск)

Разработка электрофоретических (4) и гистохимических (2, 3) методов исследования гетерогенности отдельных ферментов, являющихся биохимическими маркерами генов, позволила производить сравнительный анализ состояния и взаимодействия гомологичных генов у индивидумов, принадлежащих к одному или разным видам, и способствовала развиту нового направления в биологии — биохимической генетики.

Настоящее сообщение посвящено электрофоретическому исследованию ферментов и неферментных белков морских звезд из залива Петра Великого Японского моря. Исследовались белки 13 видов звезд, принадлежащих 3 отрядам: *Phanerozonia* (сем. *Luidiidae* — 1 вид), *Spinulosa* (сем. *Asterinidae* и *Echinasteridae* — по одному виду), *Forcipulata* (сем. *Asteriidae* — 10 видов).

Исследовались органоспецифичность и внутривидовая изменчивость ферментов. Проводился сравнительный межвидовой анализ четвертичной структуры гомологичных ферментов. Сопоставлялся характер изменчивости ферментных белков и белков мембран эндоплазматического ретикулума.

Обнаружена высокая органоспецифичность электрофоретических спектров некоторых ферментов у всех исследованных видов. Эти данные соответствуют существующим представлениям о дифференциальной активности генома в различных органах и тканях одного и того же организма.

Выявлена внутривидовая генетическая изменчивость электрофоретических спектров малатдегидрогеназы (МДГ), гексокиназы (ГК), и кислой фосфатазы (КФ) у *Luidia quinaria bispinosa* Djakonov; МДГ, ГК, глюкозофосфат-изомеразы (ГФИ), лейцинаминопептидазы (ЛАП) и карбоксилэстеразы (КЭ) у *Patiria pectinifera* (Müller et Troschel); МДГ и неспецифической эстеразы (НЭ) у *Lysastrosoma anthosticta* Fisher; ГК и щелочной фосфатазы (ЩФ) у *Distolasterias nipon* (Döderlein); ГК и ЛАП у *Lethasterias fusca* Djakonov; ГК, ЛАП, НЭ, супероксиддисмутаза (СОД) и 6-фосфоглюконат дегидрогеназы (6-ФГД) у *Aphelasterias japonica* (Bell); МДГ, ГК и СОД у *Asterias argonauta* Djakonov; ГК, ЛАП и 6-ФГД у *Evasterias retifera retifera* Djakonov.

Использование МДГ в качестве генного маркера при сравнении популяций *Patiria pectinifera* из 3 локальностей (удаленных одна от

другой на 40—80 км) позволило выявить генетическую однородность популяций этой звезды в пределах залива Петра Великого, что, возможно, обусловлено наличием у патирии планктонирующей личинки.

Сходство характера электрофоретической изменчивости гомологичных ферментов у видов, принадлежащих к разным семействам и даже отрядам, свидетельствует о высокой консервативности четвертичной структуры молекул этих белков, вероятно, в пределах всего класса Морских звезд:

Уровень генетической изменчивости (% полиморфных ферментных локусов) по предварительной оценке составил у *P. pectinifera* — 28%, *Lysastrosoma anthosticta* — 15%, *Lethasterias fusca* — 17%, *Aphelasterias japonica* — 44%, *Asterias argonauta* — 23%, что находится в пределах средних значений, полученных для многих других групп животных.

Выявленные четкие межвидовые различия электрофоретических спектров некоторых ферментов, вероятно, могут быть использованы в таксономических целях, особенно для диагностики видовой принадлежности неполовозрелых особей семейства *Asteriidae*, когда определение вида, а иногда и рода, по морфологическим признакам затруднено или вовсе невозможно (1).

Генетическая изменчивость ферментов, отражающая изменчивость первичной структуры их молекул, с одной стороны, и консервативность четвертичной структуры, с другой стороны, говорят о наличии какого-то механизма, постоянно и одинаково функционирующего в процессе эволюции, который ограничивает изменчивость первичной структуры в тех участках полипептидов, взаимодействие которых обуславливает формирование четвертичной структуры молекулы фермента. Этим механизмом, безусловно, может являться естественный отбор, элиминирующий все мутантные варианты, у которых так изменена первичная структура, что необходимая для функционирования фермента четвертичная структура не может сформироваться.

Значительная внутри- и межвидовая изменчивость электрофоретических спектров ферментов наряду с высокой консервативностью спектров мембранных белков эндоплазматического ретикулаума у разных видов семейства *Asteriidae* свидетельствует о том, что гены, кодирующие ферменты, по-видимому, качественно отличаются по уровню изменчивости от генов, кодирующих белки мембран.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дьяконов А. М. 1950. Морские звезды морей СССР. Опр. по фауне СССР. Изд. Зоол. инст. АН СССР, 34: 1—202.
2. Hunter R. L. and Markert C. L. 1957. Histological demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels. Science, 125: 1294—1295.
3. Markert C. L. and Möller F. 1959. Multiple forms of enzymes: tissue, ontogenetic, and species specific patterns. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 45: 753—763.
4. Smithies O. 1955. Zone electrophoresis in starch gels: group variation in the serum proteins of normal human adults. Biochem. J., 61: 629—641.

ПАЛЕОЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПОЗДНЕМЕЛОВОГО (СЕНОН-ДАТСКОГО) БАССЕЙНА МАЛОГО КАВКАЗА ПО МОРСКИМ ЕЖАМ

О. Г. М е л и к о в

(Всесоюзный научно-исследовательский и проектный институт газа,
ВНИПИгаз, Баку)

Морские ежи, широко распространенные в отложениях верхнего мела Малого Кавказа, являются весьма ценным материалом для выяснения палеозоогеографических связей исследуемой области с другими районами.

Трансгрессия позднемелового моря на Малом Кавказе, начавшаяся в позднесантонское время, достигала своего максимума в кампане. Систематический состав морских ежей Малого Кавказа в кампанском веке носил смешанный характер. Из 19 видов, относящихся к 12 родам, только 5 являются эндемичными, распространение которых связано с Кавказско-Закаспийской областью. Большая часть видов проникала в это время на Малый Кавказ из Северной Европы (50—57%), из Средней Европы (21%) и лишь два общих вида известно из Средиземноморской области. В целом систематический состав кампанских морских ежей исследуемой области наиболее близок Западному Копетдагу и Северному Кавказу (16 общих видов), в меньшей степени Центральному Копетдагу (9 общих видов). В остальных близких регионах: Туаркыре, Мангышлаке и Дагестане имеется всего 7 общих видов, а в Крыму и Грузии — 2—3. Таким образом, можно предполагать, что Малый Кавказ в кампанский век входил в состав обособленной Кавказско-Копетдагской палеозоогеографической области, которая имела широкую связь с Северной Европой, а также с Среднеевропейским и Средиземноморским морями.

В маастрихтском веке бассейн Малого Кавказа по своим размерам несколько уступал кампанскому и представлял собой, по-видимому, открытое неглубокое море, связанное с морями Альпийской области и смежных регионов. Здесь встречено 26 видов морских ежей, относящихся к 15 родам, из которых 3 являются эндемичными, распространенными только в Кавказ-Копетдагской области. Ареалы остальных видов довольно широки. Видов, общих с Северной Европой в сравнении с кампанским веком, относительно меньше (48%), а с Среднеевропейской и Средиземноморской областями, в том числе Северной Африки — почти одинаково (30%). Также имеются виды, встреченные на Мадагаскаре (26%). Для Малого Кавказа в целом в маастрихтский век характерны свободный обмен фауны и тесная связь с морями Северного Кавказа (17 общих видов), Дагестана, Западного Копетдага и Грузии (10—11 общих видов). Таким образом, в маастрихтский век также, как и в кампанский, систематический состав морских ежей Малого Кавказа носит смешанный характер, но с очевидным преобладанием южных форм.

В датском веке морской бассейн Малого Кавказа существенно сократился в своих размерах. В датских отложениях Малого Кавказа известно 19 видов морских ежей, из них только 2 являются эндемичными, распространенными лишь в Кавказско-Крымской области. Видовой состав датских морских ежей Малого Кавказа близок к таковому Пиренейской области (около 60% общих видов). С Северной и Средней Европой установлено всего 4 общих вида. В датском веке в пределах Юга СССР Малокавказское море, по-видимому, было связано с морями Грузии и Северного Кавказа (77% общих видов), Копетдага и Дагестана (10—11 общих видов), Крыма и Мангышлака (8—9 общих видов). Таким образом, датское море Малого Кавказа имело тесную связь с морями Средиземноморской области. Отмечается небольшое влияние морей Северной и Средней Европы. В это время районы Крыма, Кавказа и Закаспия были тесно связаны, и между ними существовал свободный обмен фаунами морских ежей.

ОСОБЕННОСТИ СОВРЕМЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ СЕМЕЙСТВ МОРСКИХ ЕЖЕЙ РАЗНОГО ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ВОЗРАСТА

А. Н. Миронов

(Институт океанологии им. П. П. Ширшова АН СССР, Москва)

Настоящая работа посвящена дальнейшей разработке проблем, затронутых в статье А. М. Дьяконова «Фауна иглокожих Малайского архипелага и ее связь с прошлым и настоящим Мирового океана» (1).

В классе *Echinoidea* насчитывается немногим более 900 современных видов, относящихся к 47 семействам. В 32 семействах из 35, появившихся в мезозое или палеогене, большинство составляют виды (530 видов из 711 или 74%), обитающие в Индо-Вестпацифике, и значительную часть (236 или 33%) — виды, встречающиеся в морях Малайского архипелага. Семь семейств, имевших наибольшее число родов в меловом периоде, к концу палеогена сократились до 1—3 родов и в настоящее время содержат лишь 9 видов, также обитающих в районах Индо-Вестпацифики, из них 8 не обнаружены за пределами этих районов, 4 — эндемики Малайского архипелага.

Подавляющее большинство вымерших и современных представителей семейств, возникших в неогене, обитает за пределами Индо-Вестпацифики. Из 65 современных видов, относящихся к 6 семействам, только 4 (6%) встречены в окраинных районах Индо-Вестпацифики и ни одного вида не обнаружено в морях Малайского архипелага.

Еще 6 семейств известны только по современным представителям (43 вида). Два из них (3 вида) близки к семейству *Diadematidae*, возникшему в юре, и ограничены в своем распространении морями Малайского архипелага. Четыре семейства произошли от вымерших палеогеновых морских ежей и являются наиболее глубоководными в классе. Из них 1 семейство (1 вид) представлено только в Вест-Индии, другое (5 видов) — в тропических и северных районах Мирового океана, 2 последних (34 вида) — имеют преимущественно высокоширотное распространение.

Высказываются следующие предположения: а. — Фауна морских ежей Индо-Вестпацифики, в первую очередь морей Малайского архипелага, в наибольшей степени сохранила облик фауны моря Тетис (1). б. — После палеогена возникновение новых (в том числе и глубоководных) семейств происходило главным образом за пределами Индо-Вестпацифики. в. — Основные черты распространения, характерные для современных морских ежей, начали складываться на рубеже палеогена и неогена. г. — Формирование Малайского архипелага (согласно теории континентального дрейфа) характеризовалось рядом особенностей, которые, вероятно, могли благоприятствовать сохранению древней морской фауны. В отличие от западной половины моря Тетис, в этом районе не происходили распад и столкновения материков и крупных островов. С другой стороны, здесь постоянно увеличивалась площадь шельфа за счет сближения Австралии с Азией вместе с расположенными между ними островами, и за счет роста краевых морей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дьяконов А. М. 1950. Фауна иглокожих Малайского архипелага и ее связь с прошлым и настоящим Мирового океана. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., 70(4): 109—126.

МОРСКИЕ ЕЖИ РОДА *ECHINOCORYS*,
ПРИМЕР СТРАТИГРАФИЧЕСКИ ВАЖНОЙ,
МЕДЛЕННО ЭВОЛЮЦИОНИРУЮЩЕЙ ГРУППЫ

М. М. Москвин и Н. В. Шиманская

(Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва)

Представители рода *Echinocorys*, по принятой у нас классификации, относятся к семейству *Holasteridae* подотряда *Meridosternina* отряда *Spatangoida*. Они играют большую роль в комплексах позднемиоценовых и раннепалеогеновых морских ежей, впервые появляясь в позднем сеномане и заканчивая свое развитие в позднем палеоцене; продолжительность существования рода *Echinocorys* может быть определена примерно в 35—38 млн. лет. За исключением сеноманского яруса, где эти морские ежи еще очень редки, и нижнего турона, где они вообще пока не встречены, остатки *Echinocorys* обычно довольно обильны в тонких известковых отложениях верхнего мела (рис. 2). На территории СССР обнаружено около 40 видов этого рода. Они распространены преимущественно в юго-западных областях страны, на севере и северо-востоке ограниченных линией, проходящей от г. Минска к Куйбышеву и далее через Аральское море к г. Ташкенту. Единичные экземпляры *Echinocorys* встречены также на острове Сахалин. За пределами СССР эти морские ежи наиболее обычны в Средней Европе. Они встречаются также на юге Европы в Ю. Франции, Испании, Италии, Югославии и др. странах. Находки *Echinocorys* отмечены и в С. Африке, М. Азии, на севере Ирана и Афганистана. В качестве редких представителей меловой фауны они указываются в Пакистане, Ю. Индии, Мадагаскаре, на востоке (Техас, Нью Джерси) и западе (Калифорния) Северной Америки. Имеются нуждающиеся в основательной проверке сведения о наличии *Echinocorys* в нижнем олигоцене Н. Зеландии.

Морские ежи *Echinocorys* являются типичными представителями семейства *Holasteridae*, обладающими удлинённым вершинным щитком, меридостермальным пластроном, непеталоидными амбулакральными полями, передним перистомом и нижним или краевым расположением перипрокта. Эти признаки стойко сохраняются за все время существования рода. Изменения проявляются, главным образом, в форме и размерах панцирей и лишь в очень слабой степени затрагивают строение вершинных щитков, пластронов, амбулакральных пор, характер туберкуляции. Отличие характера туберкуляции у сеноманского *E. euxina* Shim. заключается в большой величине туберкулов, окруженных кольцом очень мелких редких гранул. В строении апикального аппарата, начиная с кампана, отмечается укорачивание глазных и генитальных пластинок в длину и рост их в ширину, в результате чего вершинный щиток иногда приобретает псевдокомпактный облик. Такое строение наблюдается у некоторых датских представителей рода. У отдельных экземпляров верхнепалеоценовых эхинокорисов отмечается утрата генитальной поры на мадрепорите. Относительно небольшими размерами перистомы и связанным с этим малым числом перибуккальных пор отличаются некоторые группы *Echinocorys*, появляющиеся в позднем кампанае и присутствующие в маастрихте и датском веке. Поры петалоидных частей амбулакров изменяются от овальных двускатных, расположенных в нижней части пластинки, до округлых наклонных, находящихся в центре пластинок. Последние представители рода, известные из отложений верхнего палеоцена, сохраняют почти все признаки строения, свойственные сеноманскому виду. Уловить какой-либо прогресс в наблюдающихся весьма незначительных преобразованиях не удастся.

Морские ежи рода *Echinocorys* в отличие от многих других представителей отряда *Spatangoida* обитали на поверхности осадка. С этим

связано отсутствие таких важных для отряда признаков, как фасциолы, настоящие (закрытые) лепестки, передняя борозда, значительная дифференциация игл. Форма панциря отличается большой изменчивостью и

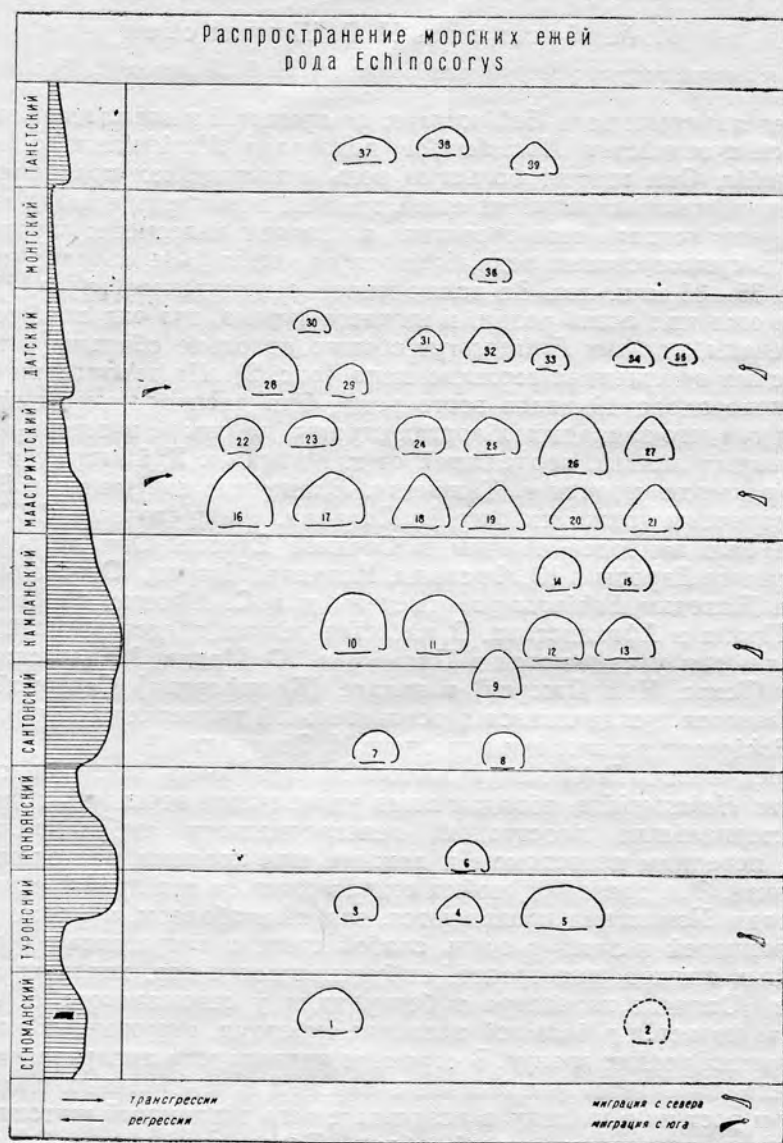


Рис. 2. Виды и подвиды *Echinocorys*: 1 — *euxina*, 2 — *sphaerica* (из верхнего сеномана ФРГ), 3 — *gravesi subsphaerica*, 4 — *rossiensis*, 5 — *francisciae*, 6 — *gravesi gravesi*, 7 — *vulgaris*, 8 — *scutata*, 9 — sp. novus, 10 — *turrita*, 11 — *subglobosa*, 12 — *marginata*, 13 — *ovata*, 14 — *lata*, 15 — *conica*, 16 — *elata*, 17 — *tercensis*, 18 — *lamberti*, 19 — *belgica*, 20 — *fastigata*, 21 — *pyramidata*, 22 — *fonticola*, 23 — *arnaudi*, 24 — *perconica*, 25 — *ciplensis*, 26 — *conoidea*, 27 — *tenuituberculata*, 28 — *edhemi*, 29 — *renntgarteni*, 30 — *pyrenaica*, 31 — *obliqua*, 32 — *sulcata*, 33 — sp. novus, 34 — *pentagonalis*, 35 — *asimmetrica*, 36 — sp. novus ex gr. *sulcata*, 37 — sp. novus ex gr. *dioscuriae*, 38 — *dioscuriae*, 39 — sp. novus ex gr. *dioscuriae*.

никогда не бывает сердцевидной. Преобладают яйцевидные, полусферические, конические, иногда высоко-цилиндрические формы, причем у представителей одного вида нередко наблюдаются большие вариации этих признаков. Надо думать, что такая изменчивость, часто вызывающая ошибки в определениях, обусловлена именно приспособлением

в эпибентосному существованию. Ограждение от осадка органов дыхания могло достигаться, очевидно, увеличением высоты панциря или образованием широких плоских оснований, препятствующих погружению в жидкий ил.

В площадном распространении *Echinocorys* на юго-западе нашей страны можно подметить определенные провинциальные влияния, различно проявляющиеся в позднемеловой истории развития рода. Создается впечатление, что этапы трансгрессий и широкого распространения морских бассейнов (поздний турон — коньяк, сантон — ранний кампан) характеризовались обширными связями и свободной миграцией с северо-запада. Регрессивные этапы (маастрихт, датский век) отличались палеозоогеографической дифференциацией и проникновением южных элементов фауны.

Можно полагать, что род *Echinocorys* филогенетически не является единым. В формировании этой совокупности видов большое значение имели процессы миграции. При относительном однообразии признаков среди представителей этого рода обособляются некоторые группы, отличающиеся своим строением. Такими группами являются, в первую очередь, *E. gravesi* Desor из верхнего турона — коньяка, обладающие наиболее своеобразной формой амбулакральных пор и датские *E. pentagonalis* Kongiel, отличающиеся целым рядом признаков: строением вершинного щитка, высоким положением перипрокта, формой передней части основания панциря.

РОЛЬ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИГЛОКОЖИХ В ДОННЫХ СООБЩЕСТВАХ ТВЕРДЫХ ГРУНТОВ ЗАЛИВА ВОСТОК ЯПОНСКОГО МОРЯ

В. Б. Погребов

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Заливы являются водоемами с выраженными градиентами абиотических условий. Изучение заливов может быть полезным для выяснения распределения донных животных в зависимости от отдельных экологических факторов. Исследовался залив Восток Японского моря. На твердых грунтах на глубинах 0—20 м водолазным количественным методом собрана 131 полная количественная проба и проведен учет макробентоса на 1025 м².

В 8 выделенных сообществах встречено 3 вида голотурий — *Cucumaria fraudatrix* Djakonov et Baranova, *C. japonica* Semper, *Stichopus japonicus* Selenka, 2 вида морских ежей — *Strongylocentrotus nudus* Agassiz, *S. intermedius* Agassiz, 11 видов звезд — *Patiria pectinifera* (Müller et Troschell), *Lysastrosoma anthosticta* Fisher, *Distolasterias nipon* (Döderlein), *D. elegans* Djakonov, *Lethasterias fusca* Djakonov, *L. nanimensis chelifera* (Verrill), *Aphelasterias japonica* (Bell), *Asterias amurensis* Lütken, *A. rollestoni* Bell, *Evasterias retifera tabulata* Djakonov, *Henricia* sp., 2 вида офиур — *Amphipholis kochii* Lütken, *A. puge-tana* (Lyman).

Наименьшая доля иглокожих в общей биомассе (менее 1%) отмечена в сообществах на глубинах до 1 м. Наибольшая — в сообществе *Strongylocentrotus nudus* + *S. intermedius* (65%). В сообществах *Crenomytilus grayanus*, *Modiolus difficilis* + *Arca boucardi*, *Laminaria cichorioides* иглокожие по биомассе составляют соответственно 15, 16 и 21%. Биомасса иглокожих наиболее велика в сообществе ламинарии и составляет 1777,8 г/м². Первое место среди иглокожих по биомассе во всех сообществах занимают ежи.

Распределение животных на грунте проанализировано для трепангов (*Stichopus japonicus*), морских звезд и ежей. Трепанги распределяются в соответствии с законом Пуассона (уровень значимости $P=0,05$). Распределение звезд также в основном соответствует закону Пуассона ($P=0,05$). Наблюдаемые отклонения от случайного распределения объясняются неоднородностью абиотических условий на локальном уровне (*Patiria pectinifera*, *Lysastrosoma anthostica*) и скоплением особей одного вида у пищевых объектов (*Lethasterias fusca*). В случае агрегации распределение может быть описано отрицательным биномиальным (1), которое получается при разложении выражения $(q-P)^{-K}$, q и P — альтернативные вероятности нахождения и ненахождения данной численности животных в учетной рамке, а K — степенной коэффициент. Коэффициент K в формуле отрицательного бинома позволяет рассчитывать частотное распределение вида по известной плотности поселения (2). Для *Patiria pectinifera* величина K не зависит от плотности; общее K составляет 5,130 (ошибка $K=4,807$). Ежи *Strongylocentrotus nudus* на однородных субстратах распределяются случайно, реже регулярно ($P=0,05$). На участках с расчлененным микро-рельефом и на смешанных грунтах распределение ежей агрегированное и аппроксимируется отрицательным биномом ($P=0,05$). Общее K равно 3,530 (ошибка $K=1,595$). Ежи *S. intermedius* на однородных участках чаще располагаются случайно и тогда их распределение может быть описано законом Пуассона ($P=0,05$). На неоднородном субстрате обнаруживается склонность к агрегации ($P=0,05$). Показатель K зависит от плотности поселения (коэффициент корреляции равен 0,932). Уравнение регрессии между K и плотностью поселения животных на m^2 (y) имеет вид $K=-0,308+1,591y$ (ошибка $K=0,154$).

Отмечена приуроченность некоторых иглокожих к определенным грунтам и микро-рельефу. Ежи *S. nudus* предпочитают скальный грунт, а из различных типов микро-рельефа скальной поверхности — неровные скалы ($P=0,05$). Ежей *S. intermedius* и трепангов больше на валунах и нет на заиленных участках ($P=0,05$). Численность звезд *Lysastrosoma anthostica* и *Aphelasterias japonica* увеличивается на скальном грунте ($P=0,05$). *Patiria pectinifera* эвриэдафична.

Распределение ряда иглокожих достоверно зависит от глубины. Сила влияния глубины на численность ежей *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius*, звезд *Lysastrosoma anthostica* и трепангов по данным дисперсионного анализа составляет в среднем 76, 68, 79 и 69% соответственно ($P=0,01$). Уравнения регрессии для этих видов на одном из разрезов имеют вид:

$$\begin{array}{ll} y = 4,775 + 1,212x - 0,089x^2 & \delta y/x = 2,495 \\ y = 0,756 + 0,087x - 0,007x^2 & \delta y/x = 0,476 \\ y = 0,054 + 0,036x - 0,002x^2 & \delta y/x = 0,197 \\ y = -1,225 + 0,142x - 0,022x^2 & \delta y/x = 0,456, \end{array}$$

где y — плотность поселения в экз/ m^2 , а x — глубина в м. Уменьшение численности ежей с глубиной, вероятно, обусловлено уменьшением биомассы водорослей, которые служат ежам основной пищей, *Patiria pectinifera* эврибатна.

Наблюдается связь численности иглокожих с местоположением участка относительно входа в залив. Последний фактор, очевидно, является комплексным и выяснение его составляющих требует дополнительного исследования. Основная роль здесь, скорее всего, принадлежит гидродинамике.

ЛИТЕРАТУРА

1. Debauche H. R. 1962. The structural analysis of animal communities in the soil. Progress in soil zoology, Lond.: 10—25.
2. Elliot. 1971. Statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Fresh-water Biological Association, No 25: 3—144.

СВЯЗЬ МОРФОЛОГИИ МОРСКИХ ЛИЛИЙ С УСЛОВИЯМИ ИХ ОБИТАНИЯ В ЖИВЕТСКОМ МОРСКОМ БАССЕЙНЕ ЮЖНОГО УРАЛА

Ж. А. Полярная

(Оренбургское геологическое управление, Оренбург)

Сложные дифференцированные биогенные постройки (риффы) дважды возникали в живетском морском бассейне и по времени возникновения соответствовали периодам затишья вулканической деятельности. Рифы были приостровными и располагались на склонах погружения мелководной части шельфовой зоны.

Криноидей селились на внутренней стороне рифового склона, отделенного от открытого моря кораллово-строматопоровым валом. Совместно с водорослями они образовывали своеобразные «луга», погруженные на глубину 10—20 м, т. е. в пределах разрушительного действия волн. Расположение в субаэральной зоне, придонные течения создавали нормальный газовый режим над криноидными лугами. Кроме этого, обилие водорослей обеспечивало криноидей достаточным количеством кислорода.

Морские лилии жили в бассейнах с постоянной соленостью, о чем свидетельствует сопутствующее им сообщество исключительно стенога-линных организмов (брахиоподы, кораллы, трилобиты, мшанки и др.).

Теплые воды субэкваториального моря, нормальная соленость, обилие солнечных лучей, способствовали интенсивному развитию фито-планктона и микроорганизмов — основным пищевым продуктам криноидей.

Существует определенная связь между условиями среды обитания криноидей в живетских рифах Южного Урала и особенностями морфологии их скелетных частей и внутреннего строения.

Место обитания, постоянные движения водных масс предопределили появление устойчивых, способных длительное время сопротивляться разрушительному действию окружающей среды видов криноидей. Это прежде всего касается купрессокринитид и гексакринитид, обладавших массивными, толстотаблитчатыми, часто богато скульптированными чашечками и соответствующими им утолщенными и укороченными стеблями с повышенным количеством цирр, прочно прираставшими к грунту. Утяжелению скелета морских лилий способствовало значительное количество растворенных в воде солей кальция.

Другой путь сопротивления разрушительному действию водных потоков избрали морские лилии родов *Aporretocrinus*, *Crossotocrinus*, *Graptocrinus* и семейства *Parahecrinidae*. Стебли у них более мобильные, способные к изгибанию, устойчивые к разрушению на излом. Достигалось это благодаря хорошо развитой лигаментной связке, занимавшей вогнутую центральную площадку и увеличению высоты члеников, причем, у криноидей рода *Aporretocrinus* и семейства *Parahecrinidae* наблюдается слияние нескольких мелких члеников в один крупный. Более мощная лигаментная связка была способна удерживать наклоненный на достаточно большой угол участок стебля и после снятия напряжения возвращать его в исходное положение.

Обилие пищи и проточная вода отразились на строении рук, органах питания и выделения.

Руки у наиболее широко развитых здесь представителей родов *Cupressocrinites*, *Hexacrinites* и *Stylocrinus*, как правило, короткие, неветвящиеся. У *Cupressocrinites* они дополнительно к функции ловли и снабжения пищей приобрели и защитную функцию. Смыкаясь при опасности, они полностью закрывали мягкие ткани чашечки.

Отсутствие анальной трубки или небольшие размеры ее являются отличительным признаком морских лилий — обитателей рифовых построек.

Характерно присутствие у некоторых живетских криноидей (*Cupressocrinites*, *Polyporocrinus*) стеблей с дополнительными каналами. Функциональное значение этих каналов объяснить пока не удалось. По мнению автора, они могли служить для облегчения конструкции слишком тяжеловесных стеблей. С другой стороны, каналы, вероятно, заключали в себя дополнительный объем нервных тканей и кровеносных сосудов — органов жизнеобеспечения нормальной работы стебля.

Крайнее проявление направленной эволюционной специализации выразилось у криноидей рода *Cupressocrinites*, характеризующихся появлением не свойственного другим морским лилиям, консолидационного аппарата.

Несмотря на то, что криноидеи были окружены многочисленными видами различных групп животных и водорослями, прочных симбиотических связей с другими организмами у них не было. Криноидеи использовали кораллово-строматопоровые поселения в качестве защитных преград от разрушительного действия волн и постоянных придонных течений. Размещение совместно с водорослями давало им дополнительную дозу кислорода.

В начале живетского века обособилась специализированная ветвь, объединяющая несколько родов криноидей, по своей морфологии и внутреннему строению наиболее приспособленных для обитания в биогенных постройках теплых морей эвгеосинклинальных зон.

К ВОПРОСУ О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ СЕМЕЙСТВА *CONOCLYPIDAE* ZITTEL (*ECHINOIDEA*)

Е. С. Порецкая

(Ленинградский государственный университет, Ленинград)

В 1778 г. Н. Леске (5), дополняя работу Я. Клейна 1734 г. о морских ежах, описал новый вид *Clypeus conoideus* по двум панцирям из известняков района г. Верона и Истрии. Описаны характерные признаки панциря, но ошибочно определено положение перипрокта на его вершине. Последующие исследователи относили вид Леске к разным родам: *Echinus*, *Galerites*, *Clypeaster*, *Echinoclypeus*, *Echinolampas*, *Clypeus*.

В 1839 г. Л. Агассиц (1) выделил новый род *Conoclypus*, к которому, кроме *C. conoideus*, отнес еще 3 вида. Диагноз рода близок к описанию Леске, но определено инфрамаргинальное положение продольного перипрокта.

В 1879 г. К. Циттель (11), обнаружив на двух экземплярах *C. conoideus* из Ливийской пустыни внутреннее перистомальное кольцо с аурикулами и обломки челюстей, выделил новое семейство *Conoclypidae*, которое отнес к *Gnathostomata*. В это семейство, кроме *Conoclypus*, он включил род *Oviclypeus* Dames, 1877, представленный одним видом: *O. lorioli* Dames из эоцена Италии.

В 1881 г. П. Лориоль (6) также обнаружил на двух фрагментах панцирей *Conoclypus conoideus* из района г. Виченца неполное внутреннее кольцо, части челюстей и цилиндрических отростков, которые, по его предположению, могли продолжаться внутрь панциря и играть роль колонок клипеастеров или перегородок дискоидей. Лориоль установил, что форма перистома округлая, а не пятиугольная, как описывали Циттель и другие.

В 1883 г. М. Помель (10) объединил коноклипид с клипеастеридами по наличию петалоидных амбулакров и внутренних перегородок или столбиков.

В 1891 г. Г. Котто (2) подробно описал *C. conoideus* (Leske) и осуществил ревизию рода, к которому было отнесено более 30 видов; после ревизии остался 21 вид. Ревизия класса морских ежей Ж. Ламбера и П. Тьерри (4), законченная в 1925 г., определила в роде *Conoclypus* 27 видов, и в дальнейшем это количество увеличилось. Однако, некоторые виды описаны по единичным экземплярам неполной сохранности и обоснованы лишь незначительными различиями формы панциря и амбулакров, а для некоторых указана большая внутривидовая изменчивость; новая детальная ревизия может уменьшить количество видов рода *Conoclypus*, панцири которого встречаются преимущественно в эоцене от южной Франции до Индии.

Вопрос о систематическом положении семейства *Conoclypidae* до настоящего времени является дискуссионным.

Т. Мортенсен в 1-й части IV тома 1948 г. своей классической монографии, посвященной ревизии класса *Echinoidea* (7), признавая возможное происхождение коноклипид от дискоидий, решил оставить первых в отряде *Cassiduloida*, подотряде *Conoclypina*. Основание для этого, по его мнению, наличие челюстного аппарата на ранних стадиях развития, при отсутствии его у взрослых форм, как у представителей отряда *Holactypoida* (*Echinoneus*), так и *Cassiduloida* (*Echinolampas*), показывающее, что челюстной аппарат не является основным признаком для классификации неправильных морских ежей.

Д. Дарем и Р. Мелвилл в 1957 г. (3), внесли изменения в классификацию Мортенсена; подотряд *Conoclypina* они отнесли к *Holactypoida*, на основании наличия у *Conoclypus* аурикул и радиальных поддержек.

Г. Филипп в 1965 г. (9), в критическом разборе классификации Дарема и Мелвилла, поддержал мнение Мортенсена о принадлежности *Conoclypina* к *Cassiduloida*, подчеркнув особенности морфологии *Conoclypus*, несвойственные холектипойдам.

С. Низияма в том же году (8) принял мнение Мортенсена и Филиппа о систематическом положении *Conoclypina*.

Достигающий самых больших размеров и наиболее широко распространенный среди видов *Conoclypus* — *C. conoideus* известен из среднего эоцена Крыма, Кавказа и Мангышлака; на Мангышлаке в среднем эоцене найден и *C. burlensis* Bajajunas.

На панцирях этих двух видов наблюдается очень глубокое положение перистома, окруженного вертикальными стенками панциря, с загнутыми внутрь краями, и наличие участков внутреннего скелета до верха панциря. На нижней стороне, при слиянии двух амбулакральных борозд в одну, у *C. conoideus* заметно смещение пор из ряда; у *C. burlensis* это смещение сильнее, и поры образуют четыре неправильных ряда. Образование филлодий, хотя и несильно развитых, у одного из видов *Conoclypus* подтверждает, вместе с другими признаками, близость рода к кассидулоидам.

Наличие внутреннего скелета сближает его с клипеастерами, но возможно, что это конвергентное образование, связанное с образом жизни. Можно предполагать, что коноклипиды были мало приспособлены к передвижению, и их большие панцири, лежавшие на рыхлом илу, переполненном нуммулитами, которыми, вероятно, они питались, нуждались в увеличении прочности для защиты от волн.

Наибольшее развитие коноклипидов совпадает с эпохой расцвета нуммулитов. В Крыму панцири *C. conoideus* встречаются в ассоциации с особенно крупными нуммулитами и моллюсками. Определяют, что эта фауна обитала на небольшой глубине, в субтропическом, нормально-морском бассейне и имела благоприятные условия для усвоения из воды

известии. С изменением условий и вымиранием нуммулитов, вымерли и коноклипусы. Их более узкие петалоиды, чем у клипеастеров, показывают меньшее развитие органов дыхания и, вероятно, меньшую возможность приспособления к новым условиям.

Несмотря на двухсотлетний период, морфология панцирей и челюстной аппарат *Conoclypus* изучены недостаточно и нуждаются в дальнейших исследованиях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Agassiz L. 1839. Description des échinodermes fossiles de la Suisse, 1. Mém. Soc. helv. sc. nat., 3: 1—101.
2. Cotteau G. 1889—1894. Paléontologie française. Terrain tertiaire. Echinides éocènes. Paris. 2: 1—788.
3. Durham J. W. a. Melvill R. V. 1957. A classification of echinoids. J. paleont., 31(1): 242—272.
4. Lambert J. et Thiéry P. 1909—1925. Essai de nomenclature raisonnée des échinides. Chaumont: 1—607.
5. Leske N. G. 1778. Additamenta ad Jacobi Theodori Klein naturalem dispositionem Echinodermatum. Lipsiae: 65—278.
6. Loriol P. 1881. Monographie des échinides contenus dans les couches nummulitique de l'Egypte. Mém. Soc. phys. hist. nat. Genève, 27: 59—148.
7. Mortensen Th. 1948. A monograph of the Echinoidea. Copenhagen. 4(1): 1—371.
8. Nisyama S. 1965. The echinoid fauna from Japan and adjacent regions. (Abstract). Matsue, Japan: 65—88.
9. Philip G. M. 1965. Classification of echinoids. J. paleont., 39(1): 45—62.
10. Pomel M. A. 1883. Classification méthodique et genera des échinides vivants et fossiles. Alger: 1—131.
11. Zittel K. A. 1879. Handbuch der Paleontologie. München und Leipzig. 1(1): 1—765.

АЗОТНЫЙ И ФОСФОРНЫЙ ОБМЕН ИГЛОКОЖИХ

М. В. Пропп

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Закономерности обмена веществ между организмом и средой имеют не меньшее физиологическое и экологическое значение, чем дыхание и энергетический метаболизм, но изучены значительно слабее. Характерной особенностью иглокожих является сходство целомической жидкости по осмотическому давлению и ионному составу с морской водой, в результате чего в адаптации этих животных к условиям среды на первый план выдвигаются процессы клеточной, а не системной, регуляции (3, 4).

В серии экспериментов одновременно измеряли дыхание, выделение общего азота, аммиака, мочевины, общего фосфора, ортофосфата у нескольких видов иглокожих сублиторали Японского моря (см. таблицу). В ряде случаев определяли концентрацию аммиака и ортофосфата в целомической жидкости. Все виды выделяют азот преимущественно в виде аммиака (60—75% всего азота), мочевины (3—18%) и органических соединений, предположительно аминокислот (20—35%), что согласуется с литературными данными, обобщенными Булугианом (2) и Проссером и Брауном (1). Фосфор экскретируется главным образом в виде ортофосфата. Процесс выделения с удовлетворительной точностью описывается степенными уравнениями, сходными по форме с общепринятыми при измерении дыхания (см. таблицу).

Не обнаружено единой или хотя бы сходной связи между величинами дыхания и выделения азота и фосфора у разных видов. Атомные отношения кислород—азот—фосфор зависят от экологии вида и температуры воды. Кислород, аммиак и ортофосфат переносятся через кле-

Параметры уравнений экскреции основных форм азота и фосфора

$$E = aW^b$$

E (экскреция) — г · 10⁻⁶ азота, фосфора/час, W (вес) — г сухого веса,
r — коэффициент корреляции между логарифмами экскреции и веса,
a — линейный коэффициент, b — степенной коэффициент

Вид	Температура, °	a	b	r	Форма элемента
<i>Strongylocentrotus nudus</i> Agassiz	5,5	0,506	0,688	0,86	PO ₄
»	5,5	2,69	0,985	0,95	NH ₄
»	21	1,89	0,449	0,83	PO ₄
»	21	7,66	0,661	0,95	NH ₄
<i>Strongylocentrotus intermedius</i> Agassiz	5,5	0,266	0,87	0,72	PO ₄
»	5,5	0,132	1,77	0,93	NH ₄
»	21	2,56	0,516	0,76	PO ₄
»	21	8,34	0,267	0,53	NH ₄
<i>Patiria pectinifera</i> (Müll. et. Trosch.)	5,5	0,212	0,785	0,94	PO ₄
»	5,5	1,67	0,93	0,98	NH ₄
»	21	0,227	0,692	0,83	PO ₄
»	21	10,9	0,784	0,95	NH ₄
<i>Aphelasterias japonica</i> (Bell)	21	0,46	1,03	0,82	PO ₄
»	21	13,1	0,597	0,58	NH ₄

точную мембрану разными механизмами и только для кислорода процесс переноса можно рассматривать как простую диффузию.

Аммиак переносится преимущественно в виде иона аммония вместе с ионами калия и, возможно, натрия в системе активного транспорта и облегченной диффузии, связанных с калиево-натриевым клеточным насосом. Он может переноситься против градиента концентрации и его содержание в целомической жидкости может быть ниже, чем в окружающей воде. Многие детали этого процесса еще предстоит исследовать. Наиболее вероятным механизмом переноса ионов фосфорной кислоты представляется облегченная диффузия, хотя возможно и участие систем встречного транспорта. Выделение аммиака и ортофосфата нельзя рассматривать как простой процесс диффузии из организма образующихся продуктов метаболизма. Выделение растворенного органического вещества, азота и фосфора, ионный и водный обмен, осморегуляция, температурная адаптация представляют различные стороны связанных процессов мембранного транспорта. Иглокожие представляют удобный объект для дальнейших исследований, поскольку целомическая жидкость доступна для изучения и может рассматриваться как внутренняя среда организма, а специальные выделительные и осморегуляторные органы слабо развиты.

Экологическая эффективность использования азота и фосфора на рост и размножение выше, чем энергии. Это вызвано как окислением углеводов в энергетическом цикле, так и значительными затратами азота и фосфора на генеративный и пластический рост.

Химический состав пищи, гамет, тканей тела, величины выделения в растворенной форме представляют довольно стабильные характеристики, поддающиеся относительно точной экспериментальной оценке. Применяя условие сохранения вещества и энергии одновременно для энергии, азота и фосфора можно составить систему уравнений баланса и косвенно определить природные рационы, вымет гамет и некоторые другие показатели, достаточно точное прямое измерение которых затруднительно. К сожалению, подобная система уравнений весьма чувствительна к небольшим изменениям в значениях используемых переменных. Поэтому ее практическое применение требует более точных данных, чем те, которыми мы располагаем в настоящее время.

ЛИТЕРАТУРА

1. Проссер Л., Ф. Браун. 1967. Сравнительная физиология животных. «Мир», М.: 766.
2. Boolotian R. A. (editor). 1966. Physiology of Echinodermata. A collective effort by a group of experts. Department of Zoology. Univ. of California. Los Angeles: 821.
3. Lange R. 1964. The osmotic adjustment in the echinoderm *Strongylocentrotus droebachiensis*. Comp. Biochem. Physiol. 13: 205—216.
4. Lange R. 1968. Isoosmotic intracellular regulation. Nytt. Mag. Zool. 16: 1—13.

ХИМИЧЕСКАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ МУСКУЛАТУРЫ АМБУЛАКРАЛЬНЫХ НОЖЕК МОРСКОЙ ЗВЕЗДЫ *ASTERIAS AMURENSIS*

Л. Л. Протас

(Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова
АН СССР, Ленинград)

Ацетилхолин (АХ), наиболее распространенный в природе медиатор возбуждения, осуществляет передачу нервного импульса, взаимодействуя со специализированными участками мембран, холинорецепторами. Установлено, что многие мышцы иглокожих обладают высокой чувствительностью к АХ и другим холинэргическим агентам, что является важным признаком медиаторной роли АХ в этих мышцах. Это касается, главным образом, мышц морских ежей и голотурий. Холинорецепция мышц морских звезд почти не исследована, несмотря на то, что у этих животных обнаружены другие признаки ацетилхолиновой медиации возбуждения: показано относительно высокое содержание АХ и холинэстеразы (фермента, гидролизующего АХ) в радиальных нервах и стенках амбулакральных ножек (2). В настоящем сообщении представлены предварительные данные о чувствительности мышц амбулакральных ножек морской звезды к АХ и родственным ему соединениям, а также к некоторым другим известным биологически активным веществам.

Объектом исследования были выбраны амбулакральные ножки *Asterias amurensis* Lütken. Работа выполнена на биостанции о. Путятина (Японское море) в августе—сентябре 1975 года. На основании амбулакральной ножки, расположенной в центральной части луча, накладывали лигатуру. Ножку перерезали ниже лигатуры и помещали в ванночку с аэрируемой морской водой. Второй ниткой, завязанной под присоской, ножку соединяли со шведским рычажком, оставляющим запись на закопченном кимографе. Отягощение препарата составляло 200—300 мг. Для каждого вещества строили кривые концентрация—действие, по которым определяли EC_{50} -концентрацию, вызывающую пятидесятипроцентное сокращение мышцы.

АХ и вещества, имитирующие действие АХ (холиномиметики), вызывали сокращения амбулакральных ножек, которые длились до тех пор, пока вещества не удаляли из раствора. Самыми активными оказались никотин ($EC_{50}=2,5 \cdot 10^{-7}$ М) и карбахолин ($EC_{50}=6 \cdot 10^{-6}$ М). EC_{50} АХ составила $2 \cdot 10^{-4}$ М.

Холинорецепторы большинства исследованных животных разделяются по своей фармакологической чувствительности на никотиновые и мускариновые. Мышцы амбулакральных ножек *Asterias amurensis* оказались чувствительны и к веществам, взаимодействующим с никотиновыми рецепторами (субехолин, бутирилхолин, никотин, пропионилхолин), и к веществам, взаимодействующим с рецепторами мускаринового типа (метилфурметид, ареколин, мехолин). Такая недифференцированная чувствительность к холиномиметикам свойственна всем иссле-

дованным невисцеральным мышцам иглокожих (голотурий, морских ежей). Как показано недавно на примере протрактора глотки *Cusimaria japonica* Semper (1), это может быть связано с тем, что мышца содержит два рецептора, один из которых является никотиночувствительным, другой — мускариночувствительным. Существование двух рецепторов вполне вероятно и для мышцы амбулакральной ножки морской звезды, однако, необходима прямая проверка этого.

Ингибитор холинэстеразы прозерин усиливал действие АХ и других гидролизуемых эфиров холина (субехолина, пропионилхолина, бутирилхолина, мехолина). Потенцирующее действие возрастало с увеличением концентрации прозерина, но определить максимально возможное потенцирование не удалось, так как при концентрации прозерина выше $2 \cdot 10^{-6}$ М появлялись сильные спонтанные сокращения. В одном из опытов прозерин ($2 \cdot 10^{-6}$ М) уменьшил EC_{50} АХ в 100 раз.

Таким образом, представленные данные подтверждают существование холинэргического звена в сократительном акте амбулакральной ножки.

Некоторые из других известных медиаторов — серотонин, дофамин, норадреналин в высоких концентрациях (до 10^{-4} М) не вызывали сокращения амбулакральной ножки и не устраняли контрактуру, вызванную холинэргическим агентом (карбахолином). Гистамин (10^{-5} М) вызывал значительное расслабление тонуса ножки, что выражалось в растяжении препарата. После удаления гистамина из раствора исходный тонус восстанавливался. Гистамин не препятствовал развитию сокращения в ответ на АХ, но делал препарат неспособным к удержанию контрактуры. Расслабляющее действие гистамина может быть связано с его неспецифическим действием на мышечную или соединительную ткань стенки амбулакральной ножки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Шелковников С. А., Старшинова Л. А., Иоффе Д. В. 1974. Холино-рецепторы протрактора глотки голотурии. Ж. эвол. биохим. и физиол., 10(1): 101—103.
2. Pentreath V. W., Cottrell G. A. 1968. Acetylcholine and cholinesterase in the radial nerve of *Asterias rubens*. — Comp. Biochem. Physiol., 27: 775—785.

ГОМОЛОГИЯ В СКЕЛЕТЕ *PISOCRINACEA* (*CRINOIDEA*)

С. В. Рожнов

(Палеонтологический институт АН СССР, Москва)

Pisocrinaceae — надсемейство силурийско-девонских инадунат, включающее три семейства. Чашечка состояла из пяти, трех базальных табличек, двух больших радиальных, трех или двух маленьких верхних радиальных, одной или двух нижних радиальных и, иногда, нескольких самых маленьких дополнительных радиальных табличек; часто имела анальная табличка X. Плоскость симметрии проходила через радиус E.

У семейств *Pisocrinidae* и *Cicerocrinidae* одна нижняя радиальная табличка, гомологизировавшаяся по-разному. Бэзер (2) считал ее радиальной; Мооре и Лаудон (5) — нижней радиальной, гомологичной нижней табличке С-радиуса исходных *Homocrinaceae*; Мооре (4) — уникальной для криноидей слитой табличкой В- и С-радиусов.

В действительности эта табличка является разросшейся нижней радиальной В-радиуса *Homocrinaceae*, нижняя радиальная табличка С-радиуса которых атрофировалась. Тенденция к редукции последней заметна уже у некоторых гомокринид. Так, у *Homocrinus parvus* Hall на нижнюю радиальную В-радиуса, более крупную, чем нижняя ради-

альная *C*, опирается не только верхняя радиальная *B*, но, частично, и верхняя радиальная *C*. Гомология нижней радиальной пизокринид с таковой *B*-радиуса гомокринацей подтверждается тем, что у *Pisocrinus* sp. пов. одна из чашечек имеет редуцированную нижнюю радиальную *C*, не соприкасающуюся с верхней радиальной *C*-радиуса.

Маленькая радиальная табличка *E* пизокринид, вероятно, гомологична верхней радиальной *E* гомокринид. Обычно у пизокринид она выше двух других маленьких радиальных табличек. У видов, маленькие радиальные таблички которых могут контактировать с базальными, чаще контактирует именно табличка *E*, иногда сильно разраставшаяся, например, у *Pisocrinus campana* S. A. Miller. Поэтому, у *Quiniocrinus*, отнесенного к самостоятельному семейству из-за присутствия двух нижних радиальных табличек — *B* и *C*, табличка *E*, возможно, гомологична маленькой радиальной табличке *E* пизокринид.

Дополнительные радиальные таблички, появившиеся у *Calycanthocrinus* и *Jaekelicrinus*, не нарушают гомокринидной симметрии пизокринид. Полимеризация радиальных табличек и рук связана с запретом для пизокринид ветвления рук.

Пять базальных табличек *Pisocrinus* и *Parapisocrinus* неодинаковых размеров и формы. Базальная, расположенная под нижней радиальной и, обычно, не выходящая по бокам за ее пределы, гомологична базальной *BC* гомокринацей. Базальные *CD* и *AB* с заостренным дистальным краем, вклинивающимся между нижней радиальной и большими радиальными. Обычно базальная *DE* также заострена дистально, но иногда имеет форму сектора, заострена же табличка *AE*. То одна, то другая из этих табличек вклинивается между радиальными *A* и *D*. У экземпляра *Pisocrinus yeltyschevae* Rozhnov здесь обнаружена шестая маленькая базальная табличка.

У *Triacrinus*, произошедшего от *Pisocrinus*, три базальные таблички. Бэзер (1) считал, что эта особенность связана со слиянием базальных *DE* и *CD*, *BC* и *AB*. Боушка (3) считал, что произошло не слияние этих табличек, а атрофия двух из пяти, что подтверждается присутствием у *Pisocrinus yakovlevi* Bouska очень узкой базальной *DE*. Но первые триакринусы появились раньше этого вида и для первых из них характерно расположение базальных табличек в вертикальные ряды с радиальными. Поэтому следует считать, что сливались таблички *DE* с *CD* и *AB* с *AE*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Bather F. A. 1893. The Crinoidea of Gotland, part. I. The Crinoidea Inadunata, Svenska Vetensk. Akad. Handl., 25, (2): 1—200.
2. Bather F. A. 1900. The Crinoidea in Lankester E. R., A treatise on Zoology, London, 3: 94—204.
3. Bouska J. 1956. Pisocrinidae Angelin českeno siluru a devonu (Crinoidea): Ustred, Czechoslovakia, ustav Geol., Rozpravy, 20: 134.
4. Moore R. C. 1962. Ray structures of some Inadunate Crinoids: Univ. Kansas Paleont. Contrib., 50: 1—47.
5. Moore R. C. a. Laudon L. R. 1943. Evolution and classification of Palaeozoic crinoids: Geol. Soc. America, Spec. Pap. 46: 1—153.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА СКОРОСТЬ МЕТАБОЛИЗМА ИГЛОКОЖИХ ЯПОНСКОГО И БАРЕНЦЕВА МОРЕЙ

В. И. Рябушко

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

При температурах, соответствующих природным, изучали дыхание у иглокожих Японского и Баренцева морей: у морских ежей *Strongylocentrotus nudus* Agassiz, *S. intermedius* Agassiz, *S. droebachiensis* Mul-

ler, *Echinus esculentus* Linnaeus; у морских звезд *Patiria pectinifera* (Muller et Troschel), *Aphelasterias japonica* (Bell), *Asterias rubens* Linnaeus, *Henricia sanguinolenta* (Muller), *Crossaster papposus* (Linnaeus), *Solaster endeca* (Linnaeus), *Pteraster militaris* (Muller); у голотурии *Cucumaria frondosa* (Gunnerus). Измерения производили шприцевой модификацией микрометода Винклера в замкнутых респирометрах. У *Cucumaria frondosa*, *Asterias rubens* и *Patiria pectinifera* и у морских ежей рода *Strongylocentrotus* дыхание изучали во все сезоны года.

Зависимость скорости потребления кислорода (Q мл. час⁻¹ экз⁻¹) исследованных животных от сухой массы тела (W , г) при каждой температуре описана степенной функцией: $Q = AW^k$. Параметр A , характеризующий уровень обмена животных весом 1 г, возрастает по экспоненте. Для баренцевоморских видов параметр A изменяется в 2—3,5 раза быстрее, чем для япономорских. Так, у *Strongylocentrotus droebachiensis*, *Asterias rubens* и *Cucumaria frondosa* для интервала температур 0—10°C Q_{10} находится в пределах 5—7, а у *Strongylocentrotus nudus*, *S. intermedius* и *Patiria pectinifera* — в пределах 2—3. При температурах, близких к 0°C, уровень обмена у баренцевоморских видов ниже, чем у япономорских. В интервале температур 6—12°C параметр A имеет близкие значения для всех исследованных видов. Таким образом, у япономорских видов (*Strongylocentrotus nudus*, *S. intermedius*, *Patiria pectinifera*) Q_{10} изменяется с температурой согласно «правилу Вант-Гоффа», а у баренцевоморских видов (*Strongylocentrotus droebachiensis*, *Asterias rubens* и *Cucumaria frondosa*) Q_{10} изменяется с большей скоростью.

Однако, у животных одного и того же вида с разной массой тела скорость обмена изменяется с температурой не одинаково. Это происходит потому, что степенной коэффициент в уравнениях обмена для баренцевоморских видов и *Strongylocentrotus nudus* статистически достоверно повышается при понижении температуры. При этом у *S. droebachiensis*, *S. nudus* и *Asterias rubens* параметр k понижается с ростом температуры примерно с одинаковой скоростью. Поэтому для этих видов животных разной массы коэффициент Q_{10} имеет разные значения. Для *Strongylocentrotus intermedius* и *Patiria pectinifera* значения k практически не зависят от температуры.

Рассмотрен обмен животных с типичной для всех видов сухой массой тела 10 г, учитывая одновременное изменение коэффициентов A и k в уравнениях обмена с температурой. Оказалось, что в отличие от изменения A , скорость обмена нарастает более равномерно и температурные коэффициенты Q_{10} лежат в пределах, установленных «правилом Вант-Гоффа».

Можно предположить, что снижение степенного коэффициента в уравнениях обмена при повышении температуры происходит либо из-за уменьшения массы метаболизирующих тканей в теле животного после окончания репродуктивного цикла, совпадающего для многих видов с максимумом температур, либо из-за увеличения активного обмена, понижающегося при падении концентрации кислорода в воде.

УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ МОРСКИХ ЕЖЕЙ В МЕЛОВЫХ МОРЯХ ДОНЕЦКОГО БАССЕЙНА

О. В. Савчинская

(Харьковский государственный университет, Харьков)

В морских отложениях мела Донецкого бассейна известно не менее 60 видов (и подвидов) морских ежей, относящихся к 23 родам. Наиболее многочисленными они были в сеномане, в сантонском же ярусе — практически отсутствовали.

По образу жизни среди них различаются эндобентосные формы и формы свободнопередвигающиеся по поверхности морского дна. В расселении их наблюдается приуроченность к различным фациям и биономическим областям и зонам.

Литоральная зона и прилегающая к ней верхняя часть сублиторальной зоны прибрежно-мелководной области. В сеноманском веке обитателями прибрежного бурного мелководья с гравийно-песчаным дном были *Balanocidaris* и *Cidaris* с толстыми, часто булавовидными иглами. В раннем маастрихте на севере Донбасса, вблизи устричных ибрахиоподовых банок, в относительно спокойных условиях, на небольших углубленных участках дна с известковисто-песчаным грунтом, селились мелкие *Catopygus*. В это же время на юге Донбасса, в отдаленном от крутых берегов бурном мелководье, на уплотненном глауконитово-известковисто-песчаном дне, были многочисленны *Balanocidaris* и *Cidaris*.

Для области фосфатного мелководья, примыкавшей в сеномане к обширной Донецкой суше, характерно отсутствие морских ежей. Только на немногих мелких участках зоны с «мозаичными» грунтами и очень подвижными водами с признаками небольшой и непостоянной распресненности существовали *Balanocidaris*.

Область карбонатного мелководья открытого моря в пределах сублиторали, широко распространенная в течение позднего турона и коньяка, характеризовалась изменчивым гидродинамическим режимом и фораминиферо-кокколитовыми грунтами. Среди богатой фауны однообразного состава видную роль играли эндобентосные микроастериды и менее многочисленные *Echinocorys* и *Conulus*.

Область открытого моря в пределах сублиторали. а) В начале позднего кампана на юге Донбасса немногие *Echinocorys* обитали в зоне глинисто-карбонатных грунтов с иловыми впадинами с некоторой застойностью придонных слоев воды и восстановительной средой. б) В конце позднего кампана, также на юге Донбасса, в зоне глинисто-кремнисто-карбонатных грунтов с придонными течениями умеренной силы, среди разнообразной фауны особенно много было *Galeola*, *Echinocorys* и эндобентосных микроастерид. в) В раннем маастрихте в близких условиях в зоне кремнисто-песчанисто-карбонатных грунтов селились *Micraster*, *Isomicraster*, *Cardiaster* и *Echinocorys*. На юге, в подзоне неглубоких впадин с пониженной температурой придонных слоев воды с зарослями губок, существовали *Echinocorys* и цидариды, а также эндобентосные *Hemiaster*. г) В позднем маастрихте на севере, в зоне глауконитово-песчанисто-известковистых грунтов в обстановке слабых придонных течений, среди разнообразной фауны и зарослей водорослей, были нередки *Echinocorys*, *Catopygus*, *Cardiaster* и мелкие *Hemiaster*. У границы с литоралью, на более песчаных грунтах, в условиях активного гидродинамического режима, селились *Echinocorys* и *Cassidulus* и эндобентосные *Hemipneustes*. В отдалении от суши, во впадинах морского дна, где шло накопление подводных ракушников, захоронялись недалеко обитавшие *Epiaster*, *Toxopatagus*, *Phymosoma*, *Echinocorys*.

К ВОПРОСУ О РАСПРОСТРАНЕНИИ РОДА *OPHIONOTUS*

И. С. Смирнов

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

Антарктический род *Ophionotus* (сем. *Ophiolepididae*) состоит из 2 видов: *O. hexactis* (Е. А. Smith) и *O. victoriae* Bell.

O. victoriae, по литературным и нашим данным, известен, кроме побережья Антарктиды (от моря Росса до моря Рисер-Ларсена), на

Южных Шетландских островах, архипелаге Палмер, Южных Сандвичевых островах, на о. Южная Георгия и о. Буве, на глубинах от 5 до 750 м, преимущественно до 400 м (4, 3). В обработанном нами материале имеется дночерпательная проба с 1 экземпляром вида *O. victoriae*, добытая с глубины 1160 м, из внутришельфовой депрессии, в зал. Прюдс (д/э «Обь», 1957 г., ст. 188, 68°55' ю. ш., 77°29' в. д.). Однако, несмотря на эврибатность данного вида (5—1160 м), следует его считать, согласно терминологии Андрияшева (2), эврибатным шельфовым видом, а не батинальным. Данное широкое распространение этого вида в Гляциальной подобласти, можно объяснить исходя из наличия в его развитии планктонной личиночной стадии, с помощью которой возможно шло расселение этого вида по шельфу Антарктиды и антарктическим островам. Являясь холодноводным стенотермным видом, *O. victoriae*, очевидно, не может проникнуть в Кергеленскую подобласть.

Вид *O. hexactis*, по литературным данным, обнаружен на островах Южная Георгия, Принс-Эдуард, Крозе, Кергелен и Херд, на глубинах от 2 до 273 м (4). После обработки нашего материала батиметрические границы, указанные Мортенсеном для этого вида, остались без изменений, но обнаружено новое местонахождение («Слава», 1958 г., о. Монтэтью, сборы Г. А. Соляника). Таким образом, ареал вида расширился до Южных Сандвичевых островов. Поэтому широтное перекрывание ареалов видов *O. hexactis* и *O. victoriae*, отмеченное Мортенсеном (4), увеличилось.

O. hexactis, в отличие от *O. victoriae* не имеет планктонной личинки, так как вид — живородящий, и личиночная стадия проходит в яйце (4). Поэтому распространение стенобатного шельфового вида *O. hexactis*, не имеющего свободноплавающей личинки, на островах в Кергеленской подобласти, вероятно, можно объяснить перемещением взрослых особей или молоди на плавающих водорослях (келпах). Нами в 1974 г. на НИС «Зунд» собраны беспозвоночные животные с ризоидов плавающих водорослей в районе о. Южная Георгия (трал 78, 54°17' ю. ш., 35°48' з. д.). Среди иглокожих найдено несколько экземпляров офиур, принадлежащих к сем. *Amphiuridae*. Однако у Мортенсена (4) указана проба, добытая также у о. Южная Георгия на глубине 2 м с ризоидами водоросли, на которых обнаружен один экземпляр *O. hexactis*. Таким образом, несмотря на то, что прямых доказательств переноса этого вида келпами нет, можно предполагать подобное его расселение в районе действия Антарктического циркумполярного течения. Проникновению *O. hexactis* в Гляциальную подобласть, очевидно препятствует более высокий температурный оптимум этого вида по сравнению с холодноводными антарктическими видами.

В тезисах границы и названия биогеографических подразделений даны по Андрияшеву (1).

ЛИТЕРАТУРА

1. Андрияшев А. П. 1964. Обзор фауны рыб Антарктики. Исслед. фауны морей, 2(10): 335—386.
2. Андрияшев А. П. 1975. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны. В сб.: «Биология шельфа. Тезисы докл. Всес. конф.», Владивосток: 13—15.
3. Fell H. B. 1961. The fauna of the Ross Sea, I. *Ophiuroidea*. Mem. N. Z. oceanogr. Inst., 18: 47—48.
4. Mortensen Th. 1936. *Echinoidea* and *Ophiuroidea*. Discoveri Reports, 12: 311—313.

РАЗВИТИЕ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПЛАСТРОНОВ У МОРСКИХ ЕЖЕЙ-СПАТАНГОИДОВ

А. Н. Соловьев

(Палеонтологический институт АН СССР, Москва)

Одним из наиболее ярких проявлений двусторонней симметрии в морфологии панциря неправильных морских ежей отряда *Spatangoida* является пластрон — адоральная часть непарного 5-го интерамбулакра, в которой пластинки по форме, величине и относительному расположению отличаются (часто весьма значительно) от гомологичных пластинок других интерамбулакальных полей. Формирование пластрона происходит постепенно, в течение длительного исторического развития отряда. Основной причиной изменения 5-го интерамбулакра несомненно явилось перемещение рта к переднему краю панциря, которое привело к относительному удлинению I и IV амбулакров и 1, 4 и 5 интерамбулакров. Максимально это сказалось на 5-м интерамбулакре, лежащем в плоскости двусторонней симметрии. Поскольку количество пластинок во всех интерамбулакрах остается постоянным, то относительное удлинение 5-го поля компенсируется увеличением размеров самих пластинок. На ранних этапах эволюции (в юре) у коллиритид и дизастерид это достигается путем более или менее равномерного удлинения многих пластинок — из протостернального пластрона (рис. 3, а), представляющего по существу первичную неизмененную структуру, формируется гаплостернальный пластрон (рис. 3, б, ж), (1).

Позднее, в раннемеловую эпоху, начинается дифференциация наиболее близких к перистому пластинок — лабрума, стернальных и эпистернальных, т. е. тех пластинок, которые закладываются на ранних стадиях онтогенеза. Это, по-видимому, связано с тем, что передвижение периста от центра к переднему краю и перестройка панциря по двустороннесимметричному плану смещается в индивидуальном развитии на все более ранние стадии. В двух филогенетических ветвях отряда, разделившихся еще в юре, с начала мела происходит формирование принципиально отличающихся пластронов: в подотряде *Meridosternina* — меридостернальный тип (с лабрумом контактирует одна стернальная пластинка), а в подотряде *Amphisternina* — амфистернальный тип (с лабрумом контактируют две стернальные пластинки). Исходным для обоих типов послужил гаплостернальный пластрон.

Для раннемеловых меридостернин — холастерид — характерно присутствие примитивного меридостернального пластрона с зигзагообразным расположением пластинок; для этого типа здесь предлагается название диастернальный пластрон (рис. 3, в). В течение раннего мела диастернальный пластрон не претерпевает сколько-нибудь заметных перестроек. Формы с этим типом пластрона продолжают существовать в позднем мелу и исчезают в конце палеоцена. В некоторых случаях у позднемеловых видов с диастернальным пластроном встречается, как аномалия, гаплостернальная структура — например, у *Echinocorys euxinus* Shim. (2). С начала позднего мела дифференциация диастернального пластрона приводит к формированию метастернального (рис. 3, г) у холастерид и ортостернального (рис. 3, д) — у стегастерид. Морские ежи с метастернальным пластроном весьма характерны для позднего мела и, по-видимому, полностью вымирают в конце этой эпохи или в палеоцене (3). Для большинства кайнозойских и всех современных представителей подотряда характерен ортостернальный пластрон. У некоторых позднемеловых форм (*Paronaster*), а также у многих современных урехинид и пурталезинид происходит разрыв пластрона — стернальная пластинка отделена от лабрума пластинками I и V амбулакальных полей (рис. 3, е).

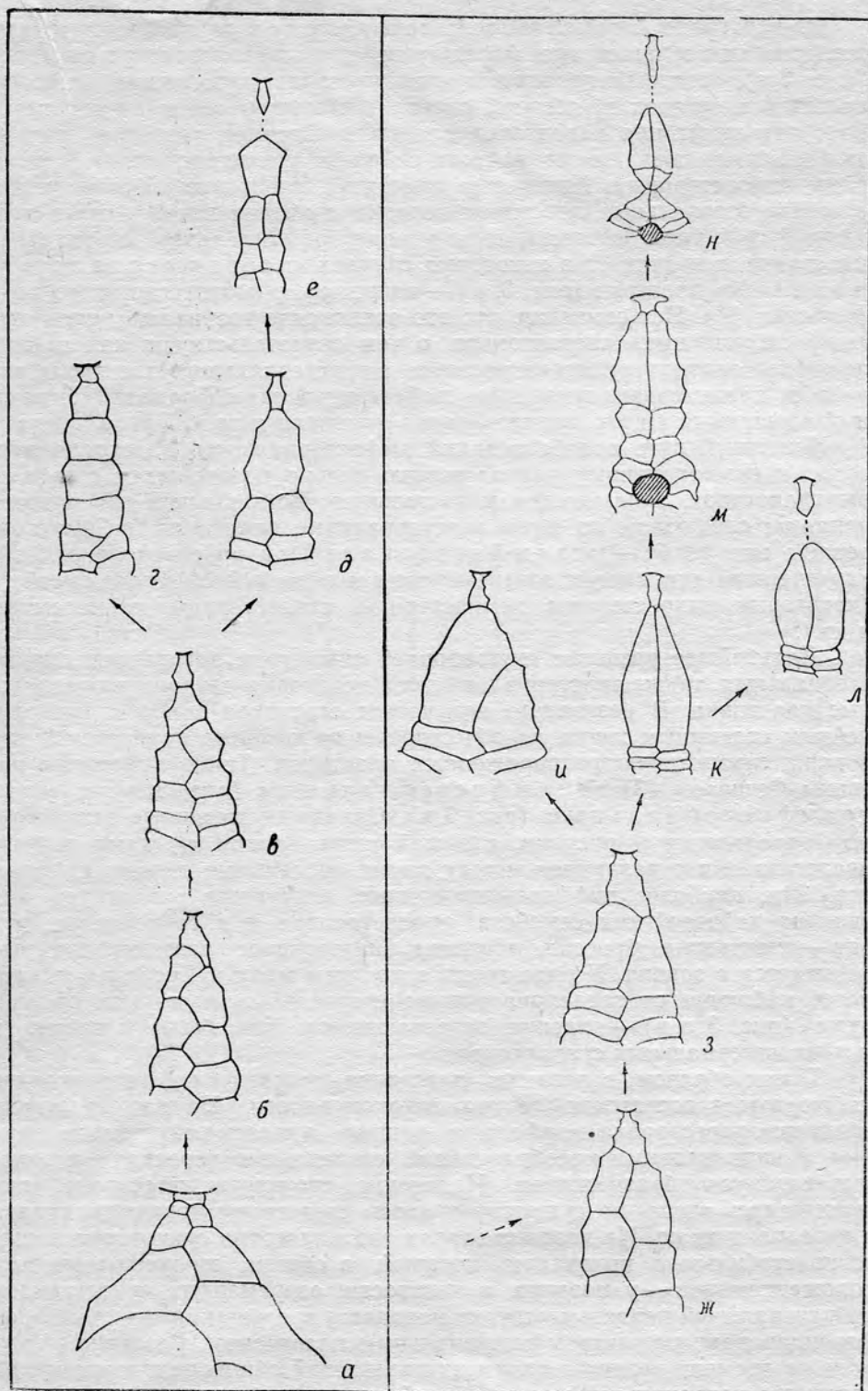


Рис. 3. Развитие типов пластрона у морских ежей подотряда *Meridosternina* (а—е) и *Amphisternina* (ж—н); а — протостеральный, б — диастеральный, в — метастеральный, г — ортостеральный, д — ортостеральный, е — ортостеральный разорванный (в—е — меридостеральный тип); ж — гапlostеральный, з — протамфистеральный, и — «псевдомеридостеральный», к — мезамфистеральный, л — мезамфистеральный разорванный, м — голамфистеральный, н — ультрамфистеральный разорванный (з, к—н — амфистеральный тип).

В подотряде *Amphisternina* (у токастерид) в раннем мелу из гаплостерального пластрона формируется протамфистернальный (рис. 3, з), который характеризуется увеличенными размерами стернальных пластинок и, обычно, сильно скошенным швом между ними. Этот тип пластрона характерен для ранних этапов развития (ранний мел и начало позднего мела) ряда семейств (хемиастериды, микрастериды, схизастериды). Интересно отметить, что резко асимметричное развитие стернальных пластинок нередко приводит к тому, что в контакте с лабрумом остается только одна, обычно левая, стернальная пластинка, и возникает в некоторых случаях «псевдомеридостернальный» пластрон (рис. 3, и) — например, у позднесенонского рода *Iranias* (4). Нет сомнения, что это отклонение возникает у типичных «амфистернальных» спатангоидов, о чем свидетельствуют как наблюдения над закономерностями развития амфистернального пластрона, так и набор характерных признаков, свойственный этим формам (компактный вершинный щиток, перипетальная фасциола и пр.).

Типичный путь преобразований амфистернального пластрона приводит к симметричному расположению сильно разросшихся стернальных пластинок, занимающих значительную часть нижней поверхности панциря; следующие за ними эпистернальные пластинки дифференцированы еще слабо — мезамфистернальный пластрон (рис. 3, к), характерный для многих позднемеловых и ряда кайнозойских семейств (некоторые микрастериды, хемиастериды, схизастериды, перикосмиды и др.).

Дальнейшее развитие двусторонней симметрии затрагивает, кроме стернальных, также эпистернальные, а в некоторых случаях и преанальные пластинки. В результате получается структура с почти прямолинейным срединным швом, по обе стороны от которого находятся 3 или 4 пары симметрично расположенных пластинок. Такие пластроны названы Фишером (3) голамфистернальным (рис. 3, м) и ультрамфистернальным (рис. 3, н). Однако приведенные этим автором определения и рисунки, с нашей точки зрения, не дают четкого представления о различиях между двумя последними типами пластронов. Эти, наиболее дифференцированные, пластроны характерны для типично кайнозойских семейств, процветающих и в современных морях — спатангид, бриссид, ловениид, интенсивное развитие которых начинается с эоцена. У ряда групп в позднем мелу и, особенно, в кайнозое наблюдается тенденция отрыва стернальных пластинок от лабрума (рис. 3, л, н) — явление, встречающееся, как было показано, и у меридостернальных спатангоидов.

Таким образом, в развитии пластрона морских ежей-спатангоидов наблюдаются достаточно четкие закономерности. На ранних этапах эволюции перестройка морфологии панциря явилась результатом важных функциональных преобразований, связанных с переходом к закапывающемуся образу жизни. Изменение структуры пластрона, как указывалось выше, по существу явилось следствием перемещения рта к переднему краю. На поздних этапах тип пластрона становится достаточно стабильным признаком, который, в общем, не контролируется положением рта — у поздних, в частности, современных спатангоидов субцентральный перистом нередко находится в сочетании с весьма дифференцированным ультрамфистернальным пластроном. Развитие пластрона во времени является одним из проявлений общих закономерностей эволюции неправильных морских ежей, связанных, прежде всего, с совершенствованием двусторонней симметрии и олигомеризацией.

На фоне общей стабилизации структуры пластрона наблюдается явление другого порядка — изменчивость внутри каждого типа, проявляющаяся в конфигурации пластинок, длине лабрума, общей площади стернальных пластинок и т. д. Это явление находится в тесной связи

с количеством и характером распределения игл — важных органов локомоции и закапывания, располагающихся на нижней поверхности панциря — в области пластрона и других интерамбулакальных полей.

Наблюдается закономерная смена во времени определенных типов пластронов (рис. 4). Максимальное разнообразие типов характерно для позднемеловой эпохи. В кайнозое их количество сокращается, и у современных спатангоидов присутствует довольно ограниченный набор наиболее дифференцированных и симметричных пластронов.

Тип пластрона	Геохронологическая шкала						
	J ₂	J ₃	K ₁	K ₂	P	N	Q
Подотряд <i>Meridosternina</i>							
Протостернальный	—	—					
Гаплостернальный		—	—	---			
Диастернальный			—	—	—		
Метастернальный				—	---		
Ортостернальный				—	—	—	—
Ортостернальный разорванный				—		—	—
Подотряд <i>Amphisternina</i>							
Гаплостернальный		—	—	—			
Протамфистернальный			—	—			
«Псевдомеридостернальный»				—			
Мезамфистернальный				—	—	—	—
Мезамфистернальный разорванный				—			
Голамфистернальный					—	—	—
Ультрамфистернальный					—	—	—
Ультрамфистернальный разорванный					---	---	---

Рис. 4. Геохронологическое распространение типов пластронов у морских ежей-спатангоидов.

Структура пластрона является важным систематическим признаком, определяющим таксоны различного ранга — от подотряда до вида. Для определения таксономической значимости этого признака необходимо учитывать данные филогенетического развития групп, их эволюционный уровень. Известны примеры, когда на ранних этапах эволюции у одного вида наблюдается значительная пластичность в строении пластрона, и внутривидовая изменчивость характеризуется различными типами, каждый из которых в дальнейшем становится стабильным признаком внутри рода или семейства. Явления параллельной эволюции и конвергенции не минуют и пластрон, что вносит трудности в использование его структуры для целей систематики (см. выше пример с родом *Ira-niaster*). Однако в спорных случаях обычно помогает привлечение других признаков, имеющих определенную коррелятивную связь с тем или иным типом пластрона.

ЛИТЕРАТУРА

1. Соловьев А. Н. 1971. Позднеюрские и раннемеловые дизастеридные морские ежи СССР. Тр. Палеонт. инст. АН СССР, 131: 1—120.
2. Шиманская Н. В. 1974. Новый сеноманский вид рода *Echinocorys* из Крыма. Палеонт. журн., № 3: 149—152.

3. Fisher A. G. 1966. Echinoids. Systematic descriptions. Spatangoids. Treatise on invertebrate paleontology, pt. U — *Echinodermata*, 3: 543—627.

4. Kier P. M. 1972. Tertiary and Mesozoic Echinoids of Saudi Arabia. Smithsonian contrib. paleobiology, N 10: 1—242.

КЛАССИФИКАЦИЯ ГРУППЫ ДЕКАКРИНИД

Г. А. Стукалина

(Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт, Ленинград)

Накопленный фактический материал позволяет постепенно переходить от первичной систематизации стеблей древних морских лилий к разработке классификации, отражающей эволюционные изменения стеблей. В основу этих исследований автором положен морфофункциональный анализ изучаемых остатков, анализ их послыного стратиграфического распространения и выяснение общих закономерностей морфогенеза.

С этих позиций пересмотрена классификация стеблей девонских криноидей, характерной особенностью которых является хорошо развитое десятилопастное лигаментное поле. По этому признаку они чаще всего рассматриваются резко обособленной морфологической группой — семейством *Decacrinidae* (2), которое подразделяется на четыре рода. После того как стали известными описания стеблей «декакринидного» типа у очевидных инадунатных криноидей семейств *Proctothylacocrinidae* и *Bothryocrinidae*, появилась определенная тенденция найти место семейству *Decacrinidae* со всеми входящими в него родами, в общей системе криноидей, основанной на особенностях строения чашечек. При этом одними исследователями они рассматриваются в составе инадунатных криноидей (1, 8), другими относятся к камератным лилиям (3).

Характерные особенности строения стеблей рассматриваемого типа относятся к поверхности сочленения члеников. В центре их располагается отверстие осевого канала, обычно неширокое и пятиугольное в поперечном сечении. Углубление поверхности сочленения занимает лигаментное поле, расчлененное на десять лопастей, служившие местом прикрепления эластичных мягких связок, осуществлявших растяжение члеников. «Жесткое» соединение члеников реализовалось системой радиальных и перистых ребер и зубчиков, располагающихся по краю члеников.

Уже обращалось внимание (4), что морфологические особенности стеблей декакринид обнаруживают направленное изменение во времени: розетка десятилопастного лигаментного поля последовательно увеличивается в размерах и распространяется на всю поверхность сочленения члеников; осевой канал сужается до минимальных размеров, ребра становятся крупнее, резче и оттесняются к периферическому краю члеников, изменяются очертания члеников и рельеф боковой поверхности. Причем наиболее важная, определяющая роль здесь принадлежит морфогенезу особенностей строения лигаментного поля (изменению его размеров, формы ареолы в целом, формы лопастей, характеру их расчленения).

Эти общие закономерности морфогенеза, установленные первоначально для стеблей девонского рода *Decacrinus* (4) справедливы и для широко распространенных в девоне представителей *Podoliocrinus*, *Kuzbassocrinus* и *Tastjicrinus* (и, по-видимому, *Aulnocrinus* и *Gurjevskocrinus*). Их убедительно иллюстрируют также описанные Кезлингом (5, 6, 7) виды инадунат, принадлежащие роду *Proctothylacocrinus* (последовательность видов *P. esseri* — *P. longus* — *P. berryorum*).

Исходя из схемы морфогенеза стеблей декакринидного и подолио-кринидного типа можно предполагать определенные генетические связи их со стеблями пеннатокринидного типа, рассматривая пеннатокриниды как исходный тип. В то же время стебли кузбассокринидного типа и тастикринидного типа принадлежат независимым параллельно развивавшимся ветвям.

Таким образом в девоне (а именно в нижнем и среднем девоне) намечается несколько синхронных направлений развития криноидей со стеблями с десятилопастным лигаментным полем. 1) Направление развития декакринусового лигаментного поля (ранний девон — начало среднего девона). Исходный тип — пеннатокринусовое лигаментное поле. Дальнейшее его усложнение приводит к появлению хорошо развитого десятилопастного лигаментного поля с преимущественно развитыми пятью ланцетовидными лопастями, направленными в углы члеников (рис. 5).

2) Направление развития подолиокрынусового лигаментного поля (ранний девон). Исходный тип, по-видимому, также пеннатокринусовое лигаментное поле. Дальнейшее его усложнение приводит к появлению хорошо развитого лигаментного поля с преимущественно развитыми пятью широкими булавовидными лопастями, направленными в углы члеников.

3) Направление развития кузбассокринусового лигаментного поля (ранний — средний девон). Исходный тип не установлен. Для лигаментного поля характерно резкое расчленение на десять одинаковых по форме (приближающейся к щелевидной) и размерам лопастей, расходящихся от центра члеников (от осевого канала).

4) Направление развития тастикринусового лигаментного поля (ранний девон). Исходный тип не установлен. Для лигаментного поля характерно резкое расчленение на десять одинаковых по форме (пальцевидной) и размерам лопастей. Расчленяется на лопасти главным образом периферическая часть.

5) Направление развития проктотилаокринусового лигаментного поля (средний девон). Исходный тип неизвестен. Для лигаментного поля характерно резкое расчленение на десять одинаковых по форме (широких ланцетовидных) и размерам лопастей.

Последовательное развитие десятилопастного лигаментного поля и связанное с ним изменение характера ребристости, уменьшение осевого канала, изменение очертания члеников и рельефа боковой поверхности лежит в основе предлагаемой нами классификации стеблей декакринидного типа.

Классификация предусматривает выделение четырех основных групп: генетически, по-видимому, близких семейств *Decacrinidae* Yeltyschewa, 1957 (s. str.) и *Podoliocrinidae* fam. nov. и резко обособленных от них семейств *Kuzbassocrinidae* Stukalina, 1975 и *Tastjicrinidae* fam. nov. Каждое из семейств отражает последовательное развитие определенного типа десятилопастного лигаментного поля. Семейства *Decacrinidae* и *Podoliocrinidae* отвечают диагнозам отряда *Strialata* Stukalina 1967 и группы *Pentamerata* Stukalina, 1966 и поэтому рассматриваются в их составе. Для семейств *Kuzbassocrinidae* и *Tastjicrinidae* устанавливается только их принадлежность к группе *Pentamerata* Stukalina, 1966.

1. Семейство *Decacrinidae* Yeltyschewa, 1957 (s. str.). Объем его составляет нами до рода *Decacrinus* Yeltyschewa, 1957. Из состава рода *Decacrinus* исключаются ордовикские сегментированные стебли *D. antiquus* Yeltyschewa, 1964 (4) и раннесилурийские сегментированные формы *D. sarymatus* Schewtschenko, 1971 и *D. alternatus* Schewtschenko, 1971, как не обладающие признаками декакринид. По этой же причине исключается из состава семейства *Decacrinidae* ордовикский род *Plussacrinus*

Yeltyschewa, 1957 (4). Для семейства *Decacrinidae*, по данным онтогенетического развития стеблей (4), можно предполагать возможные преемственные связи с семейством *Pennatocrinidae* Stukalina, 1975 и *Podolocrinidae* fam. nov.

2. Семейство *Podolocrinidae* fam. nov. рассматривается как монотипное (типовой род *Podolocrinus* Yeltyschewa, 1975). Учитывая данные

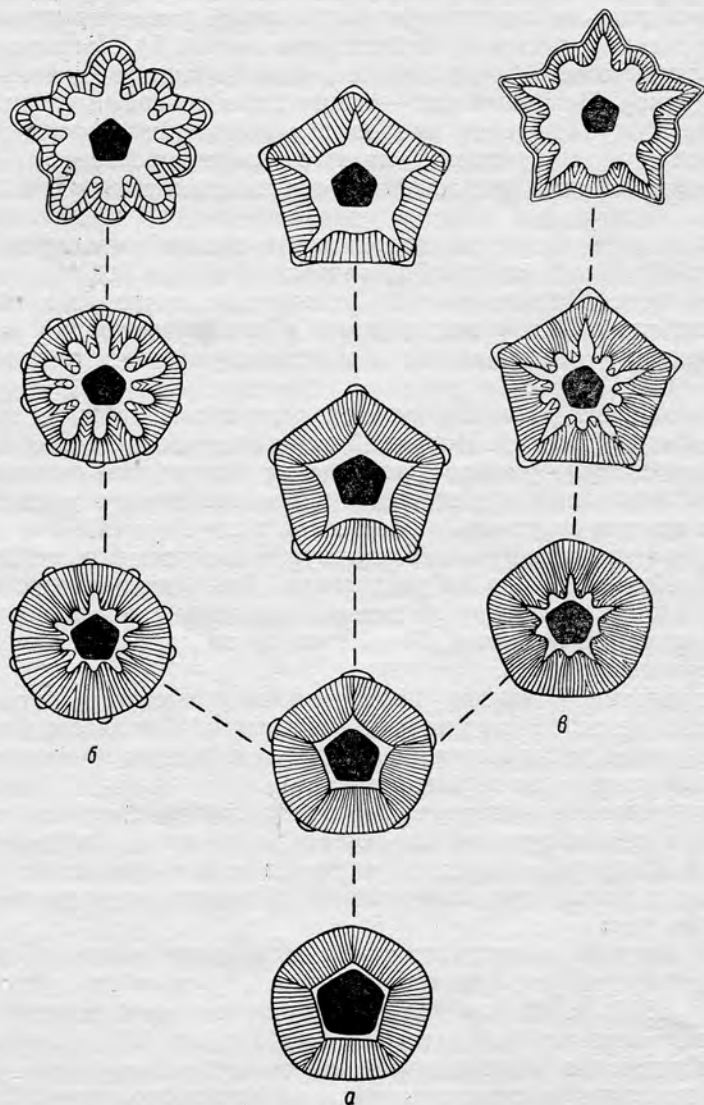


Рис. 5. Типы морфогенеза лигаментного поля: а — пеннато-кринусового, б — подолиокринусового, в — декакринусового.

онтогенетического развития подолиокринид, можно предполагать их преемственные связи с семействами *Pennatocrinidae* Stukalina, 1975 и *Decacrinidae* Yeltyschewa, 1957, причем наиболее близкими в генетическом отношении нужно считать скорее всего пеннатокрыниды.

3. Семейство *Kuzbassocrinidae* Stukalina, 1975 рассматривается также монотипным (типовой род *Kuzbassocrinus* Yeltyschewa, 1957). Особенности развития лигаментного поля кузбассокринидного типа резко обособляют семейство *Kuzbassocrinidae* от *Decacrinidae* и *Podolocrinidae*.

4. Семейство *Tastjicrinidae* fam. nov. условно объединяет роды: *Tastjicrinus* Stukalina, 1975, *Aulnocrinus* Meen, 1970 и *Gurjevskocrinus* J. Dubatolova, 1971. Преемственные связи между ними нельзя считать установленными. Особенности развития лигаментного поля тастикри- нидного типа резко обособляют новое семейство от *Kuzbassocrinidae*, *Decacrinidae* и *Podoliocrinidae*,

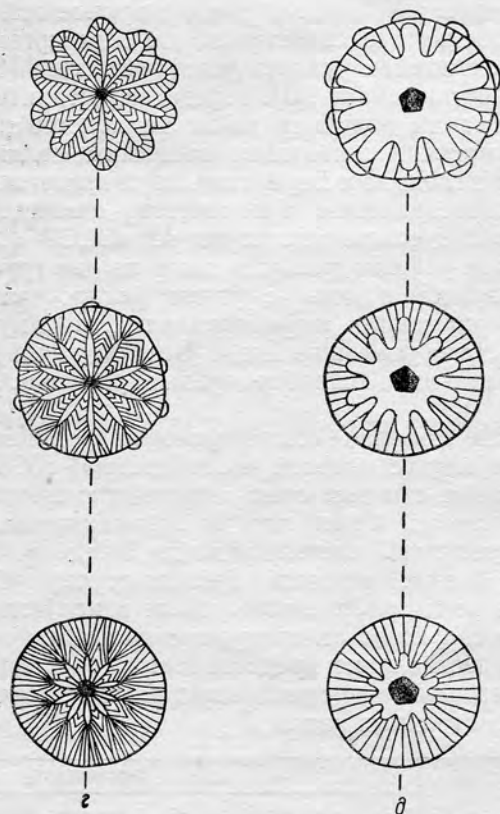


Рис. 5. (продолжение): г — кузбассокринусового, д — тастикринусового.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дубатолова Ю. А. 1971. Морские лилии раннего и среднего девона Алтая и Кузбасса. «Наука», М.: 1—158.
2. Елтышева Р. С. 1957. О новом семействе палеозойских морских лилий. Ежегодник ВПО, XVI: 218—235.
3. Елтышева Р. С. 1968. Криноидеи скальского и борщовского горизонтов Подоли. Сб. Силурийско-девонская фауна Подоли. Изд. Ленинградского ун-та: 30—50.
4. Стукалина Г. А. 1968. К систематике семейства *Decacrinidae*. Ежегодник ВПО, XVIII: 250—257.
5. Kesling R. V. 1965. *Proctothylacocrinus esseri*, a new crinoid from the middle Devonian Silica formation of Northwestern Ohio. Contribut. Mus. Paleont. Univ. Michigan, XX, 4: 75—87.
6. Kesling R. V. 1968. Note on ontogeny of the middle Devonian Crinoid *Proctothylacocrinus esseri* Kesling. Contribut. Mus. Paleont. Univ. Michigan, XXII, 9: 133—138.
7. Kesling R. V. 1971. *Proctothylacocrinus berryorum*, a new Crinoid from the middle Devonian Arkona shale of Ontario. Contribut. Mus. Paleont. Univ. Michigan, XXIII, 21: 343—347.
8. Moore R. C. a. Jeffords R. M. 1968. Classification and nomenclature of fossil crinoids based on studies of dissociated parts of their columus. Univ. Kansas Paleont. Contribut., 9, 46: 1—86.

О ЗАВИСИМОСТИ МЕЖДУ ВЕЛИЧИНОЙ ВИДОВОГО АРЕАЛА И ЧИСЛЕННОСТЬЮ У ИГЛОКОЖИХ

Л. Л. Численко

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

Для многих видов известно необычно широкое географическое пространство. Особенно это свойственно мелким организмам. На донных морских гарпактицидах удалось установить связь широты видовых ареалов с численностью видов (3). Представляет интерес рассмотреть вопрос о существовании подобной связи на хорошо изученной группе крупных донных морских животных, каковыми являются иглокожие.

Для 130 видов иглокожих Берингова моря имеются сведения по географическому распространению и количеству экземпляров, собранных в коллекциях Зоологического института АН СССР (1). Эти виды по широте ареала были условно разбиты нами на две группы: виды с широким распространением и виды с узким распространением. Первую группу (50 видов) составили амфибореальные, преимущественно бореальные и арктическо-бореальные виды. Вторую группу (80 видов) составили северобореальные, южнобореальные, умереннобореальные и эндемичные виды.

По численности эти виды были условно разбиты нами на три группы. Первую группу (с высокой численностью) составили виды, упомянутые как массовые, промысловые, или представленные в коллекциях Зоологического института более, чем 10 экземплярами. Вторую группу (со средней численностью) составили виды, представленные в коллекциях менее, чем 10 экземплярами. Третью группу (с низкой численностью) составили виды, не представленные в коллекциях и известные из данного района только по литературным данным.

Результаты сопоставления представлены в следующей таблице, где цифрами обозначен процент видов каждой из выделенных групп от общего числа рассмотренных видов:

Виды	Численность		
	высокая	средняя	низкая
С широким распространением	42	44	14
С узким распространением	14	31	55

Приведенные цифры наглядно свидетельствуют о том, что виды с относительно широким распространением чаще имеют высокую численность, чем виды с относительно узким распространением.

Для 27 видов иглокожих залива Посьета Японского моря имеются сведения по географическому распространению и максимальной плотности населения в данном районе (2). Эти виды по широте географического распространения были условно разбиты нами на три группы: с широким, «средним» и узким распространением. Первую группу (8 видов) составили тихоокеанские широкобореальные, амфибореальные широко-бореальные, широко-бореальные северотихоокеанские и приазиатские субтропическо-бореальные виды. Вторую группу (5 видов) составили тихоокеанские приазиатские широко-бореальные и тихоокеанские приазиатские субтропическо-нижнебореальные виды. Третью группу (14 видов) составили тихоокеанские приазиатские нижнебореальные и тихоокеанские приазиатские субтропические виды.

По численности из этих 27 видов нами были условно выделены как массовые 7 видов, достигающих максимальной плотности населения выше 30 экз/м³, или же указанные автором как массовые или промыс-

ловые. Доля массовых видов в перечисленных трех группах оказалась равной, соответственно, 63% (виды с широким распространением), 20% (виды со «средним» распространением) и 7% (виды с узким распространением). Таким образом, четко обнаруживается связь высокой численности и широкого распространения.

Итак, материал по иглокожим, как представителям макробентоса, подтвердил существование связи численности и величины видового ареала. Эта связь может быть объяснена тем, что виды с относительно высокой численностью имеют при прочих равных условиях больше шансов выжить и сохранить свой генофонд при переселениях, изоляции и изменении условий. Представляет интерес проследить существование рассматриваемой связи на других группах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баранова З. И. 1957. Иглокожие Берингова моря. Исслед. дальневост. морей СССР, 4: 149—266.
2. Баранова З. И. 1971. Иглокожие залива Посьета Японского моря. Исслед. фауны морей, 8 (16): 242—264.
3. Численко Л. Л. 1974. О связи географического распространения морских гарпактицид с численностью. Докл. АН СССР, 216 (2): 434—437.

БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НИЖНЕГО И СРЕДНЕГО ДЕВОНА ЦЕНТРАЛЬНОГО ТАДЖИКИСТАНА ПО КРИНОИДЕЯМ

Т. В. Шевченко

(Краснодарский научно-исследовательский проектный институт нефти, Краснодар)

Для обоснования ярусного расчленения нижнего и среднего девона и границы между ними на территории Центрального Таджикистана (Зеравшано-Туркестанская горная область) предпринято биостратиграфическое расчленение разреза по морским лилиям.

В раннедевонскую эпоху на рассматриваемой территории намечается три этапа в развитии морских лилий, которые соответствуют времени накопления осадков шишкатского, арчамайданского,* и панджрутского горизонтов (2, 3). Среднедевонское время характеризуется расцветом семейства *Cupressocrinitidae*, что совпадает с накоплением осадков магианской свиты. Учитывая быстрое эволюционное развитие морских лилий в ранне- и среднедевонскую эпоху на территории Зеравшано-Туркестанской горной области, нами впервые для девонских отложений предложено зональное расчленение девонских отложений. Монографически изученные морские лилии из разрезов Рейнского Девона, Карнийских Альп, Средней Чехии и Подолии позволили провести близкую корреляцию южноазиатских разрезов (1) с классическими европейскими разрезами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Горянов В. Б. 1973. Нижний и средний девон Советского Тянь-Шаня. Стратиграфия нижнего и среднего девона. Тр. III международного симпозиума по границе силура и девона и стратиграфии нижнего и среднего девона. Ленинград, 1968, II, «Наука», Л.: 83—93.
2. Шевченко Т. В. 1965. Морские лилии из верхнесилурийских и раннедевонских отложений юго-западного Тянь-Шаня и их стратиграфическое значение. Тр. Гос. Произв. Геол. Комитета Таджикской ССР. Палеонтология и стратиграфия, 2, М.: 123—171.
3. Шевченко Т. В. 1967. Раннедевонские морские лилии семейства *Parahecrinitidae* fam. nov. Зеравшанского хребта. Палеонт. журн., 3: 76—88.

* Арчамайданским предлагается именовать ранее выделенный, кштутский горизонт, поскольку последнее название преокупировано для кштутской свиты фамена в Алайском хребте

НОВЫЕ НАХОДКИ *SPIRIDIOCRINUS* OEHLERT, 1889
(=*LAHUSENIOCRINUS* TSCHERN., 1893)

Т. В. Шевченко

(Краснодарский научно-исследовательский проектный институт нефти, Краснодар)

Из отложений нижнего девона Зеравшанского и Туркестанского хребтов Средней Азии извлечены хорошей сохранности чашечки, принадлежащие роду *Spiridiocrinus* Oehlert. Это новые находки спиридиокринусов в нашей стране. Ранее они были известны из нижнего девона Урала и описаны Чернышевым (1) под родовым названием *Lahusenio-crinus*. Убахсом (2), в распоряжении которого имелись чашечки из конепрусских известняков нижнего девона Чехословакии, внесены уточнения в систематическое положение рода *Spiridiocrinus*.

Новый материал по чашечкам *Spiridiocrinus* Зеравшанского и Туркестанского хребтов существенно дополняет сведения о морфологии рода и его систематическом составе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Чернышев Ф. Н. 1893. Фауна нижнего девона восточного склона Урала. С.-Петербург: 1—139.
2. Ubahs G. 1950. Le genre *Spiridiocrinus* Oehlert. Ann. de Paleont., XXXVI, Paris: 107—123.

МОРСКИЕ ЕЖИ КАЙНОЗОЯ СЕВЕРО-ЗАПАДА
ТИХООКЕАНСКОЙ ОБЛАСТИ СССР

О. И. Шмидт

(Всесоюзный нефтяной научно-исследовательский
геологоразведочный институт (ВНИГРИ), Ленинград)

Изучение морских ежей кайнозоя северо-западных регионов СССР — Камчатки, Сахалина и Корякского нагорья, позволило выявить комплекс и стратиграфическое распределение этой группы иглокожих в палеогене и неогене, а также наметить ее пути миграции.

Комплекс кайнозойских морских ежей этих регионов охарактеризован представителями двух отрядов: *Clypeasteroida* (2) и *Spatangoida* (3).

К первому отряду относятся: *Echinarachnius* Gray (1) (Камчатка и Сахалин), *Remondella* Durham (5) (Камчатка), *Kewia* Nisiyama (9) (во всех трех регионах), *Pseudoastrodapsis* Nisiyama (Камчатка и Сахалин), два новых рода: *Mennerella* Schmidt и *Faassia* Schmidt (4) (Камчатка) и один новый подрод *Eoscutella* (*Tigilella*) Schmidt (Камчатка).

Отряд *Spatangoida* представлен родами: *Linthia* Desor, *Schizaster* L. Agassiz и *Brisaster* Gray. Представители первых двух родов встречаются во всех трех регионах. *Brisaster* Gray обнаружен лишь на Камчатке.

Интересно отметить, что родовой состав морских ежей в кайнозое Камчатки, Сахалина и Корякского нагорья, в основном, тот же, который наблюдается в том же временном интервале в Америке и Японии. Анализ морских ежей Сахалина указывает на их расцвет в позднеэоценовое — олигоценовое время. Доминирующее положение в сахалинском комплексе занимают представители *Linthia*, по внешнему облику очень сходные с японскими видами этого рода. Присутствие же руководящих

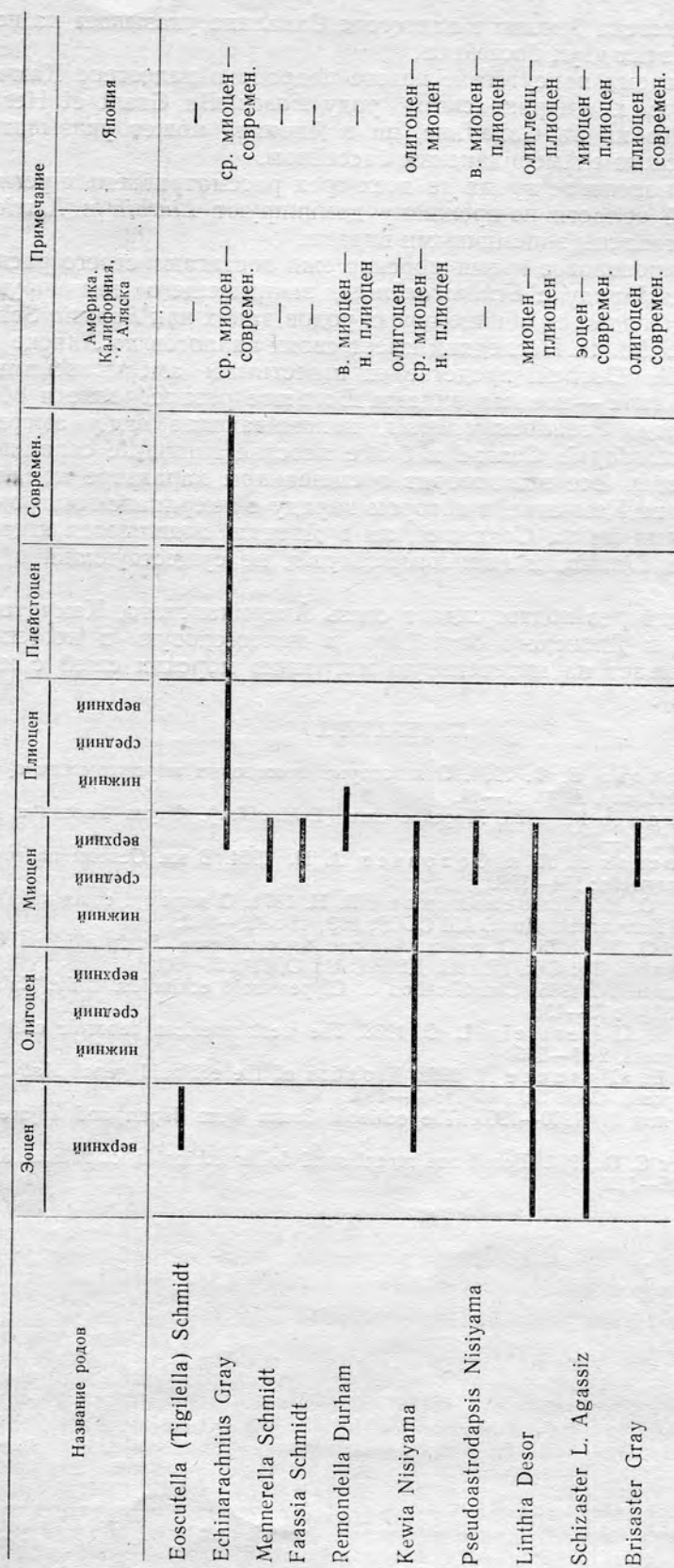


Рис. 6. Распространение морских ежей в кайнозое северо-западных регионов Тихоокеанской области СССР.

форм для палеогена Японии в палеогене Сахалина указывает на несомненную связь этих двух бассейнов.

В то же время присутствие нового подрода в палеогене Камчатки (5), относимого к американскому роду *Eoscutella* Grant et Hertlein, не встреченного ни на Сахалине, ни в Японии, может указывать на связь Камчатского с Американским бассейном.

В раннемиоценовое время во всех трех рассматриваемых регионах Тихоокеанской области по-прежнему доминируют *Linthia* и *Kewia*, но все они представлены эндемичными видами.

В позднемиоценовое время морские ежи достигают своего расцвета на Камчатке. Наряду с *Echinarachnius*, занимающего доминирующее положение, наблюдается обилие новых родов, таких как *Faassia* Schmidt и *Mennerella* Schmidt. Последний имеет своих аналогов на Аляске (10). Род *Remondella* Durham представлен известными американскими видами, а род *Kewia* — новыми видами. Большое разнообразие и обилие имеют виды рода *Pseudoastrodapsis*, напоминающие виды американского рода *Astròdapsis* Conrad и более плоские типичные сахалинские и японские виды. Все это говорит о смешанном характере комплекса морских ежей на Камчатке, в котором наряду с американскими родами, не встреченными ни на Сахалине, ни в Японии, появляются японские роды *Kewia* и *Linthia*, и *Pseudoastrodapsis*, не существующий в Америке.

Это лишний раз подтверждает связь Американского, Камчатского, Сахалинского и Японского бассейнов в палеогеновую и неогеновую эпохи и указывает на интенсивную миграцию морских ежей с юга и севера (рис. 6).

ЛИТЕРАТУРА

1. Аргамачева В. Ф. 1934. О некоторых неогеновых морских ежах о. Сахалина. Тр. ВНИГРИ, сер. А, 41: 1—44.
2. Дьяконов А. М. 1923. Морские ежи (*Echinoidea*). Фауна России и сопредельных стран, 1А.: 1—361.
3. Пославская Н. А. и Соловьев А. Н. 1964. В кн. Основы палеонтологии. Отряд *Spatangoida*: 174—189.
4. Шмидт О. И. и Синельникова В. Н. 1971. О морских ежах кавранской серии (Западная Камчатка). Докл. АН СССР, 199 (4): 909—912.
5. Шмидт О. И. 1975. О новом подходе из семейства *Eoscutellidae* Durham в палеогене Камчатки. Тр. Сах. КНИИ, ДВНЦ АН СССР: 75—80.
6. Durham J. W. 1955. Classification of Clypeastroid echinoids. Univ. California publ. Geol. Sci., 31(4): 73—198.
7. Grant U. S., Hertlein L. G. 1938. The west american cenozoic echinoidea. Univ. California press, 2: 1—266.
8. Hall J. R., Clarence A. 1962. Evolution of the echinoid genus *Astrodapsis*. Univ. California press. Geol. Sci., 40(2): 47—180.
9. Nisiyama S. 1960—1965. The echinoid fauna from Japan and adjacent regions. II(I): 481.
10. Wagner C. D. 1974. Fossil and recent sand dollar echinoids of Alaska. J. paleont. 48(1): 105—123.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Алексеев А. С. Явления конвергенции у морских лилий и усонюгих раков	4
Арендт Ю. А. Трехрукие и родственные им криноидеи палеозоя и мезозоя	5
Баранова З. И. К вопросу о «биполярности» рода <i>Toporkovia</i>	6
Брыков В. А. Возрастная и индивидуальная изменчивость морфологии скелета плоских морских ежей <i>Echinarachnius parma</i> и <i>Scaphechinus mirabilis</i>	9
Брыков В. А. и Вольфсон В. Г. Сравнительное изучение структуры геномов некоторых представителей типа <i>Echinodermata</i>	10
Будин И. Н. Развитие скелета у морских ежей <i>Echinarachnius parma</i> Lamarck в постэмбриональный период	11
Вараксина Г. С., Ващенко М. А. и Новикова Г. П. Сравнительная характеристика половых циклов у иглокожих залива Петра Великого (<i>Strongylocentrotus nudus</i> , <i>S. intermedius</i> , <i>Scaphechinus griseus</i> , <i>Asterias amurensis</i> , <i>Patiria pectinifera</i>)	13
Воробьев В. А. Сезонные изменения в эпителии желудка амурской звезды	14
Вялов О. С. О принципах классификации стеблей морских лилий	15
Вялов О. С. Об ископаемых следах жизнедеятельности иглокожих	18
Гинда В. А. Об ордовикских иглокожих Балтийской палеобиогеографической области	20
Грузов Е. Н. Иглокожие в прибрежных биоценозах моря Дейвиса (Антарктика)	21
Евдокимов В. В. и Крючкова Г. А. Гибридные личинки морских ежей рода <i>Strongylocentrotus</i>	23
Елтышева Р. С. Экологические типы морских лилий	24
Заярная С. М. Содержание органического вещества в иглокожих Японского и Баренцева морей и его сезонные изменения	26
Карпенко В. В. Морские звезды шельфа Курильских островов	27
Касьянов В. Л. Гонады иглокожих: клетки и функции	29
Кликушин В. Г. Опыт составления онтогенетической матрицы для стеблей изокринид	30
Кольцова Е. А. и Максимов О. Б. К вопросу о биологической функции хиноидных пигментов морских ежей	32
Крючкова Г. А. Формирование дефинитивного скелета плоских морских ежей	33
Левин В. С. Распределение и питание щитовиднощупальцевых голотуррий на коралловых рифах	34
Левина Э. В., Капустина И. И. и Левин В. С. Сравнительное изучение стероидных гликозидов морских звезд	36
Лейбсон Н. Л. и Марушкина Н. Б. Регенерация пищеварительного тракта у дальневосточных трепангов (<i>Stichopus japonicus</i> var. <i>armatus</i> Selenka) после спонтанной и экспериментальной аутономии	37
Литвинова Н. М. и Жаркова И. С. Связь способности к аутономии и регенерации с образом жизни у некоторых офиур	38
Лобачева С. В. Значение морских ежей для палеозоогеографии Средней Азии раннемеловой эпохи	39
Малахов В. В. Основной план строения иглокожих и их связи с другими <i>Deuterostomia</i>	41
Манченко Г. П., Пудовкин А. И., Серов О. Л. и Глазко В. И. Генетическая изменчивость белков морских звезд	43
Меликов О. Г. Палеозоогеографические связи позднемелового (сенон-датского) бассейна Малого Кавказа по морским ежам	44
Миронов А. Н. Особенности современного распространения семейств морских ежей разного геологического возраста	46
Москвин М. М. и Шиманская Н. В. Морские ежи рода <i>Echinocorys</i> , пример стратиграфически важной, медленно эволюционирующей группы	47
Погребов В. Б. Роль и распределение иглокожих в донных сообществах твердых грунтов залива Восток Японского моря	49

Полярная Ж. А. Связь морфологии морских лилий с условиями их обитания в живетском морском бассейне Южного Урала	51
Порецкая Е. С. К вопросу о систематическом положении семейства <i>Conoclypidae</i> Zittel (<i>Echinoidea</i>)	52
Пропп М. В. Азотный и фосфорный обмен иглокожих	54
Протас Л. Л. Химическая чувствительность мускулатуры амбулакральных ножек морской звезды <i>Asterias amurensis</i>	56
Рожнов С. В. Гомология в скелете <i>Pisocrinacea</i> (<i>Crinoidea</i>)	57
Рябушко В. И. Влияние температуры на скорость метаболизма иглокожих Японского и Баренцева морей	58
Савчинская О. В. Условия существования морских ежей в меловых морях Донецкого бассейна	59
Смирнов И. С. К вопросу о распространении рода <i>Ophionotus</i>	60
Соловьев А. Н. Развитие и систематическое значение пластронов у морских ежей — спатангоидов	62
Стукалина Г. А. Классификация группы декакринид	66
Численко Л. Л. О зависимости между величиной видового ареала и численностью у иглокожих	70
Шевченко Т. В. Биостратиграфическая характеристика нижнего и среднего девона Центрального Таджикистана по криноидеям	71
Шевченко Т. В. Новые находки <i>Spiridiocrinus</i> Oehlert, 1889 (= <i>Lahuseniocrinus</i> Tschern., 1893)	72
Шмидт О. И. Морские ежи кайнозоя северо-запада Тихоокеанской области СССР	72

Систематика, эволюция, биология и распространение современных
и вымерших иглокожих

(Сборник научных работ)

Утверждено к печати Зоологическим институтом
Академии наук СССР
(по плану 1976 г.)

Сдано в набор 10.08.76. Подписано к печати 26.04.77. Формат 70×108¹/₁₆.
Бумага № 1. Печ. л. 4,75. Тип. зак. № 1721. М-26032. Тираж 800 экз. Цена 60 коп

Типография № 2 Ленуприздата, 192104, Ленинград, Литейный пр., 55.