

УДК 563.911:551.733.11

РОЖНОВ С. В.

МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ НИЖНЕОРДОВИКСКИХ МОРСКИХ ЛИЛИЙ

Из нижнего ордовика Ленинградской обл. описано четыре монотипных рода, из которых три новых. Они отнесены к моноциклическим инадунатам надсемейства *Myelodactylacea*. Предложена новая интерпретация морфологии некоторых ранее известных родов, проведено их сравнение и намечены филогенетические отношения. Показано преобладание среди раннеордовикских морских лилий представителей покринидно-эустенокринидного ствола диспаридных инадунат.

Находки чашечек и крон древнейших раннеордовикских морских лилий редки, но имеют большое значение для понимания происхождения и становления основных групп криноидей, их связи с другими иглокожими [24]. В настоящее время описано 16 раннеордовикских родов морских лилий, для которых известны чашечки, включая три новых рода, описанных в этой статье: *Proexenocrinus Strimple et McGinnis*, 1972 (формация Эл Роуз, США, штат Калифорния), *Perittocrinus Jaekel*, 1902 (кундаский горизонт, Северо-Запад СССР), *Tetracionocrinus Ubaghs*, 1971 (кундаский горизонт, Северо-Запад СССР), *Hybocrinus Billings*, 1857 (формация Филмор, США, штат Юта), *Aethocrinus Ubaghs*, 1969 (тремадокский или аренигский ярус Южной Франции), *Compagicrinus Jobson et Paul*, 1979 (аренигский ярус, Северная Гренландия), *Acolocrinus Kesling et Paul*, 1971 (формация Бенбоулт, США, штаты Виргиния и Теннесси), *Agostocrinus Kesling et Paul*, 1971 (формация Бенбоулт, США, штаты Виргиния и Теннесси), *Vosococrinus Jaekel*, 1918 (нижний ордовик, Чехословакия), *Pariocrinus Rozhnov*, gen. nov. (волховский горизонт, Ленинградская обл.), *Maennilicrinus Rozhnov*, gen. nov. (волховский горизонт, Ленинградская обл.), *Tetragonocrinus Yeltyschewa*, 1964 (волховский горизонт, Ленинградская обл., Эстония и Украина), *Ramseyocrinus Bates*, 1968 (формация Огоф Хен, Англия, Уэльс), *Pogocrinus Kelly et Ausich*, 1978 (формация Филмор, США, штат Юта), *Inyocrinus Ausich*, 1986 (формация Эл Роуз, США, штат Калифорния), *Putilovocrinus Rozhnov*, gen. nov. (волховский горизонт, Ленинградская обл.). Это число далеко не исчерпывает всего многообразия древнейших морских лилий, на что указывает, например, множество разнообразных стеблей морских лилий, описанных Р. С. Елтышевой [2] из нижнего ордовика Ленинградской обл. и Эстонии.

Лишь один из этих описанных раннеордовикских родов — *Proexenocrinus* относится к камератам. Первоначально его считали моноциклическим, но переизучение голотипа и находка паратипа выявили его дициклическую природу. Поэтому теперь этот род нашел свое место среди родокринитид диплобатридных камерат [8]. Три рода — *Hybocrinus*, *Perittocrinus* и *Tetracionocrinus* — следует рассматривать среди гибокриней. Хотя в «*Treatise...*» [20] два последних рода, объединяемых в семейство *Perittocrinidae* Abel, 1920, помещены среди диспарид, мнение Ж. Убагса [22] об их тесной связи с гибокринидами кажется более обоснованным. По периттокринидам и раннеордовикским гибокринидам мной обрабатывается обширный материал из волховского и кундаского горизонтов Ленинградской обл. Результаты будут опубликованы в отдельной статье, поэтому здесь не обсуждаются.

Остальные 12 родов относятся к инадунатам. Из них два — *Aethocrinus* и *Compagicrinus* — являются дициклическими, а 10 остальных — моноциклическими. Таким образом, наибольшее число раннеордовикских криноидей относится к отряду *Disparida*. Два рода среди них — *Acolocrinus* и *Agostocrinus* — стоят резко особняком от остальных по своей морфологии [14] и характерны для более молодых отложений, к которым приурочена, по устному сообщению Р. М. Мянниля, находка нового вида рода *Acolocrinus* в среднем ордовике Эстонии. Поэтому будет более уместно разобрать морфологию и систематическое положение этих родов при планируемой обработке среднеордовикских диспарид.

Восемь остальных раннеордовикских морских лилий, хотя иногда и значительно различаются между собой морфологически, из-за чего распределяются по нескольким семействам, близки по своему происхождению и образуют единую филогенетическую ветвь. Попытаемся обосновать этот вывод. Диспаридные инадунаты с особым строением радиуса С (отхождение анальной трубки от брахиальной таблички или расположение здесь только анальной трубки) при сходном между собой строении других четырех радиусов филогенетически едины и вполне обоснованно объединены в надсемейство *Myelodactylacea* [18]. К одному из относящихся сюда семейств — иокринидам относится новый род *Pariocrinus*. Он морфологически весьма близок к трем другим родам этого семейства и достоверно доказывает появление иокринид по крайней мере еще в арениге. Для всех четырех родов характерно ответвление анальной трубки от брахиальной таблички, расположенной непосредственно над радиальной С. Эту брахиальную, или брахианальную, табличку [15] можно считать верхней радиальной, гомологичной таковым в других семействах диспарид, если рассматривать ее в пределах дорсальной чашечки, дистальная граница которой проходит здесь выше, чем в других радиусах. Граница чашечки у иокринид могла выравниваться включением всех первых брахиалей в состав дорсальной чашечки, что наблюдается у *Caleidocrinus*: первые брахиали всех пяти радиусов у него соединены между собой интербрахиальными табличками [18]. Этим еще раз подчеркивается происхождение и гомологии верхних радиальных табличек и анальной трубки диспарид, дорсальный скелет которой представляет собой первое левое ответвление руки С (в некоторых случаях дорсальный скелет всей руки С) [3, 15].

К иокринидам должен быть отнесен и *Maennilicrinus* gen. nov. У него неизвестно точное строение анального интеррадиуса, но форма чашечки, неразделенность радиальных табличек на верхнюю и нижнюю, размеры и форма фасеток для прикрепления рук позволяют уверенно помещать его среди иокринид. На таком же основании, хотя и менее достоверно, следует относить к иокринидам род *Vosescrinus*, известный сейчас только по одному рисунку и недостаточному описанию О. Иекеля [11]. Автор рода сближал его с *Caleidocrinus*, а тем самым и с иокринидами.

Роды *Pogocrinus*¹, *Inuocrinus* и *Putilovocrinus* gen. nov., несмотря на неполную сохранность их представителей, также нашли свое место среди миелодактилацей, но в семействе *Eustenocrinidae*. В первую очередь на это указывает наличие, хотя и не всегда твердо установленное, сдвоенных радиалей во всех пяти радиусах [8, 13].

Таким образом, эти шесть раннеордовикских родов однозначно находят свое место в семействах, широко известных в более молодых отложениях. Если в некоторых случаях и имеются небольшие сомнения, то только за счет неполной сохранности. Но два других рода из раннего ордовика — *Tetragonocrinus* и *Ramseyocrinus*, по-видимому, тесно связанные с иокринидно-зустенокринидной линией развития, имеют очень своеобразную морфологию, интерпретируемую неоднозначно, так что их предполагаемые филогенетические отношения не столь очевидны.

¹ В работе В. Аузича [8] этот род фигурирует под названием *Pogonipocrinus*.

Крона *Tetragonocrinus*, известного ранее только по фрагментам стеблей, была впервые описана в 1985 г. [1]. Тогда же была предложена и интерпретация строения этого рода, но с ней нельзя полностью согласиться. Из этой интерпретации [1] фактически следует, что *Tetragonocrinus* морфологически не связан с диспаридами и стоит резко особняком от них. При этом неясно, почему базис и стебель у него должны быть первично четырехлучевые. Предположение, что у его ближайшего предка было именно четыре руки не более вероятно, чем пять рук или три руки, потому что порядок симметрии базального и радиального венчиков часто не совпадает. Неубедительно предположение и о том, что один из пищевых желобков (третий, по терминологии автора) «стал служить для отвода экскреторного материала, возможно, при атрофии едва развитой руки» [1, с. 703]. Пищевой желобок на крышечке соединяет рот и начало руки на краю чашечки. Задняя кишка у всех древних морских лилий открывается наружу на границе крышечки и дорсальной чашечки близ радиуса С. Значит, топографически и по направлению работы мерцательного эпителия пищевой желобок на крышечке (рука, как полагает автор, атрофирована) может отводить экскреторный материал только от ануса ко рту, что, конечно, нефункционально. Такого строения у морских лилий не встречается, хотя у диспарид задняя кишка, используя для опоры дорсальный скелет левого ответвления руки С (реже всей руки С), располагается в желобке скелета руки, но не крышечки. Пищевой желобок как устройство для переноса пищи в этой ветви не развивается. Конечно, можно предполагать, что у предка *Tetragonocrinus* было четыре руки, но в таком случае у самого *Tetragonocrinus* одна рука бесследно исчезла, но никак не стала служить для отвода экскрементов. Ведь ее просто нет в известных образцах, как нет и никаких следов в чашечке для прикрепления анальных табличек, которые могли бы быть ее производными. Поэтому анус скорее всего находился на конце маленькой анальной пирамидки на крышечке чашечки сбоку. Другое предположение — задняя кишка захватывала левое ответвление одной из рук — отпадает, так как все ветви над первой аксиллярной табличкой ветвятся хотя бы еще один раз. Кстати, неразветвленность анальной трубки у диспарид доказывает, что скелет ее представляет опору именно для задней кишки, которая ветвиться не может, а не для пищевого желобка, принявшего функцию отвода экскрементов от ануса.

Место, где находился анус на чашечке, пока можно определить только по косвенным признакам: несколько большей величине зияния между первыми брахиялями, одинаковой ориентировке захороненных крон и по уникальности морфологии интеррадиуса. Анус, как и указывалось ранее [1], находится, видимо, справа от фасетки для прикрепления руки с тремя швами, если смотреть на нее снаружи. На этом основании можно ввести обозначения радиусов и табличек, принятые для пятируких форм, предполагая, что последовательность заложения и возникновения радиусов у криноидей в филогенезе упорядочена так же, как это происходит в онтогенезе. Для диспарид такой порядок вполне определенно установлен: сначала закладываются три радиуса — С, Е и В, а потом диада радиусов — D и А [5]. Тогда три радиуса у *Tetragonocrinus* будут С, Е и В — по часовой стрелке, начиная с руки перед анальным интеррадиусом (хотя в случае недоконченности круга, описываемого кишкой, рука С может располагаться после анального интеррадиуса). Обозначив таким образом радиальные таблички, мы можем однозначно гомологизировать и три из четырех базалей. Четвертая может быть либо ЕА, либо АВ. Но если принять во внимание, что последовательность заложения базальных табличек подобна радиальным, то эту табличку следует обозначать АВ (рис. 1, а).

При такой интерпретации строения рассматриваемой формы кажется наиболее вероятным, что *Tetragonocrinus* представляет собой глубоко неотеническую форму диспарид. Это предположение полностью объясняет все морфологические особенности рода и устанавливает его соотношение с другими диспаридами. Если *Tetragonocrinus* — неотеническая

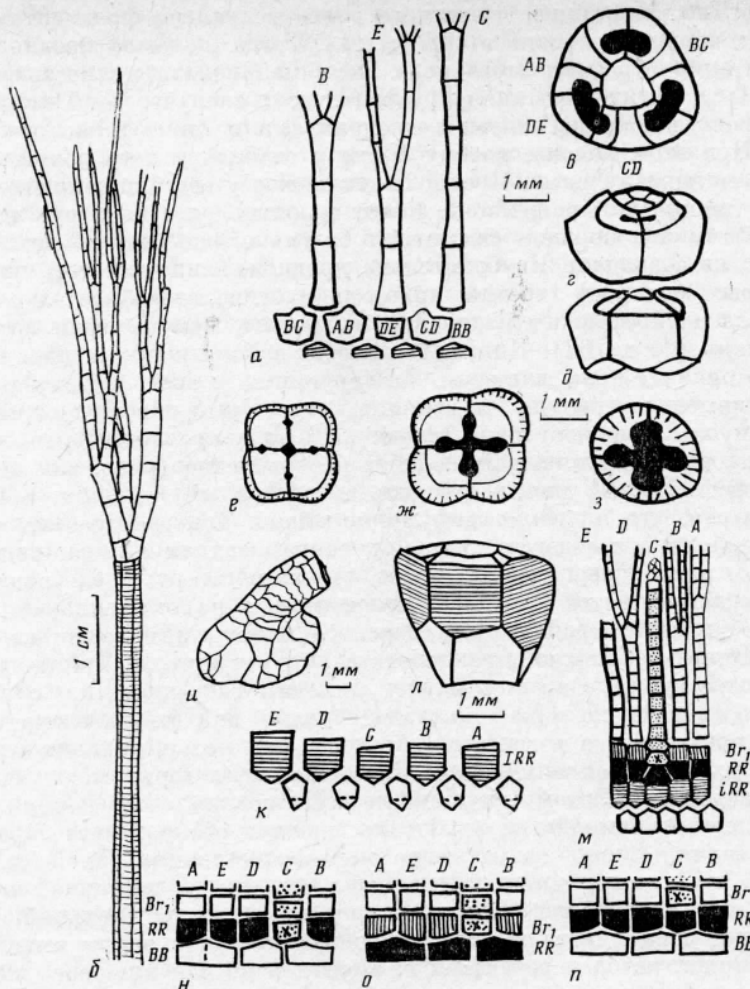


Рис. 1. Представители семейств Tetragonocrinidae, Eustenocrinidae, Ramseyocrinidae; а-и - *Tetragonocrinus rugmaeus* (Eichwald, 1860); а, б - экз. № 4125/8: а - развертка проксимальной части короны и стебля, б - корона с фрагментом стебля сбоку (интеррадиус CD); в-д - экз. № 4125/113, чашечка сверху и сбоку - радиусы В и Е; е-з - строение сочленовной поверхности члеников: е - в проксимальной части стебля (схема), ж - экз. № 4125/327, в средней части стебля, з, и - экз. № 4125/324, з - в дистальной части стебля, и - прикрепительное образование с дистальной частью стебля, сбоку; к, л - *Putilovocrinus fundatus* sp. nov.; голотип № 4125/1: к - развертка чашечки, л - чашечка сбоку (радиус С); м - *Eustenocrinus springeri* Ulrich, 1925, развертка короны по [15]; н-п - *Ramseyocrinus* Bates, 1968: н - развертка чашечки по [9], о - по [10], п - принятая здесь. Обозначения: радиальные таблички, лигаментные впадины на фасетках для прикрепления рук и осевой канал стебля зачернены, анальные таблички покрыты точками, брахианальная табличка заштрихована сеткой, фиксированные первые брахиали покрыты вертикальной штриховкой, нижние радиали (iRR) заштрихованы горизонтальными линиями, остальные таблички оставлены белыми; А, В, С, D, Е - обозначения радиусов, АВ, ВС, CD, DE, EA - обозначения базальных табличек, ВВ - базальные таблички, RR - радиальные таблички, Br₁ - брахиали, X - анальная X

форма, то она отвечает той стадии индивидуального развития скелета пятилучевой морской лилии, когда заложилась только часть табличек базального венчика (четыре) и антимеров стебля (тоже только четыре). Радиальный венчик закладывается чуть позже базального, и к моменту появления четырех базалей возникло только три радиали (С, Е, В). С этого момента развитие личинки *Tetragonocrinus* пошло другим путем, чем его пятилучевого предка. На этой не до конца дифференцированной стадии возникли структуры, необходимые для функционирования полового зрелого организма. Базальные таблички срослись, образовав маленькую

чашечку на четырехлучевом стебле. Радиальные таблички друг с другом не соединялись, но приобрели лигаментное сочленение с базальными. Такое соединение базальных и радиальных табличек не уникально — оно широко распространено среди диспарид в надсемействе кальцеокринацей, которое также обладает ювенильными чертами. Над радиальными табличками появились брахиальные, образовав руки, в которых радиальные таблички выполняли функцию только брахиальных (рис. 1, б).

Теперь представим себе, что процесс неотенизации не проявился и личинка развивалась бы, как у типичных пятилучевых форм. Какого облика получилась бы морская лилия во взрослом состоянии в этом случае? В стебле и базисе возник бы пятый антимер, появились бы еще две радиальные таблички. Базальные и радиальные таблички срослись бы в единую капсулу, образовав более крупную чашечку. Задняя кишка захватила бы левую ветвь первого ветвления руки С, используя ее для опоры, что мы наблюдаем у всех диспарид. Если предположить, что произошло бы скрепление только самых проксимальных «радиалей-брахиалей», что в данном случае весьма вероятно из-за их большой высоты, то получилась бы взрослая морская лилия со всеми признаками представителя семейства иокринид. Поэтому выделенное Г. А. Стукальной [6] монотипическое семейство *Tetragonocrinidae*, как кажется, следует поместить рядом с семейством *Iocrinidae* в одном с ним надсемействе *Myelodactylacea* S. A. Miller, 1883. Выделять же его в особое надсемейство [1] нецелесообразно, так как это ставит род *Tetragonocrinus* слишком особняком и маскирует его родственные связи. В пользу предложенной здесь трактовки *Tetragonocrinus* говорит и находка прикрепительного образования с частью стебля: осевой канал в дистастеле скорее четырехлопастный, чем крестовидный, сечение стебля почти круглое, зубчики более крупные, т. е. отличие от стебля иокринид фактически только в порядке симметрии.

Впрочем, можно представить себе, возвращаясь к разбору логических возможностей преобразований морфогенеза *Tetragonocrinus* при непроявлении неотении, что скрепление табличек в чашечку произойдет на уровне вторых брахиалей, а брахиали над возникшими позже радиальными А и D появятся при этом уже над границей чашечки. Получится типичный представитель гомокринацей. Но гомокринацей в нижнем ордовике и вообще в Европе неизвестны. Предполагая несколько более сложные преобразования скелета, можно связать этот род и с некоторыми другими надсемействами. Это свидетельствует, как кажется, не о его возможных конкретных родственных связях, а о филогенетическом единстве всех диспарид. Связанная с этим морфологическая общность отряда основана, видимо, на сходстве онтогенеза их представителей, а основное морфологическое разнообразие — на широком развитии неотении и гетерохроний в закладке органов и элементов скелета при становлении надсемейств и семейств. Предложенная интерпретация рода *Tetragonocrinus* наиболее вероятна из всех возможных на современном уровне изучения диспарид. Более убедительно доказать ее истинность можно будет только при изучении изменчивости этого и сопоставляемых родов на достаточно большом материале.

Подобный подход, как кажется, может разъяснить и морфологию *Ramseyocrinus* — своеобразного рода с преобладающей четырехлучевой симметрией. Последнее утверждение не совсем верно, как будет показано ниже. Существуют две интерпретации строения чашечек этого рода, различающиеся тем, какой из венчиков принят за радиальный. По одной из интерпретаций [9], за радиальный принимается второй венчик снизу (рис. 1, и). Он состоит из четырех табличек, разорван вставленной анальной табличкой, которая почти такой же величины и формы, как и радиальные. Эта анальная табличка, обозначенная X, несет ряд вышележащих анальных табличек, т. е. анальную трубку, а сама опирается на базальную табличку. Последнее обстоятельство позволило С. Доновану [10] предложить иную интерпретацию. Он принял за радиальные нижележащий ряд табличек, так что анальная табличка X у него уже

опирается на радиальные таблички (рис. 1, о). В последнем случае радиальных табличек три, но можно считать, что и четыре, так как одна из табличек состоит из двух слившихся соседних, что видно из сохранившегося следа шва. Базальные таблички при таком толковании вообще отсутствуют или не видны на имеющемся материале, а в чашечке имеются еще и фиксированные брахиали. Прежде чем отдать предпочтение одной или другой интерпретации, следует разобраться с анальными табличками.

У диспарид для поддержания задней кишки, как уже отмечалось, обычно используется скелет первого левого ответвления руки С. Но в некоторых случаях задняя кишка захватывает полностью скелет неветвящейся руки С. Особенно ярко это проявляется у кальцеокринид. Такая особенность связана, по-видимому, с неотенией и гетерохрониями: кишка растет вверх в радиусе С еще до того, как она сделала полный круг в своем завитке, и до того, как здесь оформилась рука как целое. Результат: скелет руки С полностью занят задней кишкой, а остальные системы этой руки не развились. У кальцеокринид это явление осложнено еще и другими, очень необычными гетерохрониями, а у *Ramseyocrinus* (рис. 1, н), как и у *Eustenocrinus* (рис. 1, м), эта особенность проявилась в более «чистом» виде. Таким образом, можно считать, что скелет руки С у *Ramseyocrinus* полностью занят задней кишкой и представляет собой анальную трубку, причем остальные системы этой руки у него не развивались, что было связано с неотенией и гетерохрониями. Но это утверждение относится, собственно, к руке С, но не к радиальной табличке С. Действительно, венчик радиальных табличек мог уже сформироваться к моменту приближения растущей спирально кишки к радиусу С. Но если это так, то радиальный венчик формировался как пятилучевой. Поэтому радиальную табличку С следует и обозначать как радиальную табличку. Но эта радиаль несет не аксиллярную табличку, от левого плеча которой отходит анальная трубка, а от правого — собственно рука (как, например, у иокринид), а только анальную трубку, самая проксимальная табличка которой гомологична анальной X других диспарид. В результате *Ramseyocrinus* можно характеризовать как морскую лилию с пятилучевым радиальным венчиком, но с четырьмя руками и анальной трубкой вместо пятой руки. Базальных табличек четыре, хотя две из них, судя по следам шва, сросшиеся у взрослых экземпляров. Симметрия стебля и базального венчика в таком случае совпадает — оба четырехлучевые. При такой интерпретации *Ramseyocrinus* отличается от *Eustenocrinus* почти только числом базалей, симметрией стебля и нефиксированными в чашечке первыми брахиалими. Следовательно, различие между этими двумя родами не такое крупное, как казалось ранее.

Из всего вышесказанного следует, что семейства *Iocrinidae* Moore et Laudon, *Eustenocrinidae* Ulrich, *Tetragonocrinidae* Stukalina, *Ramseyocrinidae* Donovan, представители которых наиболее характерны для нижнего ордовика, филогенетически весьма близки друг другу.

Таким образом, рассмотренные представители раннеордовикских морских лилий сравнительно легко, хотя иногда только при допущении неотенического происхождения, вписываются в существующую систему морских лилий. Иное дело *Aethocrinus* Ubaghs, происходящий из нижнего ордовика Франции [21]. Существуют четыре трактовки его строения (рис. 2, а—в), пытающиеся подогнать его под морфологию типичных дициклических инадунат [12, 17, 19, 21, 23]. Но каждая из них сталкивается с серьезными противоречиями, что свидетельствует, по-видимому, о несоответствии морфологии этого рода и дициклических инадунат, хотя отдельные черты сходства и присутствуют. Чтобы объяснить несоответствия, надо попытаться представить себе морфогенез *Aethocrinus* и сравнить его с морфогенезом инадунат. Прежде всего радиальные таблички морских лилий представляют собой самые проксимальные части рук. Доказывает это морфогенез современных морских лилий и подтверждает строение рассмотренного выше *Tetragonocrinus*, у которого проксимальные брахиали не преобразовались в радиальные таблички. Поэтому у

Aethocrinus радиальными табличками следует считать самые проксимальные таблички рук, как в реконструкции Г. Филипа и Х. Стримпла [19]. Анальная серия табличек, как уже указывалась выше, у инадунат является производной руки С. Есть ли у нас достаточно оснований, чтобы то же утверждать и для *Aethocrinus*? По-видимому, нет, ибо подобная интерпретация, доведенная до внутренней непротиворечивости, не согласуется с окружающими структурами, особенно с получающимся в этом случае интеррадиальным расположением рук. Поэтому достовернее и

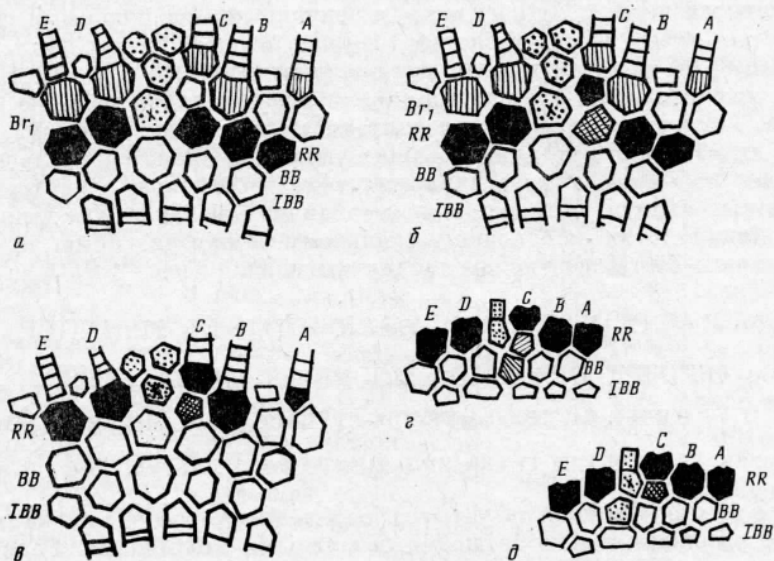


Рис. 2. Различные трактовки строения чашечки *Aethocrinus* и *Compagicrinus*; а-в — разные интерпретации строения чашечки *Aethocrinus*: а — по [24], б — по [17], в — по [19]; г, д — разные интерпретации строения *Compagicrinus*: г — по [12], д — предлагаемая здесь. Обозначения: IBB — инфрабазальные таблички, косая штриховка — нижняя и верхняя радиальные таблички; косая сетка — радиальная табличка; остальные обозначения, как на рис. 1

убедительнее представить верхние анальные таблички как таблички тегмена, вошедшие в состав чашечки, а самую нижнюю анальную — как табличку особого происхождения, негомологичную анальным табличкам большинства более поздних инадунат. Таким образом, анальные таблички *Aethocrinus* могут ничуть не соответствовать анальным табличкам инадунат, но верхние из них могут быть гомологичны анальным табличкам некоторых гибокриней [4, 5]. Возможно, что при такой интерпретации можно наметить их гомологии анальным табличкам камерат.

При предложенной трактовке строения *Aethocrinus* между стеблем и радиальным венчиком находится еще три венчика табличек. Какие же венчики из этих трех соответствуют одному венчику моноциклических инадунат и двум дициклических? Этот вопрос, как и филогенетическое соотношение моноциклическости и дициклическости, достаточно сложный [25], особенно учитывая стриятное, по терминологии Стукалиной [7], строение стебля у рассматриваемого рода, и требует специального изучения.

Тем не менее только признание «лишнего» венчика под радиальным у *Aethocrinus* (и соответствующей интерпретации анальных табличек) может быть в основе предположения [16], что этот род несет черты предка для всех инадунат. При всех других предположениях, высказанных ранее, этот род может быть только необычно и сильно специализированной дициклической морской лилией, но никак не их предковой формой. Такой вывод наталкивает на мысль о неотеническом происхождении морских лилий от каких-то многовенчиковых форм, у которых уже была сформирована пятилучевая симметрия пищеварительного аппарата и соответ-

ственно оральных и радиальных табличек и самого нижнего венчика теки, тогда как промежуточные венчики могли быть плохо оформлены и не иметь четкой пятилучевой симметрии. Высказанные соображения заставляют придавать роду *Aethocrinus* значительно более высокий ранг, чем семейство в надсемействе *Mastigocrinacea* кладидных инадунат. Но убедительное обоснование этого требует много нового дополнительного материала по древнейшим морским лилиям.

Единственным строго дициклическим родом среди нижнеордовикских инадунатных морских лилий является *Comragicrinus*. Он несет некоторые черты сходства с *Aethocrinus* — в венчике под радиальными табличками у него тоже шесть табличек [12]. Но вышележащая часть анальной ареи более сходна с типичными инадунатами (рис. 2, $g-d$). Поэтому можно предположить, что шестая табличка в базальном венчике *Comragicrinus* (только не правая, как считают авторы рода, а левая), о чем можно судить по форме нижележащих табличек, является анальной. Эта анальная табличка гомологична таковой *Aethocrinus*, но отсутствует у типичных инадунат. Радианальная табличка, анальная X и вышележащая табличка, судя по большому анальному мешку над ними, возможно, гомологичны соответствующим табличкам кладид (рис. 2 d).

ПОДКЛАСС INADUNATA WACHSMUTH ET SPRINGER, 1885

ОТРЯД DISPARIDA MOORE ET LAUDON, 1943

НАДСЕМЕЙСТВО MYELODACTYLACEA S. A. MILLER, 1883

СЕМЕЙСТВО TETRAGONOCRINIDAE STUKALINA, 1980

Диагноз. Стебель из четырех рядов антимеров. Чашечка маленькая, построенная только четырьмя базальными табличками. Радиальных табличек три (B, C, E). Они не входят в состав чашечки, являясь самыми проксимальными члениками рук, и соединяются с базальными табличками хорошо выраженными лигаментами. Анальная структура в дорсальной чашечке не выражена. Руки ветвятся изотомически, без пиннул.

Состав. Один монотипический род из нижнего ордовика Ленинградской обл., Эстонии и Украины.

Сравнение. От трех других семейств этого надсемейства отличается чашечкой, построенной только базальными табличками, с которыми радиали соединены лигаментной связью, функционально являясь проксимальными брахиальными табличками, а также отсутствием радиалей A и D и невыраженностью анальной структуры в дорсальной чашечке.

Род *Tetragonocrinus* Yeltyschewa, 1964

Tetragonocrinus pygmaeus (Eichwald, 1860)

Табл. VI, фиг. 1–10 (см. вклейку)

Синонимика — см. Елтышева, 1964; Стукалина, 1980; Арендт, 1985.
Описание (рис. 1, $a-u$). Небольшие морские лилии с узкой длинной кроной. Стебель в поперечном очертании квадратный с округленными углами, диаметром до 3,8 мм, но обычно несколько меньше. В проксимальной части стебель резко утоньшается. Он состоит из члеников двух порядков, которые различаются высотой и наличием в некоторых случаях шипов. Но этот порядок часто нарушается. Каждый членик состоит из четырех антимеров, причем уровень верхней и нижней поверхности соседних антимеров несколько различается, поэтому сочленовная поверхность членика ступенчатая. Узкий ободок расположен на периферии каждого антимера. На нем имеется несколько мелких ребер, часто едва заметных. С внутренней стороны ободок ограничивает пониженную ровную площадку. В центре членика проходит осевой канал, а примерно в середине швов, разделяющих соседние антимеры, проходят перифериче-

ские каналы, которых, таким образом, четыре. В проксимальной части осевой и периферические каналы разделены и имеют квадратное или ромбовидное очертание. Углы осевого канала направлены по швам, а не к углам членика. В средней части стебля осевой канал и периферические соединены и образуют единый крестовидный канал с расширением посередине и на концах. В дистальной части этот канал становится более широким и по очертанию приближается к четырехлопастному. Пониженная площадка на поверхности антимеров здесь совсем небольшая, а зубчики, более крупные и редкие, занимают почти всю сочленовную поверхность членика. Прикрепительное образование в виде небольшой подошвы из табличек неправильной формы. Поверхность самого проксимального членика для соединения с чашечкой имеет четыре краевых углубления, в которых начинаются периферические каналы, и центральное возвышение с осевым каналом в середине.

Чашечка очень маленькая, срезанно-конической формы. Она слегка расширяется кверху и несет три фасетки для прикрепления рук, отделенных друг от друга дистальными выростами чашечки. Чашечка построена всего четырьмя табличками, являющимися базальными. На одной табличке (симметричной) дистальный выrost, разделяющий фасетки для прикрепления рук, расположен посередине. Две соседние с ней таблички (справа и слева, асимметричные) с дистальным выростом, смещенным к краю. Четвертая табличка без выроста, но со слегка выпуклой дистальной поверхностью. Стеблевая фасетка с четырьмя пологими углублениями, разделенными выступами. Фасеток для прикрепления рук три. Две из них одинаковые, построенные боковыми частями двух табличек, так что посередине каждой из этих двух фасеток находится шов между табличками. Третья фасетка занимает сразу три таблички, и на ней расположены два шва, при этом средняя часть фасетки несколько выпуклая. Вдоль каждой из фасеток расположено продольное углубление, наибольшая глубина которого приурочена к шву, при этом в «двушовой» фасетке два максимума глубины. Место для прикрепления каких-либо анальных табличек в дорсальной чашечке отсутствует. Крышечка не сохранилась. Крона высокая, ветвящаяся изотомически два-три раза. Первое ветвление после второго—пятого членика. Брахиали очень высокие, со слабовыраженной «пупырчатой» поверхностью.

Размеры в мм:

Экз. №	Ширина стебля	Диаметр основания чашечки	Ширина чашечки на уровне фасеток	Высота чашечки (с выростами)	Высота выростов чашечки	Ширина фасеток рук	Высота рук
4125/7	2,1	2,6	3,0	1,8	0,3	1,6	40
4125/8	2,2	2,4	3,0	2,0	0,3	1,7	40
4125/111	—	1,0	1,3	1,0	0,2	0,7	—
4125/112	—	2,0	2,5	1,5	0,4	1,3	—
4125/113	—	2,5	3,0	1,8	0,5	2,0	—

Распространение. Нижний ордовик Ленинградской обл., Эстонии и Волыни (УССР).

Материал. Три кроны с фрагментами стебля из волховского горизонта карьера близ д. Бабино на правом берегу р. Волхов, три чашечки из волховского горизонта Путиловских ломок, многочисленные обломки стеблей из волховского горизонта р. Лынные, р. Волхова, р. Лавы, карьера близ д. Бабино и Путиловских ломок.

СЕМЕЙСТВО IOCRINIDAE MOORE ET LAUDON, 1943

Род *Pariocrinus* Rozhnov, gen. nov.

Название рода от пара греч.—рядом и рода *Iocrinus*.

Типовой вид — *P. ladogensis* Rozhnov, sp. nov.; волховский горизонт востока Ленинградской обл.

Диагноз. Стебель гетероморфный, с круглым или слегка пятилопастным поперечным очертанием. Чашечка коническая, с пятью базальными и пятью радиальными табличками, без скульптуры и с ровным, без ободка переходом от стебля к чашечке. Над радиальной С находится брахиальная (верхняя радиальная) табличка, от левого плеча которой отходит длинная неширокая анальная трубка, а от правого — ветвь руки. Соседние брахиальные таблички разъединены. Ветвление рук изотомическое.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Iocrinus* Hall, 1866 отличается резко гетероморфным стеблем и его круглым или слегка пятилопастным, а не резко пятиугольным или звездчатым очертанием. От *Peltacrinus* Warn, 1982 отличается отсутствием скульптуры на чашечке, менее широкой анальной трубкой, отсутствием ободка в основании чашечки и круглым или слегка пятилопастным (а не 10-лопастным) стеблем. От *Caleidocrinus* Waagen et Jahn, 1899 отличается разъединенностью смежных брахиалей, тогда как у сравниваемого рода проксимальные части рук соединены мелкими интербрахиальными табличками.

***Pariocrinus ladogensis* Rozhnov, sp. nov.**

Табл. VII, фиг. 1–5 (см. вклейку)

Название вида от Ладожского озера.

Голотип — ПИН, № 4125/4, крона с фрагментом стебля; восточная часть Ленинградской обл., карьер близ д. Бабино на правом берегу р. Волхов; нижний ордовик, волховский горизонт.

Описание (рис. 3, а–г). Небольшие морские лилии с длинным стеблем из круглых либо слегка пятилопастных члеников трех порядков, различающихся шириной и высотой. Каждый членник состоит из пяти почти одинаковых антимеров, разделенных швом. Такие пентамеры всех членников лежат строго друг над другом, и швы между ними образуют на поверхности стебля пять прямых продольных линий. Осевой канал стебля пятиугольный и широкий, диаметром немного больше половины диаметра стебля. Швы между пентамерами отходят от углов осевого канала. Поверхность сочленения гладкая, с короткими ребрами (7–9) по периферии и сбоку каждого пентамера. В короткой проксистеле различие между членниками разного порядка уменьшено.

Чашечка небольшая, коническая, со слегка выпуклой образующей конуса. Пять базальных табличек одинакового размера и формы. Швы между ними приходятся на середины пентамеров (чередование). Радиальный венчик немного выше базального. Радиальные таблички слегка выпуклые по центру в дистальной части. Фасетки для прикрепления рук занимают около $\frac{3}{4}$ дистального края радиалей и немного наклонены наружу. Над радиальной табличкой С расположена брахиальная табличка, от левой части которой отходит длинная (не менее чем из восьми членников) анальная трубка, а от правой — ветвь руки, в которой третий членник аксиллярный. В остальных радиусах руки ветвятся первый раз над третьим-четвертым членниками. Всего руки ветвятся три-четыре раза, почти изотомически.

Размеры в мм:

Экз. №	Диаметр стебля	Диаметр стеблевой фасетки	Высота чашечки	Ширина чашечки	Длина рук	Высота базалей	Высота радиалей
Голотип							
4125/4	3,0	4,6	5,0	8,1	35	2,4	3,1
4125/5	2,1	2,9	4,2	7,0	—	2,5	3,0
4125/6	2,2	3,1	5,7	9,0	52	3,0	3,5

Распространение. Волховский горизонт востока Ленинградской обл.

Материал. Три кроны со стеблем, одна чашечка со стеблем и многочисленные фрагменты стеблей из волховского горизонта карьера близ д. Бабино и Путиловских ломок.

Род *Maennilicrinus* Rozhnov, gen. nov.

Название рода в честь Р. М. Мянниля.

Типовой вид — *M. concinnus* sp. nov.; волховский горизонт востока Ленинградской обл.

Диагноз. Стройноконическая чашечка с пятью низкими базальными табличками, пятью высокими радиальными табличками, изотомически ветвящимися один раз руками, широко раскинувшимися в стороны. Строение анального интеррадиуса неизвестно.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От других родов иокринид отличается стройноконической чашечкой, низкими базальными табличками, слабым ветвлением рук и раскидистой кроной.

Замечания. Анальный интеррадиус плохо сохранился, и точно установить его строение не удалось. Поэтому этот род отнесен к семейству Iocrinidae лишь на основании сходства в строении других радиусов, форме чашечки и по относительным размерам фасеток для прикрепления рук.

Maennilicrinus concinnus Rozhnov, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 6

Название вида *concinnus* лат. — стройный.

Голотип — ПИН, № 4125/114, крона; Путиловские ломки; нижний ордовик, волховский горизонт.

Описание (рис. 3, *д*). Чашечка стройноконическая, высотой 4 мм при ширине 3,2 мм и диаметре стеблевой фасетки 1 мм. Базальных таб-

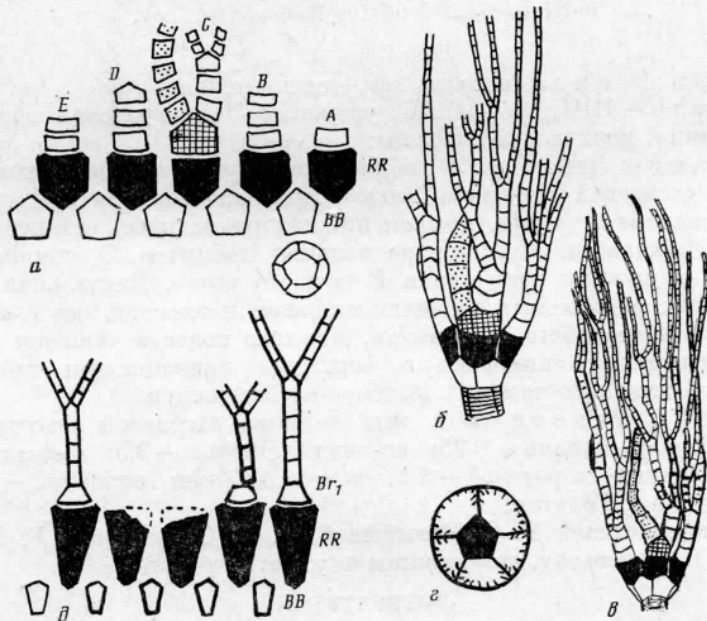


Рис. 3. Представители семейства Iocrinidae; *а-г* — *Pariocrinus ladogensis* sp. nov.; *а, б* — голотип № 4125/4; *а* — развертка проксимальной кроны и стебля, *б* — крона с фрагментом стебля сбоку (интеррадиус CD) ($\times 1,5$); *в* — экз. № 4125/6, то же ($\times 1$); *г* — экз. № 4125/326, сочленовная поверхность членика ($\times 5$); *д* — *Maennilicrinus concinnus* sp. nov.; голотип № 4125/114 — развертка чашечки; восток Ленинградской обл.; волховский горизонт. Обозначения, как на рис. 1

личек пять, хотя хорошо сохранились только три из них. Они низкие, высотой 1,1 мм, что составляет около четверти высоты чашечки. Радиальных табличек пять. Они высокие, составляют почти $\frac{3}{4}$ высоты чашечки, с сильновыпуклой, утолщенной медианной частью, так что швы между ними находятся в некоторых понижениях. Хорошо сохранились

три из них. От двух других видны только проксимальные части, и строение анального интеррадиуса неизвестно. Фасетки для прикрепления рук около $\frac{3}{4}$ ширины радиали. В трех радиусах сохранились руки, изотомически ветвящиеся один раз после пятого аксиллярного или шестого (средняя из сохранившихся рук) членика. Проксимальные брахиали с массивной нижней частью и сужающейся верхней, от которой отходят высокие (0,8 мм), узкие (0,4 мм) брахиали. Число брахиалей после ветвления не менее восьми. Высота рук около 12 мм.

М а т е р и а л. Голотип.

СЕМЕЙСТВО EUSTENOCRINIDAE ULRICH, 1925

Род *Putilovocrinus* Rozhnov, gen. nov.

Название рода от д. Путилово.

Типовой вид — *P. fundatus* Rozhnov, sp. nov.: волховский горизонт востока Ленинградской обл.

Диагноз. Небольшая толстостенная коническая чашечка с пятью базальными табличками, видимыми сбоку. Первые брахиали, видимо, не были фиксированы в чашечке.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Отличается от всех других родов семейства сильной толстостенностью чашечки и ее очень узкой внутренней полостью. Кроме того, от *Eustenocrinus* и *Peniculocrinus* — хорошо выраженной конусностью чашечки и нефиксированностью (?) первых брахиалей, от *Inuocrinus* — значительно большими размерами, а от *Rogocrinus* — высококонической формой чашечки; от *Ristnacrinus* отличается хорошо видимыми сбоку базальными табличками.

Putilovocrinus fundatus Rozhnov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 11

Название вида *fundatus* Lat. — основательный.

Голотип — ПИН, № 4125/1, чашечка; Ленинградская обл., Путиловские ломки; волховский горизонт.

Описание (рис. 1, ж, л). Маленькая чашечка конической формы с плоской стеблевой фасеткой. Пять базальных табличек примерно одинакового размера и формы. Венчик нижних радиальных табличек немного выше базального. Нижняя радиальная табличка С немного ниже остальных, а нижняя радиальная Е немного выше. Дистальная поверхность нижних радиальных табличек широкая и плоская, без следов значительного лигаментного сочленения. Диаметр полости чашечки на уровне границы между нижними и верхними радиальными табличками 0,9 мм, что составляет четверть ширины всей чашечки.

Размеры голотипа в мм: диаметр стеблевой фасетки — 2,0; диаметр осевого канала — 0,25; ширина чашечки — 3,5; высота чашечки — 2,5–3,0; высота базалей — 1,2; высота нижних радиалей — 1,7–2,2.

М а т е р и а л. Голотип.

Автор признателен Р. С. Елтышевой, Г. А. Стукалиной, Р. М. Мяннилю и А. Н. Соловьеву, помогавшим ему в этой работе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арндт Ю. А. Древнейшие трехрукие криноиды без пятилучевой симметрии // Докл. АН СССР. 1985. Т. 282. № 3. С. 702–704.
2. Елтышева Р. С. Стебли ордовикских морских лилий Прибалтики (нижний ордовик) // Вопр. палеонтологии. Вып. 4. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. С. 59–82.
3. Рожнов С. В. Некоторые закономерности морфогенеза чашечки и проксимальных частей рук морских лилий // Тез. докл. V Всесоюз. симпозиум по иглокожим. Львов, 1983. С. 58–60.
4. Рожнов С. В. *Nubocrinea* — новый подкласс морских лилий // Докл. АН СССР. 1985. Т. 280. № 4. С. 1012–1015.
5. Рожнов С. В. Морфология, симметрия и систематическое положение морских лилий гибокриид // Палеонтол. журн. 1985. № 2. С. 4–16.
6. Стукалина Г. А. Новые представители квадрилатерат из ордовика Казахстана, Урала и Восточно-Европейской платформы // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Вып. 5. М.: Наука, 1980. С. 88–95.

7. *Стукалина Г. А.* Закономерности исторического развития криноидей в раннем и среднем палеозое СССР. М.: Наука, 1986. 142 с.
8. *Ausich W. I.* The crinoids of the Al Rose Formation (Early Ordovician) Inyo County, California, U. S. A.) // *Alcheringa*. 1986. V. 10. № 3. P. 217–224.
9. *Bates D. E.* On «*Dendrocrinus*» cambriensis Hicks, the earliest known crinoid // *Palaentology*. 1968. № 11. P. 406–409.
10. *Donovan S. K.* Ramseyocrinus and Ristnacrinus from the Ordovician of Britain // *Palaentology*. 1984. № 27(3). P. 623–634.
11. *Jaekel O.* Phylogenie und System der Pelmatozoen // *Palaentol. Z.* 1918. B. 3. № 1.
12. *Jobson L., Paul C. R. C.* Compagicrinus fenestratus a new Lower Ordovician inadunate crinoid from North Greenland // *Rapp. Greenlands geol. Unders.* 1979. № 91.
13. *Kelly S. M., Ausich W. I.* A new Lower Ordovician (Middle Canadian) disparid crinoid from Utah // *J. Paleontol.* 1978. № 52(4). P. 916–920.
14. *Kesling R. V., Paul C. R. C.* Agostocrinus and Acolocrinus, two new Ordovician crinoids with peculiar ray and respiratory structures // *Contrib. Museum Paleontol. Univ. Michigan*. 1971. № 23(14). P. 221–237.
15. *Moore R. C.* Ray structures of some inadunate crinoids // *Paleontol. Contrib. Univ. Kansas. Echinodermata*, 1962. Art. 5. 47 p.
16. *Moore R. C., Lane N. G.* Superfamily Mastigocrinacea Jaekel, 1918 // *Treatise on invertebrate paleontology*. Pt T. Echinodermata 2. Crinoidea. N. Y.; Lawrence: Geol. Soc. America – Univ. Kansas Press, 1978. № 2. P. T618–T626.
17. *Moore R. C., Lane N. G., Strimple H. L.* Suborder Dendrocrinina Bather, 1899 // *Ibid.* P. T606–T630.
18. *Moore R. C., Lane N. G., Strimple H. L., Sprinkle J.* Order Disparida // *Ibid.* P. T520–T562.
19. *Philip G. M., Strimple H. L.* An interpretation of the crinoid *Aethocrinus moorei* Ubaghs // *J. Paleontol.* 1971. V. 45. P. 491–493.
20. *Sprinkle J., Lane N. G.* Superfamily Perittocrinacea Ubaghs, 1971 // *Treatise on invertebrate paleontology*. Pt T. Echinodermata 2. Crinoidea. N. Y.; Lawrence: Geol. Soc. America – Univ. Kansas Press, 1978. № 2. P. T562–T563.
21. *Ubaghs G.* *Aethocrinus moorei* Ubaghs, n. gen., n. sp., le plus ancien crinoïde dicyclique connu // *Paleontol. Contrib. Univ.* 1969. Paper 38. P. 1–25.
22. *Ubaghs G.* Un crinoïde énigmatique Ordovicien: *Perittocrinus* Jaekel // *Neues Jahrb. Geol., Paläontol. Abh.* 1971. B. 137. № 2. S. 305–336.
23. *Ubaghs G.* More about *Aethocrinus moorei* Ubaghs, the oldest known dicyclic crinoid // *J. Paleontol.* 1972. V. 46. № 5. P. 773–775.
24. *Ubaghs G.* Origin of crinoids // *Treatise on invertebrate paleontology*. Pt T. Echinodermata 2. Crinoidea. N. Y.; Lawrence: Geol. Soc. America – Univ. Kansas Press, 1978. № 1. P. T275–T281.
25. *Warn J. M.* Monocyclism vs. dicyclism: A primary schism in crinoid phylogeny? // *Bull. Amer. Paleontol.* 1975. V. 67. № 287. P. 423–441.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
25.VI 1986

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–10. *Tetragonocrinus rugmaeus* (Eichwald); 1 – экз. № 4125/113, чашечка (×13): 1а – сверху, 1б – сбоку, радиус В, 1в – сбоку, анальный интеррадиус, 1г – сбоку, радиус Е, 1д – снизу; 2 – экз. № 4125/111, чашечка (×13): 2а – сверху, 2б – сбоку, радиус В, 2в – снизу; 3 – экз. № 4125/112, чашечка сбоку, базальные таблички АВ и DE (×13); 4 – экз. № 4125/8, крона с фрагментом стебля сбоку, анальный интеррадиус (×1,5); 5 – экз. № 4125/323, сочленовная поверхность членика (×13); 6 – экз. № 4125/320, проксимальная часть стебля: 6а – сбоку (×6), 6б – сверху (×13); 7 – экз. № 4125/322, проксимальная часть стебля сбоку (×6); 8 – экз. № 4125/325, мелкий стебель с шипами (×13); 9 – экз. № 4125/324, стебель с шипами (×6); 10 – экз. № 4125/321, прикрепительное образование (×6); все экз. – из волховского горизонта Ленинградской обл.: 1–3, 7, 8 – Путиловские ломки; 4, 5, 9 – карьер близ д. Бабино на правом берегу р. Волхов; 6, 9 – р. Лава.

Фиг. 11. *Putilovocrinus fundatus* sp. nov.; голотип, ПИН № 4125/1, чашечка: 11а – сверху, 11б – сбоку, радиус С (×13); Путиловские ломки; волховский горизонт.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–5. *Pariocrinus ladogensis* sp. nov.; 1 – голотип, ПИН № 4125/4, крона с фрагментом стебля: 1а – сбоку, интеррадиус CD (×1,5), 1б – поперечное очертание стебля (×13); правый берег р. Волхов, карьер близ д. Бабино; волховский горизонт; 2 – экз. № 4125/6, крона с фрагментом стебля сбоку, интеррадиус CD (×1,5); 3 – экз. № 4125/5, чашечка с фрагментом стебля (×5): 3а – сбоку, радиус А, 3б – сбоку, интеррадиус CD; 4 – экз. № 4125/115, чашечка с фрагментом стебля и основаниями рук сбоку (×5); 5 – экз. № 4125/326, сочленовная поверхность членика (×13); Путиловские ломки; волховский горизонт.

Фиг. 6. *Maennilicrinus concinnus* sp. nov.; голотип, ПИН № 4125/114, крона сбоку (×6); Путиловские ломки, волховский горизонт.

