

УДК 563.911.551.733

РОЖНОВ С. В.

МОРФОЛОГИЯ, СИММЕТРИЯ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ МОРСКИХ ЛИЛИЙ ГИБОКРИНИД

Проанализировано соотношение пятилучевой и трехлучевой симметрии у морских лилий и сделан вывод об отличии лучевой симметрии гибокринид от остальных криноидей. Высказано предположение, что эти различия обусловлены разными типами морфогенеза гидроцеля, последовательно сменявшимися в филогенезе. Затронут вопрос о происхождении пентамерии у морских лилий. Рассмотрена филогения гибокринид и связь их с *Inadunata* и флексибилиями. Подробно обосновано выделение нового подкласса морских лилий — *Nubocrinea*. Описан новый вид — *Noplocrinus usvensis* из ордовика Урала.

Гибокриниды — небольшая (семь родов) ордовикская группа своеобразных морских лилий, относимых ранее к подклассу *Inadunata*. С территории СССР было известно три рода из этой группы — все из ордовика Эстонии и Ленинградской области. Летом 1983 г. автору, при любезном содействии В. С. Милицыной и В. Г. Наседкина, удалось найти несколько экземпляров гибокринид, относящихся к новому виду рода *Noplocrinus*, в ордовикских отложениях Урала. Небольшая коллекция *Noplocrinus*, собранная в 1984 г. автором при содействии Л. М. Хинтс и Р. М. Мянниля, из Эстонии, и ознакомление с коллекциями Мянниля позволили выявить новые морфологические особенности рода. Автор глубоко признателен также О. М. Ивановой-Казас (кафедра эмбриологии ЛГУ), Г. А. Стукалиной (ВСЕГЕИ), А. Н. Соловьеву и М. А. Шишкину (ПИН АН СССР), А. В. Смирнову (ЗИН АН СССР) за ценные замечания при обсуждении основных положений работы.

Наиболее яркими и уникальными свойствами гибокринид являются особенности строения и характер развития их пищесборного аппарата [23]. У представителей трех родов гибокринид — *Nubocrinus*, *Noplocrinus* и *Revalocrinus* — по пять рук примерно одинаковой формы и размеров во всех радиусах (рис. 1, а, б). Это не очень длинные руки (их длина превышает высоту чашечки не более чем в три-четыре раза), неветвящиеся, с глубоким V-образным в поперечном сечении амбулакральным желобом. Подобные руки встречаются и у многих других морских лилий, например у пизокринид [7]. У другого представителя гибокринид, рода *Baerocrinus*, всего лишь три руки (в радиусах А, С и D), а в двух других радиусах (В и Е) рук или пищесборных желобков нет совсем (рис. 1, в, г). Такое строение иногда встречается среди остальных морских лилий, особенно среди пермских потерокринид [2], но там это явление вторично и, видимо, имеет несколько иную природу.

У других родов — *Nubocystites*, *Tripatocrinus* и *Cornucrinus* — строение пищесборного аппарата резко отличается от всех морских лилий. У *Nubocystites* от радиальных табличек А, С и D отходят короткие, из пяти-шести невысоких брахиалей, руки (рис. 1, д). С оральной стороны эти руки имеют пищесборный амбулакральный желобок, который не кончается на кончике рук, как у всех морских лилий, а переходит на их аборальную сторону и спускается вниз. В двух других радиусах аборальный скелет рук вообще отсутствует и амбулакральные пищесборные желобки спускаются по наружной поверхности радиальных табличек, переходят на базальный венчик и иногда протягиваются по поверхности стебля.

У *Tripatocrinus* аборальный скелет рук отсутствует во всех радиусах, но имеются три амбулакральных желобка, спускающихся к основанию

чашечки в радиусах А, С и D, а в двух других радиусах (В и Е) нет и желобков (рис. 1, *е-ж*). И еще один род, наиболее поздний среди гибокринид — *Cornucrinus*, имеет черты резко выраженной специализации: как и *Tripatocrinus*, он имеет три амбулакральных пищеборных желобка в тех же радиусах А, С и D, протягивающихся непосредственно по поверхности радиальных табличек. Аборальный скелет рук полностью отсутствует, но дистальная часть каждой из трех радиальных табличек

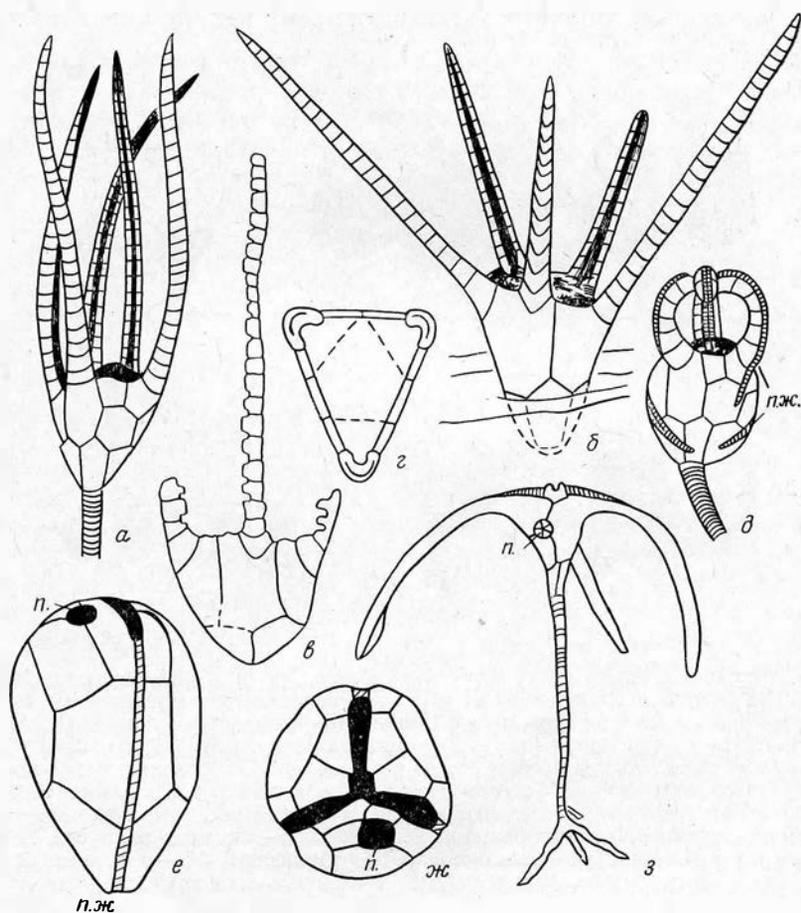


Рис. 1. Некоторые представители гибокринид: *а* — *Hybocrinus conicus* Wachsmuth et Springer ($\times 1$), реконструкция Д. Спрингла [24]; *б* — *Hoplocrinus usvensis* sp. nov. ($\times 1,5$), реконструкция; *в-г* — *Baerocrinus ungeri* Volborth ($\times 2$); *в* — корона сбоку, *г* — чашечка сверху [24]; *д* — *Hybocystites eldonensis* (Parks) ($\times 2$), реконструкция Д. Спрингла [24]; *е-ж* — *Tripatocrinus pustulatus* Sprinkle ($\times 1$), реконструкция Д. Спрингла [21]; *з* — *Cornucrinus longicornis* Regnell ($\times 1$), реконструкция Ж. Регнелля [20]. Обозначения: *п.ж.* — пищеборные желобки, *п* — перипрокт

А, С и D сильно вытянута, что имитирует раскинувшиеся руки с хорошо развитым аборальным скелетом других морских лилий (рис. 1, *д*). Специализацию подчеркивает отсутствие анальной таблички — анальное отверстие окружено непосредственно радиальными. К тому же у этого рода только четыре базальных таблички.

Разнообразие строения пищеборного аппарата у гибокринид принято связывать с последовательной редукцией рук гипотетичной предковой криноидеи, имевшей все типичные признаки инадунат [13, 24]. Такое предположение маловероятно, так как гибокриниды — одни из самых древних морских лилий. Поэтому нужно попытаться рассматривать особенности строения гибокринид не как результат редукции некоторых

структур более «полноценного» предка, а как начальные стадии появления сходных с инадунатными структур. Сходство в строении скелета этих двух групп могло быть обусловлено возникновением от общей предковой группы, а частично и конвергенцией (анальная табличка). Анализ строения гибокринид с такой позиции совершенно необходим. Ведь если бы даже гибокриниды фактически оказались стволом инадунат с редуцированными руками, то характер редукции отражал бы особенности эволюции морфогенеза ранних инадунат.

Попытаемся восстановить некоторые черты ближайшего предка гибокринид, исходя из того, что характерные для них признаки возникали

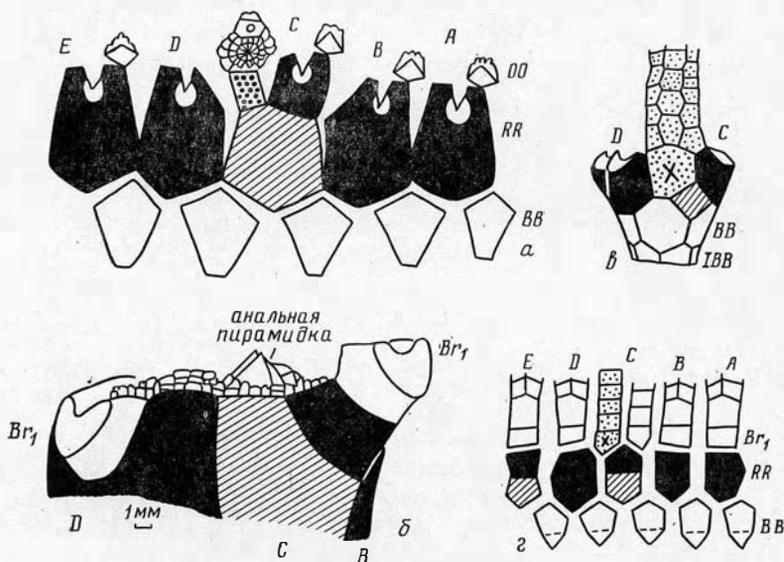


Рис. 2. Строение анального интеррадиуса у гибокринид (а, б), моноциклических инадунат (в) и дициклических инадунат (г): а – развёртка теки *Hybocrinus nitidus* Sinclair [22]; б – анальный интеррадиус у *Hoplocrinus estonus* Opik, экз. ПИН, № 4125/9; в – *Botryocrinus cucurbitaceus* (Angelin), чашечка сбоку, интеррадиус CD (×3) [25]; г – развёртка кроны *Columbicrinus crassus* Ulrich [16]. Обозначения: радиальные таблички зачернены (кроме фасеток для прикрепления рук), нижняя радиальная и радианальная показаны косой штриховкой, анальная табличка покрыта точками, остальные таблички оставлены белыми, А, В, С, D, Е – индексы радиусов, IBB – инфрабазальные таблички, BB – базальные, RR – радиальные, OO – оральные, Br₁ – первые брахиальные таблички, X – анальная табличка X

из более простых структур, а не путем редукции более сложных, характерных для инадунат. Базальный и радиальный венчики у них, составляющие большую часть чашечки, во вполне допустимом приближении пятилучевые. Как принято считать, — и с этим трудно не согласиться — пятилучевая чашечка возникла в результате организующего действия возникавшего в первую очередь пятилучевого строения пищеворного аппарата. Следовательно, непосредственная предковая форма гибокринид должна была иметь пять пищеворных желобков. Но эти желобки располагались не на специальном скелете для их поддержания — аборальном скелете рук, как у типичных морских лилий, а непосредственно на наружной поверхности дорсального скелета теки, как у рода *Tripatocrinus*.

Теперь рассмотрим подробнее у гибокринид строение радиуса С, заметно отличающееся от других радиусов. В этом радиусе находятся две радиальные таблички — нижняя и верхняя. При этом верхняя радиальная табличка почти у всех родов гибокринид значительно меньше нижней, выдается за уровень других радиалей и расположена на правом плече нижней радиали (рис. 2, а; 5, б, д, и). На левом же ее плече у некоторых родов (*Hybocrinus*) расположена небольшая анальная табличка, дисталь-

ная часть которой непосредственно оконтуривает проксимальную сторону анальной пирамидки (рис. 2, а). Иногда анальная табличка отсутствует и анальное отверстие оконтурено непосредственно радиальными табличками (*Cornucrinus* — рис. 1, з) либо мелкими табличками тегмена (*Hoplocrinus* — рис. 2, б). Строение радиуса С, кажущееся с первого взгляда очень сходным и до сих пор считавшееся тождественным [24] строению этого радиуса типичных инадунат, имеет тем не менее и существенные отличия. У моноциклических инадунат верхняя радиаль С расположена не правее нижней радиали, как у гибокринид, а непосредственно на ее продолжении, строго в одном вертикальном ряду с ней и вышележащими члениками руки (рис. 2, б). У дициклических инадунат радиальная табличка, гомологичная нижней радиальной моноциклических инадунат, обычно меньше радиальной, гомологичной верхней радиальной моноциклических инадунат (рис. 2, в). Ясно видно, что у дициклических инадунат радиальная табличка является нижней радиальной

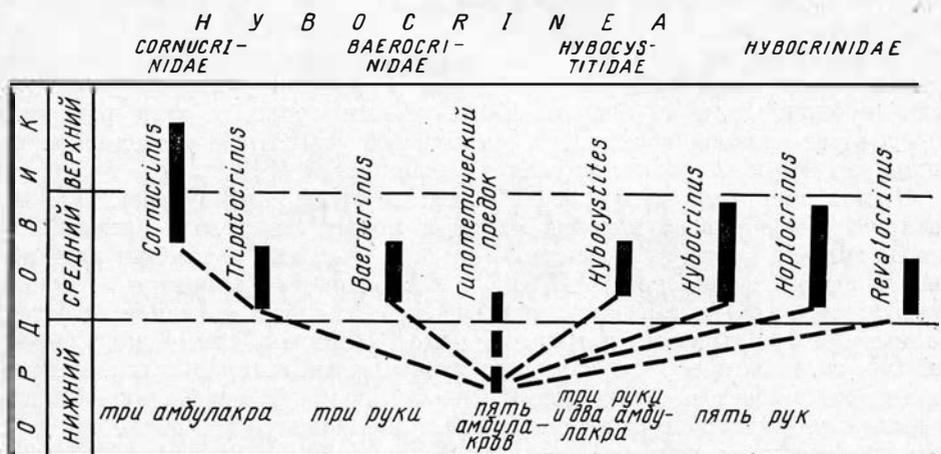


Рис. 3. Филогенетические отношения Hybocrinea

С, смещенной влево и часто вверх, а верхняя осталась на своем первоначальном месте. У гибокринид картина обратная. Кроме того, как у моноциклических инадунат, так и у дициклических, анальная табличка Х лежит четко интеррадиально и первично всегда в основании целой серии анальных табличек. Она интерпретируется у них как проксимальная табличка левой ветви аборального скелета руки С — ветви, возникшей для поддержания и опоры задней кишки [8]. Верхняя радиальная табличка С возникла в пределах чашечки как необходимая для осуществления разветвления непосредственно над чашечкой и является аксиллярной табличкой [8].

У гибокринид сходное строение заднего радиуса возникло, видимо, другим путем, и это сходство обусловлено в таком случае конвергенцией. Анальное отверстие располагалось у них не интеррадиально, а в радиусе С, хотя и в левой его части. Такое положение ануса характерно, кстати, и для некоторых примитивных моноциклических инадунат, у которых аборальный скелет руки С был неразветвленным и полностью использовался для поддержания задней кишки [9, 16]. Анальная табличка гибокринид исходно является, видимо, табличкой тегмена, а не аборального скелета руки С. Это следует из того, что над ней расположено непосредственно анальное отверстие, а не таблички анальной трубки, как у инадунат (рис. 2, а). Исходное строение анального интеррадиуса гибокринид было, как у *Hoplocrinus*: непосредственно над левым плечом нижней радиальной таблички С располагалось несколько мелких табличек тегмена, отделяющих от нее анальную пирамидку (рис. 2, б). Одна

из этих табличек в дальнейшем разрослась, имитируя анальную табличку X типичных инадунат. Пищесборный желобок С, следовательно, должен был проходить в правой части радиальной таблички С. Чтобы его ширина оставалась такой же, как и у желобков в других радиусах, и чтобы немного отодвинуться от анального отверстия, дистальная часть радиальной таблички С разрасталась также вправо, несколько тесня дистальную часть радиальной В. Это привело в дальнейшем к отделению разросшейся дистальной части радиальной таблички С швом от ее проксимальной части, т. е. к разделению на верхнюю и нижнюю. Радиальные таблички имели тенденцию к разрастанию в стороны [20]. Появлявшиеся выросты служили для опоры пищесборным желобкам и могли быть очень длинными (*Cognuscrinus* — рис. 1, з). Разделение радиальной таблички С на верхнюю и нижнюю создало основу, образец для дискретного роста этих скелетных выростов, что привело к их метамерному строению из брахиальных члеников, подчиненному метамерии радиальных амбулакральных каналов. Рассмотренное предположение о характере морфогенеза гибокринид лежит в основе предлагаемой схемы их филогении (рис. 3).

Теперь следует разобрать вопрос о характере и причине неодинакового развития пищесборного аппарата в разных радиусах у некоторых гибокринид, т. е. существование у них триад и диад радиусов. Это требует анализа проявлений трехлучевой симметрии у всех морских лилий, в первую очередь инадунат и флексибилий.

Проявление трехлучевой симметрии на фоне пятилучевой широко распространено у всех морских лилий и может охватывать разные элементы скелета (рис. 4), и в первую очередь оральные таблички: дистальные части трех табличек (АВ, СD и ЕА) сходятся в центре, а концы двух других (ВС и DE) разделены и между собой не соприкасаются. Таким образом, выделяется триада и диада табличек (рис. 4, а). С этим, видимо, связаны и особенности расположения амбулакральных желобков на тегмене многих морских лилий. Один желобок у них непарный (А), а четыре других группируются парами. Каждая пара желобков (В и С, D и Е) отходит от короткого единого желобка, т. е. является как бы его разветвлением (рис. 4, б). Опять намечается триада и диада. Такой картине полностью соответствуют особенности развития рук у гибокринид. Пищесборный аппарат у них иногда не имеет одинакового строения во всех радиусах, а имеет сходные между собой три радиуса — А, С и D, отличающиеся от двух других — В и Е, сходных друг с другом. При этом в триаде радиусов пищесборный аппарат всегда развит сильнее, чем в диаде. Это означает, что пищесборный аппарат у гибокринид в радиусах В и Е запаздывает в своем развитии по отношению к трем другим радиусам — А, С и D. Указанные проявления трехлучевой симметрии подчинены криноидной плоскости симметрии — плоскости, проходящей через радиус А и анальный интеррадиус СD.

У морских лилий распространена и другая система триад и диад, расположение которой подчинено гомокриноидной плоскости симметрии — плоскости, проходящей через радиус Е и интеррадиус ВС. Наиболее ярко триады и диады такого типа проявляются у моноциклических инадунат в строении радиального венчика (рис. 4, в). У многих из них радиусы В, С и Е имеют сходное между собой строение, так как обычно в каждом из них по две радиальных таблички — верхняя и нижняя. Два других радиуса (А и D) сходны между собой и имеют по одной радиальной табличке. Известно проявление гомокриноидной плоскости и у флексибилий — в базальном венчике [14], но триады и диады у них плохо различимы. А вот инфрабазальный венчик флексибилий, имеющий столь уникально постоянное строение из трех табличек — двух одинаковых крупных и одной в два раза меньшей, непарной, являет собой полную аналогию тесной связи пищесборных желобков гибокринид, отходящих от единого желобка. Но у флексибилий сходным образом связаны другие антимеры в инфрабазальном венчике: А+В и D+Е (рис. 4, г). Таким образом, выявляется сцепленность некоторых анти-

меров, что можно объяснить определенной последовательностью их заложения как в филогенезе, так и в онтогенезе. Хотя у современных морских лилий последовательности в заложении антимеров не наблюдалось, она известна у некоторых ископаемых форм. У *Cranocrinus praestans* из циатокриин известен порядок заложения радиальных табличек: первой появляется радиальная С, затем D, E и В. Последней появляется радиальная А (рис. 4, *д*) [1]. У некоторых диспарид (аллагекрииниды и синбатокрииниды) известен порядок появления радиальных фасеток и, следовательно, рук (рис. 4, *е*). Порядок появления их следующий: либо сразу почти одновременно три радиальных фасетки В, С и Е, а потом А и D (*Allocatillocrinus rotundus*), либо сначала С, затем Е, потом В или D и последней появляется фасетка А (*Allagecrinus*

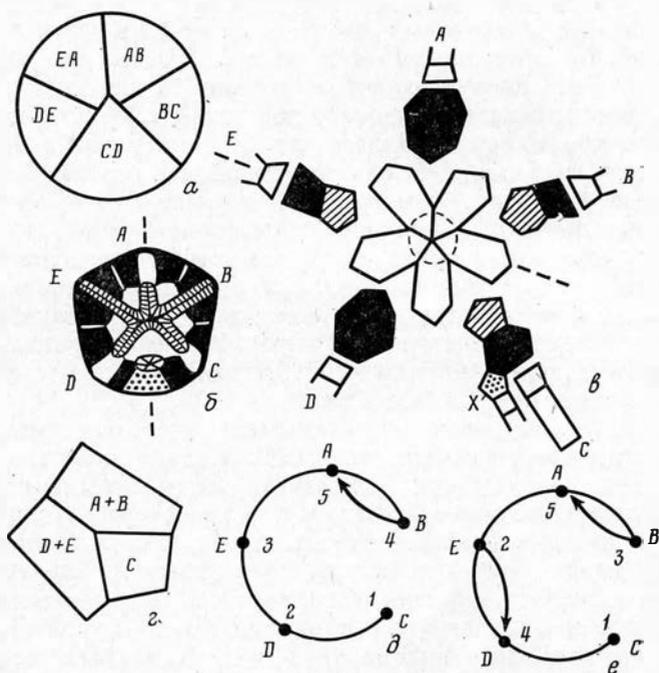


Рис. 4. Некоторые проявления трехлучевой симметрии у морских лилий: *а* – схема расположения оральных табличек у *Pisocrinus* [7]; *б* – расположение пищеворных желобков и их связь с аборальным скелетом рук у *Hybocystites* и криноидная плоскость симметрии (А – СD) [24]; *в* – гомокриноидная плоскость симметрии (Е – ВС) у представителей *Homocrinidae* [25]; *г* – схема строения инфрабазального пояса у флексибилий; *д* – схема порядка заложения радиальных табличек у *Cranocrinus praestans* Arendt (по [1]); *е* – схема порядка появления радиальных фасеток у диспарид (по [15, 17]). Цифрами обозначен порядок появления структур в радиусах. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2

репки и *Synbatocrinus texanus*) [15, 17]. Этим выявляется соответствие между морфологически выраженными триадами и диадами радиусов, связанных с гомокриноидной плоскостью симметрии, и порядком появления антимеров: первыми появляются скелетные элементы или структуры в радиусах триады В, С и Е, а затем диады А и D. Хотя у некоторых потерокриин выявляется и другая последовательность появления антимеров [2], идентичная гибокриноидной, но в этом случае она является, по нашему мнению, явно вторичной.

Таким образом, среди морских лилий можно выделить два основных типа трехлучевой симметрии скелета, связанных с двумя последовательностями заложения антимеров или их частей. Одна последовательность характерна для гибокриинид и небольшого числа других морских лилий. Первыми появляются антимеры А, С и D, которые, видимо, по этой

причине имеют одинаковые черты строения у взрослых форм. Радиальная симметрия в этом случае сочетается с криноидной плоскостью симметрии (A—CD). Другая последовательность характерна почти для всех остальных инадунат и флексибилий. У них первыми появляются элементы скелета или какие-либо структуры в радиусах В, С и Е. Они же образуют триаду радиусов с одинаковыми признаками у взрослых форм. Радиальная симметрия скелета в этом случае сочетается не только с криноидной, но и с гомокриноидной плоскостью (Е—BC).

Попробуем объяснить происхождение и соотношение в филогенезе морских лилий этих двух типов проявления трехлучевой симметрии. Трехлучевая симметрия первого типа, или гибокринидная,— как для краткости условимся ее называть,— справедливо трактовалась Ф. Бэзером и др. [3, 11, 12] как следы первоначальной последовательности становления пятилучевой симметрии у морских лилий. Он полагал, что число пищевоборных желобков у предков криноидей достигло трех. Они распределились по поверхности теки таким образом, что один был направлен в противоположную от ануса сторону, а два других располагались к этому направляющему желобку под углом 120° , подчиняясь криноидной плоскости симметрии. Далее, для более полного и оптимального охвата теки пищевоборными желобками, появились ответвления в сторону направляющего желобка от каждого из боковых. Так возникли еще два желобка и пятилучевая симметрия пищевоборного аппарата, которая в дальнейшем и определила пятилучевую симметрию всего скелета. В пользу этой схемы говорят многие факты, и в первую очередь расположение пищевоборных желобков у гибокринид и других ранних морских лилий, а также у некоторых цистоидей и расположение оральных табличек у многих морских лилий, маркирующих, видимо, именно такое первичное расположение пищевоборных желобков.

Но такому взгляду есть одно серьезное несоответствие, обнаруживаемое у современных морских лилий. Как давно известно [4], гидроцель у них на одной из стадий онтогенеза, перед замыканием в амбулакральное кольцо, подковообразно изогнут и на нем уже можно различить радиальные лопасти — зачатки радиальных каналов. Н. Лейном и Г. Вебстером [14] вполне определенно показано, что на противоположных концах замыкающейся в дальнейшем подковы гидроцеля находятся зачатки радиальных амбулакральных каналов В и С. Следовательно, обнаруженная тесная связь антимеров В и С у древних морских лилий нуждается в дополнительном объяснении. Предположить, что гидроцель когда-то повернулся вокруг своей оси на 72° , а перед этим поворотом замыкался не в интеррадиусе BC, а в анальном интеррадиусе CD, мы не можем, так как радиусы маркируются не только по отношению к анусу, но и по положению относительно гидропоры, которая является протоком левого переднего целома и поэтому жестко связана и с гидроцелем, поворот которого привел бы и к смещению гидропоры. Предположение о том, что радиусы В и симметричный ему D возникали первоначально после замыкания в онтогенезе гидроцеля в амбулакральное кольцо, также ничего не дает для понимания тесной связи радиусов В и С, D и Е. Приходится остановиться на предположении о более сложной перестройке и резком усилении метамерного строения гидроцеля (лучевую симметрию можно представить как замкнувшуюся метамерию), произошедшую в начале филогенетического развития морских лилий. Это предположение хорошо согласуется с известными в настоящее время фактами, а также объясняет смену последовательности заложения антимеров и переход от трехлучевой симметрии гибокринидного типа (А, С, D) к гомокринидной трехлучевой симметрии (С, Е, В) и соответственное изменение и характера пентамерии. Процесс этот представляется следующим образом.

У далеких предков морских лилий от правого и левого гидроцелей наиболее вероятно отходило по одному щупальцу, как у современных птеробранхий. В дальнейшем правый гидроцель редуцировался, а левый разросся вокруг пищевода. Число щупалец увеличилось до трех. Они,

видимо, выполняли чувствительную функцию, были тесно связаны с пищевборными желобками и распределялись, подчиняясь плоскости симметрии, проходящей через анус (рис. 5, а). Боковые щупальца разветвились, и взрослое животное стало обладать пятью радиальными амбулакральными каналами и соответствующими им пятью пищевборными желобками, т. е. до этой стадии имел место процесс развития гидроцеля, соответствующий развитию пищевых желобков, описанному Бэзером [12]. Строение гибокринид, как видно из анализа их симметрии, обусловлено

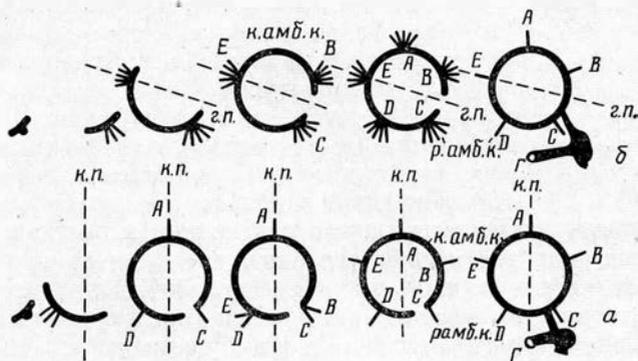


Рис. 5. Схема предполагаемого развития амбулакального кольца в онтогенезе у гибокриной (а) и у инадунат (б). Обозначения: А, В, С, D, Е — индексы радиусов, к амб к — кольцевой амбулакальный канал, р амб к — радиальные амбулакральные каналы, Г — гидropора, кп — криноидная плоскость симметрии, гп — гомокриноидная плоскость симметрии

завершением именно этого процесса. У остальных морских лилий этот первичный тип пентамерии замещался другим (рис. 5, б). Закладка триады, а потом и пентады щупалец смещалась на более ранние стадии развития, а топографически зачаток располагался очень близко к месту будущего развития желобка С. Затем происходила полимеризация зачатка пучка щупалец в уже рассмотренной выше гомокриноидной последовательности С, Е В, D, А и замыкание амбулакального кольца. Иными словами, при перестройке пентамерии происходил поворот, перемещение на один радиус, но не всего амбулакального кольца, а лишь щупалец на этом кольце. Обеспечивалось это смещение тем, что щупалец из первичной триады, имевшиеся уже на зачатке гидроцеля, не распределялись вдоль растущего гидроцеля согласно криноидной плоскости симметрии, а оставались на месте, причем среднее из них захватывало радиус С, а остальные обычно редуцировались. В других радиусах щупальца появлялись заново.

Предложенная схема смены типов морфогенеза гидроцеля, основанная на сравнении двух рассмотренных типов пятилучевой симметрии, подтверждается и другими наблюдениями. У современных морских лилий из первичной радиальной лопасти гидроцеля после замыкания его в амбулакальное кольцо возникают три радиальных щупальца, к которым позже добавляется еще два [4]. Таким образом, в какой-то момент развития у личинок морских лилий в каждом радиусе от амбулакального кольца отходит по пять щупалец. На более поздних стадиях четыре щупальца атрофируются и остается одно, среднее, которое и даёт начало радиальному амбулакальному каналу взрослого животного. Такая множественная в каждом радиусе закладка щупалец гидроцеля имеет древнее происхождение, о чем можно судить по палеонтологическому материалу. Это видно из того, что у целого ряда палеозойских морских лилий каждое щупальце из пентады одного радиуса развивалось в радиальный амбулакальный канал взрослого животного, что обеспечивало возникновение дополнительных рук. Особенно четко это видно на примере среднедевонского семейства Anamesocrinidae, у представителей

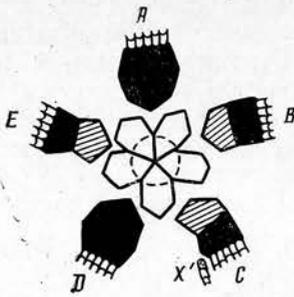


Рис. 6. Развертка кроны *Ananemesocrinus lutheri* Goldring (по [16]). Обозначения те же, что на рис. 2

которого от каждой радиальной таблички отходило по пять одинаковых рук (рис. 6). В более усложненном виде, в сочетании с другими механизмами увеличения числа рук, это явление широко распространено у части пизокринид (с образованием дополнительных радиальных табличек) и особенно среди аллагекринид и катиллокринид (без образования дополнительных радиальных табличек). Кроме того, отголоском именно этого процесса, возможно, является наблюдаемое в онтогенезе морских звезд перемещение щупалец амбулакрального кольца на один радиус.

Чем же была обусловлена рассмотренная выше смена типов последовательности заложения антимеров и типов морфогенеза амбулакрального кольца у морских лилий? Видимо,

в первую очередь это было связано с появлением и развитием у морских лилий мощных рук, что вело к усилению автономизации, самостоятельности каждого антимера, что усиливало метамерный характер роста гидроцеля. Не исключено, что эта смена была приурочена и к филогенетической стадии замыкания гидроцеля в амбулакральное кольцо.

В заключение разбора взаимоотношения трехлучевой и пятилучевой симметрии у морских лилий хотелось бы коснуться вопроса о происхождении у них пентамерии. Видимо, пятилучевая симметрия возникла на основе трехлучевой, как ее усовершенствование. Причем возникновение лучевой симметрии именно пятого порядка, а не иного можно объяснить как особенностями трехлучевой симметрии (один антимер, напротив ануса, — направляющий, а два других — подчиненные и ветвятся в первую очередь), так и явными ее преимуществами для выживания [18]. Таким образом, происхождение пятилучевой симметрии сводится к проблеме происхождения трехлучевой симметрии.

Первоначальное появление именно трехлучевой симметрии могло быть связано с существованием у гипотетического предка иглокожих — диплевроулы трех пар целомических мешков, т. е. трехраздельной метамерией ее тела — признаком, имеющим древнее происхождение, и замыканием этой последовательности целомов в результате торсионного процесса после прикрепления диплевроулы к субстрату. Разрастание среднего из этих целомов, гидроцеля вокруг пищевода над остальными двумя, видимо, могло способствовать появлению на нем именно трех щупалец.

О закручивании и замыкании метамерии билатерального предка свидетельствует расположение у морских лилий рта, ануса и гидропоры, маркирующей положение переднего целома, в одной плоскости. Это замыкание было результатом предполагаемого торсионного процесса, который должен был с необходимостью протекать в филогенезе после прикрепления свободноподвижного предка иглокожих всей поверхностью преоральной лопасти, как прикрепляются и личинки современных иглокожих. Действительно, при таком прикреплении рот оказывался в самом неудобном низком положении. Жизнеспособность такого прикрепившегося животного могла обеспечиваться только выворачиванием оси животного, в результате чего рот оказывался сверху, и одновременным перемещением вокруг рта заднего конца и ануса животного для обеспечения гидродинамической устойчивости тела. Следы этого торсионного процесса явственно видны в онтогенезе и в строении морских лилий — прежде всего это завиток кишки и сложные перемещения целомов. Торсионный процесс проходил по часовой стрелке, что привело к редукции именно правых переднего и среднего целомов — здесь напрашивается некоторая аналогия с результатами торсионного процесса у брюхоногих моллюсков. В этом случае для объяснения асимметрии иглокожих нет необходимости предполагать ничем не подтверждаемое прикрепление диплевроулы правой стороной преоральной лопасти [12], придумыв-

вать стадию иглокожего, любившего лежать на дне правым боком [5]. Проведенное сравнение морфологии гибокринид и остальных морских лилий, анализ их симметрии и данные о стратиграфическом распространении позволяют наметить их филогенетические отношения. Наибольшее сходство гибокриниды имеют с инадунатами, в первую очередь моноциклическими: форма чашечек, их строение из двух венчиков — базального и радиального, наличие двух радиальных табличек (верхней и нижней) в радиусе С, соотношение оральных табличек. Вместе с тем внешне сходно расположенные анальные таблички имеют разное происхождение: у гибокринид это одна из табличек тегмена, окаймляющих анальную пирамидку, а у инадунат это обычно первая табличка левой ветви аборального скелета руки С. У гибокринид скоррелированность между выростом соматоцеля, охватываемым аборальным скелетом рук, и амбулакральным желобком — производным гидроцеля заметно меньше, чем у остальных морских лилий: специальный аборальный скелет рук мог отсутствовать или поддерживать только проксимальные части амбулакральных желобков. У инадунат подобная нескоррелированность проявляется крайне редко — лишь в тех случаях, когда задняя кишка полностью захватывает хорошо развитый аборальный скелет руки С (кальцеокриниды), а амбулакральный желобок в этом радиусе вообще не развивается. Наконец, как выше удалось показать, морфогенез гидроцеля гибокринид был более примитивный и являлся предковым по отношению к морфогенезу остальных морских лилий. Это приводит к выводу, что гибокриниды сохранили многие черты предкового для инадунат (а может быть, и для всех криноидей) ствола, черты если не взрослых форм, то по крайней мере ювенильных особей. Представление же о гибокринидах как об инадунатах с редуцированными признаками не имеет под собой достаточных оснований.

Гибокриниды отделились от этого ствола еще до его разделения на инадунат и флексибилий. Поэтому их следует рассматривать не в качестве одного из отрядов инадунат, а как самостоятельный подкласс среди морских лилий [10]. Новый подкласс *Nubocrinea* наиболее близок к *Inadunata* и *Flexibilia*, хотя по строению анального конуса и гомологии анальной таблички несколько сходен и с *Camerata*. Пятилучевая симметрия теки гибокриной установилась, вероятно, еще на «безрукой» стадии, когда пищевые желобки еще не имели специального опорного скелета и протягивались по поверхности дорсальной чашечки. Поэтому они не могли иметь прямых родственных связей с выделенным в подкласс среднекембрийским *Echmatocrinus* [23], у которого таблички теки были расположены еще нерегулярно, но уже имелись руки.

К Л А С С CRINOIDEA MILLER, 1821

П О Д К Л А С С NUBOCRINEA ROZHN OV, 1985

Диагноз. Моноциклические морские лилии с пятилучевой симметрией, на фоне которой выявляется первичная трехлучевая симметрия, маркированная в радиусах А, С и D. В радиусе С обычно две радиальных таблички — верхняя и нижняя. Пищесборный аппарат либо без специального опорного скелета, когда амбулакральные желобки стелются по дорсальной поверхности чашечки, либо с короткими руками, через дистальные концы опорного скелета которых амбулакральные желобки перегибаются на их аборальную поверхность и спускаются далее на чашечку, либо в виде типичных криноидных неветвящихся рук, когда амбулакральные желобки такой же длины, как и опорный скелет. Анальное отверстие закрыто сверху небольшими треугольными табличками, образующими невысокую пирамидку. Одна из табличек тегмена между апусом и нижней радиальной С могла разрастаться, располагаясь в пределах дорсальной чашечки.

Состав. Один отряд *Nubocrinida* Jaekel, 1918, включающий четыре семейства, которые различаются степенью и характером развития аборального скелета рук: *Nubocrinidae*, *Baerocrinidae*, *Nubocystitidae* и *Corlucrinidae* [23].

Типовой вид — *Apiocrinus dipentas* Leuchtenberg, 1843; средний ордовик Эстонии.

Диагноз. Чашечка крупная, коническая или ширококоническая, с коротким стеблем, иногда редуцированным до одной или нескольких табличек в углубленной стеблевой фасетке. Базальный венчик из пяти высоких табличек. Радиальный венчик из одинаковых табличек, кроме радиуса С, где две таблички, верхняя из которых маленькая и резко выдается дистально над остальными радиалами. Радиальные фасетки, в половину ширины радиали, сильно наклоненные вниз наружу. Анальная табличка отсутствует. Пять неветвящихся коротких рук.

Видовой состав. 12 видов, все из среднего ордовика: из них 10 — из Эстонии и Ленинградской обл. [6]; один, *H. dalecarlicus* Regnell, 1948 — из Швеции и один новый вид.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Hybocrinus* из среднего ордовика Северной Америки отличается менее развитым стеблем, более крупной чашечкой, отсутствием анальной таблички. От *Revalocrinus* из среднего ордовика Эстонии — контактированием между нижней радиальной С и табличками тегмена, а также клиновидной, а не почти прямоугольной, как у сравниваемого рода, формой проксимальной части верхней радиальной таблички С.

Hoplocrinus usvensis Rozhnov, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1–3

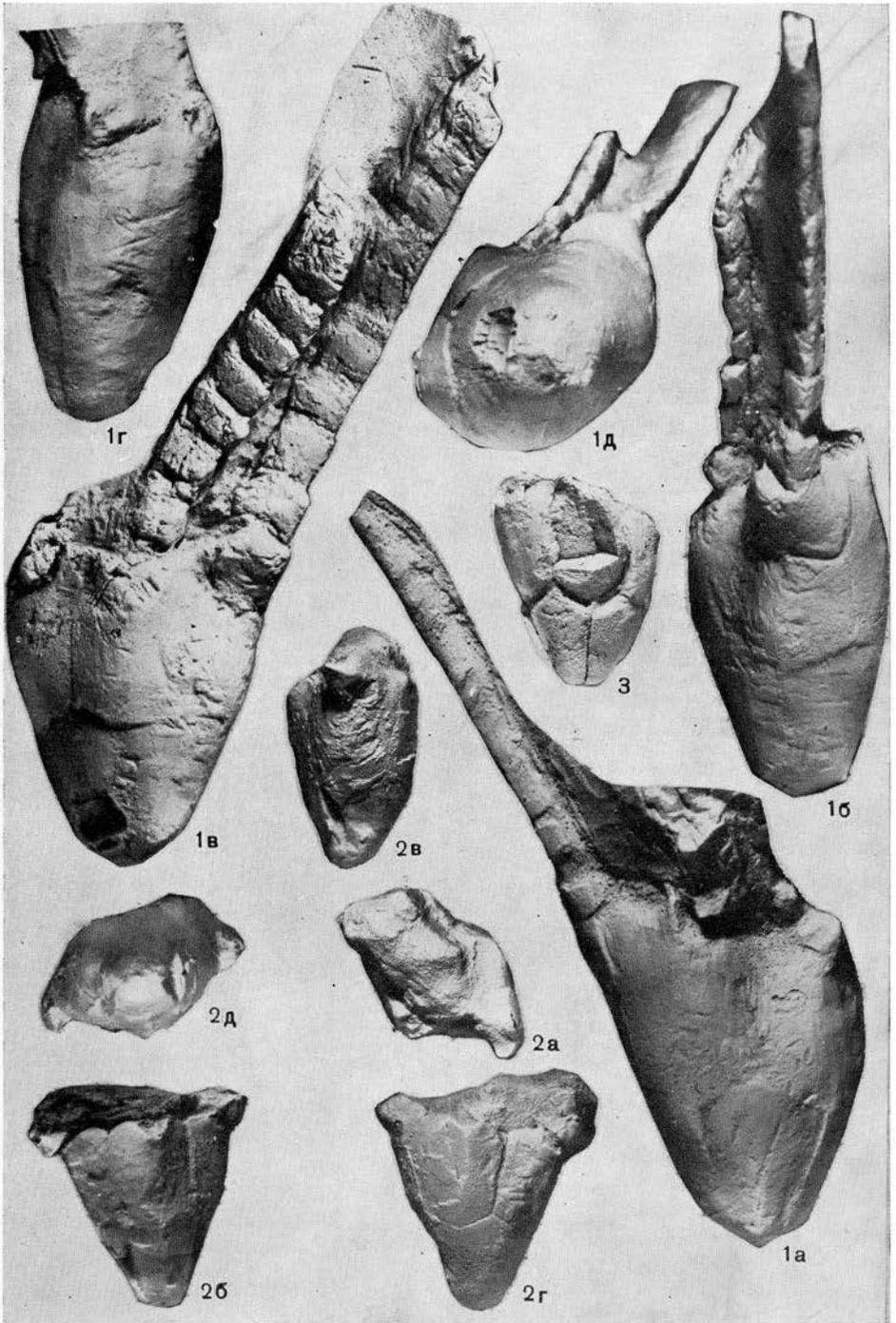
Название вида от р. Усьвы.

Голотип — ПИН, № 3424/223; крона; западный склон Среднего Урала, р. Усьва в среднем течении, карьер на левом склоне долины р. Большой Язь, в 1,5 км от его устья; средний ордовик, чердынско-тыпыльский горизонт.

Описание (рис. 1, б; 7). Чашечка в форме сплюснутого с боков конуса, угол которого около 40° , вытянутого в плоскости С—ЕА и сжатого в перпендикулярном направлении. В радиусе С чашечка заметно оттянута в сторону и вверх. Проксимальная часть чашечки немного изгибается в сторону радиуса D. Наибольшая ширина чашечки чуть ниже ее дистального края и несколько меньше максимальной высоты чашечки. Поверхность табличек гладкая.

Стебель отсутствовал, и на его месте расположена маленькая пятиугольная (углы слегка вдаются в швы между базалями), немного выпуклая (высотой менее 0,5–0,8 мм) табличка, налегающая на базали и слегка охватываемая ими с боков. Базальные таблички крупные, одинакового размера и формы. Их высота такая же, как радиальных, или чуть меньше. Таблички радиального венчика в четырех радиусах, кроме С, также почти одинаковых размеров и формы, заметно выпуклые вдоль их плоскости симметрии, особенно в дистальной части. В радиусе С две таблички — верхняя и нижняя. Нижняя радиальная С почти такой же величины и формы, как каждая из четырех других радиалей, но в дистальной части она полого скошена слева направо, отступив на одну треть от левого края таблички. На эту скошенную часть опирается маленькая верхняя радиальная табличка, высотой около половины других радиалей. Она слегка расширяется в сторону таблички В, так что последняя круто скошена слева. Верхняя радиальная С значительно, на половину своей высоты, выступает над дистальным краем остальной чашечки, от уровня которого она резко сужается дистально.

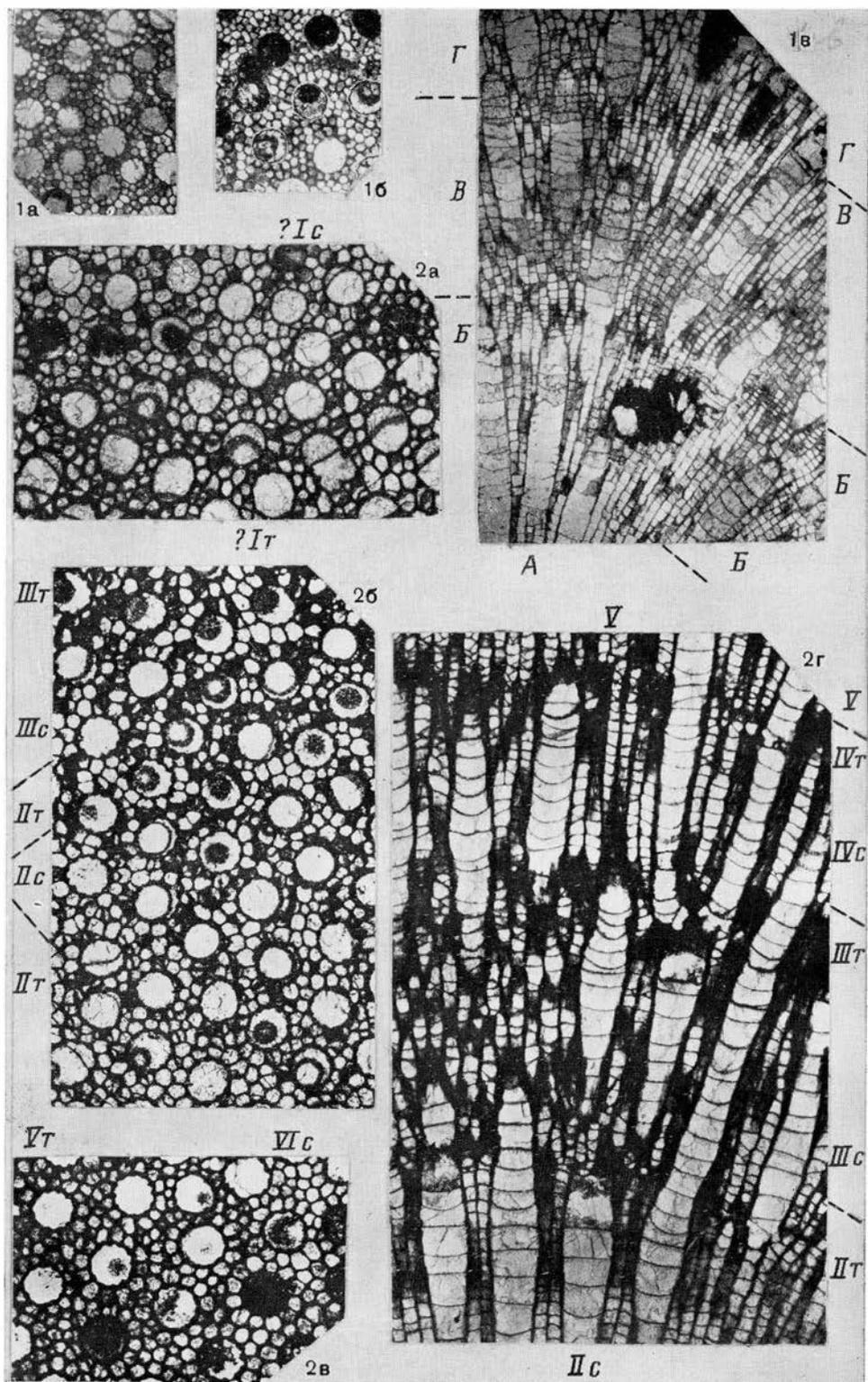
Все пять радиальных фасеток примерно одинаковы по размерам и форме: полукруглого очертания, с большим, параллельным наружному краю вырезом для вхождения амбулакального желобка, гладкие, наклоненные вниз наружу под углом 45° к оси чашечки. Радиальная фасетка верхней радиальной таблички С занимает почти всю ее дистальную поверхность, а на каждой из четырех остальных радиалей их ширина со-



Объяснение к таблице I

Во всех случаях, кроме фиг. 1, увеличение 1,5

Фиг. 1-3. *Hoplocrinus usvensis* sp. nov.; 1 - голотип. ПИН № 3424/223, корона (×2,3); 1а-г - сбоку: 1а - интеррадиус АВ. 1б - радиус С. 1в - радиус D, 1г - интеррадиус ЕА; 1д - снизу; 2 - экз. ПИН, № 3424/225, чашечка: 2а - сверху, 2б - г - сбоку; 2б - интеррадиус АВ. 2в - радиус С. 2г - радиус D; 2д - снизу; 3 - экз. ПИН, № 3424/224, чашечка сбоку, радиус В.



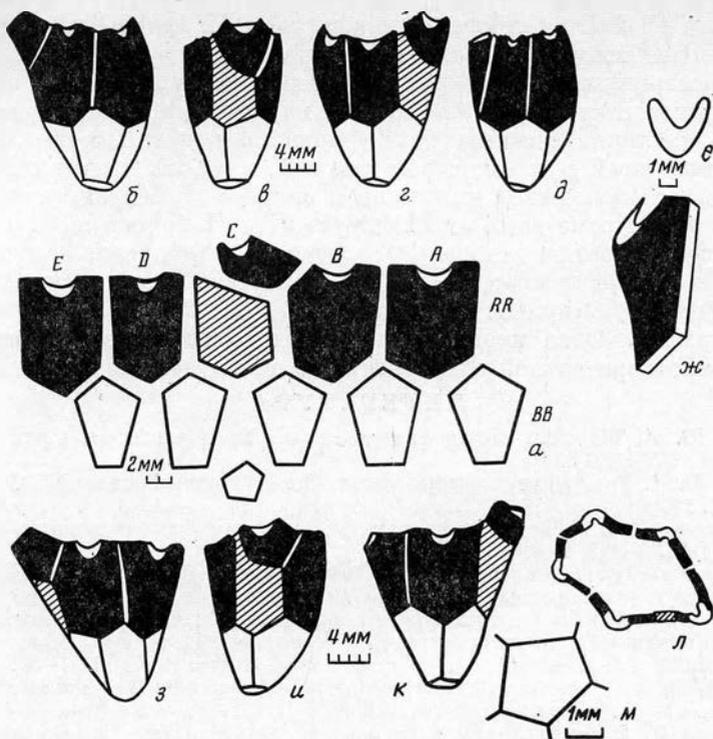


Рис. 7. *Hoplocrinus usvensis* sp. nov.; строение чашечки; а - д - голотип, № 3424/223: а - развертка чашечки; б - д - чашечка сбоку: б - интеррадиус АВ, в - радиус С, г - радиус D, д - интеррадиус EA; е - ж - экз. № 3424/224: е - фасетка для прикрепления руки А сверху, ж - радиальная табличка А сбоку; з - м - экз. № 3424/225; з - к - чашечка сбоку: з - интеррадиус АВ, и - радиус С, к - радиус D; л - чашечка сверху; м - форма рудимента стебля и его соотношение с базальными табличками

ставляет около половины (3—3,5 мм) всей ширины дистальной части таблички. Руки сохранились только у голотипа в радиусах С и D. Их сохранившаяся часть (25 мм) лишь немного превышает высоту чашечки, а их полная длина вряд ли превышала высоту чашечки более чем в два раза. Они сложены низкими, высотой по 1,5 мм, резко V-образными брахиялями.

Размеры в мм:

Экз. №	Высота чашечки		Ширина чашечки		Диаметр рудимента стебля	Высота базалей	Высота радиалей		
	радиус С	интеррадиус EA	С—EA	D—AB			А, В, С и D	нижняя С	верхняя С
Голотип	20	17	14	10	2,2—3,0	9	9	9	5
3424/223	—	17	16	—	—	9—10	9	—	—
3424/225	22	16	19	12	2,0	11	10	10	4,5

Объяснение к таблице II

К статье Бондаренко О. Б.

Во всех случаях увеличение 6

Фиг. 1. *Paraheliolites skalinenis* (Bondarenko); голотип № 1а, б, в/12183; эфебастическая стадия; 1а — поперечное сечение нижней части колонии, 1б — поперечное сечение вдоль боковой внешней поверхности колонии, 1в — продольное сечение с циклами роста А—Г; с. Беловцы; рашковские слои, пачка 127, верхний лудлоу или нижний пржидол.

Фиг. 2. *Pachyhelioplasma podolica* (Bondarenko); голотип № 7а, б, в/12183; неанастическая и эфебастическая стадии; 2а — ? I цикл роста светлой и темной зон, 2б — II и II циклы роста светлых и темных зон, 2в — конец темной зоны V цикла и начало светлой зоны VI цикла роста; 2г — продольное сечение II—V циклов роста: с — светлая зона, т — темная зона; напротив с. Днестровое; звенигородские слои, пачка 189, пржидол.

Сравнение. От наиболее близкого вида *H. heskeri* отличается значительно более высоким базальным венчиком относительно радиального и более заостренным аборальным краем рук. В отличие от *H. pseudodiscus* рудимент стебля у него состоит из одной таблички, а не из трех, базальные таблички немного более высокие, радиали менее выпуклые и аборальный край рук более заостренный. От остальных видов отличается более узкоконической чашечкой и сильной заостренностью аборального края рук. Кроме того, от *H. grewingki* и *H. tuberculatus* отличается гладкой поверхностью табличек чашечки, без всякой скульптуры, от *H. laevis* и *H. dalecarlicus* — отсутствием стебля, а от *H. vasalemmaensis* — отсутствием и скульптуры, и стебля.

Материал. Одна корона хорошей сохранности, две чашечки хорошей и удовлетворительной сохранности из одного местонахождения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арендт Ю. А. Морские лилии гипокрииниды.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 128. М., 1970. 220 с.
2. Арендт Ю. А. Трехрукые морские лилии. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 189. М., 1981. 195 с.
3. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1—2. М.: Наука, 1964. 1—432, 1—446 с.
4. Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и полухордовые. М.: Наука, 1978. 166 с.
5. Малахов В. В. Проблема происхождения иглокожих. В кн.: Сравнительная морфология, эволюция и распространение современных и вымерших иглокожих. Тез. докл. V Всесоюз. симпозиум по иглокожим. Львов, 1983, с. 41—43.
6. Мянник П. М. Новые представители рода *Holocrinus* из среднего ордовика Эстонии.— Уч. зап. Тартуск. ун-та, 1959, № 75, с. 82—97.
7. Рожнов С. В. Морские лилии надсемейства *Pisocrinacea*.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 192. М., 1981. 127 с.
8. Рожнов С. В. Становление пятилучевой симметрии у морских лилий.— Тез. докл. V Всесоюз. симпозиум по иглокожим. Львов, 1983.
9. Рожнов С. В. Некоторые закономерности морфогенеза чашечки и проксимальных частей рук морских лилий.— Там же, с. 58—60.
10. Рожнов С. В. *Hyocrinina* — новый подкласс морских лилий.— Докл. АН СССР, 1985, т. 280, № 4, с. 1012—1015.
11. Федорова Д. М. Тип иглокожих (*Echinodermata*).— В кн.: Руководство по зоологии. Т. 3, ч. 2. М.: Сов. наука, 1951, с. 460—591.
12. Bather F. A. The Echinoderma.— In: *Lankester E. R. A treatise on zoology*. London: Adam, Charles Black, 1900, pt. 3. 344 p.
13. Jaekel O. Phylogenie und System der Pelmatozoen.— *Paläontol. Z.*, 1918, B. 3, № 1. 128 S.
14. Lane N. G., Webster G. D. Symmetry planes of Paleozoic Crinoids.— *Univ. Kansas Paleontol. Contr.*, 1967, Paper 25, p. 14—16.
15. Moore R. C. Early growth stages of Carboniferous microcrinoids and blastoids.— *J. Paleontol.*, 1940, v. 14, № 6, p. 572—583.
16. Moore R. C. Ray structures of some inadunate crinoids.— *Univ. Kansas Paleontol. Contr.*, *Echinodermata*, 1962, Art. 5, p. 1—47.
17. Moore R. C., Ewers J. D. A new species of *Synbathocrinus* from Mississippian rocks of Texas with description of ontogeny.— *Denison Univ. Bull., J. Labs*, 1942, v. 37, p. 92—106.
18. Nichols D. *Echinoderms*. London: Hutchinson Univ. Library, 1966. 192 p.
19. Öpik A. A. *Holocrinus* — eine stiellose Seelilie aus dem Ordovizium Estlands.— *Tartu Ulikooli Geol. Inst. Toimetused, Publ. Geol. Inst.*, 1935, № 43, p. 1—15.
20. Regnell G. Functional morphology of some early Palaeozoic echinoderms. Montreal, 24-th Internat. Geol. Congr., 1972, Sec. 7, p. 28—32.
21. Sprinkle J. *Tripatocrinus*, a new hyocrinid crinoid based on disarticulated plates from Antelope Valley Limestone of Nevada and California.— *J. Paleontol.*, 1973, v. 47, № 5, p. 861—882.
22. Sprinkle J. *Hyocrinus*.— In: *Echinoderms Fauna from the Bromid Formation (Middle Ordovician) of Oklahoma*. *Univ. Kansas Paleontol. Contr.*, *Monograph 1*, 1982, p. 119—128.
23. Sprinkle J., Moore R. C. *Echmatocrinea*.— In: *Treatise on invertebrate paleontology*. Pt T. *Echinodermata 2, Crinoidea*. Lawrence: Geol. Soc. America — Univ. Kansas, 1978, № 2, p. T405—T407.
24. Sprinkle J., Moore R. C. *Hyocrinida*.— In: *Treatise on invertebrate paleontology*. Pt T. *Echinodermata 2, Crinoidea*. Lawrence: Geol. Soc. America — Univ. Kansas, 1978, № 2, p. T564—T575.
25. Ubaghs G. Skeletal morphology.— In: *Treatise on invertebrate paleontology*. Pt T. *Echinodermata 2, Crinoidea*. Lawrence: Geol. Soc. America — Univ. Kansas, 1978, № 1, p. T58—T216.