

Ep. 5.12

EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA GEOLOOGIA INSTITUUDI UURIMUSED
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ АКАДЕМИИ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР

IX

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ
ИССЛЕДОВАНИЯ

ТАЛЛИН 1962 TALLINN

ТАКСОНОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РОДА *BOTHRIOCIDARIS* (ECHINOIDEA)

Р. М. МЯННИЛЬ

Введение

Ботриоцидарис относится к тем немногочисленным известным древнепалеозойским иглокожим, которые благодаря своеобразной организации стали предметом дискуссии и привлекли к себе внимание не только палеонтологов, но и зоологов. Обычно его рассматривают как древнейшего представителя класса морских ежей, причем еще недавно некоторые исследователи принимали его за родоначальную форму этого класса. Наряду с этим существует представление, что ботриоцидарис вообще не морской еж, а своеобразный специализированный представитель цистонидей.

Род *Bothriocidaris* установлен Э. Эйхвальдом сто лет назад (Eichwald, 1860) на основании единичного и лишь отчасти освобожденного от породы экземпляра, найденного в каменоломне Кыргессааре на о-ве Хийумаа (Эстонская ССР). Несколько позже Ф. Б. Шмидт (Schmidt, 1874) на основании нового экземпляра оттуда же переописывает *Bothriocidaris globulus* Eichw. и описывает из среднеордовикского йыхвиского горизонта Эстонии новый вид (*B. pahleni* Schm.). Ф. Б. Шмидт дает почти исчерпывающее описание ботриоцидариса и в основном совершенно правильно истолковывает строение его панциря. В дальнейшем С. Ловен (Lovén, 1883) впервые описывает сохранившиеся у *B. pahleni* амбулакральные ножки, а О. Иекель (Jaekel, 1895) на основании третьей находки *B. globulus* приводит дополнительные сведения о строении перистомальной и апикальной частей панциря ботриоцидариса. Сохранившиеся у этого экземпляра радиальные пластинки перистома (см. рис. 2, 2) были, однако, ошибочно приняты Иекелем за зубы и дали ему повод необоснованно утверждать, что ботриоцидарис обладал настоящим эхиноидным челюстным аппаратом. Р. Джексон в своей известной монографии (Jackson, 1912) уделяет ботриоцидарису много внимания, так как он принял его за родоначальную форму всех морских ежей. Описанный ранее О. Иекелем экземпляр *B. globulus* рассматривается Джексонем в качестве нового, третьего вида ботриоцидариса (*B. archaica* Jackson). Лет десять спустя Н. Н. Яковлев (Jakowlew, 1923) уточняет строение апикального поля у второго (шмидтовского) экземпляра *B. globulus* и впервые указывает, что линия, соединяющая парные амбулакральные поры, расположена не вертикально, а почти под углом в 45°. Н. Н. Яковлевым

ботриоцидарис рассматривается, в отличие от Р. Джексона, как морской еж особой, независимой от остальных ежей и тесно связанной с Cystoidea *Diploporita* филогенетической ветви.

В 1928—1930 гг. ботриоцидарис на основании всего доступного материала (14 экз.) изучался крупным датским зоологом, специалистом по морским ежам Т. Мортенсенем в связи с подготовкой им многотомной капитальной монографии по этим иглокожим. В своей первой посвященной ботриоцидарису статье Мортенсен (Mortensen, 1928) приводит ряд дополнительных данных о строении амбулакров, интерамбулакров, апикального поля и перистома. Он обращает внимание на отсутствие у ботриоцидариса генитальных и глазных пор и на связанные с этим трудности в интерпретации соответствующих пластинок. Т. Мортенсен, далее, подчеркивает радиальное расположение так называемых зубов и утверждает, что предполагаемый зубной аппарат ботриоцидариса не может являться настоящим эхиноидным зубным аппаратом. Что касается самих «зубов», то они вообще не зубы, а пластинки, в сущности не отличающиеся от остальных пластинок короны. По Мортенсену, ботриоцидарис состоит в наиболее близком родстве с Cystoidea *Diploporita*, является представителем самостоятельного отряда (Bothriocidaroida), который должен быть отнесен к классу Cystoidea. Эта концепция вызвала резкое возражение со стороны многих авторов, выступивших против Мортенсена со специальными статьями (Jackson, 1929; Hawkins, 1929; 1931; Bather, 1931).

Во второй статье (Mortensen, 1930), посвященной в основной своей части дискуссии о систематическом положении ботриоцидариса (см. стр. 178), Т. Мортенсен описывает десяток новых экземпляров, посланных ему для изучения из Эстонии. Среди них экземпляры *B. pahleri* № 5, 7 и 8 (по нашей нумерации) хорошей сохранности, позволившие Мортенсену уточнить строение адоральной и апикальной частей короны, игл и амбулакральных ножек ботриоцидариса. Указанная статья является последним трудом, в котором изложены новые дополнительные данные о строении ботриоцидариса. Во всех остальных статьях, в той или иной мере касающихся ботриоцидариса, рассматриваются лишь вопросы систематического положения и филогенетического значения этого своеобразного иглокожего. На них мы остановимся ниже в специальном разделе.

Настоящая статья основывается главным образом на новом материале, собранном в Эстонии в течение двух последних десятилетий. Наиболее ценную часть этого нового материала представляют экземпляры исключительной сохранности, собранные автором в 1960 г. в верхнеордовикском пиргуском горизонте у Йоотма вблизи г. Тапа (см. рис. 5). У этих экземпляров, принадлежащих к новому виду, сохранились до сих пор неизвестные у ботриоцидариса ротовые пластинки и остатки челюстного аппарата. Особого внимания заслуживает и небольшой ботриоцидарис, найденный В. Кырвелом в 1954 г. в вормиском горизонте у Лехтсе. Он принадлежит к другому новому виду, и у него также сохранилось ротовое поле.

Изучение нового, а также ранее собранного материала, хранящегося в Геологическом музее Академии наук ЭССР (б. Геологический музей Тартуского университета) и в Государственном музее естественных наук ЭССР в г. Таллине) (б. Ревельский музей), позволило нам переписать известные ранее виды, дать описание двух новых, впервые осветить вопросы строения перистома и челюстного аппарата ботриоцидариса, а также остановиться на некоторых вопросах его систематического положения, распространения и развития.

Автор искренне благодарен Р. Ф. Геккеру и А. Н. Соловьеву за просмотр рукописи настоящей статьи, за полезные советы и предоставленную возможность изучения экземпляров ботриоцидариса, хранящихся в Палеонтологическом институте АН СССР в Москве.

Терминология. В литературе наблюдается разноречивость в отношении терминологии некоторых частей панциря ботриоцидариса, обусловленный отчасти недостаточной изученностью его, а отчасти различной интерпретацией отдельных пластинок и их венцов. Это побуждает нас остановиться здесь на некоторых вопросах терминологии отдельных частей панциря ботриоцидариса, тем более, что практически вся имеющаяся литература по нему написана либо на немецком, либо на английском языке. Прежде всего термин «панцирь» или «скорлупа», которым пользуются у морских ежей то в широком (напр., Стрелков, 1946), то в узком (напр., Феодтов, 1951, стр. 486) смысле. Во из-

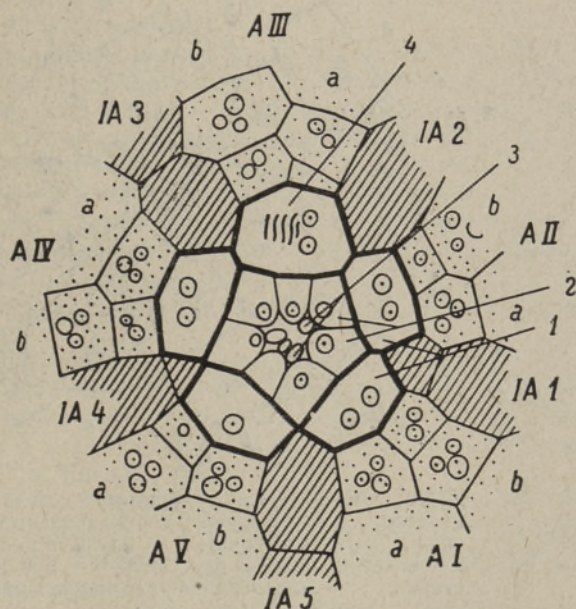


Рис. 1. Схема строения апикальной части панциря ботриоцидариса. 1 — глазные пластинки; 2 — внешние перипроктальные пластинки; 3 — центральные перипроктальные пластинки; 4 — madrepora; A I... A V — амбулакры, отдельные ряды пластинок которых обозначены буквами *a* и *b*; IA 1... IA 5 — интерамбулакры. Контуры глазных пластинок даны жирными линиями; амбулакральные пластинки короны заштрихованы; интерамбулакральные — заштрихованы.

бежание путаницы отметим, что мы этим термином обозначаем весь скелет ботриоцидариса, включая и перистомальное и апикальное поле. Основную часть панциря, расположенную между перистомальным и апикальным полями, мы называем короной (corona). Пластины (амбулакральные и интерамбулакральные), слагающие корону, будем называть корональными пластинками (coronal plates).

На апикальном поле (рис. 1) мы различаем (от края к центру): глазные пластинки (ocular plates, Augenplatten), внешние перипроктальные пластинки (outer periproctal plates) и центральные перипроктальные пластинки (central periproctal plates). Терминами «генитальные» или «половые пластинки», которыми многие исследователи (Джексон, Федотов и др.) обозначали наши внешние пластинки перипрокта, мы пользоваться не будем, так как собственно генитальные пластинки у ботриоцидариса точно не установлены (Jaekel, 1895, стр. 247; Mortensen, 1928, стр. 98—100; 1930, стр. 329—336, 351; Durham and Melville, 1957, стр. 249).

Первичные амбулакральные пластинки (primordial ambulacral plates) и амбулакральные пластинки второго венчика Р. Джексона (Jackson, 1912), которые этот автор (а также Федотов, 1934, Федотов, 1951 и др.) относит к перистому, мы, следуя Т. Мортенсену (Mortensen, 1930,

стр. 341) и Дж. Дарему и Р. Мелвиллу (Durham and Melville, 1957, стр. 249), рассматриваем как составные части короны.

Все остальные пластинки перистомальной части панциря ботрицидариса, в том числе, условно, и адоральные амбулакральные пластинки Т. Мортенсена [= Mundplättchen Ф. Б. Шмидта (1874); = «зубы» Иекеля, Джексона (1912) и др.; = неамбулакральные перистомальные пла-

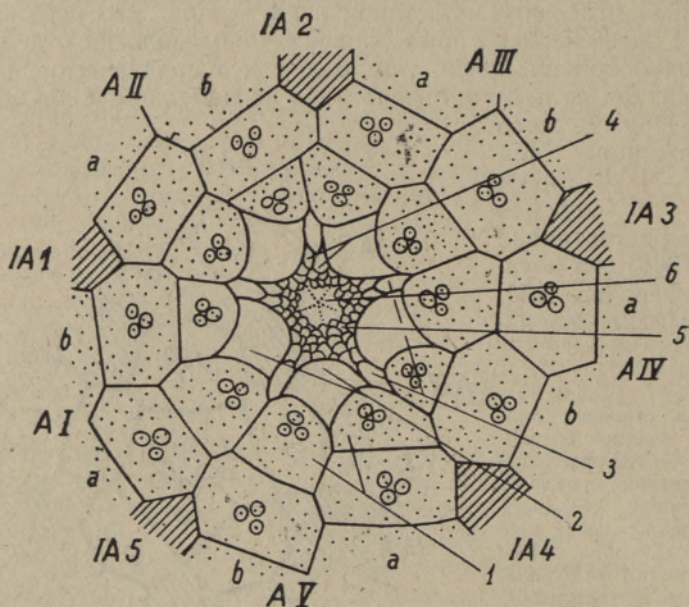


Рис. 2. Схема строения перистомальной части панциря ботрицидариса. 1 — первичные амбулакральные пластинки (мы относим их еще к короне); 2 — крупные радиальные пластинки; 3 — интеррадиальные пластинки; 4 — субинтеррадиальные пластинки; 5 — мелкие индифференцированные пластинки; б — зубы. Амбулакральные пластинки короны запунктированы, интерамбулакральные — заштрихованы.

стинки (nonambulacral peristomal plates) Р. Джексона (1929); = перистомальные пластинки Хокинса (1929) и Дарема и Мелвилла (1957)], мы относим к перистому. Согласно этому на перистоме (рис. 2) мы будем в настоящей статье различать последовательно от короны ко рту: 1) пять крупных радиальных пластинок (= адоральные амбулакральные пластинки Т. Мортенсена), 2) пять мелких интеррадиальных пластинок (= адоральные интерамбулакральные пластинки Т. Мортенсена), 3) десять субинтеррадиальных пластинок (до настоящего времени неизвестных), 4) мелкие недифференцированные пластинки (также раньше неизвестные), непосредственно окружающие ротовое отверстие.

Терминология челюстного аппарата изложена непосредственно в тексте (стр. 170—174).

Описание видов

Bothriocidaris pahlani Schmidt, 1874

Табл. I, фиг. 1—5; табл. II, фиг. 1—2; рис. 3а; 4

1874. *Bothriocidaris Pahlani* n. sp. — Schmidt, стр. 38, табл. IV, фиг. 1а—г.
1881. *Botriocidaris pahlani* Schmidt — Neumayr, стр. 152, табл. 1, фиг. 6.
1883. *Botriocidaris pahlani* Schmidt — Lovén, стр. 57, 2 фиг.
1892. *Botriocidaris pahlani* Schmidt — Agassiz, стр. 72, табл. 29, фиг. 1.
1896. *Bothriocidaris pahlani* — Jackson, стр. 233, 238, фиг. 4.
1912. *Bothriocidaris pahlani* Schmidt — Jackson, стр. 242, табл. 1, фиг. 3—6; табл. 8, фиг. 1.
1923. *Bothriocidaris Pahlani* — Mortensen, фиг. 1, 1; 2; 3, 1; 7, 8.
1930. *Bothriocidaris Pahlani* — Mortensen, стр. 314, и др., фиг. 1—6, 10—14.

Голотип. Экземпляр № 1 (см. ниже).

Диагноз. Панцири средних размеров (диаметр 12—17 мм). Амбулакральные пластинки широкие в количестве 9—11 (редко 12) в каждом ряду. Основания амбулакральных ножек расположены у нижнего края пластинок и вместе с кольцевым валиком сильно наклонены книзу. Кольцевой валик заметно понижается книзу и имеет два симметрично расположенных расширения. Количество игл на каждой амбулакральной пластинке — 2, на интерамбулакральных пластинках они, как правило, отсутствуют. Расстояние между центрами парных оснований игл обычно не более 0,5—0,6 мм. В каждом интеррадиусе обычно 7—9 пластинок.

Материал. К данному виду относятся следующие из найденных экземпляров ботриоцидариса:

№ 1. Почти полный деформированный панцирь, голотип. Ныммизе, колл. А. Палена 1873 г. Описан и изображен Ф. Б. Шмидтом (Schmidt, 1874); некоторые детали строения выявлены впоследствии Т. Мортенсеном (Mortensen, 1928, стр. 98 и 107; фиг. 8). Хранится в Палеонтологическом институте АН СССР в Москве под № 2039/1.

№ 2. Полностью не описан; местонахождение неизвестно. Остатки амбулакральных ножек этого экземпляра изучались С. Ловеном (Lovén, 1883, стр. 57) и Т. Мортенсеном (Mortensen, 1928, стр. 95, фиг. 2). Место хранения данного экземпляра нам неизвестно.

№ 3. Неполный панцирь с отчасти сохранившимися ротовым и апиальными полями. На ротовом поле хорошо сохранились две радиальные пластинки; имеются также две интеррадиальные и около 10 мелких перистомальных пластинок плохой сохранности. Экземпляр найден Э. Кокеном в 1897 г. у Кукрузе во время экскурсии Международного геологического конгресса. Этот экземпляр, по-видимому, изучался в 1928 году Т. Мортенсеном, который пишет об одном определенном экземпляре *B. pahlani* с двумя так наз. зубами (Mortensen, 1928, стр. 102). Хранится в Палеонтологическом институте АН СССР под № 2038/1.

№ 4. Местонахождение неизвестно. Изображен Р. Джексонем (Jackson, 1912, табл. 8, фиг. 1) и упомянут Т. Мортенсеном (Mortensen, 1930, стр. 314). Экземпляр принадлежал Палеонтологическому кабинету Ростовского университета.

№ 5. Почти полный панцирь хорошей сохранности, лучший из всех найденных экземпляров. Карьер Алувере, колл. Г. Мэхмерсгаузена. Детально описан Т. Мортенсеном (Mortensen, 1928, стр. 121; 1930, стр. 314—318, фиг. 1—6). Хранится в Государственном музее естественных наук ЭССР в г. Таллине.

№ 6. Фрагментарный панцирь. Карьер Алувере, колл. А. Эпика. Экземпляр детально описан Т. Мортенсеном (Mortensen, 1930, стр. 321—322, фиг. 10—11) как неопределимый. Хранится в Копенгагенском музее.

№ 7. Почти полный панцирь хорошей сохранности. Карьер Алувере, колл. А. Эпика. Детально описан Т. Мортенсенем (Mortensen, 1930, стр. 322—324, фиг. 12—13). Хранится в Геологическом музее АН ЭССР под № Ес 1065.

№ 8. Почти полный панцирь. Карьер Алувере, колл. А. Эпика. Детально описан Т. Мортенсенем (Mortensen, 1930, стр. 324—325, фиг. 14). Хранится там же под № Ес 1070.

№ 9. Фрагмент перистомальной части короны. Карьер Алувере, колл. А. Эпика 1930 г. Упомянут Т. Мортенсенем (Mortensen, 1930, стр. 325). Хранится там же под № Ес 1066.

№ 10. Часть панциря с хорошо сохранившейся мадрепоровой пластинкой. Карьер Алувере, колл. А. Эпика. Упомянут Т. Мортенсенем (Mortensen, 1930, стр. 325). Хранится там же под № Ес 1067.

№ 11. Фрагмент короны. Карьер Алувере, колл. А. Эпика. Упомянут Т. Мортенсенем (Mortensen, 1930, стр. 325). Хранится там же под № Ес 1068.

№ 12. Фрагментарный панцирь небольших размеров, внутренность которого заполнена кальцитом. Карьер Алувере, колл. А. Эпика. Упомянут Т. Мортенсенем (Mortensen, 1930, стр. 325). Хранится там же под № Ес 1069.

№ 13. Фрагментарный панцирь. Обнажение у Аллику, колл. В. Яануссона (см. Männil, 1940). Экземпляр был послан в свое время Т. Мортенсену в Копенгаген для изучения.

№ 14. Фрагментарный панцирь. Обнажение Раэ, колл. В. Яануссона. Экземпляр находится у коллектора.

№ 15. Фрагментарный панцирь, найденный одновременно с предыдущим там же. Находится у коллектора.

№ 16. Почти полный панцирь. Карьер Алувере, колл. автора 1947 г. Хранится в Геологическом музее АН ЭССР под № Ес 1071.

№ 17. Фрагментарный панцирь. Каменоломня, расположенная на расстоянии 1 км к югу от б. мызы Кукрузе; колл. Л. Сарва и В. Кырвела 1953 г. Хранится там же под № Ес 1222.

Из перечисленных экземпляров нами изучались одиннадцать, а именно экземпляры № 1, 3, 5, 7—12, 16 и 17. Приводимое ниже описание основывается на изучении указанных экземпляров, а также на литературных данных (Schmidt, 1874; Mortensen, 1928, 1930).

О п и с а н и е. Диаметр сферического панциря составляет обычно от 12 до 17 мм. Диаметр наиболее крупного из найденных экземпляров (№ 17), насколько можно судить по сохранившемуся его остатку, может достигать 19—20 мм. Диаметр наименьшего экземпляра (№ 12) — 7—8 мм. Этот экземпляр является, несомненно, молодым, недоразвитым индивидом.

Максимальная ширина амбулакрального поля колеблется от 3 до 6,5 мм, обычно же составляет 5—5,5 мм. Амбулакральных пластинок в каждом ряду — от 9 до 11, но иногда их количество доходит до 12 (у экз. № 6). У голотипа, согласно Ф. Б. Шмидту, количество амбулакральных пластинок во всех рядах одинаковое (10), у ряда других же экземпляров оно либо 9—10 (экз. № 7), 10—11 (экз. № 5, 8), либо 11—12 (экз. № 6); у экземпляра № 16 наблюдается колебание в количестве амбулакральных пластинок — от 9 до 11 (в А IIb — 12?). Форма пластинок обычно правильно шестиугольная, вытянутая в ширину. Иногда она бывает неправильной, что обусловлено формой интерамбулакральных пластинок. Ширина средних пластинок у экземпляров средних размеров составляет 2,5—3 мм, высота — 1,3—1,8 мм. Амбулакральные пластинки первого (адорального) венца менее правильные, до

семиугольных. Верхняя часть их широкая, к низу они сильно суживаются. Самые верхние пластинки также неправильные, обычно недоразвитые, часто незначительных размеров. Поверхность пластинок более или менее выпуклая, покрытая бугорками. Частота и размер последних варьируют в значительных пределах. У экземпляра № 16 они практически отсутствуют (что не обусловлено сохранностью), а у экземпляра № 17 относительно крупные и редкие.

На каждой амбулакральной пластинке (за исключением самых верхних недоразвитых) имеется по одному основанию амбулакральных ножек (рис. 3а). Эти основания в виде округлого или несколько овального,

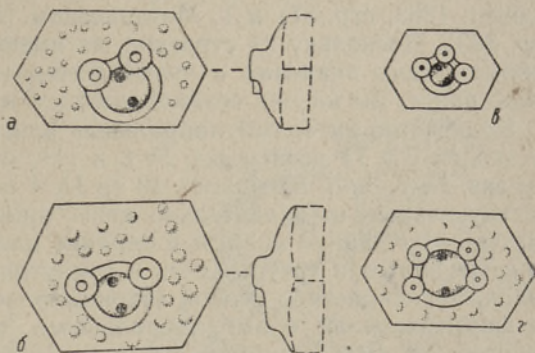


Рис. 3. Строение амбулакральных пластинок у различных видов ботрицидариса, $\times 10$, а — *Bothriocidaris pahleni* Schm. (по 4-й снизу пластинке А IIa экз. № 5); б — *B. eichwaldi* n. sp. (по 4-й снизу пластинке А IIIa экз. № 1); в — *B. parvus* n. sp. (по 4-й снизу пластинке А IIIa); г — *B. globulus* Eichw. (по пластинке неустановленного расположения экз. № 6).

окруженного низким валиком углубления расположены субцентрально, причем их нижние края обычно сливаются с нижним краем пластинок. Углубление основания разделено поперечным валиком на две равные части, представляющие собой устья амбулакральных пор. Как было впервые отмечено Н. Н. Яковлевым (Yakowlew, 1923), амбулакральные поры следующих друг за другом пластинок не образуют единую вертикальную линию. Поры отдельных пластинок находятся на прямых линиях, образующих с вертикальной линией угол в $45-55^\circ$. Углубление основания амбулакральных ножек бывает вытянуто именно в этом направлении. Как правило, основания в нижней части панциря более округлые, чем основания в его верхней части. Диаметр основания у экземпляра № 7 колеблется от 0,35 мм (на адоральных пластинках) до 0,7 мм (в средней части короны).

Основание амбулакральных ножек окружено кольцевым валиком толщиной порядка 0,25 мм. В верхнем боковом секторе валика расположена пара округлых оснований игл с центральной порой. На самых верхних, недоразвитых пластинках встречается иногда лишь одно единственное основание (напр., у экз. № 8 в А Iа и IIIb, № 6 в А IIb и IIIb, № 16 в Ib и IIb). Диаметр оснований игл обычно 0,5 мм, диаметр центральной поры — около 0,2 мм. Основания игл расположены близко друг к другу. Иногда они даже соприкасаются друг с другом, но чаще между ними наблюдается участок кольцевого валика длиной около 0,2 мм. В результате расстояние между центрами оснований игл в средней части короны составляет у данного вида обычно 0,5—0,6 мм, и лишь у самого крупного экземпляра (№ 17) оно достигает 0,75 мм. Высота и ширина кольцевого валика на всем его протяжении неодинаковы. К нижнему краю пластинки высота валика более или менее постепенно уменьшается, причем внизу он иногда полностью сходит на нет. Вследствие этого при виде сбоку основание ножки совместно с кольцевым валиком имеют

сильно наклонное книзу расположение (рис. 3а). Их плоскость образует с плоскостью краев пластинки угол около 20°.

Несколько ниже оснований игл валик на обоих боках немного расширен (рис. 3а). Эти расширения имеют симметричное расположение и, по-видимому, являются зачатками развивающейся у представителей данного филогенетического ряда второй пары оснований игл. Кроме указанных расширений, на валике иногда встречаются единичные случайные бугорки, аналогичные бугоркам на остальной поверхности пластинок.

С амбулакральными пластинками непосредственно связаны иглы и амбулакральные ножки. Строение первых детально рассмотрено Т. Мортенсеном (Mortensen, 1930, стр. 317), строение вторых — С. Ловеном (Lovén, 1883, стр. 57) и Т. Мортенсеном (Mortensen, 1928, стр. 95; 1930, стр. 323). Поскольку их строение, по имеющимся данным, не имеет таксономического значения и новый материал ни чем не дополняет известное ранее, мы на них останавливаться не будем.

Количество интерамбулакральных пластинок колеблется обычно от 7 (у экз. № 5 и 7) до 9 (у экз. № 6 и 11); очень редко их бывает 6 (в IA 5 у экз. № 7) или, возможно, 10 (в IA 4 у экз. № 6). Обычно они также шестиугольные, но значительно менее правильные, чем амбулакральные пластинки. Крайние нижние и верхние пластинки обычно пятиугольные, но встречаются и треугольные, и семиугольные пластинки. В отдельных рядах без какой-либо особой закономерности наблюдаются то широкие, по форме сходные с амбулакральными, то высокие пластинки (напр., высотой 2,5 мм при ширине 2,2 мм). Нередки пластинки неправильной формы в виде клиньев (в IA 3 у экземпляра № 8, в IA 1 у экз. № 7) или парных пластинок, образованных как бы разделением пластинки вертикальным швом на две половины (в IA 5 у экз. № 17). Скульптура поверхности и выпуклость интерамбулакральных пластинок в общем такие же, как и у амбулакральных пластинок, но ввиду отсутствия у первых приподнятых оснований ножек скульптура у них кажется несколько более сильно, а выпуклость — несколько более слабо выраженной. В редких случаях на интерамбулакральных пластинках встречаются структуры, ничем не отличающиеся от оснований игл амбулакральных пластинок. Такие основания встречены нами у экземпляра № 8 на третьей пластинке (сверху) IA 4, у экземпляра № 5 на пятой пластинке (снизу) IA 2, у экз. № 17 на пятой и шестой (снизу) пластинках IA 5 и на четвертой (снизу) пластинке IA 1. К сожалению, иглы, принадлежащие к этим основаниям, не сохранились, но строение самих оснований, в особенности в первых двух случаях, такое ясное, что не оставляет никакого сомнения в их сущности. Во всех указанных случаях, кроме первого, основания игл имеют эксцентрическое расположение, что указывает на их случайный характер. Кроме них, у экземпляра № 5 на некоторых пластинках IA 2 и IA 3 имеются центрально расположенные округлые образования плохой сохранности, которые также могли служить местом прикрепления игл. Но ввиду плохой сохранности вопрос о сущности этих бугорков должен остаться открытым.

Апикальное поле хорошо сохранилось у пяти экземпляров (№ 1, 5, 7, 8 и 16). Оно слагается пятью крупными многоугольными глазными пластинками, 5—6 внешними и многочисленными (минимально пятью) центральными перипроктальными пластинками. Глазные пластинки несут от одного до трех (обычно два) оснований игл, по характеру совершенно сходных с основаниями игл амбулакральных пластинок. Глазная пластинка A III крупнее остальных и носит мадрепору (Schmidt, 1874; Yakowlew, 1923). Последняя, кстати, хорошо сохранилась у экземпляра № 16 (табл. II, фиг. 1).

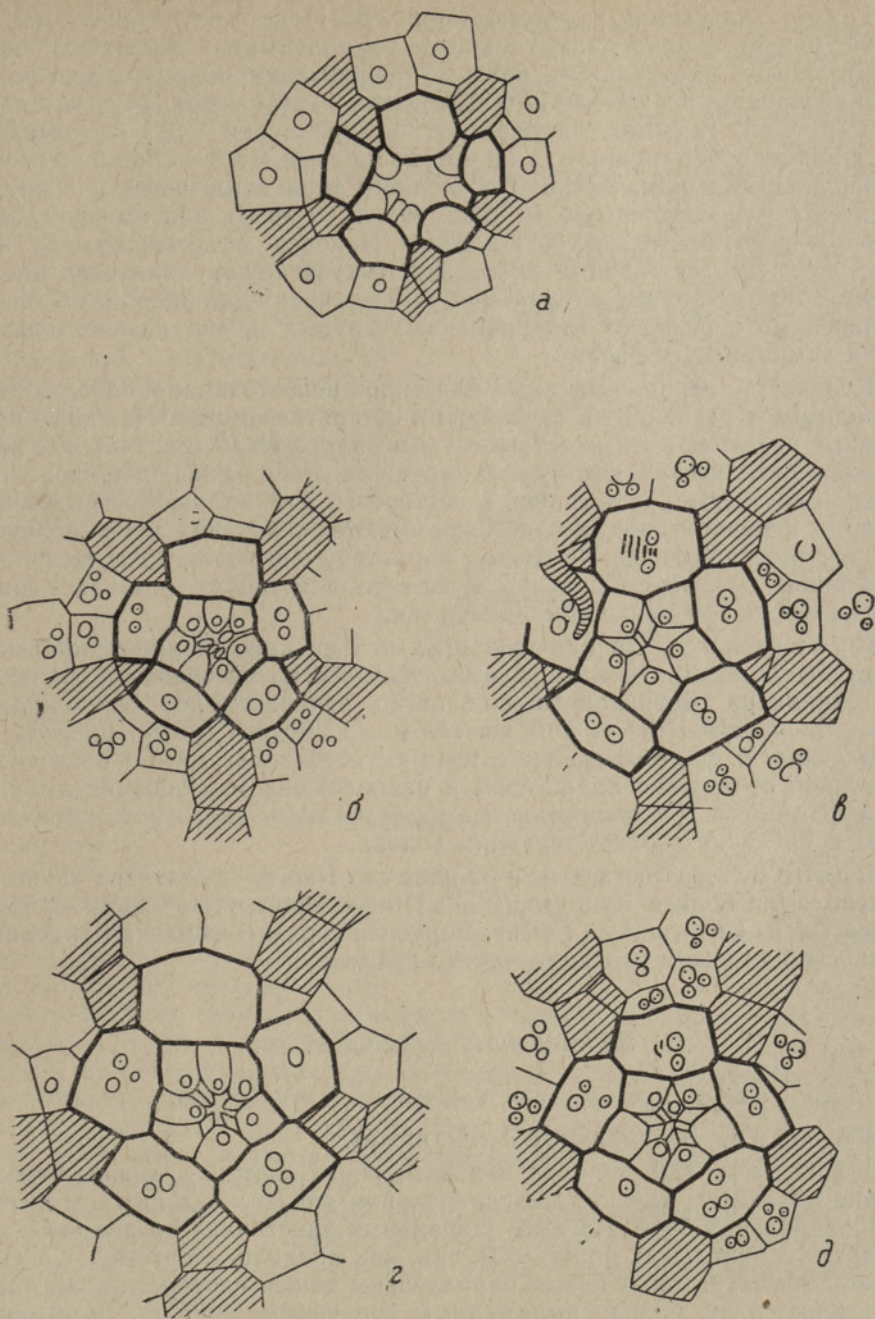


Рис. 4. Строение апикального поля у различных экземпляров *Bothriocidaris pahleni* Schm., $\times 6$. *a* — экземпляр № 1 (по Mortensen, 1928, рис. 8, 1); *б* — экземпляр № 5; *в* — экземпляр № 16; *г* — экземпляр № 7; *д* — экземпляр № 8. Ориентация панциря, штриховка и жирные линии даны согласно рис. 1.

Глазные пластинки у голотипа (экз. № 1) не контактируют между собой, будучи изолированы верхними радиальными и внешними перипроктальными пластинками, которые соприкасаются друг с другом во всех интеррадиусах (Mortensen, 1928, рис. 8) (рис. 4а). У экземпляра № 5 (рис. 4б) глазные пластинки по интеррадиусам 1, 2 и 3 контактируют между собой по швам, а по интеррадиусам 4 и 5 — лишь по своим адапикальным углам. Контакт последнего типа встречается и в интеррадиусе 4 у экземпляра № 16 (рис. 4в), в то время как по остальным интеррадиусам имеется полный контакт. Наконец, у экземпляров № 7 и 8 (рис. 4г и 4д) все глазные пластинки контактируют только по швам. Таким образом, у рассматриваемых экземпляров наблюдается довольно постепенный переход от изолированных друг от друга глазных пластинок к замкнутому их венцу.

Количество перипроктальных пластинок непостоянное и обусловлено, по-видимому, различными случайными обстоятельствами. Наиболее правильный вид имеют эти пластинки у экземпляра № 16 (рис. 4в), где правильная пятилучевая симметрия нарушена лишь небольшой, дополнительной внутренней пластинкой в секторе IА 3. У адапикальных концов внешних перипроктальных пластинок имеются основания игл с характерной центральной порой. По своему характеру они аналогичны подобным основаниям на амбулакральных и глазных пластинках, отличаясь лишь иногда несколько меньшими размерами.

Сравнение. По наличию двух игл на каждой амбулакральной пластинке и по их закономерному отсутствию на интерамбулакральных пластинках рассматриваемый вид легко отличается от описываемых ниже *B. globulus* Eichw. и *B. parvus* n. sp., но его можно принять за *B. eichwaldi* n. sp., обладающего теми же особенностями. От последнего *B. pahleni* отличается характером и расположением оснований амбулакральных ножек, расположением амбулакральных пор и игл (см. диагнозы и описания соответствующих видов).

Распространение и возраст. Карьер в Алувере (9 экз.), каменоломня вблизи Кукрузе (2 экз.), обнажения у Ныммизе (1 экз.), у Раэ (2 экз.) и Аллику (1 экз.). Вируская серия (= средний ордовик), йыхвиский горизонт (нижняя часть карадока).

Bothriocidaris eichwaldi n. sp.

Табл. I, фиг. 6—9; табл. I, фиг. 1—4; табл. IV и V; рис. 3б, 6, 7, 12—16

Голотип. Экземпляр № 1 (см. ниже).

Диагноз. Панцири средних размеров. Пластинки короны относительно высокие, в каждом амбулакральном ряду их 9, в каждом интерамбулакральном 7—8. На амбулакральных пластинках по две иглы, на интерамбулакральных пластинках они, как правило, отсутствуют. Основания амбулакральных ножек параллельны общей плоскости пластинки, окружены снизу хорошо выраженным кольцевым валиком; расстояние между основаниями игл (от центра до центра) 0,8—1,0 мм.

Материал. К данному виду относятся четыре экземпляра (№ 1, 2, 3 и 5), собранные автором в 1960—1961 гг. из низов пиргуского горизонта (F1c) в мелиоративной канаве Йоотма (рис. 5), экземпляр (№ 6), найденный там же в 1961 г. Е. А. Рейтлингер, а также экземпляр (№ 4), найденный А. Рыбусоксом в 1955 г. в каменоломне Палукуола (о-в Хийумаа). Весь материал хранится в Геологическом музее АН ЭССР. Ниже приводится краткая характеристика этих экземпляров.

№ 1. Ес 1223, голотип. Почти полный панцирь хорошей сохранности, наполовину освобожденный от породы; обнажена вся ротовая часть с многочисленными сохранившимися перистомальными пластинками, основная часть амбулакальных полей III и IV (табл. 1, фиг. 6; табл. IV и V, рис. 3б, 12 и 14).

№ 2. Ес 1224. Неполный панцирь удовлетворительной сохранности (табл. 1, фиг. 7 и 8, рис. 6). От короны сохранились полностью А IV, IA 4, А V, IA 5 (при отсутствии самой верхней пластинки) и А I (нижние пластинки покрыты породой); остальные амбулакры и интерамбулакры сохранились лишь в нижней своей части; перистомальные пластинки отсутствуют. От апикаль-

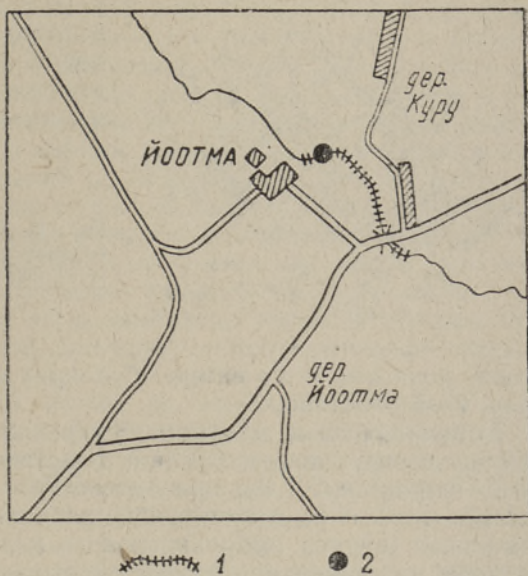


Рис. 5. Схема расположения местонахождения ботриоцидариса у Йоотма, 1 — мелиоративная канава, вырытая в коренных породах; 2 — место нахождения.

ного поля сохранились лишь глазные пластинки А V и А I (последняя повреждена).

№ 3. Ес 1225. Нижняя часть панциря, обнаженная изнутри, прижатая к поверхности напластования (табл. III, фиг. 1—4; рис. 15, 16); у этого уникального экземпляра хорошо сохранилась вся околоротовая часть короны, перистомальные пластинки (обнажены лишь отчасти) и основные части челюстного аппарата.

№ 4. Ес 1226. Фрагмент панциря с отчасти сохранившимся апикальным полем (табл. I, фиг. 9; рис. 7).

№ 5. Ес 1231. Фрагментарный панцирь небольших размеров, отчасти заключенный в породу; обнажаются нижние части А I, III—V и IA 3—5.

№ 6. Ес 1232. Панцирь относительно плохой сохранности, в основной своей части заключенный в породу; обнажены пластинки двух амбулакров и одного интерамбулакра.

Все экземпляры, кроме № 3, носят достоверные видовые признаки и несомненно относятся к одному и тому же виду; экземпляр № 3 отнесен сюда же на основании его находки в одном и том же месте с экземплярами № 1, 2, 5 и 6.

Описание. Панцири сферической формы, диаметром 13—14 мм, с очень слабо выступающими ротовым и апикальным полями.

Пластинки короны слабовыпуклые, их поверхность покрыта мелкими бугорками.

Количество амбулакальных пластинок точно известно лишь для А Ia, Ib, Va и Vb экземпляра № 2 (табл. 1, фиг. 7; рис. 6), где оно равняется десяти. Такое же количество пластинок имеется, по-видимому, и в А IVa и IVb, причем во втором случае они все сохранились, а в первом отсутствует самая верхняя, недоразвитая амбулакральная пластинка.

О наличии последней можно судить на основании верхнего края последней пластинки A IVb, имеющего две самостоятельные грани.

Количество пластинок в IA 4 у экземпляра № 2 — восемь. Во всех других случаях интерамбулакры в полном виде у имеющегося материала либо не сохранились, либо они не вскрыты. Можно, однако, полагать, что в IA 1 и IA 5 у того же экземпляра имеется по семи пластинок. У экземпляра № 4 в одном интерамбулак্রে имеется минимально семь, в другом — минимально восемь пластинок. Итак,

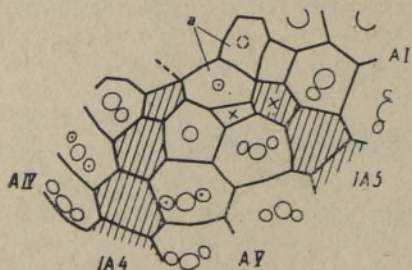


Рис. 6. *Bothriocidaris eichwaldi* n. sp. Апикальная часть панциря экземпляра № 2, $\times 5,5$. a — глазные пластинки. Пластинки, обозначенные крестиками, выпали.

можно полагать, что в интерамбулакрах данного вида имеется, как правило, 7—8 пластинок.

Амбулакральные пластинки умеренно выпуклые, довольно высокие, обычно шестиугольные. Средние пластинки достигают у голотипа (экз. № 1) ширины в 2,7 мм при высоте 2,0—2,2 мм. У наиболее крупного экземпляра № 4 соответствующие размеры достигают 3,2 и 2,3 мм. Максимальная ширина амбулакрального поля 5—5,6 мм. Книзу и кверху размеры пластинок постепенно уменьшаются, причем увеличивается их относительная высота. Ширина последних (верхних) амбулакральных пластинок, например, обычно не превышает 1,5—2,0 мм при их высоте 1,4—1,8 мм. Нижние, адоральные амбулакральные пластинки, как и у других видов, резко отличаются от остальных своей трапециевидной формой. Их высота у голотипа составляет 1,1—1,4 мм, ширина — 1,2—1,7 мм.

В средней части каждой нормально развитой амбулакральной пластинки, ближе к нижнему ее краю, находится округлое углубленное основание амбулакральной ножки, диаметром 0,5—0,6 мм (рис. 3б). На дне углубления имеется поперечный валик толщиной около 0,2 мм, по обе стороны которого расположено по одному отверстию пор диаметром порядка 0,1 мм. Поры находятся на прямых линиях, образующих с вертикальной линией угол около 25°. В нижней своей половине углубление окружено отчетливо выраженным валиком, имеющим на всем протяжении одинаковую высоту и толщину (около 0,15 мм). Кверху оба конца валика, не расширяясь, опираются на округлые возвышенные основания игл с центральной порой. Диаметр оснований — около 0,4 мм, диаметр центральной поры — около 0,15 мм. Высота оснований может достигать 0,25 мм. Основания расположены относительно далеко друг от друга; расстояние между ними (от центра до центра) у средних амбулакральных пластинок голотипа составляет в среднем 0,85 мм (у экземпляра № 4 на шестой сверху пластинке A Va оно достигает 1,0 мм). Верхний край углубления основания ножки (между двумя основаниями игл) также окружен валиком, но обычно несколько более низким и менее правильным, чем нижний край. Благодаря наличию четкого валика, поверхность основания амбулакральных ножек у данного вида в профиле почти параллельна общей плоскости пластинок.

У голотипа сохранились некоторые амбулакральные ножки и иглы, причем отчасти почти в прижизненном положении (табл. IV, фиг. 1). Строение тех и других, в общем, аналогично строению их у *Bothriocidaris*

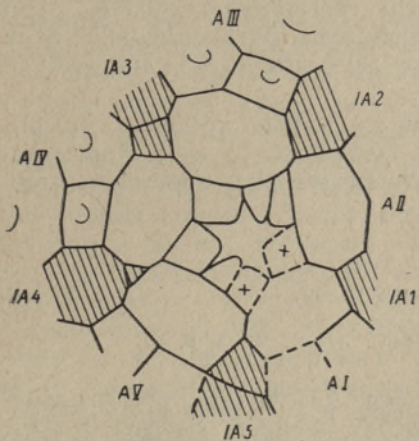
pahleni (см. Lovén, 1883; Mortensen, 1928). Сохранившиеся остатки амбулакальных ножек представляют собой удлиненные конические образования округлого сечения, состоящие из подвижно слитых между собой очень тонких и узких кольцеобразных частиц из известкового вещества. Толщина стенок ножек, насколько можно судить по ножке третьей снизу пластинки A Va, составляет около 0,05 мм. Внутренность этой ножки заполнена породой. Длина сохранившихся остатков ножек у рассматриваемого экземпляра обычно не превышает 1,0 мм; лишь в одном случае она достигает приблизительно 2 мм (вторая снизу пластинка A Vb). Цвет ножек, в отличие от экземпляров № 7 и 16 *Bothriocidaris pahleni*, светлый, как и у всех пластинок короны. Диаметр ножек внизу равняется диаметру углубления их оснований на пластинках (0,5—0,6 мм).

Иглы совершенно аналогичны иглам у *B. pahleni*. Они состоят из нижней короткой (0,2—0,3 мм), слабо расширенной проксимальной и более тонкой дистальной части. Поверхность проксимальной части иглы гладкая, поверхность дистальной снабжена продольными бороздками, придающими поперечному разрезу иглы звездчатый облик (Mortensen, 1930, рис. 6). Все сохранившиеся иглы неполные — проксимальные концы их сломаны.

Основания амбулакальных ножек на пластинках первого венца приурочены к их нижним краям. Соответственно небольшим размерам самих пластинок, основания ножек и игл здесь сравнительно небольшие — диаметр первых 0,30—0,35 мм, вторых — 0,25 мм. Относительная величина амбулакальных пластинок первого венца подчинена правилу Ловена.

Интерамбулакальные пластинки по форме (за исключением крайних) и скульптуре сходят с амбулакальными, от которых отличаются лишь отсутствием оснований амбулакальных ножек и, как правило, игл. Только у экземпляра № 6 в центре трех облегающих средних интерамбулакальных пластинок имеются четкие основания игл. По-видимому, у данного вида, как и у *B. pahleni*, иглы спорадически могут появляться и на интерамбулакальных пластинках.

Рис. 7. *Bothriocidaris eichwaldi* n. sp. Апикальное поле экземпляра № 4, $\times 6$.



Глазные пластинки сохранились у имеющегося материала лишь частично. У экземпляра № 2 (рис. 6) сохранилась полностью только глазная пластинка A V. Она широкая — 1,8 мм, высотой 1,1 мм, шестиугольная, контактирует с глазной пластинкой A I по шву длиной 0,8 мм. Наверху между ними имеется килеобразный вырез длиной около 0,3 мм — место расположения одной из проксимальных апикальных пластинок. Поверхность глазной пластинки A I сильно повреждена; ширина ее 1,6 мм, высота 1,1 мм. В центре пластинки A V имеется одиночное основание иглы, а рядом с ним — бугорок.

У экземпляра № 4 (рис. 7) более или менее полно сохранились также лишь две глазные пластинки, одна из которых отличается крупными размерами (ширина 2,8, высота 2,5) и представляет собой мадрепоровую

пластинку (А III). В середине этой пластинки наблюдаются нечеткие остатки мадрепоры. Остальные три глазные пластинки более или менее сильно повреждены, но их контуры прослеживаются довольно хорошо. Глазные пластинки контактируют между собой по швам длиной 0,5—1,0 мм и образуют тем самым замкнутый венец (рис. 6). Основания игл на глазных пластинках не сохранились. Внутри венца глазных пластинок имеются семь внешних перипроктальных пластинок. Они отчасти довольно крупные (шириной до 1,25, высотой до 1,6 мм), ромбовидной формы; из них сохранились пластинки IA 3 и 4. К центру от названных пластинок имеется свободное пространство в виде пятилучевой звезды. Занимавшие это пространство центральные пластинки перипрокта не сохранились.

Перистом сохранился у экземпляров № 1 и 3. У первого сохранились перистомальные пластинки в значительно более полном виде, чем у известных экземпляров других видов; у второго сохранился челюстной аппарат, до сих пор у ботриоцидариса вообще неизвестный. Поскольку строение указанных частей панциря у нового материала ботриоцидариса заслуживает особого внимания, мы рассмотрим его ниже в специальных разделах.

Сравнение. *Bothriocidaris eichwaldi* n. sp. близок к *B. pahleni* Schm., от которого отличается несколько более высокими пластинками короны и деталями строения оснований амбулакральных ножек. У *B. pahleni*, в отличие от *B. eichwaldi*, основания наклонные, окружающие их валики слабее развиты, понижаются книзу и имеют два расширения ниже оснований игл; основания игл сближенные [расстояние между ними, измеренное от центра к центру, составляет 0,5—0,6 (0,75) мм против 0,8—1,0 мм у *eichwaldi*]. Остальные виды ботриоцидариса отличаются от данного вида наличием более двух игл на каждой амбулакральной пластинке.

Распространение и возраст. Канавка у Йоотма, к юго-западу от г. Тапа (5 экз.), каменоломня Палукуюла (1 экз.). Харьюская серия (= верхний ордовик); по-видимому самые низы пиргусского горизонта (= низы ашгилла).

Bothriocidaris parvus n. sp.

Табл. II, фиг. 3—4; табл. III, фиг. 5; рис. 3в, 8, 9.

Голотип. Единственный имеющийся экземпляр, представляющий собой почти полный, сдавленный сверху панцирь. Найден В. Кырвелом 23 июля 1954 г. из вормсиского горизонта (F1b) на ручье Соодла вблизи ст. Лехтсе (к западу от г. Тапа). Хранится в Геологическом музее АН ЭССР под № Ес 1227.

Диагноз. Панцирь небольших размеров. Пластинки короны относительно высокие, умеренно выпуклые. В амбулакральных рядах (в секторе между А Ia и III) от семи до восьми пластинок, в интерамбулакральных (IA 1 и 2) — семь. На кольцевом валике амбулакральных пластинок три иглы, на интерамбулакральных пластинках одна игла.

Описание. Панцирь почти полный, сверху сдавленный, удовлетворительной сохранности. Часть короны левой стороны панциря (между IA 3 и 5) разрушена или покрыта породой. Высота панциря в сдавленном виде 5,2 мм, ширина 8,2 мм; в недеформированном состоянии диаметр панциря должен был составлять около 6,5 мм. Это наименьший из найденных до сих пор панцирей ботриоцидариса, который в этом отно-

шении можно сравнить лишь с экземпляром № 12 *B. pahleni* (диаметр панциря 7—8 мм).

Пластинки короны относительно высокие, умеренно выпуклые, более или менее правильно пятиугольные (за исключением крайних пластинок). Максимальная ширина амбулакров составляет 2,75 мм. Ширина амбулакравных пластинок в средней части короны достигает 1,4 мм, их высота — 1,2 мм. Число амбулакравных пластинок в наблюдаемых рядах — 7 и 8, а именно в А Ia — 7, Ib — 8, IIa — 7, IIb — 8, IIIa — 8, IIIb — 7. Как видно, число этих пластинок согласуется с правилом Ловена, и их бывает семь в тех рядах, первая пластинка которых относительно более крупная. Пластинки нижнего (первого) венца имеют такую же характерную для них форму, как и у других видов рода. Их относительный размер в отдельных амбулакрах подчинен правилу Ловена. Значительная часть поверхности занята субцентрально расположенным возвышенным основанием амбулакравных ножек и окружающим его кольцевым валиком, диаметр комплекса которых достигает на крупных пластинках 0,8 мм (рис. 3в). Основание с кольцевым валиком расположено ближе к нижнему краю амбулакравной пластинки, но не доходит до него. Их плоскость более или менее параллельна общей плоскости (поверхности) пластинки, как и у большинства других видов рода. Основание ножек более или менее округлое, диаметром около 0,3 мм. Кольцевой валик в случае удовлетворительной сохранности хорошо выражен и имеет в нижней части пластинки более или менее одинаковую ширину. В верхней (адапикальной) части валика расположено три округлых основания игл с центральной порой, диаметром 0,25 мм. Из этих трех оснований два боковых находятся на одном и том же уровне (по отношению к нижнему краю пластинки), а третье, верхнее — почти в середине между ними, но все же несколько ближе к перрадиальному, чем к адрадиальному шву. В результате получается как бы одна пара сближенных оснований (перрадиальное боковое + верхнее), которые расположены на прямой линии, пересекающей нижний край пластинки под углом около 60° и являющейся параллельной прямой линии, соединяющей парные амбулакравные поры. При этом разница расстояний между верхним и обоими боковыми основаниями все же небольшая и может быть проиллюстрирована (от центра до центра) следующими цифрами (первая цифра обозначает расстояние между сближенными основаниями в миллиметрах): 0,25—0,36; 0,32—0,37; 0,35—0,37; 0,35—0,40. Точное количество игл, приуроченных к нижнему венцу амбулакравных пластинок, а также самых верхних (адапикальных) пластинок остается, ввиду относительно плохой их сохранности, неясным. Видно лишь, что на пластинках нижнего венца их не меньше двух. Во всех остальных случаях, однако, имеется три иглы. От игл у данного экземпляра сохранился лишь один изолированный фрагмент проксимальной части длиной 1,1 мм. Брошается в глаза сильное расширение проксимального конца ее, достигающего в поперечнике 0,4 мм при ширине остальной части иглы 0,15 мм. Амбулакравные ножки не сохранились. Амбулакравные поры находятся на прямых линиях, образующих с вертикальной линией угол в 25—30°.

Интерамбулакравные пластинки, как и у других видов рода, обычно шести- и пятиугольные, правильной формы. Ширина их в середине короны доходит до 1,3 мм, высота — до 1,1 мм, но обычно они имеют меньшие размеры. Пластинки IA 1 в средней части короны имеют необычную форму, будучи неправильно-пятиугольными (вместо правильно-шестиугольных). В центре каждой интерамбулакравной пластинки, за исключением некоторых нижних и верхних, наблюдается по одному осно-

ванию иглы. По строению и размеру последние не отличаются от оснований на амбулакральных, глазных и внешних перипроктальных пластинках. Число интерамбулакральных пластинок в обоих полностью сохранившихся рядах (IA 1 и 2) — семь.

Перистомальное поле (рис. 8) диаметром около 2 мм целиком заполнено пластинками. Среди них бросаются в глаза крупные радиальные пластинки, занимающие основную часть поля. Они обычно ромбической формы с округлым адоральным краем и тесно связаны с корональными

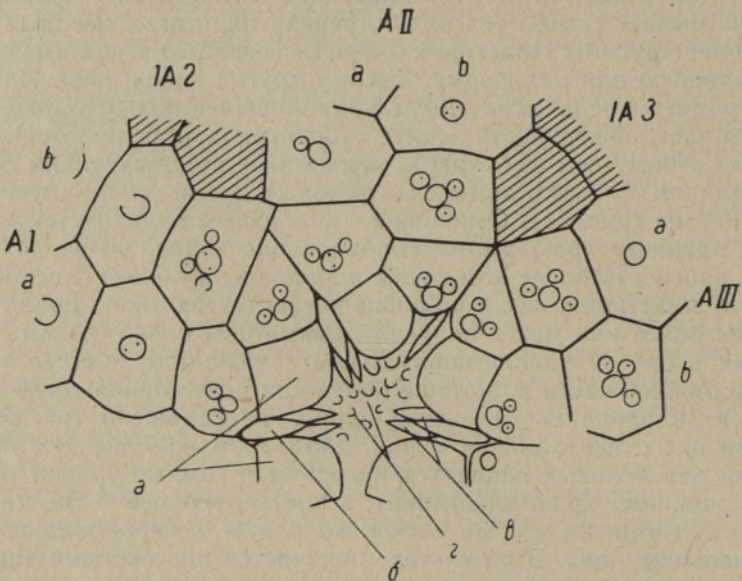


Рис. 8. *Bothriocidaris parvus* n. sp. Адоральная часть панциря голотипа, $\times 14$. *a* — радиальные пластинки ротового поля; *b* — интеррадиальная пластинка; *в* — субинтеррадиальные пластинки; *z* — мелкие недифференцированные пластинки. Рисунок выполнен по фотографии (см. табл. III, фиг. 5).

пластинками; ширина их достигает 0,9 мм, высота — 0,8 мм. Все остальные перистомальные пластинки резко отличаются от них своими меньшими размерами, и, кроме того, характерным темно-серым цветом. Из интеррадиальных пластинок полностью сохранились лишь пластинки интеррадиусов 1, 2 и 4. Во вскрытом виде это узкие (порядка 0,2 мм) и длинные (0,6 мм) остроконечные образования, к которым прилегают парные субинтеррадиальные пластинки длиной в 0,3 и шириной в 0,15 мм. И те и другие светло-серого, т. е. одинакового с радиальными и корональными пластинками, цвета. В центральной части перистома видны, кроме вышеуказанных, еще около 20 отдельных пластинок, характеризующихся темно-серым цветом, округлой, овальной или пластинообразной формой и размерами, не превышающими 0,05—0,1 мм. Расположение и характер этих пластинок, по-видимому, уже не подчинены какой-либо определенной закономерности.

Апикальное поле (рис. 9) до некоторой степени деформировано, но все глазные пластинки остались на своем месте. Среди них бросается в глаза своими крупными размерами мадрепоровая пластинка (A III). Ее ширина 1,15 мм, высота 1,20 мм. Ширина остальных глазных пластинок не превышает 1,0 мм, а высота 0,7 мм. Форма их многоугольная:

внизу они опираются на верхние парные амбулакральные пластинки, на боках — на верхние грани верхних интерамбулакральных пластинок, а наверху к ним прилегают одна или две внешние перипроктальные пластинки. Глазные пластинки контактируют между собой, таким образом, лишь по верхним своим углам. На глазной пластинке радиуса A V имеется по одной, на пластинке радиуса A III (= мадрепоровая пластинка) — по три, а на остальных трех пластинках — по два основания игл. Из перипроктальных пластинок сохранились лишь четыре внешние; пластинка, находившаяся в интеррадиусе 4, отсутствует. Эти пластинки — плохой сохранности. Основание иглы видно лишь на одной из них (на пластинке интеррадиуса 3).

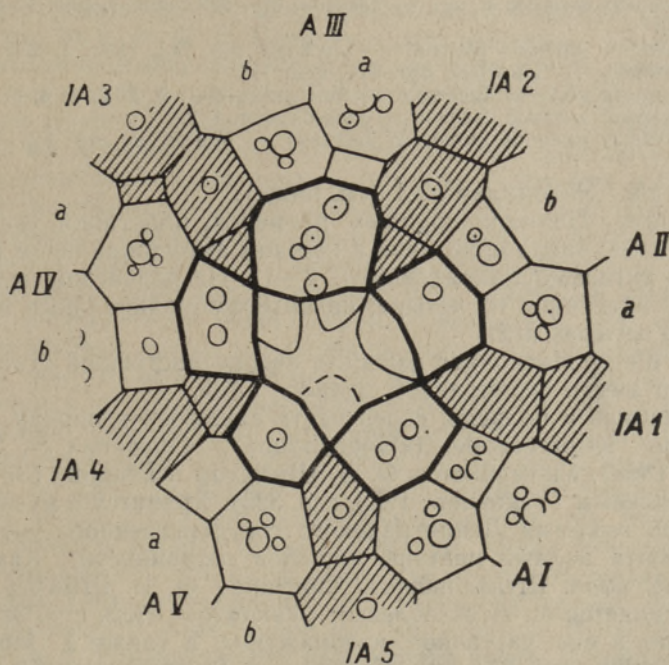


Рис. 9. *Bothriocidaris parvus* n. sp. Апикальная часть панциря голотипа, $\times 14$. Жирные линии и штриховка даны согласно рис. 1.

Общие замечания. При первом взгляде нам показалось, что рассматриваемый экземпляр может представлять собой молодую недоразвитую особь *Bothriocidaris globulus*. В пользу этого говорят наличие у него игл на интерамбулакральных пластинках, небольшие размеры панциря, ограниченное количество пластинок короны, а также нахождение данного экземпляра в одном и том же горизонте с *B. globulus*.

Более детальное изучение валиков оснований амбулакральных ножек у ботриоцидариса убедило нас, однако, что данный экземпляр не может быть отнесен к последнему виду. Расстояние между иглами и их число на валиках являются у ботриоцидариса одними из самых устойчивых признаков, причем относительная величина расстояния между иглами при росте пластинок почти не изменяется. Совершенно невероятно поэтому, что в данном случае при дальнейшем росте пластинок могла происходить миграция оснований игл, с тем чтобы освободить место для возникновения четвертой иглы.

Сравнение. *B. parvus* отличается от всех других видов рода наличием на валиках оснований амбулакальных ножек трех игл.

Bothriocidaris globulus Eichwald, 1860

Рис. 3г и 10

1860. *Bothriocidaris globulus* — Eichwald, стр. 55, табл. XXXII, фиг. 22a—b, 23.
1874. *Bothriocidaris globulus* Eichwald — Schmidt, стр. 40, табл. IV, фиг. 2a—2c.
1895. *Bothriocidaris globulus* Eichwald — Jaekel, стр. 243, фиг. 1, 2.
1896. *Bothriocidaris globulus* — Jackson, стр. 238, фиг. 1, 2.
1912. *Bothriocidaris archaica* n. sp., — Jackson, стр. 239, табл. 1, фиг. 1—2; рис. 2, 22, 40 и 162.
1912. *Bothriocidaris globulus* Eichwald — Jackson, стр. 243, табл. 1, фиг. 7—9.
1923. *Bothriocidaris* — Yakowlew, стр. 325, фиг. 1.
1928. *Bothriocidaris globulus* Eichwald — Mortensen, фиг. 3, 2; 3, 4; 5, 6; 10, 4.
1929. *Bothriocidaris archaica* Jackson — Jackson, фиг. 1, 2.
1930. *Bothriocidaris globulus* (*archaica* Jackson) — Mortensen, стр. 325.

Голотип. Экземпляр № 1 (см. ниже).

Диагноз. Панцири крупных размеров, пластинки короны умеренно выпуклые; число пластинок в каждом амбулакральном ряду — 10 и в каждом интерамбулакральном — 8—11. На кольцевом валике амбулакральных пластинок по четыре; на интерамбулакральных пластинках от одной до четырех игл.

Материал. Насколько известно автору настоящей статьи, до сих пор найдено шесть экземпляров данного вида.

№ 1. Панцирь в большей своей части заключен в породу (голотип). Каменоломня Кыргессааре («Hohenholm»). Оригинал Э. Эйхвальда (Eichwald, 1860). Упоминается Ф. Б. Шмидтом (Schmidt, 1874, стр. 40) и Н. Н. Яковлевым (Yakowlew, 1923, стр. 325). Хранится в музее кафедры исторической геологии Ленинградского государственного университета.

№ 2. Почти полный панцирь хорошей сохранности. Каменоломня Кыргессааре, колл. Штакельберга. Оригинал Ф. Б. Шмидта (Schmidt, 1874); упоминается Н. Н. Яковлевым (Yakowlew, 1923, стр. 325, фиг. 1), который дает и его частичное изображение, а также Т. Мортенсеном (Mortensen, 1928, стр. 97—98). Хранится в Палеонтологическом институте АН СССР под № 2039/2*.

№ 3. Почти полный экземпляр хорошей сохранности. Каменоломня Кыргессааре, колл. А. Валя. Голотип Р. Джексона (Jackson, 1912) к *Bothriocidaris archaica*. Впервые описан О. Иекелем (Jaekel, 1895); упоминается Н. Н. Яковлевым (Yakowlew, 1923, стр. 325) и Т. Мортенсеном (Mortensen, 1930, стр. 325). Хранится в Берлинском музее.

№ 4. Неполный панцирь, в основной своей части заключенный в твердую породу. Каменоломня Палукула, колл. Э. Мэльса (собиран в конце 40-х годов). Хранится в Геологическом музее АН ЭССР под № Ес 1228.

№ 5. Фрагмент панциря. Каменоломня Кыргессааре, колл. экспедиции Института геологии АН ЭССР (Л. Ныммисто) 1960 г. Хранится в Геологическом музее АН ЭССР под № Ес 1229.

№ 6. Фрагмент панциря. Найден там же, той же экспедицией. Хранится в Геологическом музее АН ЭССР под № Ес 1230.

Описание. Рассматриваемый вид детально описан Ф. Б. Шмидтом (Schmidt, 1874), О. Иекелем (Jaekel, 1895) и Р. Джексонем (Jackson, 1912) на основании двух хорошо сохранившихся экземпляров

* Раньше этот экземпляр хранился в палеонтологической коллекции Академии наук СССР в Ленинграде под № 15373.

(№ 2 и 3). Поскольку новый материал (экземпляры № 4—6) является фрагментарным, нижеследующее описание, за исключением описания некоторых деталей строения оснований амбулакральных ножек и игл, приводится по данным указанных авторов.

Панцири сферические, относительно крупных размеров. Диаметр крупных экземпляров (№ 2, 4 и 6) достигает 18—20,5 мм, маленьких — около 12 мм.

Число амбулакральных пластинок в каждом ряду во всех установленных случаях 10* (экз. № 2 и 3). Пластинки в средней части короны правильно-пятиугольные, шириной до 4 мм, высотой до 3 мм (у экз. № 4 ширина пластинки 3,9—4,1 мм, высота 2,6—2,9 мм). Пластинки нижнего (адорального) венца, как и у других видов рода, относительно узкие (их ширина у экз. № 2, по Ф. Б. Шмидту, 2 мм, высота — 1,5 мм). Адапикальные амбулакральные пластинки в ряде случаев недоразвиты.

Поверхность амбулакральных пластинок покрыта бугорками, которые особенно хорошо сохранились у экземпляра № 4, у которого они достигают 0,2 мм в поперечнике. В средней части пластинок находятся округлые, окруженные приподнятым валиком основания амбулакральных ножек. Внутренний диаметр основания около 1 мм. Имеющиеся на основании двойные поры расположены на прямой, образующей с вертикальной линией угол в 24—28° (измерения по экз. № 4 и 5). На валике имеются две пары округлых оснований игл, диаметром около 0,5 мм. Единичные, спорадически расположенные основания игл встречаются иногда и на боковых частях поверхности пластинок. Основания игл располагаются так, что расстояние между ними (измеренное от центра до центра) в паре у крупных экземпляров составляет 0,5 мм, а между противоположными основаниями (основаниями различных пар) — около 1,0 мм у верхних и около 1,3 мм у нижних. Валик имеет наверху и внизу одинаковую толщину, но высота его книзу несколько уменьшается. Отчасти ввиду этого, а отчасти вследствие расположения оснований игл преимущественно в верхней половине валика, общая поверхность основания амбулакральной ножки не вполне параллельна общей поверхности пластинки (они субпараллельны). Амбулакральные ножки ни у одного из найденных экземпляров не сохранились. Иглы известны у экземпляра № 2, у которого они аналогичны иглам *B. pahleni* и достигают диаметра 0,5—0,75 мм и длины 3—4 мм (Schmidt, 1874).

Количество интерамбулакральных пластинок у взрослого экземпляра № 2 во всех рядах 11, а у недоразвитого экземпляра № 3 колеблется от 8 до 10, причем в трех рядах равняется десяти. Форма пластинок, как правило, шестиугольная, а у крайних пластинок пятиугольная. Высота их у экземпляра № 2 достигает 2 мм, ширина — 3 мм (у экз. № 5, соответственно, 2,5 и 3,6 мм). Скульптура поверхности не отличается от таковой у амбулакральных пластинок. На пластинках имеются до четырех оснований игл, причем на крайних верхних и нижних пластинках наблюдается обычно по одному центрально или субцентрально расположенному основанию. Необходимо отметить, что у экземпляров № 2 и 3 имеется максимально три основания, а у экземпляра № 4, отличающегося от остальных сильно развитой бугорчатостью, по меньшей мере у двух интеррадиусов — по-видимому, лишь одно основание.

Строение перистоста недостаточное ясно. Из интеррадиальных пластинок сохранились лишь две пластинки у экземпляра № 2 и три пластинки у экземпляра № 3. Они такой же ромбоидальной формы с округ-

* Согласно рисунку Р. Джексона (Jackson, 1912, табл. 1, фиг. 2), у экземпляра № 3 в конце А IIIa имеется небольшая клиновидная одиннадцатая пластинка.

ленным адоральным краем, как и у других видов рода (см. стр. 166). У экземпляра № 3, кроме того, сохранилось еще несколько мелких собственно перистомальных пластинок (Jaekel, 1895, рис. 2, стр. 250), но характер их ввиду частичной обнаженности более точно неизвестен. Несколько таких пластинок сохранилось также у фрагментарного экземпляра № 6. Исходя из всего известного нам, нет основания предполагать, что перистом данного вида принципиально чем-либо отличался от перистома других видов рода.

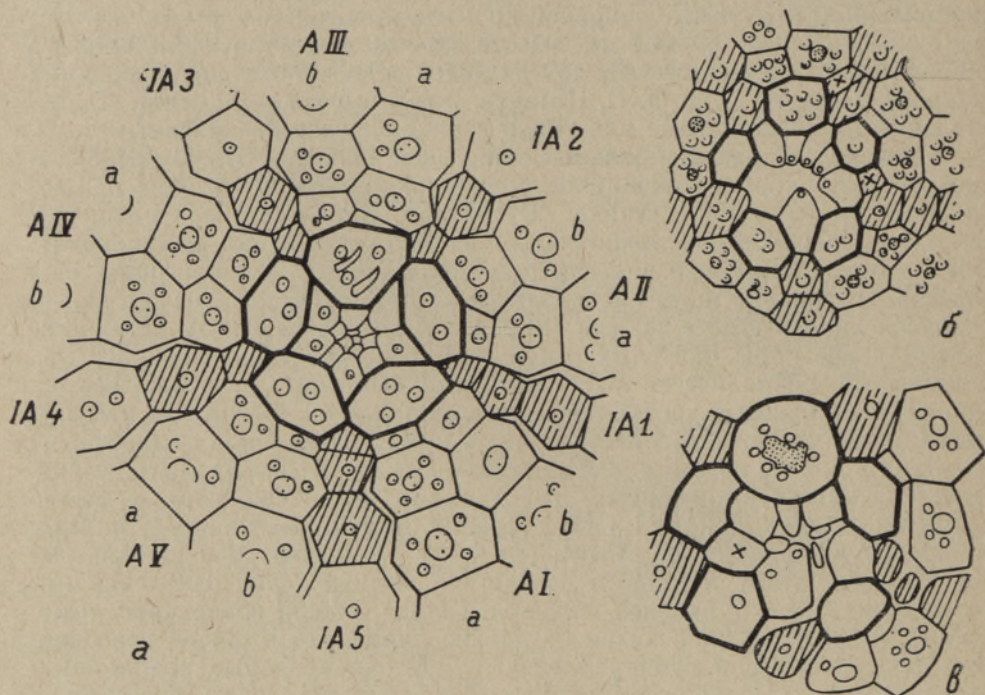


Рис. 10. *Bothriocidaris globulus* Eichw. Строение апикального поля по различным экземплярам и авторам. *a* — экземпляр № 3 по Р. Джексону (Jackson, 1912, табл. I, фиг. 2), $\times 5,1$; *б* — экземпляр № 2 по Ф. Б. Шмидту (Schmidt, 1874, табл. IV, фиг. 2) и Р. Джексону (Jackson, 1912, табл. I, фиг. 9); *в* — экземпляр № 2 по Т. Мортенсену (Mortensen, 1928, рис. 6, 1), $\times 6$.

Апикальное поле также известно лишь по двум экземплярам — № 2 и 3. У первого оно наиболее правильно изображено Т. Мортенсеном (Mortensen, 1928, рис. 44, рис. 6, 1; рис. 10 в настоящей статье). Из описаний и указанных изображений следует, что у экземпляра № 2 глазные пластинки радиусов II, III и IV контактируют между собой по швам, а пластинки радиусов I и V изолированы друг от друга и от пластинок радиусов II и IV контактирующими между собой интерамбулакральными и внешними перипроктальными пластинками. У экземпляра № 3, однако, все глазные пластинки контактируют между собой по коротким, но довольно ясным швам (рис. 10а)*. Мадрепоровая пла-

* Исключение представляют, по-видимому, глазные пластинки радиусов I и II, которые, согласно О. Йекелю (Jaekel, 1895, стр. 245 и 250, рис. 1), контактируют между собою лишь по углам.

стинка крупнее остальных, носит большее число оснований игл (у экз. № 2, по Ф. Б. Шмидту, — 5) и характеризуется наличием пор. На других глазных пластинках наблюдается от двух до трех оснований игл (у экз. № 3). Количество внешних, крупных, интеррадиально расположенных перипроктальных пластинок у обоих экземпляров — пять. У экземпляра № 1 из них сохранились четыре пластинки — пластинка интеррадиуса 4 выпала; у другого экземпляра все они на месте. Здесь они удлиненные, килеобразно вдаются между соседними глазными пластинками. У экземпляра № 2 они менее правильные и неодинаковой величины. Количество, форма и расположение внутренних перипроктальных пластинок неопределены. Они занимают практически всю центральную часть перипрокта, а нередко встречаются и между внешними перипроктальными пластинками, находясь в непосредственном контакте с глазными пластинками. Это наблюдается, например, в радиусах I, III и V у экземпляра № 3 (рис. 10а). Количество внутренних перипроктальных пластинок у экземпляра № 3 — около 10.

Общие замечания. Еще О. Иекель (Jaekel, 1895, стр. 250), впервые описавший экземпляр № 3, обратил внимание на то, что последний отличается от описанного Ф. Б. Шмидтом экземпляра № 2 и тем самым от данного Шмидтом для *B. globulus* диагноза тем, что у него глазные пластинки не изолированы, а находятся в контакте друг с другом. О. Иекель предполагал, что характер венца глазных пластинок у *B. globulus* еще не консолидировался, а поэтому изолированность их не имеет видового значения. Однако Р. Джексон (Jackson, 1912), придавая большое таксономическое значение этому признаку, установил на основании того же экземпляра № 3 новый вид — *Bothriocidaris archaica*. При этом он опирался, однако на довольно неточное изображение апикального поля экземпляра № 2, данное Ф. Б. Шмидтом (Schmidt, 1874, табл. 4, фиг. 2b), на котором все глазные пластинки далеко отстоят друг от друга (рис. 10б). На неправильность этого изображения у Ф. Б. Шмидта, а также у самого Р. Джексона (Jackson, 1912, табл. 1, фиг. 9) обратил внимание впервые Н. Н. Яковлев (Yakowlew, 1923, стр. 328).

Т. Мортенсен (Mortensen, 1928, стр. 122) на основании изменчивого характера венца глазных пластинок у *B. pahleni* считал *B. archaica* синонимом вида *B. globulus*. Впоследствии он (Mortensen, 1930, стр. 326) подтверждает эту мысль, но обращает внимание на то, что у экземпляра № 3 радиальные перистомальные пластинки расположены так близко друг к другу, что между ними нет места для интеррадиальных пластинок. В вероятном отсутствии последних у экземпляра № 3 Мортенсен видит возможную специфическую черту вида *B. archaica*.

При оценке возможной самостоятельности экземпляра № 3, т. е. вида *B. archaica*, необходимо, таким образом, проанализировать прежде всего 1) вопрос о характере венца глазных пластинок и 2) вопрос о наличии или отсутствии интеррадиальных перистомальных пластинок. Что касается первого, то новый материал по *B. pahleni* вполне подтверждает представление Т. Мортенсена о том, что, по меньшей мере у названного вида, характер венца варьирует в значительных пределах (см. описание *B. pahleni*). Нет никакого основания полагать, что у *B. globulus* характер этого венца должен был быть более устойчивым. Тем более, что экземпляр № 3, по сравнению с экземпляром № 2, можно рассматривать как еще не вполне зрелую особь. Относительно второго признака необходимо иметь в виду, что по представлению Т. Мортенсена, интеррадиальные перистомальные пластинки по величине почти не уступали радиальным перистомальным пластинкам (см. соответствующую

щую диаграмму в работе Mortensen, 1930, стр. 316, фиг. 3). Фактически же во всех изученных нами случаях (у экз. № 1 *B. eichwaldi*, № 17 *B. pahleni* и, в частности, у *B. parvus*) интеррадиальные перистомальные пластинки по размерам значительно меньше радиальных. Это не дает нам повода заключить, что экземпляр № 3 не имел интеррадиальных пластинок; они, безусловно, имелись, но были очень небольшими, как и у *B. parvus* (рис. 8).

Итак, как строение венца глазных пластинок, так и строение перистоста у экземпляра № 3 в принципе ничем не отличается от строения их у других изученных экземпляров ботриоцидариса. Исходя же из выявленных основных видовых признаков — строения оснований амбулакральных ножек и количества игл, — этот экземпляр не отличается от других экземпляров вида *B. globulus*. Таким образом, *B. archaica* Jackson, 1912 должен рассматриваться как младший синоним *B. globulus* Eichw.

С р а в н е н и е. *B. globulus* отличается от остальных видов рода наличием на валиках оснований амбулакральных ножек четырех игл, а также многочисленными добавочными иглами как на амбулакральных, так и на интерамбулакральных пластинках.

Р а с п р о с т р а н е н и е и в о з р а с т. Каменоломня Кыргессааре (5 экз.), каменоломня Палукюла (1 экз.). Харьюская серия (= верхний ордовик), вормсиский горизонт (= самые верхи карадока).

Строение перистоста

Корона ботриоцидариса, согласно принятой нами схеме (см. рис. 2), внизу кончается замкнутым венцом из 10 утолщенных, плотно примыкающих друг к другу первичных амбулакральных пластинок. Все следующие за ними в направлении к ротовому отверстию пластинки мы относим к перистосту.

Из перистомальных пластинок у ботриоцидариса первыми стали известны радиальные пластинки. Еще Ф. Б. Шмидт (Schmidt, 1874) обнаружил у экземпляров № 1 *B. pahleni* и № 2 *B. globulus* несколько радиальных пластинок широкой треугольной формы, которые он назвал ротовыми пластинками (Mundtäfelchen, Mundplatten). Впоследствии аналогичные пластинки были изучены О. Йекелем (Jaekel, 1895) у экземпляра № 3 *B. globulus* и истолкованы им как зубы. Ф. Бэзер (Bather, 1910) вполне обоснованно сомневался в правильности этого мнения, так как зубы у морских ежей всегда имеют интеррадиальное расположение. Р. Джексон (Jackson, 1912, стр. 242), однако, допускал, что зубы у изученных экземпляров ботриоцидариса могли быть смещены со своих мест. Лишь Т. Мортенсену (Mortensen, 1928) на основании изучения экземпляров № 1, 2 и 5 *B. pahleni* удалось показать, что рассматриваемые пластинки похожи на другие пластинки панциря, занимают первичное расположение и тем самым не имеют ничего общего с истинными зубами морских ежей.

Впоследствии тот же автор (Mortensen, 1930, стр. 316 и 319) обнаружил у экземпляра № 5 *B. pahleni* (в IA 1) и у ростокского экземпляра (*Bothriocidaris* sp.) остатки интеррадиальных пластинок, что позволило ему заключить о наличии, по меньшей мере у *B. pahleni*, полного венца из 10 «адоральных пластинок» и дать соответствующее схематическое изображение (Mortensen, 1930, рис. 3). Обнаруженная Т. Мортенсенем у *B. pahleni* интеррадиальная пластинка имела, однако, плохую сохранность, а при препарировании она к тому же выпала. Ввиду этого харак-

тер интеррадиальных пластинок у ботриоцидариса так и остался неизвестным.

До последнего времени наши знания о строении перистома ботриоцидариса, по существу, этим и ограничивались.

Среди изученного нами нового материала имеются три экземпляра, у которых ротовое поле сохранилось почти полностью: это экземпляры № 1 (голотип) и № 3 *B. eichwaldi* и голотип *B. parvus*. Кроме того, у экземпляра № 17 *B. pahleni* сохранились три радиальные (AI, AIV и AV) и несколько мелких перистомальных пластинок, а у экземпляра № 3 того же вида — две радиальные, две интеррадиальные и около десяти мелких перистомальных пластинок.

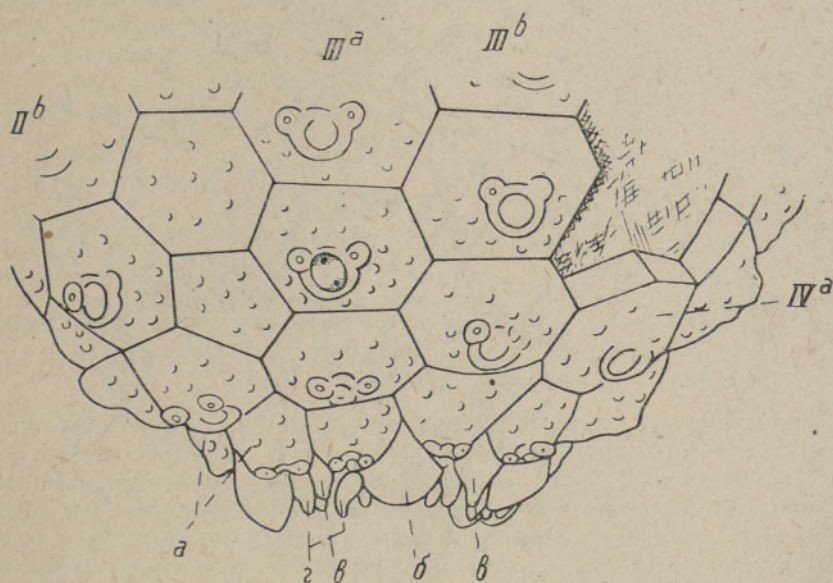


Рис. 11. *Bothriocidaris eichwaldi* n. sp. Открытое ротовое поле экземпляра № 1 сбоку, $\times 10$. *a* — первичные (адоральные) амбулакральные пластинки короны; *б* — радиальная пластинка перистома; *в* — интеррадиальная пластинка; *г* — субинтеррадиальные пластинки.

Для определения характера ротового поля наиболее важное значение имеет голотип *B. eichwaldi*, у которого ротовое поле было захоронено в несколько вытянутом, открытом виде (рис. 11 и 12; табл. IV и V). Экземпляр № 3 *B. eichwaldi* представляет собой ротовую часть панциря, обнаженную с внутренней стороны. Мы специально остановимся на нем ниже при рассмотрении челюстного аппарата. Наконец, у голотипа *B. parvus* ротовое поле сохранилось в несколько сдавленном, но полном виде (рис. 8; табл. III, фиг. 5).

У голотипа *B. eichwaldi* диаметр перистома составляет (в деформированном виде) 3,5—4 мм. В центре этого пространства имеется пятилопастное отверстие диаметром 2—2,5 мм, а периферическая его часть занята различными перистомальными пластинками. Среди последних обращают на себя внимание пять крупных радиальных пластинок (рис. 11, б и 12, б). Они находятся на самом краю и своими верхними концами далеко вдаются между первичными амбулакральными пластинками. По форме радиальные пластинки ромбические, с округленным нижним

краем (рис. 14а). Ширина их равняется их длине и составляет у рассматриваемого экземпляра 1,3 мм. Внутренняя поверхность радиальных пластинок более или менее плоская, внешняя сильно выпуклая, с понижениями у боковых и верхнего углов. Максимальная толщина пластинок около 0,6 мм. Верхние боковые поверхности пластинок плоские и плотно контактируют с нижними гранями первичных амбулакальных пластинок. Нижний (адоральный) край радиальных пластинок округлый и лишен каких-либо следов контакта с другими пластинками.

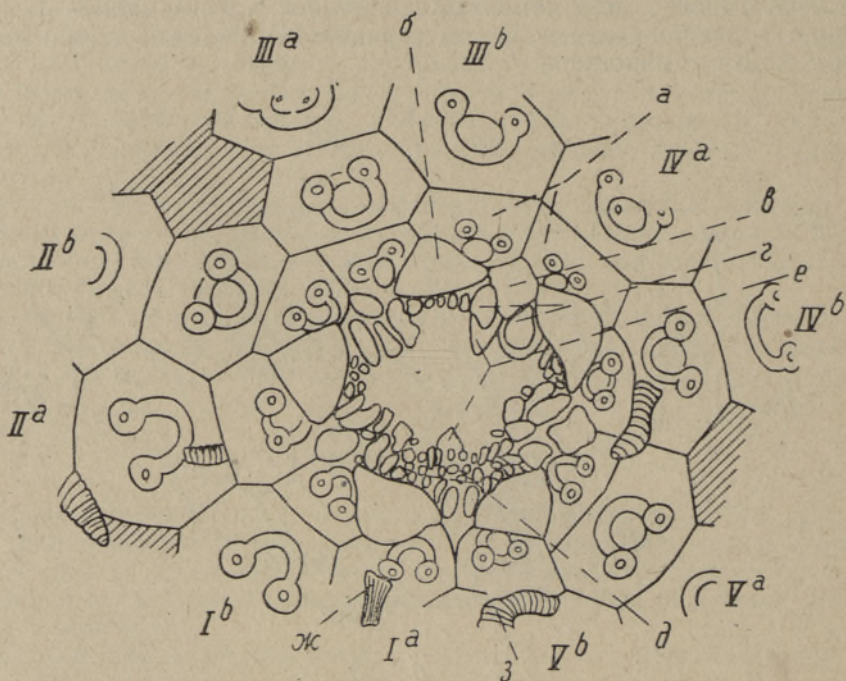


Рис. 12. *Bothriocidaris eichwaldi* n. sp. Открытое ротовое поле экземпляра № 1 снизу, $\times 10$. *a* — первичные (адоральные) амбулакальные пластинки короны; *b* — радиальная пластинка перистома; *в* — интеррадиальная пластинка; *г* — субинтеррадиальные пластинки; *д* — мелкие недифференцированные пластинки перистома; *е* — зубы; *ж* — игла; *з* — амбулакальная ножка. Рисунок выполнен по фотографии (см. табл. V, фиг. 1).

Интеррадиальные пластинки (рис. 11, *в*, 12, *в*), располагающиеся между радиальными и также контактирующие с адоральными гранями первичных амбулакальных пластинок, отличаются от радиальных меньшими размерами и своеобразной формой (рис. 14б). У голотипа *B. eichwaldi* они все сохранились, кроме пластинки интеррадиуса 5. Общая форма интеррадиальной пластинки также ромбическая с несколько вытянутыми углами. Длина пластинок 0,85—1,0 мм, ширина 0,7—0,8 мм. В середине пластинки имеется продолговатая приподнятая часть длиной 0,5—0,6 мм, шириной 0,2—0,3 мм и высотой около 0,17 мм. Общая толщина интеррадиальной пластинки, насколько можно судить по пластинке IA 4, превышает 0,5 мм. Общие размеры пластинки (ширина, длина) к внутренней поверхности постепенно увеличиваются.

Своеобразная форма интеррадиальных пластинок обусловлена их первоначальным расположением, о котором можно судить по характеру граней первичных амбулакальных пластинок (наблюдаются у экз.

№ 5 *B. pahleni*; рис. 13), по расположению интеррадиальной пластинки IA 2 у голотипа *B. eichwaldi* (рис. 12; табл. V, фиг. 1), и, наконец, по характеру перистома у голотипа *B. parvus* (рис. 8). Изучение этого материала показывает, что интеррадиальные пластинки расположены не на одном и том же уровне с радиальными, а выше (глубже) их. В результате при первоначальном их расположении из-под боковых частей радиальных пластинок выступают лишь небольшие продолговатые возвышенные части интеррадиальных пластинок. Это хорошо видно у голотипа *B. parvus* (рис. 8; табл. III, фиг. 5).

У голотипа *B. eichwaldi* между радиальными пластинками, кроме интеррадиальных, постоянно встречаются еще парные пластинки, называемые нами условно субинтеррадиальными. Они особенно хорошо выступают в IA 4 (рис. 12, г; табл. V, фиг. 1; рис. 14в; табл. V, фиг. 2 — на левой стороне), но хорошо заметны

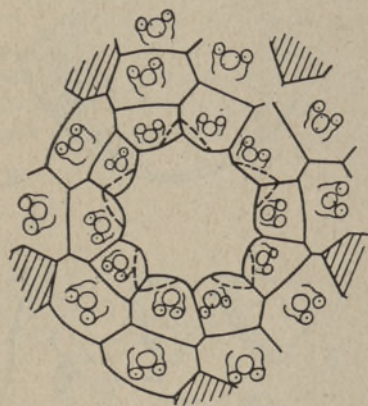


Рис. 13. Схема строения первичного (адорального) венца амбулакральных пластинок у *Bothriocidaris pahleni* по экземпляру № 5, $\times 6$. При виде снаружи видны лишь крупные грани, контактирующие с радиальными пластинками перистома.

и в IA 1, 2 и 3 (рис. 12; табл. V, фиг. 1). В отличие от рассмотренных выше перистомальных пластинок, субинтеррадиальные пластинки лишены билатеральной симметрии (рис. 14в, 14и). Они крючкообразные, с более или менее острой нижней (наружной) вершиной, направленной к боку (к радиальным пластинкам); к основанию, обычно ясно отграниченному от вершинной части, пластинки резко расширяются. В горизонтальном сечении субинтеррадиальные пластинки сильно сплюснуты; их длинная ось имеет радиальное расположение, т. е. направлена к центру ротового поля. Такую же ориентировку имеют и парные пластинки аналогичной формы, тесно примыкающие к субинтеррадиальным пластинкам с обеих сторон. Они хорошо видны у голотипа *B. eichwaldi* в IA 1 и на правой стороне IA 4 (рис. 12; табл. V, фиг. 1). Приблизительные размеры субинтеррадиальных пластинок следующие: длина — 0,60, ширина — 0,30, высота — 0,37 мм; размеры соседних парных пластинок, очевидно, примерно вдвое меньше.

Кроме перечисленных пластинок, в состав перистома входит еще большое количество различных мелких конусовидных пластинок, которые лучше всего сохранились у голотипа *B. eichwaldi* в IA 5 (рис. 12, д; табл. V, фиг. 1), где их количество достигает 12. Общее количество этих мелких пластинок составляет, таким образом, у *B. eichwaldi* не менее $12 \times 5 = 60$, а общее количество перистомальных пластинок не менее $90 (5 + 5 + 10 + 10 + 60)$.

Среди конусовидных пластинок имеются как парные, так и непарные. К последним относятся пять сравнительно крупных пластинок, расположенных между парными субинтеррадиальными пластинками и опирающихся непосредственно на зубы. Непосредственный контакт этих конусовидных пластинок с зубами можно видеть в IA 3 и 4 (рис. 12, б; табл. V, фиг. 1). Высота этих пластинок — 0,45 мм, ширина у основа-

ния — 0,25 мм. Все остальные конусовидные пластинки имеют меньшие размеры — их высота обычно не превышает 0,25 мм, ширина — 0,12 мм. Большинство этих мелких пластинок приурочены к радиальным секторам перистоста и как бы выступают из-под нижнего края радиальных пластинок.

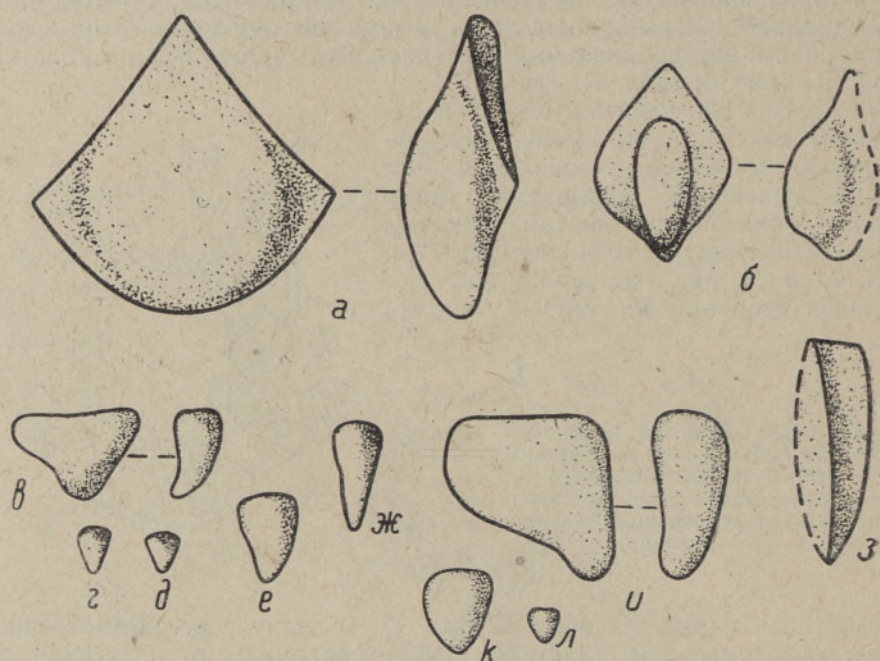


Рис. 14. Строение различных перистомальных пластинок у ботриоцидариса, $\times 30$. а — радиальная пластинка; б — интеррадиальная пластинка; в, и — субинтеррадиальные пластинки; г, ж, к, л — конусовидные недифференцированные пластинки; з — зуб; изображения а—з выполнены по экземпляру № 1 *B. eichwaldi*, и—л — по экземпляру № 17 *B. pahleni*.

Все рассмотренные выше перистомальные пластинки имеют либо гладкую поверхность, либо очень тонкую грануляцию. По цвету они все, за исключением верхних частей радиальных пластинок, темно-коричневые, благодаря чему довольно резко отличаются от пластинок короны. Верхние части радиальных пластинок, как и пластинки короны, окрашены в желтовато-серый цвет.

Наблюдаемое в центре ротового поля отверстие, как уже указывалось выше, обусловлено деформацией панциря, в результате чего пластинки перистоста у рассматриваемого экземпляра как бы выдавлены изнутри и сдвинуты к бокам. Бросается в глаза пятилопастное очертание отверстия, которое не представляется случайным. На рис. 12, б (табл. V, фиг. 1) хорошо видно, что лопасти отверстия строго приурочены к радиусам панциря. По сходству с некоторыми правильными морскими ежами можно было думать, что наблюдаемые лопасти соответствуют вырезам перистомальных (наружных) жабр. Однако этому противоречит их радиальное расположение (перистомальные жабры расположены интеррадиально), отсутствие наружных жабр у известных древних ежей и отсутствие всяких аналогичных образований у голотипа *B. parvus*. Приходится поэтому полагать, что наблюдаемые вырезы являются вторичными, возникшими в процессе за-

хоронения и обусловлены, видимо, присутствием в радиусах перистома относительно слабо связанных между собой мелких перистомальных пластинок, которые в процессах захоронения и выветривания сравнительно легко рассыпались.

В связи с рассмотрением перистома необходимо остановиться еще и на зубах, хотя они, собственно, и не относятся к перистома. Зубы известны пока только у рассматриваемого экземпляра (т. е. у голотипа *B. eichwaldi*).

Сохранились достоверные остатки четырех зубов. Два из них занимают свое первоначальное положение и приурочены к интеррадиусам 3 и 4; два остальных сдвинуты со своих мест и занимают поперечное (в отношении их первоначального расположения) положение и лежат под субинтеррадиальными (и другими соседними) пластинками в интеррадиусах 2 и 5. Возможно, что плохо обнажающаяся поврежденная пластинка, лежащая под радиальной пластинкой радиуса II, представляет собой остаток пятого зуба.

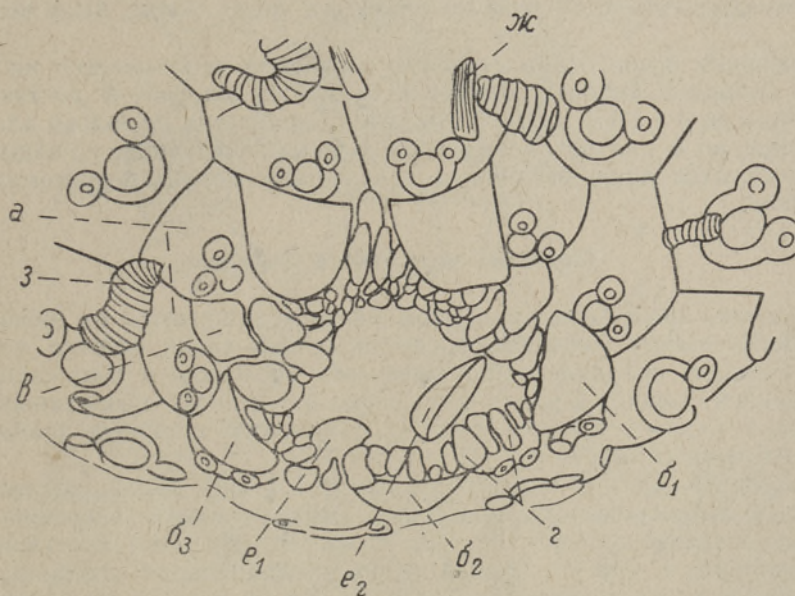


Рис. 15. Вид на открытую ротовую полость экземпляра № 1 *Bothriocidaris eichwaldi* n. sp., $\times 14$. а — первичные амбулакральные пластинки A IVb и A Va; б₁—б₃ — радиальные перистомальные пластинки A II, A III и A IV; в — интеррадиальная пластинка IA 4; з — парные субинтеррадиальные пластинки IA 2; е₁ — кончик зуба IA 3; е₂ — смещенный с места зуб IA 2; з — амбулакральная ножка; ж — игла.

Рисунок выполнен по фотографии (см. табл. V, фиг. 2).

Лучше всего обнажается в настоящее время зуб интеррадиуса 2, у которого видны две боковые поверхности (рис. 14, рис. 15, е; табл. V, фиг. 2). Он представляет собой удлиненное образование, ограниченное с двух сторон практически плоскими, гладкими гранями, образующими угол в 90°. Длина зуба равна 1,05 мм, максимальная ширина его — 0,40 мм. Проксимальный конец зуба — острый, дистальный, возможно, — килевидный. Зуб интеррадиуса 3 выступает из-под субинтеррадиальных пластинок, с которыми находится в непосредственном контакте (охарактеризованная выше крупная конусовидная пластинка данного интерра-

диуса выпала) (рис. 12, 15, е; табл. V, фиг. 1 и 2). Судя по расположению и ориентировке, рассматриваемый зуб имеет непосредственный контакт и с интеррадиальной пластинкой. Сам зуб несколько поврежден, но имеет такие же гладкие грани, как и предыдущий. Бросается в глаза очень острый проксимальный кончик зуба (что может быть обусловлено повреждением) и треугольное его сечение. Вопрос о том, имеет ли зуб на всем своем протяжении треугольное сечение, к сожалению, пока еще остается открытым. Оба этих зуба, как и большинство перистомальных пластинок, сложены коричневатым кальцитом. Остальные остатки зубов сохранились столь плохо, что на них нет смысла останавливаться. Необходимо лишь сказать, что все зубы лежат изолированно: никаких следов челюстей у данного экземпляра не обнаружено.

Вернемся к собственно перистому. Имея в виду наличие у нижних (первичных) амбулакальных пластинок специальных граней для контакта с радиальными и интеррадиальными пластинками, следует предположить, что последние образовали неподвижную, более или менее твердо связанную с короной часть перистоста. Все остальные пластинки перистоста, насколько об этом можно судить по их форме, были подвижными.

Описанная выше схема строения перистоста основывается на голотипе *B. eichwaldi*. Однако, как можно судить по голотипу *B. parvus* и экземплярам № 3 и 17 *B. pahlani*, эта схема характерна не только для данного вида, но и для ботрицидариса в целом. Вариации, по-видимому, ограничиваются лишь различным количеством мелких перистомальных пластинок.

Строение челюстного аппарата

Сведения, приводимые в данном разделе, опираются на экземпляр № 3 *Bothriocidaris eichwaldi*, представляющий собой остатки ротовой части панциря, придавленной к плоскости наслоения и обнажающейся с внутренней стороны. У этого экземпляра в результате кропотливой препарировки удалось вскрыть остатки челюстного аппарата (табл. III, фиг. 1—4; рис. 16 и 17).

У рассматриваемого экземпляра (табл. III, фиг. 1) сохранились все первичные амбулакральные пластинки, амбулакральные пластинки второго венца амбулакров Ib, IVb, Va, Vb, нижние (первые) пластинки интерамбулакров 1, 2, 3 и 4, вторая интерамбулакральная пластинка IA 4 и различные части челюстного аппарата. Кроме того, сохранились еще перистомальные пластинки, но из них видны лишь некоторые. Относительная величина первичных амбулакальных пластинок позволяет по правилу Ловена легко определить ориентацию панциря (рис. 16).

Остатки челюстного аппарата приурочены в основном к округлому околоротовому углублению, ограниченному резким перегибом внутренних поверхностей очень прочно связанных друг с другом первичных амбулакальных пластинок. Диаметр околоротового углубления составляет 4,5—5 мм, глубина — 2—3 мм. В центральной части дна околоротового углубления возвышается своеобразное конусовидное образование диаметром около 1,5 мм. Это образование сложено темно-коричневым кальцитом и разделено нечеткими радиальными бороздами на пять основных интеррадиально расположенных двойных секторов. Из-за плохой сохранности центрального образования, о его строении трудно получить полное представление. По-видимому, оно состоит из плотно прижатых друг к другу (в процессе захоронения и диагенеза) отдельных подвижных частей.

Интеррадиальные секторы центрального образования на периферии опираются на особые, относительно сложные элементы челюстного аппарата, которые мы будем условно называть челюстями. Челюсти являются парными элементами, причем каждая половина их связана с соответствующими полусекторами центрального образования. Каждой паре челюстей, таким образом, соответствует полный сектор центрального образования.

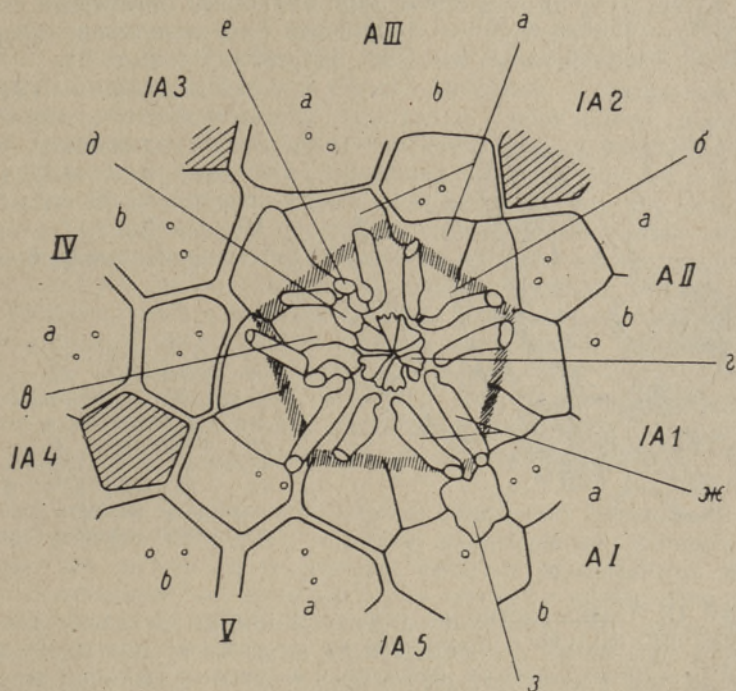


Рис. 16. Схема внутренней околоротовой части панциря экземпляра № 3 *Bothriocidaris eichwaldi* n. sp., $\times 6,8$. *a* — первичные амбулаторные пластинки; *b* — перистомальное углубление; *v* — радиальная пластинка перистома; *z* — центральное образование челюстного аппарата; *d* — пластина челюсти; *e* — крючок челюсти; *ж* — палочки; *з* — дистальная пластинка. Рисунок выполнен по фотографии (см. табл. III, фиг. 2).

Каждая челюсть состоит из двух неподвижно слитых частей — из проксимальной пластины и из дистального «крючка». Пластины челюстей (рис. 16, *d*, 17, *b*) обнажаются в общем плохо. Из них доступны наблюдению лишь правая (при виде изнутри панциря) пластина челюсти IA 3 и соседняя с ней левая пластина челюсти IA 4, причем и та, и другая обнажены лишь с внешней (в отношении челюстей) стороны. Пластины челюстей в проксимальной части контактируют посредством сложного шва с центральным образованием, а проксимальным своим концом опираются на пластинку (рис. 17, *d*), сущность которой нам неясна. Возможно, что она представляет собой субинтеррадиальную или какую-либо другую, тесно примыкающую к последней пластинку перистома. Контакт пластин челюстей с рассматриваемыми пластинками может оказаться не случайным, так как наблюдается у обеих обнаженных челюстей (IA 3 и IA 4). Длина пластин около 0,9 мм, высота около 0,4 мм.

Дистальные части крыльев — «крючки» (рис. 16, *e*; 17, *в*) представляют собой дугообразные элементы, оканчивающиеся расширенными овальными площадками, контактирующими со следующими частями челюстного аппарата. Площадки эти имеют больший диаметр в 0,6 мм и меньший в 0,4 мм и находятся в плоскостях, перпендикулярных плоскостям симметрии челюстей. У описываемого экземпляра сохранились все пять пар в той или иной мере обнаженных крючков. Крючки расположены интеррадиально и так, что они в каждой паре обращены вогнутыми сторонами друг к другу, образуя в общей сложности пять полуколец с округлыми отверстиями диаметром 0,4 мм (рис. 16; табл. III, фиг. 2).

Следующими элементами челюстного аппарата являются удлиненные, стержневидные пластины, называемые здесь палочками (рис. 16, *ж*, 17, *г*). Палочки расположены попарно, их общее



Рис. 17. Схематическое изображение челюстного аппарата экземпляра № 3 *Bothriocidaris eichwaldi* n. sp., $\times 23$. *а* — центральное образование; *б* — пластина челюсти; *в* — крючок челюсти; *г* — палочка; *е* — радиальная пластинка (A IV); *д* — интеррадиальная пластинка (?) перистома.

количество 10. Большинство из них сохранилось неполностью, причем отсутствуют или сильно повреждены их дистальные части. Лучше всего сохранились вторая палочка радиуса I и первая палочка радиуса V. Длина этих палочек равна 1,7 мм. Сечение палочек у проксимального конца, в соответствии с контуром площадки крючка, овальное. В дистальном направлении сечение постепенно округляется и достигает у дистального конца диаметра 0,3—0,4 мм. У дистального конца второй палочки AI наблюдается довольно резкий перегиб, вследствие чего плоскости обоих концов палочки образуют между собой угол, не меньше чем в 45°. Такие дистальные перегибы имели, по-видимому, и все остальные палочки, концы которых в настоящее время сломаны (неясные следы перегиба наблюдается и у одной палочки AV).

Все палочки, за исключением палочек радиуса IV, своими проксимальными концами плотно соединяются с крючками. Такая связь позволяет предполагать, что при жизни животного палочки были, по всей вероятности, соединены с крыльями неподвижно. Дистальные концы большинства палочек, как уже было сказано выше, сломаны. Эти сломанные концы опираются на бровку околоротового углубления в различных местах. Соответствующие контакты, очевидно, случайные и объясняются условиями захоронения и сохранения данного экземпляра. Это подтверждается, кстати, отсутствием на внутренней поверхности первичных амбулакральных пластинок в районе перегиба каких-либо следов прикрепления как самих палочек, так и возможных мускулов. Все это заставляет полагать, что палочки не являлись наиболее периферическими частями челюстного аппарата, а были связаны еще какими-то особыми элементами того же сооружения. Остатки таких элементов действительно

сохранились в радиусе I в виде одиночной прямоугольной пластинки с разветвленным проксимальным концом (рис. 16, з; табл. III, фиг. 1, 2). Эту пластинку мы будем в дальнейшем условно называть дистальной пластинкой.

Дистальная пластинка плотно прижата к амбулакральным пластинкам на месте перекрещивания их швов, т. е. на осевой линии амбулакального поля. Наблюдаемое положение, однако, по всей вероятности, не совсем первичное: относительно оси симметрии амбулакра, а также относительно концов палочек она несколько сдвинута влево (в сторону IA 5). Этот сдвиг был небольшим, так как не вызвал полного разрыва между дистальной пластинкой и концами палочек — последние и сейчас еще местами связаны с краем пластинки посредством известкового вещества. Дистальная пластинка чрезвычайно тонкая (порядка 0,05 мм), имеет длину в 1,1 мм и ширину у проксимального края в 1,1, а у дистального в 0,7 мм. Края пластинки несколько повреждены, но, по всей вероятности, все же правильно передают первичное очертание пластинки. В середине проксимального края имеется неглубокий вырез, разделяющий этот край на две равные части, соответствующие концам двух палочек. Проксимальный и дистальный края пластинки, а также концы палочек окрашены в относительно темный цвет. Такое окрашивание, по-видимому, не случайное; по всей вероятности, эти части известкового скелета были непосредственно связаны с лигаментами или мускулами.

Тесная связь сохранившейся дистальной пластинки с палочками позволяет предполагать, что аналогичные пластинки имелись и в других радиусах панциря.

Из изложенного видно, что палочки соединяют челюсти с дистальными пластинками. Поскольку челюсти расположены интеррадиально, дистальные же пластинки радиально, палочки оказываются образованиями, соединяющими интеррадиальные элементы челюстного аппарата ботриоцидариса с его радиальными элементами. Это осуществляется таким образом, что от каждой пары крыльев к периферии отходят две палочки, которые ведут к двум различным (соседним) дистальным пластинкам.

Хорошая сохранность описанного материала позволяет остановиться на вопросах реконструкции и сравнения челюстного аппарата ботриоцидариса с таковым у других морских ежей. При реконструкции челюстного аппарата ботриоцидариса мы сталкиваемся, однако, с рядом трудностей, связанных прежде всего с отсутствием или необнаженностью у рассматриваемого экземпляра образований, аналогичных зубам экземпляра № 1. Мы можем лишь предполагать, что зубы были непосредственно связаны с челюстями (или, вернее, с образованиями, называемыми нами челюстями), но твердой уверенности в этом у нас нет, так как остаются неясными и сущность, и функциональное значение так называемого центрального образования.

Правильное округло-пятиугольное очертание околоротового углубления и тесный контакт между первичными амбулакральными пластинками у экземпляра № 3 говорят о том, что ротовое поле было целиком захоронено в весьма благоприятных и спокойных условиях. Незначительные разрывы, заполненные вторичным кальцитом, наблюдаются лишь между рядами пластинок A IIIa и A IIIb, A IVa и A IVb, AVa и A Vb, т. е. в пределах отдельных амбулакров левой (при виде изнутри панциря) стороны. То, что эти разрывы приурочены к радиусам, вполне понятно, так как соседние первичные амбулакральные пластинки, принадлежащие различным амбулакрам, образуют естественные пары и связаны друг с другом куда прочнее, чем соседние пластинки одного и того же амбу-

лакра (см. табл. III, фиг. 1—4). Наблюдаемые незначительные разрывы между пластинками правой стороны короны, по-видимому, связаны с описанными ниже нарушениями радиальной симметрии в расположении отдельных частей челюстного аппарата в пределах околоротового углубления. Последние приурочены также к левой половине панциря.

Правильное радиально-симметричное расположение палочек радиусов I, II и V (отчасти также A III) позволяет заключить, что их радиальное и параллельное друг к другу расположение является первичным. В этом отношении сдвинуты со своих мест в первую очередь палочки радиуса IV, которые потеряли свою прочную связь с соответствующими им крыльями интеррадиусов 3 и 4. Последние также имеют резко нарушенное относительное расположение, будучи как бы выдавлены. Вследствие давления (изнутри) соседние крылья интеррадиусов 3 и 4 отодвинуты друг от друга и по сравнению с другими крыльями приподняты. В результате таких сдвижек и получился разрыв между крючками и концами палочек радиуса IV. Необходимо отметить, что дистальные концы этих палочек сохраняли (они теперь сломаны) при этом «нормальное», т. е. аналогичное другим палочкам, расположение. Это показывает, что сила, обусловившая описанные нарушения на правой половине панциря, была направлена снизу вверх под некоторым углом.

Указанный сдвиг челюстного аппарата незначителен и, по существу, он не нарушил общее расположение его отдельных элементов относительно друг друга. Единственно существенным мог быть лишь общий сдвиг аппарата по вертикали, т. е. возможное его вдавливание в глубину околоротового углубления. Вопрос о величине такого сдвига остается, однако, открытым. Лишь с некоторой долей вероятности мы вправе предполагать, что палочки челюстного аппарата могли иметь при жизни животного более или менее горизонтальное расположение. Этим более просто объясняются некоторые положения, в частности наличие плотного центрального образования и необычное расположение челюстей в сохранившемся виде.

Сравнение челюстного аппарата ботриоцидариса и других морских ежей

Все современные морские ежи, за исключением представителей *Cassiduloida*, *Spatangoida* и некоторых *Holactypoida*, имеют характерный для них челюстной аппарат — аристотелев фонарь. Это обычно вертикальное, конусовидное, обращенное вершиной вниз сложное сооружение, состоящее из 40 скелетных элементов: из пяти скобок и пяти двойных дужек, расположенных радиально, и из пяти двойных пирамидок, пяти пар эпифизов и пяти зубов, расположенных интеррадиально. Весьма поразительно, что эти элементы, как и фонарь в целом, в процессе эволюции морских ежей от палеозоя до наших дней изменились крайне мало. Этот факт неоднократно подчеркивался исследователями (см., напр., Jackson, 1912, стр. 182; Regnéll, 1956, стр. 177). При этом важное таксономическое значение они приписывали таким признакам, как характеру зубов, узким или широким эпифизам, наличию или отсутствию углублений на вершине пирамидок, характеру *foramen magnum*'а (глубокий или низкий), наличию или отсутствию дужек и др. (Jackson, 1912, стр. 177; см. также Regnéll, 1956, стр. 170—171).

Из древнепалеозойских морских ежей аристотелев фонарь известен только у немногих форм. Из 11 известных до сих пор (кроме *Bothriocidar*) додевонских родов (*Myriastiches*, *Wrightia*, *Koninckocidar*,

? *Leptocentrus*, *Echinocystis*, *Palaeodiscus*, *Aulechinus*, *Ectinechinus*, *Gotlandechinus*, *Silurocidaris*, *Lanternarius*) остатки аристотелева фонаря известны лишь у *Palaeodiscus* (Sollas, 1899; Hawkins and Hampton, 1927; Mac Bride and Spencer, 1938), *Leptocentrus*? (Jackson, 1912), *Aulechinus* (Mac Bride and Spencer, 1938), *Ectinechinus* (Mac Bride and Spencer, 1938) и *Lanternarius* (Regnéll, 1956). Фонари у *Leptocentrus* и *Lanternarius*, насколько можно судить по известным их остаткам, были относительно крупными сооружениями, по существу мало отличающимися от фонарей верхнепалеозойских и современных правильных морских ежей.

У трех остальных родов фонарь, однако, имеет несколько иной характер — он весьма низкий и небольшой. У нижнепалеозойского *Palaeodiscus* были развиты все основные элементы челюстного аппарата (пирамидки, зубы, скобки, дужки, а также, по-видимому, эпифизы), а у верхнеордовикских *Aulechinus* и *Ectinechinus* — лишь пирамидки и зубы (Mac Bride and Spencer, 1938). У *Aulechinus* (рис. 18) пирамидки тонкие, удлиненные, с хорошо развитыми зубными желобками в адоральной части. Зубы широкие, пластинчатые. Они приспособлены, по-видимому, не для размельчения, а только для собирания пищи. Строение челюстного аппарата *Ectinechinus* аналогично строению его у *Aulechinus*.

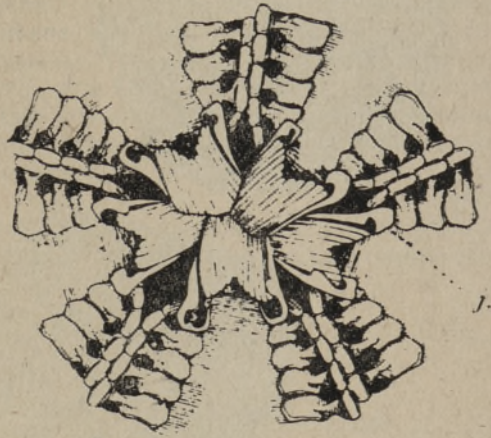


Рис. 18. Внутренний вид аристотелева фонаря *Aulechinus*, $\times 5$ (по Mac Bride and Spencer, 1938, рис. II A). j — пирамидки,

По своему общему характеру челюстной аппарат ботриоцидариса имеет мало общего с указанным выше типами аристотелева фонаря. Мало того, на основании имеющихся сведений даже трудно сравнивать его отдельные элементы с элементами аристотелева фонаря. У последнего отдельные элементы наложены друг на друга в определенном порядке, начиная с внешних (или внизу расположенных) пирамидок, за которыми следуют зубы, эпифизы, скобки и дужки. У ботриоцидариса же элементы челюстного аппарата расположены не друг над другом, а в более или менее одной плоскости (ото рта к периферии). В этом отношении челюстной аппарат ботриоцидариса обнаруживает поразительное сходство с личиночными спикулами фонаря у метаморфизирующего плютеуса современных морских ежей. Изучением онтогенеза *Echinus* установлено (Devanesen, 1922; Gordon, 1926), что у плютеуса в процессе развития более или менее одновременно появляются зачатки зубов, пирамидок, эпифизов и скобок, причем они имеют определенное расположение (рис. 19).

Зачатки зубов и пирамидок расположены интеррадиально, а появляющиеся вслед за ними зачатки эпифизов и скобок — радиально. На ранних стадиях плютеуса (Gordon, 1926, рис. 14) последние элементы образуют как бы обособленные группы спикул, которые впоследствии сливаются с группами интеррадиальных элементов. Зачатки дужек у плютеуса отсутствуют, они появляются лишь в послеличиночной стадии животного. Необходимо отметить, что после метаморфоза зачатки ча-

стей фонаря представлены пластинками, расположенными уже друг над другом, как и в зрелых фонарях.

Сравнение челюстного аппарата ботриоцидариса с примитивным фонарем типа *Aulechinus*, а особенно с характером расположения личиночных спикул в фонаре *Echinus*, позволяет наметить аналогию его составных частей с таковыми аристотелева фонаря.

Челюсти ботриоцидариса с полным правом можно сравнить с пирамидками аристотелева фонаря. В пользу этого говорят их интеррадиальное расположение, относительно сложное строение и вероятная непосредственная связь с зубами. Связанные с крючками челюстей палочки, по-видимому, аналогичны эпифизам, а дистальные пластинки — скобкам аристотелева фонаря. Элементы, аналогичные дужкам, у ботриоцидариса, по всей вероятности, отсутствовали. Все указанные элементы челюстного аппарата ботриоцидариса по своему строению и, за исключением, возможно, челюстей, по функциональному значению довольно резко отличаются от соответствующих частей настоящего аристотелева фонаря.

Наиболее загадочным элементом челюстного аппарата ботриоцидариса является, как уже отмечалось, его центральное конусовидное обра-

ТАБЛИЦА I

- Фиг. 1—5. *Bothriocidaris pahleni* Schm. 1 — экземпляр № 7 (Ec 1065) сбоку, $\times 3$; 2 — апикальное поле того же экземпляра, $\times 3,5$; 3 — экземпляр № 5 сбоку, $\times 3$; 4 — апикальное поле экземпляра № 8 (Ec 1070), $\times 3$; 5 — апикальное поле экземпляра № 7 (Ec 1065), $\times 3,5$.
Фиг. 6—9. *Bothriocidaris eichwaldi* n. sp. 6 — экземпляр № 1 (Ec 1223, голотип) сбоку, $\times 3$; 7 — оральная сторона экземпляра № 2 (Ec 1224), $\times 3,5$; 8 — тот же экземпляр сбоку; 9 — экземпляр № 4 (Ec 1226) сбоку, $\times 3,5$.

ТАБЛИЦА II

- Фиг. 1, 2. *Bothriocidaris pahleni* Schm. 1 — апикальное поле экземпляра № 16 (Ec 1071), $\times 11$; 2 — то же экземпляра № 7 (Ec 1065), $\times 11$.
Фиг. 3, 4. *Bothriocidaris parvus* n. sp., голотип (Ec 1227), 3 — апикальная сторона панциря, $\times 6,2$; 4 — оральная сторона панциря, $\times 6,2$.

ТАБЛИЦА III

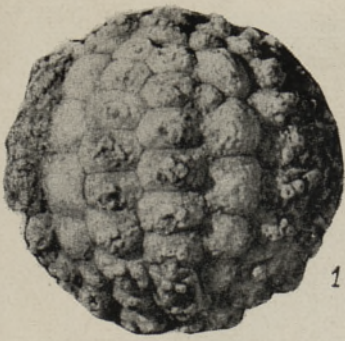
- Фиг. 1—4. *Bothriocidaris eichwaldi* n. sp., экземпляр № 3 (Ec 1225). Адоральная часть панциря с внутренней стороны; видно перистомальное углубление с сохранившимися остатками челюстного аппарата. 1 — общий вид сверху, $\times 3,5$; 2 — перистомальное углубление сверху, $\times 6,8$ (побелено хлористым аммонием); 3—4 — перистомальное углубление при виде под углом, $\times 7,8$.
Фиг. 5. *Bothriocidaris parvus* n. sp., адоральная часть панциря голотипа, $\times 14$.

ТАБЛИЦА IV

- Фиг. 1, 2. *Bothriocidaris eichwaldi* n. sp., экземпляр № 1 (голотип). Адоральная часть панциря сбоку по углом, $\times 9$. 1 — вид на амбулак A-III (объяснения пластинок см. на рис. 11); 2 — вид на амбулак A V; хорошо видны иглы и амбулакральные ножки пластинок A V (в середине) и A I (справа).

ТАБЛИЦА V

- Фиг. 1—2. *Bothriocidaris eichwaldi* n. sp., экземпляр № 1 (голотип). 1 — ротовое поле снизу, $\times 10$ (см. рис. 12); 2 — вид на открытую ротовую полость, где виден смещенный с места зуб IA 2, $\times 14$ (см. рис. 15).



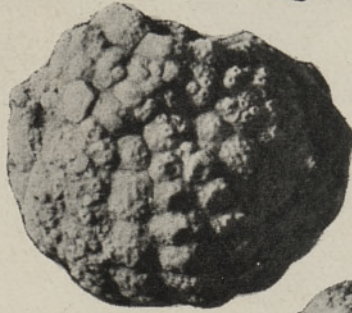
1



2



3



4



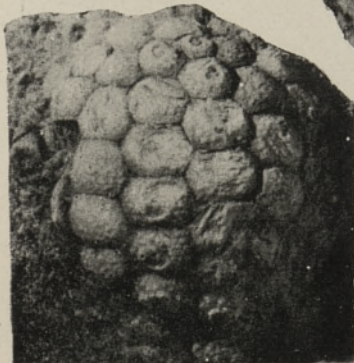
6



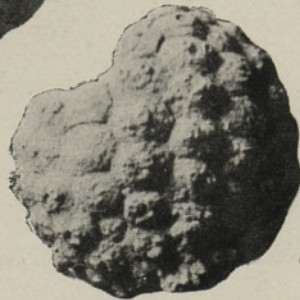
5



7



9



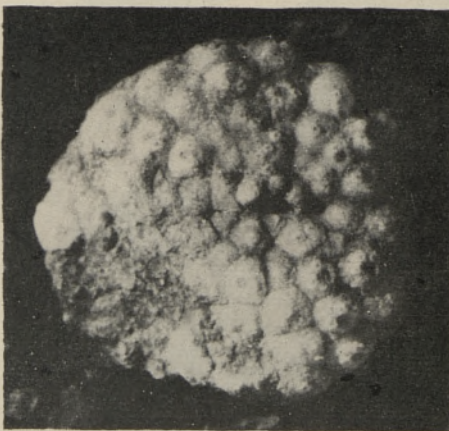
8



1



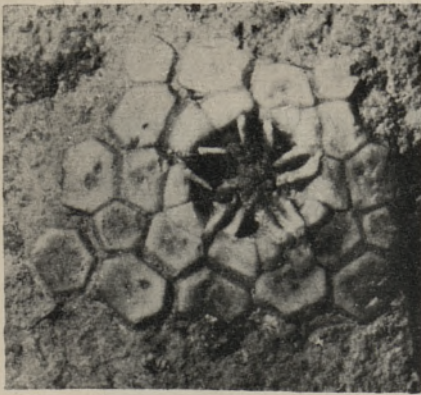
2



3



4



1



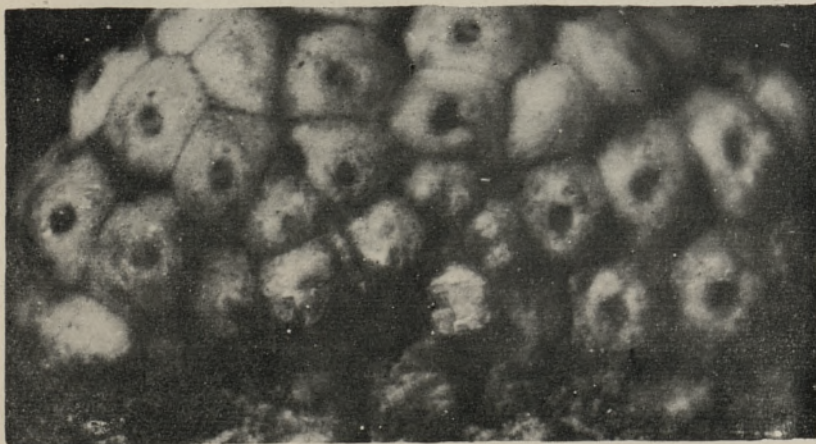
2



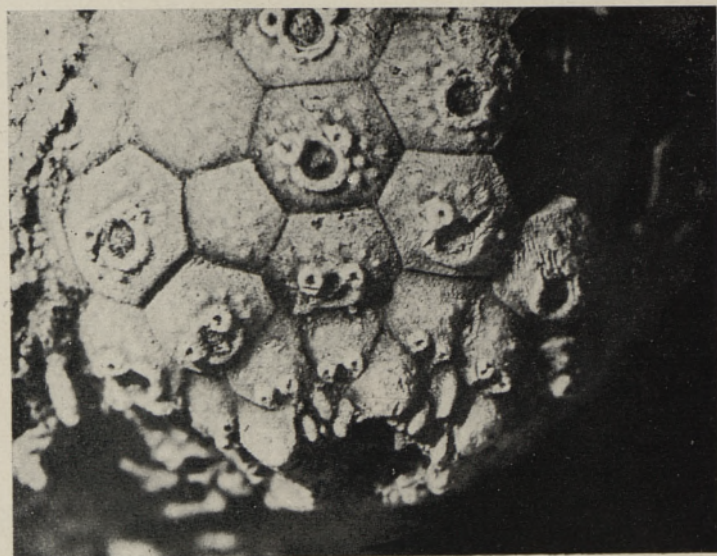
3



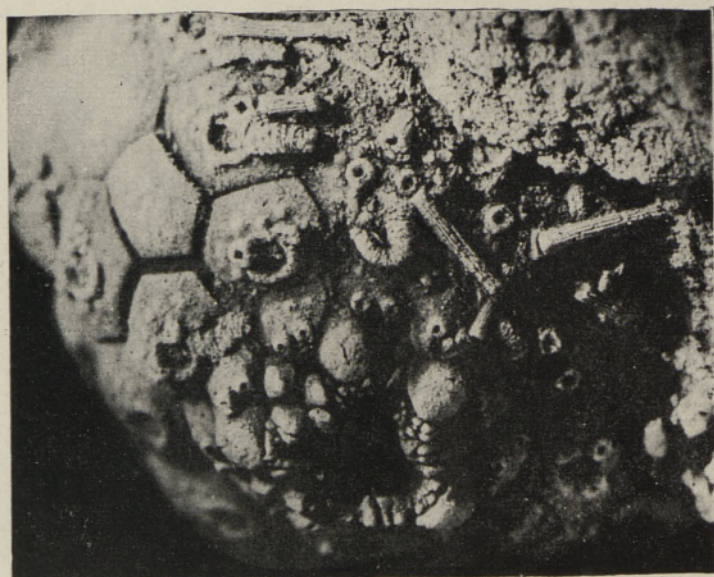
4



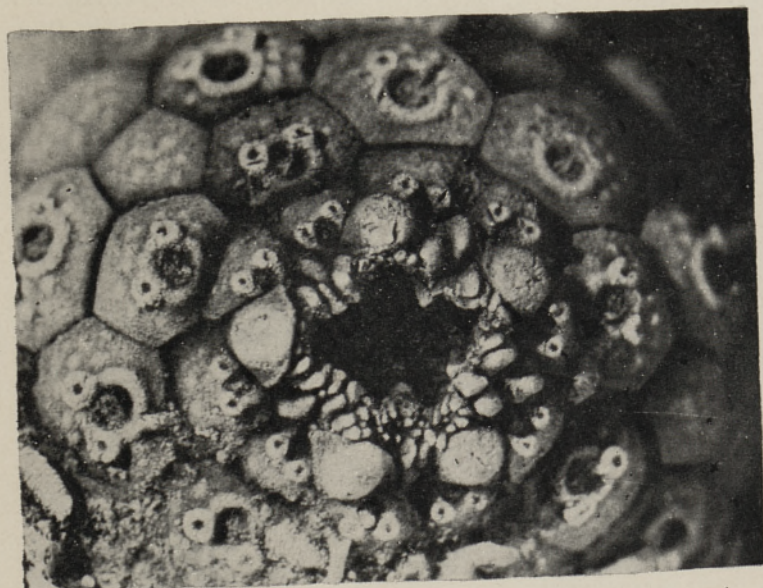
5



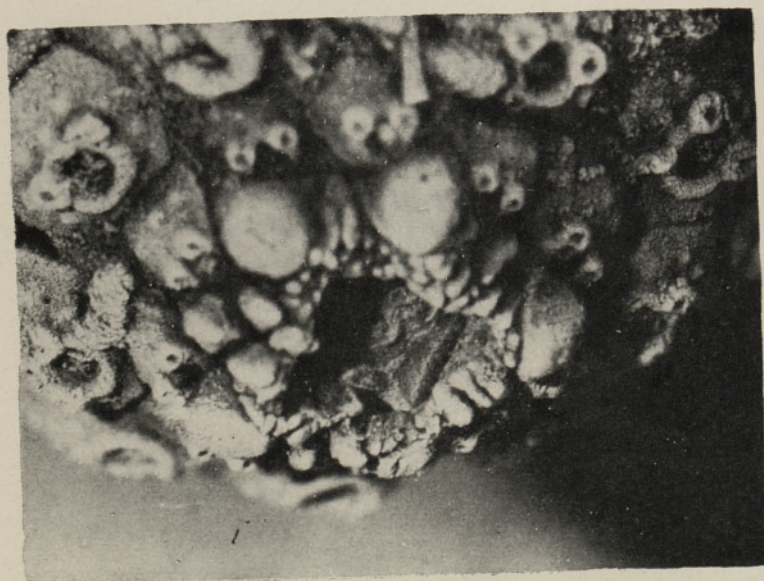
1



2



1



2

зование. По расположению (в центре околоротового углубления), характеру (как бы ламеллярное строение, темно-коричневый цвет) и тесной связи с челюстями можно полагать, что оно представляет собой, возможно, прижатые друг к другу верхние (дистальные) концы зубов, не сохранившиеся у голотипа *B. eichwaldi*. Такое предположение, однако, требует дальнейшего подтверждения путем выявления деталей строения челюстей и их отношения к основным частям зубов, в настоящее время у экземпляра № 3 не вскрытых.



Рис. 19. Расположение личиночных спикул аристотелева фонаря у метаморфизирующего плутеуса *Echinus miliaris* (по Devanesen, 1922). F. C. — первичный конус зуба; L, C. P. — ламеллы зуба; R. A. — спикула полупирамидки (челюсти); R. E. — спикула эпифиза; R. R. — спикула скобки; OE — глотка; SH. — скорлупа; SP. — игла; D — диск амбулакральной ножки.

Несмотря на неполноту имеющихся данных о строении челюстей ботриоцидариса, можно сказать, что они резко отличаются от пирамидок как собственно аристотелева фонаря, так и его упрощенных разновидностей (типа *Aulechinus*). Поскольку это касается и других элементов челюстного аппарата, мы, по-видимому, вправе говорить на примере ботриоцидариса об особом типе челюстного аппарата морских ежей, обнаруживающем значительное сходство с зачатками аристотелева фонаря современного типа лишь на самых ранних стадиях онтогенетического развития последнего. Это указывает на древность челюстного аппарата ботриоцидариса по сравнению с другими известными типами челюстного аппарата морских ежей, в том числе и их верхнеордовикских представителей типа *Aulechinus*. Небезынтересно отметить, что у последних аристотелев фонарь не только прост, но и весьма примитивен, что выражается в крайнем сходстве его челюстей с амбулакральными черенками (ambulacral hafts). Это сходство настолько значительно, что

дало Э. Макбрайду и В. Спенсеру повод заключить, что челюсти морских ежей являются амбулакральными черенками, не прикрепленными к своим пластинкам (blades) (Mac Bride and Spencer, 1938). У более древнего же ботриоцидариса, как мы видим, челюсти уже настолько дифференцированы, что говорить об их гомологичности с какими-либо пластинками короны или перистомы на основании имеющихся данных не приходится. Это наводит на мысль, что возникновение и развитие челюстного аппарата у Bothriocidaroida и у древнепалеозойских «черепитчатых» морских ежей происходило самостоятельно, независимо друг от друга. При этом не исключена возможность, что у первой группы элементы этого аппарата развивались из перистомальных пластинок.

О филогенетическом значении ботриоцидариса

Первые исследователи ботриоцидариса (Eichwald, 1860; Schmidt, 1874; Jaekel, 1895), относя его безоговорочно к морским ежам, не затрагивали вопроса о его филогенетических соотношениях с другими представителями этого класса. Первым по этому поводу высказался А. Агассиз (Agassiz, 1881), который считал ботриоцидариса наиболее «эмбриональным» из всех эхиноид. Э. Геккель (Jaekel, 1896, стр. 484), однако, осторожно отмечает, что хотя строение панциря ботриоцидариса, с одной стороны, действительно очень примитивное, но с другой — специализированное, и поэтому его можно использовать для филогенетических построений только с осторожностью.

Р. Джексон (1896, 1912) рассматривает ботриоцидариса в качестве самого примитивного представителя морских ежей, «по строению приближающегося к тому, которого можно рассматривать как предковый, первичный корешок этой группы» (Jackson, 1929, стр. 510). Он считал, по его собственным словам, ботриоцидариса «центральной фигурой», на которой основал свою классификацию морских ежей. Согласно филогенетической классификации ежей, данной Джексоном, от Bothriocidaroida получили начало по очереди отряды Cidaroida, Plesiocidaroida, Echinocystoida (*Palaeodiscus*, *Echinocystis*) и Perischoechinoidea.

Весьма оригинальное, но не выдерживающее критики мнение о ботриоцидарисе было высказано П. Тьери (Thiery, 1925), который принимал его за молодого *Palaeechinus* (см. Mortensen, 1928, стр. 104).

Н. Н. Яковлев (Yakowlew, 1923), после изучения четырех экземпляров ботриоцидариса, приходит к заключению, что он не может являться родоначальной формой морских ежей. Следуя О. Иекелю, он принимает ботриоцидариса за специализированного морского ежа, причем считает его особой, независимой от других ежей филогенетической ветвью, получившей начало от двупоровых цистоидей типа *Proteroblastus* и *Protocritines*. Остальные морские ежи развивались по линии, представленной родами *Echinocystis* и *Palaeodiscus*. М. Д. Федотов (Fedotov, 1928, стр. 53) также рассматривает ботриоцидариса в качестве слепой, специализированной ветви морских ежей.

Мысли о близости ботриоцидариса к цистоидеям, впервые высказанные Н. Н. Яковлевым, получили дальнейшее развитие в последующих работах Т. Мортенсена (Mortensen, 1928, 1930, 1935, 1948). В первых из указанных работ он неоднократно подчеркивает, что отряд Bothriocidaroida может быть вообще отнесен не к классу Echinoidea, а к классу Cystoidea. В 1935 г. он предлагает для ботриоцидариса специальный подкласс Pseudoechinoidea, противопоставляя его остальным, настоящим морским ежам (Echinoidea Vera), а в 1948 г. окончательно заключает,

что ботриоцидарис не имеет никакого генетического отношения к настоящим морским ежам. Наиболее детально Т. Мортенсен разбирает вопрос о филогенетическом значении ботриоцидариса в статье 1930 года, где этому вопросу посвящено 27 страниц. Основные аргументы Мортенсена сводятся к следующему.

1. Амбулакры ботриоцидариса напоминают таковые у молодых морских ежей, но трудно представить себе процесс миграции радиального водяного канала внутрь панциря с толстыми пластинками.

2. Амбулакральные ножки ботриоцидариса могут быть истолкованы и как папулы (*papulae*), а амбулакральные поры — как диплопоры особого типа.

3. Характерное для морских ежей строение первичных (адоральных) амбулакральных пластинок по правилу Ловена могло возникнуть самостоятельно также у *Cystoidea Diploporita*.

4. Отсутствует доказательство того, является ли у морских ежей первичным моносерийный или неправильно-многопластинчатый интерамбулак.

5. Иглы развивались самостоятельно у различных ветвей иглокожих — у морских ежей, морских звезд и змеехвосток; таким же образом они могли возникнуть и у цистоидей.

6. Радиальное расположение мадрепорита у ботриоцидариса не согласуется с его предполагаемым эхиноидным характером и предполагаемым расположением в филогенетической схеме морских ежей.

7. У ботриоцидариса нет генитальных пор, а следовательно генитальные пластинки у него достоверно не установлены.

8. Отсутствует доказательство наличия у ботриоцидариса зубного аппарата.

9. Перистомальный край короны ботриоцидариса резко отличается от этого края у морских ежей.

10. Превращение толстых пластинок панциря ботриоцидариса в течение ордовика и силура в тонкие черепитчатые пластинки наиболее древних из известных морских ежей представляется крайне невероятным.

Первая же статья Т. Мортенсена (*Mortensen, 1928*) о ботриоцидарисе вызвала резкую критику со стороны защитников его эхиноидного характера, которые выступили с соответствующими специальными статьями (*Jackson, 1929; Hawkins, 1929, 1931; Vather, 1931*).

Р. Джексон (*Jackson, 1929, стр. 507—510*) сводит основные положения о ботриоцидарисе к следующему.

1. Фонарь неизвестен, но, возможно, существовал.

2. Пластинки, принятые ранее за зубы, могут быть условно рассмотрены как перистомальные.

3. Определенный порядок первичных амбулакральных пластинок, характерный для ботриоцидариса, существует у молодых правильных и у молодых и взрослых неправильных морских ежей; у других иглокожих ничего подобного не известно.

4. Два венца амбулакральных пластинок на перистоме ботриоцидариса сравнимы с этими пластинками у молодых *Eucidaris* и *Phormosa*.

5. Строение третьего (базикоронального по Джексону) венца короны ботриоцидариса характерно для всех молодых морских ежей и для молодых и взрослых особей многих групп.

6. Радиальный водяной канал находится у ботриоцидариса внутри панциря; у *Pelmatozoa* и *Asterozoa*, однако, он находится на внешней поверхности амбулакральных пластинок.

7. Амбулакральные пластинки ботриоцидариса высокие (как у молодых правильных ежей), шестиугольные (как у молодого *Goniocidaris*

и у *Cystechinus*), амбулакральные поры расположены почти в вертикальных рядах (как у молодого *Goniocidaris*).

8. Молодые амбулакральные пластинки располагаются у адорального края глазных пластинок, как у всех эхиноид.

9. Моносерийный характер интерамбулакра ботриоцидариса выражается в единичной пластинке у адорального края короны, [как у всех известных морских ежей; в качестве конвергенции это явление встречается у некоторых диплопоровых цистоидей (*Estonocystis*, *Proteroblastus*)].

10. Молодые интерамбулакральные пластинки имеют расположение, аналогичное их типичному расположению у правильных морских ежей.

11. Панцирь ботриоцидариса, как и у всех морских ежей, снабжен бугорками, сочленовными иглами и амбулакральными ножками; у *Pelmatozoa* они неизвестны.

12. Глазные пластинки крупные, генитальные очень мелкие, как у очень молодого *Echinus microtuberculatus*.

13. Крупные глазные пластинки либо отделены друг от друга генитальными пластинками (как обычно у морских ежей), либо образуют замкнутый венец (как у редких регрессивных форм современных морских ежей).

Глазные пластинки находятся в контакте с адапикальными краями амбулакров и интерамбулакров, как у всех эхиноид.

14. Генитальные пластинки мелкие; отсутствие мадрепор и генитальных пор в генитальных пластинках вызывает некоторое сомнение в правильности идентификации последних.

15. Мадрепоры находятся у ботриоцидариса, видимо, на радиальной пластинке; это не типично ни для какого другого морского ежа и иглокожего.

16. Глазные и генитальные пластинки ботриоцидариса образуют замкнутый венец и контактируют адапикально с перипроктом; этот признак характерен и для палеозойских ежей, и для тех более поздних правильных ежей, у которых все глазные пластинки являются вложенными (*insert*).

17. Перипрокт ботриоцидариса сложен мелкими пластинками, сравнимыми с таковыми у молодого *Eucidaris*, и является типично эхиноидным.

18. Ботриоцидарис в течение всей своей жизни был свободноподвижным, как и остальные морские ежи; с другой стороны, все цистоидеи, как и все другие *Pelmatozoa*, были прикрепленными по меньшей мере в юной стадии индивидуального развития.

X. Хокинс (Hawkins, 1929) на нескольких страницах рассматривает вопросы строения панциря ботриоцидариса и, суммируя, подчеркивает типичный эхиноидный характер его амбулакров и наличие игл на интерамбулакрах. Он заявляет, что ботриоцидарис останется для него и впредь представителем такого примитивного типа морских ежей, от которого могли произойти все более поздние формы.

В другой статье тот же автор (Hawkins, 1931) делает упор на данные об онтогенетическом развитии современных морских ежей. Он пишет, что если мы из круга вопросов о происхождении морских ежей исключим всякие теоретические предположения, то найдем, что большинство известных характерных черт ботриоцидариса соответствует ранней стадии онтогенеза поздних форм; строение же *Echinocystis* и *Paleodiscus*, показывающих явное родство с большинством известных палеозойских типов, не повторяется в онтогенезе поздних форм. Согласно этому Хокинс рассматривает их как скороспелую, неудачную ветвь основного ствола раз-

вития морских ежей. Что касается более раннего развития этого ствола, то, по мнению Хокинса, он мог произойти от какой-то кембрийской голотурыи.

Ф. Бэзер (Bather, 1931), в свою очередь, возражает против цистоидного характера ботриоцидариса. По его мнению, сходство между *Bothriocidaris* и *Estonocystis* имеет поверхностный характер. Отсутствие у ботриоцидариса пищевых желобков (food-groove) и ручных facets, а также другие его особенности не позволяют отнести его к *Pelmatozoa*, а следовательно, и к цистоидеям. Бэзер заключает, что ботриоцидарис является морским ежом, который не оставил потомков, а сам развивался через неизвестные родоначальные формы из эдриастероидного ствола.

Противоположность мнений, высказанных в литературе о сущности ботриоцидариса, заставила некоторых авторов (Clark, 1932; Termier et Termier, 1953) рассматривать его как иглокожее с неустановленным положением в системе.

Недавно Дж. Дарем и Р. Мелвилл (Durham and Melville, 1957) в связи с ревизией классификации морских ежей обратили внимание и на ботриоцидариса. Основываясь на наличии у ботриоцидариса 1) типичных для морских ежей амбулакральных ножек, 2) первичных амбулакральных пластинок, расположенных по правилу Ловена, и 3) пяти ясных глазных пластинок, а также на онтогенетические аргументы, изложенные Х. Хокинсом (см. выше), они пришли к заключению, что ботриоцидарис является настоящим морским ежом.

При детальном рассмотрении вопроса о возрасте *Myriastiches* и *Aulechinus* указанные авторы, в отличие от Т. Мортенсена (Mortensen, 1935, 1940, 1948), пришли к выводу о том, что древнейшим известным морским ежом является все же ботриоцидарис. Они рассматривают его как единственного представителя отряда *Bothriocidaroida*, образующего совместно с отрядами *Echinocystitoida*, *Palaechinoida* (= *Melonechinoida* у Мортенсена) и *Cidaroida* подкласс *Perischoechinoidea*.

Согласно представлению Дарема и Мелвилла (Durham and Melville, 1957, стр. 243 и рис. 6), *Bothriocidaroida* и *Echinocystitoida* (включает единственное семейство *Echino-*

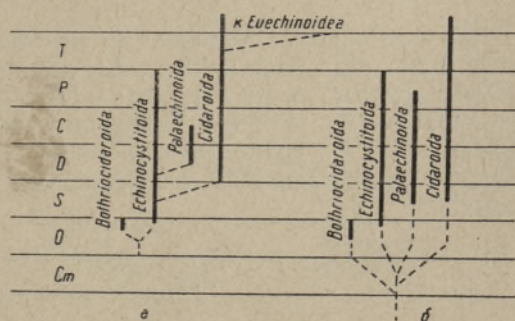


Рис. 20. Филогенетическая схема подкласса *Perischoechinoidea*. а — по Дж. Дарему и Р. Мелвиллу (Durham and Melville, 1957); б — по нашим представлениям.

cystitidae = *Lepidocentridae*) образовали в конце ордовика две параллельные линии развития, которые в первой половине ордовика отщепились от неизвестного общего ствола. *Bothriocidaroida* исчез на границе ордовика и силура, а от ствола *Echinocystitoida*, просуществовавшего до конца палеозоя, в силуре отщепились *Cidaroida* и в девоне — *Palaechinoida* (рис. 20а).

Полученные новые данные о строении панциря ботриоцидариса в общем подтверждают представления Дарема и Мелвилла. Обнаружение у ботриоцидариса челюстного аппарата теперь уже окончательно исключает возможность рассматривать его в качестве цистоидеи и тем самым окончательно доказывает его принадлежность к морским ежам. Сво-

образное же строение этого аппарата у ботриоцидариса, в свою очередь, указывает на его морфологическую и филогенетическую изолированность от остальных известных древнепалеозойских морских ежей.

В свете данных, полученных Г. Регнелем (Regnéll, 1956) при изучении силурийских эхиноид о-ва Готланд, нам кажется, что мы теперь вправе говорить о существовании уже в ордовике хорошо дифференцированных филогенетических линий морских ежей, представленных отрядами *Bothriocidaroida*, *Echinocystitoida*, *Palaechinoida* (*Melonechinoida*) и *Cidaroida*. Эти линии известны нам пока весьма неполно, что объясняется крайней редкостью остатков морских ежей в древнепалеозойских отложениях. Известная нам степень морфологической дифференцированности представителей этих линий, однако, столь значительна, что заставляет предполагать их существование по меньшей мере уже с начала ордовика. Их отщепление от предполагаемого общего филогенетического ствола и их основная дифференциация должны были происходить, следовательно, в течение кембрия или еще раньше.

Bothriocidaroida, по-видимому, отщепился от предкового ствола первым, а затем отделилась группа, приводящая в конечном итоге к современным формам. Возможно, что такой группой является отряд *Cidaroida* (ср. Durham and Melville, 1957). *Echinocystitoida*, видимо, отделился от предкового ствола несколько позже (рис. 20б). Такое представление о филогенетических отношениях ботриоцидариса с другими группами морских ежей хорошо согласуется с современными представлениями о строении и распространении древнепалеозойских ежей, а также учитывает данные онтогенеза современных форм, приведенные в указанных выше работах Р. Джексона и Х. Хокинса.

Распространение и развитие ботриоцидариса

До настоящего времени, по имеющимся данным, найден всего 31 экземпляр ботриоцидариса, из них 30 в Эстонии. Один экземпляр (*Bothriocidaris* sp. indet.), хранящийся в Ростокском музее, происходит из эрратических валунов Северной Германии (Mortensen, 1928, стр. 94). Экземпляры из точно установленных местонахождений (28) распределяются по горизонтам и местонахождениям (рис. 21) следующим образом:

Вид	Горизонт и местонахождение								
	D ₁					F ₁ b		F ₁ c?	F ₁ c
	Аллику	Раз	Алувере	Ныммизе	Кукрузе	Лехтсе	Кыргессааре	Палукюла	Йоотма
<i>B. pahleni</i> Schm.	1	2	9	1	2				
<i>B. globulus</i> Eichw.							5	1	
<i>B. parvus</i> n. sp.						1			
<i>B. eichwaldi</i> n. sp.								1	5

Все экземпляры найдены в отвалах, а поэтому точный стратиграфический уровень их нахождения неизвестен.

B. pahleni встречается в нижней половине йыхвиского горизонта (D_1), так как во всех перечисленных пунктах, за исключением Ныммизе (о котором данные отсутствуют), обнажаются лишь нижние слои горизонта, мощностью не более 2—6 м.

При этом не исключена возможность, что часть экземпляров (но не все) происходит из верхов идавереского горизонта (S_{III}), которые обнажаются в тех же местах. Однако это крайне невероятно. Имея в виду весьма богатый палеонтологический материал, собранный в западных обнажениях йыхвиского горизонта (по сравнению с материалом из Восточной Эстонии), можно с уверенностью сказать, что *B. pahleni* встречается на западе значительно реже, чем на востоке.

B. globulus найден только на о-ве Хийумаа, причем практически все экземпляры добыты в одной и той же каменоломне у Кыргызсааре. Возможно, что данный вид имеет действительно очень ограниченное географическое распространение и приурочен только к западной, относительно глинистой фации данного горизонта.



Рис. 21. Местонахождения ботриоцидариса (см. таблицу на стр. 182). 1 — Аллику, 2 — Раз, 3 — Алувере, 4 — Ныммизе, 5 — Кукрузе, 6 — Лехтсе, 7 — Кыргызсааре, 8 — Палукюла, 9 — Йоотма.

Относительно распространения *B. parvus* из-за его исключительной редкости пока ничего определенного сказать нельзя. Возможно, что он встречается на том же стратиграфическом уровне, что и *B. globulus*.

B. eichwaldi найден пока в двух далеко отстоящих друг от друга пунктах (о-в Хийумаа и окрестности г. Тапа). У Йоотма вблизи Тапа, где добыт основной материал этого вида, обнажаются, примерно на 1 м, известняки средней части сааремыйзаского комплекса. В этих слоях *Plectatrypa sulevi* (= руководящая форма для подгоризонта F_{1ca}) не найдена, но среди богатой фауны часто встречается *Heliocrinites* n. sp. совместно с редкими скоплениями *Dasytorella* (?). Эти формы характерны для слоев, обнажающихся в мелиоративной канаве дер. Энниксааре (к западу от Тудулинна).

Слои эти соответствуют уровню, располагающемуся в скважине Энникааре на 24—26 м выше кровли сауньяской и на 10—12 м выше кровли тудулиннаской пачки. Соответствующие слои, по всей вероятности, относятся к самым низам нижнего (нийбиского) подгоризонта пиргуского горизонта (F_{1ca}). Если это так и если слои канавы Йоотма действительно одновозрастны слоям канавы Энникааре, то они должны также соответствовать низам пиргуского горизонта. Не исключена возможность, что рассматриваемым слоям соответствует также верхняя, сложенная относительно чистыми известняками часть разреза каменоломни Палукуола, откуда происходит экземпляр № 4 *B. eichwaldi*. В пользу этого говорят поверхности перерыва, которые могут отвечать границе между вормсиским (F_{1b}) и пиргуским (F_{1c}) горизонтами, а также найденные здесь единичные экземпляры *Heliocrinites* и скопления *Dasyporella* (?).

На основании изложенного можно заключить, что ботриоцидарис встречается в Эстонии, по всей вероятности, на трех самостоятельных стратиграфических уровнях, а именно: 1) в нижней части йыхвиского горизонта (соответствует примерно зоне *Climocograptus wilsoni* карадока), 2) в вормсиском горизонте (соответствует верхней части зоны *Pleurograptus linearis* верхов карадока) и 3) в низах пиргуского горизонта (соответствует зоне *Dicellograptus complanatus* ашгилла).

В других горизонтах и на других уровнях, в частности в комплексе D₁₁—F_{1a}, никаких остатков ботриоцидариса не найдено, и весьма вероятно, что они там вообще отсутствуют. Поскольку на указанных трех уровнях встречаются только определенные виды, можно с известной долей вероятности заключить, что эти виды являются иммигрантами, существовавшими на территории Эстонии лишь короткое время. С этим хорошо согласуется видовая дифференцированность найденного материала и отсутствие среди него промежуточных форм. С другой стороны, поскольку ботриоцидарис известен только из Эстонии, его на современном уровне наших знаний нельзя рассматривать иначе как в качестве редкого, но типичного представителя эндемичной фауны Прибалтики. Не исключена возможность, что самый центр его распространения и развития находился где-то по близости от Эстонии, возможно в южных районах Прибалтики. В связи с этим небезынтересно отметить, что, по имеющимся данным, древнее развитие морских ежей (по меньшей мере в течение ордовика и силура) вообще было приурочено к территории Северной Европы — Англии, Балтоскандии (см. Regnéll, 1960).

Все находки ботриоцидариса сделаны в детритовых, в той или иной мере глинистых известняках, представляющих наиболее широко распространенную, нормальную фацию ордовикского бассейна Прибалтики. Он отсутствует в афанитовых, рифогенных и прочих известняках, истолковываемых как относительно мелководные прибрежные образования. Это показывает, что миграции ботриоцидариса, в отличие от многих других иглокожих (напр., *Hemicosmites* и др. в конце среднего ордовика Эстонии), не были обусловлены непосредственно литофациальными изменениями.

В отношении среды обитания ботриоцидарис, по-видимому, резко отличался от силурийских морских ежей о-ва Готланд, которые, по Г. Регнелю (Regnéll, 1956, стр. 176), обитали преимущественно в области биогермов.

Стратиграфическая дифференцированность отдельных видов и наблюдаемая тенденция к увеличению числа игл позволяет наметить вероятные филогенетические связи между видами ботриоцидариса (рис. 22). Наиболее древний известный вид — *B. pahleni* — характеризуется двумя

иглами на валиках оснований ножек и отличается при этом от всех остальных видов косыми, направленными книзу основаниями с недоразвитым валиком.

В дальнейшем развитии ботриоцидариса наблюдается совершенствование валика основания, причем последнее становится параллельным пластинкам. Возможно, что эти изменения в характере оснований амбулакральных ножек связаны с переходом животного к роющему образу жизни. Амбулакральные ножки на косых основаниях (у *B. pahleni*) были приспособлены к действию в более или менее вертикальном направлении, т. е. в направлении ко дну бассейна, а ножки с параллельными пластинкам основаниями — в направле-

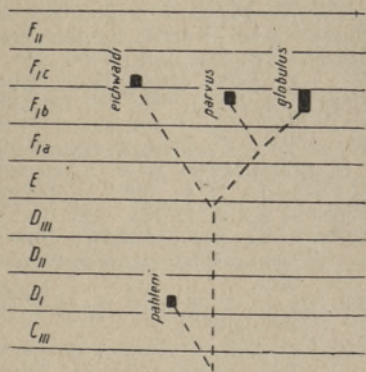


Рис. 22. Филогенетическая схема рода *Bothriocidaris*. C_{III}... F_{II} — горизонталь ордовика Сев. Прибалтики (C_{III}—D_{III} — средний ордовик, E—F_{II} — верхний ордовик).

ниях, перпендикулярных поверхности панциря. При этом важное значение могло иметь и то обстоятельство, что параллельные основания давали ножкам большую свободу движения, чем косые основания. Зарыванию животного содействовало и то и другое.

После *B. pahleni* от основного ствола отходят две четкие линии развития, одна из которых привела к *B. eichwaldi*, а другая — к *B. parvus* и *B. globulus*. В первой линии, кроме указанных выше изменений, произошло увеличение расстояния между иглами на валиках, благодаря чему увеличился радиус действия игл без увеличения их числа. Во второй линии наблюдается постепенное увеличение количества игл, вначале, по-видимому, только на амбулакральных пластинках (на валиках оснований ножек), а затем и путем появления постоянных игл на интерамбулакральных пластинках.

Не исключена возможность, что тремя видами, известными из верхнего ордовика Эстонии, ботриоцидарис, и тем самым эта примитивная группа морских ежей, закончил свое существование. Корни же этой своеобразной филогенетической ветви, по-видимому, нисходят не только к самому раннему ордовику, но и к кембрию.

Академии наук Эстонской ССР
Институт геологии

ЛИТЕРАТУРА

- Стрелков А. А. 1946. Тип Echinodermata. В кн.: А. В. Иванов, А. С. Мончадский, Ю. И. Полянский, А. А. Стрелков. Большой практикум по зоологии беспозвоночных, ч. II. М.
- Федотов Д. М. 1934. Echinodermata. В кн.: К. Циттель. Основы палеонтологии (палеозоологии), ч. I. Беспозвоночные. Под ред. А. Н. Рябинина.
- Федотов Д. М. 1951. Тип иглокожих (Echinodermata). В кн.: В. А. Догель и др. Руководство по зоологии, т. III, ч. II. М.
- Agassiz, A. 1881. Report on the Echinoidea, dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. Rept. of the Scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. Zoölogy, vol. 3, pt. 9.

- Agassiz, A. 1892. Calamocrinus diomedae, a new stalked crinoid, with notes on the apical system and the homologies of echinoderms. Mem. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll., vol. 17, No. 2.
- Bather, F. A. 1910. Echinoderma. Encyclopedia Britannica. X ed.
- Bather, F. A. 1931. What is *Bothriocidaris*? Palaeontol. Ztschr., Bd. 13, H. 1/2. Berlin.
- Clark, H. L. 1932. The ancestry of echinii. Science (n. s.), vol. 76, p. 591—593.
- Devanese, D. W. 1922. Development of the calcareous parts of the lantern of Aristotle in *Echinus miliaris*. Proc. Roy. Soc. London, ser. B, vol. 93.
- Durham, J. W. and Melville, R. V. 1957. A classification of Echinoids. J. Paleontol., vol. 31, no 1, p. 242—272. Menasha, Wisc.
- Eichwald, E. 1860. Lethaea rossica ou Paleontologie de la Russie. Stuttgart.
- Fedotow, D. 1928. Über die Beziehungen der Echinodermenklassen zu einander. Tr. Osob. zool. labor. Sevast. biol. stanitsi AN CCCP, ser. II, № 12.
- Gordon, J. 1926. The development of the calcareous test of *Echinus miliaris*. Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B., vol. 214.
- Haeckel, E. 1896. Systematische Phylogenie, T. II. Systematische Phylogenie der Wirbellosen Thiere (Invertebrata). Berlin.
- Hawkins, H. L. 1929. In defence of *Bothriocidaris*. Geol. Mag., vol. LXVI, p. 71—79.
- Hawkins, H. L. 1931. The first echinoid. Biol. Reviews, vol. VI, p. 443—458.
- Hawkins, H. L. and Hampton, S. M. 1927. The occurrence, structure and affinities of *Echinocystis* and *Palaeodiscus*. Quart. Journ. Geol. Soc. London, vol. 83, p. 574—603.
- Jackson, R. T. 1896. Studies of Palaeoehinoidea. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. VII, p. 171—254.
- Jackson, R. T. 1912. Phylogeny of the echini, with a revision of Palaeozoic species. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., vol. 7.
- Jackson, R. T. 1929. The status of *Bothriocidaris*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., vol. LXIX, no. 13.
- Jaekel, O. 1895. Über *Bothriocidaris*. Sitzungs-Ber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin. Jahrg. 1894, S. 243—255.
- Klem, M. 1904. A revision of the Paleozoic Palaeoehinoidea, with a synopsis of all known species. Trans. Acad. Sci. St. Louis, vol. 14, no. 1.
- Lovén, S. 1883. On Pourtalesia. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl., Bd. XIX.
- Lovén, S. 1892. Echinologica. Bihang Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl., Bd. XVIII, 4, no. 1.
- MacBride, E. W. and Spencer, W. K. 1938. Two new Echinoidea, *Aulechinus* and *Ectinechinus*, and an adult plated Holothurian, *Eothuria*, from the Upper Ordovician of Girvan, Scotland. Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, vol. 229, p. 91—136.
- Mortensen, T. 1928. *Bothriocidaris* and the origin of Echinoids. Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren., Bd. 86, p. 93—122.
- Mortensen, T. 1930. *Bothriocidaris* and the ancestry of echinoids. A reply. Vidensk. Medd. Dansk Naturh. Foren., Bd. 90, p. 313—352.
- Mortensen, T. 1935. A monograph of the Echinoidea, II. Copenhagen (Reitzel) and London (Milford).
- Mortensen, T. 1940. A monograph of the Echinoidea, III, pt. 1. Copenhagen (Reitzel) and London (Milford).
- Mortensen, T. 1948. A monograph of the Echinoidea, IV. Copenhagen (Reitzel) and London (Milford).
- Männil, R. 1940. Huvitavaid kivistisi Jõhvi lademest Allikalt. Loodusesõber, 1940. Tallinn.
- Neumayr, M. 1881. Morphologische Studien über fossile Echinodermen. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Cl., Bd. 84, T. 1, S. 143—176.
- Regnéll, G. 1956. Silurian echinoids from Gotland. Arkiv Mineral. och Geol., Bd. 2, Nr. 7. Stockholm.
- Regnéll, G. 1960. The Lower Palaeozoic echinoderm faunas of the British Isles and Balto-Scandia. Palaeontology, vol. 2, pt. 2.
- Schmidt, F. 1874. Über einige neue und wenig bekannte baltisch-silurischen Petrefacten. Mém. Acad. Sci. St.-Petersb., ser. 7, t. 21, № 11.
- Sollas, W. J. 1899. Fossils in the University Museum, Oxford, I. On Silurian Echinoidea and Ophiuroidea. Quart. Journ. Geol. Soc. London, vol. LV, p. 692—715.
- Termier, H. et Termier, G. 1953. Classe des Echinides. In: Piveteau, J. Traité de Paléontologie, t. III. Paris.
- Thiéry, P. 1925. L'Evolution des Paléchinides. Arch. Zool. Expér. et Gener., t. 64.
- Yakowlew, N. 1923. *Bothriocidaris* und die Abstammung der Seeigel. Ztschr. Deutsch. geol. Ges., Bd. 74 (1922), S. 325—330.

BOTHRIOCIDARIS'E TAKSONOOMIA JA MORFOLOOGIA

R. MÄNNIL

Resümee

Käesoleva sajandi kolmekümnendatel aastatel tekkinud kahtlused *Bothriocidaris*'e kuuluvuses merisiilikute hulka (Mortensen, 1928, 1930 jt.) olid põhjustatud ühelt poolt selle perekonna ehituse omapärast, teiselt poolt aga leidude ebatäielikust säilivusest. Nii ei tuntud senini kuigi täielikult isegi *Bothriocidaris*'e suuvälja ehitust, lõuaaparaadist kõnelemata. See võimaldas T. Mortensenil oletada üldse viimase puudumist *Bothriocidaris*'el ning paigutada ta vastavalt tsüstiidide hulka.

Autoril õnnestus 1960. ja 1961. a. suvel koguda uut *Bothriocidaris*'e materjali, mis hea säilivuse poolest ületab senise: ühel eksemplaril on pea-aegu täielikult säilinud kogu suuväli, teisel aga lõuaaparaat. Nimetatud leiud põhjustasid kogu autorile kättesaadava *Bothriocidaris*'e materjali revisjoni, mille tulemuseks ongi käesolev artikkel.

Autorile teadaolevatel andmetel on *Bothriocidaris*'t senini leitud 31 eksemplari, mis esindavad nelja üksteisest esmajoones okaste arvu ja paigutuse poolest erinevat liiki. Need on järgmised.

Bothriocidaris pahleni Schmidt. Okkad reeglipäraselt ainult ambulakraalplaatidel. Ambulakraaljalgade kinnituskohad asetsevad plaatide pinna suhtes kaldu, nende ebaühtlaselt väljakujunenud serval 2 lähestikku asetsevat okast. Esineb jõhvi lademes (D₁).

Bothriocidaris eichwaldi n. sp. Okkad nähtavasti ainult ambulakraalplaatidel. Ambulakraaljalgade kinnituskohad plaatide pinnaga paralleelsed, nende ühtlaselt väljakujunenud serval 2 teineteisest kaugel asetsevat okast. Esineb pingu lademes (F_{1c}).

Bothriocidaris parvus n. sp. Ambulakraaljalgade kinnituskohtade serval 3 okast, interambulakraalplaatidel üks. Esineb vormsi lademes (F_{1b}).

Bothriocidaris globulus Eichwald (sünonüüm: *B. archaica* Jackson). Okkad nii ambulakraal- kui ka interambulakraalplaatidel. Ambulakraaljalgade kinnituskohtade serval 4 okast. Esineb vormsi lademes (F_{1b}).

Bothriocidaris eichwaldi peristoomil (tahvel V, 1) võib suu suunas eristada järgmisi plaate: 5 suurt radiaalset plaati (joon. 12, 6; joon. 14a), viis interradiaalset plaati (joon. 12, 8; joon. 14b), 10 subinterradiaalset plaati (joon. 12, 2; joon. 14c ja enamasti koonusekujulisi väikesi diferentseerumata peristoomi plaate (joon. 12, d; joon. 14 e—ж, κ, λ), mille arv võis ulatuda üle 70. Kokku esines antud liigi peristoomil seega mitte vähem kui 90 mitmesugust plaati. Analoogiliste plaatide esinemine *Bothriocidaris parvus*'e holotüübil (joon. 8; tahvel III, 5) ja *B. pahleni* eksemplaridel nr. 3 ja 17 lubab oletada, et selline peristoomi ehitus iseloomustab kogu perekonda. *Bothriocidaris*'e hambad on säilinud kujul umbes 1 mm pikkused kolmetahulised (?) terava proksimaalse otsaga moodustised (joon. 14g; tahvel V).

Lõuaaparaat on säilinud *B. eichwaldi* eksemplaril nr. 3, mis kujutab endast keha adoraalset osa seestpoolt (joon. 16—17; tahvel III, 1—4). Aparaat näib koosnevast (peale hammaste) neljast põhilisest elemendist: 5 sektorist koosnevast koonusekujulisest tsentraalsest moodustisest (joon. 16, 2; joon. 17, a), 5 paarist lõugadest (joon. 16, d, e; joon. 17, 6, 8), 5 paarist liistakutest (joon. 16, ж; joon. 17, 2) ja 5 distaalsest plaadist (joon. 16, 3). Nimetatud aparaadiosad paiknevad kõik enam-vähem ühes tasapinnas ja erinevad Aristoteelse laterna seni tuntud tüüpidest ka oma ehituselt. *Bothriocidaris*'e lõuaaparaat meenutab metamorfiseeruva pluteuse

lõuaaparaadi spiikulaid (joon. 19). On tõenäoline, et tema lõuad on analoogilised Aristotelese laterna püramiididele, liistakud epifüüsidele ja distaalsed plaadid obadustele. Võimalik, et lõugadega seotud tsentraalne moodustis kujutab endast hammaste kokkusurutud distaalseid otsi, mis *B. eichwaldi* holotüübil ei ole säilinud. Viimasel säilinud hammaste seose iseloom tsentraalse moodustise ja lõugadega jääb olemasoleva materjali alusel selgusetuks.

Aulechinus'e primitiivse lõuaaparaadiga (joon. 18) võrreldes torkab silma, et *Bothriocidaris*'e lõuad on keha plaatidest niivõrd diferentseerunud, et olemasoleva materjali alusel ei ole võimalik kõnelda nende homoloogilisusest krooni või peristoomi plaatidega. Tundub, et lõuaaparaat kujunes *Bothriocidaris*'el välja ja arenes iseseisvalt, sõltumatult vanema paleosoikumi «soomusjate» merisiilikute lõuaaparaadi arengust, seejuures pole võimatu, et tema lõuaaparaat tekkis peristoomi plaatidest.

Lõuaaparaadi olemasolu lubab paigutada *Bothriocidaris*'e kindlalt merisiilikute hulka, kuid aparaadi ehituse omapära rõhutab tema morfoloogilist ja fülogeneetilist isoleeritust teistest tuntud vanema paleosoikumi merisiilikutest. *Bothriocidaris* eraldus merisiilikute üldisest kõugutüvest nähtavasti varem kui rühm, mis arenes välja tänapäeva merisiilikuteni. *Echinocystitoida* eraldus kõugutüvest tõenäoliselt veelgi hiljem (joon. 206).

Bothriocidaris't on seni leitud kolmest stratigraafilisest tasemest ning üheksast leiukohast (vt. tabel lk. 182 ja joon. 21). Ta kuulus Baltikumi endeemilise fauna tüüpiliste esindajate hulka ning elas ordoviitsiumi mere normaalses faatsieses. Perekonna mõeldav fülogeneetiline skeem on esitatud joonisel 22.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Geoloogia Instituut

THE TAXONOMY AND MORPHOLOGY OF BOTHRIOCIDARIS (ECHINOIDEA)

R. MÄNNIL

Summary

The doubts about the classification of *Bothriocidaris* among the echinoids (Mortensen, 1928, 1930 and others) were, on the one hand, based on the peculiarities of this genus, and on the other — on the imperfect state of preservation of the specimens. Thus, up to the present, even the structure of the peristome of *Bothriocidaris* was only insufficiently known, not to speak of the jaw apparatus. This fact enabled T. Mortensen to suppose the absence of the latter, altogether, and to place *Bothriocidaris* among the cystoids.

The author of the present paper succeeded in collecting, in the summer of 1960 and 1961, some new material on *Bothriocidaris* which, owing to its good state of preservation, surpasses all the previous material: the peristomal plates of one of the specimens are almost entirely intact, as well as the jaw apparatus of another one. The above finds stimulated a revision of all the material available to the author, and the present article is the result of this study.

As far as it is known to the author, the number of the specimens of *Bothriocidaris* found hitherto amounts to 31, which represent four species,

differentiated from each other mainly by the number and location of spines (see text fig. 3). These species are as follows:

Bothriocidaris pahleni Schmidt. Spines normally only on ambulacral plates. The bases (attachment places) of tube-feet placed obliquely in relation to the surface of the plates, and on their unevenly elevated peripodia 2 spines close to one another. Occurrence — Jõhvi stage (D₁).

Bothriocidaris eichwaldi n. sp. Spines seemingly only on ambulacral plates. The bases of tube-feet parallel with the surface of the plates, and on the evenly elevated peripodia 2 spines, distant from one another. Occurrence — Pirgu stage (F_{1c}).

Bothriocidaris parvus n. sp. On the peripodia 3 spines, and one on the interambulacral plates. Occurrence — Vormsi stage (F_{1b}).

Bothriocidaris globulus Eichwald (synonym: *B. archaica* Jackson). Spines both on ambulacral and interambulacral plates. On the peripodia 4 spines. Occurrence — Vormsi stage (F_{1b}).

On the peristome of *Bothriocidaris eichwaldi* (plate V, fig. 1) one may discern the following plates, in the direction of the mouth: 5 large radial plates (text fig. 12, б; 14a), 5 interradial plates (text fig. 12, в; 14б), 10 subinterradial plates (text fig. 12, г; 14в) and small, mostly conoidal-shaped undifferentiated peristomal plates (text fig. 12, д; 14 г-м, к, л), whose number must have amounted to 70. Altogether, on the peristome of this species there were no less than 90 plates of different kind. An occurrence of analogous plates in the holotype of *Bothriocidaris parvus* (text fig. 8; plate III, fig. 5) and specimens No. 3 and 17 of *B. pahleni* gives us reason to suppose that this kind of construction of the peristome was typical of the whole genus. The teeth of *Bothriocidaris* represent, in the preserved shape, about 1 mm long, trihedral (?) formations with a sharp proximal end (text fig. 14з; plate V).

The jaw apparatus is preserved in specimen No. 3 of *B. eichwaldi*, which represents the inside of the adoral part of the test (text fig. 16—17; plate III, figs. 1—4). The apparatus seems to consist (besides the teeth) of four elements: of a conoidal central formation consisting of 5 undefined sectors (text fig. 16, з, 17, а) of 5 pairs of jaws (text fig. 16 д, е; 17, б, в), of 5 pairs of lamellae (text fig. 16, ж; 17, г) and of 5 distal plates (text fig. 16, з). All the above-mentioned parts of the apparatus are placed more or less on one and the same plane and differ from the known types of Aristotle's lantern as to their construction. The jaw apparatus of *Bothriocidaris* resembles the radicles of the jaw apparatus of metamorphosing pluteus of *Echinus miliaris* (text fig. 19). It is probable that its jaws are analogous with the pyramids of Aristotle's lantern, the lamellae — with the epiphysis and the distal plates — with the braces. It is possible that the central formation, connected with jaws, represents the distal ends of clenched teeth, which are not preserved in the holotype of *B. eichwaldi*. The character of the connection of the teeth, known in the latter, with the central formation and jaws of specimen No. 3 is problematic, as yet, owing to the insufficiency of the available data.

If we compare the jaws of *Bothriocidaris* with the primitive jaw apparatus of *Aulechinus* (fig. 18) it becomes quite obvious that the former have so far differentiated from the plates of the test that, on the basis of the material available it is impossible to speak of their homology with the coronal or peristomal plates. It seems that, in *Bothriocidaris*, the jaw apparatus was formed and developed independently, without any dependence on the development of the jaw apparatus of the early paleozoic imbricate echinoids, and it is not improbable that its jaw apparatus was developed of the peristomal plates.

The presence of the jaw apparatus permits us with certainty to place *Bothriocidaris* among the echinoids. The peculiarity of the construction of this apparatus emphasizes, in its turn, its morphologic and phylogenetic isolation from all the other Early Paleozoic sea urchins known up to date. *Bothriocidaris* probably evolved from the general ancestral stock of echinoids earlier than the group, which developed into the present-day sea urchins. The Echinocystitoida was probably envolved from the ancestral stock even later (text fig. 206).

Up to the present, *Bothriocidaris* has been found on three stratigraphic levels and 9 localities (see table on p. 182 and text fig. 21). It used to belong to the typical representatives of the endemic fauna of the East Baltic and lived in the normal facies of the Ordovician sea. The supposed phylogenetic scheme of the genus is given in text fig. 22.

Academy of Sciences of the Estonian S. S. R.,
Institute of Geology