ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ КОМИТЕТ СССР

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ СССР

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

СПРАВОЧНИК
ДЛЯ ПАЛЕОНТОЛОГОВ И ГЕОЛОГОВ СССР

—

В ПЯТНАДЦАТИ ТОМАХ

Главный редактор Ю. А. ОРЛОВ

Зам. главного редактора: *Б. П. Марковский, В. Е. Руженцев, Б. С. Соколов*

Ученые секретари: *Л. Д. Кипарисова, В. Н. Шиманский*

Члены главной редакции: *В. А. Вахрамеев, Р. Ф. Геккер, В. И. Громова, Л. Ш. Давиташвили, Г. Я. Крымгольц, Н. П. Луппов, Д. В. Обручев, Н. К. Овечкин, И. М. Покровская, В. Ф. Пчелинцев, Г. П. Радченко, Д. М. Раузер-Черноусова, Б. Б. Родендорф, А. К. Рождественский, Т. Г. Сарычева, Н. Н. Субботина, А. Л. Тахтаджян, К. К. Флеров, А. В. Фурсенко, А. В. Хабаков, Н. Е. Чернышева, А. Г. Эберзин*

ИЗДАТЕЛЬСТВО „НЕДРА"
Москва
1964

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

СПРАВОЧНИК
ДЛЯ ПАЛЕОНТОЛОГОВ И ГЕОЛОГОВ СССР

ИГЛОКОЖИЕ, ГЕМИХОРДОВЫЕ, ПОГОНОФОРЫ И ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫЕ

Ответственный редактор тома
Р. Ф. Геккер

17057

ИЗДАТЕЛЬСТВО „НЕДРА"
Москва
1964

Геологических Наук АН Арм. ССР
Библиотека

УЧРЕЖДЕНИЯ, ПРИНИМАВШИЕ УЧАСТИЕ В СОСТАВЛЕНИИ ТОМА

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АН СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АН СССР

ИНСТИТУТ МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ АН СССР

ВСЕСОЮЗНЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ВСЕСОЮЗНЫЙ НЕФТЯНОЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ГЕОЛОГОРАЗВЕДОЧНЫЙ ИНСТИТУТ

ЛЕНИНГРАДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМ. А. А. ЖДАНОВА

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМ. М. В. ЛОМОНОСОВА

ХАРЬКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМ. А. М. ГОРЬКОГО

СОДЕРЖАНИЕ ТОМОВ

Общая часть. Простейшие. Под редакцией *Д. М. Раузер-Черноусовой* и *А. В. Фурсенко.*

Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. Под редакцией *Б. С. Соколова.*

Моллюски — панцирные, двустворчатые, лопатоногие. Под редакцией *А. Г. Эберзина.*

Моллюски — брюхоногие. Под редакцией *В. Ф. Пчелинцева* и *И. А. Коробкова.*

Моллюски — головоногие. I: наутилоидеи, эндоцератоидеи, актиноцератоидеи, бактритоидеи, аммоноидеи (агониатиты, гониатиты, климении). Под редакцией *В. Е. Руженцева.*

Моллюски — головоногие. II: аммоноидеи (цератиты, аммониты), внутреннераковинные. Приложение — коникончии. Под редакцией *Н. П. Луппова* и *В. В. Друщица.*

Мшанки, брахиоподы, форониды. Под редакцией *Т. Г. Сарычевой.*

Членистоногие — трилобитообразные и ракообразные. Под редакцией *Н. Е. Чернышевой.*

Членистоногие — трахейные, хелицеровые. Под редакцией *Б. Б. Родендорфа.*

Иглокожие, гемихордовые, погонофоры, щетинкочелюстные. Под редакцией *Р. Ф. Геккера.*

Бесчелюстные, рыбы. Под редакцией *Д. В. Обручева.*

Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. Под редакцией *А. К. Рождественского* и *Л. П. Татаринова.*

Млекопитающие. Под редакцией *В. И. Громовой.*

Водоросли, мхи, псилофиты, плауновые, членистостебельные, папоротники. Под редакцией *В. А. Вахрамеева, Г. П. Радченко* и *А. Л. Тахтаджяна.*

Голосеменные, покрытосеменные. Под редакцией *В. А. Вахрамеева, Г. П. Радченко* и *А. Л. Тахтаджяна.*

ОГЛАВЛЕНИЕ

Главнейшие стратиграфические подразделения, принятые в издании «Основы палеонтологии» 11

Предисловие 13

Тип Echinodermata. Иглокожие 15

Общая характеристика *(Д. М. Федотов)* 17

Литература 22

Подтип Pelmatozoa. Стебельчатые, или прикрепленные 23

Класс Carpoidea. Карпоидеи *(Р. Ф. Геккер)* 23

Литература 27

Класс Thecoidea. Текоидеи (Edrioasteroidea. Эдриоастероидеи). *(Р. Ф. Геккер)* 28

Литература 30

Класс Cystoidea. Цистоидеи *(Р. Ф. Геккер)* 30

Общая часть 30

Систематическая часть 36

Подкласс Dichoporita 36

Отряд Irregularia 36

Отряд Regularia 37

Подкласс Diploporita 40

Литература 43

Класс Blastoidea. Бластоидеи *(Р. Ф. Геккер)* 45

Общая часть 45

Систематическая часть 49

Отряд Protoblastoidea 49

Отряд Eublastoidea 50

Литература 51

Класс Eocrinoidea. Эокриноидеи *(Р. Ф. Геккер)* 52

Класс Paracrinoidea. Паракриноидеи *(Р. Ф. Геккер)* 53

Класс Crinoidea. Морские лилии 54

Общая часть *(Н. Н. Яковлев)* 54

Систематическая часть *(Ю. А. Арендт* и *Р. Ф. Геккер)* 80

Подкласс Inadunata 80

Отряд Disparida 80

Отряд Hybocrinida 81

Отряд Cladida 82

Подкласс Flexibilia 93

Отряд Taxocrinida 93

Отряд Sagenocrinida 93
Подкласс Camerata 94
Отряд Diplobathrida 95
Отряд Monobathrida 95
Подкласс Articulata 98
Отряд Isocrinida 98
Отряд Comatulida 99
Отряд Millericrinida 99
Отряд Uintacrinida 100
Отряд Roveacrinida 101
Отряд Cyrtocrinida 101
Литература по Eocrinoidea, Paracrinoidea и Crinoidea . . . 102
Подтип Eleutherozoa. Свободноподвижные 105
Класс Ophiocistia. Офиоцистии *(Р. Ф. Геккер)* 105
Литература 108
Надкласс Asterozoa *(Д. М. Федотов)* 108
Общая часть 108
Систематическая часть 113
Класс Somasteroidea. Сомастероидеи 113
Отряд Goniactinida 114
Класс Asteroidea. Морские звезды 114
Отряд Platyasterida 115
Отряд Hemizonida 115
Отряд Phanerozonida 116
Отряд Cryptozonida 118
Класс Ophiuroidea. Офиуры, или змеехвостки 118
Отряд Stenurida 118
Отряд Ophiurida 119
Литература 120
Класс Echinoidea. Морские ежи. Редактор Н. А. Прославская . . . 122
Общая часть *(Н. А. Прославская)* 122
Систематическая часть 151
Отряд Bothriocidaroida *(О. В. Савчинская)* 151
Отряд Melonechinoida *(О. В. Савчинская)* 152
Отряд Lepidocentroida *(О. В. Савчинская)* 153
Отряд Cidaroida *(О. В. Савчинская)* 154
Отряд Aulodonta *(О. В. Савчинская)* 158
Отряд Stirodonta *(О. В. Савчинская)* 159
Отряд Camarodonta *(О. В. Савчинская)* 164
Отряд Holectypoida *(О. И. Шмидт и А. Н. Соловьев)* 167
Отряд Clypeasteroida *(О. И. Шмидт и А. Н. Соловьев)* 169
Отряд Cassiduloida *(О. И. Шмидт и А. Н. Соловьев)* 171
Отряд Spatangoida (*Н. А. Прославская* и *А. Н. Соловьев*) . . . 174
Литература 189
Класс Holothurioidea. Голотурии *(З. И. Баранова и Р. Ф. Геккер)* . . . 192
Общая часть 192
Систематическая часть 193
Отряд Dendrochirota 193
Отряд Aspidochirota 196
Отряд Elasipoda 196
Отряд Molpadonia 196
Отряд Apoda 197

Литература 197
Incertae sedis. Отряд Megalopoda (*А. Н. Соловьев*) 198
Литература 199
Тип Hemichordata. Гемихордовые (*А. М. Обут*) 277
Подтип Stomochordata. Стомохордовые 279
Класс Enteropneusta. Кишечнодышащие 280
Класс Pterobranchia. Крыложаберные 281
Литература 284
Подтип Graptolithina. Граптолиты 284
Общая часть 284
Систематическая часть 305
Класс Stereostolonata. Стереостолонаты 305
Отряд Dithecoidea 305
Отряд Dendroidea 307
Отряд Inocaulida 311
Отряд Tuboidea 311
Отряд Camaroidea 312
Отряд Stolonoidea 313
Класс Graptoloidea. Граптолоидеи 313
Отряд Axonolipa 314
Отряд Axonophora 320
Литература 331
Тип Pogonophora. Погонофоры (*А. В. Иванов*) 359
Класс Pogonophora. Погонофоры 361
Отряд Athecanephria 367
Отряд Thecanephria 367
Литература 367
Тип Chaetognatha. Щетинкочелюстные (*Р. Ф. Геккер*) 369
Литература 372
Указатель латинских систематических названий 373

ГЛАВНЕЙШИЕ СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ, ПРИНЯТЫЕ В ИЗДАНИИ „ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ“

Схема утверждена для „Основ палеонтологии“ Межведомственным стратиграфическим комитетом СССР 30 июня 1955 г.

Группы	Системы	Отделы		Ярусы (и др. подразделения)	
Кайнозойская	Четвертичная	Голоцен	Современный		
		Плейстоцен	Верхний		
			Средний		
			Нижний		
	Третичная	Неоген	Плиоцен	Верхний Средний Нижний	
			Миоцен	Верхний Средний Нижний	
		Палеоген	Олигоцен	Верхний Средний Нижний	
			Эоцен	Верхний Средний Нижний	
			Палеоцен	Верхний Нижний	
Мезозойская	Меловая	Верхний		Датский	
				Сенон — Верхний	Маастрихтский Кампанский
				Сенон — Нижний	Сантонский Коньякский
				Туронский Сеноманский	
		Нижний		Альбский Аптский	
				Неоком	Барремский Готеривский Валанжинский
	Юрская	Верхний, или мальм		Титон	Верхний волжский Нижний волжский
				Кимериджский Оксфордский Келловейский	Лузитанский
		Средний, или доггер		Батский Байосский Ааленский	

Продолжение

Группы	Системы	Отделы	Ярусы (и др. подразделения)
Мезозойская	Юрская	Нижний, или лейас	Верхний: Тоарский
			Средний: Домерский, Плинсбахский
			Нижний: Лотарингский, Синемюрский, Геттангский
	Триасовая	Верхний	Рэтский, Норийский, Карнийский
		Средний	Ладинский, Анизийский
		Нижний, или скифский	Кампильский*, Сейсский
Палеозойская	Пермская	Верхний	Татарский, Казанский
		Нижний	Кунгурский, Артинский, Сакмарский: Сакмарский, Ассельский
	Каменноугольная	Верхний	Оренбургский, Жигулевский: Гжельский, Касимовский
		Средний	Московский, Башкирский, или каяльский
		Нижний	Намюрский, Визейский, Турнейский
	Девонская	Верхний	Фаменский, Франский
		Средний	Живетский, Эйфельский
		Нижний	Кобленцский, Жединский
	Силурийская	Верхний	Лудловский
		Нижний	Венлокский, Лландоверский
	Ордовикская	Верхний	Ашгильский, Карадокский, Лландейльский
		Средний	
		Нижний	Аренигский, Тремадокский
	Кембрийская	Верхний	Не выделены
		Средний	
		Нижний	Ленский, Алданский
Протерозойская	Верхняя подгруппа		
	Нижняя подгруппа		
Архейская			

* Решением Межведомственного стратиграфического комитета от 10 мая 1956 г. рекомендовано деление нижнего триаса на индский и оленекский ярусы.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий том является последним из томов «Основ палеонтологии», посвященных беспозвоночным. Он включает четыре их типа, относящихся к вторичноротым. Два основных раздела этого тома посвящены описанию иглокожих (Echinodermata) и гемихордовых (Hemichordata). О погонофорах (Pogonophora) и щетинкочелюстных (Chaetognatha) в томе сообщается кратко, на основании данных зоологии.

Частота нахождения и сохранность в ископаемом состоянии остатков представителей отдельных групп иглокожих и гемихордовых по разным причинам весьма различны. В связи с этим очень неодинакова полнота наших знаний об этих животных и о деталях их строения, а также различно их стратиграфическое значение. Всем этим обусловливается степень изученности указанных групп животных и, в конечном счете, объем отдельных разделов данного тома.

В томе помещены диагнозы только тех родов Echinodermata, которые были найдены на территории СССР. Подтип Graptolithina типа Hemichordata рассмотрен шире: здесь дана также характеристика некоторых родов, пока известных только за пределами СССР, так как, ввиду планктонного образа жизни большинства граптолитов, их роды и виды были широко распространены по земному шару, и формы, найденные в других местах, в дальнейшем могут быть встречены также на территории СССР.

В настоящий том включены как часто, так и редко находимые роды. Среди прикрепленных иглокожих редко встречающиеся роды преобладают. Из свободноподвижных иглокожих массами могут встречаться морские ежи. То же относится и к граптолитам.

Описание типа Echinodermata дано в томе коллективом авторов: членом-корреспондентом АН СССР Н. Н. Яковлевым, профессорами Д. М. Федотовым и Р. Ф. Геккером; Н. А. Пославской, О. В. Савчинской, О. И. Шмидт, Ю. А. Арендтом, А. Н. Соловьевым, Р. С. Елтышевой и З. И. Барановой. Редактором раздела Echinoidea является Н. А. Пославская. Раздел Hemichordata написан проф. А. М. Обутом, раздел Pogonophora проф. А. В. Ивановым, раздел Chaetognatha проф. Р. Ф. Геккером.

Кроме перечисленных лиц, в подготовке тома участвовали Т. Н. Бельская, А. И. Осипова и М. А. Мейен. Библиографические данные к большинству разделов тома и указатель латинских названий приведены в порядок Т. Н. Бельской. Помощь в составлении систематической части раздела Crinoidea оказал Е. Л. Аренс.

Раздел Hemichordata обсуждался его автором, проф. А. М. Обутом, с проф. Р. Козловским (Варшава), проф. Б. Боучеком (Прага) и проф. А. В. Ивановым. Раздел Chaetognatha был просмотрен проф. З. А. Филатовой и А. К. Гейнрих; раздел Echinoidea просмотрен М. М. Москвиным и Г. М. Беляевым. Весь том был просмотрен в корректуре проф. Д. М. Федотовым.

При подготовке тома было обращено большое внимание на качество иллюстраций. Большинство рисунков изготовлено заново художниками Н. А. Костюкевич, Т. А. Неслуховской и Т. Л. Савранской (иглокожие) и С. А. Лопатиной (гемихордовые); изображения погонофор даны А. В. Ивановым. Для фототаблиц были использованы снимки к оригинальным работам авторов тома; дополнительную фотосъемку выполнили А. С. Скиндер и Н. П. Финогенов (Палеонтологический институт АН СССР), Б. С. Погребов (ЛГУ) и фотографы ВСЕГЕИ.

ТИП ECHINODERMATA
ИГЛОКОЖИЕ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Иглокожие * — это прикрепленные или свободноподвижные вымершие и ныне живущие морские придонные животные, тело которых построено по радиальной симметрии, возникшей из двусторонней. По плану своего строения иглокожие представляют тип, резко обособленный от других типов животных (рис. 1 и 2).

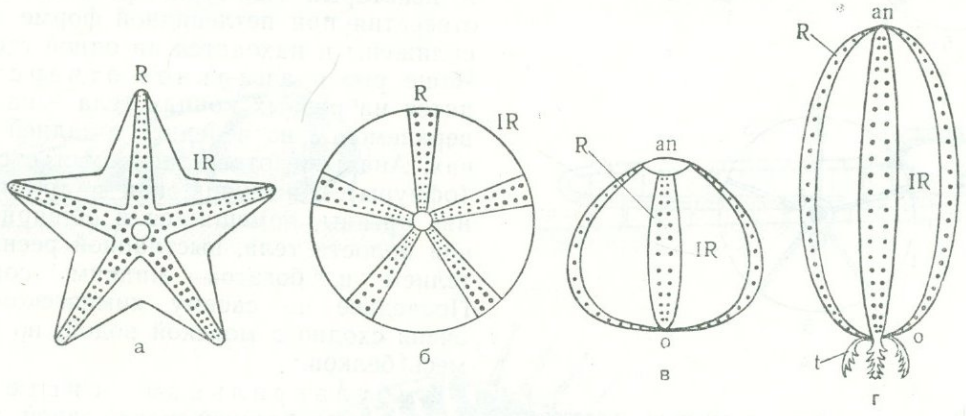


Рис. 1. Схема строения радиальносимметричных иглокожих:
а — морская звезда с актинальной (оральной, нижней) стороны; *б* — морской еж с той же стороны; *в* — морской еж сбоку; *г* — голотурия сбоку. *R* — радиус, или амбулакр; *IR* — интеррадиус, или интерамбулакр, *o* — рот; *an* — анальное отверстие; *t* — щупальца (Федотов, 1934).

Тело большинства иглокожих состоит из 10 чередующихся частей: 5 радиусов, или амбулакров, и 5 интеррадиусов, или интерамбулакров. Тело иглокожих бывает самой разнообразной формы — мешковидной, шарообразной, сердцевидной, бутылкообразной, дисковидной, звездообразной и червеобразной. В форме тела преобладает радиальная симметрия, причем она отражается в разной степени на особенностях внешнего и внутреннего строения. Радиальная симметрия связана прежде всего с особой, свойственной только иглокожим, амбулакральной системой. Симметрия тела иглокожих, обычно являющаяся пятилучевой, нарушается присутствием одной плоскости симметрии, в которой расположен так называемый осевой комплекс. Эта черта строения является признаком, унаследованным иглo-

* Иглокожие (Echinodermata) вместе с гемихордовыми (Hemichordata), погонофорами (Pogonophora), шетинкочелюстными (Chaetognatha) и хордовыми (Chordata) относятся к вторичноротым (Deuterostomia). Представители первых четырех типов являются исключительно морскими животными.

кожими от примитивных предков, имевших двустороннесимметричное строение.

Иглокожие (рис. 3) характеризуются скелетом в виде табличек, телец и игл разнообразной формы, состоящих преимущественно из карбоната кальция с примесью карбоната магния и фосфата кальция. Иглы обычно прикрепляются подвижно к специальным

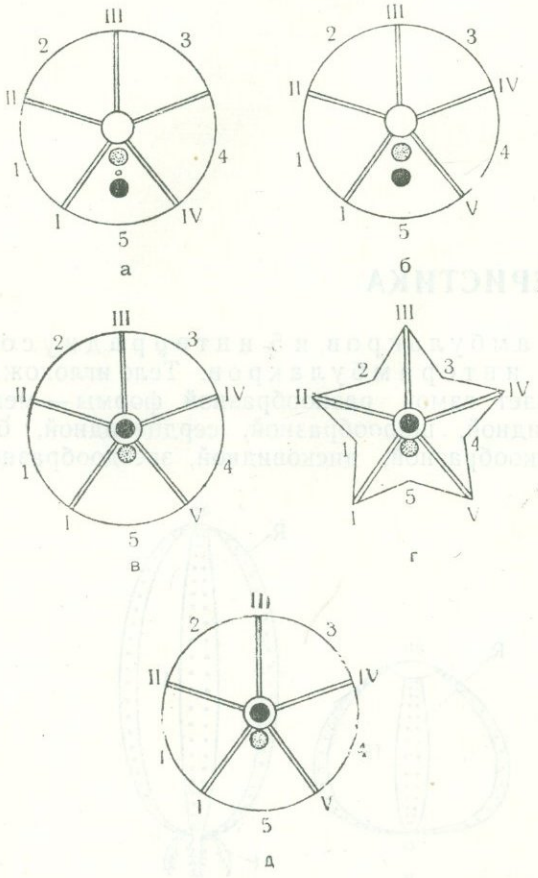


Рис. 2. Схема строения различных классов иглокожих.

а — Cystoidea; *б* — Crinoidea; *в* — Holothurioidea; *г* — Asteroidea; *д* — Echinoidea Regularia. Белый щиток — ротовое отверстие; черный щиток — анальное отверстие; щиток с точками — мадрепорит или гидропора; маленький кружок — половое отверстие; *I* — *V* — амбулакры, или радиусы; *1—5* — интерамбулакры, или интеррадиусы. Во всех случаях мадрепорит или гидропора лежат в интеррадиусе *5*, в то время как положение анального отверстия меняется (Федотов, 1951).

бугоркам. Кроме того, у морских звезд и морских ежей имеются особые, похожие на щипчики, органы — педицеллярии, служащие для очищения поверхности тела от случайных загрязнений, для захватывания мелкой добычи, а также в качестве орудия защиты от нападения. Скелет, несмотря на часто очень поверхностное положение под кожей, является внутренним по происхождению и возникает в соединительной ткани. Для скелета иглокожих характерно губчатое строение. При этом скелетные образования, несмотря на очень большие различия в форме и строении, обладают одинаковыми оптическими и кристаллографическими свойствами и каждый скелетный элемент представляет цельный кристалл кальцита. Скелет иглокожих, будучи тесно связан со строением животного, имеет важное морфологическое и систематическое значение. В ископаемом состоянии скелеты иглокожих хорошо сохраняются.

У иглокожих имеются три физиологически связанные друг с другом нервные системы: эктоневральная — чувствительная и гипоневральная — двигательная на актинальной (или нижней) стороне в виде околоротового кольца и 5 радиальных нервов, и энтоневральная, или апикальная — двигательная на абактинальной (или верхней) стороне тела. Органы чувств развиты слабо. Рот может быть снабжен скелетом, нередко подвижным. Кишечник чаще имеет форму узкой трубки, реже он мешковидный. У морских лилий и цистоидей, бластоидей, текоидей и некоторых голотурий ротовое и анальное отверстия при петлевидной форме кишечника сближены и находятся на одной стороне тела. Чаще рот и анальное отверстие находятся на разных концах тела — на нижнем и верхнем или на передней и задней его сторонах. Анальное отверстие может отсутствовать (офиуры). Кишечник, как и другие внутренние органы, помещается в обширной вторичной полости тела, выстланной ресничным эпителием и богатой жидким содержимым. Последнее по своему химическому составу очень сходно с морской водой, но имеет примесь белков.

Амбулакральная система сообщается с наружной средой одной гидропорой или многочисленными отверстиями мадрепорита и представляет производное вторичной полости тела. Кроме околоротового кольцевого канала и отходящих от него пяти радиальных сосудов, в амбулакральную систему входят каменистый канал, а иногда также полиевы пузыри и тидемановы тельца, являющиеся интеррадиальными придатками кольцевого канала. Амбулакральные ножки у большинства современных иглокожих служат органами передвижения или, когда движение происходит при помощи подвижных рук (офиуры), амбулакральные ножки играют роль преимущественно органов осязания. У морских ежей главными орга-

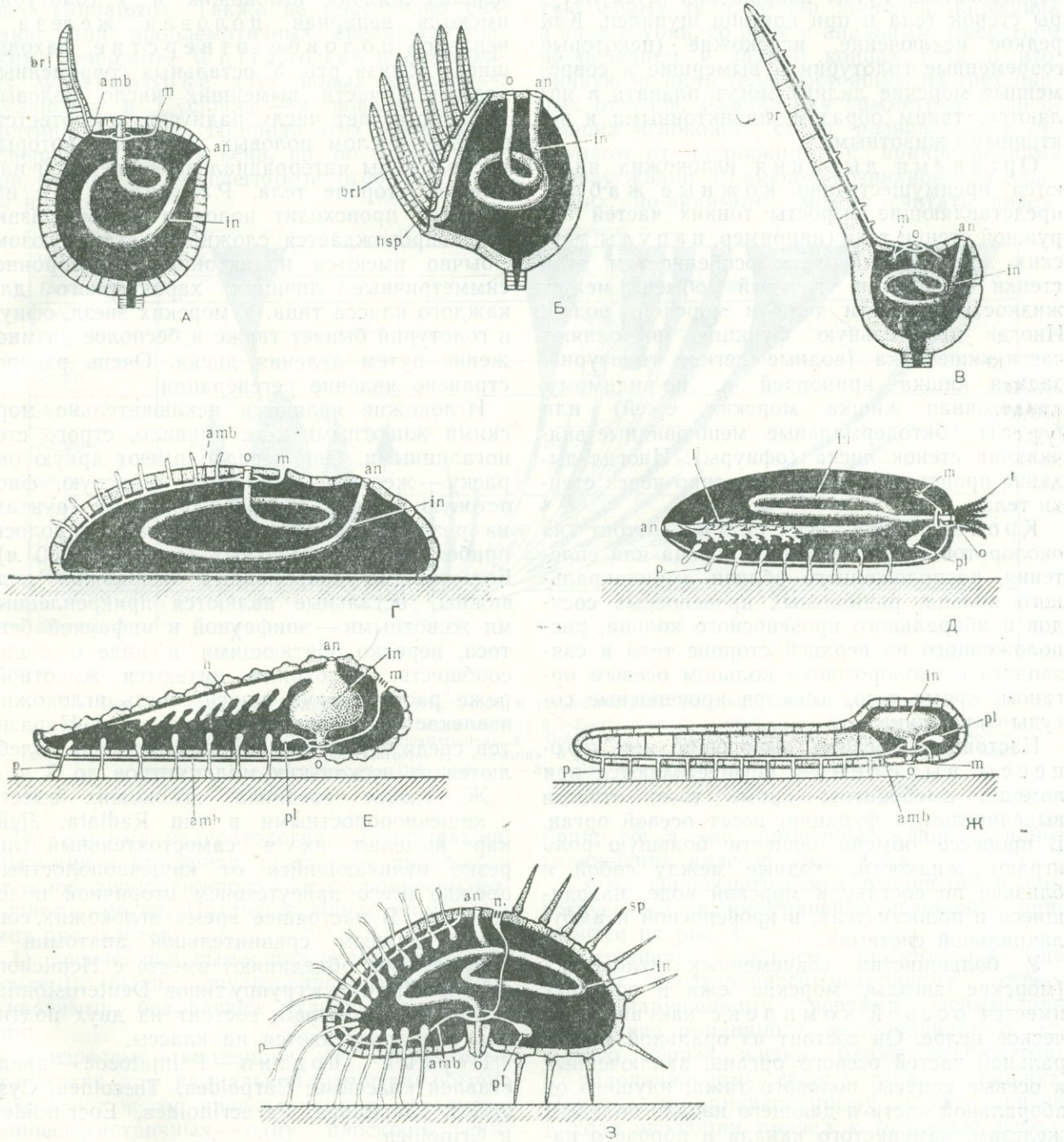


Рис. 3. Схемы строения представителей различных классов иглокожих.

А — цистоидея; *Б* — бластоидея; *В* — морская лилия; *Г* — текоидея; *Д* — голотурия; *Е* — морская звезда; *Ж* — офиура; *З* — морской еж· *brl* — брахиолы; *br* — рука; *sp* — иглы; *o* — рот; *an* — анальное отверстие; *in* — кишечник; *h* — печеночные придатки; *l* — водяное легкое; *amb* — амбулакральный сосуд; *p* — амбулакральные ножки; *m* — мадрепорит или гидропора; *pl* — полиев пузырь; *hsp* — гидроспиры; *t* — щупальца (по Moore, Lalicker and Fischer, 1952; с изменениями).

нами передвижения являются иглы, подвижно сочлененные с панцирем. Голотурии могут передвигаться путем сокращения мускулатуры стенок тела и при помощи щупалец. Как редкое исключение, иглокожие (некоторые современные голотурии и вымершие и современные морские лилии) могут плавать и являются, таким образом, планктонными и нектонными животными.

Органами дыхания иглокожих являются преимущественно кожные жабры, представляющие выросты тонких частей наружной стенки тела (например, папулы морских звезд). Благодаря особенностям этой стенки возможен газовый обмен между жидкостью полости тела и морской водой. Иногда дыхательную функцию выполняют части кишечника (водные легкие голотурий, задняя кишка криноидей и, по-видимому, придаточная кишка морских ежей) или бурсы — эктодермальные мешковидные впячивания стенок диска (офиуры). Иногда дыхание происходит непосредственно через стенки тела.

Кровеносная система состоит из околоротового кровеносного кольца или сплетения, расположенного вблизи амбулакрального кольца, радиальных кровеносных сосудов и аборального кровеносного кольца, расположенного на верхней стороне тела и связанного с околоротовым кольцом осевым органом; кроме того, имеются кровеносные сосуды кишечника.

Настоящих органов выделения нет; процессы выделения осуществляются при помощи амебоцитов; кроме того, отчасти выделительную функцию несет осевой орган. В процессе обмена веществ большую роль играют жидкости, сходные между собой и близкие по составу к морской воде, находящиеся в полости тела, в кровеносной и амбулакральной системах.

У большинства современных иглокожих (морские звезды, морские ежи и офиуры) имеется осевой комплекс как анатомическое целое. Он состоит из оральной и аборальной частей осевого органа, заключенных в осевые синусы, полового тяжа, идущего от аборальной части и дающего начало половым железам, каменистого канала и порового канала с гидропорой или мадрепоритом. Некоторые элементы осевого комплекса имеются у голотурий, но они не слагаются у них в единое целое и, по-видимому, имелись у представителей всех других (вымерших) классов иглокожих.

Иглокожие раздельнополы, случаи полового диморфизма у них очень редки. Гермафродитизм встречается у одних форм как норма, у других — как аномалия. У большинства вымерших сидячих иглокожих и у голотурий имеются непарная половая железа и непарное половое отверстие, находящиеся вблизи рта. У остальных современных классов и части вымерших число половых желез отвечает числу радиусов, с соответствующим числом половых отверстий, которые расположены интеррадиально на верхней или нижней стороне тела. Размножение иглокожих происходит половым путем; развитие сопровождается сложным метаморфозом. Обычно имеются планктонные двусторонне-симметричные личинки характерного для каждого класса типа. У морских звезд, офиур и голотурий бывает также и бесполое размножение путем деления диска. Очень распространено явление регенерации.

Иглокожие являются исключительно морскими животными, как правило, строго стеногалинными. Они нередко имеют яркую окраску — желтую, оранжевую, красную, фиолетовую и живут на разнообразных грунтах, на различных глубинах, начиная от полосы прибоя и до абиссальных (свыше 10 000 *м*). Большинство современных иглокожих подвижны, остальные являются прикрепленными животными — эпифауной и инфауной бентоса, нередко обитающими в виде больших сообществ. Иглокожие питаются животной, реже растительной пищей; часть иглокожих извлекает ее из детрита, песка и ила. Паразитов среди иглокожих нет. Их размеры колеблются от нескольких миллиметров до 5 *м*.

Ж. Кювье соединял иглокожих вместе с кишечнополостными в тип Radiata. Лейкарт выделил их в самостоятельный тип, резко отличающийся от кишечнополостных прежде всего присутствием вторичной полости тела. В настоящее время иглокожих, согласно данным сравнительной анатомии и эмбриологии, объединяют вместе с Hemichordata и Chordata в группу типов Deuterostomia.

Тип Echinodermata состоит из двух подтипов и подразделяется на классы.

Первый подтип — Pelmatozoa — представлен классами: Carpoidea, Thecoidea, Cystoidea, Blastoidea, Paracrinoidea, Eocrinoidea и Crinoidea.

Второй подтип — Eleutherozoa — объединяет классы Ophiocistia, Somasteroidea, Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea и Holothurioidea.

Деление типа Echinodermata на четыре подтипа — Pelmatozoa, Homalozoa, Haplozoa и Eleutherozoa (F. W. Whitehouse, 1941; R. R. Shrock and W. Twenhofel, 1953) мало

обосновано. Плоская форма тела — признак, недостаточный для объединения классов Carpoidea и Machaeridia и создания нового подтипа Homalozoa. Также не обосновано создание для проблематичных среднекембрийских *Cymbionites* Whitehouse и *Peridionites* Whitehouse двух новых классов — Cyamoidea и Cycloidea — и нового из них подтипа Haplozoa. Природа этих ископаемых совершенно не выяснена, но, во всяком случае, ни они, ни Machaeridia не относятся к типу иглокожих.

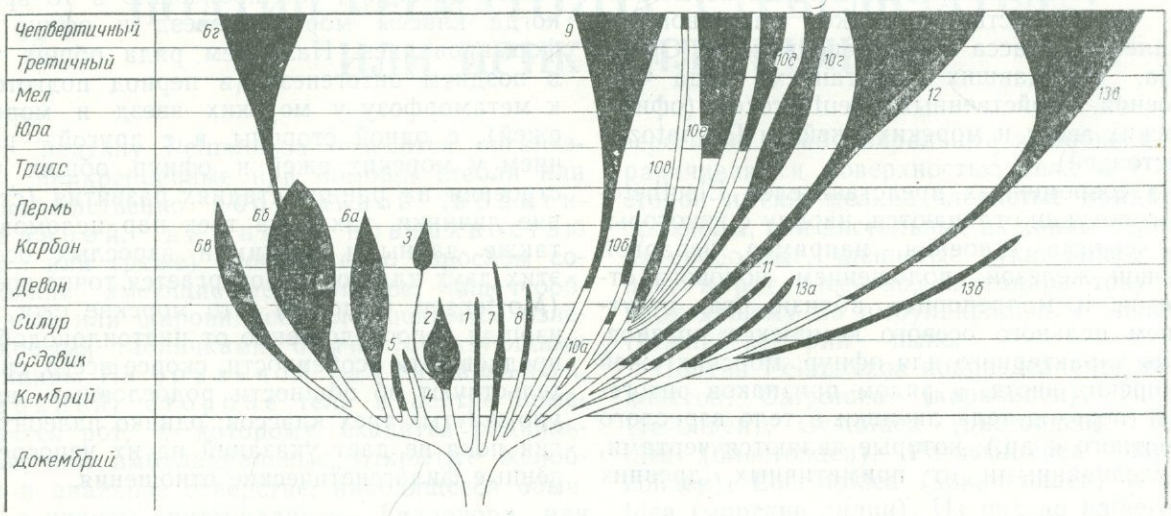


Рис. 4. Схема филогенетических отношений и геологического распространения иглокожих.
1 — Carpoidea; *2* — Cystoidea; *3* — Blastoidea; *4* — Paracrinoidea; *5* — Eocrinoidea; *6* — Crinoidea: *а* — Camerata; *б* — Inadunata; *в* — Flexibilia; *г* — Articulata; *7* — Thecoidea (Edrioasteroidea); *8* — Ophiocistia; *9* — Holothurioidea; *10* — Echinoidea: *а* — Bothriocidaroida; *б* — Melonechinoida; *в* — Lepidocentroida; *г* — Cidaroida; *д* — Aulodonta; *е* — все остальные морские ежи; *11* — Somasteroidea; *12* — Asteroidea; *13* — Ophiuroidea: *а* — Stenurida; *б* — Oegophiurina; *в* — Myophiurina.

По данным палеонтологии, сравнительной анатомии и онтогении, иглокожие произошли от свободноподвижного двустороннесимметричного предка. Подтверждением этому служит ряд фактов:

1) древнейшие вымершие иглокожие (карпоидеи) были двустороннесимметричными животными, без следов радиальной симметрии;

2) взрослые вымершие и современные иглокожие при радиальной симметрии обычно сохраняют черту, унаследованную от двусторонне симметричных — одну плоскость симметрии, в которой лежит осевой комплекс;

3) личинки современных иглокожих являются двустороннесимметричными свободноподвижными организмами.

Вторичной у Echinodermata является двусторонняя симметрия тела неправильных морских ежей, вызванная смещением рта впередред и анального отверстия назад, а у голотурий — развитием ползательной поверхности.

Предки иглокожих, вероятно, имели вытянутую форму тела, 5 пар щупалец, кишечник в виде трубки, со ртом и анальным отверстием на переднем и заднем концах тела и вторичную полость тела, состоящую из трех парных отделов. Радиальная симметрия у древнейших иглокожих стала развиваться с переходом от подвижного к прикрепленному образу жизни. Временем возникновения иглокожих, по-видимому, можно считать докембрий; тогда же наметилось формирование главнейших классов этого типа.

Схема филогенетических отношений и геологического распространения иглокожих приводится на рис. 4.

Carpoidea, наиболее примитивные по своему двустороннесимметричному строению, нарушенному чертами асимметрии вследствие придонного, малоподвижного, лежачего образа жизни, ближе всего стоят к родоначальному стволу типа иглокожих. Переход к прикрепленному образу жизни в ходе эволюции привел к развитию неполной (часть класса Cystoidea), затем полной радиальной пятилучевой симметрии, в основном затрагивавшей внешнее строение: амбулакральные желобки, наружный скелет (многие Cystoidea, Blastoidea, Eocrinoidea), а затем и внутреннее строение (Crinoidea).

Близкородственные связи между этими классами Pelmatozoa признаны давно, но осо-

бое внимание привлекают класс Eocrinoidea и в нем такие формы, как *Ascocystites, Acanthocystites* и другие с их большим мешковидным телом. Класс Thecoidea (или Edrioasteroidea) по уровню развития пятилучевой симметрии чашечки, по дифференциации амбулакров и их скелета, несомненно, близок к начальной группе Eleutherozoa. Многие черты строения текоидей, наличие среди них свободных, не прикрепленных к субстрату, форм указывает на возможность развития Eleutherozoa от примитивных эдриоастероподобных форм Pelmatozoa. О такой возможности свидетельствует также существование в палеозое класса свободноподвижных Ophiocistia, обладавших сочетанием ряда черт строения, свойственных Eleutherozoa (офиур, морских звезд и морских ежей) и Pelmatozoa (цистоидей).

Из современных представителей Eleutherozoa голотурии отличаются, наряду с некоторыми чертами строения, например, непарной половой железой, положением полового отверстия и мадрепорита вблизи рта, отсутствием цельного осевого комплекса органов, столь характерного для офиур, морских ежей и морских звезд, и рядом признаков онтогенеза (переход тела личинки в тело взрослого животного и др.), которые являются чертами, унаследованными от примитивных, древних предков. Все это вместе с особенностями экологии, в частности существованием в сверхабиссальных глубинах (10 190 *м*), и с данными палеонтологии свидетельствует об обособленном положении голотурий среди других классов Eleutherozoa. Данные палеонтологии свидетельствуют о большой древности морских звезд и показывают пути эволюции офиур. В отличие от этих классов, геологическая история формирования Echinoidea указывает на древность ответвления данного класса от общего родоначального ствола Eleutherozoa. Очевидно, оно произошло в то время, когда классы морских звезд и офиур еще формировались. Наличием ряда общих черт в позднем онтогенезе (в период подготовки к метаморфозу у морских звезд и морских ежей), с одной стороны, и с другой — наличием у морских ежей и офиур общих черт строения на ранних стадиях развития (строение личинки, закладка трех пар целомов), а также данными биохимии взрослых особей этих двух классов опровергается точка зрения (Mortensen, Федотов), что морские ежи произошли непосредственно от цистоидоподобных предков. Эти особенности, скорее всего, свидетельствуют об общности родословных связей упомянутых трех классов; однако палеонтология пока не дает указаний на их непосредственные филогенетические отношения.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 2-е изд. «Сов. наука», стр. 1—698.

Дьяконов А. М. 1923. Иглокожие (Echinodermata), т. I, вып. 1. Фауна России и сопредельных стран. Петроград, стр. 1—361. — 1933. Иглокожие северных морей. Определители по фауне СССР, № 8. Изд. Зоол. ин-та АН СССР, стр. 1—166. — 1949. Определитель иглокожих дальневосточных морей. Изв. ТИНРО, т. 30, стр. 1—132. — 1955. О способности иглокожих выдерживать понижение нормальной океанической солености. ДАН СССР, т. 102, № 2, стр. 373—374.

Федотов Д. М. 1951. Тип иглокожих (Echinodermata). В кн.: Руководство по зоологии, т. III, ч. 2, стр. 460—591. — Иглокожие. БСЭ, т. 17, стр. 161—167. Федотов Д. М. и Яковлев Н. Н. 1934. Echinodermata. Иглокожие. В кн.: Циттель К. Основы палеонтологии (палеозоология). Часть I. Беспозвоночные, стр. 219—400.

Bassler R. S. 1938. Pelmatozoa Paleozoica. (Genera et Genotyporum Index et Bibliographia). Fossilium Catalogus, I. Animalia. Edit. W. Quenstedt. Pars 83, pp. 1—194. Bassler R. S. and Moodey M. W. 1943. Bibliographic and Faunal Index of Paleozoic Pelmatozoan Echinoderms. Geol. Soc. Amer., spec. pap., № 45, pp. 1—734. Bather F. A. 1900. The Echinoderma. In: Lankester E. R. A Treatise on Zoology, pt. III. London, pp. 1—344. — 1901. What is an Echinoderm? Journ. Coll. Soc. London, vol. 8, pp. 21—33. — Imagination and Fossils: Presidental Adress. Proc. South-Western. Nat. Union, vol. II, pp. 27—41, Bergounioux F. M., Cuenot L., Deflandre-Rigaud M., Piveteau J., Termier G., Termier H., Ubaghs G. 1953. Embrenchement des Echinodermes. Dans: Piveteau J. Traité de Paléontologie, t. III. Paris, pp. 585—957.

Cuénot L. et Dawydoff C. 1948. Embranchement des Échinodermes. Dans: Grassé P.-P. Traité de Zoologie, t. XI. Paris, pp. 1—363.

Delpay G. 1944. Histoire des Echinodermes jusqu'au dévonien inférieur. Bull. Soc. Géol. France, 5-me sér., t. XIV, pp. 247—278.

Fedotov D. M. 1928. Über die Beziehungen der Echinodermenklassen zueinander. (Auf Grund der Ergebnisse der Zoologie und Paläontologie). Тр. Особой Зоологич. лабор. и Севастопольской биол. станции АН СССР, сер. II, № 12, стр. 31—94.

Gislén T. 1924. Echinoderm Studies. Zool. Bidrag från Uppsala, Bd. 9, SS. 1—330. — 1930. Affinities between the Echinodermata, Enteropneusta and Chordonia. Ibidem, Bd. 12, pp. 199—304.

Hyman L. H. 1955. The Invertebrates, vol. IV. Echinodermata, pp. 1—763, McGraw—Hill.

Jaekel O. 1918. Phylogenie and System der Pelmatozoen. Pal. Ztschr., Bd. 3, SS. 1—128.

Moore R. C. 1954. Echinodermata Pelmatozoa. In: Status of Invertebrate Paleontology. Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll., vol. 112, № 3, pp. 125—149.

Moore R. C., Lalicker C. G. and Fischer A. G. 1952. Invertebrate Fossils. Echinoderms. New York, pp. 574—714.

Regnéll G. 1959. Données concernant le développement ontogénétique des Pelmatozoaires du Paléozoïque (Echinodermes). Bull. Soc. Géol. France, 7-me sér., t. I, pp. 773—783. — 1960. «Intermediate» Forms in Early Palaeozoic Echinoderms, Report Twinty-First Session Internat. Geol. Congress, Norden, 1960, part XXII, Internat. Paleontol. Union, pp. 71—80.

Shimer H. W. and Shrock R. R. 1944. Index fossils of North America. New York, pp. 1—837. Shrock R. R. and Twenhofel W. H. 1953. Principles of Invertebrate Paleontology. Phylum Echinoderma. New York, 2-nd ed., pp. 642—735. Sieverts-Doreck H. 1958. Spezielle Arbeitsmethoden der Mikropaläontologie. 3. Echinodermen. В кн.: Freund H. Handuch der Microskopie in der Technik, Bd. II, Teil 3, SS. 239—264. Spencer W. K. 1938. Some aspects of evolution in Echinodermata. Evolution. Essays on aspects of evolutionary biology pres. to Prof. E. S. Goodrich. Oxford Edit. G. R. de Beer. Pp. 287—303.

ПОДТИП PELMATOZOA. СТЕБЕЛЬЧАТЫЕ, ИЛИ ПРИКРЕПЛЕННЫЕ

К подтипу Pelmatozoa относятся организмы, прикрепленные при помощи стебля или непосредственно аборальной (абактинальной, нижней) поверхностью тела или (реже) свободные во взрослом состоянии, имеющие мешковидное, чашечкообразное или шаровидное тело, покрытое известковыми табличками, обычно образующими панцирь. На оральной (актинальной, верхней) стороне тела в центре помещается рот, к которому сходятся радиальные, или амбулакральные, открытые желобки и анальное отверстие, находящееся обычно в заднем интеррадиусе. Гидропора или мадрепорит и половое отверстие часто бывают расположены между ротовым и анальным отверстиями. Амбулакральные желобки или ограничиваются поверхностью тела и с обеих сторон имеют мелкие членистые придатки — брахиолы, или дистальные их концы переходят на свободные, членистые руки. Пища поступает в рот пассивно, благодаря току воды, проходящему по амбулакральным желобкам. Нижний кембрий — ныне.

Подтип Pelmatozoa подразделяется на семь классов: Carpoidea (карпоидеи), Thecoidea (текоидеи), Cystoidea (цистоидеи), Blastoidea (бластоидеи), Paracrinoidea (паракриноидеи), Eocrinoidea (эокриноидеи) и Crinoidea (морские лилии). Из них до нашего времени дожили только морские лилии.

КЛАСС CARPOIDEA. КАРПОИДЕИ

Древнепалеозойские стебельчатые лежачие Pelmatozoa. Чашечка разнообразной формы, без пятилучевой симметрии, но обычно с хорошо выраженной двусторонней симметрией; уплощенная, с плоской или вогнутой нижней, или «брюшной», стороной и выпуклой или плоской верхней, или «спинной», стороной (в связи с этим у чашечек различают правую и левую стороны и передний и задний концы). Чашечка образована многоугольными табличками неправильных очертаний; вся гибкая или с одной только гибкой верхней стороной. Часто по краю чашечки расположены более крупные маргинальные таблички; между ними, на верхней стороне чашечки, обычно находятся многочисленные беспорядочно лежащие эпицентральные таблички, а на плоской нижней стороне — гипоцентральные. Стебель различной величины, чаще полый, в начале широкий, затем быстро сужающийся и к концу заостряющийся. Он обычно либо на всем протяжении образован двумя рядами табличек, либо имеет более сложное строение: в верхней части образован рядом колец (в связи с этим верхняя часть стебля могла сокращаться и, кроме того, поворачиваться вместе с чашечкой на стилоконе или стилоиде, который, подобно якорю, закреплялся в грунте при помощи зубцов), в то время как дистальная часть стебля состояла из двух рядов члеников или из цилиндрических члеников и была подвижна.

Рот и анальное отверстие или общее отверстие в чашечке, в которое выходили отверстия пищеварительной системы, обычно на-

ходятся на переднем конце чашечки. Их положение у разных родов различно, и не такое, как у других представителей Pelmatozoa. Ряд щелевидных отверстий на верхней стороне чашечки у представителей семейства Cerathocystidae функционировал как половые отверстия, или как жаберные щели, или как «новый, сборный рот». Таблички чашечки без пор; отдельные гидропора и гонопора у большинства форм не установлены. Редко развиты скелетированные брахиолы, однако также без следов радиальной симметрии.

По образу жизни карпоидеи отличались от всех остальных Pelmatozoa и приближались к голотуриям. Они вели придонный образ жизни, лежа на плоской или вогнутой стороне тела; иногда они закреплялись стеблем, как якорем. Благодаря присутствию в чашечке полей из мелких табличек их тело могло сокращаться и расширяться наподобие мехов и, тем самым, вводить и выводить воду для питания и дыхания. У немногих форм для этих целей имелись скелетированные выросты амбулакральной системы. Пищу карпоидеи извлекали как из воды, так, вероятно, и из грунта.

Карпоидеи — примитивная, очень неоднородная группа иглокожих, еще слабо изученная ввиду малочисленности сохранившихся остатков. Они встречаются в песчано-глинистых породах, известняках, а также в горючем сланце. Известны начиная со среднего кембрия до нижнего девона. Расцвет карпоидей — в кембрии и ордовике.

Происхождение карпоидей неясно; несомненно, что им родственны цистоидеи. Отсутствие пятилучевой симметрии и наличие двусторонней симметрии у карпоидей — первичные признаки; вторичным признаком является асимметрия многих частей тела.

Карпоидеи первоначально были отнесены к цистоидеям (Bather, 1900). Тогда же они были выделены О. Иекелем в особый класс Carpoidea (Jaekel, 1900), включающий отряды Heterostelea и Eustelea. В 1918 г. Иекель исключил Eustelea из карпоидей как не близко родственную им группу и подразделил Heterostelea на 4 отряда с несколькими семействами. В первой отряд — Cincta — входят семейства Trochocystidae и Gyrocystidae; во второй отряд — Mitrata — включены семейства Mitrocystidae, Lagynocystidae и Anomalocystidae; третий отряд — Cornuta — объединяет семейства Ceratocystidae и Cothurnocystidae; в четвертом отряде — Soluta — содержатся семейства Dendrocystidae и Rhipidocystidae. В 1938 г. Р. Ф. Геккер пересмотрел род *Rhipidocystis* Jaekel, оказавшийся сборным родом, объединявшим скелетные остатки иглокожих, относящихся к классам Carpoidea, Eocrinoidea и Ophiocistia, и выделил пятый отряд — Digitata, включающий семейство Rhipidocystidae в новом его понимании. Л. Кено (Cuénot) в 1948 г. слил 4 семейства попарно, а в 1953 г. дал опять новую классификацию карпоидей.

Наши знания о карпоидеях все время, хотя и очень медленно, обогащаются (за последнее время они были найдены также в Африке, Австралии и Южной Америке). Совершенствуется и детализируется также их классификация. Так, К. Е. Кэстер (Caster) в работе, опубликованной в 1952 г., предложил в отряде Mitrata выделить 3 подотряда: Mitrocystida, Lagynocystida и Anomalocystida, каждый с одним семейством — Mitrocystidae, Lagynocystidae и Anomalocystidae; кроме того, он обособил отряд Placocystida с новым семейством Placocystidae. Большинство родов, причисленных им к этому семейству (*Placocystella* Rennie, *Placocystis* Koninck, *Rhenocystis* Dehm, *Enopleura* Wetherby, *Ateleocystites* Billings, *Basslerocystis* Caster), относилось к семейству Anomalocystidae. В семейство Lagynocystidae у Кэстера входят, кроме *Lagynocystis* Jaekel, также роды *Kirkocystis* Bassler, *Balanocystis* Barrande и *Anatiferocystis* Chauvel, а в семейство Anomalocystidae — только *Anomalocystites* Hall. В двух работах (обе изданы в 1954 г.) Кэстер установил в отряде Mitrata новый (южноамериканский) девонский подотряд Paranocystida с семейством Paranocystidae и родом *Paranocystis*, а также из Ю. Америки новый род *Australocystis* в подотряде Placocystida. В 1960 г. Е. Д. Гилл и К. Е. Кэстер (Gill and Caster) подразделили класс Carpoidea на два подкласса — Homostelea (с недифференцированным стеблем), объединяющий отряды Cincta и Digitata, и Homoiostelea (с дифференцированным стеблем); они же выделили в этом, втором подклассе надотряд Stylophora (стебель со стилоконом или стилоидом), включающий отряды Cornuta и Mitrata, и надотряд Astylophora (стебель без стилокона или стилоида) с отрядом Soluta. В этой же работе были установлены три новых семейства: Iowacystidae (для силурийского рода *Iowacystis* Thomas et Ladd), Rutroclypeidae (для девонского рода *Rutroclypeus* Withers) и новый силурийский род *Victoriacystis* в семействе Placostitidae nov. nom. В том же году Ж. Убагс (Ubaghs), подробно изучив *Lingulocystis* Thoral из ордовика Франции, пришел к выводу, что как этот род, так и *Rhipidocystis* Jaekel,

принадлежат не к карпоидеям, а к эокриноидеям. В этом томе «Основ палеонтологии» *Rhipidocystis* пока что рассматривается в составе класса Carpoidea.

Все эти новые фактические данные и значительные изменения, введенные в классификацию карпоидей, наглядно показывают фрагментарность дошедших до нас остатков карпоидей и неполноту знаний об этих животных.

Ниже дается характеристика семейств, входящих в класс Carpoidea, в соответствии с распределением по ним известных родов, приведенным в работе Кено (1953): Trochocystidae, Mitrocystidae, Anomalocystidae, Lagynocystidae, Ceratocystidae, Dendrocystidae и Rhipidocystidae.

СЕМЕЙСТВО TROCHOCYSTIDAE JAEKEL, 1900

Чашечка овальная или сердцевидная, уплощенная, с одной стороной более или менее плоской и другой — выпуклой, с 6 парами массивных маргинальных табличек и мелкими центральными табличками. Крупный, центрально расположенный рот, отдельное анальное отверстие с желобками для отвода экскрементов. Стебель состоит из двух рядов одинаковых боковых табличек и мелких промежуточных. Ср. кембрий Чехии, Франции и Испании.

Вне СССР: *Trochocystis* Barrande, 1858 (рис. 5 и 6); *Gyrocystis* Jaekel, 1900; *Decacystis* Gislén, 1927; *Trochocystoides* Jaekel, 1918.

СЕМЕЙСТВО MITROCYSTIDAE JAEKEL, 1900

Верхняя, сильно выпуклая сторона овальной чашечки состоит из многочисленных эпицентральных табличек. На ее переднем конце имеется 12—14 мелких вытянутых табличек, по-видимому, окружавших ротовую щель; в ней, вероятно, находились рот с мерцательным аппаратом и, быть может, анальное отверстие. Нижняя, слабо вогнутая сторона занята 6 парами маргинальных табличек и 3—6 крупными гипоцентральными табличками. Между маргинальными табличками и на них имеются поры невыясненного назначения. Стебель со стилоидом, снабженным 4—5 зубцами. Ордовик Чехии и Франции; н. девон Германии.

Вне СССР: *Mitrocystis* Barrande, 1887; *Mitrocystella* Jaekel, 1900.

СЕМЕЙСТВО ANOMALOCYSTIDAE JAEKEL, 1900

Чашечка уплощенная, с верхней выпуклой и нижней вогнутой сторонами, почти совершенно двустороннесимметричная, образована крупными табличками, на нижней стороне более многочисленными, чем на верхней. На переднем конце находится крупное отверстие, по-видимому, покрытое мембраной; в нем находились рот, мерцательные органы, пригонявшие пищу, и анальное отверстие. В правом и левом углах чашечки имеется по сильному, сплошному приподнятому шипу. Ордовик Чехии и С. Америки; силур Чехии и Англии; н. девон Германии и Ю. Африки.

Вне СССР: *Anomalocystites* Hall, 1859; *Ateleocystites* Billings, 1858; *Enopleura* Wetherby, 1879; *Placocystis* Koninck, 1869; *Peltocystis* Thoral, 1935; *Placocystella* Rennie, 1936; *Rhenocystis* Dehm, 1933; *Kirkocystis* Bassler, 1950.

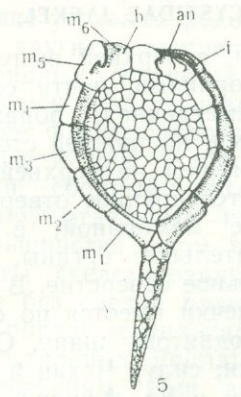
СЕМЕЙСТВО LAGYNOCYSTIDAE JAEKEL, 1900

Чашечка более высокая, чем широкая, слабо сплюснутая. Нижняя сторона образована либо 6 маргинальными, либо 6 маргинальными и 3 гипоцентральными табличками; верхняя сторона образована 3 крупными эпибазальными и очень мелкими черепицеобразными табличками или же двумя большими табличками. На переднем конце чашечки имеется небольшой полый отросток. Стебель состоит из двух рядов табличек со стилоидом (*Lagynocystis* — рис. 7). Ордовик Чехии и ?Франции.

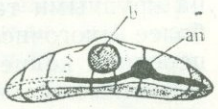
СЕМЕЙСТВО CERATOCYSTIDAE JAEKEL, 1900

Чашечка уплощенная, имеет форму башмака или листа, окружена маргинальными табличками, окаймляющими, по-видимому, гибкие поля, покрытые мелкими табличками. Нижняя сторона снабжена перемычкой, укрепляющей чашечку. Между выступами переднего конца чашечки находится анальное отверстие, на противоположной стороне верхней поверхности — ряд (до 42) мелких щелевидных отверстий неясного назначения, по-видимому, представляющих «сборный рот» (либо жаберные щели, либо половые отверстия?). Стебель с крупным стилоконом; ниже он, вероятно, состоит из одного ряда члеников. Ср. кембрий Чехии; ордовик Шотландии и Франции.

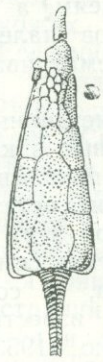
Вне СССР: *Ceratocystis* Jaekel, 1900; *Cothurnocystis* Bather, 1925 (рис. 8); *Phyllocystis* Thoral, 1935.

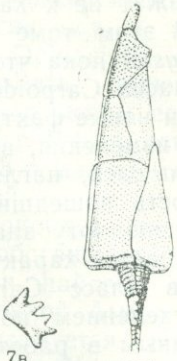


5

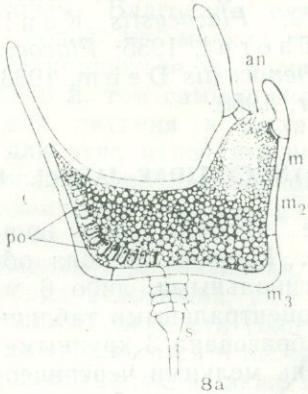


6

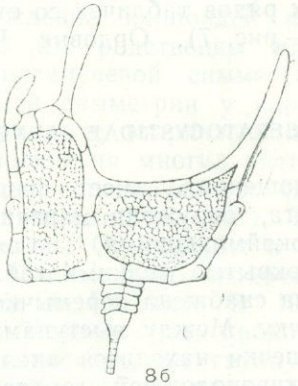

7а

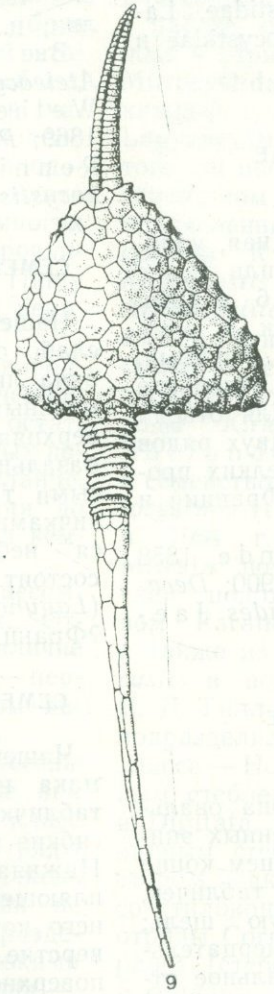

7б

7в



8а


8б


9

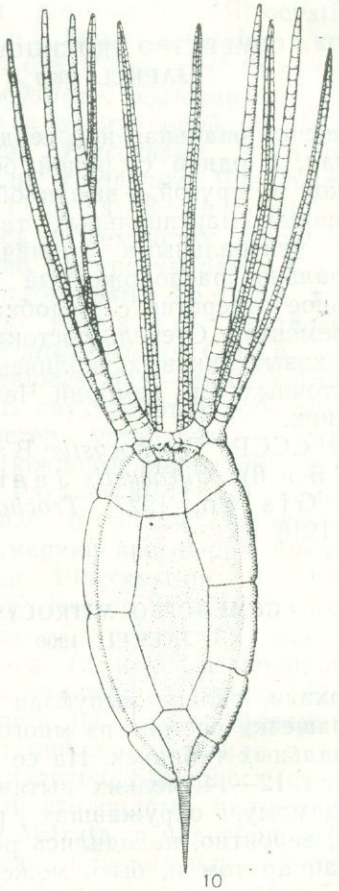

10

Рис. 5—10. Карпоидеи.

Рис. 5. *Trochocystis bohemicus* Barrande. Чашечка (вид с верхней стороны). Таблички верхней стороны отсутствуют, так что видна внутренняя поверхность мозаики табличек нижней стороны; *b* — предполагаемый рот; *an* — предполагаемое анальное отверстие; *f* — анальный желоб; m_1 — m_6 — маргинальные таблички левой стороны, × 2. Ср. кембрий Чехословакии (Gislén, 1930). Рис. 6. *Trochocystis longifossatus* Jaekel. Вид чашечки с переднего конца. *b* — рот; *an* — анальное отверстие, от которого отходят два желоба; из табличек видны только маргинальные таблички обеих сторон, × 2. Ср. кембрий (Gislén, 1930). Рис. 7. *Lagynocystis pyramidalis* (Barrande). *а* — вид чашечки с верхней стороны; *б* — вид с нижней стороны; *в* — стилоид, × 1 1/3. Ордовик Чехии (Jaekel, 1918). Рис. 8. *Cothurnocystis elizae* Bather. *а* — вид с верхней стороны; *б* — вид с нижней стороны; *m* — маргинальные таблички (отмечены лишь три смежные); *an* — анальное отверстие; *po* — щелевидные отверстия; *s* — стилокон, × 1 (Bather, 1913). Рис. 9. *Heckericystis kuckersiana* (Hecker). Чашечка (вид с верхней стороны) с брахиолой и анальной табличкой (в правом нижнем углу); стебель состоит из проксимального, центрального и дистального отделов (реконструкция), × 1 1/3. Ср. ордовик Эстонии и Ленинградской области (Геккер, 1940). Рис. 10. *Rhipidocystis* Jaekel, emend. Hecker. Чашечка (вид с верхней стороны) с десятью пальцами, одним (или двумя) отверстием на передней части периферического обода и стеблем (реконструкция), × 2/3. Ср. ордовик Ленинградской области и Эстонии (Геккер, 1940).

СЕМЕЙСТВО DENDROCYSTIDAE JAEKEL, 1900

Чашечка уплощенная, в общем треугольных очертаний; образована многочисленными мелкими многоугольными табличками; на переднем конце с длинным, скелетированным мелкими табличками, по́лым (по-видимому, подвижным) выростом — брахиолой. Таблички брахиолы, вероятно, приподнимаясь, открывали желоб с ресничками, подводивший пищу ко рту, закрытому табличками. В основании брахиолы имеются гонопора и гидропора; иногда развит и антибрахиальный выступ. Стебель длинный, обычно состоит из трех отделов; в проксимальном отделе — чередующиеся кольца из различных табличек, а в дистальном — два ряда табличек. Анальное отверстие находится сбоку, внизу, вблизи основания стебля. Ордовик СССР, Швеции, Чехии, Шотландии, Канады и ?Кореи; н. девон Германии.

Heckericystis Gill et Caster, 1960. Тип рода — *Dendrocystites kuckersiana* Hecker, 1940; ср. ордовик Ленинградской области. Проксимальный отдел стебля образован цилиндрическими кольцами из спаянных табличек. (Табл. I, фиг. 1—3; рис. 9). Ср. ордовик Ленинградской области и Эстонии. (Один вид).

Вне СССР: *Dendrocystites* Barrande, 1887; *Dendrocystoides* Jaekel, 1918; *Amecystis* Ulrich et Kirk, 1921; *Syringocrinus* Billings, 1859.

СЕМЕЙСТВО RHIPIDOCYSTIDAE JAEKEL, 1900, EMEND. HECKER, 1938

Чашечка удлиненно-овальная, плоская, со сходными нижней и верхней сторонами. Ограниченные в числе маргинальные таблички обладают сильно утолщенным наружным краем, образующим массивный периферический обод чашечки; медиальные части маргинальных табличек и немногочисленные центральные таблички тонки. На переднем конце чашечки расположены друг над другом два ряда хорошо развитых выростов амбулакральной системы (пальцев), состоящих из унисериальных брахиальных, а также кроющих табличек над амбулакральными желобками. Здесь же наблюдались одно или два небольших отверстия. Стебель тонкий.

Rhipidocystis Jaekel, 1900, emend. Hecker, 1938. Тип рода — *Rh. baltica* Jaekel, 1900; н. ордовик Ленинградской области. (Табл. I, фиг. 4—6; рис. 10). Н. и ср. ордовик Ленинградской области и Эстонии (6 видов).

ЛИТЕРАТУРА

Геккер Р. Ф. 1938. Новые данные о роде *Rhipidocystis* Jkl (отряд Digitata n. o., класс Carpoidea Jkl) и новый род *Bockia* n. g. (подкласс Eocrinoidea Jkl, класс Crinoidea Mill.) из нижнего силура Ленинградской области СССР и Эстонии. Докл. АН СССР, т. XIX, № 5, стр. 421—425. — 1940. Carpoidea, Eocrinoidea и Ophiocistia нижнего силура Ленинградской области и Эстонии. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. IX, вып. 4, стр. 5—82.

Федотов Д. М. 1934. Класс Carpoidea. В кн.: Циттель К. Основы палеонтологии (палеозоология). Часть I. Беспозвоночные, стр. 221—226.

Barrande J. 1887. Système silurien du Centre de la Bohême, 1-re partie, vol. VII. Classe des Échinodermes Ordre des Cystidés. Publ. W. Waagen. Prague, pp. I—XVII+1—233. Bassler R. S. 1938. Pelmatozoa Palaeozoica. (Generum et Genotyporum Index et Bibliographia). Fossilium Catalogus. I. Animalia. Edit. W. Quenstedt. Pars 83, pp. 1—194. Bassler R. S. and Moodey M. W. 1943. Bibliographic and Faunal Index of Paleozoic Pelmatozoan Echinoderms. Geol. Soc. Amer., spec. pap., № 45, pp. 1—734. Bather F. A. 1900. The Echinoderma. In: Lankester E. R. A Treatise on Zoology, pt. III, London, pp. 1—216. — 1913. Caradocian Cystidea from Girvan. Trans. Roy. Soc., Edinburgh, vol. XLIX, pt. II (№ 6), pp. 359—529. — 1925. *Cothurnocystis*: a study in adaptation. Pal. Ztschr., Bd. VII, SS. 1—15. — 1930. A class of Echinoderma without trace of radiate symmetry. Arch. Zool. Ital., vol. 14, pp. 431—439. То же в кн.: Assoc. Franç. Avanc. Sci., C. R., 53 sess. Le Havre. Paris, pp. 435—438.

Cabibel J., Termier H. et Termier G. 1959. Les échinodermes mésocambriens de la Montagne Noire (Sud de la France). Ann. Paléont., t. 44, pp. 281—294. Caster K. E. 1952. Concerning *Encpleura* of the Upper Ordovician and its relation to other carpoid Echinodermata. Bull. Amer. Paleont., vol. XXXIV, № 141, pp. 1—57. — 1954a. A Devonian placocystoid echinoderm from Paraná, Brazil. Paleontologia Paraná. Vol. Comemorat. I Centenário Estado Paraná, pp. 137—148. — 1954b. A new Carpoid Echinoderm from the Paraná Devonian. An. Acad. Brasileira Ciências, vol. 28, № 1, pp. 121—147. Chauvel J. 1941. Recherches sur les Cystoïdes et les Carpoïdes armoricains. Mém. Soc. Géol. Miner. Bretagne, vol. V, pp. 1—286. Cuénot L. 1948. Classe des Plats (Heterostelea). Dans: Grassé P.-P. Traité de Zoologie, t. XI. Paris, pp. 11—14.— 1953. Classe des Héterostélées (Heterostelea Jaekel, 1918). Dans: Piveteau J. Traité de Paléontologie, t. III. Paris, pp. 599—606.

Dehm R. 1933. Cystoideen aus dem rheinischen Unterdevon. N. Jahrb. Miner. etc. Beil.-Bd. 69, Abt. B, SS. 63—93. — 1934. Untersuchungen an Cystoideen des rheinischen Unterdevons. Sitzb. math.-nat. Abt. Bayer. Akad. Wiss., München, H. 1, SS. 19—43.

Gill E. D. and Caster K. E. 1960. Carpoid Echinoderms from the Silurian and Devonian of Australia. Bull. Amer. Paleont., vol. XLI, № 185, pp. 1—71. Gislén T. 1927. A new Spanish Carpoid. Arkiv Zoologi, Bd. 19B, № 2, pp. 1—3.— 1930. Affinities between the Echinodermata, Enteropneusta and Chordonia. Zoolog. Bidr. från Uppsala, Bd. XII, SS. 198—304. —

1934. Evolutional Series towards Death and Renewal. Arkiv Zoologi, Bd. 26A, № 16, pp. 1—19.

Jaekel O. 1900. Über Carpoideen, eine Classe von Pelmatozoen. Ztschr. Deutsch. Geol. Gesellsch., Bd. 52, H. 4, SS. 661—677. — 1918. Phylogenie und System der Pelmatozoen. Pal. Ztschr., Bd. III, H. 1, SS. 1—128.

Meléndez B. 1946. Los Carpoideos de España. Las Ciencias, t. XVII, l. 3, pp. 497—516.

Regnéll G. 1948. An Outline of the Succession and Migration of Non-Crinoid Pelmatozoan Faunas in the Lower Paleozoic of Scandinavia. Arkiv Kemi, Mineralogi, Geologi, Bd. 26A, № 13, SS. 1—55. — 1959. Données concernant le développement ontogénétique des Pelmatozoaires du Paléozoique (Echinodermes). Bull. Soc. Géol. France, 7-te sér., t. I, pp .773—783.—1960. The Lower Palaeozoic Echinoderm Faunas of the British Isles and Balto-Scandia. Palaeontology, vol. 2, pt. 2, pp. 161—179.

Ubaghs G. 1960. Le genre *Lingulocystis* Thoral (Échinodermata, Eocrinoidea) avec des remarques critiques sur la position systématique du genre *Rhipidocystis* Jaekel. Ann Paléont., t. XLVI, pp. 79—116.

КЛАСС THECOIDEA. ТЕКОИДЕИ (EDRIOASTEROIDEA. ЭДРИОАСТЕРОИДЕИ)

Палеозойские прираставшие, реже свободнолежавшие Pelmatozoa, отличавшиеся хорошо развитой радиальной симметрией, с мешковидной, шарообразной или более плоской, дисковидной чашечкой (имевшей не более 5 *см* в диаметре), образованной многочисленными многоугольными или чешуевидными, преимущественно подвижными табличками без пор. В центре верхней, актинальной, стороны находится рот, обычно прикрытый оральными табличками; в заднем интеррадиусе (между I и V радиусами) имеется прикрытое пирамидкой анальное отверстие и между ротовым и анальным отверстиями — гидропора (когда она присутствует). Половое отверстие неизвестно. Имеется 5 обычно неразветвляющихся амбулакров, образованных двойным рядом чередующихся амбулакральных табличек, покрытых двойным рядом адамбулакральных табличек. У более примитивных форм амбулакры прямые; у форм специализированных, с плоской дисковидной чашечкой, амбулакры удлиненные и серповидно изогнутые. Между амбулакральными табличками чашечки находятся поры для выростов (ножек или щупалец) радиальных амбулакральных сосудов, служивших для подгона пищи ко рту. Руками или брахиолами текоидеи не обладали. Стебель отсутствовал. У большинства форм чашечка прирастала нижней, абактинальной, стороной к твердому морскому дну или к раковинам; реже она прирастала при помощи стебля (*Steganoblastus*) или свободно лежала на рыхлом дне (*Stromatocystites*). Н. кембрий — н. карбон; расцвет в ордовике.

Остатки текоидей вообще встречаются редко, только находки *Edrioaster* и *Agelacrinites* в Северной Америке довольно многочисленны, а *Cyathocystis* встречается массами в ордовикских отложениях Советского Союза.

Первоначально большинство авторов относило рассматриваемых иглокожих к цистоидеям. Затем несколько родов было объединено Биллингсом (Billings, 1854—1858) в одном семействе под названием Edrioasteroidae и отнесено к морским звездам. В 1895 г. О. Иекель (Jaekel) установил среди Pelmatozoa самостоятельный класс Thecoidea, а Ф. А. Бэзер (Bather, 1900) назвал этот класс Edrioasteroidea.

Некоторые авторы видели в текоидеях предков морских звезд и офиур, что сейчас опровергается находками более древних представителей этих классов; другие считали их за предков морских ежей. Иекель принимал Thecoidea за обособленную группу Pelmatozoa, наиболее близко стоящую к Eleutherozoa.

Известные сейчас роды текоидей различные авторы группируют по-разному; всего выделяют от 5 до 7 семейств. Последняя классификация текоидей была дана Р. С. Бассле-ром (Bassler, 1935, 1936), пересмотревшим весь материал и установившим несколько новых родов и семейств. Новейшие работы по текоидеям принадлежат Р. В. Кеслингу (Kesling); они отчасти написаны им совместно с другими авторами (1958, 1960).

Объединяет семейства: Stromatocystitidae, Hemicystitidae, Agelacrinidae, Edrioasteridae и Cyathocystidae.

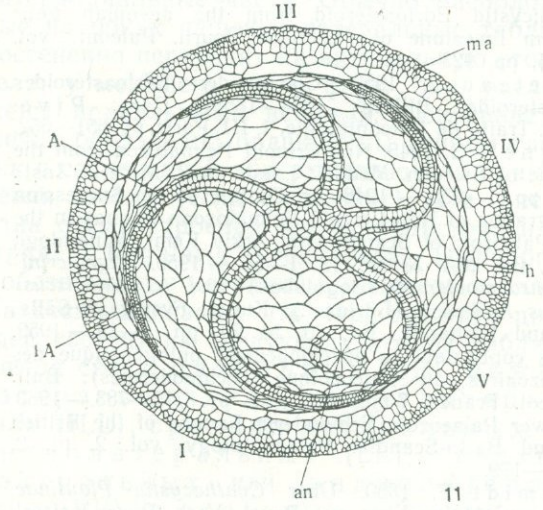
СЕМЕЙСТВО HEMICYSTITIDAE BASSLER, 1936

Чашечка образована тонкими табличками; прирастала к посторонним предметам временно или постоянно большей частью нижней стороны. Амбулакры разделены интерамбулакрами. Оральных табличек три; из них одна широкая, лежит в анальном интеррадиусе; к ней примыкают две таблички меньших размеров. Ордовик — карбон.

Pyrgocystis Bather, 1915. Тип рода — *P. sardesoni* Bather, 1915; ордовик Шот-

ландии. Чашечка высокая, цилиндрическая, образована тонкими черепицеобразно налегающими табличками. Имеется 5 широких, прямых амбулакров. (Табл. I, фиг. 9—11). Н. ордовик Ленинградской обл. (3 вида). Ср. ордовик — н. девон Швеции, Германии, Англии и С. Америки (9 видов).

Вне СССР: *Hemicystites* Hall, 1852; *Cystaster* Hall, 1871; *Cincinnatidiscus* Bassler, 1935; *Carneyella* Foerste, 1916; *Streptaster* Hall, 1872; *Lebetodiscus* Bather, 1908; *Foerstediscus* Bassler, 1935; *Anglidiscus* Regnéll, 1950; *Timeischytes* Ehlers et Késling, 1958.



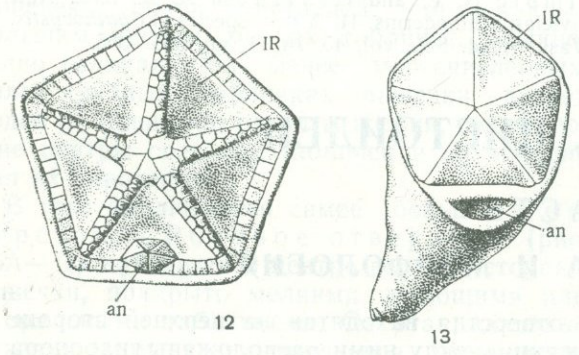


Рис. 11—13. Текоидеи.

Рис. 11. *Lepidodiscus ephraemovianus* (Bogolubov). Реконструкция. *A* — амбулакр с адамбулакральными табличками; *IA* — интерамбулакр; *I–IV* — счет амбулакральных лучей; *ma* — краевая кайма; *an* — анальное отверстие с пирамидкой; *h* — гидропора, × 2^2/$_3$. В. девон (фаменский ярус) Орловской области (Геккер, 1940). Рис. 12. *Cyathocystis plautinae* F. Schmidt. Вид чашечки сверху; *IR* — интеррадиальная табличка; *an* — анальное отверстие с пирамидкой, × 3. Ср. ордовик Эстонии (Jaekel, 1899). Рис. 13. *Cyathotheca suecica* Jaekel. Вид чашечки сверху; *IR* — интеррадиальная табличка; *an* — анальное отверстие, × 6. В. ордовик или н. силур Швеции (Jaekel, 1927).

СЕМЕЙСТВО AGELACRINIDAE JAEKEL, 1899

Чашечка шапко- или дискообразная, образована многочисленными табличками, с выпуклой верхней стороной и плоской (или вогнутой) нижней стороной; прирастали всей нижней стороной или ее краевым ободом. Амбулакры прямые или серповидно изогнутые, длинные. Оральные таблички многочисленные, мелкие, беспорядочно расположенные. Кембрий — карбон.

Lepidodiscus Meek et Worthen, 1868. Тип рода — *L. squamosus* Meek et Worthen, 1868; карбон С. Америки. Чашечка в форме плоского диска, образована многочисленными черепицеобразно налегающими табличками; амбулакры длинные, узкие, серповидно изогнутые: I—IV — влево, V — вправо. (Табл. I, фиг. 8; рис. 11). Силур — карбон С. Америки и СССР; франский и фаменский ярусы в. девона Русской платформы (2 вида); н. карбон С. Америки (6 видов).

Вне СССР: *Agelacrinites* Vanuxem, 1842; *Isorophus* Foerste, 1916; *Isorophusella* Bassler, 1935; *Thresherodiscus* Foerste, 1914; *Discocystis* Gregory, 1897; *Cooperidiscus* Bassler, 1935; *Ulrichidiscus* Bassler, 1935.

СЕМЕЙСТВО CYATHOCYSTIDAE BATHER, 1900

Чашечка мешкообразная или кубкообразная, приросшая, с массивной боковой поверхностью из слившихся табличек. Амбулакры короткие, прямые. Ср. ордовик.

Cyathocystis F. Schmidt, 1880. Тип рода — *C. plautinae* F. Schmidt, 1880; ср. ордовик Эстонии. Чашечка, широко приросшая основанием или при помощи корневидных отростков; верхняя сторона образована пятью большими интеррадиальными табличками, ограничивающими рот и амбулакры, и каймой мелких краевых табличек. Анальное отверстие с пирамидкой на границе одной интеррадиальной таблички с краевыми табличками. (Табл. I, фиг. 7; рис. 12). Ср. ордовик Ленинградской области и Эстонии (2 вида); ордовик США (2 вида).

Cyathotheca Jaekel, 1927. Тип рода — *C. suecica* Jaekel; в. ордовик или н. силур Швеции. Верхняя сторона чашечки образована 5 табличками IR; анальное отверстие расположено отдельно (рис. 13). Н. ордовик Ленинградской области (1 вид); в. ордовик или н. силур Швеции (1 вид).

Вне СССР: семейства Stromatocystitidae Bassler, 1936; Edrioasteridae Bather, 1900.

Геккер Р. Ф. 1928. Палеобиологические наблюдения над нижнесилурийскими беспозвоночными, I. Ежегодн. Русск. Палеонт. об-ва, т. VII (1927), стр. 47—86. — 1939. *Pyrgocystis* из нижнего силура Ленинградской области. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, стр. 241—246. — 1940. *Agelacrinites* из девона Русской платформы. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. IX, вып. 4, стр. 83—103. — 1941. *Agelacrinites* из отложений Главного девонского поля. В кн.: «Фауна Главного девонского поля», т. I. Изд. Палеонт. ин-та АН СССР, стр. 319—322. — 1960. Ископаемая фация гладкого каменного морского дна. (К вопросу о типах каменного морского дна). Тр. Ин-та геологии АН Эст. ССР, т. V, стр. 119—227.

Федотов Д. М. 1934. Класс Thecoidea. В кн.: Циттель К. Основы палеонтологии (палеозоология). Часть I. Беспозвоночные, стр. 247—251.

Bassler R. S. 1935. The classification of the Edrioasteroidea. Smiths. Misc. Coll., vol. 93, № 8, pp. 1—11. — 1936. New species of American Edrioasteroidea. Smith. Misc. Coll., vol. 95, № 6, pp. 1—33. — 1938. Pelmatozoa Palaeozoica (Generum et Genotyporum Index et Bibliographia). Fossilium Catalogus. I. Animalia. Edit. W. Quenstedt. Pars 83, pp. 1—194. Bassler R. S. and Moodey M. W. 1943. Bibliographic and Faunal Index of Paleozoic Pelmatozoan Echinoderms. Geol. Soc. Amer., spec. pap., № 45, pp. 1—734. Bather F. A. 1900. The Edrioasteroidea. In: Lankester E. R. A Treatise on Zoology, pt. III. London, pp. 205—216. — 1915. Studies in Edrioasteroidea, I—IX. Geol. Mag., 1898, 1899, 1900, 1908, 1914, 1915. (Reprinted 1915), pp. 1—138.

Cuénot L. 1948. Classe de Édrioastérides. Dans: Grassé P.-P. Traité de Zoologie, t. XI, Paris, pp. 74—77.

Jaekel O. 1895. Über die Organisation der Cystoideen. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. a. d. fünften Jahresversamml. Strassburg. Leipzig, SS. 109—121. — 1899. Stammesgeschichte der Pelmatozoen. 1. Thecoidea und Cystoidea. Berlin, SS. I—X+1—442. — 1918. Phylogenie und System der Pelmatozoen. Pal. Ztschr., Bd. III, H. 1, SS. 1—128. — 1927. *Cyathotheca suecica* n. g. n. sp., eine Thecoidee des schwedischen Ordoviciums. Arkiw Zoologi, Bd. 19A, № 5, SS, 1—6.

Kesling R. V. 1960. Hydropores in Edrioasteroids. Contribut. Museum Paleont. Univers. Michigan, vol. XV, № 8, pp. 139—192. Kesling R. V. and Ehlers G. M. 1958. The Edrioasteroid *Lepidodiscus squamosus* (Meek & Worthen). Journ. Paleont., vol. 32, № 5, pp. 923—932. — 1958. *Timeischytes*, a new genus of Hemicystid Edrioasteroid from the devonian Four mile dam limestone of Michigan. Journ. Paleont., vol. 32, № 5, pp. 923—936.

Piveteau J. 1953. Classe des Édrioastéroides (Edrioasteroidea Billings 1854—1858). Dans: Piveteau J. Traité de Paléontologie, t. III. Paris, pp. 651—652.

Regnéll G. 1945. Non-Crinoid Pelmatozoa from the Paleozoic of Sweden. Meddel. Lunds Geol. Mineral. Inst., № 108, pp. 1—255. — 1948. An Outline of the Succession and Migration of Non-Crinoid Pelmatozoan Faunas in the Lower Paleozoic of Scandinavia. Arkiv Kemi, Mineralogi, Geologi, Bd. 26A, № 13, SS. 1—55. — 1950. «*Agelacrinites*» *ephraemovianus* (Bogolubov) and «*Lepidodiscus*» *fistulosus* Anderson (Edrioast.). Kungl. Fysiograf. Sällskap. Lund Förhandl., Bd. 20, № 20, pp. 1—14. — 1959. Données concernant le développement ontogénétique des Pelmatozoaires du Paléozoïque (Échinodermes). Bull. Soc. Géol. France, 7-me sér., t. I, pp. 773—783. — 1960. The Lower Palaeozoic Echinoderm Faunas of the British Isles and Balto-Scandia. Palaeontology, vol. 2, pt. 2, pp. 161—179.

Schmidt F. 1880. Über *Cyathocystis Plautinae*, eine neue Cystideenform aus Reval. Verh. Russ. Kaiserl. Miner. Gesellsch. St.-Petersb., (2), Bd. 15, SS. 1—7. Strimple H. L. and Graffham A. A. 1955. New Ordovician echinoderms. II. A new species of *Cyathocystis*. J. Wash. Acad. Sci., vol. 45, № 11, pp. 353—355.

КЛАСС CYSTOIDEA. ЦИСТОИДЕИ

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И МОРФОЛОГИЯ

Короткостебельчатые, редко бесстебельчатые, прикрепленные Pelmatozoa, представляющие одну из наиболее древних и в некоторых отношениях очень примитивную группу палеозойских иглокожих. Пятилучевая симметрия у цистоидей еще не достигла полного развития, и нередко наблюдаются случаи вторичного исчезновения или редукции числа радиусов. Пятилучевая симметрия обнаруживается у цистоидей прежде всего в числе амбулакральных желобков. Значительной степени совершенства она достигла только у высших форм. Чашечка (тека) образована многочисленными, чаще неправильно и реже правильно пентамерно расположенными табличками, которые пронизаны порами. Центральное ротовое и эксцентрично расположенное анальное отверстия находятся на верхней стороне чашечки; между ними расположены гидропора или мадрепорит и половое отверстие (гонопора). Амбулакральные желобки чаще открытые, реже прикрытые табличками, радиально расходящиеся от ротового отверстия по чашечке или по рукам (брахиолам). Руки (брахиолы) развиты слабо, иногда ветвятся, редко с пиннулами, иногда отсутствуют.

Чашечка имеет шарообразную, мешковидную, яйцевидную, грушевидную, реже цилиндрическую и иногда уплощенную (*Pleurocystites*) форму и образована 4—5—6-угольными или многоугольными табличками, которые прочно соединены друг с другом швами. Толщина стенок чашечки то очень небольшая (например, у *Echinosphaerites*), то значительная.

Число табличек чашечки сильно колеблется— от нескольких сотен и тысяч (до 2000 у *Mesocystis*) до 13 табличек; располагаются эти 13 табличек пентамерно, правильными рядами (венцами). Обычно нет резкой границы между актинальной (оральной, верхней) и абактинальной (аборальной, нижней) группами табличек, а в случаях, когда амбулакральные желобки от рта переходят на брахиолы,— у чашечки нет деления на радиальные и интеррадиальные части. Обычно расположенные на боках чашечки латеральные таблички постепенно переходят на актинальную сторону тела; у меньшего числа форм они расположены правильными венцами. Основание чашечки образовано правильным венцом табличек с сочленовной поверхностью для прикрепления стебля (если он развит). На рис. 14 дана схема строения чашечки цистоидеи (из отряда Regularia подкласса Dichoporita) с обозначением названий и индексов табличек. На схеме показано, что чашечка этих цистоидей состоит из следующих венцов табличек, считая снизу: базальных (BB), нижних латеральных, или инфралатеральных (ILL), средних латеральных, или медиолатеральных (LL), верхних латеральных, или радиолатеральных (RR), и оральных (OO) или дельтоидных (DD) табличек. Поверхность чашечек у родов цистоидей, образованных большим числом мелких табличек, обыкновенно гладкая. На менее многочисленных, более крупных табличках чашечки других родов обыкновенно развиты гребни, соединяющие центры соседних табличек и служившие для их упрочения.

В теке наблюдается самое большое 4 отверстия. Ротовое отверстие (рис. 15А—Д) находится в центре верхней стороны чашечки, прикрыто мелкими кроющими или 5 оральными табличками. От рта радиально отходят амбулакры, тянущиеся по поверхности чашечки или поднимающиеся от ротового отверстия над нею. Кишечник загнут по направлению часовой стрелки. Анальное отверстие, так же как и ротовое, находится на верхней, реже на боковой стороне чашечки в интеррадиусе между радиусами I и V; только у *Pleurocystis* оно на нижнем (заднем) конце чашечки. Часто анальное отверстие прикрыто пирамидкой, состоящей из пяти или большего числа треугольных табличек — клапанов (рис. 15А, Г, Е), или же оно прикрыто неопределенным числом мелких табличек. Между ротовым и анальным отверстиями расположены ближе ко рту первичные поры: пора (гидропора) каменистого канала или мадрепорит (рис. 15Д) и дальше от рта — небольшое половое отверстие (гонопора, или генитальная пора — рис. 15А, Г, Д, Ж). Иногда гидропора объединена с гонопорой. (Часто обе бывают очень мелки и вследствие этого остаются незамеченными). Положение у взрослых цистоидей гидропоры или мадрепорита и полового отверстия на актинальной стороне чашечки в плоскости симметрии между ротовым и анальным отверстиями указывает на примитивнейшее строение этих животных среди иглокожих, которое, судя по онтогенезу современных иглокожих, большинство класс-

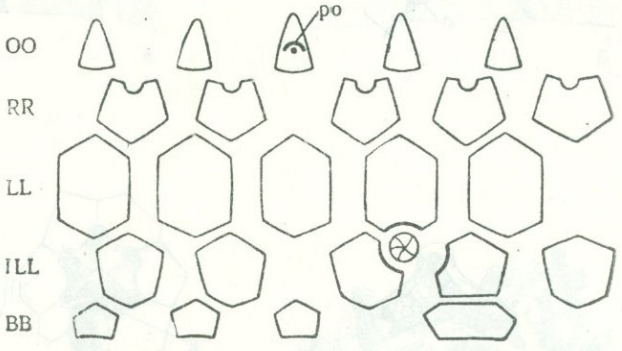


Рис. 14. Диаграмма чашечки цистоидеи из отряда Regularia подкласса Dichoporita (Rhombifera) с буквенными обозначениями табличек:
BB — базальные таблички (basalia); ILL — нижние латеральные (infralateralia); LL — средние латеральные (mediolateralia); RR — верхние латеральные (radiolateralia); OO — оральные (oralia); *po* — первичные поры.

сов, в том числе и морские лилии, проходят лишь во время эмбрионального развития.

Амбулакральные желобки (от 2 до 5) имеются у большинства цистоидей. Обычно они простые, реже дистально разветвленные; часто имеют вид бороздок на верхней поверхности чашечки или же (у более высокоорганизованных форм) лежат между особыми амбулакральными табличками чашечки, чередующимися справа и слева. Иногда амбулакральные желобки ограничены с каждой стороны двумя рядами табличек, налегающих на таблички чашечки. Амбулакральные желобки бывают различной длины. Иногда они очень короткие, чаще ограничиваются верхней стороной чашечки, иногда же почти достигают ее основания. Амбулакральные желобки бывают прикрыты чередующимися в обоих рядах кроющими табличками, часто неподвижными; благодаря им желобок превращается в тоннель. С амбулакральных желобков кроющие таблички распространяются на рот и на брахиолы, которые в виде членистых придатков поднимаются

над поверхностью чашечки. (Табл. III, фиг. 1 и 5; табл. V, фиг. 10; рис. 33 и 34). У некоторых форм цистоидей, не имеющих наружных амбулакральных желобков (Aristocystidae), на внутренней стороне табличек чашечки существует система коротких, на дистальных случаях амбулакральный желобок на брюшной стороне брахиол ограничен с каждой стороны рядом чередующихся членистых пиннул. Таким образом построенные брахиолы, достигающие значительных размеров, гомологичны рукам морских лилий. У других родов цисто-

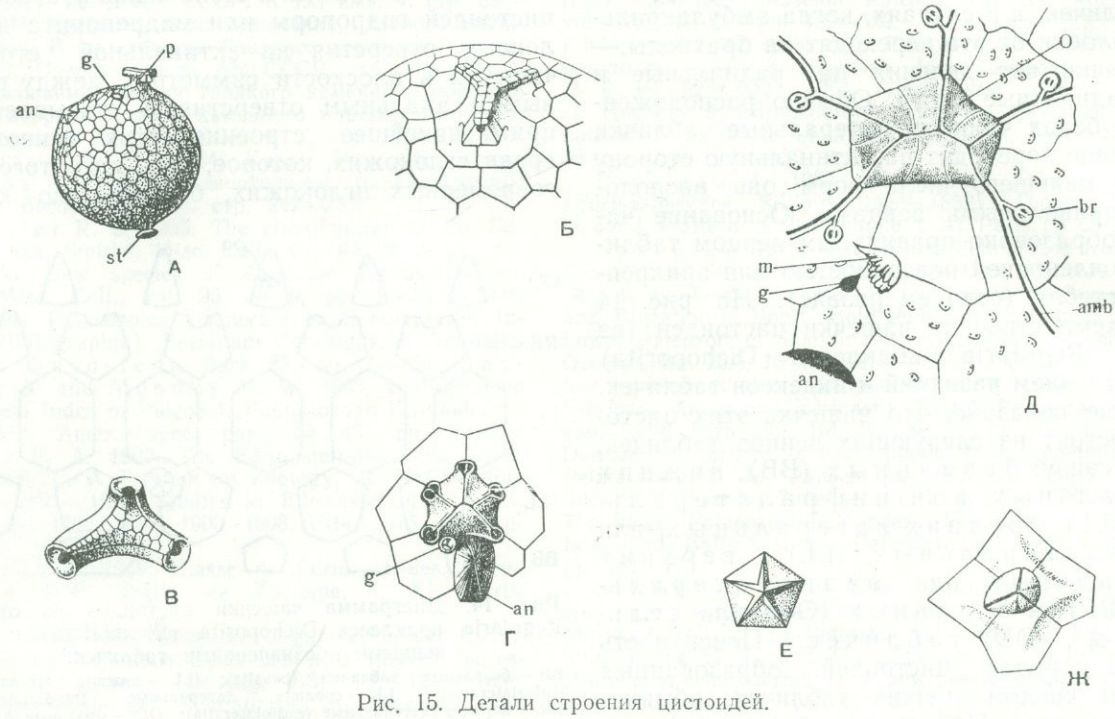


Рис. 15. Детали строения цистоидей.

А — Echinosphaerites aurantium Gyllenhahl: *p* – перистомальное возвышение; *st* — короткий стебелек; *an* — анальная и *g* — генитальная пирамидки над одноименными отверстиями; *Б* — перистомальное возвышение *Echinosphaerites aurantium* Gyllenhahl с кроющими табличками; спереди и справа сохранилось по первому сегменту брахиол (Геккер, 1923); *В* — ротовое поле *Echinosphaerites aurantium* Gyllenhahl с тремя местами прикленения брахиол и мелкими кроющими табличками (Jaekel. 1899); *Г* — ротовое поле *Sphaeronites globulus* Angelin с пятью местами прикленения брахиол и оральными табличками; *an* — анальная пирамидка; *g* — гонопора (Bather, 1900); *Д* — ротовое поле *Glyptosphaerites leuchtenbergi* (Volborth): *O* - оральная табличка; *an* — верхний край анального отверстия; *m* — мадрепорит; *g* — гонопора *amb* — амбулакральный желобок; *br* — место прикленения брахиолы (Jaekel, 1899); *Е* — анальная пирамидка *Echinosphaerites aurantium* Gyllenhahl; *Ж* – генитальное отверстие с пирамидкой *Echinosphaerites aurantium* Gyllenhahl (Геккер, 1923).

концах веерообразно разветвленных желобков.

Свободные придатки, или брахиолы, развиты, как правило, слабо, и количество их зависит от числа амбулакров и их разветвлений (5, 6, 9—13). Иногда число брахиол бывает меньше (2—3), иногда брахиолы отсутствуют вовсе. Характерная для иглокожих пятилучевая симметрия у многих цистоидей не проявляется ни в расположении табличек чашечки, ни в числе и положении брахиол. Брахиолы типичных цистоидей не ветвятся. Как правило, они образованы двумя спинными рядами табличек, с амбулакральным желобком на внутренней стороне, и подвижными кроющими табличками. У некоторых форм, в виде редкого исключения, руки имеют пиннулы (*Caryocrinus ornatus* Say); в таких идей брахиолы остаются чрезвычайно слабо развитыми и скорее сравнимы с пиннулами рук морских лилий.

Таблички чашечки цистоидей, в отличие от однослойных, лишенных пор, табличек карпоидей, текоидей и криноидей, — многослойны и пронизаны порами. Они состоят из наружного тонкого, гладкого или скульптированного, более или менее сильно обизвествленного слоя (эпитеки); из более толстого среднего слоя (стереотеки), обычно более или менее густо пронизанного порами или щелями, и из внутреннего, очень тонкого, редко обизвествлявшегося слоя.

Специфической особенностью цистоидей является система пор, не свойственная другим классам иглокожих, за исключением класса Paracrinoidea, у которых поры имеют

другой вид. По строению пор и поровых каналов и по их расположению на табличках чашечки различают два типа пор: ромбовые поры и двойные поры, или диплопоры (см. рис. 16А, Б). Поры первого типа характерны для представителей подкласса Dichoporita (Rhombifera), поры второго типа — для представителей подкласса Diploporita.

Ромбовые поры располагаются по контуру ромба таким образом, что одна половина ромба находится на одной табличке, а другая половина на соседней табличке чашечки. (Табл. II, фиг. 5; рис. 16А, В, Г). Ромбовые поры встречаются у родов как с многочисленными, так и с немногими табличками чашечки. Эти поры носят еще название поровых складок, так как являются отверстиями тангенциальных складок внутреннего слоя табличек, вдающихся внутрь чашечки. Такой складкой соединяются поры противоположных сторон ромба либо они соединяются прямым каналом, проходящим во внутреннем слое таблички. Ромбовые поры у разных родов выражены по-разному. Как правило, каналы скрыты эпитекой и бывают видны только на выветрившихся или отпрепарированных экземплярах. (Табл. II, фиг. 3). Иногда каналы или поровые складки на всем протяжении открыты наружу в виде щелей (поровые щели). Чаще щели замкнуты в середине на большем или меньшем протяжении. Иногда стенки замкнувшихся поровых складок или каналов продырявлены рядом мелких отверстий. Иногда закрытые каналы выдаются на наружной поверхности чашечки, образуя рельефный ромб (рис. 16Д). Ромбовые поры либо находятся почти на всех табличках чашечки (у более примитивных форм цистоидей), либо расположены на всех табличках, образующих боковые стенки чашечки (и отсутствуют на ее верхней стороне), либо только на отдельных табличках чашечки.

В процессе уменьшения числа ромбовых пор дольше всего сохранялись поры в области базиса чашечки и по соседству с перистомом. У некоторых более высокоорганизованных родов цистоидей число ромбовых пор сильно редуцировано и они представлены в виде половинок ромбов, окруженных валиком (так называемые пектиниромбы — см. рис. 25). На чашечках некоторых видов наблюдаются ромбовые поры двух типов. Иногда обе половинки имеют различную форму и вели-

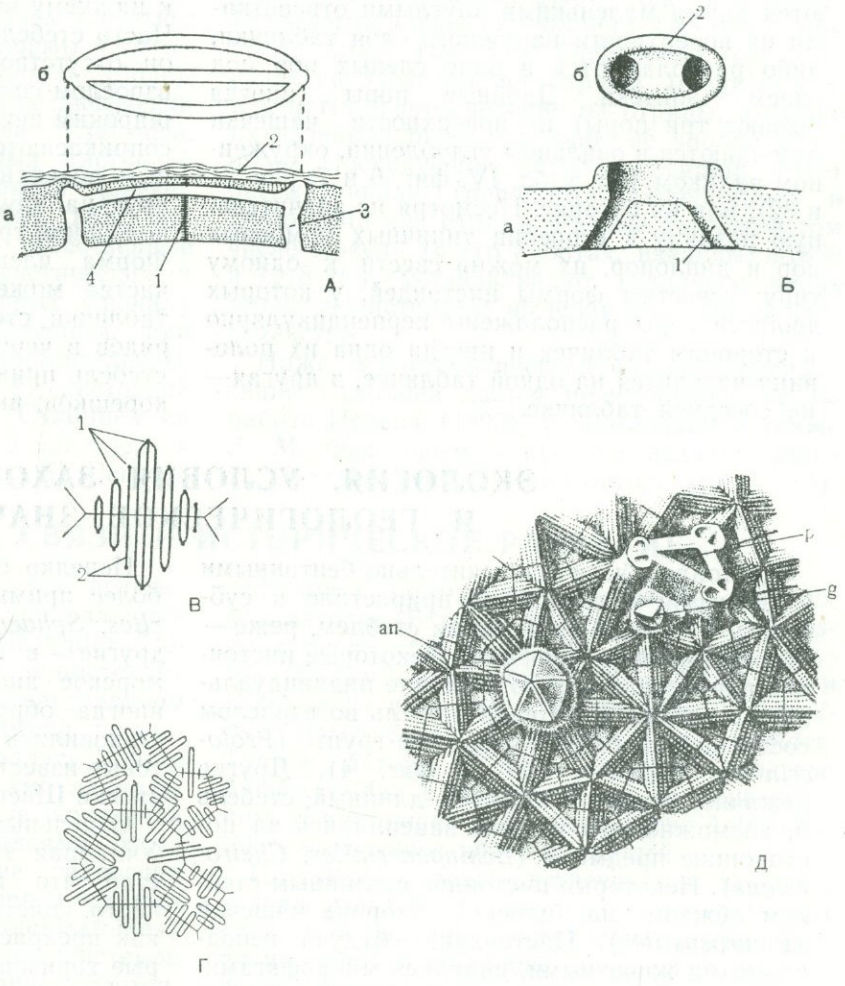


Рис. 16. Строение пор цистоидей.

А — схема ромбовых пор Dichoporita (*Echinosphaerites*): *а* — в поперечном сечении; *б* — вид трех тангенциальных каналов в плане [*1* — граница смежных табличек чашечки; *2* — эпитека; *3* — радиальный поровый канал; *4* — тангенциальный поровый канал]; *Б* — схема пор Diploporita (*Dactylocystis*): *а* — в поперечном сечении; *б* — вид сверху [*1* — поровый канал; *2* — дворик] (Cuénot, 1953; несколько изменено); *В* — отдельный поровый ромб *Echinosphaerites aurantium* Gyllenhahl [*1* — выходы радиальных поровых каналов; *2* — тангенциальные поровые каналы; тонкие линии — границы табличек]; *Г* — поровые ромбы на нескольких смежных табличках *Echinosphaerites aurantium super* Hecker (Геккер, 1923); *Д* — участок верхней части чашечки *Heliocrinites balticus* Eichwald с поровыми ромбами, образующими рельефный звездчатый рисунок; *p* — перистомальное возвышение с ротовым отверстием и тремя местами причленения брахиол; *an* — анальная пирамидка; *g* — генитальная пирамидка. Увелич. Ср. ордовик Эстонии (Jaekel, 1899).

чину, иногда одна из них может отсутствовать.

Диплопоры, или двойные поры (рис. 16Б), как правило, расположены на одной и той же табличке. Они представляют собой парные каналы, пронизывающие таблички чашечки. Диплопоры либо заканчиваются двумя маленькими круглыми отверстиями на поверхности наружного слоя таблички, либо располагаются в виде слепых пор под слоем эпитеки. Двойные поры (иногда бывают три поры) на поверхности чашечки помещаются в овальном углублении, окруженном валиком (см. табл. IV, фиг. 6 и 7; рис. 31 и 32), или на бугорке. Несмотря на значительную разницу в строении типичных ромбовых пор и диплопор, их можно свести к одному типу: известны формы цистоидей, у которых двойные поры расположены перпендикулярно к сторонам табличек и иногда одна их половина находится на одной табличке, а другая — на соседней табличке.

Вероятно, поры и каналы доставляли воду в полость тела и одновременно служили для дыхания наподобие гидроспир бластоидей. Возможно, что эта же система одновременно служила как выделительная.

Стебель, с помощью которого чашечка прикреплялась к субстрату, обычно утонялся к нижнему концу и всегда был лишен усиков. Часто стебель был сильно укорочен, а иногда он отсутствовал первично или вторично, во взрослом состоянии. Обычно стебель обладает широким центральным каналом, и его членики соприкасаются по горизонтальным сочленовным поверхностям или же они надвигаются друг на друга, подобно составным частям подзорной трубы. (Табл. III, фиг. 2—4, 6 и 7). Форма члеников стебля в отдельных его частях может быть различной. Много реже таблички стебля расположены в несколько рядов в чередующемся порядке. К субстрату стебель прикреплялся при помощи корня или корешков; иногда он заканчивался слепо.

ЭКОЛОГИЯ, УСЛОВИЯ ЗАХОРОНЕНИЯ И ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Цистоидеи были исключительно бентонными животными; большинство прирастало к субстрату в течение всей жизни стеблем, реже — непосредственно чашечкой. Некоторые цистоидеи прирастали только в начале индивидуального развития и, потеряв стебель во взрослом состоянии, свободно лежали на грунте (*Protocrinites fragum* — табл. V, фиг. 4). Другие лежачие формы сохраняли длинный стебель и, возможно, его концом зацеплялись за посторонние предметы (*Echinoencrinites, Cheirocrinus*). Некоторые цистоидеи с длинным стеблем лежали на плоской стороне чашечки (*Pleurocystites*). Цистоидеи, будучи неподвижными животными, являлись микрофагами; пища поступала к ним в рот с током воды по амбулакральным желобкам.

Нередко ордовикские цистоидеи, а именно более примитивные их формы — *Echinosphaerites, Sphaeronites*, а также *Hemicosmites* и другие — в огромных количествах заселяли морское дно. Вследствие этого их скелеты иногда образовывали большие скопления и становились породообразующими (гемикосмитовые известняки Эстонии, сферонитовые известняки Швеции, эхиносферитовые известняки).

Отдельные виды цистоидей жили недолго. Учитывая этот факт, а также то обстоятельство, что иногда их остатки встречаются часто, цистоидеи могут быть использованы как прекрасные руководящие формы. Некоторые горизонты ордовика, как выше было сказано, названы по особенно характерным для них родам цистоидей.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Остатки цистоидей, ввиду иногда их массового нахождения, принадлежат к наиболее давно известным окаменелостям. В связи с тем, что чашечки цистоидей часто находят заполненными кристаллами кальцита, их первоначально принимали за минеральные образования («кристаллические яблоки»). Начало научного исследования цистоидей было положено в 1772 г. шведским ученым J. A. Gyllenhahl, который отнес сферонитов и эхиносферитов к морским ежам.

Впервые цистоидеи были признаны за самостоятельную группу иглокожих Л. фон Бухом (Buch, 1846), но их систематика долгое время оставалась в слабо разработанном состоянии. Система цистоидей, предложенная И. Мюллером (J. Müller, 1854), основывалась преимущественно на строении пор табличек чашечки, что послужило основанием для установления двух групп — Rhombifera и Diploporita, к которым позже Ф. Ремер (Roemer) добавил третью группу, лишенную пор, — Aporita. Эти

три группы частично содержали совершенно гетерогенные элементы и не соответствовали требованиям естественной классификации. Еще менее удачными были предложения И. Барранда, М. Неймайра и Г. Штейнмана.

Э. Геккель (Haeckel, 1896) противопоставил типичным цистоидеям в качестве самостоятельного класса группу Amphoridea. Он отнес к этому классу примитивные формы (Aristocystidae, Echinosphaeridae и Anomalocystidae), сохранив в то же время за более дифференцированными типами название Cystoidea. После того, как число изученных цистоидей значительно возросло, О. Иекель (Jaekel, 1899, 1918) и Ф. А. Бэзер (Bather, 1900) попытались расположить их в естественные группы на основании филогенетических и сравнительно-анатомических данных. Сначала они отделили от цистоидей Thecoidea, или Edrioasteroidea, в качестве самостоятельного класса; затем Иекель отделил от цистоидей еще класс Carpoidea; к классу Cystoidea он позже (1918) отнес также бластоидей в ранге подкласса. То же сделал и Г. Регнель (Regnéll, 1945), обособивший собственно цистоидей в подкласс Hydrophoridea Zittel класса Cystoidea. Обычно класс цистоидей принимается в объеме, предложенном Иекелем, но с выделением из него бластоидей в виде самостоятельного класса. В таком объеме Cystoidea содержат два подкласса: Dichoporita Jaekel (Rhombifera Zittel) и Diploporita Zittel. Подкласс Dichoporita был подразделен Иекелем на отряды Irregularia и Regularia. Такое деление на отряды, а также их названия были признаны не вполне удачными. Последующие авторы (Regnéll, 1945) рассматривали Dichoporita (Rhombifera) и Diploporita как отряды. Разные авторы, в том числе Иекель (в его работах, изданных в 1899 и 1918 гг.), устанавливают различное число семейств цистоидей; выделяются также надсемейства.

Ниже, в систематической части, классификация Cystoidea дается преимущественно по работе Иекеля (1899), использованной также Д. М. Федотовым в русском издании книги К. Циттеля «Основы палеонтологии» (1934).

РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ И ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ

Происхождение Cystoidea остается невыясненным. Весьма вероятно, что они являются предками классов Crinoidea и Blastoidea. По-видимому, криноидеи произошли от цистоидей в результате расположения в определенном порядке табличек чашечки и потери текальных пор, которая компенсировалась более сильным развитием придатков амбулакральной системы (рук). Родственные отношения между цистоидеями и бластоидеями более ясны. Несмотря на своеобразие гидроспир бластоидей, в характере гидроспир примитивных бластоидей (отряд Protoblastoidea) наблюдается известное сходство с системой пор цистоидей; общее же строение бластоидей такое же, как у высокоорганизованных цистоидей. Формами цистоидей, близкими к бластоидеям, являются представители семейства Asterocystidae из ордовика СССР. В то же время бластоидеи *Blastoidocrinus* Billings из ордовика Канады и *Blastocystis* Jaekel из ордовика Ленинградской области близко стоят к цистоидеям. У *Asteroblastus* имеются диплопоры, чего не наблюдается у *Blastoidocrinus* и *Blastocystis*, зато нет зачатков гидроспир, расположенных на внутренней стороне дельтоидных табличек. Из числа других цистоидей сходство с бластоидеями имеет *Cystoblastus*. По-видимому, формы, подобные *Cystoblastus, Asteroblastus, Blastoidocrinus* и *Blastocystis*, являются переходными к настоящим бластоидеям. Некоторые авторы (Бэзер и др.) относят *Asteroblastus* к отряду бластоидей Protoblastoidea, другие (Гудзон) объединяют *Blastoidocrinus* и *Blastocystis* с другими бластоидеями (*Deocrinus, Hercocrinus*) в отряд Parablastoidea. Третьи авторы (Кено) считают сходство Asterocystidae с бластоидеями за конвергенцию. В настоящей работе семейство Asterocystidae включено в класс цистоидей.

Цистоидеи, редко встречаясь в кембрии, откуда известны не вполне достоверные их остатки, в ордовике достигли максимума развития; в силуре и девоне происходило их угасание; вымерли они до начала карбона. Остатки цистоидей найдены во многих местах Европы (СССР, Скандинавия, Англия, Германия, Франция, Иберийский полуостров), Африки (Алжир), Азии (Китай, Бирма) и С. Америки (включая Гренландию). Очень разнообразные формы цистоидей и притом во множестве экземпляров встречаются в ордовике Ленинградской обл. и Эстонии. Это одна из наиболее богатых цистоидеями территорий мира. Значительно меньшее число остатков представителей родов цистоидей найдено в ордовике Урала, о. Вайгач, Алтая и Памира. Некоторые роды (*Echinosphaerites, Sphaeronites, Heliocrinites* и др.) имеют очень широкое распространение по земному шару; другие, наоборот, имеют очень незначительный ареал.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ПОДКЛАСС DICHOPORITA (RHOMBIFERA)

У представителей Dichoporita развиты ромбовые поры, расположенные на всех или на некоторых табличках чашечки. Радиальная симметрия проявляется на амбулакральных желобках и иногда на табличках чашечки. Амбулакральные желобки расположены на брахиолах. Стебель редко редуцирован. Включает два отряда: Irregularia и Regularia.

ОТРЯД IRREGULARIA

Чашечка состоит из 4—6 BB и у многих форм из беспорядочно расположенных, очень многочисленных других табличек. Анальное отверстие находится на верхней стороне чашечки или сбоку. Поры имеются почти на всех табличках чашечки. Состоит из четырех семейств: Echinosphaeridae, Caryocrinidae, Tetracystidae и Polycosmitidae.

СЕМЕЙСТВО ECHINOSPHAERIDAE JAEKEL, 1918

Чашечка шарообразная или яйцевидная, короткостебельчатая, реже длинностебельчатая, иногда без стебля; состоит из многочисленных многоугольных беспорядочно расположенных табличек. Кроме правильного венчика BB (4—6), все таблички снабжены порами. Амбулакральные желобки короткие. Брахиолы расположены близко от рта, свободные, довольно сильные, неразветвленные; число их соответствует числу амбулакральных желобков и колеблется от 2 до 5, часто равно 3. Анальное отверстие прикрыто пирамидкой, обычно пятигранной. Между ротовым отверстием и анальной пирамидкой находится отверстие (гонопора или гидропора, или то и другое вместе), также прикрытое пирамидкой. Стебель, если он имеется, обычно состоит из нескольких продольных рядов чередующихся табличек. Ордовик.

Echinosphaerites Wahlenberg, 1818 (*Echinosphaera* Angelin, 1878; *Citrocystis* Haeckel, 1896; *Trinemacystis* Haeckel, 1896; *Arachnocystites* Neumayr, 1889). Тип рода—*Echinus aurantium* Gyllenhahl, 1772; ср. ордовик Швеции. Чашечка шарообразная или грушевидная, с гладкой поверхностью, с коротким, реже длинным полым стеблем, иногда бесстебельчатая. Таблички чашечки тонкие. Перистомальное возвышение небольшое, перетянутое. Анальное отверстие с пирамидкой в верхней половине чашечки, гонопора (или гидропора?) с пирамидкой немного правее и выше анального отверстия. Поровые ромбы состоят из параллельных тангенциальных ходов, одиночных или сложных. (Табл. II, фиг. 1—3; рис. 15А, Б, В, Е, Ж и 16А, В, Г). Много видов. Ср. ордовик Ленинградской области, Эстонии, о. Вайгача; ср. и в. ордовик С., З. и Ю. Европы, Алжира, С. Америки и Ю. Китая.

Heliocrinites Eichwald, 1840 (*Caryocystites* Buch, 1844; *Heliocrinus* Eichwald, 1852; *Orocystites* Barrande, 1887; *Orocystis* Haeckel, 1896; *Heliocystis* Haeckel, 1896). Тип рода — *Echinosphaerites balticus* Eichwald, 1829; ср. ордовик Эстонии. Чашечка яйцевидная или эллипсоидальная, с тонким коротким стебельком. Таблички чашечки довольно массивные. Перистомальное возвышение широкое и массивное, без перетянутости, с 3—4 местами отхода брахиол. Анальное отверстие с пирамидкой — близ ротового отверстия; еще ближе к нему гонопора (или гидропора?) с пирамидкой. Поровые ромбы состоят из одиночных и сложных тангенциальных каналов, либо расположенных в одной плоскости, либо выступающих на поверхности чашечки в виде валиков; наконец, они могут быть заключены в резко выраженные гребни поверхностной скульптуры чашечки. В результате этого образуется скульптура поверхности чашечки в виде рельефных звезд. (Табл. II, фиг. 4; рис. 16Д). Много видов. Ср. ордовик Ленинградской области, Эстонии, о. Вайгача, З., Ю. и С. Европы, Бирмы и Ю. Китая.

Вне СССР: *Caryocystites* Buch, 1844; *Amorphocystis* Jaekel, 1899; *Stichocystis* Jaekel, 1899; *Palaeocystis* Billings, 1858.

СЕМЕЙСТВО CARYOCRINIDAE JAEKEL, 1918

Чашечка шарообразная, яйцевидная или бокаловидная; состоит из незначительного числа крупных табличек, расположенных более или менее определенно, венцами (этим они напоминают Regularia): один базальный венчик и три латеральных. Поры имеются на всех табличках или на латеральных. Амбулакральные желобки, которых первично бывает 3, простые или дистально разветвленные; они

ведут к свободным брахиолам (от 3 до 13), поднимающимся на верхних латеральных табличках. Между ртом и анальным отверстием находится одна первичная пора или же первичные поры не найдены. Стебель всегда развит, временами длинный; состоит из дисковидных или цилиндрических члеников. Ордовик и силур.

Hemicosmites Buch, 1840 (*Echinosphaerites* Pander, 1840; *Hexalocystis* Haeckel, 1896). Тип рода — *Hemicosmites pyriformis* Buch, 1840; ср. ордовик Ленинградской области. Чашечка шарообразная, яйцевидная или кубковидная; состоит из 4 BB, 6 ILL, 9LL и венца 9 табличек RR, образующего верх чашечки. Наверху чашечки имеются три коротких амбулакральных желобка, на концах которых находятся сочленовные поверхности для брахиол (3 крупных и 3 мелких), поднимавшихся с табличек RR. Анальное отверстие небольшое, с пирамидкой, находится сбоку, в области ILL. Между ртом и анальным отверстием расположена одна первичная пора. Таблички ILL и LL обычно с буграми. Поры имеются на всех латеральных и базальных табличках. Стебель членистый, всегда развит. (Табл. II, фиг. 5—9; рис. 17). Много видов. Ср. и в. ордовик Эстонии, ср. ордовик Ленинградской области, о. Вайгача, Ю. Урала, Скандинавии, Англии(?).

Corylocrinus Koenen, 1886. Тип рода — *C. pyriformis* Koenen, 1886; ордовик Франции. Чашечка яйцевидная или широковеретенообразная; имеется 8LL, 3 амбулакральных луча с немногочисленными брахиолами, собранными на вершине. Анальное отверстие в венце LL. (Табл. II, фиг. 10). Несколько видов. Ордовик Урала,

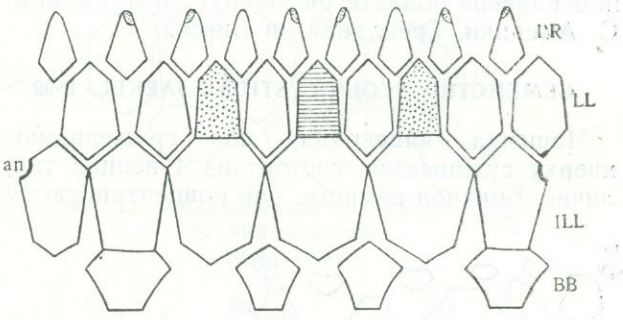


Рис. 17. *Hemicosmites extraneus* Eichwald. Диаграмма чашечки (заштрихованы дополнительные таблички)
(Jaekel, 1899 .

Бельгии, Ю. Франции, Португалии и Швейцарии.

Вне СССР: *Tricosmites* Jaekel, 1918; *Ptychocosmites* Jaekel, 1918; ?*Stribalocystites* S. A. Miller, 1891; *Caryocrinites* Say, 1825.

ОТРЯД REGULARIA

Чашечка состоит из 4 BB и 4 чередующихся пентамерных венцов табличек (ILL, LL, RR, OO). Анальное отверстие находится сбоку. Поры расположены на определенных местах чашечки. Подразделяется на семейства: Cheirocrinidae, Scoliocystidae, Cystoblastidae, Pleurocystidae, Callocystidae.

СЕМЕЙСТВО CHEIROCRINIDAE JAEKEL, 1899

Чашечка неправильно яйцевидная; ее высота больше ширины. Верхняя сторона срезана, основание вогнутое. Состоит из 4 довольно правильно расположенных венцов табличек (4 BB и 3 венца, каждый из 5 латеральных табличек). На верхней стороне чашечки 5 OO, 10 адоральных и 2 анальные таблички. Имеется 5 повторно ветвящихся коротких амбулакральных желобков, отходящих от овального ротового отверстия, с немногими брахиолами. Одна первичная пора (гидропора?) расположена вблизи рта. Анальное отверстие крупное, прикрыто мелкими таблич-

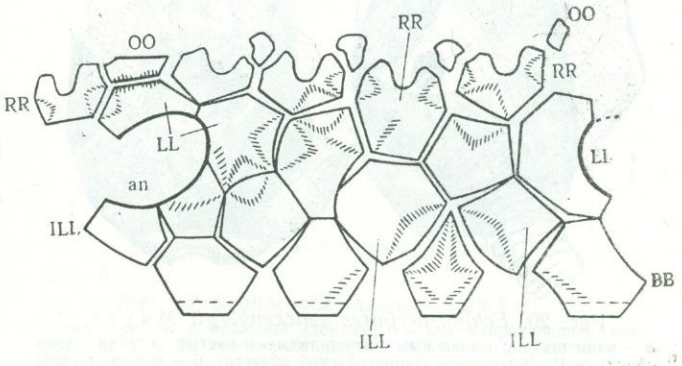


Рис. 18. *Cheirocrinus* Eichwald. Диаграмма чашечки
(Jaekel, 1899).

ками, находится сбоку, на уровне половины высоты чашечки. Поровые ромбы многочисленные, имеются на всех венцах табличек. Стебель тонкостенный; наверху состоит из члеников в виде воротничков. Один род. Ордовик.

Cheirocrinus Eichwald, 1856 (*Gonocrinites* Leuchtenberg, 1843; *Echinoencrinus* Hall, *Glyptocystites* Billings, 1854; *Chirocrinus* Eichwald, 1860; *Glyptocystites* F. Schmidt, 1874; *Homocystites* Barrande, 1887). Тип рода — *Cyathocrinus penniger* Eichwald, 1842; н. ордовик Эстонии и Ленинградской области. (Табл. III, фиг. 1—3; рис. 18). Много видов. Н. и ср. ордовик Ленинградской области, Эстонии, С. и З. Европы, С. Америки, Гренландии и Бирмы.

СЕМЕЙСТВО SCOLIOCYSTIDAE JAEKEL, 1899

Чашечка яйцевидная или грушевидная, кверху суживается, состоит из 4 венцов табличек. Брахиол немного; они концентрируются

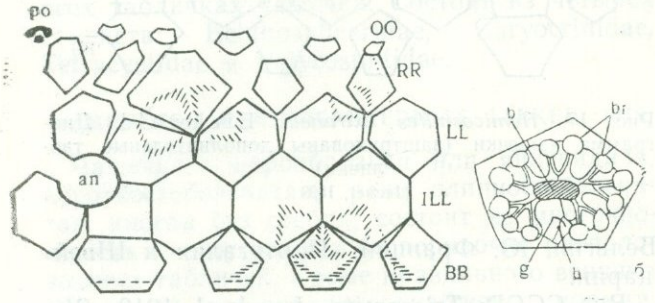


Рис. 19. *Echinoencrinites* Meyer.
а — диаграмма чашечки (Jaekel, 1899); *б* — перистом: *b* — ротовое отверстие; *h* — гидропора; *g* — гонопора; *br* — места прикрепления брахиол (Яковлев, 1918).

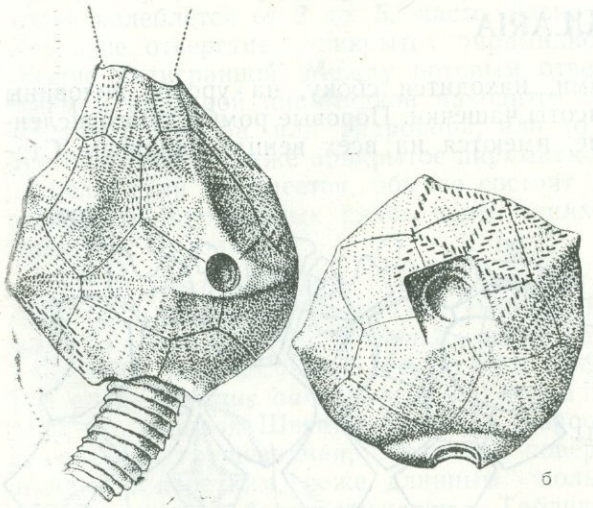


Рис. 20. *Echinoencrinites senckenbergii* Meyer.
а — чашечка с анальным отверстием и частью стебля (вид сбоку), × 1 1/3 (н. ордовик Ленинградской области); *б* — вид со стороны основания, × 1 1/3 (н. ордовик Ленинградской области и Швеции) (Jaekel, 1899).

около рта. Анальное отверстие небольшое; расположено на середине высоты чашечки. Вблизи рта находятся раздельные гидропора и гонопора. Поровые ромбы малочисленны. Стебель в верхней части тонкостенный, с большим просветом; ниже членики стебля более толстостенные, бочонкообразные. По-видимому, держались на лежачем стебле. Ордовик.

Echinoencrinites Meyer, 1826 (*Echinosphaerites* Pander, 1830; *Gonocrinites* Eichwald, 1844; *Echinoencrinus* auct.). Тип рода — *E. senckenbergii* Meyer, 1826; н. ордовик Ленинградской области. Чашечка со вдавленным основанием; состоит из 4 BB и 3 венцов правильно расположенных латеральных табличек, по 5 в каждом. На верхней стороне имеется 5 очень мелких OO и 8 адоральных табличек, ограничивающих овальное ротовое отверстие. Все таблички с ребрами или гребнями, радиально расходящимися от центра, и поперечными бороздками между ними. 5 ветвящихся амбулакральных желобков с основаниями для прикрепления 5—12 слабых брахиол. Анальное отверстие небольшое, расположено между венцами ILL и LL. Круглая гонопора и щелевидная гидропора помещаются вблизи рта. 1—4 базальных поровых ромба переходят с BB на ILL и 1—3 ромба с LL на RR. Стебель длинный, наверху изогнутый; состоит из воротничковых, ниже из бочонкообразных члеников. (Табл. III, фиг. 4—7; рис. 19 и 20). Много видов. Н. ордовик Ленинградской области, Эстонии, Скандинавии, Бирмы и Ю. Китая.

Erinocystis Jaekel, 1899. Тип рода — *E. volborthi* Jaekel, 1899; н. ордовик Ленинградской области. Чашечка обратно фиговидная; основание вдавленное; верхняя часть сильно суженная. ILL и LL друг на друга сильно надвинутые; последние — частично разделенные. Анальное отверстие маленькое и выступающее, окруженное тремя сильно утолщенными табличками из венцов ILL и LL. RR узкие, удлиненные, OO рудиментарны. По-видимому, имеется только по одному пальцу в радиусах IV и I. Два базальных поровых ромба и один наверху, переходящий с таблички венца LL на табличку венца RR. Стебель наверху тонкостенный, с круглыми воротничкообразными члениками, ниже массивный и сдавленный с боков. (Табл. III, фиг. 8; рис. 21 и 22). Три вида. Н. ордовик Ленинградской области, Эстонии и Норвегии.

Glaphyrocystis Jaekel, 1899. Тип рода — *G. wöhrmanni* Jaekel, 1899; в. ордовик Эстонии. Чашечка неправильно яйцевидная, основание вдавленное. BB и ILL нормально развитые; одна из табличек LL увеличенная, разделяющая две таблички RR; одна

из табличек венца RR полностью редуцирована. Один базальный поровый ромб и несколько ромбов, переходящих с LL на RR. Анальное отверстие находится между одной табличкой IL и двумя LL. Первичные поры расположены над одной из RR. (Табл. III, фиг. 9; рис. 23). Два вида. В. ордовик Эстонии.

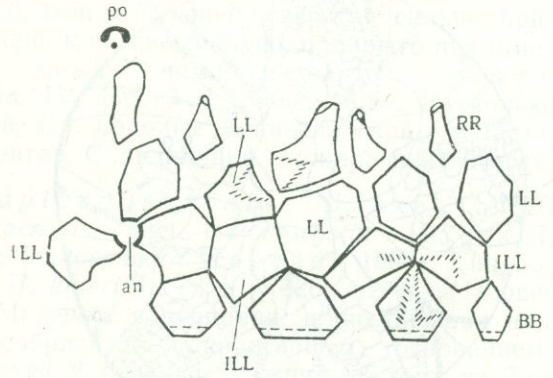


Рис. 21. *Erinocystis* Jaekel. Диаграмма чашечки (Jaekel, 1899).

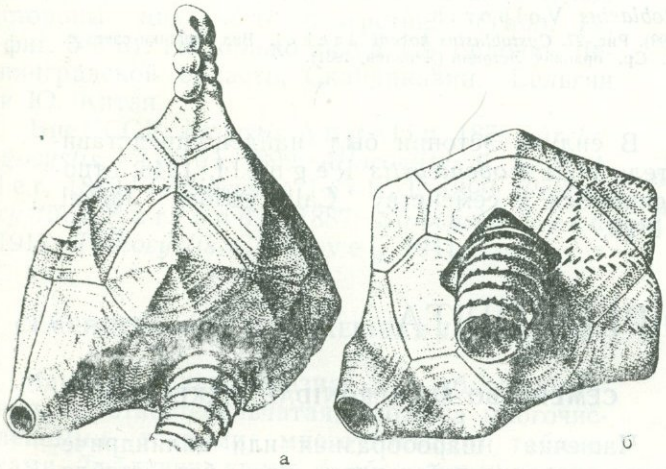


Рис. 22. *Erinocystis volborthi* Jaekel. Чашечка с проксимальной частью стебля и основанием одной брахиолы.

а — вид чашечки сбоку; *б* — вид со стороны основания, × 1½. Н. ордовик Ленинградской области (Jaekel, 1899).

Scoliocystis Jaekel, 1899. Тип рода — *Caryocystites pumilus* Eichwald, 1860; н. ордовик Ленинградской области. Чашечка неправильно яйцевидной формы, вверху и внизу сужается: основание не вдавленное. Все три венчика латеральных табличек развиты нормально, OO мелкие. Анальное отверстие средней величины или небольшое. Имеются один базальный поровый ромб и несколько переходящих с LL на RR, развитые в виде пектинироМбов. Первичные поры расположены над одной из RR. Амбулакры с небольшим числом пальцев, сосредоточены около рта.

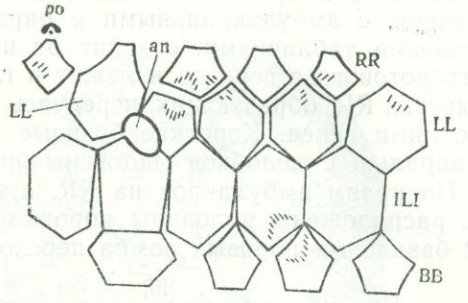


Рис. 23. *Glaphyrocystis* Jaekel. Диаграмма чашечки (Jaekel, 1899).

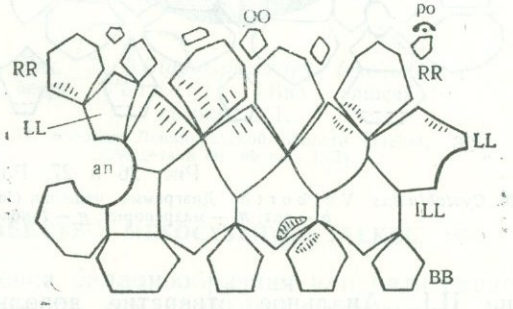


Рис. 24. *Scoliocystis* Jaekel. Диаграмма чашечки (Jaekel, 1899).

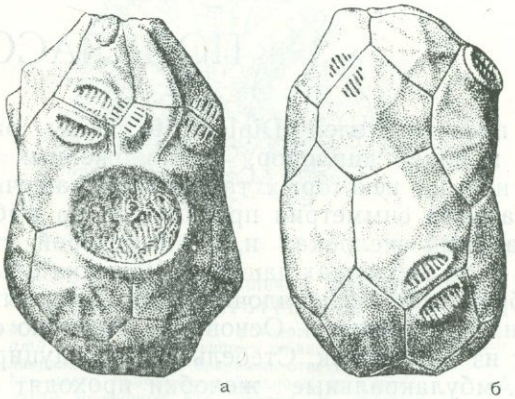


Рис. 25. *Scoliocystis thersites* Jaekel.

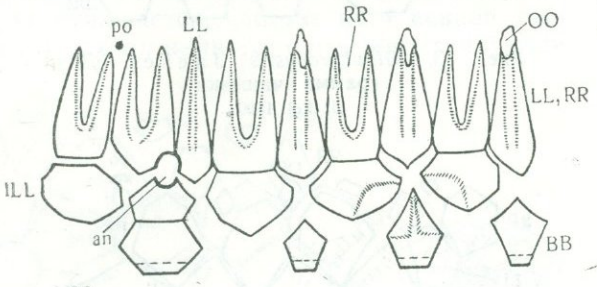
а — вид чашечки с анальной стороны; *б* — вид с противоположной стороны, × 6. Н. ордовик Ленинградской области (Jaekel, 1899).

(Табл. III, фиг. 10 и 11; рис. 24 и 25). Два вида. Н. ордовик Ленинградской области.

Вне СССР: *Protocystis* Regnéll, 1945; *Prunocystites* Forbes, 1848.

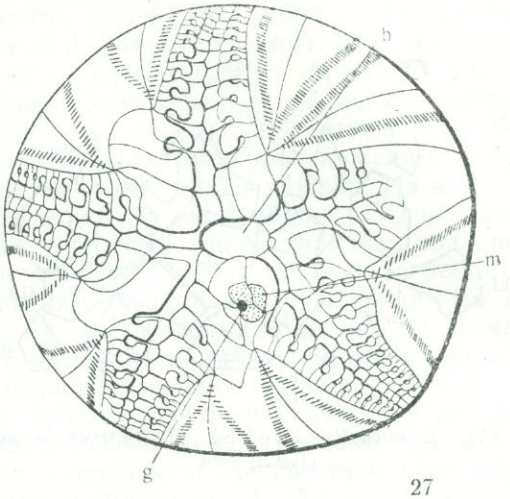
СЕМЕЙСТВО CYSTOBLASTIDAE JAEKEL, 1899

Чашечка шаровидная или почковидная, состоящая из 4 BB, трех венцов латеральных табличек (5, 5 и 4) и 3 OO. Пять больших амбулакров, с амбулакральными и парамбулакральными табличками, отходят от почковидного ротового отверстия и лежат в глубоких вырезах RR, образующих, чередуясь с LL, один с ними венец. Короткие боковые ветви амбулакральных желобков снабжены брахиолами. По краям амбулакров на RR, а также на LL расположены половины поровых ромбов; 2 базальных поровых ромба переходят с



26

Cystoblastus Volborth, 1867. Тип рода — *C. leuchtenbergi* Volborth, 1867; ср. ордовик Ленинградской области. Редкая форма. (Табл. IV, фиг. 1 и 2; рис. 26 и 27). Два вида. Ср. ордовик Ленинградской области и Ю. Урала.



27

Рис. 26 и 27. Род *Cystoblastus* Volborth.

Рис. 26. *Cystoblastus* Volborth. Диаграмма чашечки (Jaekel, 1899). Рис. 27. *Cystoblastus kokeni* Jaekel. Вид чашечки сверху. *b* — рот; *m* — мадрепорит; *g* — гонопора, × 2. Ср. ордовик Эстонии (Яковлев, 1931).

BB на ILL. Анальное отверстие довольно крупное. Имеются мадрепорит и гонопора. Стебель состоит из тонких колец с большим просветом. Ср. ордовик.

В силуре Эстонии был найден представитель рода *Lovenicystis* Regnéll, 1945, относящегося к семейству Callocystidae Jaekel, 1899.

ПОДКЛАСС DIPLOPORITA

У представителей Diploporita поры развиты в виде диплопор, расположенных на всех или на некоторых табличках чашечки. Радиальная симметрия проявляется на амбулакральных желобках и, до некоторой степени, — на табличках чашечки. Чашечка обычно образована беспорядочно расположенными мелкими табличками. Основание первично состоит из 4 табличек. Стебель часто редуцирован. Амбулакральные желобки проходят по табличкам чашечки и продолжаются на брахиолы, которые или равномерно расположены на амбулакральных полях, или приближены ко рту. Анальное отверстие (с пирамидкой) находится в верхней трети чашечки. Включает один отряд и семейства: Aristocystidae, Sphaeronidae, Gomphocystidae, Glyptosphaeridae, Mesocystidae, Protocrinidae, Estonocystidae, Asterocystidae.

СЕМЕЙСТВО SPHAERONIDAE JAEKEL, 1899

Чашечка шарообразная или цилиндрическая, короткостебельчатая или без стебля, непосредственно нараставшая на твердые предметы; состоит из многочисленных неправильно расположенных табличек. Рот окружен 5 табличками OO; между ними расположены открытые или прикрытые кроющими табличками короткие или удлиненные и ветвящиеся амбулакральные желобки. Брахиолы обычно крайне малы и примитивны. Анальное отверстие и гонопора с пирамидками; они, так же как гидропора, расположены очень близко от рта. Диплопоры многочисленные, имеются на всех табличках. Ордовик — девон.

Sphaeronites Hisinger, 1828 (*Echinosphaerites* Wahlenberg, 1818; *Sphaero-*

nis Angelin, 1878; *Pomocystis* Haeckel, 1896; *Pomonites* Haeckel, 1896; *Pomosphaera* Haeckel, 1896). Тип рода — *Echinus pomum* Gyllenhahl, 1772; ср. ордовик Швеции. Чашечка шарообразная или несколько вытянутая, прираставшая основанием. Таблички мелкие, многочисленные. Ротовое поле очень мало, с 5 короткими амбулакральными желобками. Анальное отверстие сильно приближено к ротовому полю, прикрыто пирамидкой; между ними находится гонопора. (Табл. IV, фиг. 3 и 4; рис. 15 Г). Несколько видов. Ср. ордовик Ленинградской области, о. Вайгач, Скандинавии, Алжира и Ю. Китая.

Haplosphaeronis Jaekel, 1926 (*Sphaeronis* auct., *Pomocystis* Haeckel, 1896; *Pomosphaera* Haeckel, 1896). Тип рода — *H. kiaeri* Jaekel, 1926; ордовик Норвегии. Чашечка яйцевидная, шарообразная или митрообразная, прираставшая основанием. Имеются 2 венчика: нижний состоит из 7 и верхний из 5 табличек. Таблички с многочисленными порами, большей частью расположенными радиально. Амбулакры разветвляются веерообразно, гонопора находится с левой стороны анального отверстия. (Табл. IV, фиг. 5 и 6). Несколько видов. Ср. ордовик Ленинградской области, Скандинавии, Бельгии и Ю. Китая.

Вне СССР: *Eucystis* Angelin, 1878; *Archegocystis* Jaekel, 1899; *Allocystites* S. A. Miller, 1889; *Codiacystis* Jaekel, 1899; *Proteocystites* Barrande, 1887; *Sinocystis* Reed, 1917; *Tholocystis* Chauvel, 1941.

СЕМЕЙСТВО GLYPTOSPHAERIDAE JAEKEL, 1899

Чашечка шарообразная или яблокообразная, короткостебельчатая; сложена многочисленными тонкими многоугольными табличками. Таблички, кроме 5 аборальных, расположены неправильно; с многочисленными диплопорами, лежащими иногда радиально, в большинстве же случаев беспорядочно. От рта отходят 5 длинных узких амбулакральных желобков с немногими (до 7), неправильно чередующимися боковыми желобками различной длины, с маленькими местами прикрепления брахиол на концах. Рот прикрыт 5 большими табличками; между ними и большим анальным отверстием находятся большой треугольный щелевидный мадрепорит и вблизи него маленькая гонопора. Ср. ордовик.

Glyptosphaerites Müller, 1854 (*Sphaeronites* Volborth, 1846; *Glyptosphaera* Angelin, 1878). Тип рода — *Sphaeronites leuchtenbergi* Volborth, 1846; ср. ордовик Ленинградской области. (Табл. IV, фиг. 7; рис. 15Д и 28). Несколько видов. Ср. ордовик Ленинградской области, Швеции, Германии, Чехии и Испании.

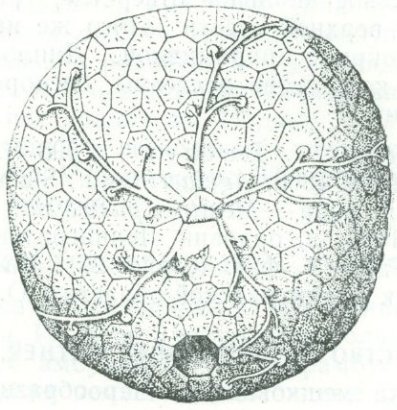


Рис. 28. *Glyptosphaerites leuchtenbergi* Volborth. Вид чашечки сверху, ×1.
Н. ордовик Ленинградской области (Jaekel, 1899; детали см. на рис. 15Д).

СЕМЕЙСТВО MESOCYSTIDAE JAEKEL, 1899

Чашечка баллонообразная или пятигранно-грушевидная, с вдавленным основанием, стебельчатая, состоит из очень многочисленных мелких многоугольных табличек (около 2000).

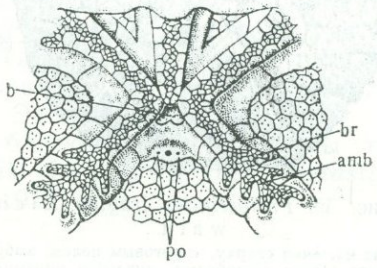


Рис. 29. Вершина чашечки *Mesocystis pusirefskii* (Hoffmann).
b — углубление около ротового отверстия; *amb* — покрытый кроющими табличками амбулакральный ствол с боковыми ответвлениями; *br* — место прикрепления брахиолы; *po* — рудименты первичных пор. Увелич. Н. ордовик Ленинградской области (Jaekel, 1899).

Длинные узкие амбулакральные желобки ограничены чередующимися адамбулакральными табличками и покрыты кроющими табличками. На некотором расстоянии от рта от амбулакральных желобков отходят боковые желобки, по одному на каждой адамбулакральной табличке, от концов которых отхо-

дили брахиолы (около 1000). Амбулакральные поля по направлению к их дистальному концу все более и более возвышаются над чашечкой. Рот окружен 5 полулунными ОО, одна из них, расположенная в анальном интеррадиусе, прободена гонопорой и гидропорой; овальное анальное отверстие, расположенное в верхней части этого же интеррадиуса, покрыто пирамидкой. Диплопоры в большом количестве рассеяны беспорядочно. Н. ордовик.

Mesocystis Bather, 1898 (*Mesites* Hoffmann, 1866; *Agelacrinus* F. Schmidt, 1874). Тип рода — *Mesites pusirefskii* Hoffmann, 1866; н. ордовик Ленинградской области. (Табл. V, фиг. 1; рис. 29). Два вида. Н. ордовик Ленинградской области и Ю. Урала.

СЕМЕЙСТВО PROTOCRINIDAE BATHER, 1900

Чашечка мешковидная, шарообразная или яйцевидная, состоит из многочисленных неправильно расположенных табличек; стебельчатая или свободно лежащая. Имеется 5 неправильных амбулакральных желобков, ограниченных с обеих сторон правильно чередующимися табличками с боковым коротким желобком и с небольшим местом причленения брахиолы на каждой табличке. Диплопоры имеются в большом количестве, расположены беспорядочно. Рот центральный; анальное отверстие с пирамидкой. Первичная пора одна. Ордовик.

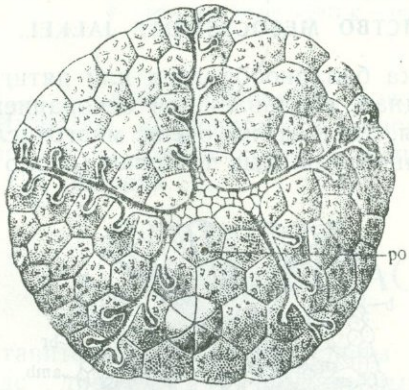


Рис. 30. *Protocrinites fragum* Eichwald.

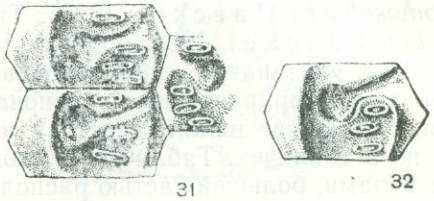
Вид чашечки сверху, с ротовым полем, амбулакральными желобками, анальной пирамидкой и первичной порой (*po*). × 1⅛. Н. ордовик Ленинградской области (Jaekel, 1899).

Protocrinites Eichwald, 1840 (*Protocrinus* Eichwald, 1860). Тип рода — *Pr. oviformis* Eichwald, 1840; ср. ордовик Эстонии и Ленинградской области. Чашечка яблокообразная или яйцевидная, со слабым стеблем, иногда во взрослом состоянии свободно лежащая. Анальное отверстие средней величины, с пирамидкой. (Табл. V, фиг. 2—4; рис. 30). Несколько видов. Н. и ср. ордовик Ленинградской области, Эстонии, Германии, Чехии и Бирмы.

Вне СССР: *Fungocystites* Barrande, 1887.

СЕМЕЙСТВО ESTONOCYSTIDAE JAEKEL, 1918

Чашечка яйцевидная или грушевидная, образована большими, неправильной формы, толстыми табличками, стебельчатая. Имеется 5 длинных прямых амбулакральных желобков между двумя рядами амбулакральных табличек, с отходящими от этих желобков вправо и влево чередующимися боковыми желобками, на концах с местами причленения брахиол. Первичные поры неизвестны. Диплопоры име-



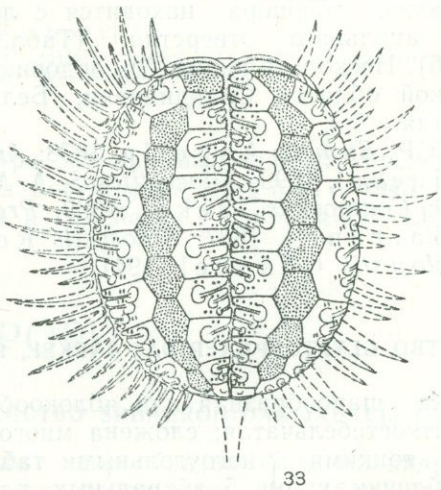


Рис. 31—33. Представители семейства Estonocystidae.

Рис. 31. *Dactylocystis schmidti* Jaekel. Три таблички амбулакрального поля с амбулакральным желобком, боковыми желобками с местами причленения брахиол и диплопорами. Увел. Ср. ордовик Эстонии (Jaekel, 1899). Рис. 32. *Revalocystis mickwitzi* (Jaekel). Табличка амбулакрального поля с амбулакральными желобками и местом причленения брахиолы. Увел. Ср. ордовик Эстонии (Jaekel, 1899). Рис. 33. *Estonocystis antropofji* Jaekel. Общий вид чашечки с амбулакральными желобками, брахиолами на амбулакральных табличках и рядами интерамбулакральных табличек (отмечены точками). Реконструкция. × 2½. Ср. ордовик Эстонии (Jaekel, 1918).

ются только на табличках, несущих брахиолы. Ср. ордовик.

Dactylocystis Jaekel, 1899 (*Proteroblastus* Jaekel, 1918). Тип рода — *D. schmidti* Jaekel, 1899; ср. ордовик Эстонии. Чашечка овальная, пентамерно симметричная, с резко обособленным стеблем. Амбулакральные желобки одинаковой длины. (Табл. V, фиг. 7; рис. 16Б и 31). Один вид. Ср. ордовик Эстонии.

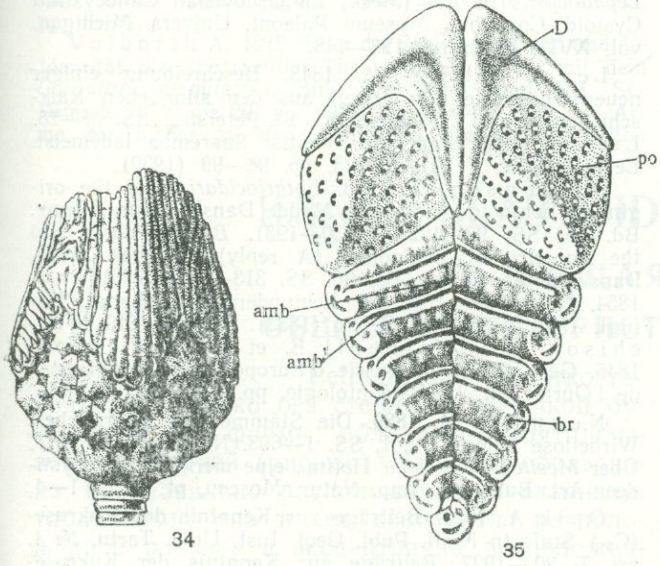


Рис. 34 и 35. *Asteroblastus* Eichwald.

Рис. 34. *Asteroblastus volborthi* F. Schmidt. Чашечка с брахиолами и проксимальной частью стебля (вид сбоку), × 2½. Рис. 35. *Asteroblastus foveolatus* Eichwald. Амбулакральное поле: *po* — поровая табличка; *D* — дельтоидная табличка; *amb* — амбулакральный желобок; *amb'* — боковой желобок; *br* — место прикрепления брахиолы, ×3½. Н. ордовик Ленинградской области (Jaekel, 1899).

Revalocystis Jaekel, 1918 (*Dactylocystis* Jaekel, 1899). Тип рода — *Dactylocystis mickwitzi* Jaekel, 1899; ср. ордовик Эстонии. Чашечка грушевидная, постепенно переходящая в стебель. Амбулакральные желобки неодинаковой длины. (Табл. V, фиг. 6; рис. 32). Один вид. Ср. ордовик Эстонии.

Estonocystis Jaekel, 1918. Тип рода — *E. antropoffi* Jaekel, 1918; ср. ордовик Эстонии. Чашечка овальная, тонкостебельчатая, с двумя рядами широких амбулакральных табличек в радиусах и одним рядом мелких, неправильных интерамбулакральных табличек в интеррадиусах. Первые несли одну более крупную и несколько более мелких брахиол. (Табл. V, фиг. 8; рис. 33). Один вид. Ср. ордовик Эстонии.

СЕМЕЙСТВО ASTEROCYSTIDAE JAEKEL, 1918

Чашечка почковидная, пятисторонняя, стебельчатая. Имеется 5 широкотреугольных, листовидных амбулакров. Интерамбулакральных табличек немного. Дельтоидные таблички (DD) угловатые (дельтоидная табличка в анальном интеррадиусе поделена на две). Диплопоры расположены на интерамбулакральных табличках. Ордовик.

Asteroblastus Eichwald, 1861. Тип рода — *A. stellatus* Eichwald, 1861; н. ордовик Ленинградской области. Чашечка округленно-коническая, до бутонообразной. Амбулакральные желобки с многочисленными чередующимися боковыми желобками, с брахиолами на концах. Рот в центре звезды, образованной 5 угловатыми интеррадиальными DD. Под каждой D имеется одна крупная табличка с многочисленными порами; все боковые мелкие таблички чашечки с рассеянными порами. (Табл. V, фиг. 9 и 10; рис. 34 и 35). Несколько видов. Н. ордовик Ленинградской области и Эстонии.

Другие близкие роды встречены там же: *Asterocystis* Haeckel, 1896; *Metasterocystis* Jaekel, 1918.

ЛИТЕРАТУРА

Геккер Р. Ф. 1923. Эхиносфериды русского силура. Тр. Геол. и минер. муз. Росс. Акад. Наук, т. IV, в. 1, 1919—1923, стр. 1—63. Геккер Р. Ф. и Геккер Е. Л. 1957. О новом виде рода *Protocrinites* Eichwald. Ежегодн. Всесоюзн. Палеонт. об-ва, т. XVI, стр. 274—278.

Федотов Д. М. 1934. Класс Cystoidea. В кн.: Циттель К. Основы палеонтологии (палеозоология). Часть I. Беспозвоночные, стр. 227—246. Фольборт А. Ф. 1867. О цистобластах, новом роде морских лилий или криноидей. Сб. Имп. Минер. об-ва в память 50-летия его существования. 7 января 1867 г., стр. 665—675.

Эйхвальд. Э. 1840. О силурийской системе пластов в Эстляндии. Журн. врачебн. и естеств. наук, изд. Имп. СПб. Медико-Хирургич. акад., кн. II, стр. 1—222.

Яковлев Н. Н. 1918. Новые данные о роде *Cryptocrinus* и связь морских лилий с цистоидеями. Ежегодн. Русск. Палеонт. об-ва, т. II, (1917), стр. 7—26. — 1926. О *Cystoblastus*, *Nymphaeoblastus* и *Acrocrinus*. Изв. Геол. ком., т. XLV, № 2, стр. 43—56. — 1926. О новой находке *Cystoblastus*. Ежегодн. Русск. Палеонт. об-ва, т. IV, 1922—1924, стр. 23—28. — 1931. О первичных порах *Cystoblastus*. Ежегодн. Русск. Палеонт. об-ва, т. IX (1930), стр. 43—45. — 1937. О некоторых цистоидеях из нижнего силура Урала. Материалы ЦНИГРИ. Палеонт. и стратигр., сборн. № 3, стр. 35—36. — 1940. О находке цистоидей *Corylocrinus* и о подразделении нижнего силура Урала. ДАН СССР, т. XXVIII, № 8, стр. 764—765. — 1940. О первичных порах *Protocrinites* и других цистоидей. ДАН СССР,

т. XXVIII, № 9, стр. 857—858. — 1948. Случай неотении у цистоидеи *Hemicosmites* и его значение. ДАН СССР, т. LIX, № 5, стр. 949—951.

Angelin N. P. 1878. Inconographia Crinoiderum in stratis Sueciae siluricis fossilium. Holmiae, pp. 28—32.

Barrande J. 1887. Système silurien du Centre de la Bohême, 1-re partie, vol. VII. Classe des Échinodermes. Ordre des Cystidees. Publ. W. Waagen. Prague, pp. I—XVII+1—233. Bassler R. S. 1938. Pelmatozoa Palaeozoica (Generum et Genotyporum Index et Bibliographia). Fossilium Catalogus. I. Animalia. Edit. W. Quenstedt. Pars 83, pp. 1—194. — 1950. New genera of American Middle Ordovician «Cystoidea». J. Washingt. Acad. Sci., vol. 40, № 9, пп. 273—277. Bassler R. S. and Moodey M. W. 1943. Bibliographic and faunal index of Paleozoic pelmatozoan Echinoderms. Geol. Soc. Amer., spec. pap., № 45, pp. 1—734. Bather F. A. 1898. *Mesites*. Ann. Mag. Nat. Hist, ser. 7, vol. I, pp. 102—103. — 1900. The Echinoderma. In: Lankester E. R. A Treatise on Zoology, pt. III, London, pp. 1—216. — 1906. Ordovician Cystidea from Burma. In: Reed F. R. C. The Lower Paleozoic fossils on the Northern Shan States, Burma. Palaeont. Indica, nov. ser., vol. II, mem. 3, pp. 6—40. — 1918a. Notes on Yunnan Cystidea, I. *Sinocystis* and *Ovocystis*. Geol. Mag., Dec. 6, vol. V, pp. 507—515. — 1918b. Notes on Yunnan Cystidea, II. The species of *Sinocystis*. Ibid., pp. 532—540. — 1919. Notes on Yunnan Cystidea, III. *Sinocystis* compared with similar genera. Ibid., Dec. 6, vol. VI, pp. 71—77, 110—115, 255—262, 318—325. Buch L. 1840. Beiträge zur Bestimmung der Gebirgsformationen in Russland. Berlin, SS. 1—128. — 1846. Über Cystideen eingeleitet durch die Entwicklung der Eigenthümlichkeiten von *Caryocrinus ornatus* Say. Abhandl. Königl. Akad. Wissensch., Berlin, SS. 89—116.

Chauvel J. 1941. Recherches sur les Cystoïdes et les Carpoïdes Armoricains. Mém. Soc. Géol. Miner. Bretagne, t. 5, pp. 1—286. Cuénot L. 1948. Classe des Cystidés. Dans: Grassé P.-P. Traité de Zoologie, t. XI, Paris, pp. 15—26. — 1953. Classe des Cystidés (Cystidea von Buch, 1844). Dans: Piveteau J. Traité de Paléontologie. Paris, t. III, pp. 607—628.

Delpay G. 1941. Organes spéciaux des Échinodermes primitifs: les pectinirhombes. Bull. Soc. Géol. France, 5-me sér., t. XI, pp. 207—217. Dreyfuss M. 1939. Les Cystoides de l'Ordovicien supérieur du Languedoc. Bull. Soc. Géol. France, 5-me sér., t. IX, pp. 117—134.

Eichwald E. 1856. Beitrag zur geographischen Verbreitung der fossilen Thiere Russlands. Alte Periode. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, t. 29, № 1, pp. 88—127. — 1860. Lethaea rossica ou Paléontologie de la Russie, vol. I (Ancienne période), I sect. et atlas, pp. I—XIX+1—681. — 1862. Sur un crinoide blastoide découvert près de Pulkova, Bull. Soc. Géol. France (1861—1862), sér. 2, t. XIX, pp. 62—64. — 1867. *Asteroblastus stellatus*. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, II, p. 200.

Fedotov D. M. 1928. Über die Beziehungen der Echinodermenklassen zueinander. (Auf Grund der Ergebnisse der Zoologie und Paläontologie). Тр. Особой Зоологич. лабор. и Севастопольской биол. станции АН СССР, сер. II, № 12, стр. 31—94. Forbes E. 1848. On the Cystidea of the Silurian rocks of the British Islands. Mem. Geol. Surv. Great Britain and Mus. Pract. Geol., vol. II, pt. 2, pp. 483—534.

Gislén T. 1930. Affinities between the Echinodermata, Enteropneusta and Chordonia. Zoologiska Bidrag från Uppsala, Bd. 12, SS. 199—304.

Haeckel E. 1896. Die Amphorideen und Cystoideen. Beiträge zur Morphologie und Phylogenie der Echinodermen. Festschr. für Carl Gegenbaur. Leipzig, SS. 1—179. Hoffmann V. E. 1866. *Mesites*, eine neue Gattung der Crinoideen. Записки Имп. СПб. Минерал. об-ва, сер. 2, ч. 1, стр. 1—5.

Jaekel O. 1895. Über die Organisation der Cystoideen. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. a. d. fünften Jahresversamml. Strassburg. Leipzig, SS. 109—121. — 1899. Stammesgeschichte der Pelmatozoen. Bd. I. Thecoidea und Cystoidea. Berlin, SS. I—X+1—442. — 1918. Phylogenie und System der Pelmatozoen. Pal. Ztschr., Bd. 3, SS. 1—128. — 1926. Über zwei Cystoideen und ihre morphologische Bewertung. In: Kiaer J. Sphaeronidkalken paa Hadeland. Norsk Geol. Tidsskrift, Bd. IX, H. 1, SS. 19—22.

Kesling R. V. and Mintz L. M. 1961. Notes on *Lepadocystis moorei* (Meek) an Ordovician Callocystitid Cystoid. Contribut. Museum Paleont. Univers. Michigan, vol. XVII, № 4, pp. 123—148.

Leuchtenberg M. 1843. Beschreibung einiger neuen Thierreste der Urwelt aus den silurischen Kalkschichten von Zarskoje-Selo. St.-Petersb., SS. 1—26. Luha A. 1940. Paar uut kivistist Saaremaa lademeist. Eesti Loodus, t. VII, № 2/3, pp. 98—99 (1939).

Mortensen Th. 1928. *Bothriocidaris* and the origin of Echinoids. Vidensk. Medd. Dansk natur. Fören., Bd. 86, SS. 93—122. — 1930—1931. *Bothriocidaris* and the ancestry of Echinoids. (A reply). Vidensk Medd. Dansk. natur. Fören., Bd. 90, SS. 313—352. Müller J. 1854. Ueber den Bau der Echinodermen. Abhandl. Königl. Akad. Wissensch. Berlin (1853), SS. 123—219. Murchison R. I., Verneuil E. et Keyserling A. 1845. Géologie de la Russie d'Europe et des Montagnes de l'Oural, vol. II. Paléontologie, pp. I—XXXII+1—511.

Neumayr M. 1889. Die Stämme des Thierreiches. Wirbellose Thiere. Bd. I, SS. 1—603. Nikitin S. 1877. Über *Mesites Pusirefskii* Hoffm., eine merkwürdige Cystideen-Art. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, pt. I, pp. 1—4.

Öpik A. 1925. Beiträge zur Kenntnis der Kukruse-(C_2-) Stufe in Eesti. Publ. Geol. Inst. Univ. Tartu, № 4, pp. 7—20. — 1927. Beiträge zur Kenntnis der Kukruse-(C_2-)Stufe in Eesti, II. Publ. Geol. Inst. Univ. Tartu, № 10, pp. 1—35. Orviku K. 1927. Die Rautenvariationen bei *Echinosphaerites aurantium* Gyll. und ihre stratigraphische Verbreitung im estnischen Ordovicium. Publ. Geol. Inst. Univ. Tartu, № 8, pp. 1—16.

Pander Chr. H. 1830. Beiträge zur Geognosie des Russischen Reiches. St.-Petersb., SS. I—XX+1—165. Phleger F. B. 1935. Some Ordovician Cystids from Russia. Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard College, vol. LXXXVI, № 5, pp. 191—201.

Reed F. R. C. 1917. Ordovician and Silurian Fossils from Jun-nan. Palaeont. Indica, nov. ser., vol. VI, mem. 3, pp. 1—154. — 1936. The Lower Paleozoic faunas of the Southern Shan States. Mem. Geol. Surv. Indica, nov. ser., vol. XXI, mem. 3, pp. I—X+1—130.

Regnéll G. 1945. Non-Crinoid Pelmatozoa from the Paleozoic of Sweden. Meddel. Lunds Geol.-Mineral. Inst., № 108, SS. 1—255. — 1948a. Echinoderms (Hydrophoridea, Ophiocistia) from the Ordovician (Upper Skiddavian, 3cβ) of the Oslo Region. Norsk geol. tidskrift, Bd. 27, SS. 14—57. — 1948b. An Outline of the Succession and Migration of Non-Crinoid Pelmatozoan Faunas in the Lower Paleozoic of Scandinavia. Arkiv Kemi, Mineralogi, Geologi, Bd. 26A, № 13, SS. 1—55. — 1950. Über den Holotypus von *Echinoencrinites senckenbergii* Meyer, 1826. (Pelmat.: Hydrophoridea). Senckenbergiana, Bd. 31, № 5/6, SS. 259—268. — 1951. Revision of the Caradocian — Ashgillian Cystoid Fauna of Belgium with notes on isolated pelmatozoan stem fragments. Mém. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique, № 120, pp. 1—45. — 1955. Die Erscheinungsjahre der Arbeiten L. von Buch's über Cystoideen. Paläont. Ztschr., Bd. 29, № 3/4, SS.

119—125.— 1959. Données concernant le développment ontogénétique des Pelmatozoaires du Paléozoïque (Échinodermes). Bull. Soc. Géol. France, 7-me sér., t. I, pp. 773—783. — 1960. The Lower Palaeozoic Echinoderm Faunas of the British Isles and Balto-Scandia. Palaeontology, vol. 2, pt. 2, pp. 161—179.

Schmidt F. 1874. Über einige neue und wenig bekannte baltisch-silurische Petrefacten. Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb., VII sér., t. XXI, № 11, pp. 1—48. Sinclair G. W. 1948. Three notes on Ordovician cystids. J. Paleont., vol. 22, № 3, pp. 301—314. Stainbrook M. A. 1941. Last of great Phylum of the Cystids. Pan-Amer. Geol., vol. 76, pp. 83—98.

Termier H. et Termier G. 1950. Observations à d'étude des faunes paléozoiques de l'Algérie. Bull. Service Carte Géol. Algérie, 1-re sér., paléont., № 11, pp. 1—82.

Volborth A. 1842. Über die Echino-Encrinen und die Identität des contractilen Theiles ihres Stieles mit dem *Cornulites serpularius*. Bull. Sci. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb., t. X, № 20, pp. 293—303. — 1845. Über die Arme der bisher zu den armlosen Crinoiden gezählten Echino-Encrinen. Bull. Cl. Phys.-Math. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb., t. III, № 12, pp. 91—96. — 1846. Über die russischen Sphaeroniten, eingeleitet durch einige Betrachtungen über die Arme des Cystideen. Verhandl. Russ. Kais. Mineral. Gesellsch. St.-Petersb., Jahrg. 1845—1846, SS. 161—198. — 1870. Über *Achradocystites* und *Cystoblastus*, zwei neue Crinoideen-Gattungen, eingeleitet durch kritische Betrachtungen über die Organe der Cystideen. Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb., VII sér., t. XVI, № 2, pp. 1—14.

Yakovlev N. 1927. Sur l'homologie dans la structure de la face ventrale du calice de Cystoidea et de Crinoidea. (О гомологии в строении брюшной стороны чашечки цистоидей и морских лилий). ДАН СССР, стр. 54—56. — 1928. Sur l'évolution discontinue chez les brachiopodes et les échinodermes et l'irréversibilité de l'évolution chez le premiers. Palaeobiologica, Bd. I, SS. 371—376.— 1930. Sur les pores primaires de *Cystoblastus* (О первичных порах *Cystoblastus*). ДАН СССР, стр. 30—32.

Zittel K. A. 1879. Handbuch der Palaeontologie. I. Palaeozoologie, 1 : 1 Lief. 3, SS. 308—560.

КЛАСС **BLASTOIDEA. БЛАСТОИДЕИ**

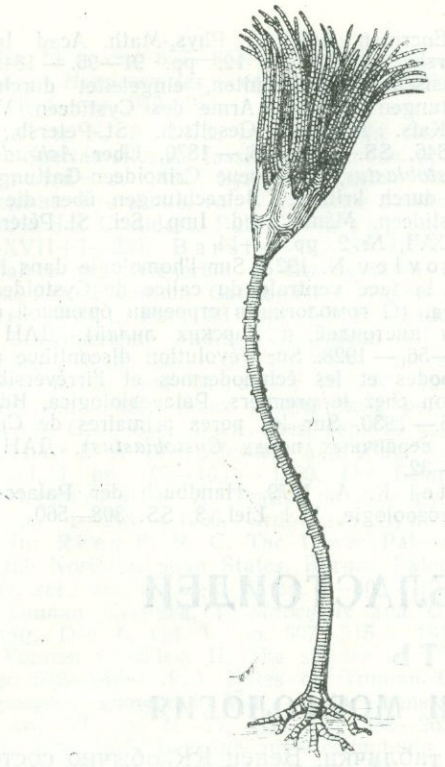
ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И МОРФОЛОГИЯ

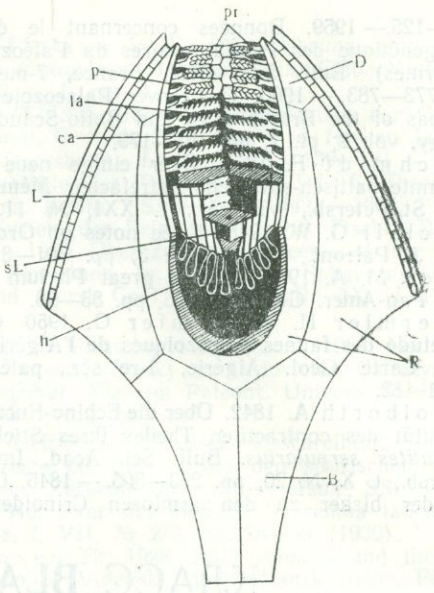
Палеозойские Pelmatozoa — короткостебельчатые, редко без стебля, с чашечкой бутонообразной формы, обладающей пятилучевой симметрией (рис. 36). Чашечка образована 13 правильно расположенными главными табличками; она имеет центрально расположенное ротовое и эксцентрично расположенное анальное отверстия. От перистома отходят 5 амбулакральных полей, находящихся между 5 интеррадиально расположенными дельтоидными табличками; на краях амбулакральных полей находятся пиннулообразные придатки — брахиолы, а в полость чашечки свисают пластинчатые трубки — гидроспиры. Амбулакральные желобки и перистом покрыты мелкими табличками.

Чашечка (рис. 37) бутонообразной, грушевидной или яйцевидной формы, часто пятигранная; обычно образована 13 табличками, неподвижно соединенными друг с другом. Эти таблички абактинальной системы расположены тремя правильными, друг над другом лежащими венцами с чередующимися табличками и представлены базальными (BB), радиальными (RR) и интеррадиальными, или дельтоидными (DD), табличками (рис. 38). Актинальная система образована вершинными табличками и амбулакрами. Табличек базального венца три (первично было пять): одна из них — более мелкая (находится в правом переднем интеррадиусе), две другие — вдвое больше. Иногда базальный венец состоит из одной таблички. Венец RR обычно состоит из табличек одинаковой величины, вилообразной формы: их верхний край более или менее глубоко вырезан радиальным синусом, занятым амбулакральным полем, или амбулакром. Над венцом RR находится венец DD из 5 табличек треугольной или трапецоидальной формы (они рассматриваются как гомологи оральных табличек морских лилий). DD очень варьируют в размерах: у одних форм они очень крупные и занимают бóльшую часть боковых сторон чашечки, у других — совсем маленькие.

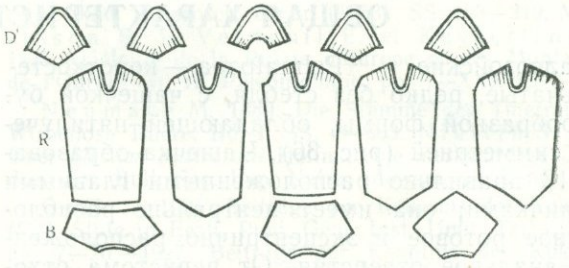
В месте схождения амбулакров находится перистом. Он расположен центрально, имеет пятиугольную форму и ведет в ротовое отверстие (рис. 39). Перистом был покрыт многочисленными мелкими вершинными табличками, составлявшими продолжение табличек амбулакров (рис. 40). Таблички были расположены правильно или неправильно и оставляли в каждом углу перистома проходы, которые его соединяли с амбулакрами. Эксцентрично расположенное анальное отверстие находится недалеко от ротового; оно пронизывает заднюю дельтоидную табличку и также иногда покрыто одной или несколькими табличками. Редко имеется короткая, покрытая табличками анальная трубка. Вершина чашечки многих бластоидей (подотряд Spiraculata) окружена кольцом из 10 отверстий — спиракулей, находящихся на концах амбулакров. Спиракули сообща-



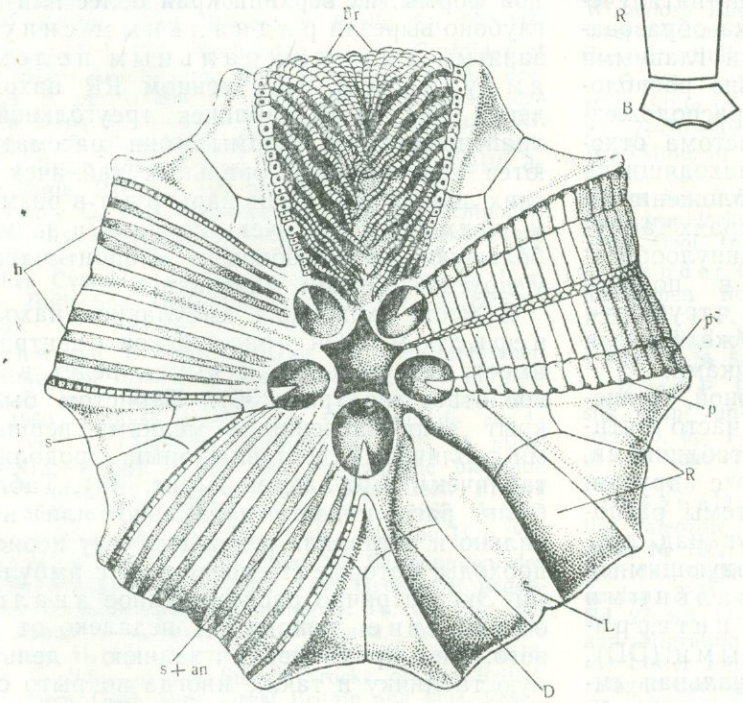
36



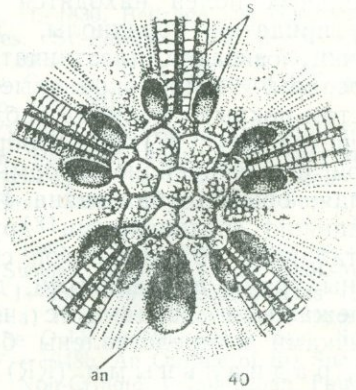
37



38



39



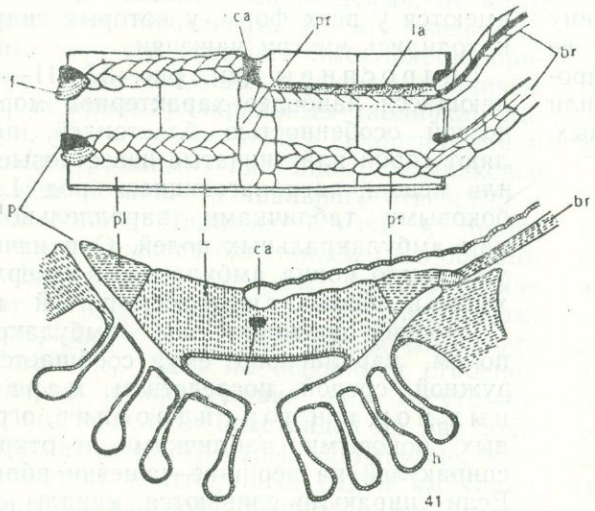
40

Рис. 36—40. Морфологические особенности бластоидей.

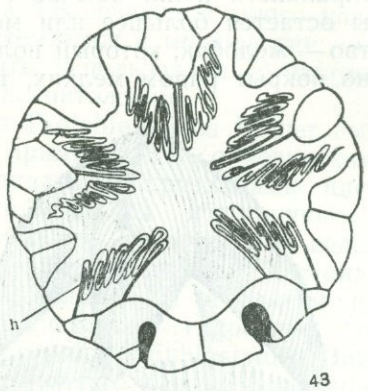
Рис. 36. *Orophocrinus*. Общий вид бластоидеи. Н. карбон США (Bather, 1900). Рис. 37. *Pentremites*. Схема строения. *B* — базальная табличка; *R* — радиальные таблички; *D* — дельтоидная табличка; *L* — ланцетовидная табличка; *sL* — нижняя ланцетовидная табличка; *ca* — радиальный амбулакральный канал; *la* — боковое ответвление амбулакрального канала; *pr* — покровные таблички; *p* — пора гидроспир; *h* — складки гидроспир (Oehlert, 1896). Рис. 38. *Codaster trilobatus* M'Coy. Развернутая чашечка. *B* — базальные; *R* — радиальные; *D* — дельтоидные таблички (Bather, 1900). Рис. 39. *Pentremites*. Вид чашечки с оральной стороны (в различной степени удаленными скелетными образованиями). *R* — радиальные таблички; *D* — дельтоидная табличка; *L* — ланцетовидная табличка; *pl* — боковые таблички; *br* — брахиолы; *s* — спиракуля; *s+an* — объединенные спиракуля и анальное отверстие; *p* — пора гидроспиры; *h* — складки гидроспир (Cuénot, 1948). Рис. 40. *Eloeacrinus verneuili* Troost. Перистом, покрытый вершинными табличками; *s* — спиракули; *an* — анальное отверстие, × 3. Карбон США (Etheridge and Carpenter, 1886).

ются с г и д р о с п и р а м и. Число и расположение спиракулей различно: может иметься 5 пар отверстий (рис. 40) или же отверстия некоторых или всех пар слиты; отверстия задней пары могут сливаться друг с другом и с анальным отверстием; в последнем случае

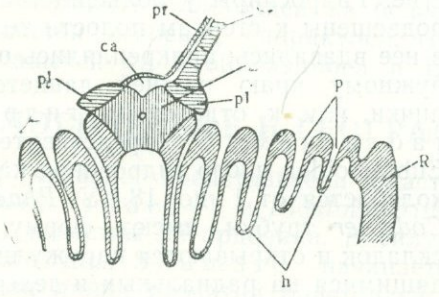
имеют сложное строение (рис. 37, 39 и 41). Середина амбулакрального поля занята узкой, заостренной на обоих концах л а н ц е т о в и д н о й т а б л и ч к о й (L), которая тянется по всей длине поля. Верхним концом L прикрепляется между концами DD в углах



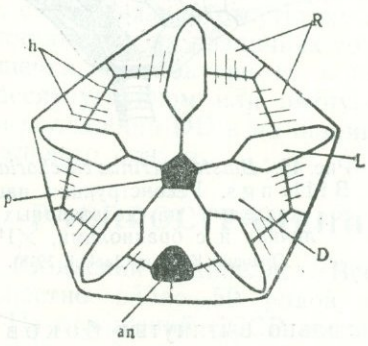
41



43



42



44

Рис. 41—44. Морфологические особенности бластоидей.

Рис. 41. *Pentremites*. Вид амбулакра сверху и в сечении. *L* — ланцетовидная табличка; *n* — осевой канал; *pl* — боковая табличка; *br* — брахиола; *f* — место причленения брахиолы; *ca* — радиальный амбулакральный канал; *la* — боковое ответвление амбулакрального желобка: *pr* — покровные таблички; *p* — пора гидроспир; *h* — гидроспиры (Cuénot, 1948). Рис. 42. *Codaster trilobatus* M ' C o y. Поперечный разрез, перпендикулярный к радиусу. *R* — радиальная табличка; *L* — ланцетовидная табличка; *pl* — боковые таблички; *br* — брахиола; *ca* — радиальный амбулакральный канал; *pr* — покровные таблички; *p* — щели гидроспир; *h* — складки гидроспир (Bather, 1900). Рис. 43. *Cryptoschisma schultzi* A r c h i a c et V e r n e u i l. Поперечный разрез чашечки, показывающий складки гидроспир. *h* — гидроспиры (Fourcy). Рис. 44. *Codaster trilobatus* M ' C o y. *R* — радиальные таблички; *D* — дельтоидная табличка; *L* — ланцетовидная табличка; *p* — перистом; *an* — анус; *h* — щели гидроспир (Bather, 1900).

это отверстие значительно крупнее остальных (рис. 39). У типичных представителей семейства Codasteridae (*Codaster* и *Phaenoschisma*), имеющих наружные гидроспиры, спиракулей нет (рис. 44).

Амбулакральные поля обычно углублены, иногда же они плоские или выдаются над ограничивающими их RR и DD; они варьируют от узких линейных до широких листовидных и ротового отверстия и частично ограничивает его; нижним концом L достигает конца радиального синуса. На верхней поверхности каждой L находится хорошо выраженный срединный желобок, идущий к ротовому отверстию — а м б у л а к р а л ь н ы й ж е л о б о к, вдоль которого проходит радиальный амбулакральный канал, дающий с каждой стороны чередующиеся боковые ответвления,

продолжающиеся на брахиолы. Внутри L проходит осевой канал, вероятно, принадлежащий амбулакральной системе. Пять осевых каналов сообщаются с околоротовым кольцевым каналом. У некоторых форм (*Pentremites, Orophocrinus*) под срединной частью L находится вторая, очень тонкая, узкая табличка, называемая нижней ланцетовидной табличкой. L редко занимает всю ширину амбулакрального поля: обычно с каждой ее стороны остается большее или меньшее пространство — желобок, который полностью или частично покрыт рядом мелких, треугольных,

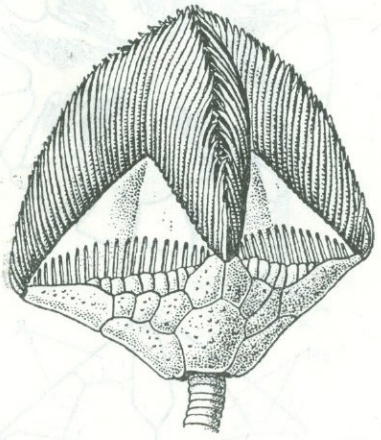


Рис. 45. *Blastoidocrinus carchariaedens* Billings. Реконструкция чашечки со складками на дельтоидных табличках и с брахиолами, ×1 1/2. Ордовик Канады (Jaekel, 1918).

горизонтально вытянутых боковых табличек (поровые таблички). У некоторых родов имеется дополнительный ряд очень мелких, так называемых наружных боковых табличек (дополнительных поровых табличек), которые помещаются между боковыми табличками и стенками радиального синуса; они ограничивают поровые отверстия. Боковые таблички могут увеличиваться в размерах и покрывать L полностью или на большом протяжении, так что свободным остается лишь узкое пространство вдоль амбулакрального желобка, где прикреплялись брахиолы. Брахиолы — членистые; они были различной длины.

Амбулакральные желобки и их ответвления были покрыты мелкими подвижными покровными табличками (рис. 41). Расположение поперечных желобков на брахиолах и их отношение к амбулакральным желобкам указывают на то, что желобки являлись проводниками пищи от брахиол ко рту; возможно, что они также выводили половые продукты.

У большинства бластоидей боковые таблички или наружные боковые таблички, если они присутствуют, имеют маргинальные поры, сообщавшиеся с гидроспирами. Поры расположены на наружном крае табличек и чередуются с местами сочленения брахиол. Поры имеются у всех форм, у которых гидроспиры находились внутри чашечки.

Гидроспиры (см. рис. 37, 41—43), являющиеся наиболее характерной морфологической особенностью бластоидей, представляют собой пластинчатые известковые трубки или мешки, располагающиеся под L и под боковыми табличками параллельно границам амбулакральных полей. Они начинаются у нижнего конца амбулакра и наверху переходят в общий гидроспирный канал. Последний проходит под амбулакральным полем, параллельно ему, сообщается с наружной средой посредством маргинальных пор, или пор гидроспир, ограниченных боковыми табличками, и открывается спиракулей на вершине чашечки вблизи рта. Если спиракули сливаются, каналы соседних групп гидроспир открываются в общее отверстие. Гидроспиры у большинства форм были подвешены к стенкам полости тела и глубоко в нее вдавались; прикреплялись они или к наружному краю нижней ланцетовидной таблички, или к отдельным гидроспирным табличкам. У представителей отряда Eublastoidea число гидроспир в каждой группе колеблется от 1 до 18. У *Phaenoschisma* и *Codaster* трубки имеют форму щелей или складок и открываются наружу щелями, находящимися на радиальных и дельтоидных табличках и расположенными параллельно амбулакрам (рис. 44). У *Blastoidocrinus* гидроспиры еще не были развиты: имелись складки на дельтоидных табличках, параллельные продольной оси чашечки (рис. 45).

Гидроспиры служили, скорее всего, для дыхания: они гомологичны порам чашечки цистоидей. Вероятно, вода проникала в гидроспиры через маргинальные поры и выводилась наружу через спиракули. Некоторые авторы предполагали, что гидроспиры могли также служить для выведения из тела половых продуктов.

Все известные бластоидеи принадлежали бентосу. Их стебель, подобно стеблю морских лилий, состоял из коротких цилиндрических члеников с осевым каналом. У *Pentremites* на стебле имелись цирри. Немногие роды (например, *Eleutherocrinus*) были бесстебельчаты.

РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ, ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И ОСНОВЫ СИСТЕМАТИКИ

Бластоидеи составляют отдельную, хорошо обособленную группу иглокожих, в таксономическом отношении равноценную классам цистоидей и морских лилий. В ближайшем родстве они состоят с цистоидеями, от которых, вероятно, произошли. На это указывают сходные черты в строении амбулакров, присутствие ланцетовидных и боковых табличек, подобных приамбулакральным табличкам цистоидей, соответствие между гидроспирами и поровыми ромбами цистоидей, одинаковое положение ротового и анального отверстий и наличие стебля. Наиболее близки к цистоидеям самые древние бластоидеи (Protoblastoidea). Вследствие этого сем. Asteroblastidae относят то к цистоидеям, то к бластоидеям.

Р. Этеридж и П. Г. Карпентер (Etheridge and Carpenter, 1886) на основании строения амбулакров и присутствия или отсутствия стебля подразделяли бластоидей на две группы: Regularia (амбулакры одинаковые, стебель имеется) и Irregularia (один амбулакр величиной и формой отличается от остальных, стебля нет). Ф. А. Бэзер (Bather, 1899) предложил разделять бластоидей на основании особенностей строения спиракулей, гидроспир и чашечек на Protoblastoidea и Eublastoidea. Обе системы искусственные. Здесь принята система Бэзера, с исключением из нее семейства Asteroblastidae, оставленного в классе цистоидей. Совсем недавно появилась крупная сводка по бластоидеям Р. О. Фея (Fay, 1961), представляющая их ревизию и заключающая много нового в области систематики и морфологии; она уже не могла быть использована в настоящем томе «Основ палеонтологии».

В отряд Protoblastoidea Bather выделяются наиболее примитивные, ордовикские бластоидеи, обладавшие признаками цистоидей и бластоидей, включая непостоянное большое число табличек чашечки и недоразвитые гидроспиры. Все остальные бластоидеи, с постоянным числом (13) табличек и хорошо развитой системой гидроспир, относятся к второму отряду — Eublastoidea Bather. Разделение последнего основано на присутствии или отсутствии видимых снаружи щелей гидроспир, с чем связано отсутствие или присутствие спиракулей, на различиях во внешней форме чашечки, на контуре ее поперечного сечения (десятиугольном или пятиугольном), на форме и положении DD и на ширине и глубине радиального синуса.

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Наиболее древние представители бластоидей (*Blastocystis* Jaekel и *Blastoidocrinus* Billings) известны из ордовика. В силуре родом *Troostocrinus* Shumard начинается прогрессивная линия развития бластоидей.

Бластоидеи были более многочисленны в девоне (Европа и Северная Америка) и достигли наибольшего распространения в раннем карбоне, в отложениях которого они весьма многочисленны в Северной Америке; в Европе они повсеместно довольно редки. В небольшом количестве бластоидеи встречаются в верхнем карбоне Северной Америки; много родов и видов обнаружено в перми о. Тимора (Зондский архипелаг). Всего бластоидей известно около 50 родов и более 300 видов. Из отложений СССР пока описано только 6 родов (8 видов), принадлежащих 3 семействам.

Находки бластоидей в СССР единичны, за исключением нижнекарбонового *Schizoblastus librovitchi* Yakovlev, который в Ю. Казахстане найден в известняках в виде скоплений чашечек, и мелкого нижнепермского *Angioblastus wanneri* Yakovlev, многочисленные экземпляры которого встречаются на Ср. Урале вместе с мелкими морскими лилиями, в глинах — по краям рифовых образований.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД PROTOBLASTOIDEA

Чашечка состоит из многих табличек. Гидроспиры недоразвиты.

СЕМЕЙСТВО BLASTOIDOCRINIDAE BATHER, 1900

Чашечка состоит из 4 венцов табличек. Ордовик. Содержит два рода: *Blastoidocrinus* Billings, 1859, ордовик Канады (см. рис. 45), и *Blastocystis* Jaekel, 1918, н. ордовик Ленинградской области.

Остатки Protoblastoidea найдены также в в. силуре (лудлове) С. Урала.

ОТРЯД EUBLASTOIDEA

Чашечка состоит из 3 венцов табличек. Гидроспиры всегда имеются. Включает подотряды: Fissiculata и Spiraculata.

ПОДОТРЯД FISSICULATA

Щели гидроспир обычно видны снаружи; спиракули сильно редуцированы или отсутствуют. Объединяет семейства: Codasteridae, Phaenoschismidae, Dipteroblastidae, Anthoblastidae, Zygocrinidae.

СЕМЕЙСТВО CODASTERIDAE ETHERIDGE ET CARPENTER, 1886

Основание хорошо развито, иногда оно очень большое. Амбулакры без пор. В четырех интерамбулакральных полях имеются таблички с щелевидными впячиваниями (гидроспирами), которые расположены параллельно амбулакрам. Гидроспиры видны снаружи или частично скрыты. Спиракули отсутствуют, рудиментарны или щелевидны. Стебель тонкий, круглый. Силур, девон, н. карбон, пермь.

Codaster McCoy, 1849 (*Codonaster* Roemer, 1851). Тип рода — *C. acutus* McCoy, 1849; н. карбон Англии. Чашечка обратно-коническая, с плоским верхом. RR большие; DD на оральной поверхности. LL обычно прикрыты боковыми табличками. Щелей гидроспир 8 групп; они пронизывают RR возле амбулакров и все ясно заметны. Спиракулей нет. Анальное отверстие большое, пронизывает заднюю D. (Табл. VI, фиг. 1; рис. 38, 42 и 44). Н. пермь Тимана (2 вида); силур и н. карбон Англии и США (23 вида).

Paracodaster Yakovlev, 1940. Тип рода — *P. miloradowitchi* Yakovlev, 1940; н. пермь (артинский ярус) Печорского края. Отличается от *Angioblastus* большим числом щелей гидроспир (до 7 в одной группе), а от *Codaster* тем, что щели закрыты в их части, находящейся на RR, и открыты на DD. В четырех интерамбулакрах, за исключением анального, по 8 групп гидроспир. Один вид. Н. пермь (артинский ярус) Печорского края. (Табл. VI, фиг. 2).

Angioblastus Wanner, 1931 (*Sagittoblastus* Yakovlev, 1937). Тип рода — *A. variabilis* Wanner, 1931; н. пермь о. Тимора. Чашечка капсулообразная, караваеобразная или почти шарообразная, с широкой плоской или слабо выпуклой верхней частью. Венец BB чашеобразный или тарелкообразный. RR большие, одинаковых размеров. DD находятся только на верхней стороне чашечки, копье- или листовидные. Анальная D поделена надвое. Амбулакры на плоской верхней стороне чашечки, очень короткие, листовидные, далеко от рта, с 3—6 боковыми бороздками на каждой половине амбулакрального поля. Имеется 8 групп щелей гидроспир: в каждой группе одна, реже 3—4 щели. (Табл. VI, фиг. 3 и 4). Н. пермь Ср. Урала (1 вид); пермь о. Тимора (2 вида).

Nymphaeoblastus Peetz, 1907. Тип рода — *N. miljukovi* Peetz, 1907; н. карбон С. Казахстана. Амбулакры линейные, проходящие почти через всю высоту чашечки, которая на половину высоты образована DD, а на половину — RR. Гидроспиры на границе тех и других расположены двумя группами, в каждой около 10—15 гидроспир; они выходят на поверхность чашечки, не будучи прикрыты табличками амбулакрального поля. Основание чашечки вогнутое. (Табл. VI, фиг. 5—8). Н. карбон (визе и турне) С. Казахстана и Ср. Азии (несколько видов).

Вне СССР: *Cryptoschisma* Etheridge et Carpenter, 1886 (см. рис. 43); *Timoroblastus* Wanner, 1924; *Ceratoblastus* Wanner, 1940; *Pteroblastus* Wanner, 1924; *Thaumatoblastus* Wanner, 1924; *Nannoblastus* Wanner, 1924; *Sphaeroschisma* Wanner, 1924.

Вне СССР: семейства Phaenoschismidae Etheridge et Carpenter, 1886; Dipteroblastidae Wanner, 1940; Anthoblastidae Wanner, 1940; Zygocrinidae Bather, 1900.

ПОДОТРЯД SPIRACULATA

Амбулакральные таблички полностью покрывают щели гидроспир, спиракули хорошо видны. Объединяет семейства: Troostocrinidae, Eleutherocrinidae, Nucleocrinidae, Orbitremitidae, Pentremitidae, Pentephyllidae.

СЕМЕЙСТВО NUCLEOCRINIDAE BATHER, 1900

Чашечка яйцевидная или шарообразная, с плоским или вдавленным основанием. Верхняя сторона с 10 спиракулями между концами DD и LL. Амбулакры линейные, очень длинные, достигают основания чашечки. Ротовое отверстие прикрыто табличками. Девон — пермь.

Schizoblastus Etheridge et Carpenter, 1882 (*Cribroblastus* Hambach). Тип рода — *Pentremites sayi* Shumard, 1885; н. карбон США. Чашечка на верхней

стороне оттянутая. Основание вогнутое, образованное BB и частью RR. Таблички RR короче табличек DD. Задняя D большей частью разделена швом над анальным отверстием на две таблички. Амбулакры ланцетовидные, линейные, тянутся от верхней стороны чашечки до ее основания. Узкая средняя часть L обычно не вполне прикрыта боковыми табличками. Табличек гидроспир нет. Складок гидроспир — по 1—4 на каждой стороне амбулакров. Спиракули, числом 10, мелкие, щелевидные, находятся вблизи проксимальных концов DD. Задняя пара спиракулей сливается с анальным отверстием. Ротовое отверстие прикрыто многочисленными табличками или одним ротовым щитом. (Табл. VI, фиг. 9). Н. карбон Ср. и Ю. Урала и С. Казахстана (2 вида). Н. карбон Англии, Ирландии и США (25 видов); пермь о. Тимора (10 видов).

Вне СССР: *Nucleocrinus* Conrad, 1842; *Monoschizoblastus* Cline, 1936.

СЕМЕЙСТВО ORBITREMITIDAE BATHER, 1900

Чашечка шаровидная или яйцевидная, с плоским или вогнутым основанием. Амбулакры линейные, очень длинные, достигающие основания. Гидроспир немного; обычно они не пронизывают DD, с которыми связаны длинные гидроспирные каналы. Имеются гидроспирные таблички.

Cryptoblastus Etheridge et Carpenter, 1886. Тип рода — *Pentremites melo* Owen et Shumard, 1850; н. карбон США. BB маленькие, длинные, с глубокими вырезами; DD маленькие, ромбические; 4 из них пронизаны в околоротовой части двумя отверстиями спиракулей, а пятая заключает большое анальное отверстие. Каналы гидроспир проходят под DD и открываются спиракулей с каждой стороны D. (Табл. VI, фиг. 10). Н. карбон С. Казахстана (1 вид) и С. Америки (10 видов).

Orbitremites Austin et Austin, 1842. Тип рода — *Pentremites derbiensis* Sowerby, 1826; н. карбон Англии. BB маленькие, находящиеся обычно целиком в центральной стеблевой впадине. RR от коротких до длинных, занимающих почти всю высоту чашечки, всегда входящие в состав ее основания. DD также разной величины. LL узкие, частично прикрыты боковыми табличками. Наружные боковые таблички обычно хорошо развиты. Гидроспиры с малым количеством складок; имеются гидроспирные таблички. 5 спиракулей пронизывают верхушки DD, причем задняя, более крупная, слита с анальным отверстием. Рот маленький, покрытый мелкими табличками. (Табл. VI, фиг. 11). Н. карбон Подмосковного бассейна (1 вид), З. Европы и С. Америки (19 видов); пермь о. Тимора (1 вид).

Вне СССР: *Heteroblastus* Etheridge et Carpenter, 1886; *Mesoblastus* Etheridge et Carpenter, 1886; *Acentrotremites* Etheridge et Carpenter, 1883; *Carpenteroblastus* Rowley, 1901; *Lophoblastus* Rowley, 1901.

Вне СССР: семейства Troostocrinidae Bassler, 1938; Eleutherocrinidae Bather, 1900; Pentremitidae d'Orbigny, 1852; Pentephyllidae Bather, 1899.

ЛИТЕРАТУРА

Арендт Ю. А. 1960. Новый подвид бластоидей из подмосковного карбона. (Автореферат). Бюлл. МОИП, т. XXXV, вып. 4, стр. 149—150.

Петц Г. 1907. *Nymphaeoblastus Miljukovi* — представитель нового рода из класса Blastoidea. Тр. Имп. СПб. об-ва естествоисп., т. XXXV, вып. 5, отд. геол. и минер., стр. 15—20.

Федотов Д. М. 1934. Класс Blastoidea. В кн.: Циттель К. Основы палеонтологии (палеозоология). Часть I. Беспозвоночные, стр. 251—266.

Штукенберг А. 1875. Отчет геологического путешествия в Печорский край и Тиманскую тундру. Материалы по геологии России, т. VI, стр. 1—25.

Яковлев Н. Н. 1926. О *Cystoblastus, Nymphaeoblastus* и *Acrocrinus*. Изв. Геол. ком., т. XIV, № 2, стр. 43—49. — 1926. Фауна иглокожих пермокарбона из Красноуфимска на Урале, I. Изв. геол. ком., т. XIV, № 2, стр. 51—58. — 1937. То же, IV. Ежегодн. Всеросс. Палеонт. об-ва, т. XI, 1934—1935, стр. 7—11. — 1939. Класс Blastoidea. Бластоидеи. Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, т. VI, стр. 62—63. — 1940. Новая бластоидея из перми Северного Урала. ДАН СССР, т. XXVII, № 8, стр. 887—888. — 1941. Два новых иглокожих из пермских отложений Тимана. ДАН СССР, т. XXXII, № 1, стр. 102—104. — 1941. Класс Blastoidea. Бластоидеи. Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, т. IV, стр. 70—72. — 1952. Древнейший представитель Protoblastoidea из уральского силура. Сборник «Палеонтология и стратиграфия». Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, стр. 52—53. Яковлев Н. Н. и Иванов А. П. 1956. Морские лилии и бластоидеи каменноугольных и пермских отложений СССР. Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, нов. сер., т. 11, стр. 1—142.

Bassler R. S. 1938. Pelmatozoa Palaeozoica (Generum et Genotyporum Index et Bibliographia). Fossilium Catalogus. I. Animalia, Pars 83, pp. 1—194.

Bassler R. S. and Moodey M. W. 1943. Bibliographic and Faunal Index of Paleozoic Pelmatozoan Echinoderms. Geol. Soc. Amer., spec. pap., № 45, pp. 1—734. Bather F. A. 1899. The genera and species of Blastoidea, with a list of specimens in the British Museum (Natural History). London, pp. 1—70. — 1900. The Echinoderma. In: Lankester E. R. A Treatise on Zoology, pt. III, London, pp. 1—216. Bergounioux F. M. 1953. Classe des Blastoïdes (Blastoidea Say, 1825). Dans: Piveteau J. Traité de Paléonto-

logie, t. III. Paris, pp. 628—650. Billings E. 1869—1870. Notes on the structure of the Crinoidea, Cystoidea and Blastoidea. Amer. Journ. Sci., ser. 2, vol. 49, pp. 51—58.

Cline L. M. 1944. Class Blastoidea. In: Shimer H. W. and Shrock R. R. Index Fossils of North America, pp. 133—137. — Cline L. M. and Beaver H. 1951. Observations pertaining to the paleoecology of the Blastoids. Report of the Committee on a Treatise on Marine Ecology and Paleoecology, 1950—1951, № 11, pp. 62—71. Croneis C. and Geis H. L. 1940. Microscopic Pelmatozoa. I. Ontogeny of the Blastoidea. Journ. Paleont., vol. 14, № 4, pp. 345—355. Cuénot L. 1948. Classe des Blastoïdes. Dans: Grassé P.-P. Traité de Zoologie. Paris, t. XI, pp. 26—29.

Etheridge R. and Carpenter P. H. 1886. Catalogue of Blastoidea in the Geological Department of the British Museum (Natural History). London, pp. 1—322.

Fay R. O. 1961. Blastoid studies: Echinodermata, article 3. Univ. Kansas Paleont. Contrib., pp. 1—147.

Galloway J. J. and Kaska H. V. 1957. Genus *Pentremites* and its species. Geol. Soc. America, Mem. 69, pp. 1—104.

Hambach G. 1903. Revision of the Blastoidea, with a proposed new classification and description of new species. Trans. Acad. Sci. St. Louis, vol. 13, № 1, pp. 1—67.

Jaekel O. 1896. Über die Abstammung der Blastoideen. Ztschr. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. XLVIII SS. 689—691. — 1918. Phylogenie und System der Pelmatozoen. Pal. Ztschr., Bd. 3, SS. 1—128. Joysey K. A. 1953. A study of the type-species of the Blastoid *Codaster* McCoy. Geol. Mag., vol. XC, № 3, pp. 208—218. — 1959. A study of variation and relative growth in the blastoid *Orbitremites*. Philos. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, Biol. Sci., vol. 242, № 688, pp. 99—125.

Oehlert D.-P. 1896. Fossiles dévoniens de Santa Lucia (Espagne). Bull. Soc. Géol. France, sér. 3, t. XXIV, pp. 814—875.

Peck R. E. 1929. Blastoids from the Chouteau limestone. Bull. Geol. Soc. America, vol. 40, № 1, pp. 1—245.

Regnéll G. 1959. Données concernant le développement ontogénétique des Pelmatozoaires du Paléozoïque (Échinodermes). Bull. Soc. Géol. France, 7-me sér., vol. I, pp. 773—783. — Reimann I. G. 1950. Possible phylogenetic relationships of some early Eublastoids. Journ. Paleont., vol. 24, № 4, pp. 499—500. — Roemer F. 1851. Monographie der fossilen Crinoiden-Familie der Blastoideen und der Gattung *Pentatrematites* im Besonderen. Troschel's Archiv f. Naturgeschichte, Jahrg. XVII, Bd. 1, SS. 323—397.

Wanner J. 1924. Die permischen Blastoiden von Timor. Jaarb. Mijnw. Nederland Oost-Indië, Jaarg. f. 1922. Verhandl., SS. 163—233. — 1924. Die permischen Echinodermen von Timor, II Teil. Paläontologie von Timor, Lief. XIV, SS. 1—81. — 1931. Neue Beiträge zur Kenntnis der permischen Echinodermen von Timor, VI. Blastoidea. Dienst Mijnbouw Nederl.-Oost-Indië. Wetenschapp. Mededeel. № 16, SS. 38—74. — 1940. Neue Blastoideen aus dem Perm von Timor. Geol. Exped. to the Lesser Sunda Islands, vol. I, pp. 215—282. — 1951. Die Analstruktur der Blastoidea nebst Bemerkungen zur Abstammung dieser Tiergruppe. Neues Jahrb. Geol., Pal., Monatsh., SS. 170—185.

КЛАСС EOCRINOIDEA. ЭОКРИНОИДЕИ

Раннепалеозойские прикрепленные иглокожие. Чашечка либо построена правильно и состоит из определенного числа табличек, либо образована многочисленными табличками. Таблички без пор. Придатки имеют характер двурядных неветвящихся брахиол, без пиннул; они нормально расположены группами по пятилучевой симметрии. Стебель скелетирован очень примитивно, иногда редуцирован. Н. кембрий — ср. ордовик.

По расположению табличек (иногда в 3 венца) и отсутствию текальных пор чашечки Eocrinoidea напоминают Crinoidea; по присутствию брахиол, характеру ветвления амбулакров и положению анального отверстия они близки к цистоидеям. Некоторые исследователи рассматривают Eocrinoidea в качестве предковой группы классов Cystoidea и Crinoidea.

К классу Eocrinoidea относят сейчас небольшое число еще недостаточно хорошо изученных разнородных форм иглокожих; из них наиболее изученными являются ордовикские роды *Cryptocrinites* и *Bockia*, представители которых найдены в большом количестве экземпляров на территории СССР. В кембрийских отложениях Советского Союза встречен также род *Pareocrinus*.

До выделения Г. Регнелем (Regnéll, 1945) класса Eocrinoidea входящие в него формы были отнесены Ф. А. Бэзером (Bather, 1900) к отряду Aporita Zittel класса Cystoidea и О. Иекелем (Jaekel, 1918) к подклассу Eocrinoidea класса Crinoidea. Роды, относимые сейчас к классу Eocrinoidea, объединяются (Регнелем) в несколько семейств: Cryptocrinitidae, Eocystitidae и Macrocystellidae.

СЕМЕЙСТВО CRYPTOCRINIDAE BASSLER, 1938

Чашечка состоит из определенного числа табличек, расположенных несколькими венцами, или из большого числа неправильно расположенных табличек; базальный венчик состоит из трех табличек. Анальное отверстие — в верхней половине чашечки, прикрытое пирамидкой. Ср. ордовик.

Cryptocrinites Buch, 1840 (*Cryptocrinus* auct.). Тип рода — *Echinosphaerites laevis* Pander, 1830; ср. ордовик Ленинградской области. Чашечка маленькая, сфероидальная, образована 4 венцами табличек: венцом из трех базальных табличек (B) неодинаковых размеров, 2 венцами по 5 латеральных

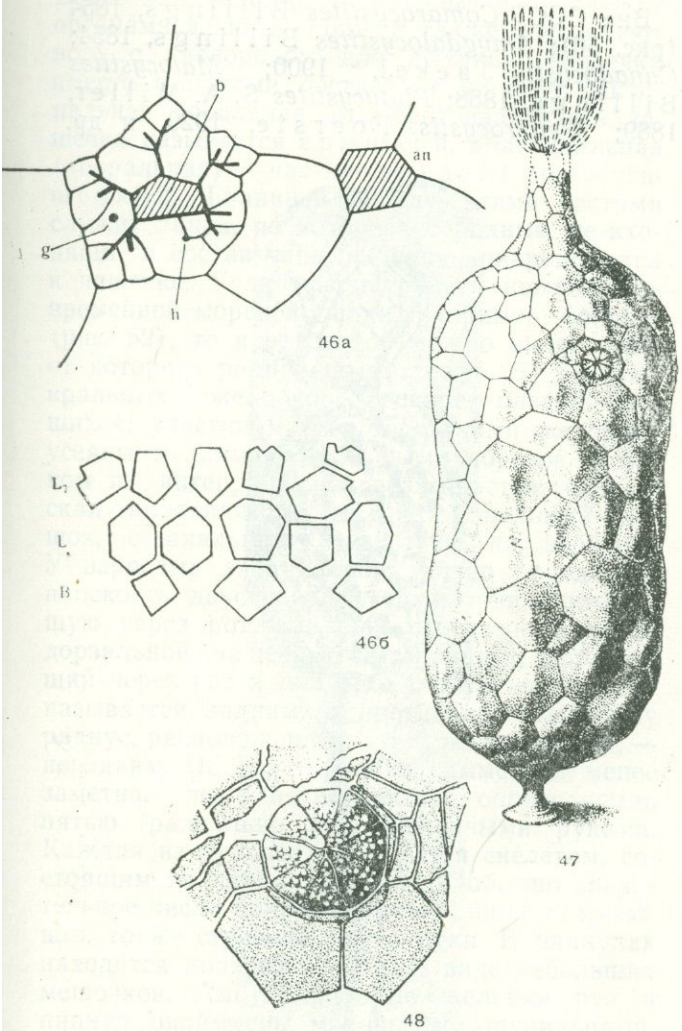


Рис. 46—48. Эокриноидеи.

Рис. 46. *Cryptocrinites laevis* (P a n d e r). *а* — околоротовое поле; *an* — анальное отверстие; *b* — ротовое отверстие; *h* — гидропора; *g* — гонопора (ротовое и анальное отверстия показаны без покрывающих их табличек), увел.; *б* — диаграмма боковой поверхности чашечки; *B* — базальные таблички; *L* и L_1 — латеральные таблички (Яковлев, 1918). Рис. 47. *Bockia* H e c k e r. Реконструкция, × 1 (Геккер, 1940). Рис. 48. *Bockia neglecta* H e c k e r. Анальная пирамидка. Ср. ордовик Ленинградской области, × 4 (Геккер, 1940).

табличек (L и L_1) и венцом из 6 табличек, ограничивающих ротовое отверстие (дельтоидные таблички — D и анальная табличка). Ротовое отверстие покрыто мелкими табличками. Разветвления отходящих от него коротких амбулакральных желобков и места прикрепления брахиол лежат на 10 мелких табличках, налегающих на таблички чашечки. Анальное отверстие находится между венцами латеральных табличек. Гидропора и гонопора находятся вблизи рта, в венце DD: гидропора слева от анального отверстия, гонопора — против него. (Табл. VII, фиг. 2 и 3; рис. 46). Один вид. Ср. ордовик Ленинградской области; ордовик Швеции и США.

B o c k i a H e c k e r, 1938 (*Cryptocrinites* B u c h). Тип рода — *B. neglecta* H e c k e r, 1938; ср. ордовик Ленинградской области. Чашечка огурцевидная или мешковидная, сложенная многочисленными, беспорядочно расположенными многоугольными табличками. Наверху чашечка заканчивается хоботком, на котором располагались рот и, вероятно, другие отверстия, а также придатки амбулакральной системы. Анальное отверстие — в верхней трети чашечки. Стебелек короткий, заканчивался дисковидным образованием. (Табл. VII, фиг. 4—7; рис. 47 и 48). 4 вида. Н. и ср. ордовик Ленинградской области, Эстонии и Швеции (?).

Вне СССР: *Lysocystites* S. A. M i l l e r, 1889.

INCERTAE SEDIS

P a r e o c r i n u s Y a k o v l e v, 1956. Тип рода — *P. ljubzovi* Y a k o v l e v, 1956; ср. или в. кембрий Якутской АССР. Чашечка бокаловидная, образована 5 или 6 вертикальными рядами тонких табличек, с плоской оральной стороной, по краю которой расположены бугорки для причленения групп длинных брахиол. На одной из верхних табличек имеется гидропора (?). Стебель тонкий и длинный. (Табл. VII, фиг. 1). Один вид. Ср. или в. кембрий Якутии.

КЛАСС PARACRINOIDEA. ПАРАКРИНОИДЕИ

Раннепалеозойские прикрепленные иглокожие. Чашечка сложена многочисленными табличками. В ее строении не наблюдается ни пятилучевой симметрии, ни разделения на собственно чашечку и крышку. У типичных форм паракриноидей таблички чашечки пронизаны системой пор, отличающихся от пор цистоидей и бластоидей и различных у отдельных родов паракриноидей. Имеются сильно развитые однорядные или двурядные придатки с пиннулами. Ср. и в. ордовик.

Недостаточно хорошо известная, вероятно гетерогенная, группа иглокожих. Отдельные формы, объединяемые в настоящее время в классе Paracrinoidea, прежде рассматривались в составе других классов. Так, О. Иекель (Jaekel, 1900) отнес большинство их к Cargoidea, а позже (1918) причислил к подклассу

Eocrinoidea класса Crinoidea. Ф. А. Бэзер (Bather, 1900) и Р. С. Басслер (1938) относили эти формы к цистоидеям. Особый класс Paracrinoidea установлен Регнелем (1945). В Америке насчитывается до 12 родов пара

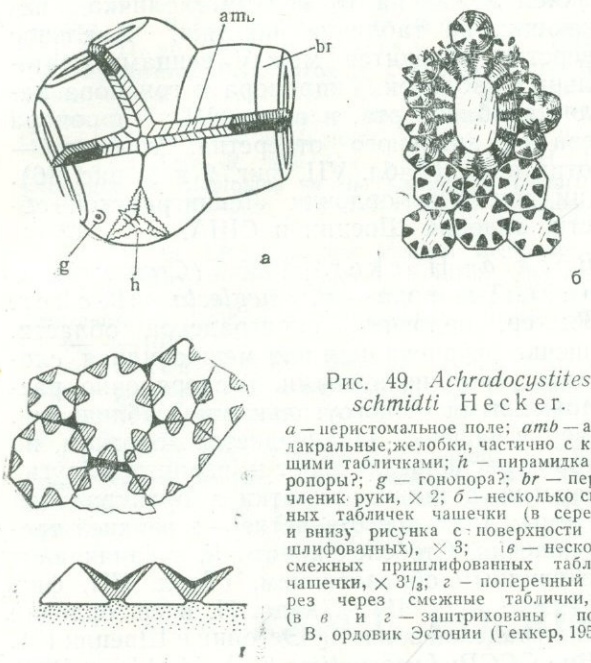


Рис. 49. *Achradocystites schmidti* Hecker.
а — перистомальное поле; *amb* — амбулакральные желобки, частично с кроющими табличками; *h* — пирамидка гидропоры?; *g* — гонопора?; *br* — первый членик руки, × 2; *б* — несколько смежных табличек чашечки (в середине и внизу рисунка с поверхности пришлифованных), × 3; *в* — несколько смежных пришлифованных табличек чашечки, × 3 1/3; *г* — поперечный разрез через смежные таблички, × 3, (в *в* и *г* — заштрихованы поры).
В. ордовик Эстонии (Геккер, 1958).

криноидей, в Европе — только один род *Achradocystites*.

Achradocystites Volborth, 1870. Тип рода — *A. grewingkii* Volborth, 1870; ср. ордовик Эстонии. Вздутая, мешкообразная чашечка образована большим числом мелких толстых табличек с сильно развитыми порами особого типа. На боковой поверхности чашечки расположено анальное отверстие с пирамидкой. Имеются гидропора и гонопора. Ротовое поле массивное, с 3 крупными придатками, по-видимому, с пиннулами. Сильно развит длинный стебель. (Табл. VII, фиг. 8—10; рис. 49). Два вида. Ср. и в. ордовик Эстонии.

Вне СССР: *Comarocystites* Billings, 1854 (рис. 50); *Amygdalocystites* Billings, 1854; *Canadocystis* Jaekel, 1900; *Malocystites* Billings, 1858; *Platycystites* S. A. Miller, 1889; *Wellerocystis* Foerste, 1920, и др.

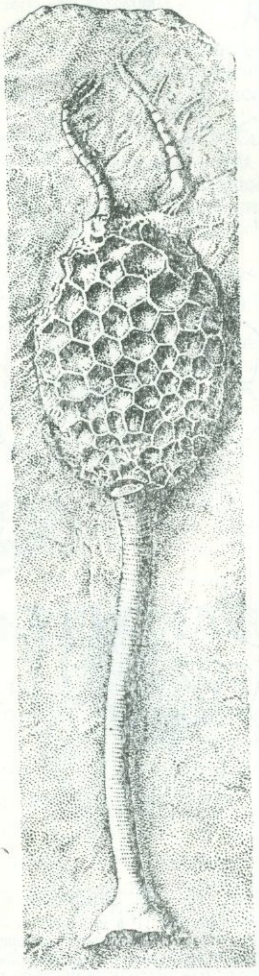


Рис. 50. *Comarocystites punctatus* Billings. Чашечка с двумя руками и стеблем с дискоидальным основанием, × 1/2.
Ср. ордовик Канады (Foerste, 1916).

КЛАСС CRINOIDEA. МОРСКИЕ ЛИЛИИ

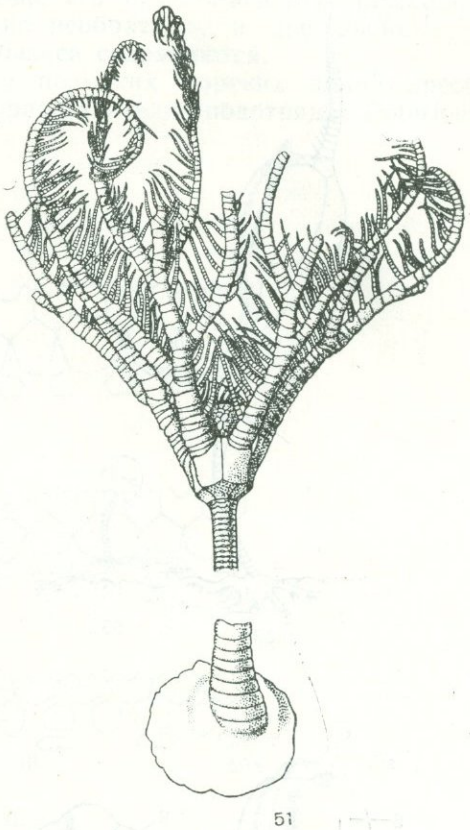
ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И МОРФОЛОГИЯ

Одной из основных частей скелета морских лилий является чашечка, в которой заключены важнейшие внутренние органы; от чашечки, как правило, отходят стебель и руки (рис. 51). Стебель находится на противоположном рту конце чашечки и обычно прикрепляется к морскому дну корневидными образованиями; реже стебель отсутствует.

Более или менее разветвленные руки служат органами захвата пищи, а также доставляют воду с кислородом для дыхания. Чашечка вместе с руками составляет крону. Актинальная (оральная, околоротовая) часть чашечки называется крышкой, абактинальная (аборальная) часть — дорзальной чашечкой. Границей между этими частями служит линия, по которой свободные, не входящие в состав чашечки руки прикрепляются к чашечке. Если рассматривать крышку современной морской лилии, например *Antedon* (рис. 52), то в ее центре можно видеть рот, от которого радиально отходят 5 амбулакральных желобков, вскоре раздваивающихся; участки между бороздками желобков усеяны мелкими водоносными порами. В одном из интеррадиусов возвышается коническая анальная трубка, или анальный мешок, с анальным отверстием на вершине. У взрослых экземпляров можно определить плоскость двусторонней симметрии, проходящую через рот, анальное отверстие и центр дорзальной чашечки. Интеррадиус, проходящий через рот и анальное отверстие, условно называется задним, а противоположный ему радиус, расположенный в той же плоскости, — передним. Но двусторонняя симметрия менее заметна, чем пятилучевая, определяемая пятью радиально расположенными руками. Каждая из рук поддерживается скелетом, состоящим из члеников, и несет обычно значительное число боковых веточек, пиннул, имеющих то же строение, что и руки. В пиннулах находятся половые железы в виде небольших мешочков. Амбулакральные желобки рук и пиннул окаймлены маленькими щупальцами.

Скелет. Скелет чашечки содержит, во-первых, радиальные таблички RR*. Это таблички ее дорзальной части, служащие



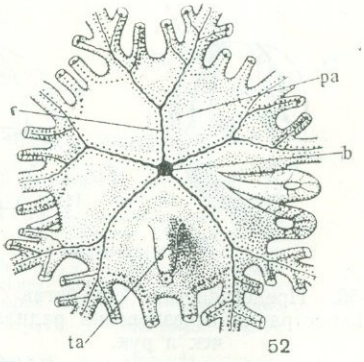


Рис. 51 и 52. Современные морские лилии.

Рис. 51. *Calamocrinus diomedae* A. Agassiz. Общий вид. Крона с руками, несущими пиннулы. Показана верхняя часть стебля, прилегающая к чашечке, и нижняя часть с диском прикрепления к субстрату; × 2/3. (Cuénot, 1948). Рис. 52. *Antedon bifida* (Pennant). Оральная поверхность чашечки. *b* — рот; *r* — амбулакральный желобок; *pa* — водоносные поры; *ta* — анальная трубка. Увел. (Cuénot, 1948).

* Для элементов скелета криноидей применяются такие обозначения: IB — инфрабазальная табличка (IBB — инфрабазальные); B(BB) — базальная; R(RR) — радиальная; C — центральная табличка Articulata; RA — радиальная; X — анальная; A — нижняя табличка анального интеррадиуса Camerata; Amb (Ambb) — амбулакральная; IAmb(IAmbb) — интерамбулакральная; O(OO) — оральная; Br(Brr) — брахиальная; IBr, IIBr (IBrr, IIBrr) и т. д. — брахиальная первого порядка, второго и т. д.; IBr_1, IBr_2, $IIBr_1$, и т. д. — первая брахиальная первого порядка, вторая брахиальная первого порядка, первая брахиальная второго порядка и т. д.; Ax(Axx) — аксиллярная; IAx, IIAx и т. д. — аксиллярная первого порядка, второго и т. д.; IR(IRR) — интеррадиальная; IBr(IBrr) — интербрахиальная; iR — нижняя R; sR — верхняя R; iRA — нижняя RA; sRA — верхняя RA.

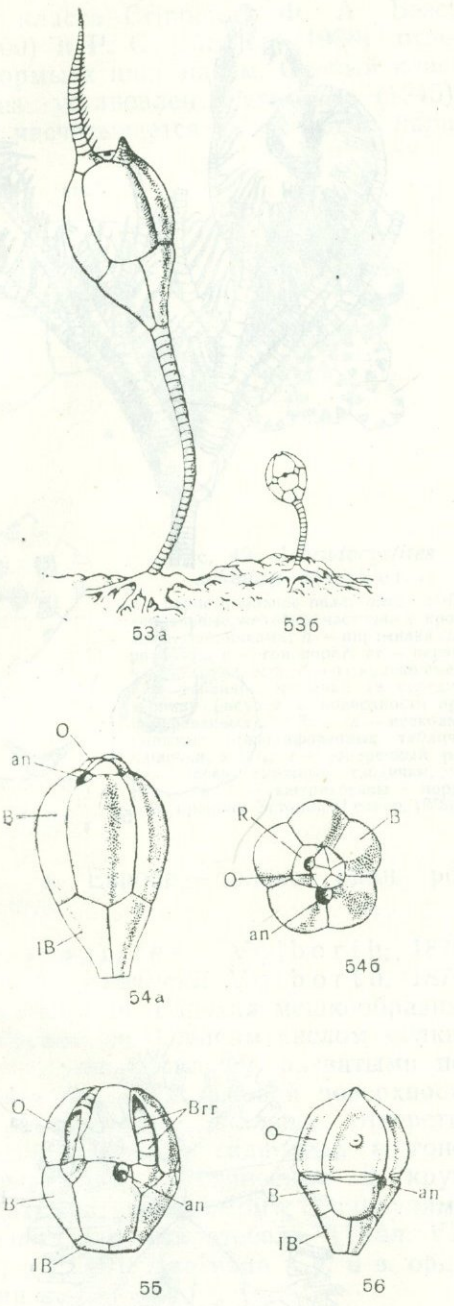


Рис. 53—56. Представители семейства Hypocrinidae Wanner. Иллюстрация исчезновения радиальных табличек и рук.

Рис. 53. Реконструкции одноруких *Monobrachiocrinus ficiformis granulatus* Wanner (*а*) и безрукого *Embryocrinus hanieli* Wanner (*б*), × 3/4. Пермь о. Тимора. Рис. 54а, б. *Monobrachiocrinus ficiformis granulatus* Wanner. Вид сзади и с оральной поверхности (на последней видна единственная радиальная табличка), × 3/4. Пермь о. Тимора. Рис. 55. *Tenagocrinus sulcatus* (Wanner). Задняя сторона с сохранившейся рукой в правом заднем радиусе и нишей от почти целиком выпавшей руки в левом заднем радиусе, × 4 1/2. Пермь о. Тимора. Рис. 56. *Lageniocrinus seminulum* de Koninck. Задняя поверхность кроны. Оральная табличка с гидропорой, × 2 1/2. Карбон Бельгии. *IB* — инфрабазальная табличка; *B* — базальная; *R* — радиальная; *Brr* — членики руки; *O* — оральная табличка; *an* — анус (Ubaghs, 1953).

опорой для подвижных рук. Их обычно пять, но иногда они совершенно отсутствуют (*Lageniocrinus* — рис. 56; *Acariaiocrinus* — табл. IX, фиг. 7—10; рис. 68; *Hemistreptacron*—табл. IX, фиг. 11—15; рис. 126) или рудиментарны в связи с полной атрофией или редукцией рук (*Embryocrinus* — рис. 53б; *Tenagocrinus* — рис. 55). Бывает, что сохраняется одна рука и соответствующая ей радиальная табличка (*Monobrachiocrinus* — табл. IX, фиг. 3—6; рис. 53а и 54а, б) или что развиваются три руки, а две атрофируются, и остаются лишь несколько редуцированные радиальные таблички (*Indocrinus* — табл. XIII, фиг. 16 и 17; рис. 69). Такие безрукие или малорукие морские лилии обнаружены в ископаемых рифах палеозоя и мезозоя.

Следующие книзу один или два венца табличек образуют базис (основание) чашечки. Они называются базальными табличками у моноциклических морских лилий и базальными (верхний венец) и инфрабазальными (нижний венец) — у дициклических. Нормально имеется по 5 табличек в каждом венце базиса; это характерно для предковых форм различных групп морских лилий. Число базальных табличек изменялось, во-первых, в зависимости от давления, возникающего в анальном интеррадиусе вследствие развития анальных табличек, и, во-вторых, в связи с утратой прикрепления к субстрату. Анальные таблички развивались в связи с присутствием анальной трубки, или мешка, с анальным отверстием на его вершине или сбоку (*Cyathocrinites* — рис. 57). Трубка оказывала давление вниз, на анальные таблички чашечки, через которые оно передавалось базису и служило причиной сращения в нем табличек, так что вместо 5 табличек их оказывалось 3 или 2. В случае же утраты прикрепления давление, исходившее от рук и их движений, на таблички базиса не осуществлялось из-за отсутствия точки опоры в субстрате, и иногда таблички нижних венцов срастались в одно целое (*Paragassizocrinus* — рис. 58; *Petschoracrinus*).

Для Cyathocrinitidae можно указать следующие ступени перехода от пятираздельного базиса к трехраздельному (рис. 59). У рода *Cyathocrinites* базис еще пятираздельный (рис. 59а), но у него уже заметно увеличение в размерах базальной таблички, расположенной под анальной; последняя в дальнейшем увеличивалась, особенно в поперечнике. Две увеличенные нижние стороны этой таблички у силурийского рода *Gissocrinus* (рис. 59б) сильно давили вниз, направо и налево, заставляя срастись попарно 4 BB (из пяти).

Кроме получающихся таким образом двух двойных табличек, оставалась одна малая, первичная, которая помещалась в переднем радиусе: на нем, как на наиболее удаленном от анального интеррадиуса, естественно, давление анального мешка не сказывалось. У девонского *Cadiacrinus* (рис. 59в) (относимого одними авторами к этому семейству, а другими к сем. Hypocrinidae) исчезает единственная анальная табличка, имевшаяся в чашечке его предполагаемых предков, но эволюция необратима, и две двойные таблички базиса сохраняются.

Среди пермских морских лилий преобладают представители подотряда Poteriocrinitina с уменьшенным, вследствие указанного срастания, числом табличек базиса и с 2—3 анальными табличками. Однако существовало и другое направление развития морских лилий, у которых число табличек базиса оста-

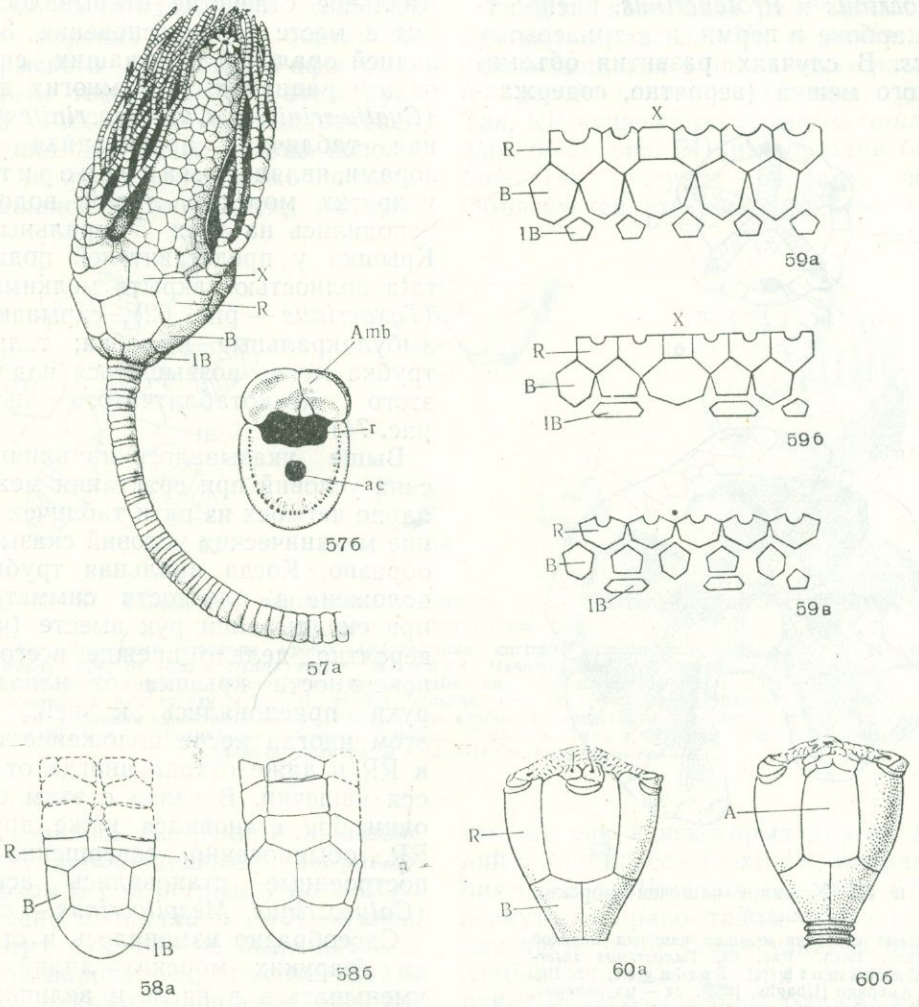
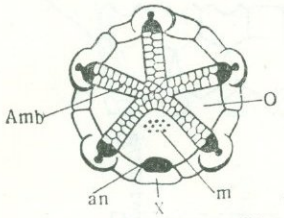


Рис. 57—60. Изменения в строении нижнего венца чашечки морских лилий.

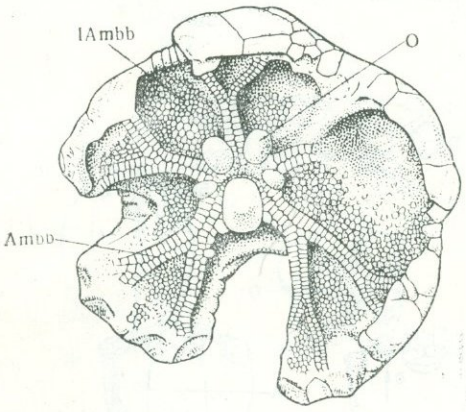
Рис. 57. *Cyathocrinites* Miller. *а* — крона с большим анальным мешком и с прилегающей частью стебля; *б* — членик руки с амбулакральными табличками со стороны поверхности сочленения, × 7. Силур — пермь (Cuénot, 1948). Рис. 58. *Paragassizocrinus tarri* (Strimple). Чашечка с нижними частями рук. *а* — вид с анальной стороны; *б* — вид с противоположной стороны (нижний венец базиса представлен одной табличкой). × 1. В. карбон С. Америки (Moore and Plummer, 1939). Рис. 59. Диаграммы строения чашечек родов семейства Cyathocrinitidae: *а* — *Cyathocrinites* Miller; *б* — *Gissocrinus* Angelin и Hypocrinidae: *в* — *Codiacrinus* Schultze (точкой над верхним краем отмечен интеррадиус, в котором на *а* и *б* помещается анальная табличка. Число инфрабазальных табличек уменьшилось до трех вследствие срастания четырех из пяти первоначальных (Яковлев, 1954). Рис. 60. *Dichocrinus* Münster. *а* — вид чашечки спереди; *б* — вид сзади. Карбон (Jaekel, 1918).

IB — инфрабазальная табличка; *B* — базальная; *R* — радиальная; *X* — анальная; *A* — анальная табличка Camerata; *ac* — осевой канал нервного ствола; *r* — амбулакральный желобок; *Amb* — амбулакральная табличка.

валось первичным, равным 5, анальные же таблички (у предков их было 2—3) атрофировались. В соответствии с этим анальный мешок у некоторых Poteriocrinitina либо отсутствовал, либо, если имелся, то был, вероятно, незначительной величины. Это относится к родам *Erisocrinus* и *Protencrinus,* распространенным в карбоне и перми, и к триасовому роду *Encrinus.* В случаях развития объемистого анального мешка (вероятно, содержав-



61



62

Рис. 61 и 62. Крышки чашечек морских лилий.

Рис. 61. Схема строения крышки чашечки морской лилии (Bather, 1900). Рис. 62. *Taxocrinus intermedius* Wachsmuth et Springer, × 1 1/3. Карбон С. Америки (Ubaghs, 1953). *m* — мадрепорит; *Ambb, Amb* — амбулакральные таблички; *IAmbb* — интерамбулакральные таблички; О — оральная табличка; *X* — анальная табличка; *an* — анус.

шего, кроме кишки, также другие органы), опиравшегося не столько на таблички анального интеррадиуса, сколько на нижние части рук, уменьшения числа табличек не происходило.

Существуют типы базиса с уменьшенным (до 2) числом табличек. Такой тип базиса характерен для рода *Dichocrinus* (рис. 60), у которого всего две ВВ. У этой морской лилии имелась одна большая анальная табличка, равная по величине радиальным, так что в венце RR было 6 одинаковых табличек; в этом случае базису из двух равных табличек соответствует шестигранная форма боков, причем наблюдается строгая двусторонняя симметрия.

В более простых случаях крышка содержит в промежутках между амбулакральными желобками 5 оральных табличек (рис. 61). Анальное отверстие открывалось у *Hybocrinus* в месте соприкосновения 3 табличек — задней оральной и лежащих справа и слева от нее радиальных. У многих древних форм (*Cyathocrinites, Cupressocrinites*) эта оральная табличка, пронизанная водоносными порами, являлась мадрепоритом (рис. 61); у других морских лилий водоносные поры находились на всех 5 оральных табличках. Крышка у представителей подкласса Camerata полностью закрыта мелкими табличками (*Taxocrinus* — рис. 62), скрывающими рот и амбулакральные желобки; только анальная трубка могла возвышаться над поверхностью этого мелкотаблитчатого покрова (см. рис. 74).

Выше указывалось на влияние механических условий при срастании между собой попарно четырех из пяти табличек базиса. Влияние механических условий сказывалось многообразно. Когда анальная трубка была расположена в плоскости симметрии чашечки, при складывании рук вместе (что животное, вероятно, делало прежде всего для защиты поверхности крышки от нападения врага), руки прислонялись к ней, занимая при этом иногда косое положение по отношению к RR и даже отходя иногда от вертикальной оси чашечки. В связи с этим соответственно один бок становился ниже другого бока, и RR, обыкновенно совершенно симметрично построенные, становились асимметричными (*Calycocrinus, Mespilocrinus* — рис. 63—67).

Своеобразно изменялось и строение чашечки безруких морских лилий. Руки могли уменьшаться в числе и величине и, наконец, у некоторых родов совершенно исчезли. При этом атрофировались радиальные таблички, поддерживавшие руки, и в результате исчезновения этих табличек каждая из оральных табличек оказывалась расположенной прямо над одной из базальных. С утратой радиальных табличек исчезало чередование их с оральными и базальными, соответствующее принципу кирпичной кладки. Так, например, образовался род *Lageniocrinus* (см. рис. 56), плохо приспособленный к существованию. Он вымер, не дав начала новой филогенетической ветви. В то же время у родов *Hemistreptacron* и *Acariaiocrinus* (рис. 68) и при отсутствии RR восстановилось чередование базальных табличек; у первого —

поворотом венца оральных табличек по отношению к базальным на 12°, у второго — на еще больший угол.

Влияние механических условий сказывалось также и в образовании вдавленности внутрь основания чашечки.

Строение и число радиальных табличек варьировало у морских лилий, обитавших на рифах пермского возраста. Рифы омывались береговым течением, при этом руки морских лилий оказывались в неодинаковом к нему отношении. Наиболее сильно использовалась рука, направленная прямо по течению и находившаяся в переднем радиусе. Меньше использовались две руки, ближайшие к этому радиусу и обращенные к направлению течения боком и под острым углом. Вода в меньшей степени попадала в амбулакральные желобки этих рук: они не были активны и поэтому атрофировались, так же как и сочленовные с руками площадки на RR (радиальные фасетки). Две руки, ближайшие к заднему интеррадиусу, направленные к нему под острым углом, приходились под тупым углом к направлению течения: вода могла попадать в эти руки и поэтому они сохранялись (*Indocrinus* — см. рис. 69 и 134). Таким путем пятирукая морская лилия превратилась в форму с тремя руками. Иногда же, при малой величине перистома и сближенности мест причленения рук к чашечке, оставалась лишь одна рука переднего радиуса, как единственная полностью располагавшаяся в направлении течения (*Monobrachiocrinus* — см. рис. 53а и 54). Наконец, атрофировалась и эта рука, потому что она недостаточно снабжала морскую лилию пищей, и получалась безрукая морская лилия (*Hemistreptacron, Embryocrinus*—см. рис. 53б). У этих морских лилий питание происходило непосредственно через рот при откидывании оральных табличек, когда рот становился открытым.

Бывают изменения радиальных табличек и другого характера. Их обычная симметрия, сказывающаяся в одинаковых размерах левой и правой половин таблички, утрачивалась. Так, RR чашечки рода *Calycocrinus* (табл. XIV, фиг. 5—9; рис. 64) имеют один более низкий бок (на рисунке справа), чем другой. Объясняется это тем, что руки *Calycocrinus*, так же как и некоторых других морских лилий из подкласса Flexibilia, например *Loxocrinus* и *Prophyllocrinus* (см. рис. 67), были повернуты направо таким образом, что конечная часть руки, более узкая и поэтому более слабая, упиралась при сложенных вместе руках в относительно ближе к основанию лежащую широкую часть соседней справа руки. Это происходило потому, что при коротких и широких руках они не могли быть сложены таким образом, чтобы их вершины соприкасались по вертикальной оси, проходящей через центр чашечки. Руки подходили верхней частью своего правого бока под левый бок соседних рук. Поэтому верхняя часть правого бока стеснялась в развитии, и усилие, заставлявшее правый бок помещаться таким образом, давило на правый бок радиальной таблички и также стесняло его в развитии.

Итак, радиальные таблички изменялись вследствие изменений в строении рук и оказываемом ими давлении на таблички, тогда как инфрабазальные срастались или атрофирова-

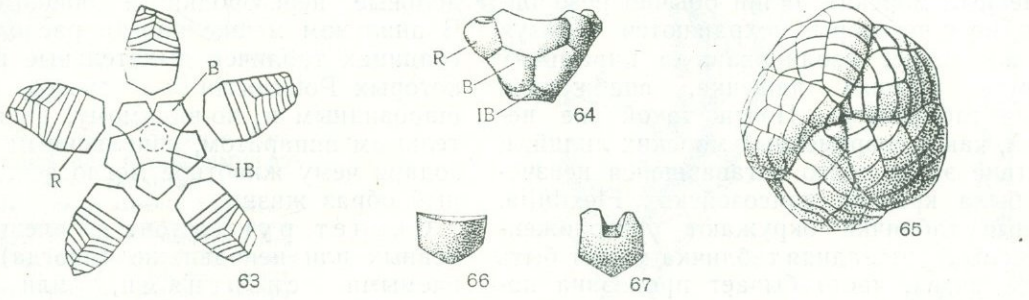


Рис. 63—67. Изменения радиальных табличек представителей подкласса Flexibilia в связи с поворотом рук.

Рис. 63. Диаграмма строения кроны *Calycocrinus curvatus subturbinatus* Wanner. Пермь о. Тимора. Рис. 64. *Calycocrinus major* Wanner. Чашечка без рук; правые бока *RR* ниже, чем левые. Уменьш. Пермь о. Тимора. Рис. 65. *Mespilocrinus forbesianus* de Koninck et Le Hon. Вид сомкнутых рук сверху. × 2¾. Н. карбон Бельгии. Рис. 66. Радиальная табличка *Moscovicrinus* Jaekel с боками одинаковой высоты. Уменьш. Ср. карбон Подмосковного бассейна. Рис. 67. *Prophyllocrinus* Wanner. Радиальная табличка. Уменьш. Пермь о. Тимора (Яковлев, 1956). *IB* — инфрабазальная табличка; *B* — базальная; *R* — радиальная.

лись из-за отсутствия стебля, на который передавалось их давление. Базальные таблички, занимавшие промежуточное положение, не испытывали воздействия рук и присутствия или отсутствия стебля и являлись неизменными.

Крышка большинства современных морских лилий (коматулид) или целиком состоит из мягкой ткани или бывает снабжена известковыми зернышками и даже известковыми пластинками, способными иногда образовывать сплошной твердый покров. На ранних стадиях развития крышка у них состоит из 5 первичных интеррадиальных оральных табличек.

В процессе онтогенеза оральные таблички современных морских лилий обычно резорбируются, но у некоторых сохраняются, образуя более или менее изолированную пирамидку в центре крышки чашечки, снабженной мелкими табличками. Почти такой же непрочной, как у современных морских лилий, и вследствие этого долго остававшейся неизвестной была крышка палеозойских Flexibilia. Оральные таблички окружают расположенный в центре рот; задняя табличка может быть больше других, часто бывает пронизана порами и выполняет функцию мадрепорита, через который вода проникает внутрь чашечки.

У ряда представителей подкласса Inadunata (*Haplocrinites* — рис. 70) 5 оральных табличек занимают всю поверхность крышки или бóльшую ее часть. Но крышка Inadunata не всегда имеет такое простое устройство. Обыкновенно в ее состав входят маленькие таблички, покрывающие рот и ближайшие к нему части амбулакральных желобков.

У Camerata амбулакральные желобки заключены в замкнутые трубки, отделенные от наружного сводчатого покрова (рис. 71). Крышка со ртом и амбулакральными желобками бывает закрыта панцирем из новообразующихся табличек (Camerata — табл. XIV, фиг. 12б; рис. 71).

Кишка морских лилий опускается от ротового отверстия к основанию чашечки, но, не дойдя до него, поворачивает по направлению часовой стрелки и затем поднимается к анальному отверстию. Это видно на рис. 72, где у *Hexacrinites* на месте кишки осталось незаполненное породой пространство. Этому ходу кишки приблизительно соответствует ее горизонтальная проекция на рис. 73. Свернутость кишки, расширенной поперечно, хорошо видна на рис. 71, изображающем взломанную с одного бока чашечку *Cactocrinus* (подкласс Camerata); кишка здесь сохранилась благодаря присутствию в ее стенке известковых спикул.

Анальное отверстие у современных морских лилий обыкновенно открывается на вершине выступа крышки чашечки, голого или укрепленного табличками; он помещается на крышке в заднем интеррадиусе. У палеозойских морских лилий имелась анальная трубка или мешок*, иногда настолько длинный, что его вершина возвышалась над сомкнутыми руками (рис. 74). Высокий анальный мешок представляет явление прогрессивное, так как он предотвращает загрязнение экскрементами тока воды, поступающей в рот.

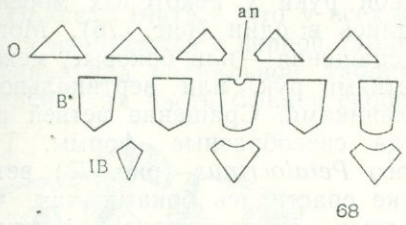
У различных морских лилий мешок построен по-разному: в нем могли иметься продольные перегородки и боковые выросты. В анальном мешке иногда располагались на границах табличек дыхательные поры. У некоторых Poteriocrinitina мешок становился шаровидным и, по-видимому, являлся плавательным аппаратом, наполненным газом, благодаря чему животное могло вести планктонный образ жизни.

Скелет рук состоит из члеников, соединенных или неподвижно (иногда) так называемыми сизигиями, или подвижно (рис. 75) довольно сложным сочленением. У ныне живущего *Antedon* соседние членики соединены парой больших вентральных мускулов, служащих для склонения рук к продольной оси чашечки. Кроме того, имеется сильная дорзальная связка; она действует противоположно мускулам, разводя руки. Сизигии перпендикулярны к длинной оси рук, тогда как сочленения расположены косо; соприкасающиеся сизигиальные поверхности двух члеников покрыты идущими радиально от центра бороздками, заполненными тканью, имеющей характер связки. У Pentacrinidae поверхности соприкосновения члеников гладкие, что облегчает излом руки в случае автотомии (отламывание части руки при нападении хищника). Из двух члеников сизигии более удаленный от крышки — эпизигальный — несет на себе пиннулу; гипозигальный никогда ее не имеет.

Первоначально руки морских лилий были простыми — с члениками, расположенными в один ряд. В дальнейшей эволюции членики постепенно сдвигались, располагаясь в два ряда, следствием чего явилось удвоенное число пиннул. Увеличение числа пиннул

---

* Различие между этими двумя терминами условное. Предполагается, что в анальной трубке заключена только кишка, а в анальном мешке также часть других внутренних органов, что трудно проверить на ископаемом материале. Термин «анальный мешок» чаще применяется к Inadunata, а «анальная трубка» — к Camerata и Articulata.



68

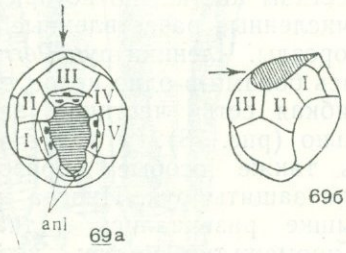
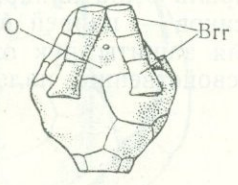
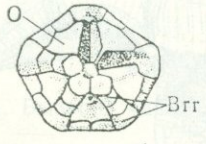


Рис. 68 и 69. Морские лилии с атрофировавшимися или измененными радиальными табличами.

Ри . 68. Схема строения чашечки *Acariaiocrinus caryophylloides* (Yakovlev). Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956). Рис. 69. *Indocrinus(?) piszovi* Yakovlev. *а* — вид чашечки сверху; *б* — вид сбоку. Перистомальное поле заштриховано. Стрелками показано направление течения, × 2½. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956). *IB* — инфрабазальная табличка; *B* — базальная; *O* — оральная; *an* — анус; I, III, V — радиальные таблички (RR) с сочленовными фасетками для рук; II, IV — RR без сочленовных фасеток; *anl* — анальный лоток.



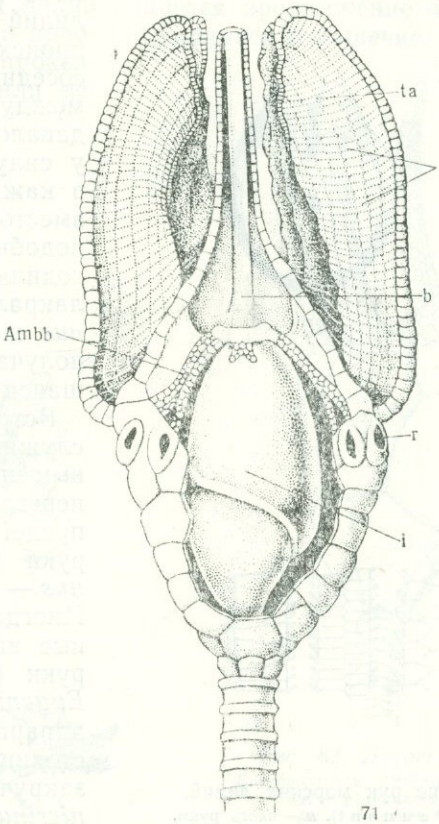
а



б

Рис. 70. *Haplocrinites mespiliformis* (Goldfuss).

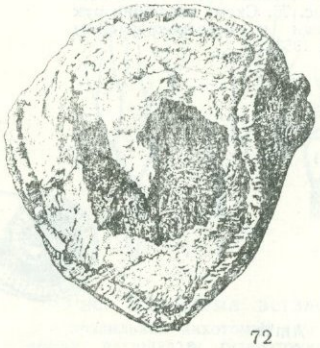
а — вид чашечки сбоку (со стороны заднего интеррадиуса); *б* — оральное поле сверху (с сохранившимися нижними частями трех рук). *O* — оральная табличка; *Brr* — брахиальные таблички. Увел. Девон Германии (Ubaghs, 1953).



71

73

74



72

Рис. 71—74. Кишка и анальная трубка морских лилий.

Рис. 71. *Cactocrinus* Wachsmuth et Springer. Строение кроны (частично реставрированной) со вскрытой полостью чашечки; *ta* — анальная трубка; *b* — ротовое отверстие; *r* — амбулакральный желобок на месте удаленных рук; *Brr* — руки с пиннулами; *i* — спирально свернутая, поперечно раздутая кишка; *Ambb* — амбулакральные таблички, покрывающие амбулакральные желобки, расположенные под крышей чашечки. Карбон (Cuénot, 1948). Рис. 72. *Hexacrinites pateraeformis* Schultze. Полость, образовавшаяся на месте кишки в чашечке, × ⅔. Девон Германии (Yakovlev, 1930). Рис. 73. Кишка и амбулакры морской лилии (Ubaghs, 1953). Рис. 74. *Uperocrinus longirostris* (Hall). Крона, × ⅔. *ta* — анальная трубка. Карбон С. Америки (Ubaghs, 1953).

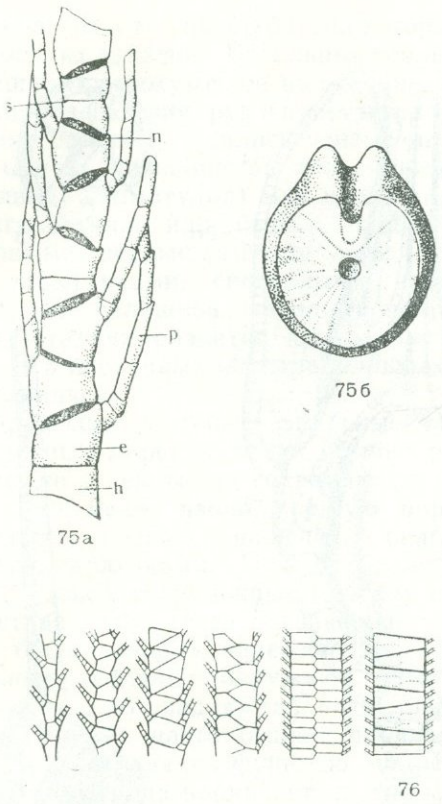


Рис. 75 и 76. Строение рук морских лилий.

Рис. 75. *Antedon bifida* (P e n n a n t). *а* — часть руки, показывающая сизигии (*s*), подвижные сочленения (*n*) между члениками рук и пиннулы (*p*), расположенные на эпизигальных сегментах (*e*); *h* — гипозигальный сегмент; *б* — сизигиальная поверхность членика руки. Увел. Современный (Cuénot, 1948). Рис. 76. Схема эволюции рук от однорядных к двурядным и псевдооднорядным (Ubaghs, 1953).

представляет значительное удобство для сбора пищи. Каждые два лежащие рядом членика двурядной руки у некоторых морских лилий срастались в один (рис. 76). Могли происходить сращения — или боковые, между соседними ветвями рук, или вертикально — между их члениками. Сращение ветвей рук давало иногда своеобразные формы. Так, у силурийского *Petalocrinus* (рис. 77) ветви в каждой руке срастались боками так, что вместо свободных рук получались пластины, подобные лепесткам цветка, по которым проходили многочисленные разветвленные амбулакральные борозды. Членики рук *Pernerocrinus* соединялись боками в одно целое, так что получалась гибкая сеть, частично завивавшаяся спирально (рис. 78).

Встречались также особые образования, служившие для защиты рук. Иногда на возвышенной крышке развивались радиальные перегородки, промежутки между которыми представляли ниши, в которых помещались руки (*Eucalyptocrinites* — рис. 79; *Timorocrinus* — рис. 80, *Tenagocrinus* — рис. 55). Иногда чашечка имела своеобразные поперечные выросты, между которыми помещались руки (*Calliocrinus, Dorycrinus, Pterotocrinus, Eugeniacrinites* — рис. 81). Чашечка и ручной аппарат могут быть целиком закрыты в состоянии покоя поперечно расширенным и закручивающимся вокруг них стеблем (*Ammonicrinus* — рис. 107). Иногда получавшаяся таким образом спираль была прикрыта с боков посредством усиков — циррей (рис. 105). Приспособления для защиты рук от воздействия волн были свойственны палеозойским

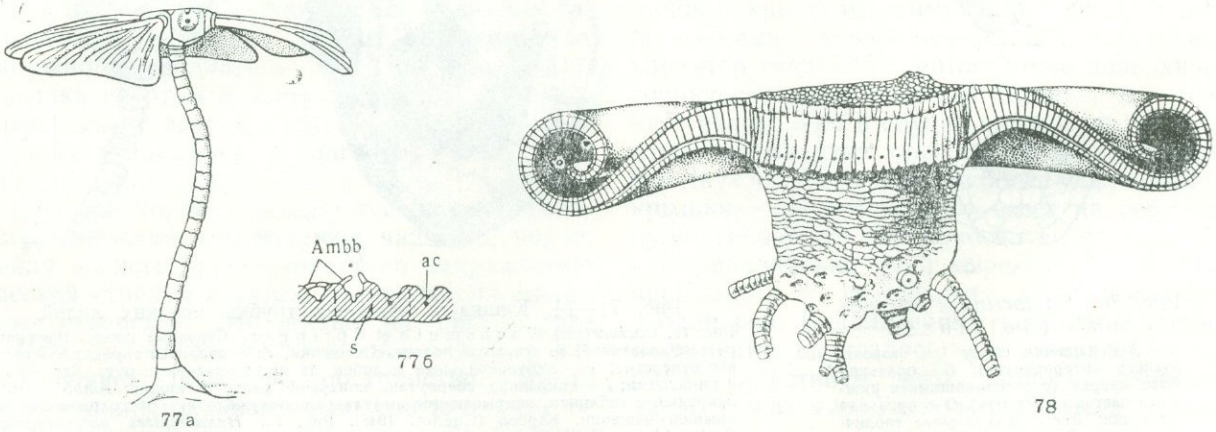
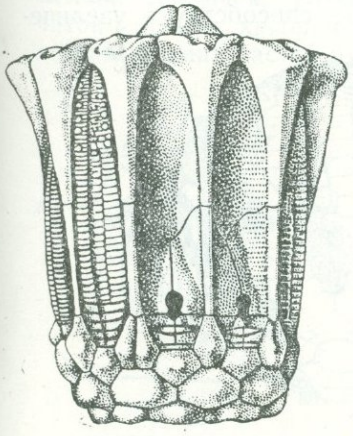


Рис. 77 и 78. Морские лилии со своеобразными формами сращения ветвей рук.

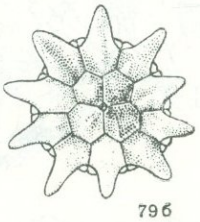
Рис. 77. *Petalocrinus* W e l l e r et D a v i d s o n. *а* — реконструкция *Petalocrinus mirabilis* W e l l e r et D a v i d s o n (одна рука удалена, чтобы показать дорзальную часть чашечки), × 1½; *б* — поперечный разрез части руки, показывающий следы первоначальных швов между члениками (*s*), амбулакральные таблички (*Ambb*), закрытые и открытые, и разные стадии обособления осевого канала (*ac*). × 4. Силур С. Америки (Bather, 1900). Рис. 78. *Pernerocrinus paradoxus* B o u s k a. Реконструкция. Руки, разрезанные по длине, удалены спереди; на крышке различимы анальный бугорок, осевые нервные каналы рук (точечного сечения) и амбулакральные таблички, покрывающие их с оральной стороны, × ¼. Девон Богемии (Ubaghs, 1953).

морским лилиям, обитавшим в мелководье на рифах.

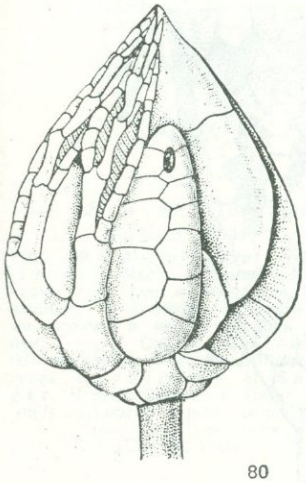
Принято считать, что у всех морских лилий руки начинаются с первой таблички, расположенной над радиальной табличкой; проксимальная их часть бывает свободной или неподвижной (включена в чашечку). Радиальные таблички дают опору для основания рук. Радиальные и брахиальные таблички появляются в последней стадии личиночной жизни морской лилии. Каждый членик рук имеет округленную наружную, или дорзальную, поверхность и снабженную желобком, проводящим пищу, внутреннюю, или вентральную, поверхность. В желобках рук помещается продолжение полостей и органов, находящихся в чашечке.



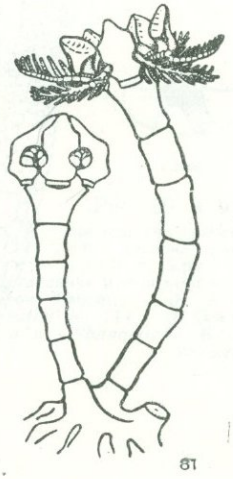
79а



79б



80



81

Рис. 79—81. Выросты чашечки, служащие для защиты рук.

Рис. 79. *Eucalyptocrinites rosaceus* Goldfuss. *а* — вид кроны сбоку (две руки удалены и видны ниши, в которых они помещались); *б* — вид сверху, с анальным отверстием в центре. Уменьш. Девон Германии (Ubaghs, 1953). Рис. 80. *Timorechinus mirabilis* Wanner. Крона. Увел. Пермь о. Тимора (Cuénot, 1948). Рис. 81. *Eugeniacrinites caryophyllatus* (Schlotheim). Реконструкция, × 1/2. Юра Европы (Ubaghs, 1953).

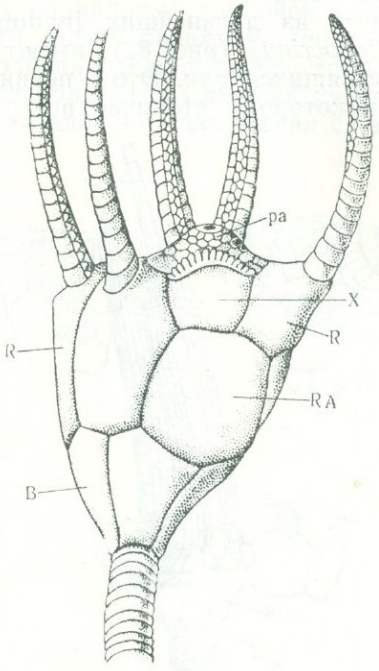


Рис. 82. *Hybocrinus* Billings.
B — базальная табличка; *R* — радиальная; *RA* — радианальная; *X* — анальная; *pa* — анальная пирамидка. Увел. Ордовик С. Америки (Cuénot, 1948).

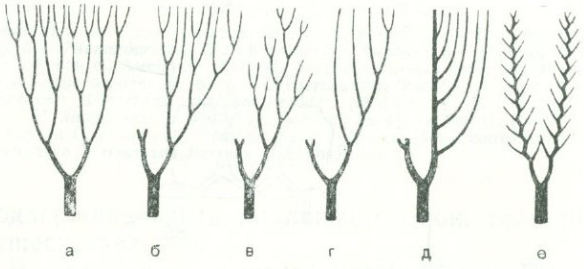


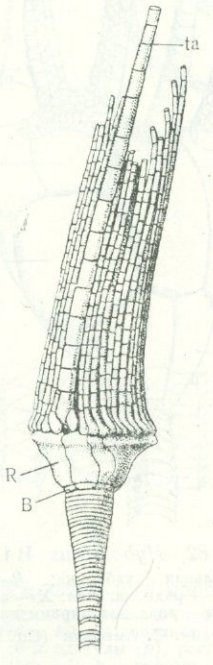
Рис. 83. Схема ветвления рук морских лилий:
а — правильная дихотомия (изотомия); *б* — менее правильная дихотомия, ведущая к гетеротомии; *в* — билатеральная гетеротомия; *г* — эндотомическая гетеротомия; *д* — экзотомическая гетеротомия; *е* — голотомия (руки с пиннулами) (Ubaghs, 1953).

У Camerata, Flexibilia, древнейших Inadunata и у большинства непосредственных потомков последних в желобке брюшной поверхности обычно имелся нервный ствол. Это расположение удержалось у большинства морских лилий до позднего палеозоя, и следы его находят в онтогенезе современного *Antedon bifida*. Однако, мало-помалу, в различных филогенетических рядах и в различные эпохи, начиная с ордовика, нервный

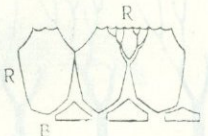
ствол углубляется в скелетную ткань руки (рис. 57б и 75б) и отделяется от желобка. Это характерно для многочисленных Inadunata позднего палеозоя и для морских лилий последующих эпох.

Некоторые из древнейших Inadunata, например *Hybocrinus* (рис. 82), имеют 5 простых неветвящихся рук. Это — первичное состояние, к которому вторично возвращаются некоторые позднейшие морские лилии. Но у всех Camerata, у всех Flexibilia, за исключением некоторых пермских форм, у большинства Inadunata и Articulata руки делятся, по крайней мере, на две части. Табличка рук, несущая эти две ветви, имеет в месте соприкосновения с ними две сочленовные площадки и называется плечевой, или аксиллярной табличкой (табл. XI, фиг. 7 и 8; рис. 63). Способы ветвления рук морских лилий показаны на рис. 83.

Помимо разветвления, может возрастать число рук, что также способствует увеличению их питающей поверхности. Оно происходит двояко: или на каждой радиальной табличке находится несколько рук — у *Catillocrinus* (рис. 84) до 31 на одной большой табличке, или в радиальном венце появляются



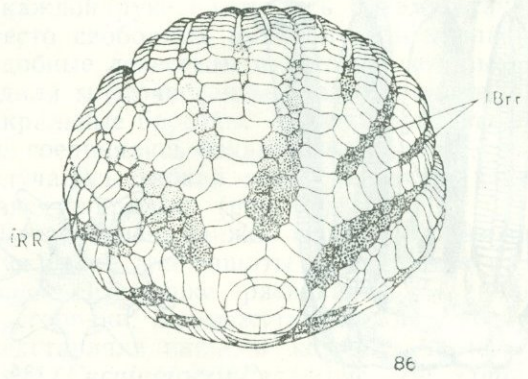
84



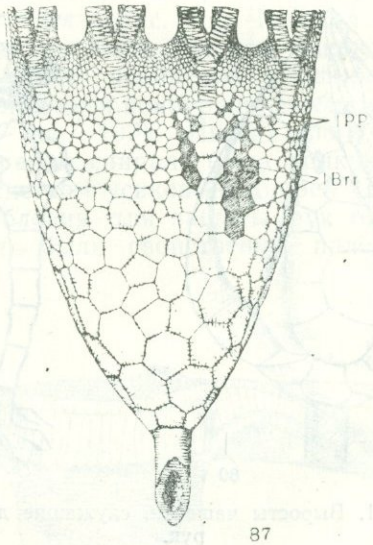
85

Рис. 84 и 85. Морские лилии с увеличенным число рук и радиальных табличек.

Рис. 84. *Catillocrinus bradleyi* Meek et Worthen. Крона со стеблем, Н. карбон (Cuénot, 1948). Рис. 85. *Jaekelicrinus* Yakovlev. Схема строения чашечки (видны маленькие добавочные радиальные таблички для добавочных рук), × 1½. *B* — базальная табличка; *R* — радиальная; *ta* — анальная трубка. В. девон Башкирии (Яковлев, 1947).



86



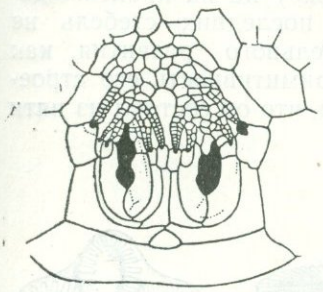
87

Рис. 86 и 87. Расширение чашечки за счет вхождения в ее состав нижних частей рук и пиннул.

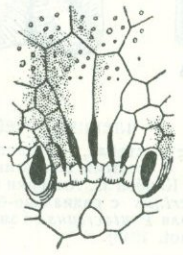
Рис. 86. *Forbesiocrinus pyriformis* Miller et Gurley. Крона с многочисленными интеррадиальными (*IRR*) и интербрахиальными (*IBrr*) табличками, × ⅔. Н. карбон С. Америки (Ubaghs, 1953). Рис. 87. *Scyphocrinites elegans* Zenker. *IBrr* — интербрахиальные таблички; *IPP* — интерпиннулярные. Уменьш. Силур — н. девон Европы, Азии, Америки, С. Африки (Ubaghs, 1953).

добавочные маленькие клиновидные, суживающиеся книзу таблички, несущие руки, как это наблюдается у Pisocrinidae (*Jaekelicrinus* — рис. 85).

Расширение чашечки происходит путем добавления к первичным оральным табличкам мелких табличек, возникающих в перепончатой основе крышки, и введением в ее состав нижних частей рук. Это особенно часто



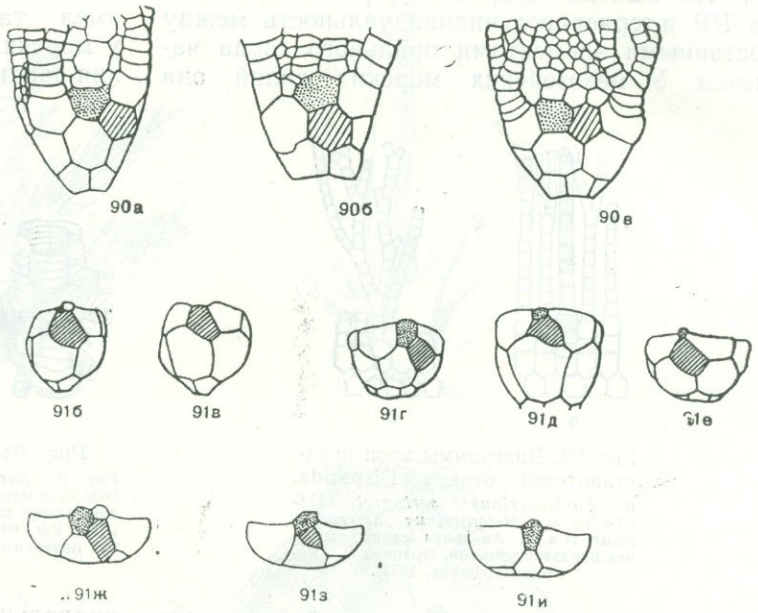
88



89

Рис. 88 и 89. Дыхательные поры и щели.

Рис. 88. *Marsupiocrinus inflatus* (Troost). Часть чашечки с основаниями двух рук и пиннулами, включенными в чашечку, с дыхательными порами в ней у концов пиннул. × 1¹²/₁₅. Силур С. Америки (Ubaghs, 1953). Рис. 89. *Dolatocrinus lyoni* Wachsmuth et Springer. Часть чашечки с дыхательными(?) щелями между основаниями рук. Увел. Ср. девон (Cuénot, 1948).



90а 90б 90в

91а 91б 91в 91г 91д 91е

..91ж 91з 91и

Рис. 90 и 91. Изменения в строении анальных табличек.

Рис. 90. Перемещение радианальной таблички из-под радиальной влево и вверх. *а — Cupulocrinus* d'Orbigny (ордовик Канады); *б — Thenarocrinus* Bather (силур Англии); *в — Parisocrinus* Wachsmuth et Springer (карбон С. Америки). Рис. 91. Индивидуальные вариации анальных табличек и вариации в пределах одного рода: *а, б, в — Ureocrinus bockschii* (Geinitz); карбон Европы; *г, д, е — Ulocrinus* [*Ulocrinus sangamonensis* (Meek et Worthen), *U. buttsi* Miller et Gurley, *U. kansassensis* Miller et Gurley]; карбон С. Америки; *ж, з, и — Phanocrinus* Kirk; карбон С. Америки. Радианальная табличка (RA) заштрихована, анальная табличка X показана точками (Ubaghs, 1953).

бывает у Camerata и у некоторых Flexibilia. На рис. 86 видны интеррадиальные и интербрахиальные таблички в чашечке рода *Forbesiocrinus* из Flexibilia.

Нижние части рук входят в состав чашечки таким образом, что иногда в ней бывают размещены также пиннулы (*Scyphocrinites* — рис. 87). Иногда со включенными в чашечку пиннулами связаны дыхательные поры (*Marsupiocrinites* — рис. 88). Возможно, что дыхательными являлись также щели, находившиеся, например, между основаниями рук у *Dolatocrinus* (рис. 89).

Анальный интеррадиус большинства ископаемых морских лилий отличался присутствием особых табличек, называемых анальными. Кроме того, область заднего интеррадиуса чашечки могла отличаться еще увеличением или асимметричным развитием задних боковых радиальных табличек, а также увеличением задней базальной таблички. Анальные таблички расширяли пространство, в котором располагался конечный участок кишки, и они находились в соединении с табличками, поддерживавшими анальный мешок, если он существовал.

В дорзальной чашечке Inadunata и Flexibilia обыкновенно имеются две анальные таблички: радианальная — RA и лежащая обычно левее и выше — анальная X (рис. 90). Кроме них, могут быть и другие анальные таблички. Радианальная табличка представляет, несомненно, первичный радиальный элемент, а именно — нижнюю половину правой задней радиальной таблички. Это доказывает ее филогенез, различные фазы которого развивались параллельно и следовали в том же порядке у Inadunata и Flexibilia.

Положение RA под правой задней радиальной табличкой (рис. 90а) свидетельствует об ее отчленении от последней. В филогенетическом развитии морских лилий RA выходит

из-под вышеуказанной радиальной влево и помещается скорее под анальной табличкой X, чем под радианальной (рис. 90б). Затем она иногда перемещается кверху, становясь рядом с анальной табличкой X (рис. 90в) и принимая, в равной степени с последней, участие в поддерживании анального мешка. В этом положении RA оказывается даже устойчивее анальной таблички X, которая может исчезнуть. RA может перемещаться вверх настолько, что выходит за пределы верхнего края венца RR и теряет свою индивидуальность между составными элементами орального свода чашечки. У мезозойских морских лилий она

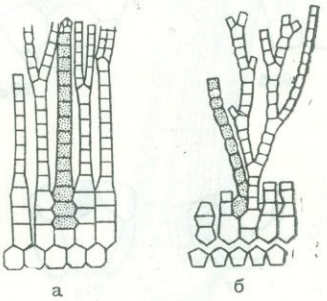


Рис. 92. Диаграммы крон представителей отряда Disparida. *а — Eustenocrinus springeri* Ulrich; *б — Heterocrinus heterodactylus* Hall. Анальная серия табличек показана точками. Ордовик С. Америки (Ubaghs, 1953).

утрачивается в связи с редукцией анального мешка.

Анальные таблички иногда сильно варьируют в количестве, форме и расположении даже в пределах одного рода и иногда индивидуально (рис. 91).

У представителей отряда Disparida (моноциклических Inadunata) RA отсутствует. Анальная табличка X никогда не участвует в расширении дорзальной чашечки, располагаясь над циклом радиальных табличек и занимая радиальное или интеррадиальное положение (рис. 92). Другая характерная особенность многих Disparida — это присутствие неравных по величине и часто сложных радиальных табличек, состоящих из двух частей — нижней и верхней.

В заднем интеррадиусе у Camerata находятся таблички, не гомологичные табличкам RA и X Inadunata и Flexibilia. Особенно характерна нижняя из них (A), часто отличающаяся своими более крупными размерами (см. рис. 60б).

Отметим образование сочленения между некоторыми базальными и радиальными табличками у представителей семейства Calceocrinidae (*Halysiocrinus* — рис. 100). Это случай исключительный, но характерный для способности морских лилий образовывать сочленения всюду, где они требуются вследствие механической надобности.

Стебель криноидей образует колонну, состоящую из расположенных один над другим члеников. Особенности строения стебля у древнейших палеозойских морских лилий указывают (предположительно) на их происхождение от цистоидей. У последних стебель не имел такого значительного развития, как у морских лилий, и примитивность его строения заключалась в том, что он состоял из пяти

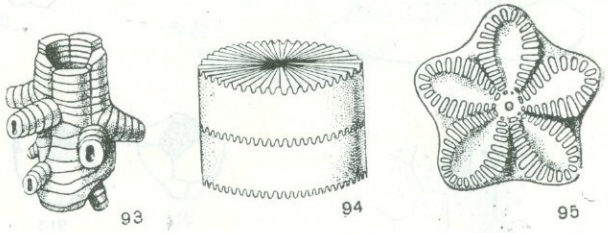


Рис. 93—95. Корневая часть и членики стебля.
Рис. 93. *Barycrinus* sp. Корневая часть стебля, имеющая очень большую центральную полость и цирри с осевыми каналами, расположенными между пентамерами стебля. Карбон С. Америки (Ubaghs, 1953). Рис. 94. Членики стебля *Millericrinus* с радиально-бороздчатой поверхностью. Рис. 95. Членики стебля *Pentacrinus* со звездчатой поверхностью (Cuénot, 1948).

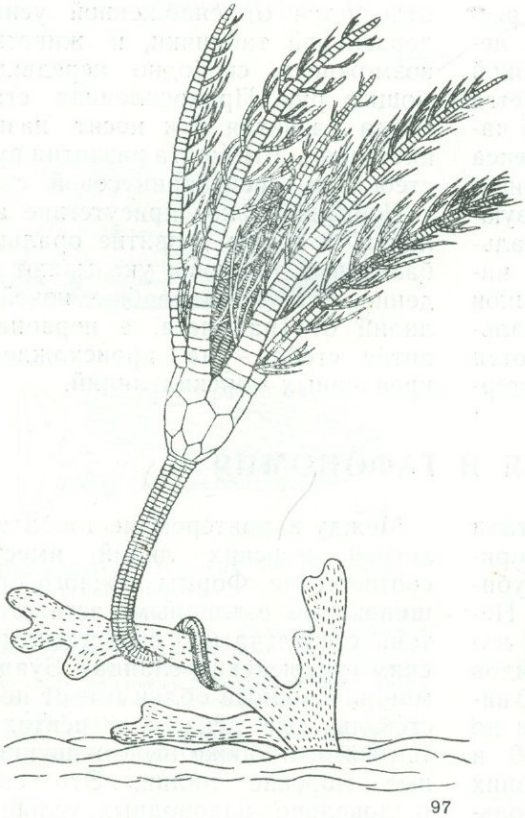
продольных рядов табличек, чередовавшихся в смежных рядах.

В дальнейшем развитии у морских лилий эти таблички стебля образовали ряды, разделенные продольными швами (рис. 93). Наконец, членики пентамер срастались и образовывали кольцевые членики, содержавшие внутри большой канал, занимающий у некоторых морских лилий бóльшую часть поперечного сечения членика. Сочленовная поверхность члеников имеет различное строение: радиально-бороздчатое, звездчатое (рис. 94 и 95) и т. д. По упомянутым пяти продольным швам стебля, если они сохранялись, или по их былому местонахождению, если швы сгладились при образовании кольцевых члеников, обычно располагались цирри (усики), также состоящие из кольцевых члеников.

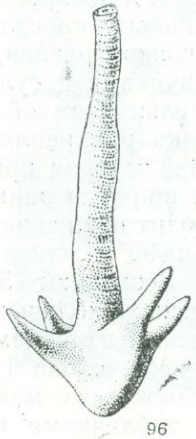
Все членики стебля редко бывают одинаковы. Некоторые более высокие и имеют больший диаметр, выступая на поверхности стебля. Это узловые членики, часто несущие цирри; между ними располагаются межузловые. Узловые членики являлись первыми по времени образования, а межузловые возникают между

ними потом — таким образом, что в проксимальной части стебля образовывалось больше узловых члеников, тогда как в дистальной части преобладали межузловые. Иногда у форм мезозойских и ныне живущих проксимальный членик стебля является первым из образовавшихся, и он остается прикрепленным к чашечке.

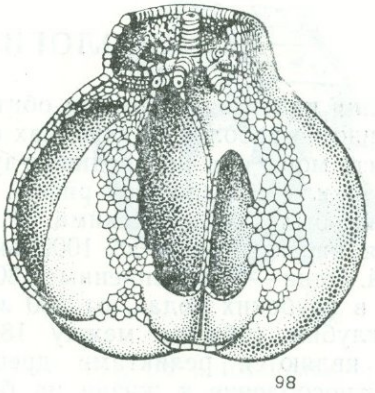
к концу стебель обвивал водоросли, полипняки и т. д. (*Eifelocrinus* — рис. 97). Корень силурийского *Scyphocrinites (Camarocrinus)* обыкновенно имел значительное сфероидальное вздутие, с внутренними перегородками, разделяющими его на камеры. Камеры были, вероятно, наполнены газом, который выделяло животное, так что корень служил плавательным аппаратом при планктонном образе жизни (табл. XVI, фиг. 3; рис. 98 и 108).



97



96



98

Рис. 96—98. Корневые части стеблей некоторых морских лилий.

Рис. 96. *Ancyrocrinus bulbosus* Hall. Якоревидная корневая часть стебля, × 1 1/3. Девон С. Америки (Cuénot, 1948). Рис. 97. *Eifelocrinus böhmi* (Wanner) со стеблем, навитым на колонию мшанки. Реконструкция. Девон Германии (Cuénot, 1948). Рис. 98. *Scyphocrinites*. Корневая часть стебля со вскрытыми тремя газоносными камерами и воротником над ними. Уменьш. (Ubaghs, 1953).

На дистальном конце стебель прикрепляется к морскому дну разветвленными корневидными образованиями или дисковидной табличкой (*Calamocrinus* — рис. 51). Девонская морская лилия *Ancyrocrinus bulbosus* Hall (рис. 96) имела стебель, оканчивавшийся четырехлопастным образованием, что было связано с относительно подвижным прикреплением, либо с зацеплением за твердый субстрат, или с заякориванием в илу. У других морских лилий длинный, утончающийся

Цирри (усики) появились у морских лилий на нижнем конце стебля в раннем палеозое как придатки для прикрепления. Они могут быть очень длинными, располагаться без порядка, иногда разветвляться. В центре усика проходит канал, содержащий нерв, который отходит от нервного ствола стебля. В процессе эволюции цирри появлялись на стебле все выше; они становились более короткими,

более подвижными и часто располагались мутовками, содержащими 2, 3 или 5 усиков, находящихся на узловых члениках стебля.

Последний этап в развитии усиков наблюдается у свободных коматулид, лишенных стебля: усики у них сосредоточиваются в большом количестве на центродорзальной табличке основания чашечки.

Онтогенез. Наиболее хорошо известен онтогенез рода *Antedon*. Яйца проходят первые стадии развития в яйцевых капсулах пиннул. Из яйца выходит бочонкообразная, лишенная рта, личинка с 5 венчиками и султаном ресничек и с прикрепительной ямкой. Через некоторое время личинка прикрепляется узкой передней частью тела, которая превращается в стебель, тогда как широкая задняя — в чашечку. Затем происходит вращение комплекса внутренних органов на 90° и полная переориентировка животного. Возникают 5 образующих пирамидку оральных табличек, 5 базальных табличек, между ними и стеблем, 3—5 инфрабазальных табличек и около 11 члеников стебля. Затем в промежутках между оральными и базальными табличками появляются 5 радиальных табличек и одновременно интеррадиальная анальная табличка. Количество члеников стебля увеличивается, и самый верхний из них срастается с инфрабазальными табличками, образуя центродорзальную табличку. На каждой радиальной табличке вырастают брахиальные членики, представляющие собой проксимальные части развивающихся пяти разветвленных надвое рук. Оральные и анальная таблички редуцируются. Почти полностью исчезают также базальные таблички и остается только их рудимент в виде маленькой розетки. Наконец, стебель отделяется от снабженной усиками центродорзальной таблички, и животное получает возможность свободно передвигаться с помощью рук. Прикрепленная стадия до момента развития рук носит название стадии цистоидеи, с момента развития рук и до утраты стебелька — пентакринусовой стадии.

Первоначальное присутствие анальной таблички, а также развитие оральных и инфрабазальных табличек указывают на происхождение *Antedon* и вообще новейших морских лилий от Inadunata, а первоначальное развитие стебля — на происхождение от прикрепленных морских лилий.

ЭКОЛОГИЯ И ТАФОНОМИЯ

Морские лилии палеозоя и мезозоя обитали преимущественно на небольших глубинах прибрежной полосы моря или на средних глубинах; часто они жили под защитой рифов. Некоторые формы были пелагическими. В настоящее время насчитывается до 1000 видов морских лилий. Одни — прикрепленные (80 видов) — живут в глубоких водах, от 100 *м* до наибольших глубин (обычно между 180 и 1000 *м*); они являются реликтами древних форм. Их приспособление к жизни на больвсегда встречаются представители только в мезозое и третичном периоде. Другие современные виды (коматулиды) — не прикрепленные, и многие из них являются мелководными. Как и современные морские лилии, они в прошлые времена жили большими сообществами ввиду слабой способности их личинок перемещаться. Наблюдаются «луга», где всегда встречаются представители только одного рода и вида прикрепленных морских лилий: *Rhizocrinus* — в области Антильских островов, *Annacrinus* — около Рошфора (Франция), *Bothriocrinus* — в Тихом океане. Свободноподвижные морские лилии также встречаются скоплениями. В одном улове драгой было поднято со дна моря 10 000 экземпляров *Antedon*.

Между характером местообитания и морфологией морских лилий имеется большое соответствие. Формы нежного строения, часто шиповатые, с длинными ветвистыми руками и тонкостебельчатые, свойственны нижнедевонским гунсрюкским сланцам Бунденбаха в Германии. Сходный облик имеют нежные длинностебельчатые лейасовые пентакриниды Вюртемберга, а также ныне живущие глубоководные морские лилии. Это свидетельствует о довольно однородных условиях жизни на илистом дне в спокойных водах.

Совершенно противоположен экологический тип морских лилий, обитавших на рифах — мшанковых в палеозое и коралловых с мезозоя, а также в мелководной прибрежной полосе морей, где в результате сильного действия волн формировались более компактные и массивные биологические типы с защитными приспособлениями против ударов волн. Стебель видов, наиболее подверженных действию волн, укорачивался, членики его удлинялись: стебель с меньшим числом сочленений в меньшей степени подвержен опасности разрыва при ударе волн (*Eugeniacrinites* в юре и мелу — рис. 81; *Calycocrinus* в перми — рис. 99).

С рифовым образом жизни связывают особые приспособления, возникшие у представи-

телей сем. Calceocrinidae, для которых характерно лежачее положение стебля и кроны на нем, развитие двусторонней симметрии и подвижного сочленения между RR и BB (*Halysiocrinus* — рис. 100). У некоторых морских лилий утрачивался стебель, и чашечка прикреплялась непосредственно к субстрату, как, например, у современного *Holopus*, мелового *Cyathidium* и пермских *Palaeoholopus* и *Brachypus* — рис. 101).

Кроме спокойного состояния или воздействия волн, на морфологию морских лилий оказывает влияние и температура. В во-

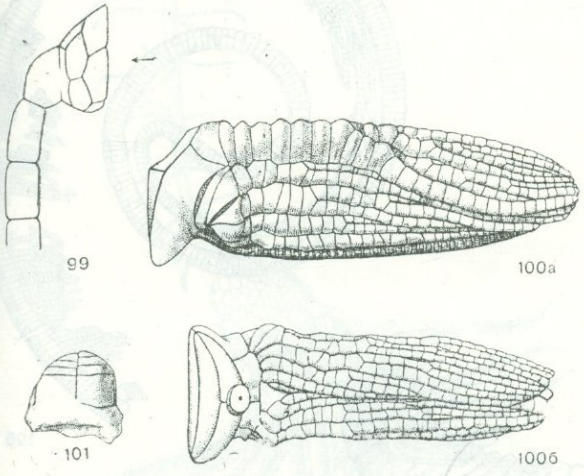


Рис. 99—101. Представители морских лилий — обитателей рифов.

Рис. 99. *Calycocrinus* Wanner. Реконструкция чашечки с примыкающей к ней частью стебля. Стрелкой показано направление течения. Увел. Н. пермь (Яковлев и Иванов, 1956). Рис. 100. *Halysiocrinus nodosus* (Hall). Полная крона, загнутая на стебель: *а* — вид сбоку; *б* — вид сзади, со стороны базальных табличек, имеющих подвижное сочленение с радиальными (анальные таблички почти не видны; анальная трубка выходит за концы рук), × 3/4. Карбон С. Америки (Ubaghs, 1953). Рис. 101. *Brachypus adhaerens* Wanner. Вид сбоку, × 1²/₃. Пермь о. Тимора (Ubaghs, 1953).

дах теплых морей извести содержится больше, поэтому морские лилии, обитавшие в теплых морях, имеют массивные скелетные образования и часто снабжены крупными шипами. Таков австралийский *Jimbacrinus* (рис. 102 и 103), отличающийся от родственного ему рода *Cromyocrinus* почти исключительно присутствием крупных шипов на многих табличках чашечки.

Неблагоприятные условия жизни, имевшие место в конце палеозоя (горообразование, перемещение береговых линий и связанные с этими процессами изменение климата и исчезновение привычной пищи), отразились на облике фауны мелководья, в том числе и на морских лилиях. Имело место вымирание ряда семейств, но некоторые их представители мигрировали в спокойные глубокие воды. Некоторые Crinoidea смогли существовать в полосе мелководья, освободившись от прикрепления стеблем к субстрату (коматулиды).

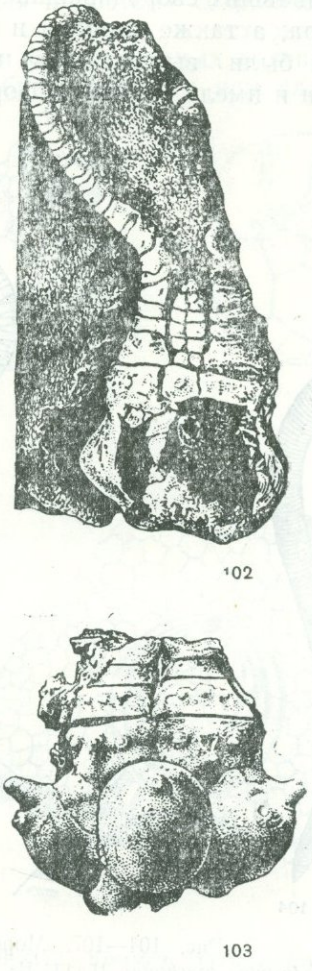


Рис. 102 и 103. *Jimbacrinus* Teichert.

Рис. 102. Часть кроны с задней стороны, с анальным мешком между двумя руками. Рис. 103. Чашечка с передней стороны. Пермь Австралии (Яковлев, 1956).

Некоторые морские лилии освободились от прикрепления уже в палеозое. Так, силурийский *Myelodactylus* (рис. 104—106) и пермский *Camptocrinus* перешли к плаванию на небольшой глубине у рифов.

Защитным приспособлением от врагов, а может быть, и от сильного воздействия волн у морских лилий явилась способность стебля свертываться в спираль, причем чашечка могла полностью скрываться между циррами. Некоторые из таких форм оставались прикрепленными. К ним относится, например, девонский *Ammonicrinus doliiformis* (рис. 107)

со стеблем, остававшимся не свернутым около места прикрепления к субстрату и обладавшим здесь члениками обычного типа, с круглым поперечным сечением. В то же самое время у плававших сворачивавшихся морских лилий силура, а также карбона и перми членики стебля были вытянуты в поперечном направлении и имели овальную форму.

На остатках морских лилий и внутри них обнаружены другие беспозвоночные — их комменсалисты и паразиты.

На брюшной стороне чашечек *Cromyocrinus* находят раковины брюхоногого моллюска *Platyceras* (табл. XII, фиг. 8; рис. 111), расположенные так, что роговое отверстие моллюска примыкало к анальному отверстию морской лилии. *Platyceras*, вероятно, питался

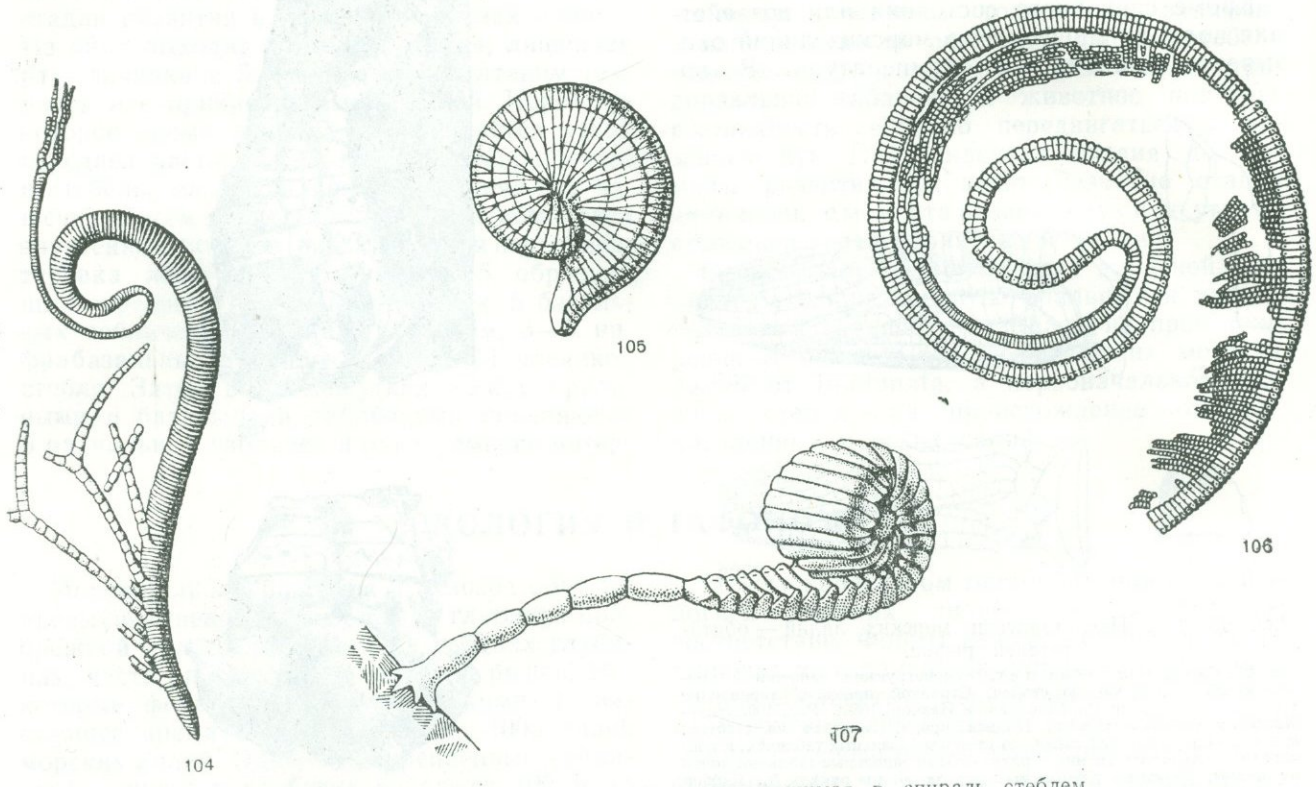


Рис. 104—107. Морские лилии со свертывавшимся в спираль стеблем.

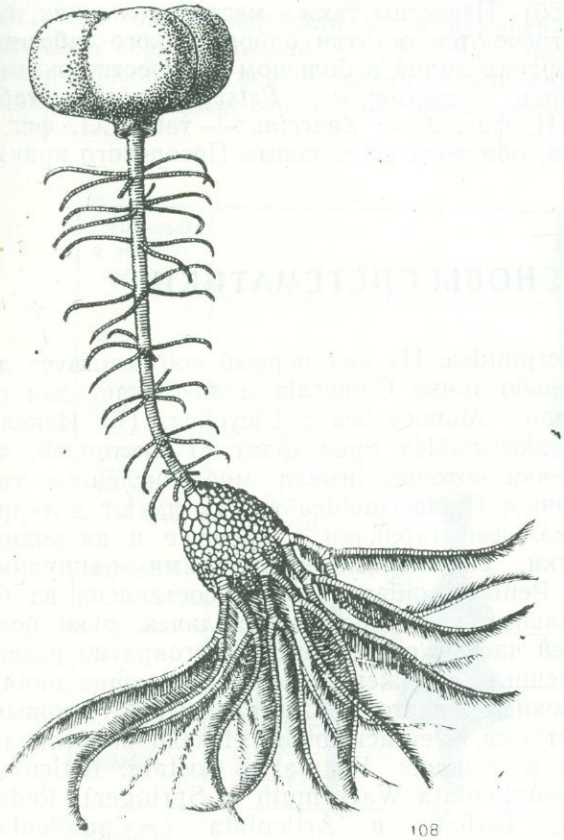
Рис. 104. *Myelodactylus brachiatus* Hall. На дистальном конце стебля сосредоточены ветвящиеся цирри, × 1⅕. Силур С. Америки.
Рис. 105. *Myelodactylus* (Bather). Стебель, состоящий из клиновидных члеников, свернут в спираль; цирри, помещающиеся на расширенном конце каждого из члеников, направлены к центру спирали и совершенно прикрывают крону, × 1⅕. Силур Европы и С. Америки.
Рис. 106. *Myelodactylus fletcheri* (Salter). Спираль развернута и лишена части своих циррей, так что видна крона, × ½. Силур З. Европы.
Рис. 107. *Ammonicrinus doliiformis* Wolburg. Стебель полностью прикрывает крону. Девон Германии (Ubaghs, 1953).

Наконец, хотя и изредка, морские лилии переходили к планктонному образу жизни, причем способность плавания достигалась вследствие развития газоносного аппарата — пневматофора (лоболиты) (у *Scyphocrinites* — табл. XVI, фиг. 1—3; рис. 98 и 108), возникавшего в корневой части в результате образования камер между разветвлениями корня. Юрская бесстебельчатая *Saccocoma* (рис. 109) могла плавать благодаря незначительному весу маленькой чашечки и длинным рукам, в которых пиннулы, сплющенные в одном направлении, служили для поддержания тела на воде и для плавания.

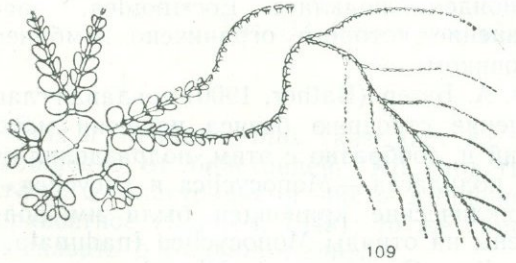
экскрементами *Cromyocrinus* и, по-видимому, находился на его чашечке в течение всей жизни морской лилии. Устьевой край раковины *Platyceras* оставлял на ее поверхности круговые следы (рис. 110), расположенные эксцентрично: они сближены около анального отверстия морской лилии и отделены один от другого на противоположной стороне. Следы от *Platyceras* наблюдались на чашечке *Strotocrinus* (рис. 112) и других криноидей.

Platyceras был комменсалистом морских лилий; не исключена возможность, что он не довольствовался поеданием их экскрементов, а запускал хоботок довольно далеко в их

кишку, так что становился паразитом. Возможно, что поэтому у потомка *Cromyocrinus*— пермского рода *Jimbacrinus* (рис. 102 и 103) на чашечке развились длинные шипы, мешавшие улитке располагаться на ней.



108



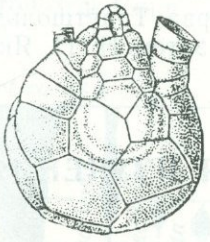
109

Рис. 108 и 109. Морские лилии, ведшие планктонный образ жизни.

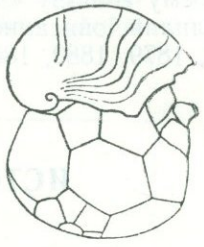
Рис. 108. *Scyphocrinites* Zenker с лоболитом в прижизненном положении. Реконструкция. Уменьш. Ордовик Казахстана (Яковлев, 1956). Рис. 109. *Saccocoma tenella* (Goldfuss). У основания рук находятся расширенные плавательные лопасти, а далее — отростки для прикрепления мускулов, × 4. В. юра Германии (Ubaghs, 1953).

В полости стеблей морских лилий (начиная с ордовика) паразитировали черви из подкласса Myzostomida. У современных морских лилий эти черви паразитируют на руках и в чашечках.

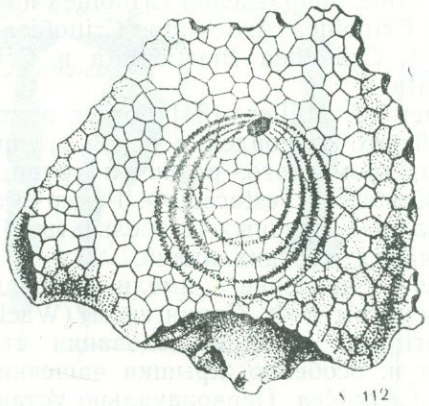
Скелеты морских лилий состоят из отдельных, более или менее свободно соединенных элементов, после смерти животных легко рассыпающихся и поэтому сохраняющихся в ископаемом состоянии в естественной связи только при благоприятных условиях (в отложениях, образовавшихся при слабых движениях воды, при сильной спаянности табличек и в случаях больших скоплений этих животных). Сказанное в особенности относится к чашечкам и кронам морских лилий, находки которых в ископаемом состоянии, в сравнении с находками остатков стеблей, представляют редкость.



110



111



112

Рис. 110—112. Комменсализм морских лилий и *Platyceras*.

Рис. 110. *Cromyocrinus simplex* Trautschold. *а* — с круговыми следами прикрепления брюхоногого моллюска, × 3/4. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев, 1956). Рис. 111. *Cromyocrinus* с *Platyceras*, × 3/4. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев, 1956). Рис. 112. *Strotocrinus* sp. Часть крышки со следами роста раковины *Platyceras*, передняя часть которой постоянно оставалась около анального отверстия морской лилии, × 1. Н. карбон С. Америки (Ubaghs, 1953).

В отложениях палеозоя (начиная с силура), а также мезозоя, находят скопления и целые пласты значительной мощности, обра-

зованные остатками стеблей морских лилий. Такие известковые породы носят название криноидных (энкринитовых или трохитовых) известняков.

В СССР местонахождений, богатых остатками морских лилий хорошей сохранности, немного. Такие местонахождения установлены в среднем и верхнем карбоне окрестностей Москвы с их давно известной, богатой по своему составу «мячковской» фауной морских лилий, описанной сперва Траутшольдом (1867, 1879, 1880, 1882), а затем Н. Н. Яковлевым и А. П. Ивановым (1956). Сюда относится также богатая своеобразная нижнепермская «красноуфимская» фауна криноидей (а также бластоидей) из рифовых образований на Урале (Н. Н. Яковлев, 1926, 1927, 1930, 1937; Н. Н. Яковлев и А. П. Иванов, 1956). Известны также местонахождения, где встречаются остатки одного какого-либо вида морских лилий в большом количестве экземпляров (примеры: *Petschoracrinus* — табл. XIII, фиг. 2—5; *Zeacrinus* — табл. XI, фиг. 5 и 6; оба рода из н. перми Печорского края).

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И ОСНОВЫ СИСТЕМАТИКИ

В своем первом опыте классификации морских лилий Миллер (J. S. Miller, 1821) основывался преимущественно на форме чашечки и на способе соединения ее табличек и, сообразно с этим, подразделил Crinoidea на четыре группы: Crinoidea Articulata, Crinoidea Semiarticulata, Crinoidea Inarticulata и Crinoidea Coadunata.

Мюллер (J. Müller, 1841) отнес почти всех палеозойских криноидей к одной группе Tesselata и, кроме того, различал группы Articulata, Costata и Testacea. Ф. Ремер (Roemer) различал две группы — стебельчатых и бестебельчатых морских лилий.

Важное значение имели проведенные Ш. Ваксмутом и Ф. Спрингером (Wachsmuth and Springer, 1885) исследования строения чашечки и, особенно, крышки чашечки ископаемых Crinoidea. Первоначально установленные этими авторами главные отделы Palaeocrinoidea и Stomatocrinoidea, которые в основном соответствуют Tesselata и Articulata Мюллера, были ими позже оставлены, и Crinoidea подразделены на четыре отряда: Camarata, Inadunata, Articulata и Canaliculata, причем Canaliculata довольно точно соответствовали Articulata Мюллера.

К Camarata (правильнее Camerata) принадлежат палеозойские морские лилии, чашечка которых снабжена прочной таблитчатой крышкой и которые имеют субтегминальный рот; к Inadunata относятся лилии с чашечками, в которых над венцом радиальных табличек свободно поднимаются руки. Представители Articulata имеют гибкую крышку чашечки, состоящую из тонких табличек (позже Спрингер заменил название Articulata термином Циттеля — Flexibilia).

О. Иекель (Jaekel, 1894) подразделил Crinoidea на два подкласса — Cladocrinoidea и Pentacrinoidea. Из них первый соответствует довольно точно Camerata и заключает два отряда — Monocyclica и Dicyclica. По Иекелю, Cladocrinoidea происходят от цистоидей, чашечки которых имели многочисленные таблички; Cladocrinoidea всегда имеют интеррадиальные таблички в чашечке и двурядные руки, снабженные настоящими пиннулами. У Pentacrinoidea чашечка составлена из базальных и радиальных табличек, руки большей частью однорядные, многократно разветвленные, снабжены вместо настоящих пиннул тонкими, часто разветвленными боковыми ветвями. Pentacrinoidea Иекель подразделил на 6 отрядов: Fistulata, Costata, Articulosa (=Articulata Wachsmuth et Springer), Reducta, Turbata и Articulata (=Canaliculata Wachsmuth et Springer). Впереди этих подклассов он поместил группу предковых форм криноидей — подкласс Eocrinoidea, распространение которого ограничено кембрием и ордовиком.

Ф. А. Бэзер (Bather, 1900) придавал главное значение строению базиса чашечки морских лилий и, сообразно с этим, подразделил их на два подкласса — Monocyclica и Dicyclica. Моноциклические криноидеи были им подразделены на отряды Monocyclica Inadunata, Monocyclica Camerata и Adunata, дицикличе-ские — на отряды Dicyclica Inadunata, Dicyclica Camerata, Flexibilia и Articulata.

В последнее время классификация криноидей пересматривалась Р. Моором и Л. Лаудоном (Moore and Laudon, 1943), Ж. Убагсом (Ubaghs, 1953) (подклассы Inadunata, Flexibilia, Camerata) и Г. Сивертс-Дорек (Sieverts-Doreck, 1953) (подкласс Articulata). Их данные использованы в систематической части.

ИСТОРИЯ И ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Остатки морских лилий достоверно известны начиная с раннего ордовика. Происхождение Crinoidea не удается выяснить по наиболее древним известным их формам. Предполагают, что они произошли от кембрийских цистоидей, вернее вышли с ними из одного корня, обособившегося в кембрии или еще в докембрии. Бэзер считал, что организация

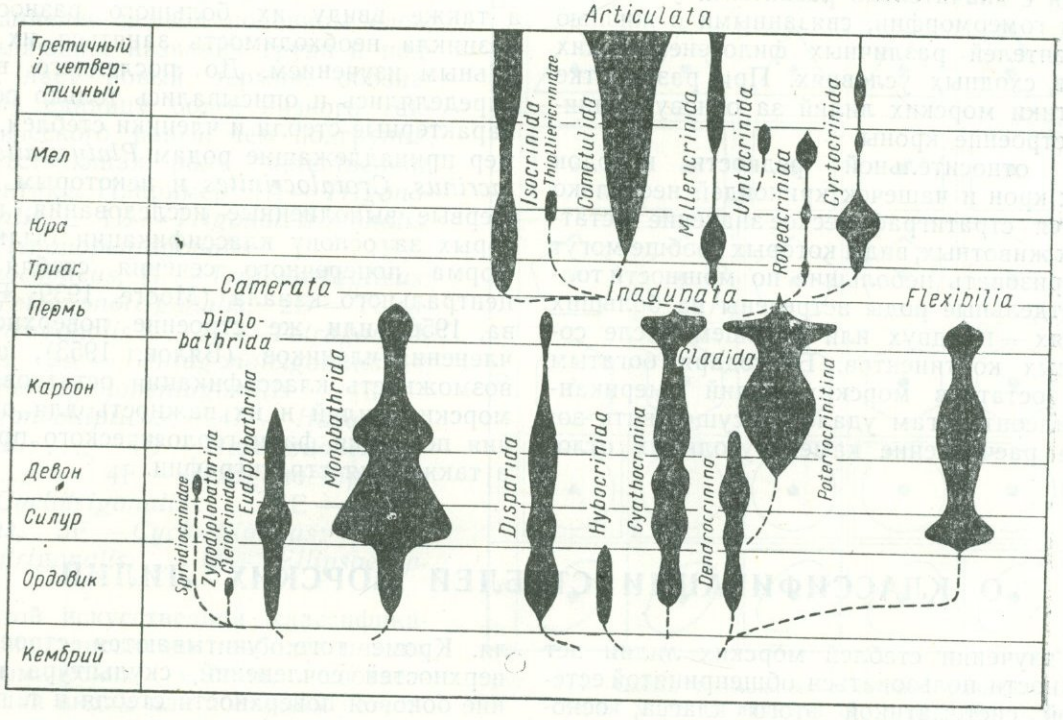


Рис. 113. Родословное дерево морских лилий (Ubaghs, 1953).

Hybocrinus и *Stephanocrinus* указывает на их происхождение от бластоидей. Но сходство *Hybocrinus* с бластоидеями чисто вторичное и поверхностное (Regnéll, 1948); то же самое можно сказать о *Stephanocrinus*.

Морские лилии достигли наибольшего развития в палеозое. Исключительно к палеозойской эре приурочены подклассы Flexibilia и Camerata, а также почти все Inadunata. Представители подкласса Articulata впервые появились в триасе; это единственный существующий сейчас подкласс класса Crinoidea.

В ордовикских отложениях Англии встречаются остатки криноидей различных родов, а в синхроничных отложениях Ленинградской области и Эстонии — чашечки и членики стеблей *Hoplocrinus* и др. В С. Америке известняки серий трентон, ниагара и гудзон богаты остатками морских лилий. Удивительное изобилие прекрасно сохранившихся морских лилий отмечается в отложениях силура (венлокском и лудловском ярусах) Англии и в слоях того же возраста на о. Готланде. Главные местонахождения девонских форм морских лилий известны в Эйфеле, Рейнской области, Нассау, Вестфалии, Арденнах, Астурии и в С. Америке. Много хорошо сохранившихся остатков морских лилий в нижнекаменноугольных известняках Бельгии, Йоркшира, Шотландии, Ирландии и особенно С. Америки, где некоторые местности в штатах Айова и Индиана приобрели в этом отношении большую известность. Средне- и верхнекаменноугольные известняки в окрестностях Москвы тоже богаты морскими лилиями. Много их содержится в верхнем карбоне штата Миссури (в США) и Австралии. Пермские образования о. Тимора весьма богаты остатками морских лилий; сходная фауна открыта на Урале. Немало представителей класса Crinoidea

описано из пермских отложений Техаса и Сицилии. В отложениях триаса содержатся почти исключительно Encrinidae. В юре и мелу появляются многие семейства подкласса Articulata; некоторые из них продолжают существовать доныне.

На рис. 113 дана схема развития морских лилий.

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ОСТАТКОВ

Сложность строения скелетов морских лилий благоприятствует точному определению их остатков. При этом, правда, необходимо считаться с значительно развитыми у них явлениями гомеоморфии, связанными с жизнью представителей различных филогенетических ветвей в сходных условиях. При разработке систематики морских лилий за основу принимается строение кроны.

Из-за относительной редкости находок цельных крон и чашечек криноидей несколько снижается стратиграфическое значение остатков этих животных, виды которых вообще могут характеризовать небольшие по мощности толщи, а отдельные роды встречены на больших площадях — на двух или большем числе современных континентов. Благодаря богатым сборам остатков морских лилий американским палеонтологам удалось осуществить зональное расчленение каменноугольных отложений.

В связи с частым и порой массовым нахождением в отложениях геологического прошлого остатков стеблей морских лилий (в виде их обломков или разрозненных члеников), а также ввиду их большого разнообразия возникла необходимость заняться их специальным изучением. До последнего времени определялись и описывались только особенно характерные стебли и членики стеблей, например принадлежащие родам *Platycrinites, Pentacrinus, Crotalocrinites* и некоторым другим. Первые выполненные исследования, при которых за основу классификации были взяты форма поперечного сечения стебля и его центрального канала (Moore, 1939; Елтышева, 1956) или же строение поверхности сочленения члеников (Вялов, 1953), показали возможность классификации остатков стеблей морских лилий и их важность для расширения познания фаун геологического прошлого, а также для стратиграфии.

О КЛАССИФИКАЦИИ СТЕБЛЕЙ МОРСКИХ ЛИЛИЙ*

При изучении стеблей морских лилий нет возможности пользоваться общепринятой естественной систематикой этого класса, основанной на строении чашечки; особенности же морфологии стеблей в существующей сейчас систематике почти совершенно не учитываются. Для разрозненных стеблей и их члеников необходимо было создать классификацию, построенную на основании их морфологических признаков, а такая классификация может быть только искусственной.

За основу такой систематики могут быть взяты в качестве главных те или другие признаки. Так, в основе приведенной ниже искусственной систематики стеблей морских лилий, применяемой исключительно для целей стратиграфии, лежат два существенных морфологических признака: 1) форма поперечного сечения центрального канала стебля и 2) форма поперечного сечения самого стебля. Кроме того, учитываются строение поверхностей сочленений, скульптура и строение боковой поверхности стебля и т. п.

Изучение богатого материала по стеблям морских лилий и литературы показало, что оба указанных основных признака бывают различными: наиболее часто встречается пятиугольная и круглая форма поперечного сечения, реже — треугольная, четырехугольная и в виде эллипса.

На основании этих особенностей стебли были подразделены на 6 групп, соответственно числу различных очертаний центрального канала, и на 6 подгрупп, соответственно числу различных очертаний стеблей. Составлена схема (рис. 114), отображающая возможные случаи различных сочетаний. Таких возможных сочетаний оказалось 36, причем 16 из них удалось наблюдать в природе (встреченные типы стеблей заключены в рамки). В вертикальных рядах схемы (группы 1—6) помещены стебли, имеющие одинаковые очертания центрального канала, в горизон-

* Составлено Р. С. Елтышевой.

тальные ряды (подгруппы A—F) — стебли с одинаковым поперечным сечением.

Для обозначения групп и подгрупп принята следующая терминология: группа 1 — Trigonotremata, группа 2 — Tetragonotremata, группа 3—Pentagonotremata, группа 4 — Hexagonotremata, группа 5 —Cyclotremata и группа 6— Ellipsotremata; подгруппа A — Trigonostylidae, подгруппа B — Tetragonostylidae, подгруппа C — Pentagonostylidae, подгруппа D — Hexagonostylidae, подгруппа E — Cyclostylidae и подгруппа F — Ellipsostylidae.

Соединение первой половины слов, составляющих названия групп и подгрупп, дает новый термин, обозначающий единицу более низкого таксономического ранга, чем подгруппа, соответствующая роду естественной систематики. Например: 1A — *Trigonotrigonalis*, 1B — *Trigonotetragonalis*, 1C — *Trigonopentagonalis*..., 1E — *Trigonocyclicus*, 1F — *Trigonoellipticus*; 2A — *Tetragonotrigonalis*, 2B — *Tetragonotetragonalis*..., 2F — *Tetragonoellipticus*; 3A — *Pentagonotrigonalis*..., 3C — *Pentagonopentagonalis*..., 3F — *Pentagonoellipticus*; 4A — *Hexagonotrigonalis*..., 4D — *Hexagonohexagonalis*..., 4F — *Hexagonoellipticus*; 5A — *Cyclotrigonalis*..., 5E — *Cyclocyclicus*, 5F — *Cycloellipticus*; 6A — *Ellipsotrigonalis*..., 6F — *Ellipsoellipticus*.

В этой искусственной классификации при установлении наиболее низких таксономических единиц, соответствующих видам или подвидам естественной систематики, применяется обычная для последней бинарная номенклатура. Эти низшие таксономические единицы имеют наибольшее значение в детальной стратиграфии.

Иногда благодаря находкам чашечек со стеблями при них удается установить принадлежность стеблей морских лилий формам, получившим место в естественной системе *. Такие формы должны быть исключены из искусственной системы.

В качестве примера применения искусственной классификации стеблей морских лилий и иллюстрации их стратиграфического значения приводится несколько стеблей, характерных для ордовикских, силурийских и девонских отложений некоторых районов СССР.

Для ордовикских и силурийских отложений Сибирской платформы наиболее характерными являются следующие формы. В нижнем ордовике встречаются *Pentagonocyclicus monile* (Eichwald) (табл. XV, фиг. 10) и *Pentagonocyclicus pentaporus* Yeltyschewa (табл. XV, фиг. 11, 12); в среднем ордовике — *Pentagonopentagonalis tridens* Yeltyschewa (табл. XV, фиг. 15), *Pentagonopentagonalis morcocaensis* Yeltyschewa (табл. XV, фиг. 14); в верхнем ордовике — *Pentagonopentagonalis comptus* Yeltyschewa (табл. XV, фиг. 16), *Pentagonocyclicus altimarginalis* Yeltyschewa (табл. XV, фиг. 17), *Pentagonopentagonalis multipartitus* Yeltyschewa (табл. XV, фиг. 18). Для силурийских отложений Сибирской платформы характерны: в лландовери — *Pentagonopentagonalis dentiferus* Yeltyschewa (табл. XV, фиг. 19) и *Pentagonocyclicus elegans* Yeltyschewa (табл. XV, фиг. 13), в венлоке — *Pentagonopentagonalis bilobatus* Yeltyschewa (табл. XV, фиг. 21).

В нижнеордовикских отложениях Прибалтики особенно многочисленны *Pentagonocyclicus monile* (Eichwald) (табл. XV, фиг. 9),

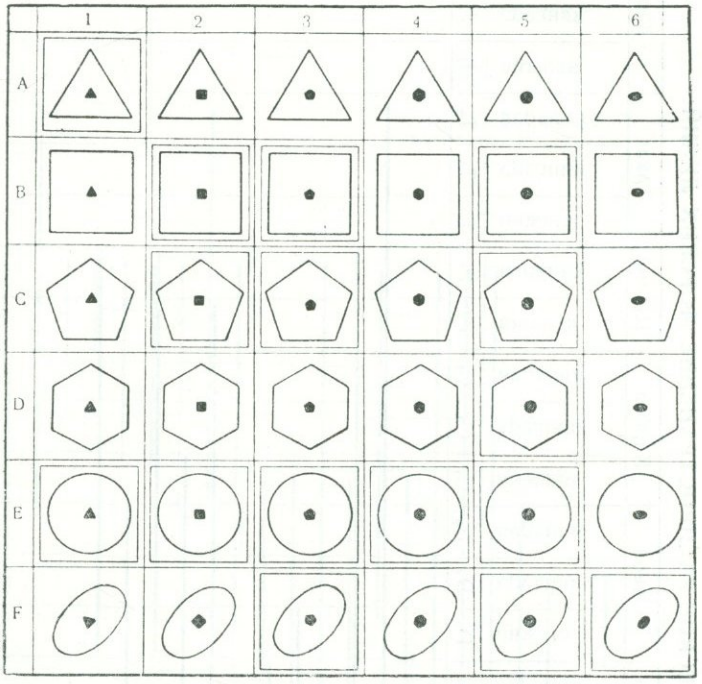


Рис. 114. Схема возможных сочетаний различных очертаний стебля морских лилий и его центрального канала.
1—6— группы; A—F— подгруппы (Елтышева, 1956).

* В некоторых случаях отличающиеся большим своеобразием стебли, чашечки которых неизвестны, описываются не по искусственной системе (Р. С. Елтышева, 1957).

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ МОРСКИХ ЛИЛИЙ

Наименование систематических групп / Системы и отделы	Ордовик			Силур		Девон			Карбон			Пермь		Триас			Юра			Мел		Третичн.		Четвертичная
	нижний	средний	верхний	нижний	верхний	нижний	средний	верхний	нижний	средний	верхний	нижняя	верхняя	нижний	средний	верхний	нижняя	средняя	верхняя	нижний	верхний	палеоген	неоген	
	O_1	O_2	O_3	S_1	S_2	D_1	D_2	D_3	C_1	C_2	C_3	P_1	P_2	T_1	T_2	T_3	J_1	J_2	J_3	Cr_1	Cr_2	Pg	N	Q
Inadunata																								
Disparida																								
Eustenocrinidae																								
Iocrinidae																								
Homocrinidae																								
Anamesocrinidae																								
Calceocrinidae																								
Haplocrinitidae																								
Synbathocrinidae																								
Pisocrinidae																								
Allagecrinidae																								
Heterocrinidae																								
Anomalocrinidae																								
Hybocrinida																								
Hybocrinidae																								
Baerocrinidae																								
Hybocystitidae																								
Cornucrinidae																								
Cladida																								
Cyathocrinina																								
Carabocrinidae																								
Palaeocrinidae																								
Ampheristocrinidae																								
Lecythocrinidae																								
Barycrinidae																								
Cyathocrinitidae																								
Crotalocrinitidae																								
Petalocrinidae																								
Gasterocomidae																								
Hypocrinidae																								
Cupressocrinitidae																								
Dendrocrinina																								
Cupulocrinidae																								
Dendrocrinidae																								
Thenarocrinidae																								
Botryocrinidae																								
Ottawacrinidae																								
Poteriocrinitina																								
Poteriocrinitidae																								
Rhabdocrinidae																								
Blothrocrinidae																								
Glossocrinidae																								
Pachylocrinidae																								
Zeacrinitidae																								
Ampelocrinidae																								
Pelecocrinidae																								
Apographiocrinidae																								
Cercidocrinidae																								
Hydreionocrinidae																								
Pirasocrinidae																								
Timorechinidae																								
Eupachycrinidae																								
Cromyocrinidae																								
Agassizocrinidae																								
Scytalocrinidae																								
Erisocrinidae																								
Cadocrinidae																								
Trimerocrinidae																								
Mollocrinidae																								
Sundacrinidae																								
Spaniocrinidae																								
Encrinidae																								
Flexibilia																								
Taxocrinida																								
Taxocrinidae																								
Sagenocrinida																								
Sagenocrinitidae																								
Synerocrinidae																								
Ichthyocrinidae																								
Homalocrinidae																								
Lecanocrinidae																								
Camerata																								
Diplobathrida																								
Zygodiplobathrina																								
Cleiocrinidae																								
Spyridiocrinidae																								

Продолжение

Системы и отдел / Наименование систематических групп	Ордовик			Силур		Девон			Карбон			Пермь		Триас			Юра			Мел		Третичн.		Четвертичная
	нижний	средний	верхний	нижний	верхний	нижний	средний	верхний	нижний	средний	верхний	нижняя	верхняя	нижний	средний	верхний	нижняя	средняя	верхняя	нижний	верхний	палеоген	неоген	
	O_1	O_2	O_3	S_1	S_2	D_1	D_2	D_3	C_1	C_2	C_3	P_1	P_2	T_1	T_2	T_3	J_1	J_2	J_3	Cr_1	Cr_2	Pg	N	Q
Eudiplobathrina																								
Reteocrinidae																								
Archaeocrinidae																								
Rhodocrinitidae																								
Dimerocrinitidae																								
Lampterocrinidae																								
Gazacrinidae																								
Orthocrinidae																								
Nyctocrinidae																								
Monobathrida																								
Tanaocrinina																								
Tanaocrinidae																								
Xenocrinidae																								
Abacocrinidae																								
Periechocrinitidae																								
Paragariocrinidae																								
Amphoracrinidae																								
Actinocrinitidae																								
Desmidocrinidae																								
Metabocrinidae																								
Coelocrinidae																								
Batocrinidae																								
Hexacrinitidae																								
Dichocrinidae																								
Acrocrinidae																								
Glyptocrinina																								
Glyptocrinidae																								
Scyphocrinitidae																								
Melocrinitidae																								
Clonocrinidae																								
Eucalyptocrinitidae																								
Dolatocrinitidae																								
Polypeltidae																								
Stelidiocrinidae																								
Patelliocrinidae																								
Marsupiocrinidae																								
Haplocrinidae																								
Platycrinitidae																								
Articulata																								
Isocrinida																								
Isocrinina																								
Holocrinidae																								
Isocrinidae																								
Pentacrinidae																								
Thiollericrinidae																								
Comatulida																								
Comasterina																								
Comasteridae																								
Mariametrina																								
Solanocrinidae																								
Thallassometrina																								
Conometridae																								
Thalassometridae																								
Notocrinidae																								
Asterometridae																								
Macrophreatina																								
Palaeantedonidae																								
Millericrinida																								
Millericrinina																								
Dadocrinidae																								
Millericrinidae																								
Apiocrinidae																								
Bourgueticrinina																								
Bourgueticrinidae																								
Bathycrinidae																								
Uintacrinida																								
Marsupitidae																								
Uintacrinidae																								
Roveacrinida																								
Saccocomidae																								
Roveacrinidae																								
Cyrtocrinida																								
Cyclocrinidae																								
Sclerocrinidae																								
Phyllocrinidae																								
Eugeniacrinitidae																								
Hemicrinidae																								
Plicatocrinidae																								
Eudesicrinidae																								
Holopodidae																								

в среднеордовикских отложениях — *Pentagonocyclicus pentaporus* Yeltyschewa (табл. XV, фиг. 11).

Для силура (в. лудлов) Подолии характерными являются *Podoliocrinus nikiforovae* Yeltyschewa (табл. XV, фиг. 20). Весьма распространенной формой в нижнедевонских отложениях Казахстана является *Decacrinus pennatus* Yeltyschewa (табл. XV, фиг. 22).

Для среднего девона Армении, Кузбасса и Алтая характерны *Hexacrinites tuberosus* Yeltyschewa (табл. XV, фиг. 23).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ПОДКЛАСС INADUNATA

Чашечка образована плотно соединенными табличками и состоит из моно- или дициклического основания и венца RR, а также обычно из анальных табличек. Анальный мешок разнообразной величины и формы, несет на верхнем конце или сбоку анус. Рот обычно расположен под крышкой, амбулакры — на ее поверхности. Часто имеется 5 оральных табличек. Руки свободные, однорядные или двурядные, преимущественно разветвленные, с пиннулами или без них. У некоторых примитивных форм основания рук плотно соединены с RR. Ордовик — триас.

ОТРЯД DISPARIDA

Основание моноциклическое, RR часто сложные (состоят из нижней и верхней табличек) и неодинаковых размеров. Анальная серия табличек тесно связана с правым задним радиусом, анальные таблички в основном находятся вне дорзальной чашечки. Руки однорядные, ветвятся изотомически или гетеротомически, без пиннул; их основание обычно занимает всю дистальную поверхность R. Иногда нижние IBrr плотно соединены с RR. У большинства представителей плоскость двусторонней симметрии проходит через правый задний интеррадиус и левый передний радиус или через правый передний интеррадиус и левый задний радиус. Ордовик—пермь.

СЕМЕЙСТВО IOCRINIDAE MOORE ET LAUDON, 1943

Чашечка коническая, с почти совершенной пятилучевой симметрией, состоит из 5 BB и 5 RR. На правой задней R расположена табличка, поддерживающая слева анальную серию, справа — руку. Ветвление рук изотомическое. Н. ордовик(?), ср. ордовик — н. девон.

Ristnacrinus Öpik, 1934. Тип рода — *R. marinus* Öpik, 1934; ср. ордовик Эстонии. BB находятся во впадине основания чашечки. RR примыкают к BB и не опираются на них. Кверху RR утолщаются; на сочленовной с руками поверхности каждой R имеются поперечный валик и 2 слабо выраженные мускульные углубления. Над анальной табличкой X расположены 1 или 2 анальные таблички. Руки ветвятся изотомически небольшое число раз. Стебель в сечении круглый, проксимальные членики двояковыпуклые и двояковогнутые; дистальные — на каждой сочленовной поверхности несут крупный диаметральный валик (табл. VIII, фиг. 1). Ср. ордовик Эстонии (1 вид).

Iocrinus Hall, 1866; *Myelodactylus* Hall, 1852.

СЕМЕЙСТВО CALCEOCRINIDAE MEEK ET WORTHEN, 1878

Специализированная группа со стеблем, прилегавшим ко дну, и с кроной, отгибавшейся на стебель и прижимавшейся к нему, с руками, складывавшимися вдоль по его длине. Крона двустороннесимметричная, причем ось проходит через правый задний интеррадиус и левый передний радиус; BB 3 или 4; они связаны подвижным мускульным сочленением с RR. Левая передняя и правые передняя и задняя RR сложные. Сильно развиты передняя и левая задняя RR и связанные с ними руки, а также левая передняя R. Руки, соответствующие правой задней и нередко правой передней RR, атрофированы. Силур — н. пермь.

Halysiocrinus Ulrich, 1886. Тип рода — *Cheirocrinus dactylus* Hall, 1860; н. карбон США. BB 3; стебель прикрепляется к двум из них; iR и sR левого заднего радиуса не соприкасаются. Руки, соответствующие переднему и левому заднему RR, сильно гетеротомически ветвятся; расположенная на левом переднем R рука тоже ветвится. (Табл. VIII, фиг. 2; рис. 100). Н. пермь (ар-

тинский ярус) Ср. Урала (1 вид); девон и н. карбон США (более 10 видов).

Cremacrinus Ulrich, 1886; *Eucheirocrinus* Meek et Worthen, 1869; *Deltacrinus* Ulrich, 1886; *Calceocrinus* Hall, 1852; *Senariocrinus* Schmidt, 1934; *Anulocrinus* Ramsbottom, 1960.

СЕМЕЙСТВО PISOCRINIDAE ANGELIN, 1878

Маленькие морские лилии с субконической или шаровидной чашечкой; число BB 3—5; правая задняя, правая передняя и левая передняя RR намного меньше, чем левая задняя и передняя. Крупная iR правого заднего радиуса находится ниже и правее sR. Анальная табличка X над RR. Руки чаще простые и без пиннул либо раздваивающиеся и имеющие пиннулы. Силур, девон.

Jaekelicrinus Yakovlev, 1947. Тип рода — *J. bashkiricus* Yakovlev, 1949; в. девон Башкирии. Чашечка имеет форму усеченной пирамидки, ее высота относится к поперечнику, как 3 : 1; число BB 3—4; имеются 3 нормально развитые RR; между ними вклиниваются от верхнего края чашечки редуцированные RR, не доходящие до BB; на уровне верхнего края чашечки между нормальными и редуцированными RR расположены еще более мелкие многочисленные добавочные RR. Все таблички RR несут руки (см. рис. 85). В. девон Башкирии (1 вид).

Pisocrinus de Koninck, 1858; *Triacrinus* Münster, 1839; *Calycanthocrinus* Follman, 1887; *Cicerocrinus* Sollas, 1900; *Ollulocrinus* Bouška, 1956.

СЕМЕЙСТВО ALLAGECRINIDAE CARPENTER ET ETHERIDGE, 1881

Чашечка обычно очень маленькая, асимметричная; число BB 3 или 1, иногда 5; RR неравновеликие, могут нести по нескольку маленьких неветвящихся рук. Анальная табличка X почти полностью находится вне дорзальной чашечки. Имеется 5 оральных табличек. Девон — пермь.

Kallimorphocrinus J. M. Weller, 1930. Тип рода — *K. astrus* J. M. Weller, 1930; в. карбон США. BB обычно сливаются в дискоидальное основание; RR высокие, несут по одной фасетке для простой не ветвящейся руки; оральные таблички треугольные. (Табл. VIII, фиг. 4 и 5; рис. 115). Более 20 видов. Ср. карбон Донбасса (1 вид), н. пермь

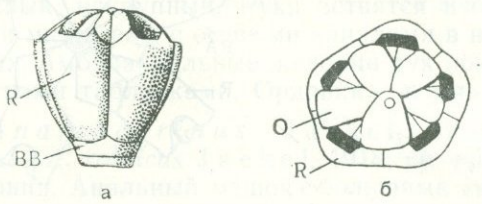


Рис. 115. *Kallimorphocrinus uralensis* (Yakovlev).

Чашечка с члеником стебля. *а* — вид сбоку; *б* — вид сверху; *BB* — слитые базальные таблички; *R* — радиальная табличка; *O* — оральная табличка с крышевидными боками. Увел. Н. пермь Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

(артинский ярус) Ср. Урала (2 вида); карбон Шотландии, С. Америки; пермь о. Тимора.

Mycocrinus Schultze, 1866; *?Stereobrachicrinus* Mather, 1915; *Hybochilocrinus* J. M. Weller, 1930; *Trophocrinus* Kirk, 1930; *Catillocrinus* Shumard, 1866; *Eucatillocrinus* Springer, 1923; *Allocatillocrinus* Wanner, 1937; *Allagecrinus* Carpenter, et Etheridge, 1881; *Paracatillocrinus* Wanner, 1916; *Neocatillocrinus* Wanner, 1937; *Xenocatillocrinus* Wanner, 1937; *Isocatillocrinus* Wanner, 1937; *Wrightocrinus* Moore, 1940; *Metacatillocrinus* Moore et Strimple, 1942.

Вне СССР: семейства Eustenocrinidae Ulrich, 1924; Homocrinidae Kirk, 1914; Anamesocrinidae Goldring, 1923, Haplocrinitidae Roemer, 1855; Synbathocrinidae S. A. Miller, 1889; Heterocrinidae Zittel, 1879; Anomalocrinidae Wachsmuth et Springer, 1886.

ОТРЯД HYBOCRINIDA

Основание моноциклическое. Число BB 5 или 4; имеется 5 RR; обычно не все они одинаковой величины. Большая радианальная (RA) табличка обычно поддерживает анальную табличку X, расположенную между RR. Анальный мешок отсутствует, но иногда имеется анальная пирамидка. Амбулакральные желобки на поверхности крышки чашечки. Руки однорядные, не ветвящиеся, без пиннул, иногда могут атрофироваться. Ордовик — силур.

СЕМЕЙСТВО HYBOCRINIDAE ZITTEL, 1879

Имеется 5 BB; RR крупные, за исключением правого заднего; радиальные фасетки полукруглые, шириною меньше RR. Оральные таблички большие; задняя с гидропорой. Ср. и в. ордовик.

Hoplocrinus Grewingk, 1867. Тип рода — *Apiocrinus dipentas* Leuchtenberg, 1843; ордовик Ленинградской обл. Чашечка от конусовидной до сферической, наверху в сечении округленно-пятиугольная. Шестиугольная RA справа поддерживает маленькую треугольную или четырехугольную R, а слева — маленькие таблички анальной пирамидки. Стебель более или менее редуцированный. (Табл. VIII, фиг. 3; рис. 116). Ср. ордовик Эстонии и Ленинградской обл. (11 видов); ср. ордовик Швеции (1 вид).

Revalocrinus Jaekel, 1918. Тип рода — *R. costatus* Jaekel, 1918; ср. ордовик Эстонии. Имеется 4 RR; они семиугольные, с широкими поверхностями сочленения, с вертикальными и горизонтальными гребнями на наружной поверхности. Правая задняя R шестиугольная; RA — большая пятиугольная. Оральные таблички четырехугольные, не особенно большие. Руки при основании очень широкие (рис. 117). Один вид. Ср. ордовик Эстонии.

Hybocrinus Billings, 1857.

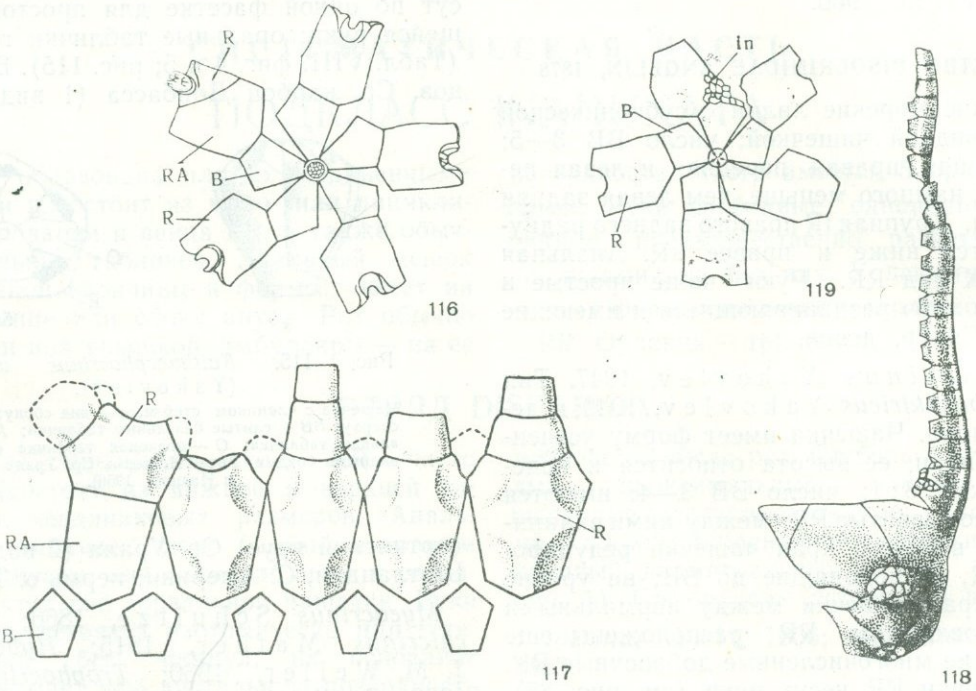


Рис. 116—119. Представители отряда Hybocrinida.

Рис. 116. *Hoplocrinus dipentas* (Leuchtenberg). Диаграмма чашечки. Ср. ордовик Эстонии (Grewingk, 1867). Рис. 117. *Revalocrinus costatus* Jaekel. Диаграмма чашечки. Ср. ордовик Эстонии (Jaekel, 1918). Рис. 118. *Baerocrinus ungerni* Volborth. Чашечка с одной рукой сбоку. Ордовик Эстонии (Volborth, 1864). Рис. 119. *Baerocrinus ungerni* Volborth. Диаграмма чашечки. Ордовик Эстонии (Grewingk, 1867). *B* — базальная табличка; *R* — радиальная; *RA* — радианальная; *in* — образование неясного происхождения.

СЕМЕЙСТВО BAEROCRINIDAE JAEKEL, 1918

В отличие от предыдущего семейства имеются лишь три руки (левая задняя, правая задняя и передняя). Две R не несут рук. Н. и ср. ордовик.

Baerocrinus Volborth, 1864. Тип рода — *B. ungerni* Volborth, 1864; ордовик Эстонии (рис. 118 и 119). Два вида. Ордовик Эстонии.

Вне СССР: семейства Hybocystitidae Jaekel, 1918; Cornucrinidae Regnéll, 1948.

ОТРЯД CLADIDA

Основание дициклическое. Радианальная (RA) и анальная (X) таблички обычно имеются, но иногда могут вторично редуцироваться. У анального мешка, если он имеется, отсутствует определенная связь с правым задним радиусом. Руки свободные над RR, однорядные или двурядные, с пиннулами или без них. Ср. ордовик — триас.

ПОДОТРЯД CYATHOCRININA

Чашечка от полушаровидной до кубковидной формы; радиальные фасетки узкие, округленные, без поперечного валика; крышка из плотно соединенных табличек, массивная; 5 оральных табличек обычно хорошо развиты, не прикрывают расположенные на их прилегающих друг к другу краях амбулакральные желобки и рот. Задняя оральная табличка часто является мадрепоритом. Анальный мешок отсутствует или умеренно развит. Руки однорядные, простые или ветвящиеся дихотомически, без пиннул. Ср. ордовик — пермь.

СЕМЕЙСТВО CARABOCRINIDAE BATHER, 1899

Чашечка яйцевидная или шаровидная. С анальной стороны в ней имеются 3 таблички — нижняя и верхняя RA и анальная X; нижняя RA в базальном цикле располагается на IBB и находится ниже верхней RA и анальной X; оральные таблички крупные; анального мешка нет; анус — между анальной табличкой X и задней оральной; гидропора — в задней оральной табличке. На границах RR

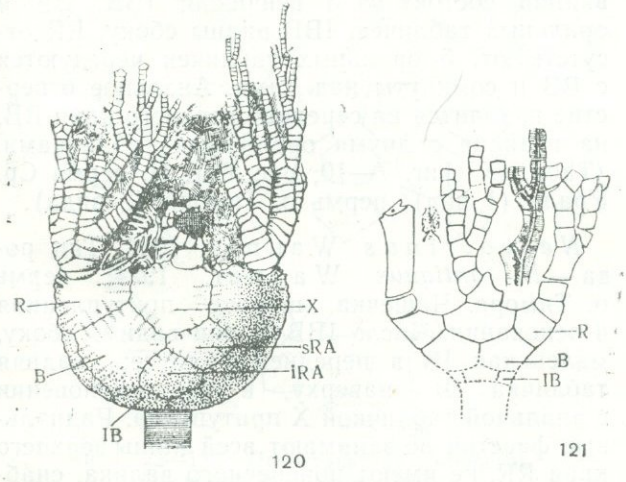


Рис. 120 и 121. Представители подотряда Cyathocrinina.
Рис. 120. *Carabocrinus esthonus* Jaekel. Чашечка с частью рук и проксимальными члениками стебля (вид сбоку). Ср. ордовик Эстонии (Jaekel, 1918). Рис. 121. *?Anarchocrinus rossicus* Jaekel. Чашечка с руками (вид сбоку). *IB* — инфрабазальная табличка; *B* — базальная; *R* — радиальная; *iRA* — нижняя радианальная; *sRA* — верхняя радианальная; *X* — анальная. Ср. ордовик Эстонии (Jaekel, 1918).

и оральных табличек — своеобразные складки (остатки гидроспир?). Руки короткие — простые или ветвящиеся изотомически. Ордовик.

Carabocrinus Billings, 1857. Тип рода — *C. radiatus* Billings, 1857; ордовик Канады. Имеется 5 IBB, из которых 4 пятиугольные и одна, на которую опирается нижняя RA, шестиугольная; анальная X на одном уровне с RR. Руки ветвятся (рис. 120). Ср. ордовик Эстонии (1 вид); ордовик США и Канады (10 видов).

Strophocrinus Sardeson, 1899.

СЕМЕЙСТВО CYATHOCRINITIDAE ROEMER, 1855

Чашечка низкоконическая или шаровидная, толстотаблитчатая. Одна анальная табличка X на одном уровне с RR. Анальный мешок прочный, некрупный. Руки ветвятся изотомически много раз, с осевыми каналами в их члениках. Амбулакральные желобки рук покрыты толстыми табличками. Ордовик — пермь.

?Anarchocrinus Jaekel, 1918. Тип рода — *A. rossicus* Jaekel, 1918; ср. ордовик Эстонии. Анальный мешок с большими скульптированными табличками. Различные, отчасти очень крупные, самые нижние аксиллярные членики рук. Анальная сторона неизвестна. Принадлежность к семейству Cyathocrinitidae не вполне достоверна (рис. 121). Ср. ордовик Эстонии (1 вид).

Cyathocrinites Miller, 1821; *Gissocrinus* Angelin, 1878; *Ceratocrinus* Wanner, 1937.

СЕМЕЙСТВО CROTALOCRINITIDAE ANGELIN, 1878

Табличек IBB 5; имеется одна анальная табличка X, оканчивающаяся на уровне верхнего края RR; RA отсутствует. RR вверху с узкими, полукруглыми сочленовными поверхностями, к которым примыкают расширенные нижние членики рук. Крышка чашечки слабосводчатая, плотнотаблитчатая, составлена из 5 неравных оральных(?) табличек и очень многочисленных IAmbb и Ambb. Анальный мешок короткий, конический, тонкотаблитчатый. Руки сильно разветвляются начиная от основания; тесно сжаты; принадлежащие к одному радиусу руки частично или совершенно срастаются по бокам. Членики рук с осевыми каналами. Силур — н. девон.

Crotalocrinites Austin et Austin, 1842. Тип рода — *Cyathocrinites rugosus* Miller, 1821; силур Англии. Чашечка субшаровидная. IBB маленькие; BB относительно крупные; RR большей ширины, чем высоты. Анальная табличка X крупная, субквадратная. Анальная трубка — из вертикальных рядов небольших табличек с многочисленными порами в стенках. (Табл. VIII, фиг. 6—9). Силур Урала (1 вид), Красноярского края, Тувы и Узбекской ССР; силур З. Европы и Скандинавии (5 видов).

Syndetocrinus Kirk, 1933. Тип рода — *S. dartae* Kirk, 1933; силур С. Америки. IBB маленькие; BB крупные; RR крупные, каждая с неглубокой впадиной в месте сочленения с IBr_1. В заднем интеррадиусе две или более табличек. В крышке много мелких неправильных табличек Ambb и IAmbb. В центре ее 5 крупных оральных(?) табличек, причем одна из них отличается большей величиной. Каждая IBr_1 занимает не более $^2/_3$ верхней поверхности R и является аксиллярной. Руки ветвятся несколько раз. Членики каждой руки плотно прилегают друг к другу. (Табл. VIII, фиг. 10—12). Силур западного склона С. и Ср. Урала и Тянь-Шаня (1 вид); силур С. Америки (2 вида).

Paraperneroctinus Yakovlev, 1949. Тип рода — *P. sibiricus* Yakovlev, 1949; н. девон С. Урала. Чашечка состоит из многочисленных, в нижней части неправильно расположенных табличек. Руки состоят из толстых, несколько согнутых внутрь чашечки члеников, соседние ряды которых плотно примыкают друг к другу, причем швы между члениками этих рядов не совпадают. Амбулакральные желобки угловатые, с ответвлениями по границам между члениками. Ветвятся руки неоднократно, изотомически; число IBrr 5—6, IIBrr около 12. Стебель цилиндрический, с круглым центральным каналом, занимающим около $^4/_5$ его диаметра, с очень низкими члениками. В основании он расширяется и иногда разветвляется. (Табл. VIII, фиг. 13—15). Н. девон восточного склона С. Урала (1 вид).

Enallocrinus d'Orbigny, 1849; *Pernerocrinus* Bouška, 1946.

СЕМЕЙСТВО HYPOCRINIDAE WANNER, 1916

Чашечка маленькая, шаровидная. Число IBB 3 или 1; имеется 5RR, или они редуцированы до атрофии. Радиальные фасетки, если имеются, узкие, подковообразные или округлые, без аксиальных каналов. RA отсутствует; анальная X имеется или отсутствует. Оральные таблички покрывают или окружают рот, который в последнем случае прикрыт надоральными табличками. Анус, если он наблюдается, находится сбоку чашечки, над или под анальной X. Анальный мешок отсутствует. Руки, если они имеются, простые и неразделенные. Многие роды представлены микроскопическими формами. Девон(?), карбон — пермь.

Bolbocrinus Wanner, 1916. Тип рода — *B. hieroglyphicus* Wanner, 1916; пермь о. Тимора. Число IBB 3; имеется 5RR, одна анальная табличка, ограничивающая анальное отверстие сверху. Последнее расположено между RR и снизу примыкает к одной из BB. Поверхности RR сочленовные с руками, — большие, подковообразные, с глубоко врезающимися амбулакральными желобками. (Табл. IX, фиг. 1 и 2; рис. 122). Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (1 вид); пермь о. Тимора (7 видов).

Monobrachiocrinus Wanner, 1916. Тип рода — *M. ficiformis* Wanner, 1916; пермь о. Тимора. Форма чашечки яйцевидная или грушевидная. Все руки, кроме одной, и соответствующие RR атрофированы. Число IBB 3; высота BB больше их ширины. Сохранившаяся R с небольшой подковообразной, почти круглой площадкой для сочленения с рукой. Анальное отверстие расположено на границе единственной имеющейся R и BB. (Табл. IX, фиг. 3—6; рис. 123 и 124). Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (1 вид); пермь о. Тимора (2 вида) и о. Сицилии (1 вид).

Acariaiocrinus Wanner, 1924. Тип рода — *A. clavulus* Wanner, 1924; пермь о. Тимора. Чашечка очень маленькая, булавовидная, состоит из 3 венчиков: IBB, BB и оральных табличек. IBB видны сбоку, RR отсутствуют, 5 оральных табличек чередуются с BB и сомкнуты над ними. Анальное отверстие находится на середине верхнего края BB, на границе с двумя оральными табличками. (Табл. IX, фиг. 7—10; рис. 68). Н. пермь Ср. Урала (1 вид); пермь о. Тимора (2 вида).

Nereocrinus Wanner, 1924. Тип рода — *N. antiquus* Wanner, 1924; пермь о. Тимора. Чашечка широко притупленная в основании. Число IBB 3; они видимы сбоку, маленькая IB в переднем радиусе; задняя табличка B наверху, в соприкосновении с анальной табличкой X притуплена. Радиальные фасетки не занимают всей длины верхнего края RR, не имеют поперечного валика, снабжены неглубокой амбулакральной впадиной. (Табл. IX, фиг. 11 и 12; рис. 125). Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (1 вид); пермь о. Тимора (2 вида).

Hemistreptacron Yakovlev, 1926. Тип рода — *H. abrachiatum* Yakovlev, 1926; н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала. Чашечка эллипсоидальная, без RR и без рук. Оральные таблички образуют верхнюю куполообразную часть чашечки, нижняя часть ее образована 3 небольшими IBB и BB. Оральные таблички смещены так, что их вертикальные границы с BB не совпадают. Анальное отверстие находится на границе ораль-

ных табличек и BB. (Табл. IX, фиг. 13—15; рис. 126). Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (1 вид); пермь о. Тимора (1 вид).

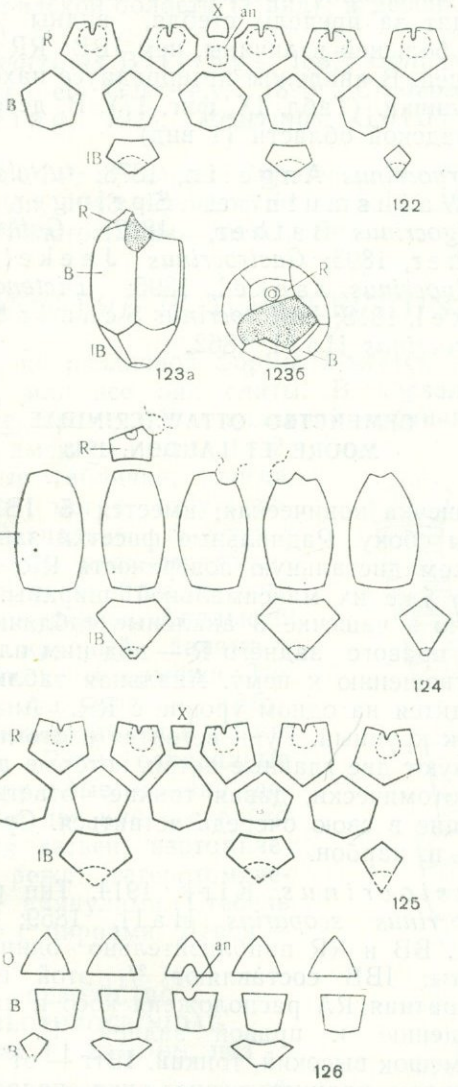


Рис. 122—126. Представители семейства Hypocrinidae Wanner, 1916.

Рис. 122. *Bolbocrinus hieroglyphicus* Wanner. Диаграмма чашечки. Пермь о. Тимора (Wanner, 1916). Рис. 123. *Monobrachiocrinus ovliformis* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку, со стороны анального синуса (показан точками); *б* — вид сверху; перистомальное поле (показано точками) с анальным синусом слева; вверху — единственная радиальная табличка с округлой, сочленовной для руки площадкой. Увел. Н. пермь Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956). Рис. 124. *Monobrachiocrinus ficiformis* Wanner. Диаграмма чашечки. Пермь о. Тимора (Wanner, 1916). Рис. 125. *Nereocrinus antiquus* Wanner. Диаграмма чашечки. Пермь о. Тимора (Wanner, 1924). Рис. 126. *Hemistreptacron abrachiatum* Yakovlev. Диаграмма чашечки. *IB* — инфрабазальная табличка; *B* — базальная; *X* — анальная; *O* — оральная; *an* — анус. Н. пермь Ср. Урала (Яковлев, 1926).

Lageniocrinus de Koninck et Le Hon, 1854; *Hypocrinus* Beyrich, 1862; *Sycocrinites* Austin et Austin, 1842; *Coenocystis* Girty, 1908; *Cydonocrinus* Bather, 1913; *Embryocrinus* Wanner, 1916; *Thetidicrinus* Wanner, 1916; *Abrachiocrinus* Wanner, 1920; *Metasycocrinus* Wanner, 1920; *Allosycocrinus* Wanner, 1924; *Atremacrinus* Wanner, 1929; *Cranocrinus* Wanner, 1929; *Tenagocrinus* Wanner, 1929; *Amphipsalidocrinus* J. M. Weller, 1930; *Dichostreblocrinus* J. M. Weller, 1930; *Tytthocrinus* J. M. Weller, 1930; *Edaphocrinus* Wright, 1935; *Asymmetrocrinus* Wanner, 1937; *Clithrocrinus* Kirk, 1937; *Pilidiocrinus* Wanner, 1937; *Prochoidocrinus* Wanner, 1937; ?*Codiacrinus* Schultze, 1867; ?*Lecythocrinus* White, 1879.

СЕМЕЙСТВО AMPHERISTOCRINIDAE S. A. MILLER, 1889

Чашечка от конической до шаровидной формы. Число IBB 3—5. Радиальные фасетки узкие. В дорзальной чашечке три анальные таблички: RA, X и одна проксимальная табличка анального мешка. Последний прочный, толстотаблитчатый. Руки ветвятся несколько раз изотомически. В. ордовик — н. карбон.

Parisocrinus Wachsmuth et Springer, 1880. Тип рода — *Poteriocrinites perplexus* Meek et Worthen, 1869; н. карбон США. Чашечка субконическая; RR имеют полукруглые сочленовные фасетки; линия сочленения их с члениками рук прямая. Анальный мешок массивный, с радиальными складками на табличках. Руки длинные, наверху членики их очень узкие. IBr не менее двух. (Табл. IX, фиг. 16). Н. карбон Кузбасса (1 вид); силур США, девон Германии и США, н. карбон З. Европы и США (11 видов).

?*Closterocrinus* Hall, 1852; *Euspirocrinus* Angelin, 1878; *Vasocrinus* Lyon, 1857; *Ampheristocrinus* Hall, 1879.

Cupressocrinitidae Roemer, 1855.

Вне СССР: семейства Palaeocrinidae Bather, 1899; Lecythocrinidae Kirk, 1934; Barycrinidae Jaekel, 1918; Petalocrinidae Weller et Davidson, 1896; Gasterocomidae Roemer, 1854.

ПОДОТРЯД DENDROCRININA

Чашечка от кубковидной до крутоконической формы. Радиальные фасетки иногда узкие, но обычно широкие, занимающие всю дистальную поверхность RR, с поперечными валиками. Крышка чашечки тонкая и подвижная или почти полностью занятая большим анальным мешком; оральные таблички имеются или атрофированы. Мадрепорит отсутствует. Руки изотомические или гетеротомические, без пиннул. Ср. ордовик — н. карбон.

СЕМЕЙСТВО DENDROCRINIDAE S. A. MILLER, 1889

Чашечка близка к конической. Присутствуют RA, анальная табличка X и у некоторых родов — еще одна анальная табличка. Анальный мешок высокий, образованный тонкими ребристыми табличками. Радиальные фасетки узкие. Руки изотомические, без пиннул. Ср. ордовик — девон.

Esthonocrinus Jaekel, 1918. Тип рода — *E. laevior* Jaekel, 1918; ср. девон Эстонии. IBB 5; они высокие. RA и анальная табличка X на одном уровне с RR. Анальный мешок образован одним рядом крупных таб-

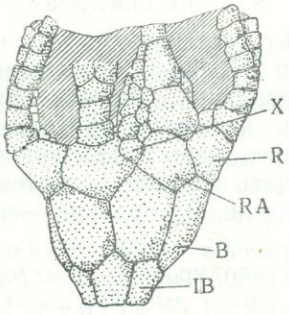


Рис. 127. *Esthonocrinus laevior* Jaekel.

Крона с анальной стороны. *IB* — инфрабазальная табличка, *B* — базальная; *R* — радиальная; *RA* — радианальная; *X* — анальная. Ср. ордовик Эстонии (Jaekel, 1918).

личек и другими неправильными мелкими табличками (рис. 127). Ср. ордовик Эстонии (2 вида).

Bactrocrinites Schnur, 1849; *Dendrocrinus* Hall, 1852; *Antihomocrinus* Schmidt, 1934; *Follicrinus* Schmidt, 1934; *Parisangulocrinus* Schmidt, 1934.

СЕМЕЙСТВО BOTRYOCRINIDAE BATHER, 1899

Чашечка от конической до шарообразной формы; RA четырехугольная, расположенная ниже правого заднего R; у некоторых родов отсутствует. Анальные таблички на одном уровне с RR; RA обычно маленькая, четырехугольная или отсутствует. Анальный мешок сильно развит, с более или менее ребристыми табличками. Радиальные фасетки узкие, подковообразные; руки делятся на две главные ветви, которые несут ответвления или пиннулы. Силур — н. карбон.

Parabotryocrinus Yakovlev, 1941. Тип рода — *P. tschudowensis* Yakovlev, 1941; в. девон (франский ярус) Ленинградской области. Чашечка низкоконическая, довольно широкая. Имеется 3 IBB; они образуют небольшое плоское основание, немного выходят за пределы стебля, видны сбоку. BB — большей величины, чем IBB; RR — еще большей. В анальном интеррадиусе находятся 2 таблички. (Табл. IX, фиг. 17). В. девон Ленинградской области (1 вид).

Botryocrinus Angelin, 1878; *Atelestocrinus* Wachsmuth et Springer, 1886; *Mastigocrinus* Bather, 1892; *Gothocrinus* Bather, 1893; *Gastrocrinus* Jaekel, 1895; *Rhadinocrinus* Jaekel, 1895; *Dictenocrinus* Jaekel, 1918; *Imitatocrinus* Schmidt, 1934; *Ancyrocrinus* Hall, 1862.

СЕМЕЙСТВО OTTAWACRINIDAE MOORE ET LAUDON, 1943

Чашечка коническая; имеется 5 IBB; они видны сбоку. Радиальные фасетки занимают целиком дистальную поверхность RR, но немного уже их максимальной ширины. Нормально в чашечке 3 анальные таблички; RA ниже правого заднего R — под ним или косо по отношению к нему. Анальная табличка X находится на одном уровне с RR. Анальный мешок крупный. Руки ветвятся изотомически; образуют две главные ветви, которые делятся гетеротомически, давая тонкие ответвления, могущие в свою очередь ветвиться. Ср. ордовик — н. карбон.

Lasiocrinus Kirk, 1914. Тип рода — *Homocrinus scoparius* Hall, 1859; девон США. BB и RR приблизительно одинаковой высоты; IBB составляют $^2/_3$ этой высоты. Квадратная RA расположена косо и ниже по отношению к правой задней R. Анальный мешок высокий, тонкий. IBrr — от 3 до 6; в каждом радиусе выше руки подразделяются гетеротомически, на каждом четвертом или пятом членике давая тонкие ответвления, попеременно справа и слева от главного ствола. Стебель круглый или пятиугольный. (Табл. X, фиг. 1). В. девон (франский ярус) Центрального девонского поля (1 вид); н. девон Германии; девон и н. карбон США (4 вида).

Pagecrinus Kirk, 1929. Тип рода — *P. gracilis* Kirk, 1929; девон США. Чашечка неширокая, высокая; IBB почти не видны с боковой поверхности; BB очень велики в сравнении с RR; RA отсутствует; анальная табличка X приблизительно такой же величины, как RR. Руки разветвляются изотоми-

чески, лишь один раз, на IBr_3 или IBr_4. Выше находятся длинные тонкие ответвления попеременно то с одной, то с другой стороны руки. (Табл. X, фиг. 2). В. девон (франский ярус) Ленинградской области (1 вид); в. девон США (1 вид).

Ottawacrinus Billings, 1887; *Goniocrinus* Miller et Gurley, 1890; *Cradeocrinus* Goldring, 1923; *Iteacrinus* Goldring, 1923.

Вне СССР: семейства Cupulocrinidae Moore et Laudon, 1943; Dendrocrinidae S. A. Miller, 1889; Thenarocrinidae Jaekel, 1918.

ПОДОТРЯД POTERIOCRINITINA

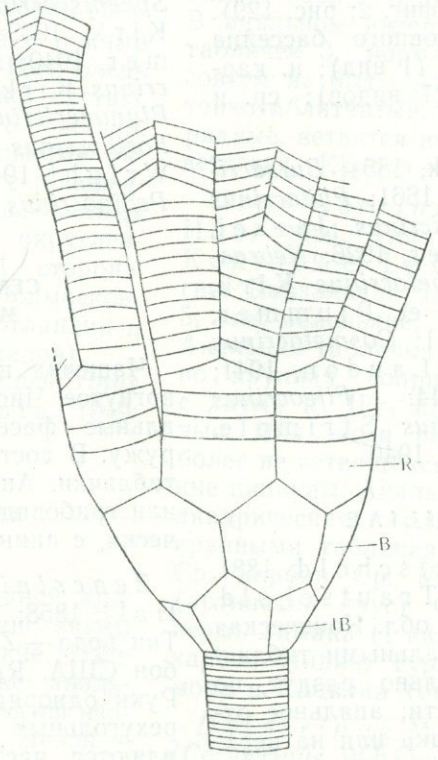
Чашечки различной формы. Имеется 5 или 3 IBB, или все они слиты. В дорзальной чашечке, кроме RA и анальной таблички X, часто имеются еще 1—2 анальные таблички; иногда все они могут отсутствовать. Радиальные фасетки с поперечным валиком, ямками для лигаментов и, возможно, мускулов. Анальный мешок крупный, занимает бо́льшую часть крышки. Типичные оральные и амбулакральные таблички отсутствуют. Руки однорядные или двурядные, обычно делятся на две или несколько главных ветвей, изотомические, реже гетеротомические, с пиннулами. Стебель обычно с циррами. Девон — триас.

СЕМЕЙСТВО BLOTHROCRINIDAE MOORE ET LAUDON, 1943

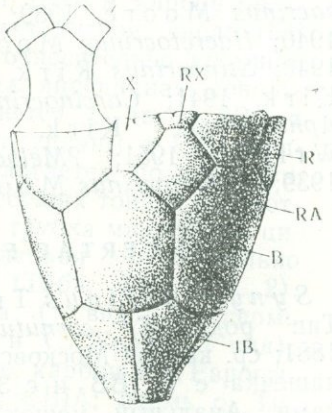
Чашечка от конической до чашевидной формы. Число IBB 5 или 3(?); видны сбоку. Поверхность сочленения каждой руки занимает всю ширину RR, несет валик и две лигаментные ямки. Обычно в состав чашечки входят 3 анальные таблички. RA присутствует почти у всех родов; анальная табличка X на одном уровне с верхним краем RR. Анальный мешок высокий, субцилиндрический. Руки однорядные, ветвятся изотомически не менее двух раз, за исключением переднего радиуса, где они могут ветвиться один раз или совсем не ветвиться. Н. карбон — пермь.

Moscovicrinus Jaekel, 1918. Тип рода — *Poteriocrinus multiplex* Trautschold, 1867; ср. карбон Московской обл. Коническая чашечка с 5 IBB и 3 анальными табличками. Анальный мешок спирально свернут, имеет два продольных ряда табличек со складками на них, направленными нормально к общей границе этих рядов. Число IBrr 2—3 в каждом радиусе; руки округленные на боках; они до трех раз дихотомически ветвятся. (Табл. XI. фиг. 1). Два вида. Ср. и в. карбон Подмосковного бассейна.

Blothrocrinus Kirk, 1940. Тип рода — *Poteriocrinus jesupi* Whitfield, 1881; н. карбон США. Крона очень высокая, кверху постепенно расширяющаяся, затем сужающаяся. IBB, BB и RR крупные. RA, анальная X и третья анальная табличка большие; последние две поднимаются над RR на половину своей



128



129

Рис. 128 и 129. Представители семейства Blothrocrinidae Moore et Laudon. 1943.

Рис. 128. *Blothrocrinus litvinovitschae* Yakovlev. Чашечка с частями рук и стебля (вид сбоку), × 1/2. Н. карбон (визе) С. Казахстана (Яковлев, 1954). Рис. 129. *Hydriocrinus pusillus* Trautschold. Вид чашечки сбоку, × 3 1/3. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Trautschold, 1867). *IB* — инфрабазальная табличка; *B* — базальная; *R* — радиальная; *RA*, *X*, *RX* — анальные таблички.

высоты. Анальный мешок, по имеющимся данным, длинный и тонкий, пронизанный порами. Руки длинные, округленные, со слабо клиновидными члениками. У некоторых видов руки ветвятся два или три раза эндотомически; часто ветвление близко к изотомическому. (Табл. X, фиг. 3; рис. 128). Н. карбон С. Казахстана (1 вид); н. карбон С. Америки (4 вида).

Hydriocrinus Trautschold, 1867. Тип рода — *H. pusillus* Trautschold, 1867; ср. карбон Подмосковного бассейна. Чашечка имеет форму урны. Число IBB 5; они высокие, пятиугольные. Имеются 3 шестиугольные BB и 2 семиугольные BB (упирающиеся в анальные таблички); RR, за исключением одной, расположенной вправо от анальных табличек, правильно пятиугольные. Анальных табличек 3; они помещаются целиком между RR. IBrr по одной, они вогнуты с обоих боков, наверху крышевидны и от них отходят по две ветви рук. (Табл. XI, фиг. 2; рис. 129). Ср. и в. карбон Подмосковного бассейна (1 вид); в. карбон Жигулей (1 вид); н. карбон Англии и Германии (7 видов); ср. и в. карбон США (1 вид).

Woodocrinus de Koninck, 1854; *Bursacrinus* Meek et Worthen, 1861; *Philocrinus* de Koninck, 1863; *Culmicrinus* Jaekel, 1918; *Ulrichicrinus* Springer, 1926; *Nebraskacrinus* Moore, 1939; *Lebetocrinus* Kirk, 1940; *Haeretocrinus* Moore et Plummer, 1940; *Stinocrinus* Kirk, 1941; *Cosmetocrinus* Kirk, 1941; *Carcinocrinus* Laudon, 1941; *Aphelecrinus* Kirk, 1944; *Fifeocrinus* Wright, 1951; *?Melbacrinus* Strimple, 1939; *?Elibatocrinus* Moore, 1940.

INCERTAE FAMILIAE

Synyphocrinus Trautschold, 1881. Тип рода — *S. cornutus* Trautschold, 1881; ср. карбон Московской обл. Коническая чашечка с 5 IBB и с 3 анальными табличками. Анальный мешок сильно раздут, по крайней мере, в верхней части; анальное отверстие находится сбоку мешка или на верхнем его конце. Руки многократно ветвятся, плоские на боках, с сочленовными для ветвей рук площадками на IBr_1, разделенными шиповидными выступами. (Табл. X, фиг. 4—6). Ср. карбон Подмосковного бассейна (2 вида); пермь о. Тимора (3 вида).

СЕМЕЙСТВО PACHYLOCRINIDAE KIRK, 1942

Кубкообразная чашечка обычно со слегка вогнутым основанием; число IBB 5; они не видны сбоку. Радиальные фасетки широкие, с валиками и лигаментными ямками. В состав чашечки почти всегда входят 3 анальные таблички. Анальный мешок небольшой, сложенный вертикальными рядами маленьких табличек. Руки однорядные, ветвящиеся изотомически не менее двух раз (у некоторых форм в верхних частях ветвятся эндотомически). Н. карбон — пермь.

Pachylocrinus Wachsmuth et Springer, 1880. Тип рода — *Scaphiocrinus aequalis* Hall,1861; н. карбон США. Чашечка обычно вдавлена с нижней стороны. Анальных табличек 3. Фасетки для рук занимают всю ширину RR. Руки многократно ветвятся дихотомически. (Табл. XI, фиг. 3 и 4). В. карбон Подмосковного бассейна (4 вида); н. карбон Англии; карбон и н. пермь США (65 видов).

Abrotocrinus Miller et Gurley, 1890; *Spheniscocrinus* Wanner, 1937; *Dasciocrinus* Kirk, 1939: *Texacrinus* Moore et Plummer, 1940; *Dinotocrinus* Kirk, 1941; *Hylodecrinus* Kirk, 1941; *Rhopocrinus* Kirk, 1942; *Plummericrinus* Moore et Laudon, 1943; *Forthocrinus* Wright, 1942; *Aulodesocrinus* Wright 1942; *Scotiacrinus* Wright, 1945; *Pedinocrinus* Wright, 1951.

СЕМЕЙСТВО ZEACRINITIDAE MOORE ET LAUDON, 1943

Чашечка низкая, шаровидная, основание вогнутое. Число IBB 5; сбоку не видны. Радиальные фасетки широкие, наклоненные наружу. В состав чашечки входят 3 анальные таблички. Анальный мешок пирамидальный или грибовидный. Руки ветвятся эндотомически, с пиннулами. Н. карбон — пермь.

Zeacrinites Troost, 1858 (*Zeacrinus* Hall, 1858; *Tundracrinus* Yakovlev, 1928). Тип рода — *Z. intermedius* Hall, 1858; н. карбон США. RA обычно соприкасаются с 2 RR. Руки однорядные, состоят из коротких четырехугольных члеников, многократно разветвляются, часто закручены на концах, с ветвями, обычно плотно примыкающими плоскими боками. Остальные морфологические особенности очень сильно изменчивы. Чашечка низкая или высокая, RA длинная или короткая; анальная зона широкая или узкая; анальный мешок различной формы; руки плоские или округленные; стебель круглый или пятиугольный. (Табл. XI, фиг. 5 и 6). В. карбон Подмосковного бассейна (1 вид), н. пермь Большеземельской тундры и западного склона

Полярного Урала (1 вид); н. карбон Шотландии, Англии; карбон США (27 видов).

Neozeacrinus Wanner, 1937; *Alcimocrinus* Kirk, 1938; *Eratocrinus* Kirk, 1938; *Linocrinus* Kirk, 1938; *Tholocrinus* Kirk, 1939; *Sarocrinus* Kirk, 1942.

СЕМЕЙСТВО AMPELOCRINIDAE KIRK, 1942

Чашечка чашеобразная; число IBB 5; они видны или не видны сбоку; сочленовные поверхности R широкие, наклоненные внутрь чашечки. В составе чашечки одна анальная табличка. Руки однорядные, ветвящиеся изотомически на IBr_2 или не ветвящиеся. IBr_1 и IBr_2 могут сливаться. Карбон.

Aesiocrinus Miller et Gurley, 1890. [*Phialocrinus* Trautschold, 1879 (non Eichwald, 1856)]. Тип рода — *Phialocrinus patens* Trautschold, 1879; ср. карбон Подмосковного бассейна. Сочленовные с руками поверхности RR равны по ширине IBr_1, очень узки и наклонены к оси чашечки частью, лежащей внутрь от поперечного валика. Анальный мешок образован несколькими рядами (4—5) табличек с порами и с поперечными складками. 10 ветвей рук, образованных слегка клиновидными члениками, округленными на боках и на наружной стороне. (Табл. XI, фиг. 7 и 8). Ср. карбон Подмосковного бассейна (2 вида); карбон Шотландии и США; пермь о. Тимора (около 10 видов).

Oklahomacrinus Moore, 1939; *Ampelocrinus* Kirk, 1942; *Allosocrinus* Strimple, 1949; *Polusocrinus* Strimple, 1951.

СЕМЕЙСТВО SCYTALOCRINIDAE MOORE ET LAUDON, 1943

Чашечка от конической до шаровидной, крона большая. Число IBB 5; они обычно видны сбоку. Радиальные фасетки широкие. Имеются 3 анальные таблички в чашечке; анальный мешок высокий, узкий. Руки ветвятся изотомически на IBr_1 или не ветвятся. Девон — карбон.

Scytalocrinus Wachsmuth et Springer, 1879. Тип рода — *Scaphiocrinus robustus* Hall, 1861; н. карбон США. Чашечка коническая. IBB хорошо развиты; RR и IBr_1 соприкасаются по прямой линии, по всей ширине табличек. Руки длинные, состоящие из четырехугольных или слабо клиновидных члеников. Они либо простые, либо изотомически ветвящиеся. Пиннулы средних размеров. (Табл. XII, фиг. 1). Н. карбон Донбасса (1 вид); н. карбон З. Европы; карбон США (около 20 видов).

Decadocrinus Wachsmuth et Springer, 1879; *Aulocrinus* Wachsmuth et Springer, 1897; *Ophiurocrinus* Jaekel, 1918; *Corematocrinus* Goldring, 1923; *Logocrinus* Goldring, 1923; *Gilmocrinus* Laudon, 1933; *Anemetocrinus* Wright, 1938; *Morrowcrinus* Moore et Plummer, 1938; *Linobrachiocrinus* Goldring, 1939; *Histocrinus* Kirk, 1940; *Hypselocrinus* Kirk, 1940; *Pegocrinus* Kirk, 1940; *Phacelocrinus* Kirk, 1940; *Bollandocrinus* Wright, 1951.

СЕМЕЙСТВО ERISOCRINIDAE S. A. MILLER, 1889

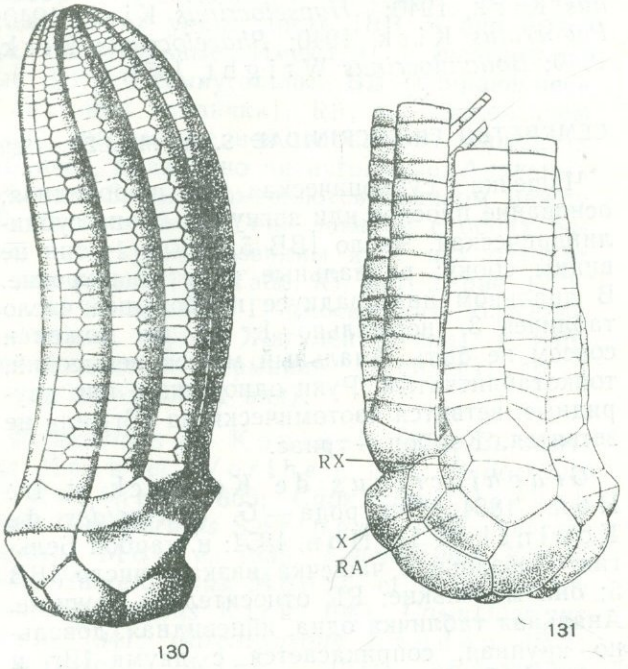
Чашечка субконическая или шаровидная; основание плоское или вогнутое; крона субцилиндрическая. Число IBB 5, 3 или 1; они не видны сбоку; радиальные фасетки широкие. В анальном интеррадиусе наибольшее число табличек 3, нормально 1; но их может и совсем не быть. Анальный мешок невысокий, тонкотаблитчатый. Руки однорядные или двурядные, ветвятся изотомически на IBr_1 или не ветвятся. Карбон — триас.

Graphiocrinus de Koninck et Le Hon, 1854. Тип рода — *G. encrinoides* de Koninck et LeHon, 1854; н. карбон Бельгии. Дорзальная чашечка низкая; число IBB 5; они маленькие; RR относительно крупные. Анальная табличка одна, яйцевидная, довольно крупная, соприкасается с двумя IBr_1 и с двумя R. IBr_1 плотно спаяны с RR, крупные. Над ними располагается по паре рук, более не ветвящихся, несущих тонкие и короткие пиннулы. Анальная трубка маленькая, цилиндрическая, составленная относительно крупными табличками. (Табл. XII, фиг. 2). Ср. карбон Ср. Урала (1 вид); н. пермь (артинский ярус) Ср. и С. Урала (1 вид); пермь Тимана (1 вид); н. карбон Зап. Европы; карбон Индии, Турции, США; пермь о. Тимора и Сицилии (около 30 видов).

Delocrinus Miller et Gurley, 1890 (*Ceriocrinus* White, 1880). Тип рода — *Poteriocrinus hemisphaericus* Troost, 1858; в. карбон США. Дорзальная чашечка имеет вогнутое основание, занятое 5 маленькими IBB; BB и RR крупные. Радиальные фасетки занимают всю ширину верхнего края RR, несут валики и лигаментные впадины. Единственная анальная табличка расположена между двумя R и IBr_1. Анальный мешок неизвестен. Руки ветвятся на IBr_1. Каждая IBr_1 несет выдающийся наружу большой шип. Один-два самых нижних IBrr однорядные, выше двурядные, плот-

но сжаты с боков, с пиннулами, обращенными внутрь. (Табл. XII, фиг. 3). Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (1 вид); пермь о. Тимора (9 видов); карбон Китая (1 вид); карбон и пермь США (около 40 видов).

Erisocrinus Meek et Worthen, 1865 (*Stemmatocrinus* Trautschold, 1867). Тип рода — *E. typus* Meek et Worthen,



130 131

Рис. 130 и 131. Представители подотряда Poteriocrinitina.

Рис. 130. *Erisocrinus cernuus* (Trautschold). Вид кроны сбоку, × 1⅗. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Trautschold, 1867).
Рис. 131. *Dicromyocrinus geminatus* (Trautschold). Вид кроны сбоку, × 1. *RA* — радианальная табличка; *X*, *RX* — анальные таблички. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Jaekel, 1918).

1865; ср. и в. карбон США. Чашечка почти цилиндрическая, с плоским или слегка вогнутым основанием. Число IBB 5; анальные таблички отсутствуют. Руки двурядные, двуветвистые. (Табл. XII, фиг. 4; рис. 130). Ср. карбон Подмосковного бассейна (1 вид); в. пермь Закавказья (1 вид); н. карбон Шотландии; в. карбон Бразилии; ср. и в. карбон и пермь США; пермь Сицилии (более 10 видов).

Stachyocrinus Wanner, 1916. Тип рода — *S. zea* Wanner, 1916; пермь о. Тимора. Чашечка с вогнутым основанием, так что сбоку видны лишь RR. Имеется 5 IBB; анальные таблички отсутствуют. Руки однорядные; разделяются на две ветви, плотно примыкают друг к другу, с четырехугольными Brr (табл. XII, фиг. 5). Н. пермь Тимана (1 вид); пермь о. Тимора (3 вида).

Lopadiocrinus Wanner, 1916; *Paragraphiocrinus* Wanner, 1937; *Phanocrinus* Kirk, 1937; *Paraplasocrinus* Moore et Plummer, 1938; *Endelocrinus* Moore et Plummer, 1940; *Pentaramicrinus* Sutton et Winkler, 1940.

СЕМЕЙСТВО CROMYOCRINIDAE JAEKEL, 1918

Чашечка полушаровидная. IBB 5; они обычно видны сбоку. Фасетки RR широкие, субгоризонтальные. Анальных табличек в чашечке 2 или 3. Анальный мешок низкий, конический. Руки не ветвящиеся или ветвящиеся изотомически один раз. Н. карбон — пермь.

Cromyocrinus Trautschold, 1867. Тип рода — *C. simplex* Trautschold, 1867; ср. карбон Подмосковного бассейна. Чашечка почти сферическая, с отчетливо выпуклым основанием и резкими шовными линиями между табличками; IBB большие, ясно видные сбоку. BB и RR весьма большие; анальных табличек 3; 5 однорядных простых рук. (Табл. XII, фиг. 6—8; рис. 110 и 111). Ср. карбон Подмосковного бассейна, Архангельской области и Коми АССР (3 вида); н. карбон Англии (1 вид); карбон США (1 вид).

Ulocrinus Miller et Gurley, 1890. Тип рода — *U. buttsi* Miller et Gurley, 1890; карбон С. Америки. Чашечка круглая или удлиненная. IBB полностью видны сбоку. RR часто небольшие. RA крупная, над ней располагаются 1 или 2 маленькие анальные таблички, большей своей частью выходящие за пределы дорзальной чашечки. Руки не ветвящиеся; членики рук клиновидные. (Табл. XII, фиг. 9; рис. 91г—е). Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (1 вид); н. карбон Германии и Шотландии; ср. и в. карбон США; пермь о. Тимора, Индии, США и Туниса (более 10 видов).

Dicromyocrinus Jaekel, 1918. Тип рода—*Cromyocrinus ornatus* Trautschold, 1867; ср. карбон Подмосковного бассейна. В отличие от *Cromyocrinus*, основание плоское или вогнутое, с 3 или 5 IBB, большей частью совершенно невидимыми сбоку. Руки однорядные или двурядные, раздваивающиеся на IBr_1, состоят из клиновидных члеников. (Табл. XII, фиг. 11—12; рис. 131). Ср. и в. карбон Подмосковного бассейна и Донбасса (6 видов); карбон Шотландии (1 вид).

Ureocrinus Wright et Strimple, 1945; *Tyrieocrinus* Wright, 1945.

INCERTAE FAMILIAE

Ivanovicrinus Yakovlev nom. nov. (*Trautscholdicrinus* Yakovlev et Ivanov, 1939) *. Тип рода — *Trautscholdicrinus miloradovitschi* Yakovlev, 1939; ср. карбон Подмосковного бассейна. Чашечка по форме близка к ширококонической с плоским основанием. Лишь уголки IBB заметны сбоку. Радиальные фасетки немного уже всей ширины RR. В анальном мешке с двух противоположных сторон имеется срединный ряд крупных табличек, снабженных по бокам складками, переходящими на смежные ряды более мелких табличек; руки образованы удлиненными члениками клиновидной формы, ветвятся только один раз. (Табл. XIII, фиг. 1). Ср. и в. карбон Подмосковного бассейна (1 вид).

СЕМЕЙСТВО AGASSIZOCRINIDAE S. A. MILLER, 1889

Чашечка от конической до яйцевидной формы; IBB 5 или же они все или частично слиты; хорошо видны сбоку. Фасетки RR вытянуты в длину, узкие; валик и лигаментные ямки слабо выражены. В анальном интеррадиусе дорзальной чашечки имеется от 4 до 1 таблички. Анальный мешок неизвестен. Руки изотомически разветвляются на IBr_1 или IBr_2. Стебель слабо выражен, за исключением молодых стадий и немногих взрослых форм. Н. карбон — пермь.

Petschoracrinus Yakovlev, 1927. Тип рода — *P. variabilis* Yakovlev, 1927; н. пермь Полярного Урала. Чашечка с более или менее параллельными боковыми краями. Базис дициклический; IBB и BB, по-видимому, могут сливаться в единое основание, или же имеется 5, 4 или 3 IBB. Высота чашечки сильно варьирует из-за изменчивости высоты BB. Единственная анальная табличка имеет параллельные или сходящиеся кверху боковые края и не выходит выше верхнего края RR. Руки редуцированные, короткие; имеют по 2 широких IBr; на верхней стороне IBr — узкая, резко отличающаяся по своему малому поперечнику остальная часть руки. Все членики гибко соединены. Стебель тонкий, по-видимому рудиментарный. (Табл. XIII, фиг. 2—5). Н. пермь Полярного Урала (1 вид).

Epipetschoracrinus Yakovlev, 1956. Тип рода — *E. borealis* Yakovlev, 1956. Н. пермь Полярного Урала. BB увеличены и соответствуют сумме IBB и BB *Petschoracrinus*. Остальные таблички чашечки и стебель, как у *Petschoracrinus*. (Табл. XIII, фиг. 6). Н. пермь Полярного Урала (1 вид).

Agassizocrinus Owen et Shumard, 1851; *Anartiocrinus* Kirk, 1940; *Paragassizocrinus* Moore et Plummer, 1940.

СЕМЕЙСТВО CADOCRINIDAE MOORE ET LAUDON, 1943

Чашечка субшаровидная, основание вогнутое; IBB 5; они маленькие, не видные сбоку; фасетки RR занимают целиком дистальную поверхность табличек, наклонены внутрь, имеют хорошо развитые валики и лигаментные ямки. В чашечке от 3 до 1 анальных табличек; руки плотно примыкают друг к другу, дихотомически ветвятся несколько раз. Пермь.

Cadocrinus Wanner, 1924. Тип рода — *Hidreionocrinus variabilis* Wanner, 1916; пермь о. Тимора. Чашечка блюдцеобразная; BB и RR большие; имеются 1—3 анальные таблички; анальный мешок, видимо, отсутствует. (Табл. XIII, фиг. 7). Н. пермь Тимана и Ср. Урала (2 вида); пермь о. Тимора (3 вида).

СЕМЕЙСТВО TRIMEROCRINIDAE MOORE ET LAUDON, 1943

Чашечка в сечении субокруглая или угловатая; число IBB от 5 до 3; они хорошо видны сбоку; фасетки RR занимают всю дистальную поверхность табличек, каждая имеет валик и лигаментные ямки; поверхность фасеток наклонена внутрь. В чашечке имеется от 3 до 1 анальных табличек. Анальный мешок и руки неизвестны. Пермь.

Trimerocrinus Wanner, 1916. Тип рода — *T. pumilus* Wanner, 1916; пермь о. Тимора. IBB 3; из них две большие и одна маленькая, расположенная в переднем радиусе; 3 анальные таблички. (Табл. XIII, фиг. 8—10; рис. 132). Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (1вид); пермь о. Тимора (3 вида).

Calceolispongia Etheridge, 1914.

СЕМЕЙСТВО MOLLOCRINIDAE WANNER, 1916

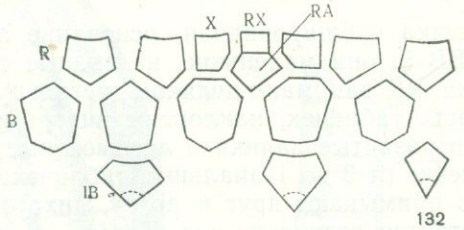
Чашечка от конической до шаровидной; число IBB 5, 3 или 1; они видны сбоку. Радиальные фасетки узкие, имеют валик и лигаментные желобки. RA имеется или отсутствует; X на одной линии с верхним краем RR. Анальный мешок слабо развит. Руки неизвестны. Ср. карбон — пермь.

---

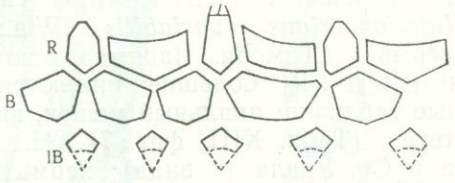
* Ввиду того, что название рода преоккупировано (А. П. Иванов, 1926), род переименован Н. Н. Яковлевым и назван в честь А. П. Иванова.

Hemimollocrinus Yakovlev, 1930. Тип рода — *H. uralensis* Yakovlev, 1930; н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала. Базис состоит из трех табличек, из которых меньшая находится в анальном интеррадиусе. Фасетки RR занимают почти всю ширину RR; имеются 3 анальные таблички. (Табл. XIII, фиг. 11). Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (1 вид).

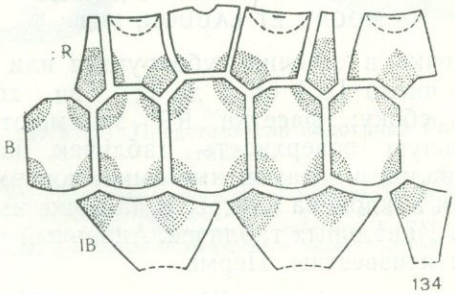
Strongylocrinus Wanner, 1916. Тип рода — *S. molengraffi* Wanner, 1916;



132



133



134

Рис. 132—134. Представители подотряда Poteriocrinitina.

Рис. 132. *Trimerocrinus pumilis*. Wanner Диаграмма чашечки. Пермь о. Тимора. Рис. 133. *Sundacrinus granulatus* Wanner. Диаграмма чашечки. Пермь о. Тимора. Рис. 134. *Indocrinus elegans* Wanner. Диаграмма чашечки. *IB* — инфрабазальная табличка; *B* — базальная; *R* — радиальная; *RA* — радианальная; *X*, *RX* — анальные таблички. Пермь о. Тимора (Wanner, 1916).

пермь о. Тимора. Чашечка шаровидная; число IBB обычно 3; они видны сбоку. Сочленовные поверхности RR с руками не занимают всей длины верхнего края RR. В анальном интеррадиусе имеется табличка с крышевидно скошенным верхним краем. (Табл. XIII, фиг. 12 и 13). Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (1 вид); пермь о. Тимора (1 вид).

Mollocrinus Wanner, 1916; *Basleocrinus* Wanner, 1916; *Roemerocrinus* Wanner, 1923.

СЕМЕЙСТВО SUNDACRINIDAE MOORE ET LAUDON, 1943

Чашечка субшаровидная; число IBB от 5 до 3; они обычно хорошо видны сбоку; фасетки RR имеют сильный наклон внутрь, занимают целиком дистальную поверхность табличек; у некоторых родов на первой или на двух RR радиальные фасетки для рук отсутствуют. Руки и анальный мешок неизвестны. Имеется от 3 до 1 анальных табличек. Ср. карбон — пермь.

Sundacrinus Wanner, 1916. Тип рода — *S. granulatus* Wanner, 1916; пермь о. Тимора. Имеется 5 IBB; они видны сбоку. Из 5 RR две намного у́же остальных; руки на них полностью атрофированы (передний левый и правый радиусы). (Табл. XIII, фиг. 14 и 15; рис. 133). Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (1 вид); пермь о. Тимора (4 вида).

Indocrinus Wanner, 1916. Тип рода — *I. elegans* Wanner, 1916; пермь о. Тимора. Чашечка довольно высокая. Таблички с сильно выраженными возвышениями и глубокими ямками в углах между ними. IBB 3, они видны сбоку. Правый и левый передние RR всегда без сочленовных фасеток, обычно у́же, чем остальные RR; иногда отсутствуют. Поверхности сочленения остальных RR снабжены валиком и лигаментными ямками и не занимают всей ширины RR. По-видимому, имеются 3 анальные таблички, причем 2 верхние образуют анальный лоток. (Табл. XIII, фиг. 16—17; рис. 69 и 134). Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (1 вид); пермь о. Тимора (9 видов).

Hemiindocrinus Yakovlev, 1926; *Tribrachiocrinus* McCoy, 1847; *Parindocrinus* Wanner, 1937.

СЕМЕЙСТВО SPANIOCRINIDAE MOORE ET LAUDON, 1943

Чашечка коническая; число IBB от 5 до 3; они видны сбоку; фасетки широкие, имеющие валик и лигаментные ямки, поверхность их субгоризонтальная; анальная табличка одна, расположена не выше RR или отсутствует. Анальный мешок неизвестен. Руки неразделенные или ветвящиеся изотомически на IBr_1. Карбон — пермь.

Spaniocrinus Wanner, 1924. Тип рода — *S. validus* Wanner, 1924; пермь о. Тимора. Число IBB 5; они видны сбоку.

Анальные таблички отсутствуют. Число рук 5; они неразделенные, состоят из больших четырехугольных массивных члеников. (Табл. XIII, фиг. 18 и 19). В. пермь Закавказья (Джульфа) (1 вид); пермь о. Тимора (1 вид); пермь США (1 вид).

Sinocrinus Tien, 1926; *Stuartwellecrinus* Moore et Plummer, 1938; ?*Missouricrinus* S. A. Miller, 1891.

Вне СССР: семейства Poteriocrinitidae Wachsmuth et Springer, 1886; Glossocrinidae Goldring, 1923; Pelecocrinidae Kirk, 1941; Apograhiocrinidae Moore et Laudon, 1943; Cercidocrinidae Moore et Laudon, 1943; Hydreionocrinidae Jaekel, 1918; Pirasocrinidae Moore et Laudon, 1943; Timorechinidae Jaekel, 1918; Eupachycrinidae S. A. Miller, 1889; Rhabdocrinidae Ramsbottom, 1960; Encrinidae Bather, 1899.

ПОДКЛАСС FLEXIBILIA

Чашечка состоит из дициклического основания, венца RR и нижних Brr. Число IBB 3; две крупные и одна, расположенная всегда в правом заднем радиусе, маленькая. IRR имеются или отсутствуют. Находящиеся в составе дорзальной чашечки анальная табличка X и иногда RA в процессе эволюции постепенно передвигаются вверх, а у верхнепалеозойских форм часто совсем исчезают. Нижние членики рук соприкасаются или разделены IRR; часто имеются IBrr. Большинство табличек чашечки неплотно соединено. Свободные руки недостаточно обособлены от рук, входящих в состав дорзальной чашечки. Крышка чашечки гибкая, состоит из оральных, амбулакральных и многочисленных маленьких интерамбулакральных табличек. Рот и пищевые желобки, расположенные на ее поверхности, открыты. Анальная трубка отсутствует. Руки однорядные, без пиннул. Стебель в сечении круглый, без циррей. Ср. ордовик — пермь.

ОТРЯД TAXOCRINIDA

Крона сильно вытянутая; анальная табличка (X) неплотно соединена с задней базальной табличкой (B) и примыкающими RR и IBrr; вышележащие анальные таблички тоже неплотно соединены с соседними радиусами. Ср. ордовик — н. карбон.

Одно семейство Taxocrinidae Angelin, 1878 (6 родов, все вне СССР).

ОТРЯД SAGENOCRINIDA

Крона умеренно вытянутая; таблички чашечки соединены относительно более плотно, чем у Taxocrinida. Анальная табличка X, если она имеется, плотно соединена с задней B и примыкающими RR. Силур — пермь.

СЕМЕЙСТВО SYNEROCRINIDAE JAEKEL, 1918

Крона продолговатая, округленная; IBB горизонтальные, прикрыты стеблем. RA отсутствует. Радиусы расширяются вверх от RR; частично разделены IRR; ветвление рук изотомическое или гетеротомическое. Ср. девон — пермь.

Dactylocrinus Quenstedt, 1876 (*Dimerocrinites* Pacht, 1852). Тип рода — *Dimerocrinites oligoptilus* Pacht, 1852; в. девон Новгородской и Псковской обл. Чашечка субконическая, с IBB, едва выдающимися из-под стебля. Во всех интеррадиусах имеется по одной IR, за исключением анального интеррадиуса, в котором над X находится несколько табличек, причем нижняя из них соприкасается с высокой B. Руки гетеротомические, имеют около 20 главных ветвей, несущих ответвления лишь с одного бока; последние иногда также ветвятся. Имеются немногочисленные IBrr между ветвями каждой руки. (Табл. XIV, фиг. 1). В. девон (франский ярус) Новгородской и Псковской обл. (2 вида); ср. и в. девон Германии, Бельгии и США (5 видов).

Wachsmuthicrinus Springer, 1902. Тип рода — *Forbesiocrinus thiemi* Hall, 1861; н. карбон США. IBB и основания BB — в стеблевой впадине. Задняя B не отличается от других. Руки гетеротомические; 20 главных ветвей с ответвлениями, направленными внутрь. IBrr по две, IR по одной в каждом интеррадиусе, за исключением анального, где их две — одна над другой. (Табл. XIV, фиг. 2). В. девон (франский ярус) Воронежской обл. (1 вид); н. карбон Шотландии и США (1 вид).

Synerocrinus Jaekel, 1897. Тип рода — *Forbesiocrinus incurvus* Trautschold, 1867; ср. карбон Подмосковного бассейна.

Чашечка удлиненная или округленная, расширяется вверх от RR. Число IRR от 3 до 5 в каждом интеррадиусе; в заднем нижняя из них (X) соприкасается с B, вершинный угол которой притуплен; IBrr по 2 в каждом радиусе. Руки гетеротомические, с 20 главными ветвями, с простыми ветвлениями на внутренней стороне. Между основными частями двух первоначальных ветвей каждой руки расположены немногочисленные IBrr. (Табл. XIV, фиг. 3). Ср. карбон Подмосковного бассейна, Донбасса и Ср. Азии (1 вид); ср. и в. карбон США (1 вид).

Euryocrinus Phillips, 1836; *Amphicrinus* Springer, 1906; *Artichthyocrinus* Wright, 1923; *Ainacrinus* Wright, 1939; *Talanterocrinus* Moore et Plummer, 1940; *Rumphiocrinus* Wanner, 1924.

СЕМЕЙСТВО HOMALOCRINIDAE ANGELIN, 1878

Чашечка низкая, округленная. IBB выходят за пределы стеблевой впадины. Радиусы частично разделены IBrr. Силур — пермь.

Pycnosaccus Angelin, 1878. Тип рода — *Cyathocrinites scrobiculatus* Hisinger, 1840; силур о. Готланда. IBB слегка выдаются из-под стебля. Анальная табличка X и RA имеются; они находятся целиком в венце RR; над X возвышается вертикальный ряд табличек; присутствуют IBrr. Руки округлены, ветвятся изотомически; ветви раскинуты, часто не соприкасаются друг с другом. (Табл. XIV, фиг. 4). Франский ярус в. девона Воронежской обл. (1 вид); силур о. Готланда, Чехословакии и США; в. девон Канады (около 10 видов).

Calpiocrinus Angelin, 1878; *Homalocrinus* Angelin, 1878; *Asaphocrinus* Springer, 1920; *Hormocrinus* Springer, 1920; *Anisocrinus* Angelin, 1878; *Cholocrinus* Springer, 1906; *Nipterocrinus* Wachsmuth, 1868; *Prophyllocrinus* Wanner, 1916; *Proapsidocrinus* Wanner, 1924; *Ancistrocrinus* Wanner, 1924.

СЕМЕЙСТВО LECANOCRINIDAE SPRINGER, 1913

Крона короткая, округленная. IBB выходят за пределы стебля, иногда слиты. Анальная табличка X имеется или отсутствует. RR прилегают друг к другу, за исключением анальной стороны, где они разделены анальной табличкой X. Руки на концах сильно изогнуты внутрь чашечки. Силур — пермь.

Calycocrinus Wanner, 1916. Тип рода — *C. curvatus* Wanner, 1916; пермь о. Тимора. IBB слиты. BB пятиугольные, наверху крышевидно скошены; они имеют одинаковую ширину и высоту или бо́льшую ширину. RR пятиугольные, большей ширины, чем высоты, с горизонтальным или слабо слева направо понижающимся верхним краем. Анальные таблички отсутствуют. Радиальные фасетки занимают всю ширину RR. Руки очень короткие, однорядные, с члениками приблизительно одинаковой высоты. IBrr 2—3, редко 4 в каждом радиусе; ширина их по крайней мере в три раза больше высоты. Число IIBrr до 6. (Табл. XIV, фиг. 5—9; рис. 63—65 и 99). Н. пермь (артинский ярус) Ср. и С. Урала (1 вид); пермь о. Тимора (около 20 видов).

Asuturaecrinus Yakovlev, 1956. Тип рода — *A. dorofeievi* Yakovlev, 1956; н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала. Чашечка грушевидная; один бок длиннее противоположного; околоротовое поле воронкообразно углублено, имеет уклон в одну сторону. Таблички чашечки срослись и швы отсутствуют. Стебля нет: чашечка прикреплялась цементацией. (Табл. XIV, фиг. 10). Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (1 вид).

Lecanocrinus Hall, 1852; *Geroldicrinus* Jaekel, 1918; *Mespilocrinus* de Koninck et Le Hon, 1854; *Cibolocrinus* Weller, 1909; *Loxocrinus* Wanner, 1916; *Petrocrinus* Wanner, 1924; *Syntomocrinus* Wanner, 1916; *Plagiocrinus* Wanner, 1924; *Palaeoholopus* Wanner, 1916; *Brachypus* Wanner, 1929; ?*Carlopsocrinus* Wright, 1933.

Вне СССР: семейства Sagenocrinitidae Roemer, 1855; Ichthyocrinidae Angelin, 1878.

ПОДКЛАСС CAMERATA

Таблички чашечки плотно соединены. Основание моно- или дициклическое. В дорзальную чашечку обычно включены нижние Brr. IRR большей частью имеются во всех интеррадиусах и всегда в анальном, где они часто более многочисленны. В основании последнего обычно находится крупная симметрично расположенная табличка (A). Крышка чашечки сводообразная. Рот и пищевые желобки расположены под ней. Анальное отверстие часто на конце анальной трубки. Руки однорядные или двурядные, с пиннулами. Ср. ордовик — пермь.

ОТРЯД DIPLOBATHRIDA

Основание чашечки дициклическое. Ср. ордовик — н. карбон.

ПОДОТРЯД ZYGODIPLOBATHRINA

BB располагаются между RR и образуют с ними венец из 10 табличек, причем все они соприкасаются с IBB. Ср. ордовик — ср. девон.

Включает 2 семейства: Cleiocrinidae S. A. Miller, 1889; Spyridicrinidae Jaekel, 1918. Оба вне СССР.

ПОДОТРЯД EUDIPLOBATHRINA

RR и BB образуют два отдельных чередующихся цикла. Ср. ордовик — н. карбон.

СЕМЕЙСТВО ARCHAEOCRINIDAE MOORE ET LAUDON, 1943

Дорзальная чашечка вытянутая. RR отделены друг от друга IRR, опирающимися на BB. У ордовикских родов имеются срединные радиальные гребни. IRR и IBrr многочисленные, правильные, заметно депрессированные. Анальный интеррадиус недепрессирован, более широкий, чем остальные, с дополнительными табличками. Руки однорядные и двурядные. Ср. ордовик — силур.

Rhaphanocrinus Wachsmuth et Springer, 1885. Тип рода — *Glyptocrinus subnodosus* Walcott, 1884; ср. ордовик С. Америки. IBB маленькие. Срединные радиальные гребни крупные. IRR и IBrr крупные, правильные, многоугольные. (Табл. XIV, фиг. 11). Ср. ордовик Эстонии (1 вид); ордовик — н. девон З. Европы и США (5 видов).

Archaeocrinus Wachsmuth et Springer, 1881; *Balacrinus* Ramsbottom, 1960.

СЕМЕЙСТВО RHODOCRINITIDAE ROEMER, 1855

Дорзальная чашечка округленная или субцилиндрическая, с плоским или вогнутым основанием. У примитивных родов имеются срединные радиальные гребни. Анальный интеррадиус более широкий, чем другие, заключает больше табличек. Крышка состоит из многочисленных табличек, часто с анальной трубкой. Руки двурядные, свободные над IIBr, неветвистые или с многочисленными простыми боковыми ветвями, с длинными пиннулами. Ср. ордовик — н. карбон.

Rhodocrinites Miller, 1821. Тип рода — *R. verus* Miller, 1821; н. карбон Англии. Чашечка шаровидная. Число IBB 5 — во впадине основания, IRR — или в горизонтальных, или в вертикальных рядах. Крышка небольшая; анус проходит прямо через нее. (Табл. XIV, фиг. 12). Н. карбон Приуртышья (2 вида); девон Германии, н. карбон З. Европы и США (около 35 видов).

Deocrinus Hudson, 1907; *Hercocrinus* Hudson, 1907; *Atactocrinus* Weller, 1916; *Maquoketocrinus* Slocom, 1924; *Anthemocrinus* Wachsmuth et Springer, 1881; *Paragazacrinus* Springer, 1926; *Emperocrinus* Miller et Gurley, 1895; *Lyriocrinus* Hall, 1852; *Acanthocrinus* Roemer, 1850; *Diabolocrinus* Wachsmuth et Springer, 1897; *Rhipidocrinus* Zittel, 1879; *Diamenocrinus* Oehlert, 1891; *Gilbertsocrinus* Phillips, 1836; *Wilsonicrinus* Springer, 1926; *Paulocrinus* Springer, 1926; *Thylacocrinus* Oehlert, 1879; *Sphaerotocrinus* Goldring, 1923.

Вне СССР: семейства Reteocrinidae Wachsmuth et Springer, 1885; Dimerocrinitidae Zittel, 1879; Lampterocrinidae Bather, 1899; Gazacrinidae S. A. Miller, 1892; Orthocrinidae Jaekel, 1918; Nyctocrinidae Moore et Laudon, 1943; Ptychocrinidae Jaekel, 1918.

ОТРЯД MONOBATHRIDA

Основание чашечки моноциклическое. Ср. ордовик — пермь.

ПОДОТРЯД TANAOCRININA

Основание шестиугольное. Нижняя анальная табличка (A) находится между RR. В. ордовик — пермь.

СЕМЕЙСТВО ACTINOCRINITIDAE ROEMER, 1855

Дорзальная чашечка субконическая, крышка выпуклая. Число BB 3; они равные. Над анальной табличкой A расположены 2 таблички. IRR у примитивных форм многочисленны и соприкасаются с крышкой, у более высокоорганизованных — малочисленны и от-

делены от нее; они четырехугольные. Имеется по одной IIBrr в каждом радиусе. Свободные руки двурядные, с длинными пиннулами. Н. карбон — пермь.

Teleiocrinus Wachsmuth et Springer, 1881. Тип рода — *Actinocrinus umbrosus* Hall, 1858; н. карбон С. Америки. Brr, объединенные в чашечку, многочисленные, аксиллярные над IBr_1. Имеется обычно по 3 IRR; IBrr развиты или отсутствуют. В местах контакта с первыми члениками свободных рук образуется обод, опоясывающий чашечку. Свободные руки направлены наружу. Амбулакральные желобки широкие. Таблички дорзальной чашечки на поверхности могут иметь узлы и отходящие от них ребрышки и бугорки. На некоторых табличках крышки иногда имеются шипы. (Табл. XIV, фиг. 13). Н. карбон Кузбасса (1 вид); н. карбон С. Америки (9 видов).

Actinocrinites Miller, 1821; *Steganocrinus* Meek et Worthen, 1866; *Cactocrinus* Wachsmuth et Springer, 1897; *Physetocrinus* Meek et Worthen, 1869; *Strotocrinus* Meek et Worthen, 1866; *Cytidocrinus* Kirk, 1944.

СЕМЕЙСТВО HEXACRINITIDAE WACHSMUTH ET SPRINGER, 1881

Число BB равно 3; они равные. Имеется 5 больших RR и одна анальная табличка A, по величине и форме сходная с RR. Радиальные фасетки обычно узкие. Крышка большая, сложена табличками средней величины; оральные и амбулакральные таблички отчетливо выделяются. Анус центральный или краевой, расположен на крышке или на вершине небольшой трубки. Руки, начиная от основания, свободные. Силур(?), девон — н. и ср.(?) карбон.

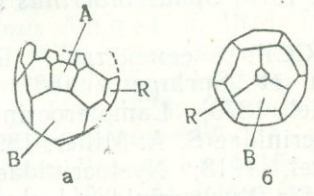


Рис. 135. *Prohexacrinus arcticus* Yakovlev.

а — вид чашечки сбоку; *б* — вид со стороны основания. *B* — базальная табличка; *R* — радиальная; *A* — анальная. Силур(?) Полярного Урала (Яковлев, 1946).

Prohexacrinus Yakovlev, 1946. Тип рода — *P. arcticus* Yakovlev, 1946; силур(?) Полярного Урала. BB большие. RR шестиугольные. Равная им по величине анальная табличка A, по-видимому, заканчивается наверху острым углом. Между брахиальными табличками внизу одна большая шестиугольная табличка и над нею две таблички, над которыми, по-видимому, находится еще одна табличка. Три порядка ветвления рук (рис. 135). Силур(?) Полярного Урала (1 вид).

Hexacrinites Austin et Austin, 1843. Тип рода — *Platycrinites interscapularis* Phillips, 1841; ср. девон Англии. Три BB иногда срастаются в одно целое; очень большие и высокие RR и анальная табличка A. Остальные IRR вдвинуты в крышку чашечки. Последняя умеренно выпуклая. Анальное отверстие эксцентрично; иногда имеется анальная трубка. Имеется по одной или по две IBrr. Руки однорядные. От главных ветвей отходят слабые боковые ветви. (Табл. XV, фиг. 1; рис. 72). Девон Казахстана, Горного Алтая, Забайкалья и Дальнего Востока (2 вида), ср. карбон Подмосковного бассейна (1 вид); девон З. Европы, США и Канады (около 50 видов).

Arthroacantha Williams, 1883; *Platyhexacrinus* Schmidt, 1913.

СЕМЕЙСТВО DICHOCRINIDAE S. A. MILLER, 1889

Таблички дорзальной чашечки обычно тонкие; число BB 2; они равные, образуют шестиугольник; их линия соприкосновения проходит в передне-заднем направлении. RR крупные; в чашечке одна анальная табличка A. В крышке различимы оральные и часто IAmbb и Ambb таблички. Руки, начиная от основания, свободные. Анальная трубка отсутствует. Анус прямо на крышке. Карбон — пермь.

Dichocrinus Münster, 1839. Тип рода — *D. radiatus* Münster, 1839; н. карбон Бельгии. Дорзальная чашечка крутоконическая. Анальная табличка A крупная, почти равная по размеру RR. Крышка низкая, составленная маленькими табличками. Руки однорядные или двурядные. (Табл. XV, фиг. 2 и 3; рис. 60). Н. карбон Кузбасса (2 вида); пермь Тимана (1 вид); девон З. Европы (1 вид); н. карбон З. Европы и С. Америки (около 50 видов).

Stomiocrinus Wanner, 1937. Тип рода — *S. subglobosus* Wanner, 1937; пермь о. Тимора. Большая анальная табличка A сходна по величине и форме с RR. Крышка чашечки образована только оральными табличками; рот открытый. Стебель двусторонне-симметричный. (Табл. XV, фиг. 4 и 5).

Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (1 вид); пермь Охотско-Колымского края (1 вид); пермь о. Тимора (3 вида).

Paradichocrinus Springer, 1926; *Camptocrinus* Wachsmuth et Springer, 1897; *Talarocrinus* Wachsmuth et Springer, 1881; *Pterotocrinus* Lyon et Casseday, 1859; *Neodichocrinus* Wanner, 1937.

СЕМЕЙСТВО ACROCRINIDAE WACHSMUTH ET SPRINGER, 1885

Имеется 2 BB, как у Dichocrinidae. RR всюду соприкасаются между собой, за исключением анальной стороны. В чашечке имеется одна анальная табличка A. Между BB и RR расположены многочисленные, варьирующие в числе, дополнительные таблички. Крышка уплощенная, мелкотаблитчатая. Карбон.

Acrocrinus Yandell, 1855. Тип рода — *A. shumardi* Yandell, 1855; н. карбон США. Между BB и RR расположены таблички неправильной формы. RR низкие, широкие. Крышка чашечки мелкотаблитчатая. Руки, свободные от основания, однорядные или двурядные. (Табл. XV, фиг. 6). Ср. карбон Подмосковного бассейна (1 вид); н. карбон США (около 10 видов).

Вне СССР: семейства Tanaocrinidae Bather, 1899; Xenocrinidae S. A. Miller, 1889; Abacocrinidae Jaekel, 1918; Periechocrinitidae Austin et Austin, 1843; Paragaricocrinidae Moore et Laudon, 1942; Amphoracrinidae Bather, 1899; Desmidocrinidae Angelin, 1878; Methabocrinidae Ubaghs, 1958; Coelocrinidae Bather, 1899; Batocrinidae Wachsmuth et Springer, 1897.

ПОДОТРЯД GLYPTOCRININA

Основание пятиугольное. Нижняя анальная табличка (A) расположена выше венца табличек RR. Ср. ордовик — пермь.

СЕМЕЙСТВО SCYPHOCRINITIDAE JAEKEL, 1918

Дорзальная чашечка вытянутая. Имеется 4 BB. На табличках развиты более или менее выраженные радиальные гребни. IRR многочисленные. Крышка состоит из большого числа маленьких табличек. Анальная трубка субцентральная. Руки однорядные или двурядные, ветвление их изотомическое. IIBr очень многочисленные. Фиксированные пиннулы составляют важную часть чашечки. В состав чашечки входят по две руки, приходящиеся на каждый радиус. Силур — н. девон.

Scyphocrinites Zenker, 1833 (*Scyphocrinus* Roemer, 1855; *Camarocrinus* Hall, 1879; *Lobolithus* Waagen et Jahn, 1899). Тип рода — *S. elegans* Zenker, 1833; силур З. Европы. Чашечка большая. IRR кверху разветвляются на много рядов, постепенно переходят в крышку чашечки. Стебель круглый, состоит из низких члеников. Основание стебля (так называемые лоболиты) шарообразно вздутое, мелкотаблитчатое и снабженное внутренними перегородками. (Табл. XVI, фиг. 1—3; рис. 87, 98 и 108). Силур Казахстана (1 вид); силур З. Европы, США, Китая, Индии и Бирмы; девон США (около 15 видов).

Carolicrinus Waagen et Jahn, 1899.

СЕМЕЙСТВО EUCALYPTOCRINITIDAE ROEMER, 1855

Число BB 4; они помещаются во впадине основания, куда частично заходят нижние края RR. В каждом интеррадиусе имеется одна крупная табличка и две более маленькие над ней. Они несут ребровидные перегородки, между которыми находятся руки. Крышка составлена четырьмя венцами крупных табличек, вытянутых в длинную анальную трубку с анусом на конце. IBrr и IIBrr состоят из небольшого числа табличек, входят в дорзальную чашечку. IIIBrr свободные, в основании однорядные, затем двурядные; лежат парами между радиальными и интеррадиальными ребровидными выступами табличек крышки. Силур — ср. девон.

Eucalyptocrinites Goldfuss, 1826. Тип рода — *E. rosaceus* Goldfuss, 1831; девон Германии. Ребровидные перегородки подняты над дистальными концами свободных рук. (Табл. XV, фиг. 7; рис. 79). Н. девон Урала (1 вид); силур З. Европы, США и ?Австралии; ср. девон Германии (около 45 видов).

Calliocrinus d'Orbigny, 1849.

СЕМЕЙСТВО PLATYCRINITIDAE AUSTIN ET AUSTIN, 1843

Число BB 3; они неравные или спаяны в одну табличку. RR крупные. Анальные таблички в дорзальной чашечке отсутствуют. В крышке различаются амбулакральные и интерамбулакральные таблички. Анальная трубка обычно отсутствует; анус находится прямо в крышке. Проксимальные части рук более или менее определенно обособлены от RR.

Радиальные фасетки узкие. В каждом радиусе имеется обычно по одной IBr и по две IIBr. Дистально руки ветвятся редко. Стебель вблизи дорзальной чашечки состоит из цилиндрических члеников, ниже — из эллиптических; скручен. Силур — пермь.

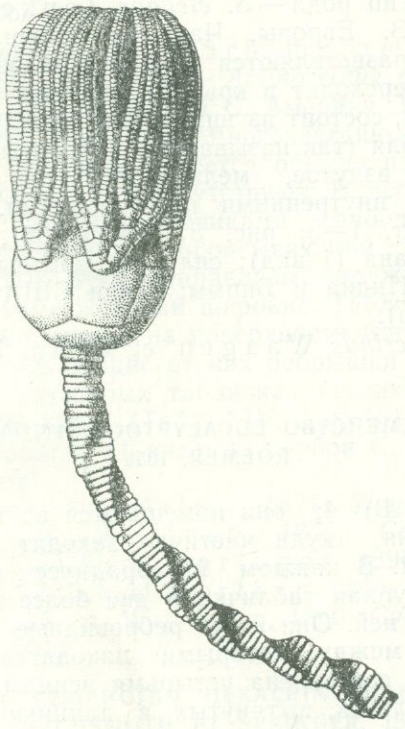


Рис. 136. *Platycrinites symmetricus* (Wachsmuth et Springer). Крона с частью стебля. Увел. Н. карбон США (Циттель, 1934).

Platycrinites Miller, 1821 (*Platycrinus* Agassiz, 1836). Тип рода — *P. laevis* Miller, 1821; н. карбон Англии. Чашечка от круто конической до уплощенной, иногда с вогнутым основанием. Маленькая B находится в левом переднем интеррадиусе. BB могут сливаться. Структура крышки варьирует. Руки однорядные или двурядные. Стебель состоит из низких члеников, книзу заострен и снабжен циррами. (Рис. 136). Девон Германии, Англии и США; особенно карбон З. Европы и США; пермь о. Тимора (около 150 видов).

Фрагменты стеблей и отдельные таблички чашечек, принадлежащие Platycrinitidae, описаны из карбона Подмосковного бассейна и Ферганы, а также из перми Урала и Тимана (Табл. XV, фиг. 8).

Brachmacrinus Sollas, 1900; *Pleurocrinus* Austin et Austin, 1843; *Eucladocrinus* Meek, 1871; *Neoplatycrinus* Wanner, 1916; *Eutelecrinus* Wanner, 1916; *Plesiocrinus* Wanner, 1937; *Plemnocrinus* Kirk, 1946.

Вне СССР: семейства Melocrinitidae Zittel, 1878; Glyptocrinidae Zittel, 1879; Clonocrinidae Bather, 1899; Dolatocrinidae Bather, 1899; Polypeltidae Angelin, 1878; Stelidiocrinidae Angelin, 1878; Patelliocrinidae Angelin, 1878; Marsupiocrinidae Austin et Austin, 1843; Haplocrinidae Jaekel, 1895.

ПОДКЛАСС ARTICULATA

Основание псевдомоноциклическое, скрытодициклическое или дициклическое. Иногда отсутствуют не только IBB, но и BB. Таблички основания часто сливаются между собой и иногда с самым верхним члеником стебля в одну центродорзальную пластинку, образующуюся у многих бесстебельчатых форм. Анальные таблички на взрослых стадиях отсутствуют. Крышка чашечки кожистая или покрыта свободнолежащими табличками. Оральные таблички имеются у молодых стадий и иногда у взрослых. Рот и амбулакральные борозды открыты. Руки однорядные, редко переменнорядные, двурядные. Нижние Brr никогда не бывают соединены неподвижно. Сочленения на руках разнообразные. В RR и Brr имеются осевые нервные каналы. Пиннулы всегда присутствуют. У форм, имеющих стебель, центральный канал последнего обычно узкий, цирри располагаются мутовками. Триас — ныне.

ОТРЯД ISOCRINIDA

Чашечка дициклическая или скрытодициклическая. Радиальные фасетки крупные. Сочленения члеников рук плохо развиты. Стебель с неподвижно соединенными члениками; зоны роста находятся под дорзальной чашечкой и в междоузлиях. Цирри обычно крупные. Триас — ныне.

ПОДОТРЯД ISOCRININA

Руки однорядные. Стебель в сечении от пятиугольного до круглого; на поверхности сочленения имеются 5 петалоидов, зубчатых по краям. Триас — ныне.

СЕМЕЙСТВО ISOCRINIDAE GISLÉN, 1924

IBB скрыты. Крышка маленькая. Руки ветвятся слабо. Пиннулы проксимально многочисленные. В междоузлиях 5—15 члеников. Цирри округлые или дорзовентрально уплощенные. Триас — ныне.

Austinocrinus de Loriol, 1889. Тип рода — *Pentacrinus erckerti* Dames, 1885; сенон Туркмении. Чашечка толстостенная. BB 5; IBr_2 аксиллярные. Стебель круглый. Петалоиды овально-ланцетовидные, ограниченные системой поперечных (сбоку) и радиальных (на периферии) коротких грубых валиков. Центральная зона (включающая петалоиды) окружена более или менее широкой зоной, покрытой тонкими радиальными валиками. Центральный канал маленький, круглый или субпентагональный. Узловые членики несут по 4—5 уплощенных выступов, к которым прикреплялись цирри. (Табл. XVI, фиг. 4 и 5). В. мел (сенон — маастрихт) С. Кавказа и Копет-Дага (4 вида), З. Европы, Азии, С. Африки и Ц. Америки; третичные отложения (?) Кубы и Тянь-Шаня.

Isocrinus von Meyer, 1837; *Coenocrinus* Forbes, 1852; *Picteticrinus* Loriol, 1875; *Metacrinus* Carpenter, 1882; *Balanocrinus* Loriol, 1879; *Tauriniocrinus* Rovereto, 1939; *Isselicrinus* Rovereto, 1914; *Doreckicrinus* Rasmussen, 1961; *Nielsenicrinus* Rasmussen, 1961.

СЕМЕЙСТВО PENTACRINIDAE d'ORBIGNY, 1851

Чашечка маленькая, блюдцевидная, моноциклическая; имеется 5 BB; RR обычно снабжены надрадиальными, направленными вниз, отростками, часто сегментированными. Крышка чашечки кожистая, с включенными в нее очень тонкими известковыми табличками. Руки мощные, большей частью очень сильно ветвистые, с пиннулами, проксимально слабее развитыми. Стебель длинный, пятигранный, редко цилиндрический, с кольцеобразно расположенными циррами; часто межузловые членики отсутствуют, особенно в проксимальной части стебля. Цирри в поперечном разрезе ромбические, сильно развитые или рудиментарные. Триас — в. юра.

Pentacrinus Blumenbach, 1804. Тип рода — *P. fossilis* Blumenbach, 1804; юра З. Европы. Помимо BB и RR, в состав чашечки входят по два самых нижних членика рук; IBr_2 — аксиллярные; R иногда с отростками, направленными вниз. Руки очень сильно разветвленные. Стебель пятигранный, с многочисленными циррами; на нижнем конце не утолщен. (Табл. XVI, фиг. 6 и 7; рис. 95). Н. триас — в. юра; повсеместно распространен (более 100 видов).

Seyrocrinus Gislén, 1924; *Podocrinus* Gagnebin, 1930.

Вне СССР: семейства Holocrinidae Jaekel, 1918; Thiollericrinidae A. H. Clark, 1908 (имеет признаки Isocrinida и Comatulida).

ОТРЯД COMATULIDA

IBB имеются только у личинок. BB образуют розетку. Стебель в процессе развития отбрасывается, за исключением одного или нескольких его самых верхних члеников, которые срастаются с дорзальной чашечкой, образуя центродорзальную табличку, от которой обычно отходят цирри. Сочленения рук хорошо развиты. Юра — ныне.

Подразделяется на 4 подотряда, включающих 7 семейств, представители которых известны в ископаемом состоянии: Comasterina (Comasteridae A. H. Clark, 1908); Mariametrina (Solanocrinidae Gislen, 1924); Thalassometrina (Conometridae Gislén, 1924; Thalassometridae A. N. Clark, 1908; Notocrinidae Mortensen, 1917; Asterometridae Gislén, 1924); Macrophreatina (Palaeantedonidae Gislén, 1924). Все вне СССР.

ОТРЯД MILLERICRINIDA

IBB скрыты или отсутствуют. Радиальные фасетки обычно крупные. Руки однорядные, ветвятся изотомически. Ср. триас — ныне.

ПОДОТРЯД BOURGUETICRININA

Основание моноциклическое. Таблички чашечки могут быть разделенными и спаянными все или отдельно в базальном или радиальном цикле. Членики стебля соединены неподвижно или подвижно. Мел — ныне.

СЕМЕЙСТВО BOURGUETICRINIDAE DE LORIOL, 1882

Чашечка маленькая, грушевидная, с неглубокой полостью тела, состоит из 5 BB и 5 RR. В основании на месте центродорзальной таблички имеется несколько слившихся члеников стебля (ложная центродорзальная табличка). Крышка чашечки кожистая, с 5 оральными табличками. Руки тонкие однорядные, с очень длинными пиннулами. Сте-

бель подвижный, состоит из высоких цилиндрических члеников; сочленовные поверхности — с выпуклыми поперечными валиками; имеются многочисленные цирри. Мел.

Bourgueticrinus d'Orbigny, 1840. Тип рода — *Apiocrinus ellipticus* Miller, 1821; в. мел Англии. Чашечка поддерживается

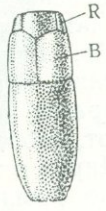


Рис. 137. *Rhizocrinus cylindricus* Weller. Чашечка с верхней частью стебля.
B — базальная табличка; *R* — радиальная, × 2. В. мел С. Америки (Moore, Lalicker and Fischer, 1952).

очень большой, высокой ложной центродорзальной табличкой; ее таблички частично спаяны. Самый верхний членик стебля утолщен. Поверхности сочленения круглые или эллиптические; каждая несет один поперечный сочленовный валик и вогнута вблизи него; на одном и том же членике поверхности ориентированы под углом друг к другу; центральный канал узкий. (Табл. XVI, фиг. 8). В. мел (сантон — кампан) Кавказа (1 вид), Копет-Дага и З. Европы (1 вид).

Mesocrinus Carpenter, 1881.

СЕМЕЙСТВО BATHYCRINIDAE BATHER, 1898

В чашечке обычно 5 BB и 5 RR. Первый членик стебля короткий, сросшийся с чашечкой и со вторым члеником В. мел — ныне.

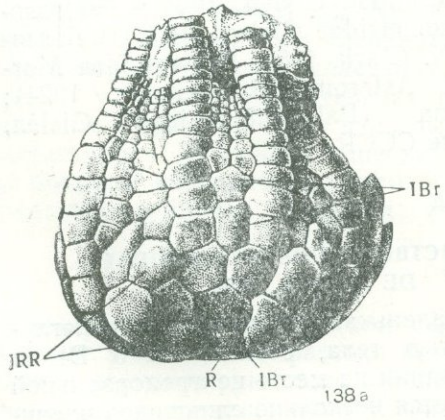
Rhizocrinus Sars, 1864. Тип рода — *Rh. lofotensis* Sars, 1864; современный; северная часть Атлантического океана. BB очень высокие и толстые, часто слиты; RR от 4 до 7 (обычно 5 или 6); они очень маленькие, могут быть слиты между собой и с BB. Стебель длинный, тонкий, с косыми валиками на поверхностях сочленения члеников (рис. 137). Палеоген Крыма, Мангышлака (1 вид); в. мел — ныне; З. Европа и С. Америка (несколько видов).

Conocrinus d'Orbigny, 1847; *Democrinus* Perrier, 1883; *Bathycrinus* W. Thomson, 1872.

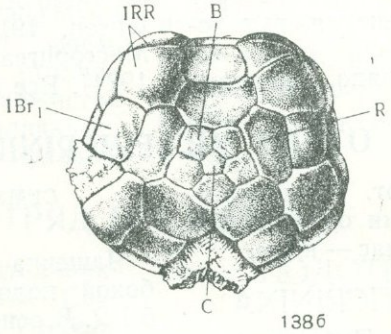
Вне СССР: подотряд Millericrinina (семейства Dadocrinidae Lowenstam, 1942; Millericrinidae Jaekel, 1918; Apiocrinidae d'Orbigny, 1852).

ОТРЯД UINTACRINIDA

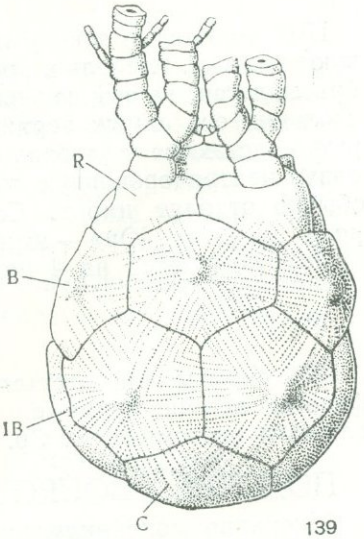
Бесстебельчатые, тонкотаблитчатые чашечки с пятиугольной центральной табличкой. IBB обычно хорошо развиты, в отдельных случаях могут отсутствовать. Радиальные фасетки маленькие. Пиннулы хорошо развиты. В. мел.



138а



138б



139

Рис. 138 и 139. Представители отряда Uintacrinida.
Рис. 138. *Uintacrinus socialis* Grinnel. *а* — чашечка с основаниями рук (вид сбоку); *б* — вид со стороны основания, ×1 1/5. В. мел (сенон) Германии (Schlüter, 1878). Рис. 139. *Marsupites testudinarius* Schlotheim. Чашечка с основаниями рук (вид сбоку). *C* — центральная табличка; *IB* — инфрабазальная; *B* — базальная; *R* — радиальная; *IBr* — интербрахиальная; *IRR* интеррадиальные, *IBr*$_1$ — первая брахиальная. × 1 1/5. В. мел (Cuénot, 1948).

СЕМЕЙСТВО UINTACRINIDAE ZITTEL, 1879

IRR, IBrr и интерпиннулярные таблички многочисленные. Крышка покрыта маленькими чешуйчатыми табличками; рот эксцентричный; анус субцентральный, расположенный на конце конической анальной трубки. Рук 10; они однорядные, очень длинные, тонкие, с многочисленными длинными пиннулами. В. мел.

Uintacrinus Grinnel, 1876. Тип рода — *U. socialis* Grinnel, 1876; в. мел Сев. Америки. Таблички мелкие. IBB могут отсутствовать. В состав чашечки включены нижние брахиальные и многочисленные интербрахиальные таблички. (Табл. XVI, фиг. 9; рис. 138). В. мел (в. сантон) С. Кавказа, З. Европы, Австралии и С. Америки (2 вида).

СЕМЕЙСТВО MARSUPITIDAE ROEMER, 1840

Чашечка крупнотаблитчатая, состоит из центральной таблички, 5 IBB, 5 BB и 5 RR. Крышка неизвестна. Руки маленькие, однорядные, разветвленные, проксимально узкие, в основании связанные интеррадиалиями, не входящими в состав чашечки. В. мел.

Marsupites Miller, 1824. Тип рода — *Encrinites testudinarius* Schlotheim, 1820; в. мел Германии. Таблички чашечки правильной формы, обычно выпуклые. RR на верхних краях несут подковообразные вырезы. (Табл. XVI, фиг. 10; рис. 139). В. мел (в. сантон) Крыма, С. Кавказа, Копет-Дага, З. Европы, Африки, Индии, З. Австралии и С. Америки (1 вид).

ОТРЯД ROVEACRINIDA

Маленькие бесстебельчатые тонкотаблитчатые формы, иногда имеют центральную табличку. IBB отсутствуют. Венец BB, если имеется, состоит из маленьких несливщихся табличек или слит(?). Радиальные фасетки узкие, с хорошо развитыми мускульными ямками. На руках имеются участки, где пиннулы не развиты. Поверхность дорзальной чашечки часто с сетчатым орнаментом. Пелагические формы. Триас — в. мел.

Вне СССР: два семейства — Saccocomidae d'Orbigny, 1852; Roveacrinidae Peck, 1943.

ОТРЯД CYRTOCRINIDA

Маленькие формы, бесстебельчатые и непосредственно прирастающие или с коротким стеблем без циррей, имеющим корень; сочленовные поверхности члеников стебля обычно гранулированные. Чашечка моноциклическая или без венца табличек BB. Радиальные фасетки обычно маленькие, разделенные выростами, служащими для защиты рук (их 10), обычно они завернуты внутрь. Неподвижные сочленения Brr отсутствуют. Юра — ныне.

СЕМЕЙСТВО CYCLOCRINIDAE SIEVERTS-DORECK, 1953

Стебель круглый в сечении, разных размеров. На сочленовных поверхностях имеются зубчики или червеобразно изогнутые валики, иногда и то, и другое; гранулы сочленовных поверхностей густые; часто образуются группы маленьких бугорков. Чашечка неизвестна. Юра — мел.

Acrochordocrinus Trautschold, 1859. Тип рода — *Acrochordocrinus insignis* Trautschold, 1859; в. юра Подмосковного бассейна. Членики стебля большие, круглые. Сочленовная поверхность покрыта мелкими бугорками. Центральный канал круглый, очень узкий. Боковая поверхность гладкая. Основание стебля массивное, возвышенное в виде пенька или уплощенное, слоевищеобразное, с вогнутой, плоской или (реже) выпуклой поверхностью для прикрепления первого членика стебля. (Табл. XVI, фиг. 11). В. юра Подмосковного бассейна; ср. юра Европы (1 вид).

Cyclocrinus d'Orbigny, 1850.

СЕМЕЙСТВО PHYLLOCRINIDAE JAEKEL, 1907

RR вытянуты в интеррадиальные отростки, которые могут плотно срастаться и образуют ниши для рук. Руки маленькие, с одной аксиллярной табличкой каждая. Стебель тонкий. (Табл. XVI, фиг. 12). Н. юра — мел.

Phyllocrinus d'Orbigny, 1850. Тип рода — *Ph. malbosianus* d'Orbigny, 1850. Чашечка близка к шаровидной. Радиальные фасетки узкие, ограничены высокими интеррадиальными отростками. В. юра (титон) Крыма (один вид); в. юра и н. мел Средиземноморской области, Германии и Новой Зеландии (около 20 видов).

Pyramidocrinus Remeš, 1912; *Aspidocrinus* Jaekel, 1907; *Psalidocrinus* Remeš et Bather, 1913.

СЕМЕЙСТВО PLICATOCRINIDAE ZITTEL, 1879

Чашечка из воронкообразного, от 4- до 5-стороннего, неразделенного базиса и 4 или 6 (иногда 3, 5, 7 или 8) высоких и тонких RR. Крышка неизвестна. Каждая R несет аксиллярную Br, от которой отходят по две неразветвленные руки, состоящие из Brr с сочленениями и несущие ребристые на дорзальной стороне и бороздчатые на вентральной стороне пиннулы, имеющие тенденцию к слиянию.

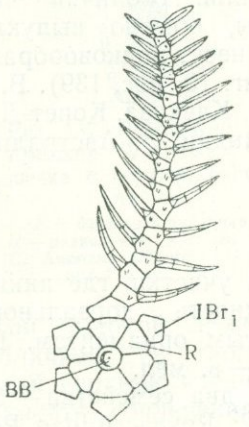


Рис. 140. *Plicatocrinus fraasi* Zittel.
Чашечка с сохранившейся рукой (вид снизу). *BB* — слившиеся базальные таблички; *R* — радиальная, *IBr*$_1$ — нижняя брахиальная, × 1. Юра Германии (Ubaghs, 1953).

Стебель тонкий, с круглыми члениками; поверхности сочленения радиально-струйчатые. Юра.

Plicatocrinus Münster, 1839. Тип рода — *P. hexagonus* Münster, 1839; в. юра Германии и Швейцарии. Довольно тонкие RR, с подковообразно вырезанной сочленовной поверхностью и поперечным валиком на ней (рис. 140). В. юра Подмосковного бассейна (один вид) и З. и Ю. Европы (5 видов).

Tetracrinus Münster, 1839

Вне СССР: семейства Sclerocrinidae Jaekel, 1918; Eugeniacrinitidae Zittel, 1879; Hemicrinidae Rasmussen, 1961; Eudesicrinidae Bather, 1899; Holopodidae Roemer, 1856.

В систематическую часть не вошли диагнозы некоторых известных из отложений СССР родов морских лилий, либо описанных на основании единичных, впоследствии утраченных экземпляров, либо имеющих неполные или нечеткие характеристики, правильность которых нельзя проверить, либо занимающих неопределенное систематическое положение. К ним относятся: *Taidocrinus* Tolmatchoff, 1924 (семейство Synbathocrinidae S. A. Miller, 1889); *Perittocrinus* Jaekel, 1902 (семейство Palaeocrinidae Bather, 1899); *Condylocrinus* Eichwald, 1860; *Lahuseniocrinus* Tschernyschew, 1892 (семейство Rhodocrinitidae Roemer, 1855), *Protencrinus* Jaekel, 1918 (семейство Encrinidae Bather, 1899), *Metabolocrinus* Jaekel, 1902; *Pentamerocrinus* Jaekel, 1918. Кроме того, не вошли диагнозы некоторых родов, представители которых описаны только на основании стеблей: *Myelodactylus* Hall, 1852 (семейство Iocrinidae Moore et Laudon, 1943); *Cupressocrinites* Goldfuss, 1831 (семейство Cupressocrinitidae Roemer, 1855); *Decacrinus* Yeltyschewa, 1957; *Kusbassocrinus* Yeltyschewa, 1957; *Podoliocrinus* Yeltyschewa, 1957; *Plussacrinus* Yeltyschewa, 1957 (семейство Decacrinidae Yeltyschewa, 1957).

ЛИТЕРАТУРА

по EOCRINOIDEA, PARACRINOIDEA и CRINOIDEA

Вялов О. С. 1953. К вопросу о классификации стебельков морских лилий. ДАН СССР, т. LXXXIX, № 6, стр. 1087—1090.

Геккер Р. Ф. 1935а. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного девонского поля. Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, т. IV, стр. 159—280. — 1935б. Жизнь в девонском море. Изд. Палеонт. музея АН СССР, стр. 1—68. — 1938. Новые данные о роде *Rhipidocystis* Jkl (отряд Digitata n. o., класс Carpoidea Jkl) и новый род *Bockia* n. g. (подкласс Eocrinoidea Jkl, класс Crinoidea Mill.) из нижнего силура Ленинградской области СССР и Эстонии. ДАН СССР, т. XIX, № 5, стр. 421—425. — 1940. Carpoidea, Eocrinoidea и Ophiocistia нижнего силура Ленинградской области и Эстонии. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. IV, вып. 4, стр. 5—82. — 1958. Новые данные о роде *Achradocystites* (Echinodermata, Paracrinoidea). Тр. Ин-та геол. АН Эст. ССР, т. III, стр. 145—163. — 1960. Ископаемая фация гладкого каменного морского дна. (К вопросу о типах каменного морского дна). Тр. Ин-та геол. АН Эст. ССР, т. V, стр. 199—227. Герасимов П. А. 1955. Руководящие ископаемые мезозоя центральных областей Европейской части СССР. Часть II. Иглокожие, ракообразные, черви, мшанки и кораллы юрских отложений. Госгеолтехиздат, стр. 1—90.

Дубатолова Ю. А. и Елтышева Р. С. 1961. Класс Crinoidea. Морские лилии. В кн.: «Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области», т. II, средний палеозой, стр. 552—560.

Дубатолова Ю. А. и Шао-Цзе. 1959. Стебли морских лилий каменноугольных, пермских и триасовых отложений Южного Китая. Acta Palaeontologica Sinica, vol. VII, № 1, pp. 41—75.

Елтышева Р. С. 1955а. Класс Crinoidea. Морские лилии (бейская свита). В кн.: «Полевой атлас характерных комплексов фауны и флоры девонских отложений Минусинской котловины». Изд. Всес. н.-и. геол. ин-та, стр. 36—37. — 1955б. Класс Crinoidea. Морские лилии. В кн.: «Полевой атлас ордовикской и силурий-

ской фауны Сибирской платформы». Изд. Всес. н.-и. геол. ин-та, стр. 40—47. — 1956. Стебли морских лилий и их классификация. Вестн. Ленингр. гос. ун-та, № 12, сер. геол. и геогр., № 2, стр. 40—46. — 1957. О новом семействе палеозойских морских лилий. Ежегодн. Всесоюзн. Палеонт. об-ва, т. XVI, стр. 218—235. — 1960. Ордовикские и силурийские криноидеи Сибирской платформы. Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, нов. сер., т. 40, вып. 3, стр. 1—40. Елтышева Р. С. и Дубатолова Ю. А. 1960. Новые виды девонских криноидей Верхнего Амура. В кн.: «Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР». Изд. Всес. н.-и. геол. ин-та, ч. 2, стр. 367—372.

Иванова Е. А. 1958. Развитие фауны в связи с условиями существования. В кн.: «Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей», книга 3. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. LXIX, стр. 129—134.

Мянниль Р. 1959. Новые представители рода *Hoplocrinus* из среднего ордовика Эстонии. Уч. зап. Тартуского гос. ун-та, вып. 75, стр. 82—97.

Пославская Н. А. и Москвин М. М. 1959. Иглокожие. В кн.: «Атлас верхнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма». Тр. Всес. н.-и. ин-та прир. газов, стр. 237—242.

Стукалина Г. А. 1960. Комплекс лландоверийских стеблей морских лилий хребта Чингиз. Информ. сборник Всес. н.-и. геол. ин-та, № 35, стр. 95—110.

Яковлев Н. Н. 1918. Новые данные о роде *Cryptocrinus* и связь морских лилий с цистоидеями. Ежегодн. Русск. Палеонт. об-ва, т. II, стр. 7—26. — 1926а. Об аномалиях в строении чашечки морских лилий. Ежегодн. Русск. Палеонт. об-ва, т. IV, 1922—1924, стр. 29—31. — 1926б. О *Cystoblastus*, *Nymphaeoblastus* и *Acrocrinus*. Изв. Геол. ком., т. XLV, № 2, стр. 43—49: — 1928. Два новых рода морских лилий (Poteriocrinidae) из верхнепалеозойских отложений Печорского края. Тр. Геол. музея АН СССР, т. III, стр. 1—8. — 1930. Об открытии анального хоботка у рода *Cupressocrinus*. ДАН СССР, т. XVII, стр. 463—464.— 1933. Две верхнепермские морские лилии из Закавказья. Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук, № 7, стр. 975—977. — 1934. Класс Crinoidea. Морские лилии. В кн.: Циттель К. Основы палеонтологии (палеозоология). Часть I. Беспозвоночные, стр. 266—311. — 1926. Фауна иглокожих пермокарбона из Красноуфимска на Урале, I. Изв. Геол. ком., т. XLV, № 2, стр. 51—57. — 1927. То же, II. Изв. Геол. ком., т. XLVI, № 3, стр. 181—192. — 1930. То же, III. Изв. Главн. геол.-разв. упр., т. XLIX, № 8, стр. 95—104. — 1937. То же, IV. Ежегодн. Всеросс. Палеонт. об-ва, т. XI (1934—1935), стр. 7—11. — 1937. Новые данные к познанию рода *Petschoracrinus* Yakovl. Ежегодн. Всеросс. Палеонт. об-ва, т. XI (1934—1935), стр. 129—132. — 1939а. Заметки о пермских Pelmatozoa. ДАН СССР, т. XXIV, № 8, стр. 832—833. — 1939б. Класс морские лилии — Crinoidea. Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, т. V, стр. 64—67. Изд. Всес. н.-и. геол. ин-та. — 1939в. Класс Crinoidea. Морские лилии. Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, т. VI, стр. 58—62. Изд. Всес. н.-и. геол. ин-та. — 1940. О находке *Eucalyptocrinus* в нижнем девоне Урала. ДАН СССР, т. XXVII, № 2, стр. 192.—1941а. Морские лилии Главного девонского поля. В кн.: «Фауна Главного девонского поля», т. 1. Изд. Палеонт. ин-та АН СССР, стр. 323—331. — 1941б. Два новых иглокожих из пермских отложений Тимана. ДАН СССР, т. XXXII, № 1, стр. 102—104. — 1944. Новое в строении и дыхательной функции анального мешка морских лилий. ДАН СССР, нов. сер., т. XLIV, № 3, стр. 126—127. — 1946а. Гексакринид из верхнего силура. ДАН СССР, нов. сер., т. LI, № 2, стр. 149—150. — 1946а. Об атавистических явлениях неотении у морских лилий. ДАН СССР, т. LI, № 3, стр. 225—227. — 1946б. О находке рода *Wachsmuthicrinus* в России и его происхождении. ДАН СССР, т. LIV, № 3, стр. 263—265. — 1947а. *Jaekelicrinus* gen. nov., недоставший член филетического ряда Pisocrinidae. ДАН СССР, нов. сер., т. LVII, № 6, стр. 609—611. — 1947б. Изменения скелетных частей морских лилий вследствие механических факторов. ДАН СССР, т. LVI, № 7, стр. 747—749. — 1948. Новые пермские морские лилии из Северного Тимана. Изв АН СССР, сер. биол., № 1, стр. 119—122. — 1949а. Еще одна категория влияния механических условий на строение морских лилий. ДАН СССР, т. LXVI, № 2, стр. 265—267. — 1949б. Происхождение рода *Indocrinus* от *Ulocrinus* и факторы эволюции. ДАН СССР, т. LXVII, № 5, стр. 897—900. — 1949в. О существовании в верхах силура и нижнем девоне СССР морских лилий сем. Crotalocrinitidae. Ежегодн. Всеросс. Палеонт. об-ва, т. XIII (1940—1947), стр. 14—19.—1950. О типах скульптуры чашечки морских лилий, их происхождении и назначении. ДАН СССР, т. LXX, № 1, стр. 93—96. — 1951. Возникновение одноруокости у морских лилий. ДАН СССР, нов. сер., т. LXXVIII, № 3, стр. 577—579. — 1952. Саморегулирование и формообразование у морских лилий. ДАН СССР, т. LXXXVI, № 4, стр. 827—828. — 1953. О находке лоболитов в СССР и о биологическом значении их. Ежегодн. Всесоюзн. Палеонт. об-ва, т. XIV, стр. 18—31. — 1954а. Гигантская морская лилия из каменноугольных отложений Казахстана. Изв. АН СССР, сер. геол., № 4, стр. 113—115. — 1954б. О направлении изменения базиса чашечки морских лилий и о причинах этого изменения. ДАН СССР, т. XCIX, № 6, стр. 1087—1089. — 1956а. Организм и среда. Статьи по палеоэкологии беспозвоночных (1913—1956). Изд. АН СССР, стр. 1—140. — 1956б. Первая находка морских лилий в кембрии СССР. ДАН СССР, т. 108, № 4, стр. 726—727. — 1956в. К пересмотру характеристики рода *Ristnacrinus* Öpik. Ежегодн. Всесоюзн. Палеонт. об-ва, т. XV, стр. 155—157. — 1956г. Морские лилии воронежского девона. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, стр. 91—93. Яковлев Н. Н. и Иванов А. П. 1956. Морские лилии и бластоидеи каменноугольных и пермских отложений СССР. Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, нов. сер., т. 11, стр. 5—142.

Angelin N. P. 1878. Iconographia crinoideorum in stratis Sueciae fossilium. Stockholm, pp. 1—162.

Bassler R. S. 1938. Pelmatozoa Palaeozoica (Generum et Genotyporum Index et Bibliographia), Fossilium Catalogus. I. Animalia. Pars 83, pp. 1—194. Bassler R. S. and Moodey M. W. 1943. Bibliographic and Faunal Index of Paleozoic Pelmatozoan Echinoderms. Geol. Soc. Amer., spec. pap., № 45, pp. 1—734. Bather F. A. 1890. British Fossil Crinoids, I—II. The classification of the Inadunata Fistulata. Ann. Mag. Nat. Hist., (6), vol. 5, pp. 306—334, 374—388, 485—Bather F. A. 1890. British Fossil Crinoids, I—II. The Crinoidea Inadunata. Handl. Kongl. Svenska Vetensk. Akad., Bd. 25, № 2, SS. 1—200. — 1896. On *Uintacrinus*. A morphological study. Proc. Zool. Soc. London for 1895, pp. 189—192. — 1899. A phylogenetic classification of the Pelmatozoa. Rep. 68-th Meeting Brit. Ass. Adv. Sci. Bristol, 1898, London, pp. 916—923. — 1900. The Echinoderma. In: Lankester E. R. A Treatise on Zoology, pt. III, London, pp. 1—344. — 1928. The Fossil and its Environment, Quart. Journ. Geol. Soc., London, vol. 84, pt. 2, pp. LXI—XCIII. Biese W. 1927. Über die Encriniten des unteren Muschelkalkes von Mitteldeutschland. Abh. Preuss. Geol. Landesanst., N. F., H. 103, SS. 1—119. — 1934. Fossilium catalogus. I. Animalia, pars 66. Crinoidea triadica, pp. 1—255. — 1935—1937. Idem, pars 70. Crinoidea jurassica, I, pp. 1—240.— 1936. Idem, pars 73. Crinoidea jurassica, II, pp. 241—544.— 1937. Idem, pars 76. Crinoidea jurassica, III, pp. 545—739. Biese W. et Sieverts-Doreck H. 1937.

Idem, pars 77. Crinoidea cretacea pp. 1—254.— 1939a. Idem, pars 80. Crinoidea caenozoica, pp. 1—151.— 1939b. Idem, pars. 88. Supplementum ad Crinoidea triadica, jurassica, cretaceae et caenozoica, pp. 1—81. Bouška J. 1946. On Crotalocrinitidae (Angelin) from the Silurian and Devonian of Bohemia. Bull. intern. Acad. tchèque Sci., Ann. 47, № 4, pp. 1—17.— 1956. Pisocrinidae Angelin českého siluru a devonu (Crinoidea). Rozpr. Ustř. ústavu geol., sv. 20, str. 7—137.

Cuénot L. 1948. Classe des Crinoïdes. Dans: Grassé P.-P. Traité de Zoologie. Paris, t. XI, pp. 30—74.

Ehrenberg K. 1922. Über eingerollte Pelmatozoenstiele und ihre Beziehungen zur Sessilität. Acta Zool., Bd. 3, SS. 271—305. — 1926. Zur Frage der biologischen Deutung der (*Camarocrinus*) Wurzeln (Lobolithen) von *Scyphocrinus*. Pal. Ztschr., Bd. VIII, SS. 199—219.— 1929. Pelmatozoan root-forms (Fixation), Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., N. Y., vol. LIX, art. I, pp. 1—76.— 1930a. Die «Nebenformen» der Crinoiden, ihre stammesgeschichtliche Entwicklung und Bedeutung. Palaeobiologica, Bd. 3, SS. 257—324.— 1930b. Form und Funktion bei den «Nebenformen» der Crinoiden. Pal. Ztschr., Bd. XII. SS. 170—173. — 1954. Biohistorisches über die Echinodermen im allgemeinen und über die Nebenformen der Crinoiden. Neues Jahrb. Geol., Pal. Monatsheft № 11, SS. 491—508.

Foerste A. F. 1916. *Comarocystites* and *Caryocrinites*. Cystids with pinnuliferous free arms. The Ottawa Natur., vol. XXX, № 7, pp. 69—79; № 8, pp. 85—93; № 9, pp. 101—113.

Gislén T. 1924. Echinoderm Studies. Zoolog. Bidrag från Uppsala, Bd. 9, pp. 1—330.— 1934. Evolutional Series towards Death and Renewal. Arkiv Zoologi, Bd. 26A, № 16, pp. 1—19. Goldring W. 1923. The Devonian Crinoids of the State of New York. Mem. N. Y. State Mus., № 16, pp. 1—670. Grewingk G. 1867. Über *Hoplocrinus dipentas* und *Baerocrinus Ungerni*. Dorpat, SS. 1—19.

Jaekel O. 1891. Über Holopocriniden mit besonderer Berücksichtigung der Stramberger Formen. Ztschr. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. XLIII, H. 3, SS. 558—670. — 1892. Über Plicatocriniden, *Hyocrinus* und *Saccocoma*. Ztschr. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. XLIV, SS. 619—696. — 1894. Entwurf einer Morphologie und Phylogenie der Crinoiden. Sitzber. Gesellsch. naturf. Freunde, Berlin. Jahrg. 1894, № 4, SS. 101—121. — 1895. Beiträge zur Kenntnis der palaeozoischen Crinoideen Deutschlands. In: Dames W. und Kayser E. Palaeont. Abhadl., Bd. 7, SS. 1—116.— 1897. Über einige paläozoische Gattungen von Crinoiden. Ztschr. Deutsch. geol. Gessellsch., Bd. XLIX, SS. 44—48.— 1902. Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Verhandl. 5 Intern. Zool. Congr. 1901, Jena, SS. 1058—1117.— 1918. Phylogenie und System der Pelmatozoen. Pal. Ztschr., Bd. III, H. 1, SS. 1—128.

Kirk E. 1911. The structure and relationships of certain eleutherozoic Pelmatozoa. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 41. pp. 1—37. Koenigswald R. 1930. Die Arten der Einregelung ins Sediment bei den Seesternen und Seelilien des unterdevonischen Bundenbacher Schiefers. Senckenbergiana, Bd. XII, № 6, SS. 338—361.

Lowenstam H. A. 1948. Biostratigraphic Studies of the Niagaran Inter-Reef Formations in Northeastern Illinois. Illinois State Mus. Sci. Pap., vol. 4, pp. 1—146.— 1950. Niagaran Reefs of the Great Lakes area. Journ. Geol., vol. 58, № 4, pp. 430—487. Marez Oyens F. A. H. W. 1940. Neue permische Krinoiden von Timor mit Bemerkungen über deren Vorkommen im Basleogebiet. Exped. Lesser Sunda Islands, vol. I, pp. 283—356.

Miller J. S. 1921. A natural history ot the Crinoidea or lily-shaped animals. Bristol, pp. 1—150. Moore R. S. 1938. The use of fragmentary crinoidal remains in stratigraphic paleontology. Denison Univ. Bull., Journ. Sci. Labor., vol. 33, pp. 165—250. — 1940. Relationships of the family Allagecrinidae, with description of new species from Pennsylvanian rocks of Oklahoma and Missouri. Denison Univ. Bull. Jour. Sci. Lab., vol. 35, art. 3, pp. 55—137. — 1950. Evolution of the Crinoidea in relation to major paleogeographic changes in Earth history. Rep. Intern. Geol. Congr., 18-th sess., Great Brit., pt. XII, pp. 27—53. — 1952. Evolution rates among crinoids. Journ. Paleont., vol. 26, № 3, pp. 338—352. Moore R. C., Lalicker C. G. and Fischer A. G. 1952. Invertebrate Fossils. Echinoderms. McGraw Hill, New Vork, pp. 1—766. Moore R. C. and Laudon L. R. 1941. Symbols for crinoid parts. Journ. Paleont., vol. 15, pp. 412—423. — 1943. Evolution and classification of Paleozoic Crinoids. Geol. Soc. Amer., spec. pap., № 46, pp. 1—153.— 1944. Class Crinoidea. In: Shimer H. W. and Shrock R. R. Index fossils of North America. New York, pp. 137—209. Moore R. C. and Plummer F. B. 1939. Crinoids from the Upper Carboniferous and Permian strata in Texas. Publ. Univ. of Texas, № 3945, pp. 1—468.

Öpik A. 1925. Beiträge zur Kenntnis der Kukruse-(C_2-) Stufe in Eesti, I. Publ. Geol. Inst. Univ. Tartu, № 4, pp. 1—18. — 1934. *Ristnacrinus*, a new ordovician crinoid from Estonia. Publ. Geol. Inst. Univ. Tartu, № 40, pp. 1—9. — 1935. *Hoplocrinus* — eine stiellose Seelilie aus dem Ordovizium Estlands. Publ. Geol. Inst. Univ. Tartu, № 43, pp. 1—17.

Peck R. E. 1955. Cretaceous microcrinoids from England. Journ. Paleont., vol. 29, № 6, pp. 1019—1029.

Ramsbottom W. H. C. 1961. A monograph on British ordovician Crinoidea. Palaeontogr. Soc., 1960. pp. 1—36. Rasmussen H. W. 1961. A Monograph on the cretaceous Crinoidea. Biol. Skr. Dans. Vid. Selsk. Bd. 12, № 1, SS. 1—428. Regnéll G. 1945. Non-Crinoid Pelmatozoa from the Paleozoic of Sweden. Meddel. Lunds Geol. — Miner. Inst., № 108, Ss. 1—255. Retowski O. 1893. Die tithonischen Ablagerungen von Theodosia. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, nov. sér., t. VII, pp. 289—290. Roemer C. F. 1855. Crinoidea... Lethaea geognostica, 3 Aufl., Bd. II, SS. 210—280. Stuttgart.

Schmidt W. E. 1930. Die Fauna des deutschen Unterkarbons. I. Die Echinodermen. Abhandl. Preuss. Geol. Landesanst., № 122, SS. 1—92. — 1934. Die Crinoideen des rheinischen Devons, I. Abhandl Preuss. Geol. Landesanst., № 163, SS. 1—149.— 1941. Idem, II, Abh. Reichstelle f. Bodenforsch., N. F., 182, SS. 1—253. Schultze L. 1867. Monographie der Echinodermen des Eifler Kalkes. Denkschr. K.-K. Akad. Wissensch. Wien, Bd. XXVI, Abt. 2, SS. 113—230. Shrock R. R. and Twenhofel W. H. 1953. Principles of Invertebrate Paleontology. McGraw Hill, N. Y., 2-nd ed. Eocrinoidea, Paracrinoidea, Crinoidea, pp. 666—690. Springer F. 1917. On the Crinoid genus *Scyphocrinus* and its bulbous root *Camarocrinus*. Smiths. Inst. Publ., № 2440, pp. 1—74. — 1920. The Crinoidea Flexibilia. Smiths. Inst. Publ., № 2501, pp. 1—486. — 1926a. Unusual forms of fossil Crinoids. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 67, art. 9, pp. 1—137.— 1926b. American Silurian Crinoids. Smiths. Inst. Publ., № 2871, pp. 1—239. Strimple H. L. and Koenig J. W. 1956. Mississippian microcrinoids from Oklahoma and New Mexico. Journ. Paleont., vol. 30, № 5, pp. 1225—1247.

Termier H. et Termier G. 1949. Hiérarchie et corrélations des caractères chez les Crinoïdes fossiles. Bull. Serv. Carte Géol. Algérie, sér. 1, paléont., № 10, pp. 1—91. Teichert C. 1926. Über *Pentacrinus*-ähnliche Crinoideen im estnischen Untersilur. Centralbl. Min., Geol., Pal., Abt. B, SS. 523—525. Trautschold H. 1867. Einige Crinoideen und andere Thierreste des jüngeren Bergkalks im Gouvernement Moskau. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, t. XV, № 3—4, pp. 1—

49. — 1879. Die Kalkbrüche von Mjatschkowa (Schluss). Nouv. Mém. Soc. Imp. Natur. Moscou, vol. XIV, l. 1, pp. 1—82. — 1881. Über *Synyphocrinus*. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, vol. LX, № 4, pp. 390—397. — 1882. Über den muthmasslischen Geschlechsapparat von *Poteriocrinus multiplex* Trd. Nouv. Mém. Soc Imp. Natur. Moscou, vol. XIV, № 3.

Ubaghs G. 1952. *Ammonicrinus* Springer. Crinoidea Flexibilia du Dévonien moyen d'Allemange. Senckenbergiana, Bd. 33, № 4/6, SS. 203—226. — 1953. Classe des Crinoïdes. Dans: Piveteau J. Traité de Paléontologie, t. III, Paris. pp. 658—773.— 1956a. Recherches sur les Crinoïdes Camerata du Silurien de Gotland (Suède), I. Arkiv f. Zool. (série 2), Bd. 9, SS. 515—550. — 1956b Idem, II, Ibidem, pp. 551—572. — 1958. Idem, III, Ibidem, Bd. II, SS. 259—306.

Volborth A. 1864. Über *Baerocrinus*, eine neue Crinoideen-Gattung aus Ehstland. Bull. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb., t. VIII, № 3, pp. 177—181. — 1865. Zur Vertheidigung der Gattung *Baerocrinus*. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, t. XXXVIII, № 4, pp. 442—447. — 1866. Die angeblichen Homocrinen der Lethaea rossica. ibid., t. XXXIX, № 14, pp. 541—550. — 1870. Über *Achradocystites* und *Cystoblastus*, zwei neue Crinoideen-Gattungen, eingeleitet durch kritische Bemerkungen über die Organe der Cystideen. Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb., VII sér., t. XVI, № 2, pp. 1—15.

Waagen W. et Jahn J. 1899. Familie des Crinoïdes. Dans: Barrande J. Système silurien du Centre de la Bohême, vol. 7, pt. 2, pp. 1—216. Wachsmuth Ch. and Springer F. 1879—1886. Revision of the Palaeocrinoidea. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, pp. 64—226. — 1897. North American Crinoidea Camerata. Mem. Mus. Harvard, vol. 20—21, pp. 1—896. Wanner J. 1916. Die permischen Echinodermen von Timor. I Teil. Paläontologie von Timor, Lief. VI, SS. 1—329. — 1924a. Die permischen Krinoiden von Timor. Jaarb. Mijnwezen Nederlandsche Oost-Indië Verhand., Jagr. 50 (1921), T. 2, SS. 1—348. — 1924b. Die permischen Echinodermen von Timor. II Teil. Paläontologie von Timor, Lief. XIV, SS. 1—81. — 1929. Neue Beiträge zur Kenntnis der permischen Echinodermen von Timor. Wetenschapp. Mededel., № 11, SS. 1—116. — 1931. I. *Allagecrinus*. II. *Hypocrinites*. Dienst Mijnbouw Nederl. Indië. Wetenschapp. Mededeel., № 11, SS. 1—116. — 1931. Idem, V. Poteriocrinidae, I Teil. Ibidem, № 16, SS. 1—70. — 1937. Idem, VIII—XIII. Palaeontographica, Suppl. — Bd. 4, Abt. 4, Abschn. 2, SS. 55—212. Wright J. 1950—1951. A monograph on the British Carboniferous Crinoidea, vol. I, part I—V; vol. II, part I, II. Paleont. Soc. London. Monogr., 1950, vol. 103, pp. 1—XXX, 1—24; 1951, vol. 104, pp. 25—46, vol. 105, pp. 47—102; 1952, vol. 106, pp. 103—148; 1953, vol. 107, pp. 149—190; 1954, vol. 108, pp. 191—254; 1955, vol. 19, pp. 255—272; 1956, vol. 110, pp. 273—306.

Yakovlev N. 1928a. Sur l'Évolution discontinue chez les Brachiopodes et les Échinodermes et l'Irreversibilité de l'Évolution chez les premiers. Palaeobiologica, Bd. I, SS. 371—376. — 1928b. Sur la tératologie et la morphogenie des crinoïdes abrachiates. ДАН СССР, № 16—17, стр. 313—315. — 1930. Le genre *Petschoracrinus* et le passage des crinoïdes dicycliques aux crinoïdes monocyclivues. ДАН СССР, № 2, стр. 27—29. — 1930. Notes sur les crinoïdes paléozoïques. Изв. АН СССР, отд., физ.-мат. наук, сер. 7, № 9, стр. 907—911.— 1934. Crinoidi permiani di Sicilia. Palaeontographia Italica, vol. XXXIV, pp. 269—283.

ПОДТИП ELEUTHEROZOA. СВОБОДНОПОДВИЖНЫЕ

Свободноподвижные, пятиугольно-дисковидные, шарообразные, звездообразные или (реже) червеобразные иглокожие с разнообразным скелетом, иногда в виде панциря. Оральная (актинальная, нижняя) сторона тела, в центре которой находится рот, обращена книзу, аборальная (абактинальная, верхняя) сторона, с анальным отверстием на ней, обращена кверху. Мадрепорит и половые отверстия чаще находятся на аборальной стороне тела. Амбулакральные желобки обычно замкнутые. Амбулакры или свободные, в виде рук, или слиты с телом. Пища ловится активно. Ср. кембрий — ныне.

Подтип Eleutherozoa подразделяется на шесть классов: Ophiocistia (офиоцистии), Somasteroidea (сомастероидеи), Asteroidea (морские звезды), Ophiuroidea (офиуры), Echinoidea (морские ежи) и Holoturioidea (голотурии). Сомастероидеи, морские звезды и офиуры объединяются в надкласс Asterozoa; иногда морских ежей и голотурий объединяют в надкласс Echinozoa. Все классы, кроме Ophiocistia и Somasteroidea, вымерших в палеозое, ныне представлены многочисленными формами *.

КЛАСС OPHIOCISTIA. ОФИОЦИСТИИ

Палеозойские Eleutherozoa с дисковидным или шлемообразным телом, состоящим из ясно дифференцированных нижней (оральной) и верхней (аборальной) поверхностей (рис. 141). Панцирь образован многоугольными табличками. Руки отсутствуют; вместо них на нижней поверхности в каждом радиусе имеется несколько пар очень больших амбулакральных ножек, обычно сильно скелетированных — либо обладавших подошвами и покрытых чешуйками, либо покрытых несколькими рядами табличек. Амбулакраль-

* См. сноску на стр. 108.

ные ножки служили для передвижения либо по типу морских звезд, либо по типу офиур. Рот находится в центре перистома; он снабжен 5 сильными подвижными челюстями. Анальное отверстие, если оно имеется, расположено на аборальной стороне и покрыто клапанной пирамидкой. У одних на оральной

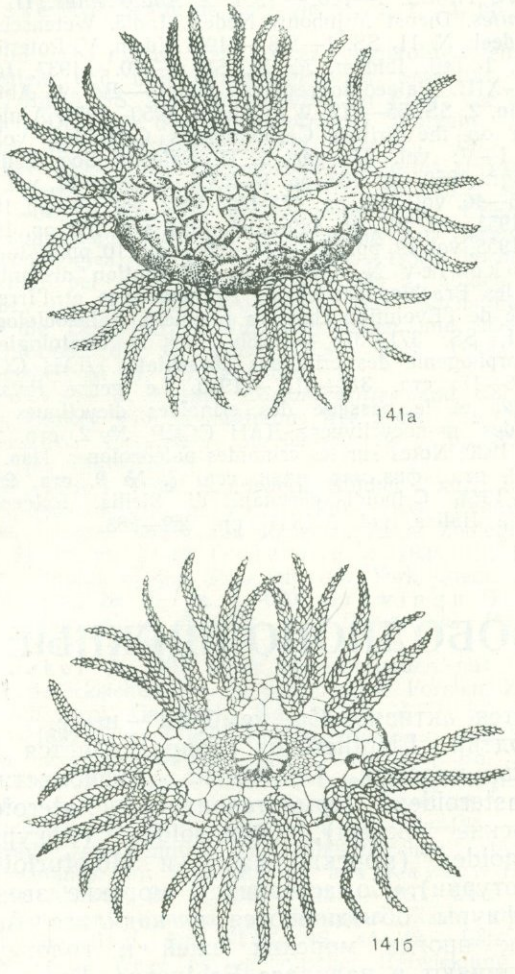


Рис. 141. *Sollasina woodwardi* (Sollas).
Реконструкция.
а — вид с верхней стороны; *б* — вид с нижней стороны, × 1 1/8. В. силур Англии (Sollas, 1899).

поверхности имеются крупный мадрепорит и мелкие отверстия (гонопоры), у других — на аборальной поверхности одно отверстие, представляющее либо гидропору, либо гонопору, либо объединенные гидропору и гонопору. По-видимому, имелась лишь одна гонада. Офиоцистии — подвижные хищные животные. Н. ордовик — ср. девон Европы.

Класс Ophiocistia представляет в некотором роде сборную группу: офиоцистии обладают некоторыми чертами, общими с чертами строения представителей других классов подтипа Eleutherozoa (кроме Holothurioidea), а также подтипа Pelmatozoa. Это может быть объяснено возникновением офиоцистий во время обособления основных групп Eleutherozoa, а также тем, что последние развились из Pelmatozoa. На родство с Pelmatozoa указывают следующие черты строения Ophiocistia, общие с Cystoidea и Thecoidea: строение анальной пирамидки и предполагаемое объединение гонопоры с гидропорой (у *Volchovia*), сближение рта, мадрепорита и гонопоры (у *Eucladia*), а также существование предполагаемой единственной гонады. Что касается черт сходства Ophiocistia с Ophiuroidea и некоторыми древними Echinoidea, то полагают, что они могли развиться в этих классах независимо. Ophiocistia отличаются от Ophiuroidea, Asteroidea и Echinoidea настолько же, насколько эти классы различаются между собой.

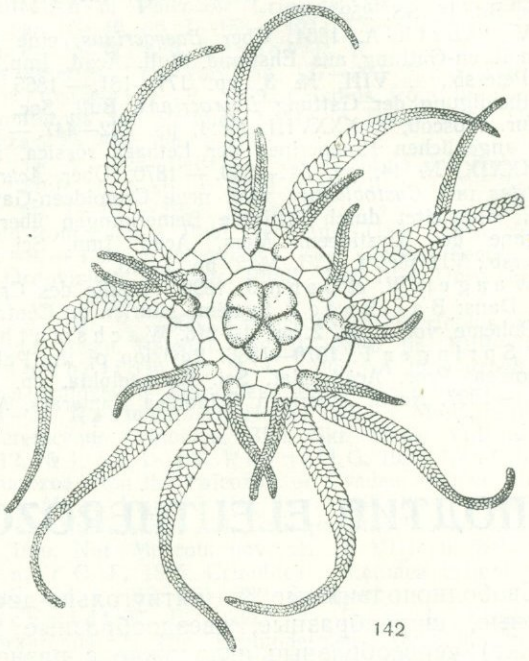


Рис. 142. *Euthemon igerna* Sollas.
Реконструкция.
Вид с нижней стороны, × 2 1/8. Н. силур Англии (Ubaghs, 1953).

Представители Ophiocistia дошли до нас в очень ограниченном числе (7 видов — 5 родов — 4 семейства). Поэтому, а также из-за их своеобразия, продолжительное время обсуждался вопрос об их систематическом положении. Вначале офиоцистий относили к офиурам, а затем они были выделены в самостоятельный отряд (Sollas, 1899) и позже

в особый класс Ophiocistia (Sollas and Sollas, 1912; Fedotov, 1926); в 1953 г. Ubaghs предложил назвать класс Ophicistioidea.

Класс Ophiocistia объединяет 4 семейства: 1) семейство Volchoviidae Hecker, 1938, с родом *Volchovia* Hecker, 1938 [н. ордовик СССР и Норвегии (табл. XVII, фиг. 1—3; рис. 143]; 2) семейство Sollasinidae Fedotov, 1926, с родом *Euthemon* Sollas, 1899 (ср. силур Англии; рис. 142), и *Sollasina* Fedotov, 1926 (в. силур Англии; рис. 141); 3) семейство Eucladiidae Gregory, 1896, с родом *Eucladia* Woodward, 1896 (в. силур Англии) и 4) семейство Rhenosquamidae Richter, 1930, с родом *Rhenosquama* Richter, 1930 (ср. девон Германии).

Классу Ophiocistia посвящены работы: Г. Вудворда (Woodward, 1869), В. И. Солласа (Sollas, 1899); И. Б. Д. Солласа и В. Д. Солласа (Sollas and Sollas, 1912), Д. М. Федотова (Fedotov, 1926, 1928), Р. Ф. Геккера (1938, 1940), Р. Рихтера (Richter, 1930) и Г. Регнеля (Regnéll, 1948).

СЕМЕЙСТВО VOLCHOVIIDAE HECKER, 1938

Аборальная сторона шлемовидной, несколько вытянутой формы; имеется 10 краевых табличек пятиугольной формы, с закругленным наружным углом; они образуют плоскую фестончатую кайму, окружающую центральную, вздутую часть панциря, сложенную 20—23 табличками различной формы. Панцирь имеет в поперечнике 8—9 *см*. В расположении табличек центральной части заметна двусторонняя симметрия на фоне пятилучевой симметрии. Поверхность табличек гладкая или с мелкими бугорками. В пятом интеррадиусе несколько эксцентрично расположено крупное анальное отверстие, прикрытое пирамидкой из клиновидных долек (числом до 20). В том же интеррадиусе между двумя краевыми табличками находится пора (гидропора, гонопора или их комбинация?). Оральная поверхность, челюстной аппарат и амбулакральные ножки неизвестны. Н. ордовик.

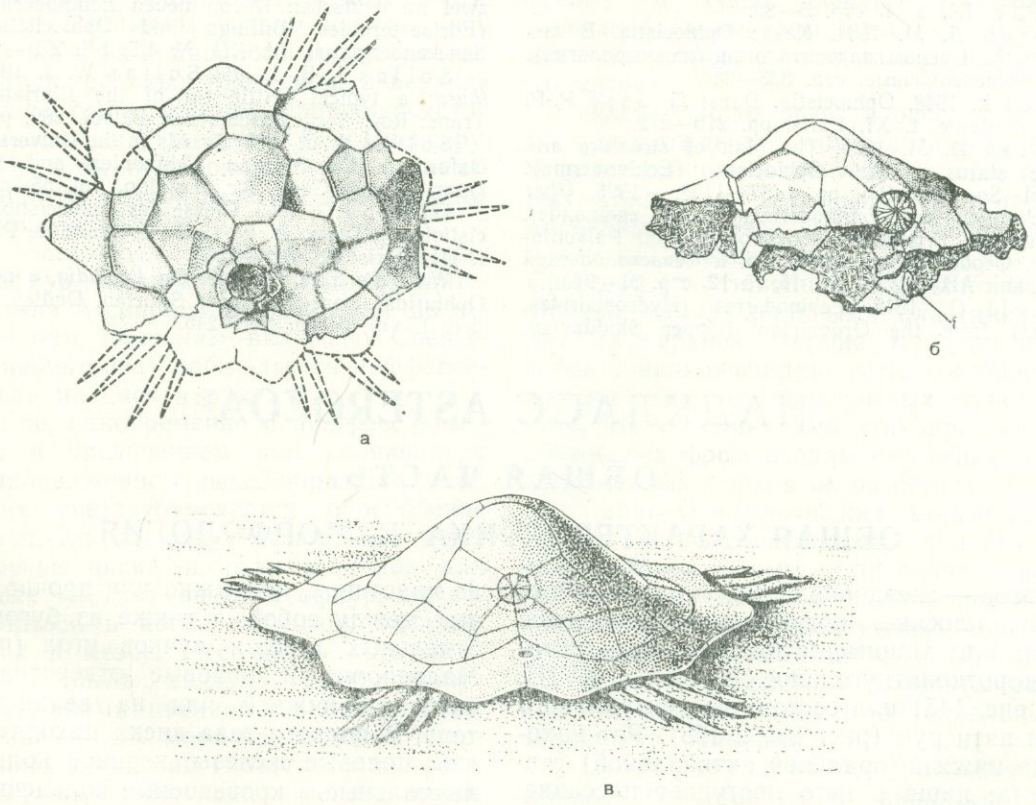


Рис. 143. *Volchovia mobilis* Hecker.

а — вид сверху, с дополненными контуром панциря и амбулакральными ножками; *б* — вид сбоку, с анальной пирамидкой и вырезом второго отверстия (*f*), × 1; *в* — реконструкция. Н. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1940).

Volchovia Hecker, 1938. Тип рода — *V. mobilis* Hecker, 1938; н. ордовик Ленин-

градской области. Отличается от других родов офиоцистий рядом примитивных черт, и притом в большей степени, чем они отличаются друг от друга: развитием только аборального сплошного панциря при нескелетированной или слабо скелетированной оральной поверхности тела и амбулакральных ножек, наличием анального отверстия, притом крупного, с клапанной пирамидкой. Самая древняя, не особенно активная форма офиоцистий. (Табл. XVII, фиг. 1—3; рис. 143): Н. ордовик Ленинградской области и Эстонии (2 вида); н. ордовик Норвегии (1 вид).

ЛИТЕРАТУРА

Геккер Р. Ф. 1938. Новый представитель класса Ophiocistia Sollas (*Volchovia* n. g.) из нижнего силура Ленинградской области и изменение диагноза этого класса. ДАН СССР, т. XIX, стр. 426—428. — 1940. Carpoidea, Eocrinoidea и Ophiocistia нижнего силура Ленинградской области и Эстонии. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. IX, в. 4, стр. 5—82.

Федотов Д. М. 1934. Класс Ophiocistia. В кн.: Циттель К. Основы палеонтологии (палеозоология). Часть I. Беспозвоночные, стр. 333—334.

Cuénot L. 1948. Ophiocistia. Dans: Grassé P.-P. Traité de Zoologie, t. XI. Paris, pp. 270—272.

Fedotov D. M. 1926. The plan of structure and systematic status of the Ophiocistia (Echinoderma). Proc. Zool. Soc., London, pp. 1147—1158. — 1928. Über die Beziehungen der Echinodermenklassen zueinander. (Auf Grund der Ergebnisse der Zoologie und Paläontologie). Тр. Особой Зоологич. лабор. и Севастопольской биол. станции АН СССР, сер. II, № 12, стр. 31—94.

Regnéll G. 1948. Echinoderms (Hydrophoridea, Ophiocistia) from the Ordovician (Upper Skiddavian, 3cβ) of the Oslo Region. Norsk geol. tidsskrift, Bd. 27, SS. 14—57. — 1948 An Outline of the Succession and Migration of Non-Crinoid Pelmatozoan Faunas in the Lower Paleozoic of Scandinavia. Arkiv Kemi, Mineralogi, Geologi, Bd. 26A, № 13, SS. 1—55.

Richter R. 1930. Schuppenröhren als Anzeiger von zwei im deutschen Devon neuen Echinodermen-Gruppen (Edrioasteroidea Billings und Ophiocistia Sollas?). Senckenbergiana, Bd. XII, № 4/5, SS. 279—304.

Sollas I. B. J. and Sollas W. J. 1912. *Lapworthura*: a typical brittle-star of the silurian age. Phil. Trans. Roy. Soc., London, ser. B, vol. 202, pp. 212—323.

Sollas W. J. 1899. Fossils in the University Museum, Oxford. I. On Silurian Echinoidea and Ophiuroidea. Quart. Journ. Geol. Soc., London, vol. 55, pp. 692—715.

Ubaghs G. 1953. Classe des Ophiocistioïdes (Ophiocistioidea). Dans: Piveteau J. Traité de Paléontologie, t. III, Paris, pp. 843—856.

Woodward H. 1869. On *Eucladia*, a new genus of Ophiuridae from the Upper Silurian. Dudley. Geol. Mag., dec. 1, vol. 6, pp. 241—245.

НАДКЛАСС ASTEROZOA*

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И МОРФОЛОГИЯ

Asterozoa — звездообразные, свободноподвижные, плоские, придонные, питающиеся детритом или хищные иглокожие, тело которых короткопятиугольное (табл. XVIII, фиг. 1; рис. 145) или состоит из центрального диска и пяти рук (рис. 157 и 158). Рот находится на нижней (оральной, актинальной) стороне тела; пища в него поступает пассивно, с помощью ресничных токов, или (чаще) захватывается активно. Анальное отверстие расположено на верхней (аборальной, абактинальной) стороне тела. Амбулакральные ножки, с которыми связан скелет, состоящий из двух рядов амбулакральных пластинок, находятся на нижней стороне тела. Кожный скелет состоит из сети спикул, известковых телец звездчатой и другой формы или (чаще) из пластинок, подвижно или прочно соединенных между собой, а также из бугорков игол, отдельных игол и пучков игол (паксиллы). Мадрепорит и половые отверстия расположены на нижней или на верхней стороне тела. В полости тела диска находятся кишечник, половые железы, нервное кольцо, амбулакральные и кровеносные кольцевые сосуды. В руки обычно продолжаются полость тела, радиальные нервы, амбулакральный и кровеносные сосуды, реже — кишечник и половые железы. Н. ордовик — ныне.

Основными группами Asterozoa являются морские звезды (Asteroidea) и офиуры (Ophiuroidea). Спенсер (Spencer, 1951) установил третью палеозойскую группу сомастероидей (Somasteroidea) **. Состав и родственные отношения ее с морскими звездами и офиурами не установлены, поскольку Спенсер сюда отнес ряд форм с диском и руками, очень сходных с древнепалеозойскими офиурами.

* При составлении этого раздела была использована написанная G. Ubaghs глава о Stelleroidea для руководства J. Piveteau (1953).

** По Х. Б. Феллу (1962), сомастероидеи существуют также в настоящее время и представлены видом *Platasterias latiradiata* Gray.

Как известно, радиальная симметрия первично двустороннесимметричного, мешковидного тела древних иглокожих исторически связана с развитием амбулакральных желобков, которые сначала служили для направления пищи ко рту и отчасти для дыхания, а впоследствии — для передвижения. В результате последующей эволюции радиальная симметрия распространилась на общую форму тела и внутреннюю организацию. В этом отношении такие короткопятиугольные, типичные представители Somasteroidea, как *Villebrunaster* (рис. 145), *Chinianaster* и *Archegonaster* (рис. 146), действительно, весьма примитивные формы. У них, по словам Спенсера, дифференциация рук лишь начиналась, амбулакры были выражены только на оральной стороне диска в виде двойного ряда чередующихся амбулакральных пластинок, а верхняя сторона тела была покрыта широкоячеистой сетью известковых спикул. По Спенсеру, Somasteroidea были малоподвижные организмы, питавшиеся мелкой взвесью, поступавшей в рот с токами воды.

У всех остальных палеозойских морских звезд и офиур (не исключая и представителей семейства Archophiactidae, которое по неизвестным нам причинам включено Спенсером в Somasteroidea) наблюдается дифференциация тела на диск и руки.

В палеозое, одновременно с прогрессивным развитием и увеличением рук, являющихся прямым продолжением звездообразного тела, у морских звезд отмечается обособление диска и рук, так же как у офиур. Как известно, строение диска и рук, типичное для современных морских звезд и офиур, начавшее намечаться в конце палеозоя, оформилось у них в мезозое. Несомненно, эта дифференциация была связана с условиями жизни и способами питания и передвижения. Перемещение по дну моря при помощи координированных движений гибкого тела и многочисленных амбулакральных ножек, снабженных подошвами, и использования рук для ловли крупной добычи при помощи педицеллярий — важнейшие моменты в эволюции диска и рук морских звезд. Короткопятиугольную форму тела (почти без рук) мы вновь видим в процессе эволюции морских звезд у представителей современных Phanerozonida, но как явление конвергенции с типичными представителями Somasteroidea. У офиур эволюция происходила в направлении использования межпозвоночной мускулатуры для передвижения и развития гибких, подвижных рук, а также их обособления от диска. Передвижение офиур стало осуществляться путем быстрых движений рук в результате сокращения мышц.

В строении тела Asterozoa преобладает пятилучевая симметрия; увеличение числа рук наблюдается как среди вымерших, так и среди современных форм; у последних оно достигает 50. Размеры тела различны. Палеозойские формы, как правило, небольшие, хотя некоторые из них имели значительные размеры. Современные формы намного крупнее палеозойских, причем у них наблюдается увеличение размеров тела в процессе эволюционного развития. Среди современных морских звезд встречаются гиганты вроде *Pycnopodia helianthoides* (диаметром до 60 *см* и до 4 *кг* весом) и среди офиур — *Gorgonocephalus stimpsoni* (диаметром диска до 20 *см* и общим диаметром с расправленными руками — до метра).

Скелет морских звезд и офиур, внутренний по происхождению, онтогенетически развивается в соединительной ткани в виде трехлучевых спикул из кальцита, из которых при дальнейшем развитии образуются крупные пластинки скелета диска и рук. По данным Спенсера, у типичных Somasteroidea, обладавших амбулакральными пластинками, скелет на верхней стороне тела представляет собой широкоячеистую сеть, состоящую преимущественно из трехлучевых спикул. Известно, что со спикулами этих древнейших палеозойских форм сходны скелетные элементы современных форм в их онтогенезе. Очевидно, и у других палеозойских морских звезд и офиур крупные скелетные элементы — пластинки разной формы и различного морфологического значения — в своем развитии также проходили стадию трехлучевых спикул.

Наиболее важными частями скелета Asterozoa являются скелетные элементы радиусов, или лучей, связанные с амбулакральными радиальными каналами.

У Somasteroidea — наиболее примитивных представителей надкласса Asterozoa — в каждом радиусе помещается два ряда амбулакральных пластинок полуцилиндрической формы (рис. 145 и 146), расположенных в порядке чередования и частично или полностью охватывающих (заключающих) радиальные амбулакральные каналы. Под углом к амбулакральным пластинкам расположены ряды палочковидных интерамбулакральных пластинок, или виргалий. Эти пластинки занимают всю интербрахиальную поверхность тела. По Спенсеру, по желобкам между рядами интерамбулакральных пластинок ресничными токами мелкая пища подгонялась в амбула-

кральные желобки, а оттуда в ротовое отверстие. Три первые пары амбулакральных пластинок каждого радиуса и пять парных ротовых угловых пластинок, расположенных интеррадиально, образуют скелет рта и ограничивают большое пятиугольное отверстие — вестибулум. Каждая ямка амбулакральных ножек расположена на двух соседних амбулакральных пластинках. Поскольку у типичных представителей Somasteroidea руки морфологически и функционально едва намечаются, этими элементами исчерпывается строение осевого скелета радиусов. Мадрепорит у них помещается на нижней или на верхней стороне диска. Верхняя поверхность диска покрыта широкоячеистой сетью примитивных известковых спикул. Такое строение тела и скелета у типичных представителей Somasteroidea является крайне простым и наиболее примитивным в сравнении с их строением у морских звезд и офиур.

У морских звезд, у которых руки являются прямым продолжением диска и на нижней стороне имеют открытые амбулакральные желобки с амбулакральными ножками с подошвами и ампулами, свод амбулакральных желобков образован двумя рядами плоских, неслитых амбулакральных пластинок (рис. 147), на внешней поверхности которых расположен радиальный амбулакральный канал. Отверстия для амбулакральных ножек находятся между двумя амбулакральными пластинками. К наружным концам амбулакральных пластинок прилегают адамбулакральные пластинки (рис. 147), несущие маргинальные иглы. Боковые края рук покрыты двумя рядами пластинок: нижним — из инфрамаргинальных и верхним — из супрамаргинальных. Основными элементами скелета амбулакров, или рук, являются амбулакральные и адамбулакральные пластинки, ряды которых тянутся от ротового отверстия до конца рук. Неподвижный скелет пятиугольного рта образован первой парой адамбулакральных и двумя парами амбулакральных пластинок. Обычно первая пара адамбулакральных пластинок толще следующей и образует так называемые угловые щитки рта. Нижняя стенка диска образована инфрамаргинальными пластинками рук и крупной пластинкой — так называемым одонтофором, который появляется уже у древних, палеозойских морских звезд в углу диска между основаниями рук.

Такое строение осевого скелета диска и рук у типичных морских звезд стало формироваться уже в палеозое и явилось результатом длительной эволюции частей скелета. Происходило усиление функции амбулакральных ножек как органов движения и захвата добычи и образование пор для ножек между амбулакральными пластинками. С этим были связаны развитие мышц рук и дифференциация осевого скелета диска. С утратой абактинального скелета диск становился кожистым, в его стенках усиливалось развитие мускулатуры. Это характеризует современных морских звезд из отряда Cryptozonida — подвижных, хищных животных, активно ловящих крупную добычу, — строение которых стало значительно более совершенным, чем многих палеозойских и современных форм из отряда Phanerozonida.

У многих палеозойских морских звезд амбулакральные пластинки были чередующимися или противоположными, следы прикрепления мышц отсутствовали или были слабыми, у ряда их не было в скелете пор для ножек, ампулы отсутствовали или они были наружными. Многие из них были небольшими, с тяжелым скелетом диска и рук, очевидно, малоподвижными и питавшимися мелкой пищей и взвесью. Значительная группа семейств современных морских звезд, принадлежащая к этому отряду, претерпела от палеозоя до наших дней сравнительно незначительную эволюцию; это малоподвижные, питающиеся илом формы.

Для многих вымерших и современных морских звезд характерно наличие определенного первичного скелета на абактинальной стороне диска и рук, причем у многих современных форм этот скелет существует лишь как временная стадия развития. Это строение хорошо выражено у палеозойского *Hudsonaster,* у которого в центре диска помещается дорзоцентральная пластинка, окруженная кругом из 5 радиальных и кругом из 5 интеррадиальных пластинок, причем по середине верхней стороны руки от радиальной пластинки диска тянется ряд радиальных пластинок, который кончается непарной терминальной пластинкой, а по сторонам ряда радиальных тянется по ряду супрамаргинальных пластинок. Мадрепорит расположен на верхней стороне интеррадиально.

Как известно, в процессе онтогенеза у многих современных морских звезд на диске развиваются дорзоцентральная пластинка и окружающие ее круг радиальных и круг базальных пластинок; кроме того, в направлении образования будущей руки развивается терминальная пластинка. У ряда современ-

ных морских звезд отряда Phanerozonida сохраняется правильная система пластинок диска сходного строения. Однако у большинства более высокоорганизованных морских звезд тяжелый скелет утрачен, стенки тела становятся мягкими, с сетчатым скелетом из известковых балочек, а супрамаргинальные пластинки делаются небольшими, облегченными. Далее, верхняя стенка диска может стать мягкой, кожистой. У одних морских звезд облегчение скелета диска и рук связано с приобретением подвижности и гибкости тела в связи с хищным образом жизни, а у других является результатом приспособления к жизни в мягком илу и к питанию детритом, который направляется в рот с помощью ресничных токов и в громадном количестве пропускается через кишечник.

Между первичными пластинками верхних стенок диска и рук у ряда вымерших и современных морских звезд наблюдается развитие многих дополнительных пластинок.

Для офиур, у которых уже в древнем палеозое начались дифференциация диска и развитие рук, сперва широких, плоских, сравнительно коротких, но обособленных от диска, характерно иное строение осевого скелета радиусов в сравнении с его строением у морских звезд.

У типичных офиур, в отличие от большинства офиуроподобных форм, руки резко обособлены от диска и лишены открытых амбулакральных желобков; последние прикрыты брюшными, или вентральными, пластинками. Осевой скелет радиусов состоит из цельных позвонков, онтогенетически образующихся из двух частей. Амбулакральная ножка, отходя от радиального сосуда, пронизывает толщу одного позвонка и выходит через отверстие между брюшной и боковой (латеральной, или адамбулакральной) пластинками. Эти пластинки прикрывают нижнюю и боковые стороны рук, верхняя сторона которых прикрыта спинными, или дорзальными, пластинками. Ближайшие к пятиугольному рту две пары амбулакральных и адамбулакральных пластинок принимают участие в образовании 5 крупных жезательных, снабженных зубами, челюстей. Интербрахиальные части диска чаще покрыты черепицеобразно налегающими пластинками, реже — кожей с гранулами. Бурсальные (половые) щели, ведущие в бурсы, ограничены с адрадиальной стороны половой, или бурсальной, пластинкой, а с другой стороны — бурсальными чешуйками. Гидропора, реже мадрепорит расположены интеррадиально, на нижней стороне диска. Верхняя сторона его у офиур чаще покрыта многочисленными, черепицеобразно налегающими — одна на другую — пластинками, реже она голая, кожистая или с гранулами. По краям диска у выхода рук помещаются попарно крупные пластинки — радиальные (или адрадиальные) щитки. Верхняя сторона рук обычно покрыта спинными пластинками (см. рис. 157), которые, как и брюшные, исторически возникают у офиур значительно позже латеральных.

Такое строение характерно для типичных представителей класса офиур (в основном для современных форм). Исторически оно сформировалось и развилось в мезозое из более примитивного состояния, которое наблюдается у многих офиуроподобных форм палеозоя. В их осевом скелете содержатся парные амбулакральные пластинки, имеющие с нижней стороны форму сапога и расположенные в чередующемся (см. рис. 154 и 155) или в противоположном (см. рис. 156) порядке, с каналом для амбулакрального сосуда. Позже пластинки срастаются и образуют непарные цельные позвонки (см. рис. 158).

Руки с боков прикрыты боковыми, или латеральными, пластинками (см. рис. 154 и 156), несущими иглы. Латеральные пластинки подвижно сочленены с амбулакральными и прикрывают амбулакральный желобок. Ямки для амбулакральных ножек крупные. В процессе эволюции из парных амбулакральных пластинок позвонков, с развитием и дифференциацией межпозвоночных мышц, возраставшему в связи с этим значению рук как органов движения, возникли и развились спинные и брюшные пластинки рук. Так происходила эволюция рук в направлении возможности осуществления быстрых движений благодаря четкой сегментации скелета и мышц. Одновременно претерпел эволюцию ротовой аппарат, который в виде скелетной рамы окружал рот и был образован сначала ясно сохранившими свое строение амбулакральными и латеральными (адамбулакральными) пластинками, а затем в нем сформировались жевательные челюсти.

В коррелятивной связи с усовершенствованием функции и строения рук офиуроподобных форм палеозоя находилось изменение строения диска и его скелета. Диск сначала был мягкий, с мелкими спикулами и чешуйками, без радиальных щитков, без ротовых щитков, без перистомальных пластинок, половых пластинок и бурсальных чешуек;

в дальнейшем в нем образовался более прочный скелет, что было результатом усиления подвижности рук.

Существует предположение, что обладатели слабо дифференцированных диска и рук были обитателями мягкого грунта, неспособными к быстрым движениям; их мало дифференцированный, имеющий свойство сильно растягиваться ротовой скелет был предназначен лишь для захвата больших количеств взвеси и детрита. Среди этих офиуроподобных форм была группа со своеобразным скелетом по краю диска, состоящим из крупных пластинок, происхождение которых недостаточно ясно (семейство Euzonosomatidae).

В процессе онтогенеза у офиур на развивающейся верхней стороне диска закладывается скелет в виде дорзоцентральной пластинки, окруженной кругом радиальных и кругом базальных пластинок, т. е. в скелете у офиур проявляется значительное сходство с развитием скелета центральной части диска морских звезд. Эти первичные пластинки у взрослых офиур в той или иной степени замаскированы многочисленными, более мелкими, черепицеобразно налегающими пластинками, которые покрывают верхнюю часть диска у многих современных офиур. Элементы первичного скелета впервые появляются у древних офиур в карбоне. Следует отметить, что у ряда современных офиур бывают утрачены не только эти первичные пластинки диска, но иногда полностью исчезает скелет и образуется мягкий диск.

ЭКОЛОГИЯ И УСЛОВИЯ ЗАХОРОНЕНИЯ

Asterozoa, как и другие современные иглокожие, являются исключительно морскими, донными, строго стеногалинными, за немногими исключениями (Дьяконов, 1955), животными, приспособленными к жизни в водах соленостью не ниже 30‰. Живя преимущественно в литоральной зоне, они встречаются на всех глубинах моря до абиссальных включительно. Обычно они стенобатны, но некоторые виды морских звезд и (чаще) офиур — эврибатны и встречаются на глубинах от 5 до 4450 *м* (например, *Ophiacantha bidentata*). Морские звезды обитают на скалистом грунте, илистом и песчаном дне, в затененных местах. Офиуры обитают на всех типах морского дна до глубин свыше 7500 *м*. Нередко морские звезды и офиуры заселяют участки дна большими сообществами (особенно офиуры). Большинство их отрицательно фототаксично. Некоторые морские звезды, чаще офиуры, живут, зарывшись в ил. Многие офиуры и некоторые морские звезды питаются донными осадками, обычно же — это хищники, пищей для которых служат моллюски, черви, ракообразные; некоторые морские звезды поедают других иглокожих и даже рыб. Морские звезды медленно ползают по дну с помощью амбулакральных ножек, офиуры же, наиболее подвижные среди иглокожих, передвигаются быстро с помощью гибких рук, благодаря сокращениям их мускулатуры.

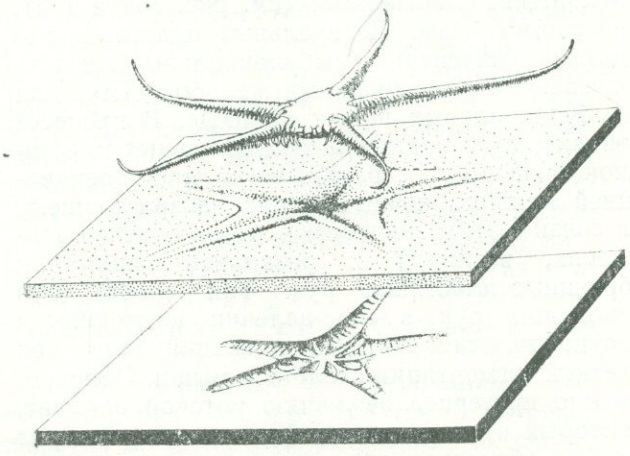


Рис. 144. *Asteriacites lumbricalis* Schlotheim. След лежания на песке и зарывания в него офиуры; ею оставлен след на верхней поверхности подстилающего глинистого слоя
(Seilacher, 1954)

Судя по строению ротового скелета, общей морфологии древних Asterozoa и данным экологии современных форм, большинство вымерших морских звезд и офиур относилось к хищникам. Некоторые из них, преимущественно более древние офиуры, питались детритом и илом. По мнению Спенсера, Somasteroidea питались микроскопически мелкой пищей, которая направлялась в рот ресничками.

Остатки Asterozoa встречаются в отложениях всех геологических систем, начиная с ордовика (тремадока), но находки их редки, поэтому сведения о вымерших формах отрывочны. Это зависит в значительной мере от условий жизни Asterozoa и особенностей захоронения их остатков. Скелет морских звезд, живших на твердом грунте, после их смерти легко распадался на отдельные элементы, если трупы не заносились быстро осадком. Поэтому они сохраняются обычно

в виде разрозненных скелетных частей, которые также подлежат изучению. Морские звезды, и преимущественно офиуры, жившие, зарывшись в ил, сохранялись целиком. Ископаемые морские звезды и офиуры встречаются в глинистых, песчаных и (реже) известковистых мелководных отложениях; в некоторых случаях они довольно многочисленны; иногда их остатки отличаются прекрасной сохранностью. Богатством остатков этих организмов славятся в. тремадок Черных Гор Франции, н. и ср. ордовик Чехии, ср. ордовик С. Америки, в. ордовик Шотландии, силур Англии, гунсрюкские сланцы н. девона в Германии, юра Франции, мел С. и З. Европы и др. Кроме цельных остатков и разрозненных скелетных частей, довольно часто встречаются следы лежания и зарывания морских звезд и офиур в поверхностном слое песка (Seilacher, 1953; рис. 144). Ввиду сравнительной редкости находок ископаемых морских звезд и офиур их стратиграфическое значение невелико.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ASTEROZOA

Раньше, на основании данных анатомии и эмбриологии морских звезд и офиур и сходства в строении амбулакров тех и других, предполагали, что морские звезды и офиуры произошли от Edriasteroidea (Bather, 1900). Теперь эта точка зрения считается мало обоснованной, так как строение недавно изученных самых примитивных представителей надкласса Asterozoa (именно класса Somasteroidea), являющихся наиболее древними Eleutherozoa (Spencer, 1951), сильно отличается как от строения Edrioasteroidea, так и от строения типичных морских звезд и офиур. Если принять Somasteroidea в объеме, предложенном Спенсером, то следует допустить его предположение о происхождении морских звезд и офиур от Somasteroidea. Пока наши знания об этих формах еще недостаточны — требуются новые находки и тщательное изучение строения скелета рук и кожного скелета верхней стенки тела *Villebrunaster* и других Somasteroidea. Подтверждение данных Спенсера, несомненно, заставит пересмотреть сложившиеся представления о путях развития амбулакров не только у морских звезд и офиур, но и у морских ежей и голотурий, и о связях между Eleutherozoa и Pelmatozoa. Somasteroidea известны с тремадока, древнейшие офиуры и морские звезды — с начала аренига. Считается, что офиуры произошли от общих предков с морскими звездами, но не от последних.

Одновременно с развитием морских звезд и офиур, четко отграниченных друг от друга в настоящее время, с одной стороны, в обоих классах развивались своеобразные, малодифференцированные группы, вымершие в палеозое, а с другой стороны, происходила выработка черт строения которыми характеризуются эти два класса. Эволюция морских звезд в начале происходила быстрее, и уже в древнем палеозое появлялись (правда, примитивные) формы морских звезд, вполне могущие быть включенными в некоторые современные отряды этого класса (например, в отряд Phanerozonida). Офиуры прошли более сложный путь развития. В палеозое происходило формирование некоторых отрядов, настолько отличающихся от типичных современных отрядов офиур, что их с правом называли офиуроподобными. Типичные офиуры известны с мезозоя, и в настоящее время они являются наиболее многочисленными не только в сравнении с морскими звездами, но и с другими классами иглокожих. Об этом свидетельствует численность и разнообразие офиур, заселенность ими всех типов дна Мирового океана и их необычайно широкое распространение по разным зонам морского дна.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

КЛАСС SOMASTEROIDEA. СОМАСТЕРОИДЕИ*

Примитивные Asterozoa пятиугольной формы, с короткими руками, выраженными лишь на оральной стороне тела, где помещается по два ряда чередующихся амбулакральных пластинок и отходящих от них диагональными рядами к периферии тела па-

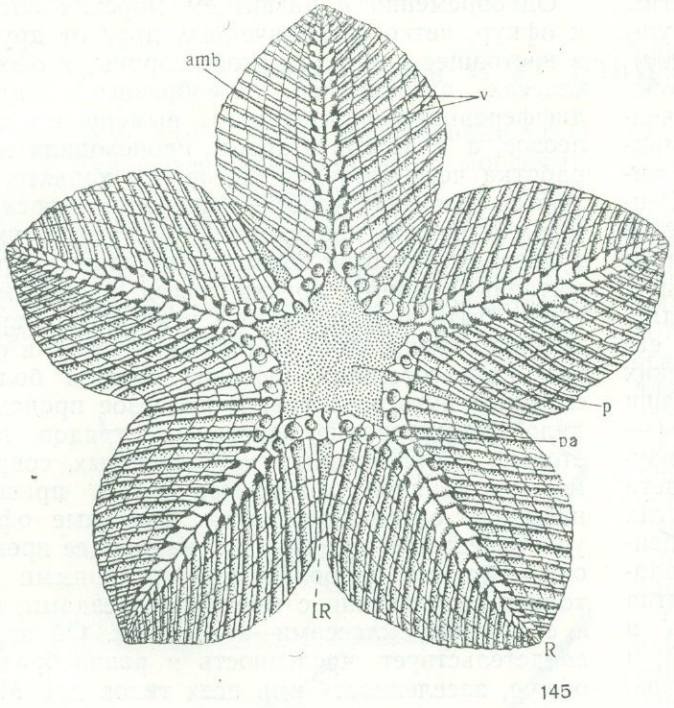
* Приведенная здесь классификация Asterozoa принадлежит Спенсеру, но выделенный им подкласс Somasteroidea, сильно отличающийся от Asteroidea и Ophiuroidea, возведен в ранг класса, а морские звезды и офиуры восстановлены в положении классов. Изменен порядок их расположения в системе: сперва рассматриваются морские звезды, как более примитивные по сравнению с офиурами.

лочкообразных пластинок — виргалий. Скелет большого пятиугольного рта (или вестибулума) слабо обособлен от аксиального скелета. Ямки амбулакральных ножек находятся на двух соседних амбулакральных пластинках. Скелет аборальной стороны тела состоит из сетчато расположенных трех- и четырехлучевых спикул. Мадрепорит отсутствует, или он оральный, или аборальный. Обитали сомастероидеи полузарывшись в грунт; питались микроскопически мелкой пищей, доставлявшейся в рот с помощью ресничек. Н. ордовик — в. девон. По-видимому, являются родоначальной группой морских звезд и офиур.

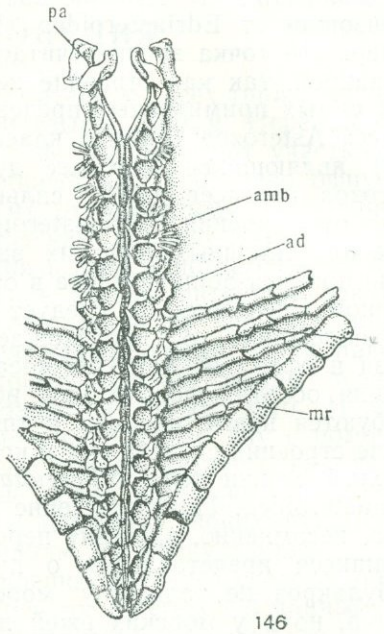
ОТРЯД GONIACTINIDA

Диагноз — тот же, что и у класса.

Объединяет семейства: Chiniasteridae Spencer, 1951 (*Villebrunaster* Spencer — рис. 145); Archegonasteridae Spencer, 1951 (*Archegonaster* Spencer — рис. 146); Archophiactidae Spencer, 1951. Принадлежность последнего семейства к классу Somasteroidea вызывает сомнение: по строению скелета рук и развитию их эти формы скорее относятся к офиурам.



145



146

Рис. 145 и 146. Представители класса Somasteroidea.

Рис. 145. *Villebrunaster thorali* Spencer. Реконструкция нижней стороны. *R* — радиус; *IR* — интеррадиус; *amb* — амбулакральная пластинка; *p* — перистом; *pa* — угловая ротовая пластинка; *v* — виргальная пластинка, × 3. Н. ордовик Франции (Spencer, 1951). Рис. 146. *Archegonaster pentagonus* Spencer. Часть нижней стороны. *amb* — амбулакральная пластинка; *ad* — адамбулакральная пластинка; *pa* — угловая ротовая пластинка; *v* — виргальные пластинки; *mr* — маргинальная пластинка, × 2. Н. ордовик Чехии (Spencer, 1951).

КЛАСС ASTEROIDEA. МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ

Тело уплощенное, звездообразное или пятиугольное, состоит из центрального диска и 5 нерезко обособленных рук, с мускулатурой в стенках тела. Кишечник обычно имеет анальное отверстие; половые железы, выросты кишечника и полость тела продолжаются в руки. Амбулакральные ножки с ампулами (внутренними, по крайней мере у послепалеозойских форм) расположены в открытом амбулакральном желобке. Амбулакральные пластинки не слиты. Мадрепорит обычно абактинальный, крупный. У большинства форм имеются педицеллярии и папулы. Н. ордовик — ныне. Подразделяется на отряды: Platyasterida, Hemizonida, Phanerozonida, Cryptozonida.

ОТРЯД PLATYASTERIDA

Амбулакральные и адамбулакральные пластинки находятся почти в одной плоскости. Амбулакральные желобки открытые, очень широкие, причем адамбулакральные пластинки не образуют стенку руки. Оральная поверхность лучей широкая и плоская. В. ордовик — н. девон. Представлен одним семейством Platanasteridae Spencer, 1919 (*Platanaster ordovicus* Spencer — табл. XVII, фиг. 4).

ОТРЯД HEMIZONIDA

Адамбулакральные пластинки образуют приподнятую стенку. Интербрахиальные оральные поверхности диска обширные и образованы определенно выраженным скелетом. Из аксиального скелета образуется главный скелет рук. Ср. ордовик — мел. Подразделяется на подотряды Gnathasterina и Urasterina.

ПОДОТРЯД GNATHASTERINA

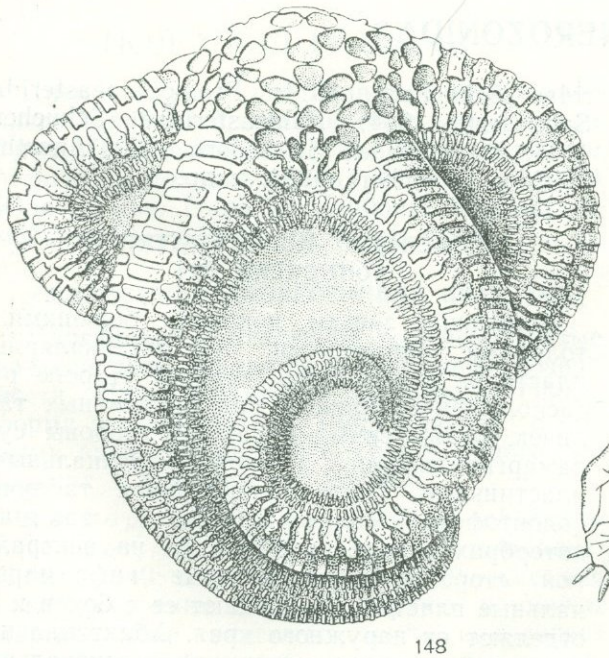
Ротовые угловые пластинки выдающиеся. Ср. ордовик — н. карбон. Включает семейства: Taeniactinidae Spencer, 1927; Palasterinidae Schöndorf, 1910 [*Palasterina primaeva* (Forbes) — табл. XVII, фиг. 6]; Schuchertidae Schuchert, 1914; Lepidactinidae Spencer, 1918.

ПОДОТРЯД URASTERINA

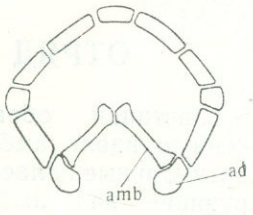
Ротовые угловые элементы угловатые, слабо выдающиеся. Ср. ордовик — мел. Включает семейства: Cnemidactinidae Spencer, 1918; Urasterellidae Schuchert, 1914; Arthrasteridae Spencer, 1918.

СЕМЕЙСТВО URASTERELLIDAE SCHUCHERT, 1914

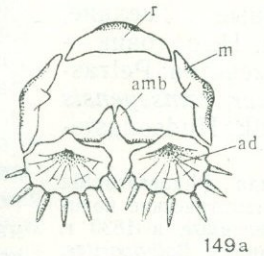
Адамбулакральные пластинки обычно с косым ребром; они допускают свободные движения рук. Инфрамаргинальные пластинки



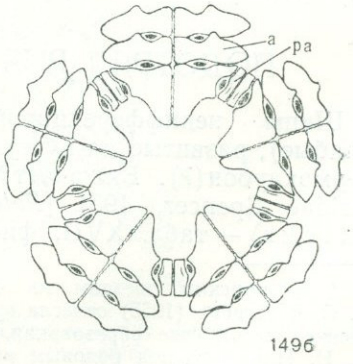
148



147



149а



149б

Рис. 147—149. Представители отряда Hemizonida.

Рис. 147. *Urasterella montana* (Stschurowsky). Поперечное сечение руки. *amb* — амбулакральная пластинка; *ad* — адамбулакральная пластинка. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Schöndorf, 1909). Рис. 148. *Calliasterella mira* (Trautschold). Реконструкция верхней стороны, × 1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Schöndorf, 1909). Рис. 149. *Calliasterella mira* (Trautschold). *а* — поперечное сечение руки; *r* — радиальная пластинка; *m* — маргинальная пластинка; *amb* — амбулакральная пластинка; *ad* — адамбулакральная пластинка. *б* — схема амбулакрального перистома: *a* — амбулакральная пластинка, *pa* — угловая ротовая пластинка (Schöndorf, 1909).

с паксиллами, стержни которых имеют форму колонок. Апикальная поверхность диска с интеррадиальными пластинками, расположенными парами, непосредственно дистально от первичного круга пластинок. Диск маленький. Руки длинные. Амбулакральные пластинки сильно развиты, занимают бо́льшую часть оральной поверхности рук. Вторичная полость тела в руках сильно сокращена. Urasterellidae — примитивные морские звезды; они обладают поверхностным сходством с офиурами, что свидетельствует о близости их экологии. Ср. ордовик — н. карбон.

Urasterella McCoy, 1851 (*Roemeraster* Stürtz, 1886). Тип рода — *Uraster ruthveni* Forbes, 1848; в. силур Англии. Диск очень малый, без интербрахиальных дуг. Имеется 5 рук, очень длинных, гибких у взрослых, более коротких и быстро заостряющихся на концах у молодых. Ср. карбон Подмосковного бассейна [1 вид — *U. montana* (Stschurowsky), табл. XVII, фиг. 7; рис. 147]; в. ордовик — пермо-карбон Германии и Великобритании.

Вне СССР: *Salteraster* Stürtz, 1893; *Ulrichaster* Spencer, 1950; *Phillipsaster* Spencer, 1950; *Palastropecten* Stürtz, 1886.

СЕМЕЙСТВО ARTHRASTERIDAE SPENCER, 1918

Имеется сходство между адамбулакральными пластинками Arthrasteridae и Urasterellidae. Инфрамаргинальные пластинки с паксиллами, основания которых имеют форму сильных поперечных ребер. Общая форма, как у Urasterellidae. В. девон — мел.

Calliasterella Schuchert, 1914. Тип рода — *Calliaster mirus* Trautschold, 1879; ср. карбон Подмосковного бассейна (рис. 148 и 149). Диск сравнительно небольшой, с довольно крупными, резко шиповатыми пластинками. Имеется 5 длинных, гибких рук, круглых в разрезе. На верхней стороне диска вокруг центральной пластинки расположены три кольца радиальных пластинок; одно кольцо базальных инфрамаргинальных и одно кольцо парных инфрамаргинальных пластинок. Амбулакральные пластинки рук мелкие, адамбулакральные — крупные; те и другие многочисленные; инфрамаргинальных пластинок на руках нет. Мадрепорит неизвестен (1 вид). Ср. карбон Подмосковного бассейна.

Вне СССР: *Protarthraster* Spencer, 1918 [*P. longimanus* (Whidborne) — табл. XVII, фиг. 5]; *Arthraster* Spencer, 1907.

ОТРЯД PHANEROZONIDA*

Адамбулакральные пластинки образуют стенку, хорошо выраженную вдоль амбулакрального желобка. Маргинальные пластинки выдающиеся, доминирующие над амбулакральным скелетом. Н. ордовик — ныне. Подразделяется на подотряды Pustulosa, Valvata, Paxillosa.

ПОДОТРЯД PUSTULOSA

Шипы недифференцированные (мелкие, слабые), развитые на пустулах. Н. ордовик — пермокарбон(?). Включает семейства: Petrasteridae Spencer, 1951 [*Petraster ramseyensis* (Hicks) — табл. XVII, фиг. 8]; Hudsonasteridae Schuchert, 1914; Promopalaeasteridae Schuchert, 1914; Palaeasteridae Schuchert, 1914; Xenasteridae Schöndorf, 1909; Anorthasteridae Schuchert, 1914, и др.

СЕМЕЙСТВО HUDSONASTERIDAE SCHUCHERT, 1914

Небольшие звезды, покрытые большими и толстыми пластинками, без интеркалярных пластинок в руках. На верхней стороне рук расположен срединный ряд радиальных табличек, окаймленных с каждой стороны супрамаргинальными и инфрамаргинальными пластинками. Одна единственная табличка (одонтофор), сильно развитая, занимает интербрахиальное пространство на вентральной стороне; проксимальные инфрамаргинальные пластинки окружают ее с боков и не отделяют от наружного края. Абактинальная поверхность диска занята дорзоцентральной пластинкой, отграниченной малым числом интеркалярных пластинок от 5 больших первичных радиальных и 5 больших первичных интеррадиальных табличек. Мадрепорит абактинальный. Ордовик—силур.

* К морским звездам из отряда Phanerozonida Р. С. Елтышева (1955) отнесла проблематические конические известковые образования, описанные в 1830 г. Х. И. Пандером под родовым названием *Bolboporites*. Приходится, однако, отметить, что достаточных оснований для реконструкции по больбопоритам морской звезды с сильно развитыми шипами нет. Морские звезды с таким специфическим наружным скелетом в ордовике не существовали. Некоторые позднейшие, преимущественно современные морские звезды имеют скелетные утолщения, лишь напоминающие больбопориты.

Ordoviciaster Fedotov, 1936. Тип рода — *O. kazakhstanensis* Fedotov, 1936. Ср. ордовик Ю. Казахстана. (Табл. XVII, фиг. 9; рис. 150). Амбулакральные, адамбулакральные и инфрамаргинальные пластинки — двойные. Одонтофоры имеют неправильно шестиугольную форму и снаружи не охватываются инфрамаргинальными пластинками. Ордовик — силур. Ср. ордовик Казахстана; ордовик — силур Великобритании и С. Америки.

Вне СССР: *Protopalaeaster* Hudson, 1912 (*Belaster* Spencer, 1916); *Girvanaster* Spencer, 1916; *Coccaster* Spencer, 1916 (*C. bulbiferus* Spencer — табл. XVIII, фиг. 1); *Macroporaster* Raymond, 1921; *Hudsonaster* Stürtz, 1900.

ПОДОТРЯД VALVATA

Педициллярии обычно двустворчатые, редко простые. Маргинальные пластинки хорошо развиты, покрыты мелкими гранулами или иглами. Юра — ныне. Включает семейства: Goniasteridae Forbes, 1843 (*Pycinaster crassus* Spencer — рис. 151); Oreasteridae Fischer, 1911; Stauranderasteridae Spencer, 1913, [*Stauranderaster bulbiferus* (Forbes) — табл. XVIII, фиг. 2; рис. 152] и др.

ПОДОТРЯД PAXILLOSA

Диск покрыт паксиллами; центральная часть тела приподнята в виде округленного бугра. Педицеллярии в виде щипцов, простые. Маргинальные пластинки хорошо развиты. Юра — ныне. Одно из наиболее важных семейств — Astropectinidae Gray, 1840.

СЕМЕЙСТВО ASTROPECTINIDAE GRAY, 1840

Маргинальные пластинки хорошо развитые, ладьевидные, находятся на верхней поверхности. Диск достаточно обширный. Общая форма звездообразная. Руки длинные, с острыми окончаниями. Юра — ныне. Много вымерших и современных видов.

Astropecten Gray, 1840 (*Lophidiaster* Spencer, 1913). Тип рода — *A. aurantiacus* Gray, 1840; современный. Руки плоские, широкие, умеренно длинные; верхние и нижние маргинальные пластинки почти одинаковой величины, обычно с иглами. Нижние маргинальные иглы опоясывают весь контур звезды. Интеррадиальные участки нижней стороны очень малы. Педицеллярии отсутствуют. Юра — ныне (в СССР указывался из юры).

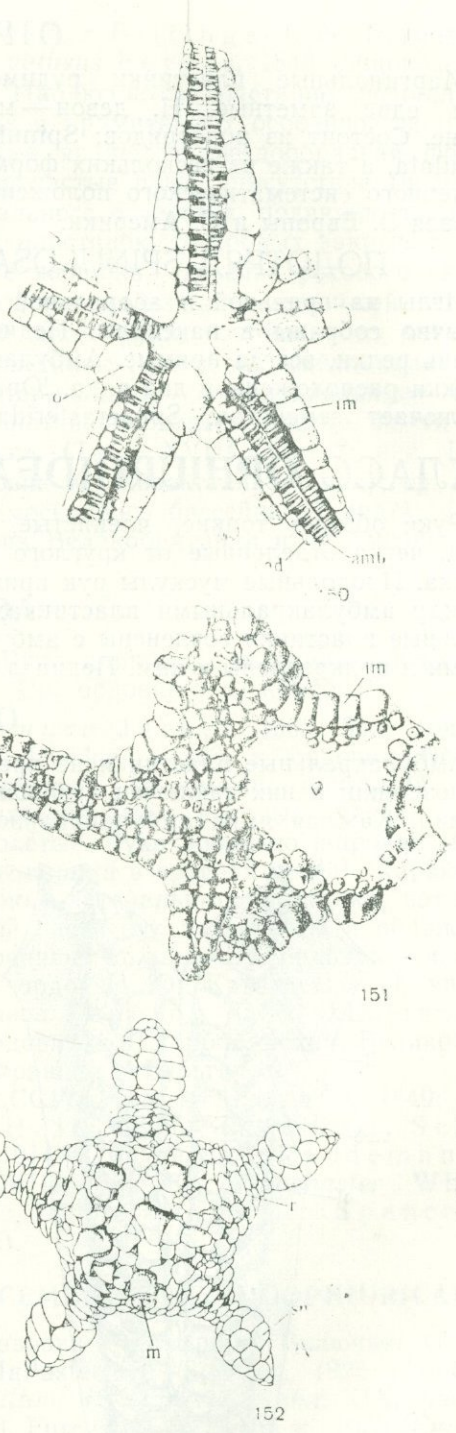


Рис. 150—152. Представители отряда Phanerozonida.

Рис. 150. *Ordoviciaster kasakhstanensis* Fedotov. Вид с нижней стороны. *o* — одонтофор; *im* — нижняя маргинальная пластинка; *amb* — амбулакральная пластинка; *ad* — адамбулакральная пластинка. × 5. Ордовик Ю. Казахстана (Fedotov, 1936). Рис. 151. *Pycinaster crassus* Spencer. Вид с нижней стороны. *im* — нижняя маргинальная пластинка, × 2/3. В. мел Англии (Spencer, 1907). Рис. 152. *Stauranderaster bulbiferus* (Forbes). Вид с верхней стороны. *r* — радиальная пластинка; *sm* — верхняя маргинальная пластинка; *m* — мадрепорит, × 1/3. Мел Англии (Spencer, 1907).

ОТРЯД CRYPTOZONIDA

Маргинальные пластинки рудиментарные или едва заметные. Н. девон — мезозой — ныне. Состоит из подотрядов: Spinulosa, Forcipulata, а также из нескольких форм неопределенного систематического положения из палеозоя З. Европы и С. Америки.

ПОДОТРЯД SPINULOSA

Иглы на оральной и аборальной сторонах обычно собраны в паксиллы. Педицеллярии очень редки, всегда прямые. Амбулакральные ножки расположены в два ряда. Юра — ныне. Включает семейства: Sphaerasteridae Schöndorf, 1906 (юра — мел); Echinasteridae Verrill, 1867 (мел — ныне) и ряд современных семейств.

ПОДОТРЯД FORCIPULATA

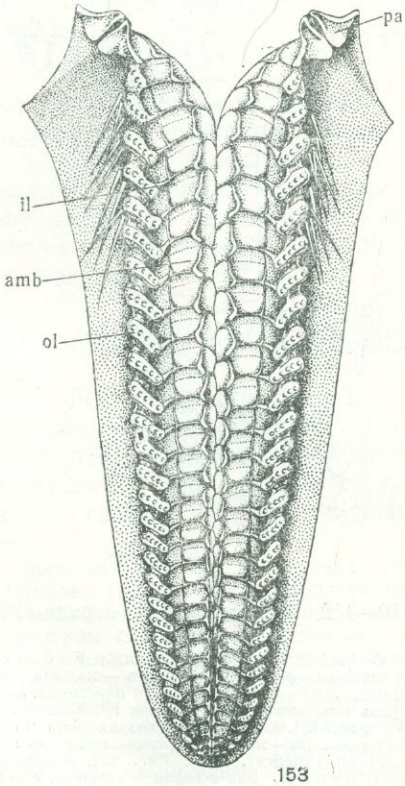
Нет резкой границы между оральной и аборальной сторонами. Паксилл нет; педицеллярии очень распространены, они простые и перекрещенные. Амбулакральные ножки обычно расположены в четыре ряда. Мезозой — ныне. Включает ряд современных семейств; вымерших представителей известно мало.

КЛАСС OPHIUROIDEA. ОФИУРЫ, ИЛИ ЗМЕЕХВОСТКИ

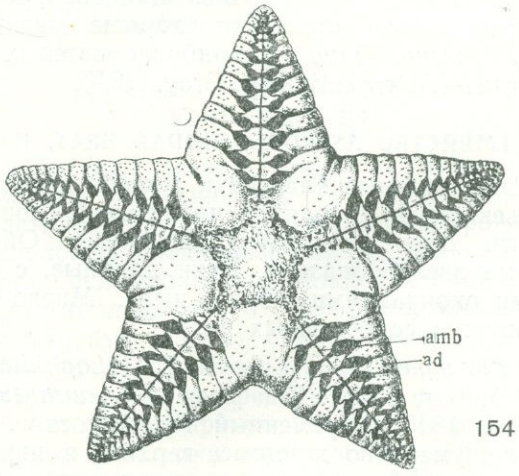
Руки обычно тонкие, членистые, змеевидные, четко отделенные от круглого плоского диска. Продольные мускулы рук прикреплены между амбулакральными пластинками; латеральные пластинки сочленены с амбулакральными и прикреплены к ним. Педицеллярии отсутствуют. Дышат, по крайней мере наиболее типичные формы, посредством бурс — впячиванием стенок тела, расположенных между руками и диском. Мадрепорит обычно актинальный. Н. ордовик — ныне. Объединяет отряды Stenurida и Ophiurida.

ОТРЯД STENURIDA

Амбулакральные пластинки не превращены в позвонки; в них заключен амбулакральный канал. Каждая ямка амбулакральной ножки находится в двух последовательных амбулакральных пластинках. Скелетные части, ограничивающие перрадиальные вырезы перистома, слиты так, что в каждом радиусе образуют две негибкие ветви, независимо действующие при растяжении ротового отверстия. Латеральные (адамбулакральные) пластинки могут закрывать амбулакральный



153



154

Рис. 153 и 154. Представители отряда Stenurida.

Рис. 153. *Sturtzaster marstoni* (Salter). Рука (вид с нижней стороны). *amb* — амбулакральная пластинка; *il* — внутренняя латеральная пластинка; *ol* — наружная латеральная пластинка; *pa* — угловая ротовая пластинка, × 5. Силур Англии (Spencer, 1940). Рис. 154. *Stenaster obtusus* (Forbes). Вид с нижней стороны. *amb* — амбулакральная пластинка; *ad* — латеральная пластинка, × 6. Ср. ордовик Ю. Казахстана (Fedotov, 1936).

желобок при помощи поперечного вращения. Диск ясно обособлен и покрыт чешуйками. Н. ордовик — в. девон. Спенсер к отряду Stenurida отнес семейства: Stenasteridae Schuchert, 1914; Eophiuridae Spenser, 1951; Pradesuridae Spencer, 1951 [*Sturtzaster marstoni* (Salter) — рис. 153]; Phragmactidae Spencer, 1951; Palaeuridae Spencer, 1951. Однако некоторыми основными признаками строения, особенно скелета рук, последние четыре семейства отличаются от Stenasteridae, и было бы вернее их отнести к отряду Ophiurida.

СЕМЕЙСТВО STENASTERIDAE SCHUCHERT, 1914

Латеральные пластинки широкие; каждая из них с несколькими рядами шипов. Отчетливые сублатеральные пластинки отсутствуют. Н. и ср. ордовик (1 род).

Stenaster Billings, 1858. Тип рода — *Uraster obtusus* Forbes, 1848; ордовик Ирландии. Наблюдается сочетание специализированных и примитивных особенностей. Примитивными являются звездообразная форма тела, коренастые руки, присутствие (возможное) анального отверстия, подвижность латеральных пластинок, способных закрывать радиальные желобки, строение ротового скелета. Черты специализации: маленький, но отчетливый диск; руки, состоящие из четырех серий пластинок (две серии амбулакральные, две — латеральные), амбулакральные пластинки противоположные, толстые, почти что «позвонки». (Табл. XVIII, фиг. 3; рис. 154). Ср. ордовик Ю. Казахстана (1 вид); ср. карбон Подмосковного бассейна (1 вид?); ср. и в. ордовик Великобритании и С. Америки.

ОТРЯД OPHIURIDA

Амбулакральные пластинки обычно превращены в позвонки. Каждый позвонок пронизан одной амбулакральной ножкой. Места прикрепления продольных межпозвонковых мускулов дифференцированы. Мадрепорит всегда актинальный. Ср. ордовик—ныне. Подразделяется на подотряды Oegophiurina и Myophiurina.

ПОДОТРЯД OEGOPHIURINA

Амбулакральные желобки открыты. Диск покрыт черепицеобразными чешуйками или гранулированной кожей. Амбулакральные пластинки чередующиеся или противоположные, еще не слиты в позвонки. Мадрепорит вентральный, обычно хорошо развитый. Ротовые щитки, перистомальные пластинки, брюшные, спинные и половые пластинки и чешуйки отсутствуют. Ср. ордовик — в. карбон. Объединяет надсемейства Lysophiuricae и Zeugophiuricae.

НАДСЕМЕЙСТВО LYSOPHIURICAE

Ср. ордовик — н. карбон. Включает семейства: Euzonosomatidae Spencer, 1930 (*Encrinaster grayae* Spencer — табл. XVIII, фиг. 4; *Euzonosoma orbitoides* Spencer — табл. XVIII, фиг. 5), Cheiropterasteridae Spencer, 1930; Protasteridae Spencer, 1930.

СЕМЕЙСТВО PROTASTERIDAE SPENCER, 1930

Латеральные пластинки тонкие, похожие на пластинки ныне живущих офиур; они снабжены боковыми иглами. Амбулакральные пластинки с оральной стороны имеют форму сапога. Руки длинные, заканчивающиеся нитевидно. Ср. ордовик — н. карбон.

Bohemura Jaekel, 1903. Тип рода — *B. jahni* Jaekel, 1903; в. ордовик Чехии. Диск круглый, маленький, покрытый тонкими пластинками. Ротовые части сильные и толстые. Руки довольно широкие (наибольшая ширина в средней части). Характерны широкие латеральные пластинки, которые в средней части рук развернуты и обнажают их внутреннюю сторону. Ср. ордовик — н. карбон. Ср. ордовик Ю. Казахстана (1 вид — *B. primaeva* Fedotov — табл. XIX, фиг. 1—3); в. ордовик — н. карбон Чехии, Великобритании, Франции и Бельгии.

Вне СССР: *Protaster* Forbes, 1849; *Eugaster* Hall, 1868; *Eugasterella* Schuchert, 1914 [*E. bicatenulata* Ruedemann — табл. XVIII, фиг. 6]; *Drepanaster* Whidborne, 1898 (*D. grayae* Spencer — рис. 155).

НАДСЕМЕЙСТВО ZEUGOPHIURICAE

Ср. ордовик — в. карбон. Включает семейства: Hallasteridae Spencer, 1925 [*Lapworthura miltoni* (Salter) — табл. XIX, фиг. 4; рис. 156], Furcasteridae Spencer, 1925 [*Eurcaster leptosoma* (Salter) — табл. XIX, фиг. 5], Klasmuridae Spencer, 1927.

ПОДОТРЯД MYOPHIURINA

Амбулакральные желобки обычно покрыты брюшными пластинками. Радиальные щитки, бурсальные пластинки и чешуйки, ротовые

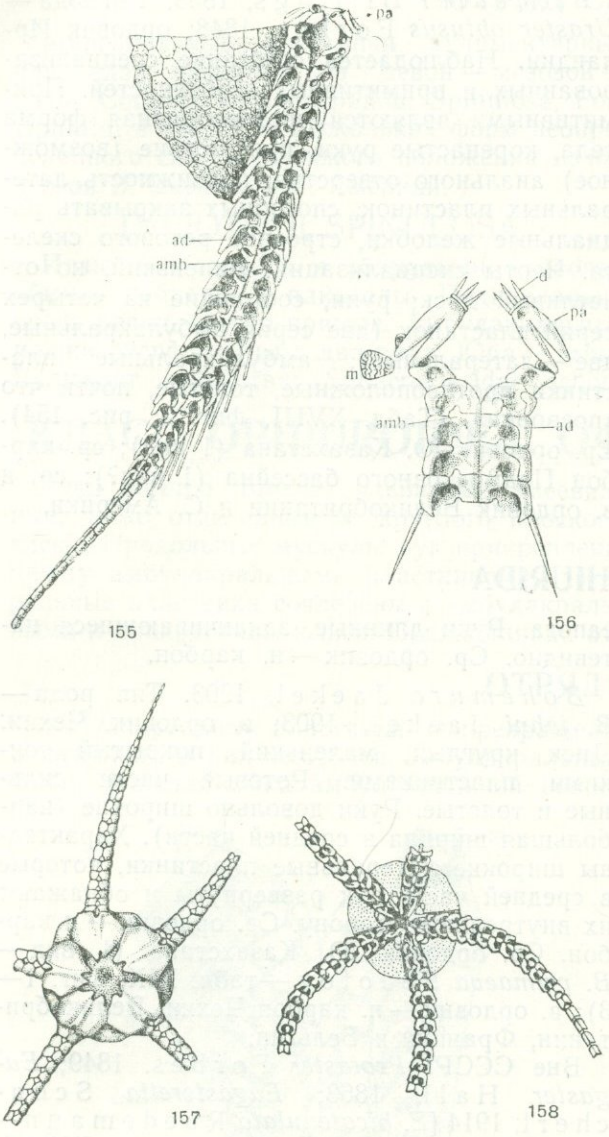


Рис. 155—158. Представители отряда Ophiurida.

Рис. 155. *Drepanaster grayae* Spencer. Часть верхней стороны. *amb* — амбулакральная пластинка; *ad* — адамбулакральная пластинка, *pa* — угловая ротовая пластинка, × 2½. Ордовик Англии (Spencer 1934). Рис. 156. *Lapworthura miltoni* Spencer. Часть руки и примыкающая к ней приротовая часть диска (вид с нижней стороны). *amb* — амбулакральная пластинка, *ad* — адамбулакральная пластинка; *pa* — угловая ротовая пластинка; *d* — зубы; *m* — мадрепорит, × 5. Силур Англии (Spencer, 1914). Рис. 157. *Aganaster gregarius* (Meek et Worthen). Диск и руки (вид с верхней стороны), × 2½. Н. карбон С. Америки (Spencer, 1925). Рис. 158. *Stephanoura belgica* Ubaghs. Диск и руки (вид с нижней стороны), × 3. В. девон Бельгии (Ubaghs, 1953).

щитки, перистомальные пластинки, брюшные и спинные пластинки рук присутствуют. Амбулакральные пластинки противостоящие, обычно спаяны в позвонки. Мадрепорит представлен одним из ротовых щитков или же, иногда, всеми. Н. девон — ныне. Объединяет надсемейства Ophiuricae и Euryalicae.

НАДСЕМЕЙСТВО OPHIURICAE

Диск и руки покрыты ясными пластинками, иногда, однако, спрятанными под гранулами, шипами или голой кожей. Латеральные пластинки рук хорошо развиты, не расставлены по нижнему краю рук, но защищают их с боков. Шипы никогда не направлены вниз и изредка превращены в крючки. Руки всегда простые. Сочленения позвонков всегда зигоспондилинового типа, допускающие горизонтальные движения рук. Бурсальные щели никогда не бывают вертикальными, обычно длинные и прямые. Мадрепорит ординарный. Н. девон — н. карбон, мезозой — ныне. Включает одно палеозойское семейство Aganasteridae Miller, 1889, н. девон — н. карбон [*Aganaster gregarius* (Meek et Worthen) — рис. 157; *Stephanoura belgica* Ubaghs — рис. 158] и ряд современных семейств, остатки представителей которых встречаются также в мезозойских и кайнозойских отложениях.

НАДСЕМЕЙСТВО EURYALICAE

Диск и руки покрыты гранулами или кожей. Руки нередко разветвленные; брюшные и спинные пластинки обычно отсутствуют или рудиментарны; боковые пластинки маленькие. Сочленения позвонков (в форме часового стекла) допускают горизонтальные и вертикальные движения рук. Бурсальные щели широкие, вертикальные. Мадрепориты могут быть в каждом интеррадиусе, нередко крупные, ситовидные. В онтогенезе проходят стадию офиуры с простыми руками. Н. карбон — ныне; ряд семейств, почти исключительно современных. Некоторые виды, относящиеся к современным родам, известны из мезозоя и кайнозоя.

ЛИТЕРАТУРА

Аргамакова В. Ф. 1937. Находка третичных офиур на восточном побережье о-ва Сахалина. Ежегодн. Всеросс. Палеонт. об-ва, т. XI, стр. 12—28.

Дьяконов А. М. 1950. Морские звезды морей СССР. Определители по фауне СССР. Изд. Зоол. ин-та АН СССР, стр. 1—204. — 1954. Офиуры (змеехвостки) морей СССР. Определители по фауне СССР. Изд. Зоол. ин-та АН СССР, стр. 1—136. — 1955. О способности иглокожих выдерживать понижение нормальной океанической солености. Доклады АН СССР, т. 102, № 2, стр. 373—374.

Елтышева Р. С. 1955. Бульбопориты. Вопросы палеонтологии, т. 2, стр. 136—147.

Федотов Д. М. 1934. Asterozoa. В кн.: Циттель К. Основы палеонтологии (палеозоологии). Часть I. Беспозвоночные, стр. 311—333.—1951. Класс VI. Asteroidea. Класс VII. Ophiuroidea. В кн.: Руководство по зоологии, т. III, стр. 558—561. — 1954. Иглокожие. БСЭ, т. 17, стр. 161—167.

Фелл Х. Б. Ныне живущий представитель Somasteroidea. Зоол. журн., т. XLI, вып. 9, стр. 1353—1366.

Щуровский Г. 1867. Геологические экскурсии по губерниям Московской, Калужской и Ярославской. Моск. универс. изв., № 11, 1866—1867, стр. 1059—1091.

Andrusov N. 1899. Über *Ephipiellum symmetricum* Jar. Lomnicki. Sitzb. Naturforsch. Gesellsch. Univ. Jurjev (Dorpat), Jahrg. 18, SS. 248—249.

Bather F. A. 1900. The Echinoderma. In: Lankester E. R. A Treatise on Zoology, pt. III, London, pp. 1—216.

Cuénot L. 1948. Les Asterozoaires. Dans: Grassé P.-P. Traité de Zoologie, t. XI. Paris, pp. 200—270.

Fedotov D. M. 1926. Die Morphologie der Euryalae. Ztschr. Wiss. Zool., Bd. 127, H. 3/4, SS. 403—528. — 1928. Über die Beziehungen der Echinodermenklassen zueinander. (Auf Grund der Ergebnisse der Zoologie und Paläontologie). Тр. Особой Зоологич. лабор. и Севастопольской биол. станции АН СССР, сер. II, № 12, стр. 31—94. — 1936. Zur Morphologie und Evolution der Seesterne und Ophiuren des unteren Silur. Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, т. V, стр. 3—33.

Gregory J. W. 1896. On the classification of the Palaeozoic Echinoderms of the group Ophiuroidea. Proc. Zool. Soc. London, pp. 1028—1044. — 1899. Palaeozoic Starfishes. Geol. Mag., VI, pp. 341—454.

Hess H. 1955. Die fossilen Astropectiniden (Asteroidea). Neue Beobachtungen und Übersicht über die bekannten Arten. Schweiz. Pal. Abhandl., Bd. 71, SS. 1—113. — Hudson G. H. 1912. A fossil starfish with ambulacral covering plates. Ottawa Naturalist, vol. 26, pp. 22—26, 45—52.

Jaekel O. 1903. Asteriden und Ophiuriden aus dem Silur Böhmens. Ztschr. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. 55, Protok., SS. 106—113. — 1923. Zur Morphogenie der Asterozoa. Pal. Ztschr., Bd. 5, H. 3, SS. 344—350.

Klähn H. 1929. Die Bedeutung der Seelilien und Seesterne für die Erkenntnis von Wasserbewegung nach Richtung und Stärke. Palaeobiologica, Bd. 2, SS. 287—302. — 1930. Die Lage versteinerter Seelilien und ihre Beziehungen zur fossilen Wasserbewegung. Naturw. Monatsh. biol., chem., geogr., geol. Unterricht, Bd. 28, SS. 12—18. Königswald R. 1930. Die Arten der Einregelung ins Sediment bei den Seesternen und Seelilien des unterdevonischen Bundenbacher Schiefers. Senckenbergiana, Bd. 12, № 6, SS. 338—361.

Lehmann W. M. 1951. Anomalien und Regenerationserscheinungen an paläozoischen Asterozoen. N. Jahrb. Geol., Paläont., Abhandl. 93, 3, SS. 401—416. — 1957. Die Asterozoen in den Dachschiefern des rheinischen Unterdevons. Abh. Hess. Landesamt. Bodenforschung, Bd. 21, SS. 1—160.

Matsumoto H. 1915. A new classification of the Ophiuroidea with description of new genera and species. Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia, vol. 67, pp. 43—92. — 1917. A monograph of Japanese Ophiuroidea, arranged according to a new classification. Journ. Coll. Sci. Imp. Tokyo, vol. XXXVIII, art. 2, pp. 1—408. — 1929a. Morphological notes on two Palaeozoic Ophiuroids. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Sendai, Japan (2), Geology, vol. 13, № 2, pp. 23—24. — 1929b. A classification of the Palaeozoic Ophiuroidea. Ibid., pp. 25—26. — 1929c. Outline of a classification of Echinodermata. Ibid., pp. 27—33. — Mortensen Th. 1938. Über die stratigraphische Verwendbarkeit der mikroskopischen Echinodermen-Reste. Senckenbergiana, Bd. 20, № 5, SS. 342—346. — 1952. Echinoidea and Ophiuroidea. Lunds univers. årsskr., N. F., Avd. 2, Bd. 47 (Rep. Lund Univers. Chile expedition 1948—1949, 3). Lund, SS. 1—22. Müller A. H. 1950. Die Ophiuroidenreste aus dem Mucronatensenon von Rügen. Geologica, 5, SS. 1—34. — 1953. Die isolierten Skelettelemente der Asteroidea (Asterozoa) aus der obersenonen Schreibkreide von Rügen. Geologie, Beiheft № 8, SS. 1—66. — 1960. Zur Kenntnis mesozoischer Asterozoa. Abhandl. deutsch. Akad. Wissensch. Berlin, Kl. III, Heft 1, SS. 272—282.

Opitz R. 1932. Bilder aus der Erdgeschichte des Nahe—Hunsrück—Landes Birkenfeld. SS. 1—224.

Rasmussen H. W. 1950. Cretaceous Asteroidea and Ophiuroidea, with special reference to the species found in Danmark. Danmarks Geol. Undersøgelse, II, № 77, SS. 1—134. Ruedemann R. 1916. Paleontological contributions from the New York State Museum. I. Account of some new or little known species of fossils. Bull N.-Y. State Mus. for 1915, № 189, pp. 7—97.

Schöndorf F. 1909a. Palaeozoische Seesterne Deutschlands, I. Teil. Die echten Asteriden der rheinischen Grauwacke. Palaeontographica, Bd. 56, SS. 37—112. — 1909b. Die Asteriden des russischen Karbon. Ibidem, Bd. 56, SS. 323—338. — 1910. Palaeozoische Seesterne Deutschlands, II Teil. Die Aspidosomatiden des deutschen Unterdevon. Ibidem, Bd. 57, Lief. I—II, SS. 1—66. Schuchert Ch. 1915. Revision of Palaeozoic Stelleroidea with special reference to North American Asteroidea. Bull. U. S. Nat. Mus., № 88, pp. 1—301. Seilacher A. 1953. Studien zur Palichnologie, II. (Cubichnia). N. Jahrb. Geol., Paläont., Abhandl. 98, 1, SS. 87—124. Sieverts-Doreck H. 1958. Spezielle Arbeitsgebiete der Mikropaläontologie, 3. Echinodermen. Handbuch der Mikroskopie i. d. Technik, Bd. II, T. 3, SS. 239—264. Sladen W. P. 1891, 1893. A Monograph of the British fossil Echinodermata from the Cretaceous Formations (Asteroidea). Palaeontogr. Soc. London, Monogr., vol. XLIV, pp. 1—28, vol. XLVII. pp. 29—66. Spencer W. K. 1905. A Monograph of the British fossil Echinodermata from the Cretaceous Formations. Palaeontogr. Soc. London. Monogr., vol. LIX. pp. 67—90. — 1907. Idem, Ibidem, vol. LXI, pp. 91—132. — 1908. Idem, Ibidem, vol. LXII, pp. 133—138. — 1913. The Evolution of the Cretaceous Asteroidea. Philos. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, vol. 204, pp. 99—177. — 1914. A Monograph of the British Palaeozoic Asterozoa. Pt. I—X. Palaeontogr. Soc. London, Monogr., vol. LXVII, № 2, pp. 1—56. — 1916. Idem. Ibidem, vol. LXIX, № 2, pp. 57—108. — 1918. Idem. Ibidem, vol. LXX, № 3, pp. 109—168. — 1909. Idem. Ibidem, vol. LXXXI, № 3, pp. 169—196. — 1922. Idem. Ibidem, vol. LXXIV, № 1, pp. 197—236. — 1925. Idem. Ibidem, vol. LXXVI, № 3, pp. 237—324. — 1927. Idem. Ibidem, vol. LXXIX, № 3, pp. 325—388. — 1930. Idem. Ibidem, vol. LXXXII, № 3, pp. 389—436, — 1934. Idem. Ibidem, vol. LXXXVII, № 2, pp. 437—494. — 1940. Idem. Ibidem, vol. XCIV, № 3, pp. 495—540. — 1950. Asterozoa and the study of Palaeozoic faunas. Geol. Mag., vol. 87, № 6, pp. 393—408. — 1951, Early Palaeozoic starfish. Philos. Transact. Roy. Soc. London, B, Biol. sci., vol. 235, № 623, pp. 87—129.

Thoral M. 1935. Contribution à l'étude paléontologique de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire et revision sommaire de la faune cambrienne de la Montagne Noire. Montpellier, pp. 1—363. Trautschold H. 1879. Die Kalkbrüche von Mjatschkowa. Eine Monographie des oberen Bergkalks (Schluss). Nouv. Mém. Soc. Imp. Natur. Moscou, t. XIV, l. 1, pp. 1—82.

Ubaghs G. 1941. Description de quelques Ophiures du Famennien de la Belgique. Bull. Mus. Roy. Hist. Natur. Belgique, vol. XVII, № 44, pp. 1—31. — 1942. *Bohemura constellata* (Thorent) et *Drepanaster* sp., Ophiuroïdes du Dévonien inférieur de la Belgique et du Nord de la France. Bull. Mus. Roy. Hist. Natur. Belgique, vol. XVIII, № 7, pp. 1—19. — 1953. Classe de Stelléroïdes (Stelleroidea). Dans: Piveteau J. Traité de Paléontologie. Paris, t. III, pp. 774—842.

Withers R. B. and Keble R. A. 1934. The Paleozoic Starfish of Victoria. Proc. Roy. Soc. Vict., N. S., vol. 46, pp. 220—249. — 1934. The Palaeozoic Brittle-Stars of Victoria. Ibidem, vol. 47, pp. 196—211.

КЛАСС ECHINOIDEA. МОРСКИЕ ЕЖИ

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Морские ежи — свободноподвижные иглокожие, имеющие радиально- или двустороннесимметричное тело разнообразной формы — от шаровидной до сердцевидной, без свободных амбулакров и открытых амбулакральных желобков. Скелетные пластинки морских ежей образуются в наружном слое кутиса и покрыты сверху лишь тонким эпителием. Они целиком покрывают мягкое тело и, срастаясь плотно краями или черепицеобразно налегая друг на друга, образуют сплошной жесткий или, реже, гибкий панцирь с двумя отверстиями—ротовым, окруженным приротовым полем, или перистомом, и анальным с прианальным полем, или перипроктом.

Панцирь морских ежей почти целиком соответствует скелету актинальной стороны и состоит из 5 меридиональных полей амбулакральных пластинок (А), чередующихся с 5 полями интерамбулакральных пластинок (IA).

Абактинальный скелет представлен только небольшим дисковидным вершинным щитком (апикальным полем), включающим у радиальносимметричных морских ежей и перипрокт. Поверхность тела морских ежей покрыта различно расположенными иглами разной величины — от крупных (до 25—30 *см* в длину) до милиарных, почти неразличимых невооруженным глазом. Крупные иглы разрежены, мелкие — образуют более или менее сплошной покров. Иглы подвижно сочленены со скелетными пластинками. Кроме игл развиты педицеллярии разнообразных типов.

В панцире морских ежей, как правило, хорошо различается более или менее уплощенная ротовая (оральная) часть актинальной стороны, на которой помещается перистом. В прижизненном положении она обращена к субстрату и является, таким образом, нижней стороной. Остальная часть панциря, соответствующая абактинальной поверхности и части актинальной, соответствует аборальной, или верхней, стороне. Наиболее широкая часть панциря (на границе нижней и верхней его сторон) называется амбитусом, или экватором.

Поверхность панциря, за исключением концов игл и зубов, покрыта однослойным эпителием. Пространство, заключенное внутри панциря и заполненное полостной жидкостью, является собственно полостью тела животного, в которой находятся все внутренние органы.

Пищеварительная система занимает осевое положение, располагаясь между противоположными полюсами тела. Она состоит из глоточного отдела, пищевода и кишечника. Глоточный отдел начинается непосредственно за ротовым отверстием и окружен у многих морских ежей сложно построенным жевательным (челюстным) аппаратом. Выше находится тонкий пищевод, который, резко расширяясь, переходит в кишечник (в узком смысле слова). Кишечник делится на широкую и длинную, более или менее сложно изогнутую, среднюю кишку и относительно короткую и узкую заднюю кишку, загнутую вверх и оканчивающуюся анальным отверстием. Средняя кишка, подвешенная на мезентериях к стенкам панциря, завернута против часовой стрелки и образует не меньше двух полных оборотов в полости тела.

Амбулакральная система морских ежей состоит из каменистого, кольцевого и радиальных каналов. Каменистый канал начинается в вершинном щитке мадрепоровой пластинкой, за которой находится несколько расширенная его часть. Ниже расположен каменистый канал — узкий, с обизвествленными стенками, протягивается почти отвесно к оральному полюсу, где соединяется с кольцевым каналом. Последний окружает пищевод сразу за челюстным аппаратом. От кольцевого канала отходят 5 радиальных каналов, идущих непосредственно под панцирем вдоль срединного шва амбулакральных полей до вершинного щитка. Каждый радиальный канал оканчивается терминальным щупальцем, проходящим через пору глазной пластинки. От радиального канала в обе стороны, чередуясь, ответвляются многочисленные боковые отростки, идущие к амбулакральным ножкам. Короткие боковые канальцы быстро переходят в сильно вздутые, обычно совсем плоские ампулы, которые соединяются с амбулакральными ножками. От каждой ампулы к ножке почти всегда отходят две протоки, пронизывающие одну амбулакральную пластинку. Ножки представляют собой мускулистые полые выросты различной формы, способные сильно сокращаться и растягиваться. Между радиальными каналами от кольцевого канала выдаются небольшие выпячивания, аналогичные тидемановым тельцам морских звезд. Вдоль каменистого канала протягива-

ется осевой орган, начинающийся также около мадрепоровой пластинки и соединяющийся с кольцевым каналом.

Кровеносная система морских ежей тесно связана с амбулакральной и с тидемановыми тельцами. Она состоит из кольцевого сплетения кровеносных сосудов, расположенного непосредственно под кольцевым амбулакральным каналом, и второго кольца, которое находится у аборального полюса, вокруг задней кишки. Между этими кольцевыми образованиями протягиваются вдоль кишечника два кровеносных сосуда. От орального кольцевого сплетения отходят радиальные сосуды, проходящие вдоль амбулакральных; от аборального кольца ответвляются мелкие кровеносные сосуды, снабжающие кровью половые органы.

Нервная система подчинена тому же плану размещения. Вокруг пищевода расположено нервное кольцо, от которого отходят 5 радиальных нервных стволов, протягивающихся вдоль амбулакральных каналов. Каждый радиальный нерв оканчивается у глазной пластинки в вершинном щитке.

Функцию дыхания у морских ежей выполняет частично амбулакральная система, частично эпителий, покрывающий панцирь снаружи. У некоторых форм имеются особые кожные выросты, расположенные вокруг перистома и несущие функции жабер. Кроме того, роль органа дыхания приписывается нередко встречающейся добавочной кишке (сифону).

Половые органы морских ежей представлены 5 сильно развитыми гроздевидными половыми железами, или гонадами, сосредоточенными в аборальной половине панциря в интеррадиусах (межамбулакральных пространствах). Половые протоки подходят к крупным, интерамбулакральным по положению, пластинкам вершинного щитка (так называемым генитальным пластинкам) и открываются наружу половыми (генитальными) порами. Половой диморфизм у морских ежей отсутствует или выражен слабо, за исключением случаев вынашивания молоди непосредственно на самом панцире. При этом панцирь самок имеет мешковидные углубления, чаще всего образующиеся на амбулакральных полях в привершинной части.

При описании морских ежей их панцири, в противоположность скелетным образованиям других иглокожих, ориентируют таким образом, чтобы мадрепоровая пластинка находилась спереди и справа. При этом переднезадняя ось (плоскость двусторонней симметрии) проходит через передний непарный амбулакр и задний непарный интерамбулакр. Амбулакральные поля обозначаются римскими цифрами, а интерамбулакральные — арабскими. При рассматривании панциря

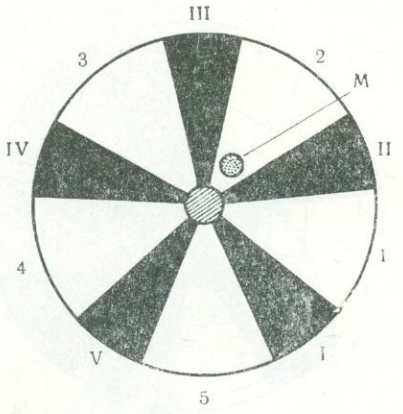


Рис. 159. Схема ориентировки морских ежей (вид сверху).
I—V — амбулакры; *1—5* — интерамбулакры; *M* — мадрепорит.

сверху нумерация дается в направлении, обратном движению часовой стрелки — так, чтобы передний непарный амбулакр обозначался цифрой III, а задний непарный интерамбулакр — цифрой 5 (рис. 159). На рисунках и фототаблицах принято ориентировать морских ежей при изображении их снизу и сверху передней стороной вверх, а при изображении сбоку — верхней стороной вверх. Размеры панцирей морских ежей определяются тремя измерениями: длиной (расстояние между передним и задним концами панциря), шириной (максимальное его сечение) и высотой (расстояние от наиболее высокой точки панциря до основания).

МОРФОЛОГИЯ

Наиболее распространенной формой панциря у морских ежей является шаровидная или близкая к ней, с четко выраженной пятилучевой радиальной симметрией в расположении всех элементов панциря (рис. 160). Полюса — верхний и нижний — уплощены, причем ротовая поверхность обычно несколько больше по размерам, чем плоский участок тыльной стороны. Контур панциря по амбитусу круглый или тупо-пятиугольный. Амбитус широкий (закругленный по дуге большого радиуса). Перистом большой, круглый, со

ртом, снабженным челюстным аппаратом, находится в центре ротовой стороны. Вершинный щиток, включающий перипрокт, также крупный, дисковидный, расположен на противоположном полюсе. На пластинках панциря, как правило, имеются очень крупные редкие туберкулы, часто по одной на каждую пластинку, и окружающие их мелкие, иногда относительно густо расположенные гранулы. Такое строение панциря типично для палеозойских и части мезозойских Echinoidea и сохраняется в общих чертах у большой группы морских ежей до настоящего времени. Наиболее характерным признаком морских ежей такого типа является пятилучевая радиальная симметрия, которой подчинены все элементы панциря. Вторая отличительная особенность их заключается в наличии челюстного аппарата.

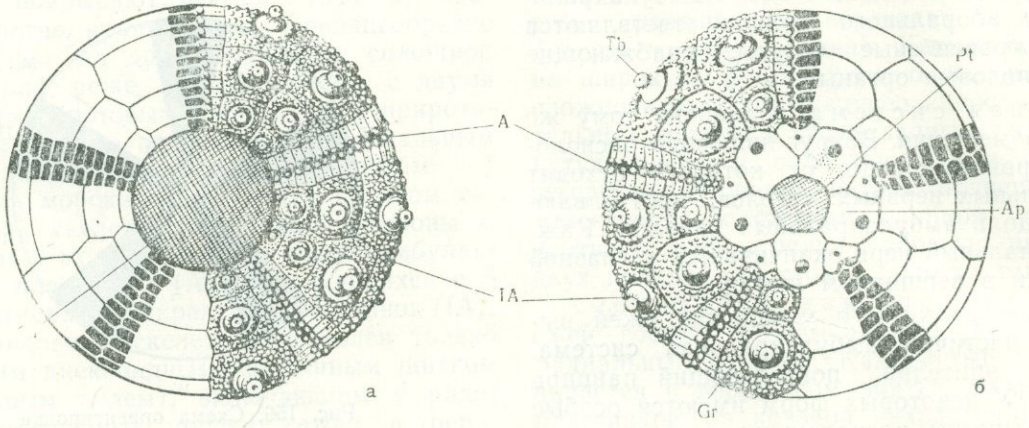


Рис. 160. Схема строения панциря правильного морского ежа.
а — вид снизу; *б* — вид сверху. *A* — амбулакры; *IA* — интерамбулакры; *Ap* — вершинный щиток; *Pa* — перистом; *Pt* — перипрокт; *Tb* — туберкулы; *Gr* — гранулы.

Наряду с радиальносимметричными, или так называемыми правильными, морскими ежами существуют формы с различно выраженной двусторонней симметрией, объединяемые под названием неправильные морские ежи (рис. 161). Для них наиболее характерным признаком является расположение перипрокта вне вершинного щитка в области пятого интерамбулакра, или, иными словами, экзоцикличность перипрокта. Благодаря этому пятый интерамбулакр является физиологически задним, а противолежащий ему IIIA передним, и, таким образом, направлением смещения перипрокта определяется положение плоскости билатеральной симметрии, которая, развиваясь, подчиняет себе постепенно все элементы панциря. Первоначально у большинства наиболее древних неправильных морских ежей (преимущественно из отряда Holectypoida) панцирь сохраняет в общих чертах радиальносимметричное строение и характеризуется, кроме экзоцикличности перипрокта, низким и узким амбитусом, конической или полусферической формой верхней поверхности и отсутствием крупных туберкулов на панцире. В другой группе неправильных морских ежей, благодаря дальнейшему развитию двусторонней симметрии, панцирь становится удлиненным, вытянутым в передне-заднем направлении, с перистомом, расположенным не в центре оральной стороны, а более или менее спереди, с дифференцированными, морфологически различными передней и задней сторонами, с неоднородными амбулакрами и, наконец, без челюстного аппарата.

Отмеченные основные особенности двустороннесимметричных морских ежей достигают максимального развития только у так называемых сердцевидных ежей (Spatangoida). Представителям других отрядов они свойственны в очень различной степени, поэтому общим признаком, объединяющим всю эту группу и отличающим ее от правильных морских ежей, является положение перипрокта вне вершинного щитка.

Вершинный щиток (апикальное поле) правильных морских ежей состоит из 10 пластинок (рис. 160 и 162). Из них 5 обычно крупные, несущие по одной большой поре, расположены интеррадиально и называются генитальными пластинками, так как каждой пластинке соответствует гонада, открывающаяся генитальной порой. Одна из этих пластинок прободена пора-

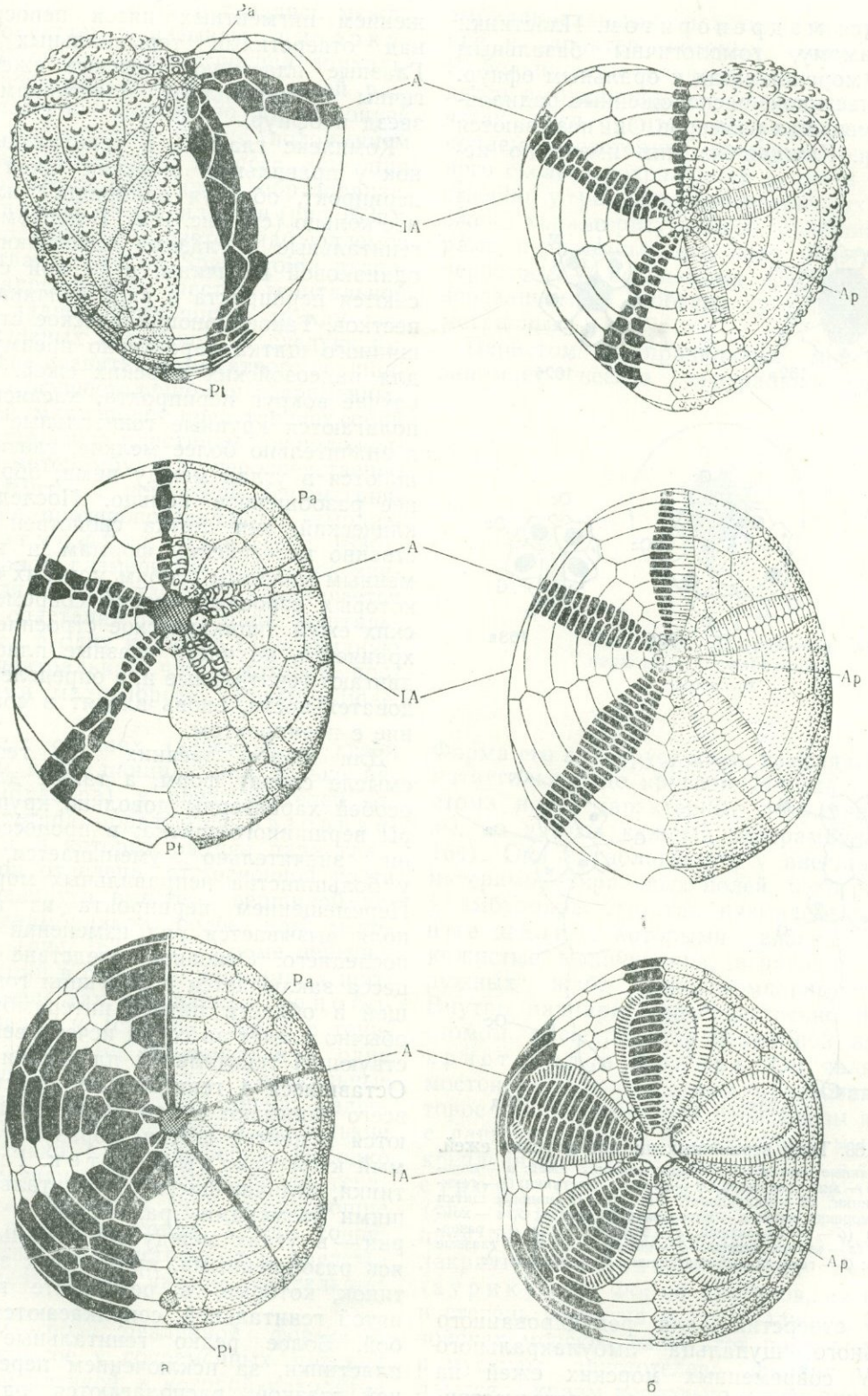


Рис. 161. Схемы строения панциря неправильных морских ежей.

а — вид снизу; *б* — вид сверху. Верхний ряд — Spatangoida; средний ряд — Cassiduloida; нижний ряд — Clypeasteroida. *A* — амбулакры; *IA* — интерамбулакры; *Ap* — вершинный щиток; *Pa* — перистом; *Pt* — перипрокт.

ми и является мадрепоритом. Пластинки эти, по-видимому, гомологичны базальным пластинкам морских звезд и оральным офиур. Другие 5 пластинок, расположенные радиально, обычно меньших размеров. Они называются глазными. Каждая из них имеет по большому отверстию для редуцированного терминального щупальца амбулакрального канала. У современных морских ежей на глазных пластинках имеются светочувствительные пигментные пятна, представляющие собой, вероятно, образования, близкие к глазкам морских звезд. Это подтверждается положением пигментных пятен непосредственно над отверстиями терминальных щупалец. Глазные пластинки морских ежей гомологичны терминальным пластинкам морских звезд и офиур.

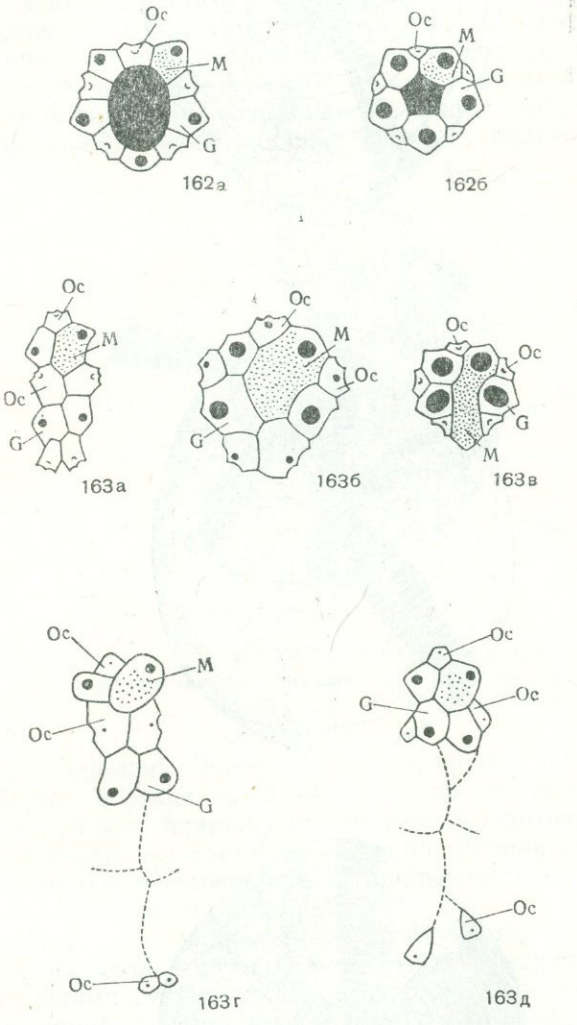


Рис. 162 и 163. Типы вершинных щитков морских ежей.

Рис. 162. Вершинные щитки правильных морских ежей: *а* — моноциклический; *б* — дициклический. *Oc* — глазные пластинки; *G* — генитальные пластинки; *M* — мадрепорит. Рис. 163. Вершинные щитки неправильных морских ежей: *а* — интеркалярный щиток; *б*, *в* — компактные щитки (*б* — этмофрактный, *в* — этмолизный); *г*, *д* — разорванные щитки (*г* — интеркалярный, *д* — компактный). *Oc* — глазные пластинки; *G* — генитальные пластинки; *M* — мадрепорит.

Комплекс глазных и генитальных пластинок у правильных морских ежей окружает перипрокт, образуя однорядное или двурядное кольцо (см. рис. 162). В первом случае все генитальные и глазные пластинки примерно одинаковой величины, в равной степени касаются перипрокта в виде венчика из 10 лепестков. Такое моноциклическое строение вершинного щитка характерно преимущественно для палеозойских морских ежей. Во втором случае вокруг перипрокта, касаясь его, располагаются крупные генитальные пластинки, а значительно более мелкие, глазные, размещаются в углах между ними, образуя внешнее разобщенное кольцо. Последний, дициклический, тип щитка свойствен преимущественно мезозойским формам и всем современным молодым особям морских ежей. У некоторых взрослых особей современных морских ежей дициклическое строение щитка сохраняется, но часто глазные пластинки раздвигают генитальные и, в определенной последовательности, вновь входят в соприкосновение с перипроктом.

Для более древних (в геологическом смысле слова) форм, а также для молодых особей характерны довольно крупные размеры вершинного щитка; в процессе эволюции он значительно уменьшается, особенно у большинства неправильных морских ежей. Перемещением перипрокта из апикального поля вызывается ряд изменений в строении последнего. Основное следствие этого процесса заключается в редукции гонады, лежащей в области пятого интерамбулакра, что обычно влечет за собой исчезновение соответствующей генитальной пластинки (рис. 163). Оставшиеся 4 генитальные пластинки чаще всего занимают место перипрокта и смыкаются в центре щитка, образуя так называемый компактный щито́к. Глазные пластинки, отличающиеся от генитальных небольшими размерами, размещаются по периферии — в углах между генитальными, оставаясь разобщенными, кроме двух задних пластинок, которые, в результате исчезновения пятой генитальной, соприкасаются между собой. Более редко генитальные и глазные пластинки, за исключением передней непарной глазной, располагаются одна за другой — четырьмя последовательно чередующимися парами. Так как при этом передняя пара глазных пластинок разделяет генитальные

ные на две пары, как бы вставляясь между ними, такую систему называют интеркалярной. В обоих типах строения апикального поля неправильных морских ежей размещение пластинок подчинено двусторонней симметрии, нарушаемой только положением мадрепорита. Дальнейший процесс эволюции компактного щитка приводит к образованию его этмолизной разновидности (рис. 163в), особенностью которой является наблюдаемое у большинства третичных Spatangoida расположение мадрепоровой части генитальной пластинки в задней части щитка, между задней парой глазных пластинок. В следующем, конечном этапе развития компактного вершинного щитка, осуществленном у современных морских ежей, мадрепорит представляет собой уже самостоятельную пластинку, расположенную в пятом интерамбулакре непосредственно за щитком. Щитки с первичной асимметричной структурой противопоставляются этмолизному как этмофрактные (рис. 163б). В интеркалярном размещении пластинок апикального поля билатеральность достигается в результате срастания первой пары генитальных пластинок в одну крупную сердцевидную пластинку, центральная часть которой пронизана порами мадрепорита (Pourtalesiidae, Urechinidae).

В отдельных случаях (вероятно, в связи с удлинением всего панциря или только пятого интерамбулакра) у представителей отряда Spatangoida образуются разорванные щитки, в которых задняя пара глазных пластинок отделена от основной части щитка и отодвинута вместе с вершиной непарного интерамбулакра более или менее сильно назад (рис. 163 г, д). Кроме перечисленных вариаций в строении вершинных щитков, имеются еще так называемые монобазальные щитки (см. рис. 206д) с генитальными пластинками, сросшимися в один округло-пятиугольный диск. Генитальные поры располагаются по углам диска, мадрепоровая часть — в его центре, а маленькие глазные пластинки — по периферии. Нередко отмечаются случаи уменьшения числа генитальных пор до трех или двух, отражающие дальнейшую редукцию гонад. Среди современных морских ежей встречаются представители и с уменьшенным числом генитальных пластинок.

Перистом — поле различной формы и величины, покрытое у современных морских ежей кожистой пленкой, в которой находится ротовое отверстие. У большинства современных морских ежей пленка покрыта мелкими несрастающимися амбулакральными и интерамбулакральными пластинками, расположение и характер которых очень различны. В большинстве случаев на перистоме находятся амбулакральные пластинки, иногда сочетающиеся с интерамбулакральными. В ископаемом состоянии элементы перистомального скелета сохраняются редко и преимущественно у радиальносимметричных морских ежей, характеризующихся большими размерами перистомального поля. Поэтому рот и перистом у ископаемых форм практически неразличимы, особенно у двустороннесимметричных.

Перистом у правильных морских ежей занимает всегда центральное положение.

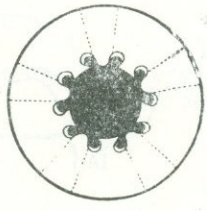


Рис. 164. Центральный перистом с жаберными вырезами

Форма его варьирует мало, изменяясь от тупопятиугольной до круглой. Иногда края перистома несут характерные полулунные вырезы, по два на каждый интерамбулакр (рис. 164). Они располагаются у внешних границ интерамбулакральных полей, непосредственно у амбулакра. Это так называемые жаберные щели, с которыми связаны кустистые кожистые выпячивания, играющие роль наружных жабр (перистомальные жабры). Внутри панциря, непосредственно над перистомом, располагается челюстной аппарат — аристотелев фонарь. Он является самостоятельным скелетным образованием, которое как бы висит над перистомом и связано с панцирем системой челюстных мышц, прикрепленных к так называемому околочелюстному (перигнатическому) поясу (рис. 165). Пояс образован выступами панциря внутрь, развивающимися на интерамбулакрах (апофизы) или на амбулакрах (аурикулы). Форма выступов, их величина и степень развития очень различны. У палеозойских морских ежей этот пояс отсутствует, и мускулы аристотелева фонаря прикрепляются к краям несколько утолщенных интерамбулакральных пластинок (рис. 165а).

Аристотелев фонарь состоит из 40 скелетных частей (рис. 166). Главными являются

5 пирамидок, или собственно челюстей, внутри которых имеется по длинному зубу. На верхних концах пирамидок расположены парные пластинки — эпифизы. Между соседними пирамидками горизонтально расположены 5 скобок и 5 двойных дужек. У палеозойских морских ежей, а также у Cidaroida и Aulodonta, зубы с желобком; у остальных они имеют внутренний продольный киль. Поскольку отсутствует прочная связь аристотелева фонаря с панцирем, в ископаемом состоянии он встречается редко.

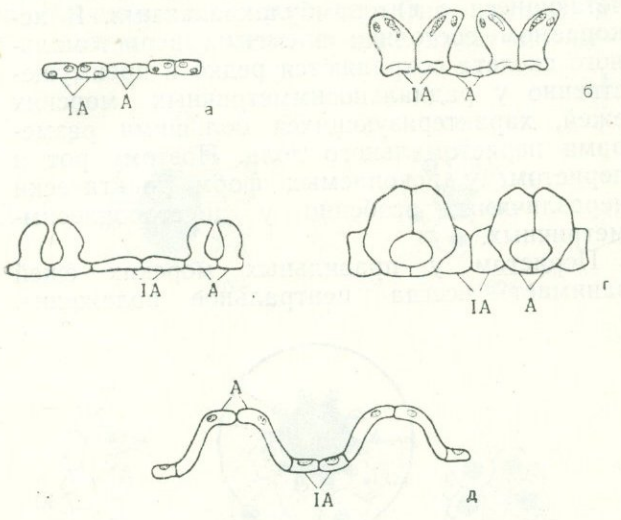


Рис. 165. Типы околочелюстных поясов.
а — Palaeechinidae (зачаточные апофизы); *б* — Cidaridae (апофизы); *в* — Salenidae (аурикулы); *г* — Diadematidae (аурикулы); *д* — Echinothuriidae (аурикулы). *A* — амбулакры; *IA* — интерамбулакры.

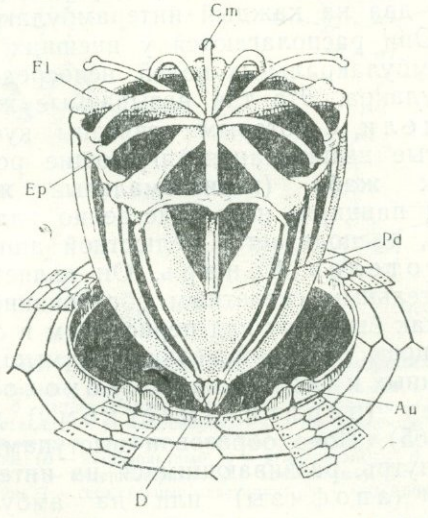


Рис. 166. Аристотелев фонарь.
Cm — дужки; *D* — зубы; *Au* — околочелюстной пояс (аурикулы); *Pd* — пирамидки; *Fl* — скобки; *Ep* — эпифизы.

Центральное положение перистома сохраняется частично и у представителей неправильных морских ежей из отрядов Holectypoida и Clypeasteroida (см. рис. 161 и 169). Обычно у этих форм присутствует и аристотелев фонарь, характеризующийся, однако, редукцией некоторых элементов и в отдельных случаях изменением вертикального положения пирамидок на горизонтальное (Clypeasteroida).

С перемещением перистома вперед челюстной аппарат окончательно редуцируется, во всяком случае, у взрослых особей. Форма ротового отверстия нередко приобретает поперечно-овальные очертания и, наконец, изменяется ориентировка перистома относительно субстрата (рис. 167). При центральном положении плоскость отверстия перистома параллельна субстрату, или, иными словами, ориентирована горизонтально. Положение плоскости отверстия переднего перистома обычно или наклонное, т. е. перистом ориентирован вперед и вниз, или вертикальное — перистом обращен вперед (рис. 167б). Это явление связано с развитием на панцире непосредственно перед перистомом широкого углубления (перистомальной депрессии), благодаря которому передний край рта как бы вдавливается внутрь панциря. Иногда одновременно выпячивается и оттягивается в обратном направлении к субстрату или вперед задний край перистома.

У большинства сердцевидных морских ежей образование перистомальной депрессии сопровождается появлением передней борозды — более или менее узкого углубления передней стенки панциря, всегда точно совпадающего с IIIA (рис. 161). Глубина передней борозды и ее протяженность на ротовой и верхней поверхностях панциря различна. Она может принимать форму узкого глубокого желоба, протягивающегося непосредственно до переднего края перистома (табл. XXXIII, фиг. 3); в этом случае перистомальная депрессия отсутствует. На верхней стороне передняя борозда иногда доходит до вершинного щитка, что обычно связано с очень эксцентричным положением последнего (табл. XXXIV, фиг. 2б). При краевом положении перистома, в основании передней борозды, и при наличии резко выступающего вперед заднего края перистома — так называемой губы — плоскость перистомального отверстия принимает опрокинутое положение,

и отверстие обращено вверх, в прорезь передней борозды (рис. 167в).

Перипрокт представляет собой поле вокруг анального отверстия, затянутое кожистой пленкой, которая покрыта пластинками, редко сохраняющимися в ископаемом состоянии. Число, величина и расположение перипроктальных пластинок сильно варьируют. У палеозойских морских ежей отряда Cidaroida они многочисленные, толстые, угловатые и полностью закрывают перипрокт. В группе диадемовых морских ежей число пластинок резко уменьшается, доходя до одной — так называемой супрааналь ной — у Saleniidae. В отдельных случаях перипроктальные пластинки полностью отсутствуют (*Diadema*).

Сдвиг перипрокта из вершинного щитка в пятый интерамбулакр впервые наблюдается у раннеюрского *Pygaster* (рис. 168). У него анальное отверстие еще примыкает непосредственно к системе апикальных пластинок. В дальнейшем, у других морских ежей оно опускается вдоль интерамбулакра и доходит до края панциря (перегиба к ротовой стороне — рис. 169), переходя иногда и на нижнюю поверхность. Такой нижний, или инфрамаргинальный, перипрокт часто помещается на приподнятой овальной площадке (анальный пластрон), поверхность которой всегда слегка наклонена и обращена немного назад. (Табл. XXV, фиг. 8*б, в*; табл. XXXII, фиг. 3а).

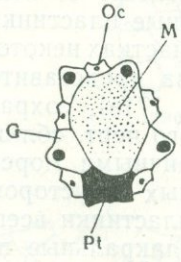


Рис. 168. Вершинный щиток *Pygaster*.

Oc — глазные пластинки; *G* — генитальные пластинки; *M* — мадрепорит; *Pt* — перипрокт.

В случае супрамаргинального, или высокого, положения перипрокта (т. е. выше перегиба к нижней поверхности) задняя часть панциря под анальным отверстием уплощается, образуя так называемую заднюю (анальную) арею. Она обычно почти вертикальна, но может быть наклонена вперед или назад. Центральная часть ее углублена в разной степени и превращается

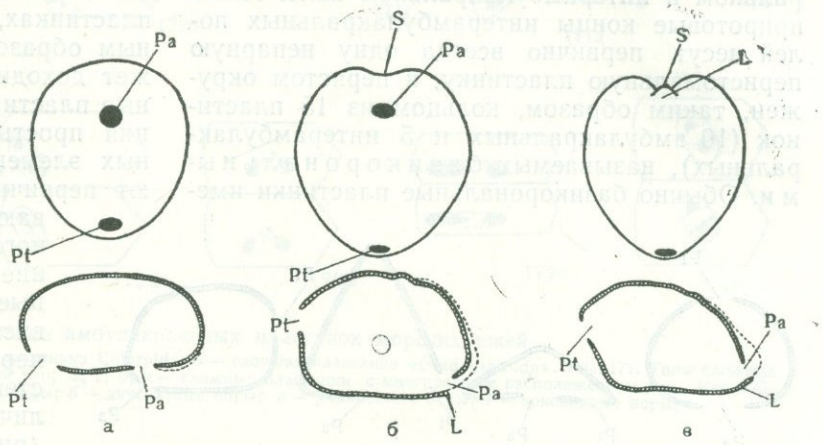


Рис. 167. Типы переднего перистома Spatangoida (вид снизу и сбоку).

а — горизонтальный перистом; *б* — вертикальный перистом; *в* — опрокинутый перистом. *L* — губа; *Pa* — перистом; *Pt* — перипрокт; *S* — передняя борозда (пунктиром показан борт передней борозды).

иногда в заднюю борозду. В нижней части ареи в области перегиба нередко имеются выступы, называемые пяточными буграми. У некоторых представителей отряда Cassiduloida супрамаргинальный перипрокт помещается в глубокой пещерообразной борозде, сглаживающейся книзу (*Nucleopygus, Hyboclypus* — табл. XXVII, фиг. 4в).

Амбулакральные (А) и интерамбулакральные (IA) поля протягиваются меридиональными рядами от рта до вершинного щитка: А — над радиальными каналами, IA — чередуясь с ними. В отличие от всех кроющих пластинок других иглокожих, амбулакральные пластинки морских ежей пронизаны отверстиями для амбулакральных ножек, что очень затрудняет установление их гомологии. По-видимому, они гомологичны амбулакральным или кроющим пластинкам Pelmatozoa и брюшным щитам офиур, но отнюдь не амбулакральным пластинкам морских звезд, гомологи которых у морских ежей отсутствуют.

У большинства палеозойских форм число меридиональных рядов пластинок не строго фиксировано и колеблется от 2 до 20 в каждом амбулакре и от 1 до 14 в интерамбулакре (см. рис. 185 и 186). Кроме того, у них края пластинок черепицеобразно налегают друг на друга, не будучи соединены швами,

из-за чего панцирь является гибким. У некоторых силурийских форм (*Echinocystis*) пластинки панциря в интерамбулакре расположены без видимого порядка. Для более поздних морских ежей (мезозой — ныне) характерно постоянное двурядное расположение чередующихся пластинок в каждом амбулакральном и интерамбулакральном поле. Лишь приротовые концы интерамбулакральных полей несут первично всегда одну непарную перистомальную пластинку, и перистом окружен, таким образом, кольцом из 15 пластинок (10 амбулакральных и 5 интерамбулакральных), называемых базикорональными. Обычно базикорональные пластинки имеются только на ранних стадиях индивидуального развития и утрачиваются у взрослых особей в результате увеличения перистома путем резорбции прилегающих к нему пластинок. Исключение представляет большинство неправильных морских ежей.

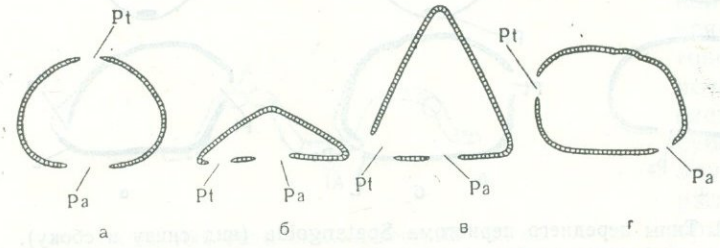


Рис. 169. Положения перипрокта у правильных и неправильных морских ежей.

а — правильный морской еж с центральным перипроктом; *б* и *в* — Holectypoida [*б* — с нижним (инфрамаргинальным) перипроктом; *в* — с краевым]; *г* — Spatangoida с высоким (супрамаргинальным) перипроктом; *Pa* — перистом; *Pt* — перипрокт.

У правильных морских ежей все 5 амбулакральных и 5 интерамбулакральных полей построены совершенно одинаково и представляют собой меридионально однородные (лентовидные) радиально расположенные полосы, суживающиеся у полюсов и расширяющиеся у амбитуса. Радиальное строение и однородность всей системы амбулакральных и интерамбулакральных пластинок сохраняется и у многих неправильных морских ежей (Holectypoida), если не считать незначительных изменений в пятом интерамбулакре, вызванных перемещением перипрокта. Формы с передним положением перистома и двустороннесимметричным панцирем характеризуются значительными изменениями амбулакральных и интерамбулакральных полей, заключающимися в утрате как радиальной, так и меридиональной их однородности (см. рис. 161).

Амбулакральные пластинки правильных морских ежей несут всегда маленькие круглые амбулакральные поры, расположенные косыми или горизонтальными парами у внешнего края пластинки, причем на каждой пластинке имеется только одна пара пор (рис. 170а). Именно такие простые пластинки свойственны всем представителям многочисленного отряда Cidaroida. Число пар имеющихся пор на так называемых сложных пластинках, широко развитых в панцире главным образом правильных морских ежей, может доходить до 50. Сложные амбулакральные пластинки образуются в результате слияния простых пластинок. В качестве составных элементов сложной пластинки различают первичные пластинки, если они протягиваются от внешнего края до срединного шва, и полупластинки. Последние слагают только краевые наружные части сложной пластинки. В зависимости от характера сочетания первичных пластинок и, в меньшей степени, от их числа выделяют различные типы сложных пластинок (рис. 171). Основными из них являются: диадемоидный, характеризующийся наличием трех первичных и варьирующего числа полупластинок (рис. 171 а, б), и эхиноидный, отличающийся двумя первичными и варьирующим числом полупластинок (рис. 171 в, г). Наибольшей «сложностью» характеризуются пластинки палеозойских форм, нередко состоящие из 50 составных элементов. У неправильных морских ежей сложные пластинки развиты только в приротовых участках некоторых Cassiduloida и у большинства представителей отряда Holectypoida (рис. 171е), сохраняющих в своем облике еще много черт, сближающих их с радиальносимметричными морскими ежами. Но если у остальных двустороннесимметричных морских ежей пластинки всегда остаются простыми, то амбулакральные поры подвержены значительным изменениям (рис. 172). Они часто сильно удлиняются, приобретая иногда характер узких щелей, и в этих случаях поры всегда расположены горизонтально. При менее значительном удлинении, когда поры имеют овальную или каплевидную форму, они располагаются «двускатно» (рис. 172 б). В каждой паре поры либо соединяются узкой бороздкой, и тогда их называют сопряженными порами, либо между ними помещается небольшой бугорок. Наиболее своеобразный характер приобретают поры Spatangoida, расположенные вокруг перистома, часто на непарном амбулакре и внутри субанальной фасциолы (рис. 172г). Эти, так называемые

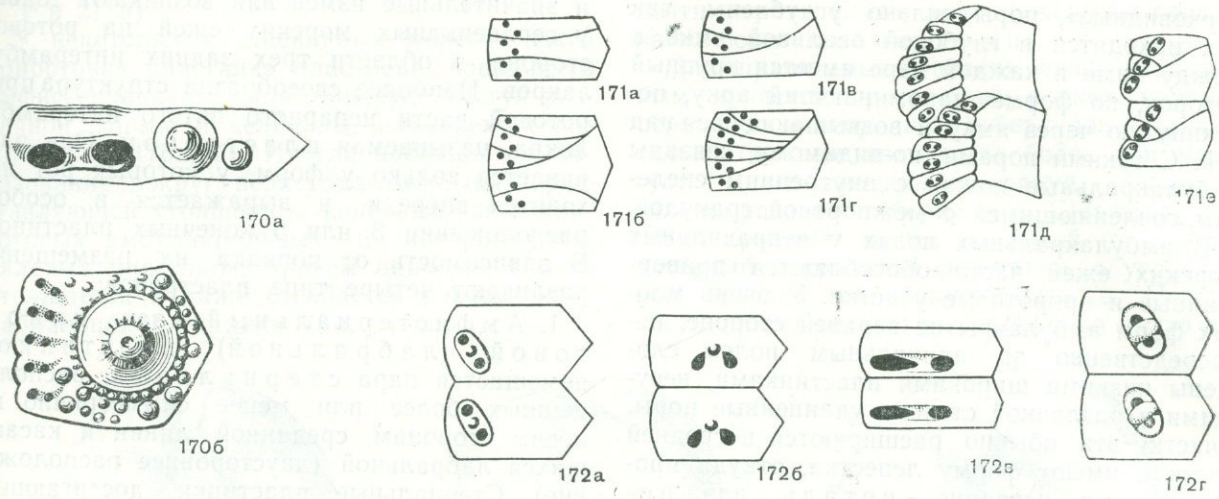
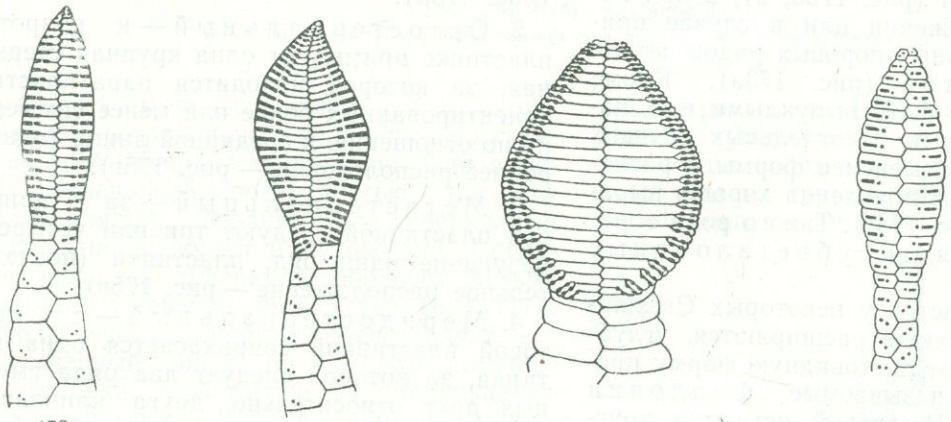


Рис. 170—172. Строение амбулакральных пластинок морских ежей.

Рис. 170. Амбулакральные пластинки. *а* — простая пластинка Cidaroida; *б* — сложная пластинка «Diadematoida». Рис. 171. Типы сложных пластинок. *а* — диадемоидный тип; *б* — эхиноидный тип; *в, г, д, е* — сложные пластинки с многорядным расположением пор. Рис. 172. Типы пор простых пластинок. *а* — косые поры; *б* — двускатные поры; *в* — удлиненные поры; *г* — арковидные поры.



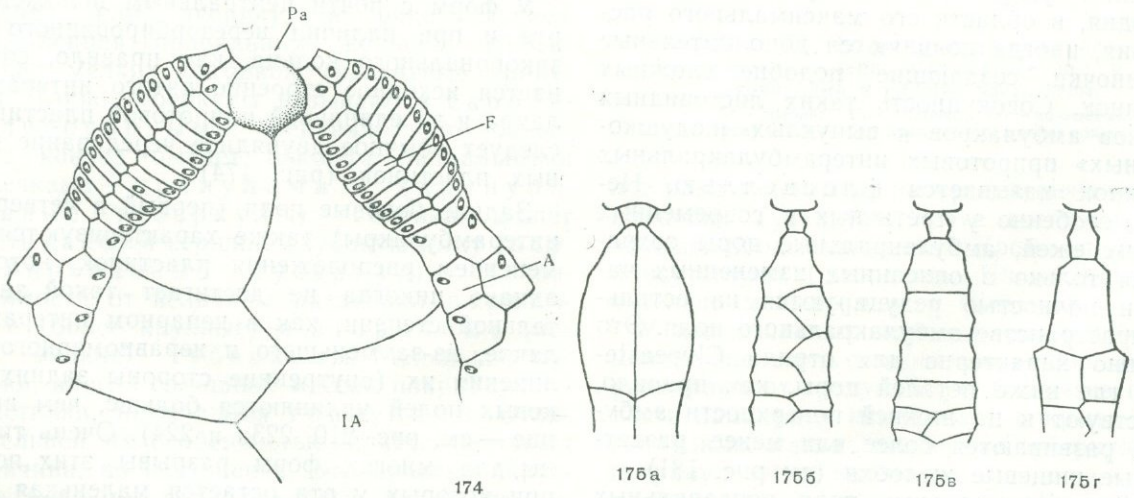


Рис. 173—175. Строение амбулакральных и интерамбулакральных полей неправильных морских ежей.

Рис. 173. Типы петалей. *а* и *б* — петали Spatangoida (*а* — открытая петаль, *б* — закрытая петаль); *в* — петаль Clypeasteroida; *г* — субпеталоидный амбулакр Cassiduloida. Рис. 174. Филлодии Cassiduloida. *А* — амбулакры; *IA* — интерамбулакры; *Ра* — перистом; *F* — филлодии. Рис. 175. Типы пластронов. *а* — амфистернальный; *б* — меридостернальный; *в* — метастернальный; *г* — ортостернальный.

«арковидные», поры сильно углублены, так как находятся в глубокой овальной ямке, а между ними в каждой паре имеется крупный бугорок, по форме напоминающий арку, перекинутую через ямку и возвышающуюся над ней. С такими порами, по-видимому, связаны амбулакральные ножки с внутренним скелетом, сочленяющимся с межпоровой гранулой.

В амбулакральных полях у неправильных морских ежей часто обособляются привершинные и приротовые участки. У очень многих форм амбулакры на верхней стороне, непосредственно за апикальным полем, сложены низкими широкими пластинками, несущими в различной степени удлиненные поры. Участки эти обычно расширяются в средней части и имеют форму лепестка, откуда происходит их название — петаль, или петалоидная часть амбулакра (рис. 173). Если ряды пор сближаются к нижнему концу измененного участка — образуется закрытая петаль (рис. 173б, в), а при незначительном сближении или в случае присутствия параллельных поровых рядов петаль называют открытой (рис. 173а). Кроме того, петали могут быть выпуклыми или, наоборот, углубленными. В отдельных случаях можно наблюдать изменение формы и расположения пор, но без появления хорошо выраженной петали (рис. 173г). Такого рода образования выделяются как субпеталоидные области.

В приротовых частях у некоторых Cassiduloida амбулакры также расширяются, углубляются и принимают листовидную форму, превращаясь в так называемые филлодии (рис. 174). Поры филлодий остаются круглыми, но каждая пара пор помещается в значительном углублении. В срединной части филлодия, в области его максимального расширения, иногда появляются дополнительные пластиночки, создающие подобие сложных пластинок. Совокупность таких листовидных участков амбулакров и выпуклых «подушкообразных» приротовых интерамбулакральных пластинок называется флосцеллью. Нередко, особенно у третичных и современных морских ежей, амбулакральные поры сохраняются только в описанных измененных частях и полностью редуцируются на остальном пространстве амбулакрального поля. Это особенно характерно для отряда Clypeasteroida, где ниже петалей поры, как правило, отсутствуют и на нижней поверхности амбулакра развиваются более или менее разветвленные пищевые желобки (см рис. 181).

Интерамбулакральные поля неправильных морских ежей построены более однообразно, и значительные изменения возникают только у сердцевидных морских ежей на ротовой стороне, в области трех задних интерамбулакров. Наиболее своеобразна структура приротовой части непарного пятого интерамбулакра, называемая пластроном. Она развивается только у форм, у которых рот находится впереди, и выражается в особом расположении 3 или 5 конечных пластинок. В зависимости от порядка их размещения различают четыре типа пластронов:

1. Амфистернальный — за приротовой (лабральной) пластинкой помещается пара стернальных, расположенных более или менее симметрично по обеим сторонам срединной линии и касающихся лабральной (двустороннее расположение). Стернальные пластинки, достигающие большой величины и протягивающиеся назад почти до конца ротовой поверхности, образуют стернум, или вентральный щит (рис. 175а).

2. Ортостернальный — к приротовой пластинке примыкает одна крупная стернальная, за которой находится пара пластинок, ориентированных более или менее симметрично по отношению к срединной линии (одностороннее расположение — рис. 175г).

3. Метастернальный — за приротовой пластинкой следуют три или четыре, образующие один ряд, пластинки (последовательное расположение — рис. 175в).

4. Меридостернальный — с приротовой пластинкой соприкасается одна пластинка, за которой следует два ряда смещенных друг относительно друга клиновидных пластинок (клиновидное расположение — рис. 175б).

У форм с почти центральным положением рта и при наличии нерезорбированного базикоронального кольца, как правило, сохраняется исходное строение пятого интерамбулакра и за единичной приротовой пластинкой следует обычное двурядное чередование парных пластинок (рис. 174).

Задние боковые поля (первый и четвертый интерамбулакры) также характеризуются изменением расположения пластинок, которое, однако, никогда не достигает такой значительной степени, как в непарном интерамбулакре, из-за меньшего и неравномерного удлинения их (внутренние стороны задних боковых полей удлиняются больше, чем внешние — см. рис. 210, 223а и 224). Очень типичны для многих форм разрывы этих полей, при которых у рта остается маленькая приротовая пластинка, а комплекс остальных

значительно отодвинут назад (см. рис. 213б, в, г и 217а).

У некоторых сердцевидных морских ежей приротовая пластинка пластрона, чаще всего амфистернального типа, образует выступ различной формы и величины, называемый губой (рис. 176а, б). Иногда наблюдается образование вокруг перистома оторочки, представляющей утолщенные конечные части приротовых амбулакральных и интерамбулакральных пластинок, причем наиболее сильно утолщается и даже отгибается наружу край лабральной пластинки (рис. 176в).

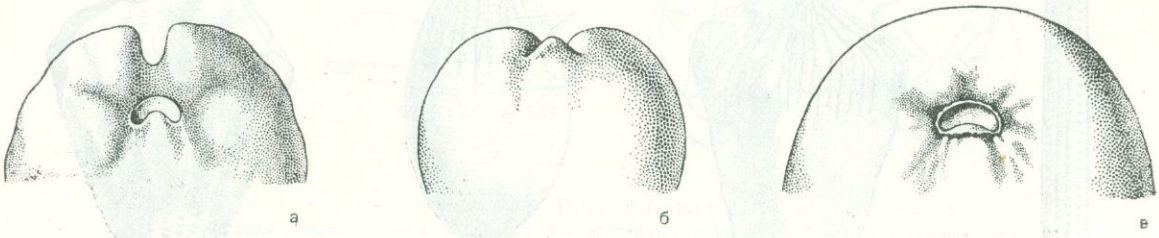


Рис. 176. Губы Spatangoida.
а — серповидная губа; *б* — плуговидная губа; *в* — круговой валик с ложной губой.

Туберкулы представляют собой округлые выступы различной величины, рассеянные по всей поверхности панциря. Они являются сочленовной поверхностью для игл и педицеллярий, связанных с туберкулами при помощи мускулов и сухожилий. Соединение иглы и туберкула образует весьма подвижный и совершенный сустав (рис. 177). Морфологически туберкул представляет собой усеченный конус, на котором помещается головка, собственно и являющаяся частью сустава. Вокруг конуса может располагаться узкая, иногда углубленная площадка круглой или овальной формы (ареола или дворик), в ряде случаев окаймленная правильным кольцом относительно мелких бугорков (кольцевые гранулы). Такие туберкулы называются скробикулированными. Верхняя часть основного конуса бывает покрыта радиальными насечками — кренулами (кренулованные туберкулы). Головка может иметь на своей вершине глубокую ямку (перфорированный туберкул). В зависимости от величины различают первичные (более крупные) и вторичные (более мелкие) туберкулы. Маленькие бугорки, иногда сплошной массой покрывающие пластинки, называются гранулами. Отличительной их особенностью является не только величина, но и строение. Это простые округлые выступы, расположенные прямо на поверхности пластинки. Совсем мелкие бугорки, почти неразличимые невооруженным глазом, называются милиарными.

Для правильных морских ежей характерным является присутствие редких крупных первичных и вторичных туберкулов и сравнительно большое количество более или менее густо расположенных гранул. Особенно сильно развиты туберкулы у Cidaroida. Они очень крупные, всегда по одной на каждой интерамбулакральной пластинке, с углубленной ареолой, скробикулированные. Поверхность пластинки вокруг туберкула густо покрыта гранулами. Амбулакральные пластинки лишены туберкулов и несут только по одной или по две гранулы у внутреннего края. Морские ежи из группы диадемовых характеризуются меньшей величиной туберкулов и более равномерным их распределением по всему панцирю. Туберкулы почти всегда кренулованные, продырявленные. Кроме первичных, присутствуют и вторичные. Число гранул значительно меньше, чем у Cidaroida.

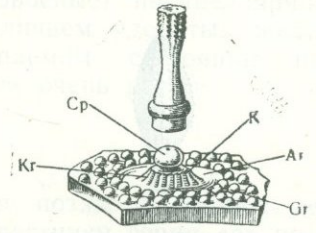


Рис. 177. Интерамбулакральная пластинка с первичным туберкулом и гранулами и нижняя часть иглы.
Ar — ареола; *Cp* — головка; *Gr* — кольцевые гранулы; *Kr* — кренулы; *K* — основной конус.

У неправильных морских ежей туберкулы мелкие, не столь сильно отличающиеся своими размерами от гранул. В ряде случаев поверхность панциря у них бывает покрыта только гранулами. Расположение как туберкулов, так и гранул относительно беспорядочное, за исключением представителей Spatangoida, сре-

ди которых большинство характеризуется значительной дифференциацией туберкулов и их закономерным расположением. У некоторых форм из этой же группы наблюдаются крупные, сравнительно разреженные, скробикулированные туберкулы, всегда приуроченные к определенным участкам панциря. Часто такие туберкулы располагаются в ареолах эксцентрично, вблизи скробикулирующего

ненной шейки и головки, которая отделена от шейки гладким или бороздчатым кольцом. Углубленная поверхность головки иглы сочленяется с выпуклой головкой бугорка, а к кольцевому валику иглы прикрепляются радиально расположенные мускулы, идущие от ареолы бугорка (рис. 177). Таким соединением обеспечивается большая подвижность и возможность движения во все стороны.

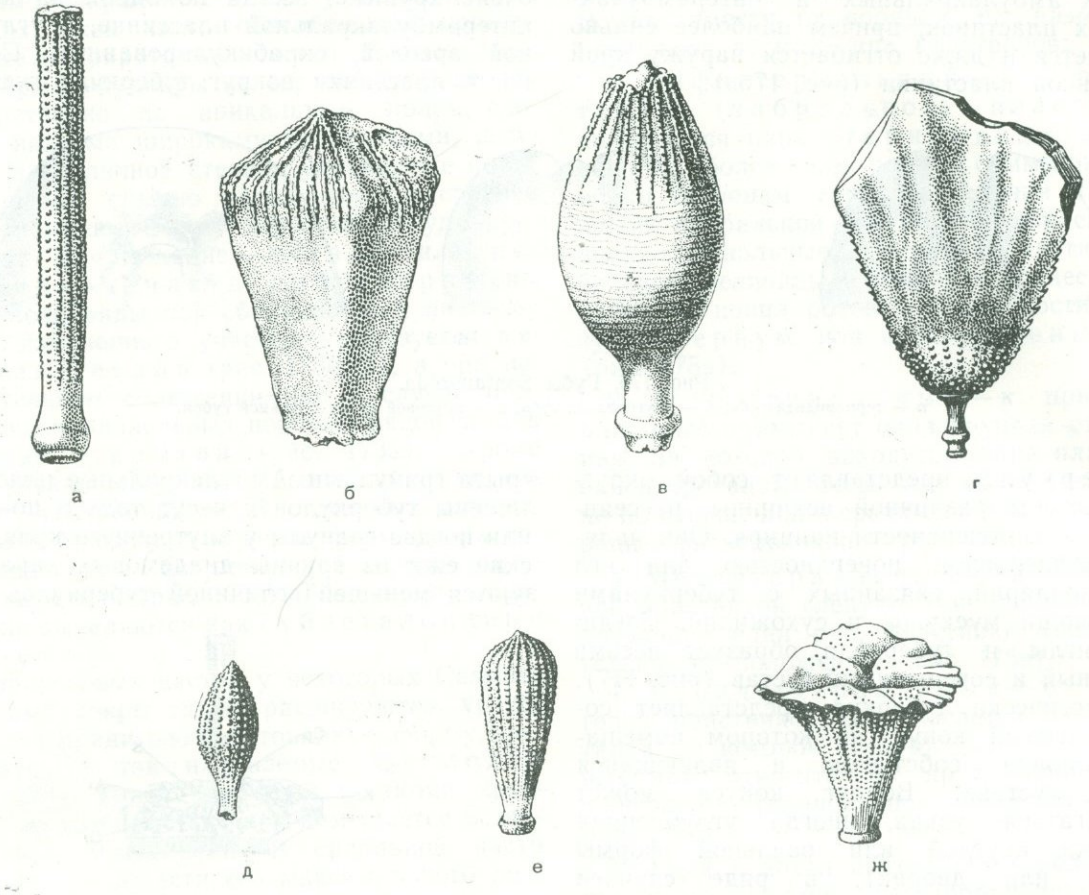


Рис. 178. Различные типы игл правильных морских ежей.

кольца гранул. Особенно резко выражено это явление у позднетретичных и современных Spatangoida, где и величина отдельных туберкулов относительно возрастает.

Форма игл у морских ежей очень разнообразна. Чаще всего они цилиндрические, но могут быть заостренными, булавовидными, кеглевидными, лопатообразными, грибовидными, вееровидными и т. д. (рис. 178). Особенным разнообразием отличаются иглы Cidaroida; у них иглы достигают также очень большой величины (до 0,3 *м*), превышая в пять раз диаметр панциря морского ежа. Игла состоит из стержня или тела, удли-

У многих Spatangoida очень мелкие булавовидные, тесно сближенные иглы образуют узкие ленты — фасциолы. Фасциольным иглам соответствуют милиарные бугорки, расположенные на фасциольной ленте правильными, тесными рядами. Фасциолы всегда находятся на определенных местах панциря (рис. 179): перипетальная фасциола окружает все петалоиды; субанальная размещается вокруг пяточных бугров; маргинальная протягивается вдоль амбитуса. Эти три фасциолы являются основными и могут присутствовать порознь. Две другие — внутренняя, окружающая вершинный щиток

и непарный амбулакр, и латеро-анальная, отделяющаяся от перипетальной и проходящая под перипроктом, — встречаются только вместе с перипетальной фасциолой.

Кроме игл, на поверхности панциря морских ежей широко развиты педицеллярии — своеобразные хватательные органы типа щипцов. Они представляют собой видоизмененные иглы и также прикрепляются к туберкулам, только более мелким в сравнении с первичными.

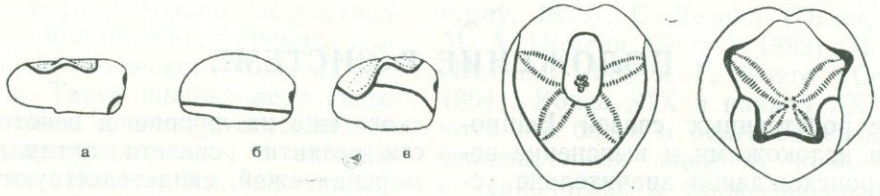


Рис. 179. Типы фасциол.

а — субанальная и перипетальная фасциолы; *б* — маргинальная фасциола; *в* — перипетальная фасциола с латеральной (*а, б, в* — вид сбоку); *г* — перипетальная и внутренняя фасциола; *д* — перипетальная и латеральная фасциолы (*г, д* — вид сверху).

Каждая из педицеллярий обычно состоит из ножки, шейки и головки. Внутри ножки и головки помещаются скелетные известковые образования, шейка же лишена их и остается мягкой, чем обусловливается большая подвижность головки. Ножка представляет собой тонкий стержень с утолщением на одном конце и суставной ямкой — на другом; она прикреплена к небольшой грануле. Головка педицеллярии состоит из трех створок, способных открываться и закрываться. Существует четыре типа головок педицеллярий, имеющие важное значение для систематики современных правильных морских ежей: тридентные, трифильные, офицефальные и глобиферные. Тридентные (трезубые) педицеллярии — наиболее крупные; они имеют длинные створки типа щипчиков. Головка лишена эпидермиса. Трифильные (трилистные) педицеллярии характеризуются длинной шейкой и округлой формой голых створок. Офицефальные (змееголовые) педицеллярии отличаются от предыдущих типов строением створок. Концы их широко закруглены, а под сочленовной поверхностью развивается известковая дуга. Створки обнажены и сидят на массивном стержне. Глобиферные (шароносные) педицеллярии характеризуются наличием ядовитых желез.

В ископаемом состоянии педицеллярии встречаются очень редко.

ОНТОГЕНЕЗ

Онтогенез морских ежей сопровождается сложным превращением, в течение которого на теле свободноплавающей личинки — эхиноплутеуса — выпочковывается зародыш морского ежа, развивающийся сбоку личинки, после чего бо́льшая часть тела личинки разрушается. Молодой, только что появившийся морской еж находится в стадии «звезды», так как имеет пятиугольную форму и актинальную сторону, равную абактинальной. Непосредственно после метаморфоза на актинальной стороне вокруг большого, правильного, пентагонального перистома начинается закладка скелета. В первую очередь элементы его появляются межрадиально, в виде зачатков приротовых единичных пластинок. Затем формируются парные пластинки, образующиеся в определенной последовательности. Пластинки серии «а» четвертого, пятого, первого и второго интерамбулакральных полей появляются позже пластинок серии «b» и поэтому пластинки серии «а» несколько смещены относительно пластинок серии «b» назад от перистома. В третьем интерамбулакральном поле порядок образования пластинок обратный.

Элементы амбулакрального скелета закладываются позже, между уже почти сформированными интерамбулакральными полями, также от перистома к периферии.

По мере появления новых скелетных частиц происходит наращивание формирующихся интерамбулакров и амбулакров и продвижение их от перистома к периферии актинального диска, а затем на абактинальную сторону тела, где к тому времени образуются генитальные и глазные пластинки. Первоначально все скелетные элементы не связаны между собой и располагаются в коже в виде отдельных округлых бляшек или спи-

кул. В дальнейшем они срастаются и образуют радиальносимметричный панцирь первично всегда эндоциклического морского ежа. После этого рост панциря до нормальных размеров происходит за счет образования новых пластинок непосредственно под вершинным щитком и постепенного выталкивания их наружу. Одновременно увеличиваются размеры ранее образованных пластинок, отодвинутых от вершинного щитка книзу. Наращивание пластинок происходит вдоль их границ, и зоны нарастания четко выделяются на панцирях молодых форм как очень тонко гранулированные, почти гладкие участки.

Все неправильные морские ежи проходят в своем развитии стадию радиальносимметричного правильного морского ежа. Перестройка панциря по двустороннесимметричному плану происходит за счет различной скорости наращивания пластинок в определенных зонах и различной скорости образования пластинок под вершинным щитком. Панцири очень молодых особей еще во многом сохраняют радиальную симметрию.

ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ

Установление родственных связей Echinoidea с другими иглокожими и выяснение вопроса об их происхождении значительно усложняется из-за большого своеобразия морских ежей, существенно отличающихся от остальных классов иглокожих. Уже при первом взгляде бросается в глаза отсутствие у морских ежей свободных амбулакров, или так называемых рук, наличие которых придает большинству иглокожих характерный облик. Так как морские ежи относятся к группе свободно передвигающихся иглокожих, т. е. к подтипу Eleutherozoa, то они имеют иной план строения в сравнении с Pelmatozoa, но в то же время и от Asterozoa они отличаются рядом признаков, наличие которых не дает возможности предполагать о существовании непосредственного родства между этими группами. Наиболее характерные отличительные черты Echinoidea:

1) тело их почти целиком соответствует актинальной стороне, в то время как абактинальная часть ограничивается небольшим вершинным щитком на верхнем полюсе тела;

2) амбулакральные ножки проходят не между пластинками, а сквозь них, через специальные отверстия — амбулакральные поры, вследствие чего амбулакральные пластинки морских ежей не имеют гомологов в скелетах других классов иглокожих;

3) положение плоскости двусторонней симметрии, развивающейся у Echinoidea, не совпадает с расположением элементов первичной двусторонней симметрии, нарушающих общий радиальный план строения всех иглокожих, включая и морских ежей;

4) челюсти морских ежей (так называемый аристотелев фонарь) являются образованием, свойственным исключительно классу Echinoidea.

В то же время некоторые данные эмбриологии, в частности боковое образование морского ежа на личинке и некоторые особенности развития скелета актинальной стороны морских ежей, свидетельствуют об их близости к морским звездам. Однако по морфологическим особенностям личинка морских ежей сходна с личинкой офиур. С офиурами же сближает морских ежей сходство и в деталях строения амбулакральной и половой систем. Поэтому возникает предположение, что морские ежи произошли из форм, близких к морским звездам и офиурам, т. е. можно думать о наличии общего прототипа у представителей этих классов. Естественнее всего считать предками морских ежей какие-то формы, морфологически близкие к примитивным эдриоастероидеям и отличающиеся от этих последних только положением анального отверстия и ориентировкой полюсов тела относительно субстрата. Образование морских ежей из такого прототипа могло быть результатом разрастания скелета актинальной стороны, редукции адамбулакральных пластинок, развития амбулакральных пор и выработки челюстного аппарата.

Иногда высказывалось предположение о связи Echinoidea с Cystoidea Diploporita. Оно основано преимущественно на том, что среди представителей Diploporita имеются формы с амбулакрами, протягивающимися почти до аборального полюса тела, в связи с чем их панцирь становится морфологически очень сходным с панцирем морских ежей. Однако сходство это является чисто внешним, и, по существу, морские ежи не имеют ничего общего с цистоидеями. Образования у цистоидей, называемые амбулакрами, никоим образом не сравнимы с амбулакральными полями эхиноидей, так как представляют собой пищевые желобки без амбулакральных ножек и, возможно, даже без радиальных амбулакральных каналов. Особенно сильно диплопориты отличаются от морских ежей наличием

брахиол с приводящими бороздами, что указывает на направление специализации, несовместимое с переходом к свободноподвижному образу жизни.

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ И ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Классификация морских ежей основана на особенностях строения скелета. Ее общие принципы разработаны удовлетворительно, но систематическое положение многих форм остается еще очень спорным, и родственные связи между отрядами, семействами и более низкими таксонами не всегда ясны. Последнее обстоятельство обусловило искусственность многих подразделений, принятых на основе только морфологического сходства скелетных элементов. Такое положение в систематике морских ежей связано с особенностями их эволюции, присущими всем иглокожим. Эти особенности заключаются, по словам В. Н. Беклемишева, в «неисчерпаемых преобразованиях, непрерывной перестройке, громадном многообразии направлений развития и почти полном отсутствии прогресса».

Изучение морских ежей началось в глубокой древности. Первым исследователем, описавшим средиземноморских морских ежей и создавшим первую классификацию на основе их съедобности и размещения по глубинам, был Аристотель. С тех пор морские ежи — как современные, так и ископаемые — привлекали к себе внимание многих исследователей. Это, безусловно, способствовало накоплению фактов, но одновременно значительно усложнило синонимику.

Наиболее продолжительный — долиннеевский — период изучения морских ежей интересен только в историческом аспекте, так как в это время описывались преимущественно отдельные экземпляры, без какой-либо взаимосвязи. Но уже в середине XVIII в. появляются первые крупные работы по морским ежам, не утратившие значения и поныне. Из них к наиболее важным принадлежат монографии Брейниуса (Breynius, 1732); Клейна (Klein, 1734) и Леске (Leske, 1778).

Исследования, проводившиеся в первой половине XIX столетия, тесно связаны с работами предыдущего периода и даже в известной степени представляют собой шаг назад, поскольку изучение морских ежей сводилось тогда в основном к переработке монографий предшествующих исследователей, с бесконечной перетасовкой родов и видов, число которых то сокращалось, то увеличивалось. При этом произвольно отбрасывались или изменялись старые названия, что еще больше усугубляло путаницу в систематике. Во второй половине XIX в. появляются работы, в которых уже явственно ощущается тенденция к систематизации накопленных материалов и созданию единой системы классификации. Издаются большие сводные монографии, которые широко используются и современными эхинологами. К числу наиболее известных относятся сводки д'Орбиньи (d'Orbigny, 1850), Е. Дезора (Desor, 1856—1858), М. А. Помеля (Pomel, 1883), П. М. Дункана (Duncan, 1889) и Г. Котто (Cotteau, 1862—1894). Конец XIX и начало XX века отмечаются все более и более заметным развитием эволюционных идей и проникновением их в эхинологию, а также накоплением нового фактического материала, полученного в результате работ океанологических экспедиций и описанного в трудах А. Агассица (A. Agassiz, 1879—1881), Мейснера (Meissner, 1904), Дедерлейна (Döderlein, 1905, 1906), Т. Мортенсена (Mortensen, 1907) и Кларка (Clark, 1917). Одновременно продолжаются описания ископаемых морских ежей из отложений различного возраста не только с территории Европы, но и Америки, Африки (в особенности из ее северной части), Малой Азии, Японии.

В результате этого у эхинологов накопился богатый материал по ископаемым и современным (включая и глубоководных) морским ежам, который позволил проследить, хотя бы в общих чертах, историю развития Echinoidea от ордовика до наших дней. Расширяется круг вопросов, связанных с их изучением, делается попытка выявить филогенетические связи внутри отдельных групп и тем самым создается основа для развития систематики. Работы в этом направлении ведутся многими исследователями, в том числе Дунканом (Duncan, 1889), Ф. А. Бэзером (Bather, 1910), Р. Т. Джексоном (Jackson, 1912) и др., но наибольшую известность приобрели две сводки. Первая из них принадлежит французским ученым Ж. Ламберу и П. Тьери (Lambert et Thiéry, 1909—1926), а вторая — крупному датскому зоологу Т. Мортенсену (Mortensen, 1928—1951). Совсем недавно появилась еще одна работа, посвященная классификации морских ежей, написанная американскими эхинологами Д. В. Даремом и Р. В. Мелвиллом (Durham and Melville, 1957). Кроме того, необходимо упомянуть о широко распространенной в Советском Союзе схеме классификации, принятой в русском издании книги К. Циттеля

«Основы палеонтологии» (1934). Эта классификация представляет результат переработки Д. М. Федотовым данных Мортенсена, Джексона и, частично, Гоукинса.

Все перечисленные системы значительно отличаются друг от друга, что свидетельствует об отсутствии ясного представления о действительном соотношении реально существующих в природе групп Echinoidea, а значит — и об известной искусственности выделяемых подразделений.

Основной особенностью классификации Ламбера и Тьери является четкое соподчинение признаков, отражающее точку зрения на их таксономическое значение. В общих чертах таксономическая последовательность признаков такова: присутствие или отсутствие челюстного аппарата служит основой для выделения подклассов; соотношение перипрокта и вершинного щитка, а также некоторые особенности строения челюстного аппарата, указывающие на его редукцию, характеризуют отряды или подотряды (в зависимости от подкласса). Выделение подотрядов или семейств, иногда подсемейств базируется на строении основных частей панциря, таких, как амбулакры, интерамбулакры, туберкулы, вершинный щиток, перистом. По расположению и форме перистома и перипрокта, степени дифференциации амбулакров и интерамбулакров, типам фасциол и т. д. выделяются подсемейства и трибы. Весь остальной комплекс признаков, охватывающий детали строения панциря и его форму, используется для выделения родов и видов. Иными словами, крупные таксоны характеризуются признаками, имеющими, несомненно, общее значение, и по мере понижения ранга таксона признаки переходят в частные, играющие роль во все более ограниченных группах. Кроме того, чем выше таксон, тем меньшее число признаков используется для его характеристики, и, наоборот, — виды и роды определяются совокупностью относительно большого комплекса особенностей.

При таком аналитическом подходе к оценке таксономического значения признаков система приобретает подкупающую стройность и логичность, хотя далеко не все в ней бесспорно. В частности, отсутствие исторического подхода к определению таксономической ценности признака, несомненно, является существенным недостатком этой классификации.

Монография Мортенсена, являющаяся сводкой всего фактического материала по морским ежам, начала печататься в 1928 г., и дальнейшая работа над ней шла параллельно с ее опубликованием. Этим в известной степени объясняется значительный разрыв между филогенетическими представлениями автора, коротко изложенными в заключительной части работы, и систематикой. Все принятые у Мортенсена подразделения представляют четко ограниченные и обычно хорошо охарактеризованные группы, и очевидно, что в основе классификации, по существу, лежит степень морфологической обособленности. Исключение представляют отряды Aulodonta, Stirodonta и Camarodonta, различающиеся только деталями строения челюстного аппарата и структурой игл, но отражающие родственные взаимоотношения внутри морфологически единой группы «диадемовых» морских ежей.

Мортенсен исключает ботриоцидарид из класса Echinoidea и подразделяет класс на 11 отрядов (включая отряд Megalopoda, к которому относится род *Eothuria*). Кроме того, Мортенсен сохраняет принятое со времен Кювье разделение морских ежей на правильных (Regularia) и неправильных (Irregularia), не придавая этим группам значения подклассов. Выделяемые Мортенсеном семейства также в значительной степени представляют морфологические группировки, и поэтому в ряде случаев искусственны.

Классификация морских ежей, принятая Д. М. Федотовым (см. русское издание книги К. Циттеля, 1934), по существу, мало отличается от предложенной Мортенсеном. Различия в основном касаются лишь объема и размещения семейств; исключением являются палеозойские морские ежи (кроме *Bothriocidaris* и *Archaeocidaris*), которые у Федотова объединены в один отряд Perischoechinoida, равный по объему отрядам Melonechinoida и Lepidocentroida в понимании Мортенсена. Классификация, предложенная Д. М. Федотовым (см. «Руководство по зоологии», т. III, 1951), еще более сходна с классификацией, разработанной Мортенсеном и опубликованной в его многотомной монографии.

Четвертая упомянутая классификация появилась, по словам ее создателей — Дарема и Мелвилла, в результате критического пересмотра и ревизии монографии Мортенсена. Целью переработки являлось стремление создать систему Echinoidea, отражающую естественные подразделения морских ежей. При этом авторы во многом по-новому подошли к оценке признаков, руководствуясь иным представлением о родственных связях внутри Echinoidea.

Дарем и Мелвилл считают, что постпалеозойские правильные морские ежи, а именно

Aulodonta, Stirodonta, Camarodonta и Echinothuriidae, произошли от цидароидных предков и что неправильные морские ежи двумя ветвями отделялись от одной из групп постпалеозойских правильных морских ежей. Такое представление сложилось в результате анализа ранних этапов истории развития цидарид и так называемых «диадемовых» морских ежей, в частности эволюции перигнатического пояса. Именно этот признак — строение перигнатического пояса — и был взят за основу при выделении двух подклассов: Perischoechinoidea (все палеозойские морские ежи и Cidaroida) и Euechinoidea (все мезозойские и современные морские ежи, исключая Cidaroida). Характеристики многочисленных отрядов (всего их выделено 23) очень неопределенны, и в ряде случаев различие между двумя отрядами, входящими в один надотряд, заключается только в строении туберкулов. Такая морфологическая расплывчатость выделяемых систематических единиц в известной степени объясняется попыткой авторов отразить в создаваемой системе свои представления о филогении многочисленных и разнообразных групп.

Наряду с пересмотром классификации Мортенсена по существу, Дарем и Мелвилл проделали большую работу по приведению в порядок всей номенклатуры в соответствии с решениями XIV сессии Международного зоологического конгресса (Копенгаген, 1953).

Различия в подходе к систематике морских ежей в приведенных классификациях свидетельствуют об относительно низком уровне наших знаний о строении и развитии этой многообразной и большой группы животных. Очевидно, что для серьезного пересмотра существующих классификаций предстоит проделать еще очень большую работу в области сравнительного изучения всех известных в настоящее время видов и родов морских ежей. Только в результате такого тщательного морфологического анализа, проведенного с учетом функционального значения всех признаков, можно будет отделить унаследованные сходства и различия от очень распространенных у Echinoidea явлений конвергенции и параллелизмов и подойти к построению конкретных филогенезов. И лишь восстановление истории возникновения многообразия морских ежей даст реальную возможность построить их естественную классификацию.

В настоящем издании принята система Мортенсена, в которую были внесены некоторые изменения. Перечислим наиболее существенные из них.

Отряд Bothriocidaroida включается в состав класса Echinoidea. Основанием служат соображения, изложенные в разделе, посвященном эволюции и истории морских ежей, а также данные об образованиях типа аристотелева фонаря, обнаруженных Р. М. Мянниль (1962) у новых экземпляров *Bothriocidaris*.

Род *Eothuria,* послуживший основой для создания самостоятельного отряда Megalopoda, выведен из состава морских ежей и помещен в группу incertae sedis. Обоснование приведено там, где дается описание.

В отряд Melonechinoida включены семейства Cravenechinidae Hawkins, 1946, и Gotlandechinidae Regnéll, 1957. При этом авторы руководствовались работой Дарема и Мелвилла и статьей Регнеля (Regnell, 1957).

Семейство Conoclypidae из отряда Cassiduloida переведено в отряд Holectypoida на основании большего морфологического сходства этого семейства с представителями отряда Holectypoida. Систематика Clypeasteroida дается полностью по работе Дарема (Durham, 1955).

Внутри отряда Spatangoida произведены следующие перестановки и изменения:

1. Подсемейства Collyritinae и Disasterinae возведены в ранг семейств, так как представители их, судя по строению вершинных щитков, безусловно, принадлежат к разным группам. При этом подсемейство Pygorhytinae вошло в состав семейства Collyritidae.

2. Подсемейства Holasterinae и Stegasterinae, объединенные Мортенсеном в сем. Holasteridae, также переведены в ранг семейств. Сделано это вследствие резких различий у них в строении ряда существенных признаков — пластрона, перистома, передней борозды, не учтенных Мортенсеном.

3. Роды *Basseaster, Duncaniaster* и *Garumnaster* переведены из семейства Holasteridae в семейство Urechinidae, а род *Galeaster* — в семейство Pourtalesiidae. Основанием служат новые данные о строении вершинных щитков, пластронов, боковых интерамбулакральных полей и присутствие субанальной фасциолы у представителей перечисленных родов.

4. Семейство Stenonasteridae вновь отнесено к подотряду Amphisternata, как это было сделано у Ламбера и Тьери, так как все входящие в него формы характеризуются компактным вершинным щитком и пластроном — или амфистернальным, или переходным к амфистернальному.

5. В семейство Aeropsidae включены некоторые ископаемые роды, именно *Coraster, Ornithaster, Homoeaster,* также в соответствии

с классификацией Ламбера и Тьери, на основании особенностей строения вершинного щитка, пластрона, характера перистома и присутствия перипетальной фасциолы.

6. Из семейства Toxasteridae исключены роды *Isaster* и *Isopatagus*, тесно связанные друг с другом и являющиеся, судя по характеру перибуккальных пор, очень специализированными формами, систематическая принадлежность которых неясна.

7. Изменен состав семейства Micrasteridae, где оставлены только формы со специфическим строением перистома, пластрона и амбулакров.

8. Выделено новое семейство Cyclasteridae для родов, исключенных из семейств Micrasteridae и Brissidae и характеризующихся этмофрактным вершинным щитком, сопряженными амбулакральными порами и зачаточной или неполной перипетальной фасциолой.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ И ЭКОЛОГИЯ

Наиболее древние морские ежи известны из ордовика, где, кроме *Bothriocidaris,* в последнее время найдены *Aulechinus, Myriastiches* и *Ectinechinus,* являющиеся представителями отряда Lepidocentroida (рис. 180). Отряд этот вместе с небольшим по объему отрядом Melonechinoida составляет группу так называемых древних морских ежей, или палеоэхинид. Ранее их считали полностью вымершими и резко противопоставляли так называемым новым, или «настоящим», морским ежам, остатки которых впервые встречаются в девонских отложениях (некоторые Cidaroida). В последнее время стали склоняться к мнению, что отряд Lepidocentroida, в связи с разнообразием и примитивностью охватываемых им форм, мог дать начало всем морским ежам, как правильным, так и неправильным. Мортенсен был склонен считать современных Echinothuriidae прямыми потомками Lepidocentridae, — настолько много у них общего.

Melonechinoida, представляющие небольшую группу более специализированных морских ежей, известны с силурийского периода. Происхождение их неясно. Также неопределенным является отношение *Bothriocidaris* ко всем остальным морским ежам. Достаточно четко отражает положение *Bothriocidaris* в систематике эхиноидей тот факт, что по объему род *Bothriocidaris* соответствует отряду Bothriocidaroida. Мортенсен исключает этот род из класса Echinoidea и считает его представителем специализированных Cystoidea. Однако этому мнению противоречат отсутствие брахиолей и ряд особенностей, присущих лишь Echinoidea. Главная из них — прободенные амбулакральные пластинки, свидетельствующие о наличии эхиноидных амбулакральных ножек. Появление их у цистоидей едва ли можно объяснить конвергенцией, особенно учитывая относительно древний возраст этих форм. Второй важной особенностью, сближающей *Bothriocidaris* с настоящими Echinoidea, является расположение амбулакральных пластинок вокруг перистома в соответствии с так называемым законом Ловена, из которого следует, что все морские ежи характеризуются однотипным сочетанием больших и малых амбулакральных пластинок вокруг перистома. Размещение амбулакральных пластинок *Bothriocidaris* по аналогичному плану, поэтому, свидетельствует о близости *Bothriocidaris* к морским ежам. В то же время, благодаря однорядным интерамбулакрам и радиальному положению мадрепорита, *Bothriocidaris* отличается от морских ежей остальных отрядов больше, чем они различаются между собой.

Относительно образа жизни палеозойских морских ежей сказать можно мало. Современные их потомки — Echinothuriidae, или кожистые морские ежи с гибким панцирем, — обитают на сравнительно больших глубинах (от 500 до 5000 *м*). Древние морские ежи, по-видимому, также были обитателями только спокойных областей моря, характеризующихся отсутствием сильных движений водных масс. Об этом свидетельствует присущий им в громадном большинстве тонкий и хрупкий панцирь, его гибкость, отсутствие мощных игл, могущих служить буферами, и сравнительно слабый присасывательный аппарат. Скорее всего, основными местообитаниями палеоэхинид были неглубокие, более или менее защищенные заливы с мягким грунтом.

Несколько обособленное положение занимают такие формы, как *Melonechinus,* более жесткий и как бы гофрированный панцирь которых отличался, несомненно, большей прочностью, и поэтому им, вероятно, удавалось выдерживать довольно сильные удары волн и распространяться за пределы таких заливов, где обитали их предки.

В девоне появляются первые представители Cidaroida, объединенные в семейство Archaeocidaridae. По-видимому, они филогенетически связаны с Lepidocentroida и несут еще ряд

черт, сближающих Archaeocidaridae с так называемыми древними ежами. Первые ежи-копьеносцы существовали недолго и вымерли к концу палеозоя вместе с основной массой Lepidocentroida. Небольшая часть представителей Lepidocentroida, давшая начало современным кожистым морским ежам, возможно, продолжала существовать, но в ископаемом состоянии они уже не встречаются. Из отолились в основные органы движения, строение их сильно усложнилось и они достигли больших размеров, в связи с чем стало более сложным и строение интерамбулакров. Использованием игл в качестве органов движения определились в известной степени морфологические особенности панциря. Наличие сильной двигательной мускулатуры отразилось в появлении больших углубленных

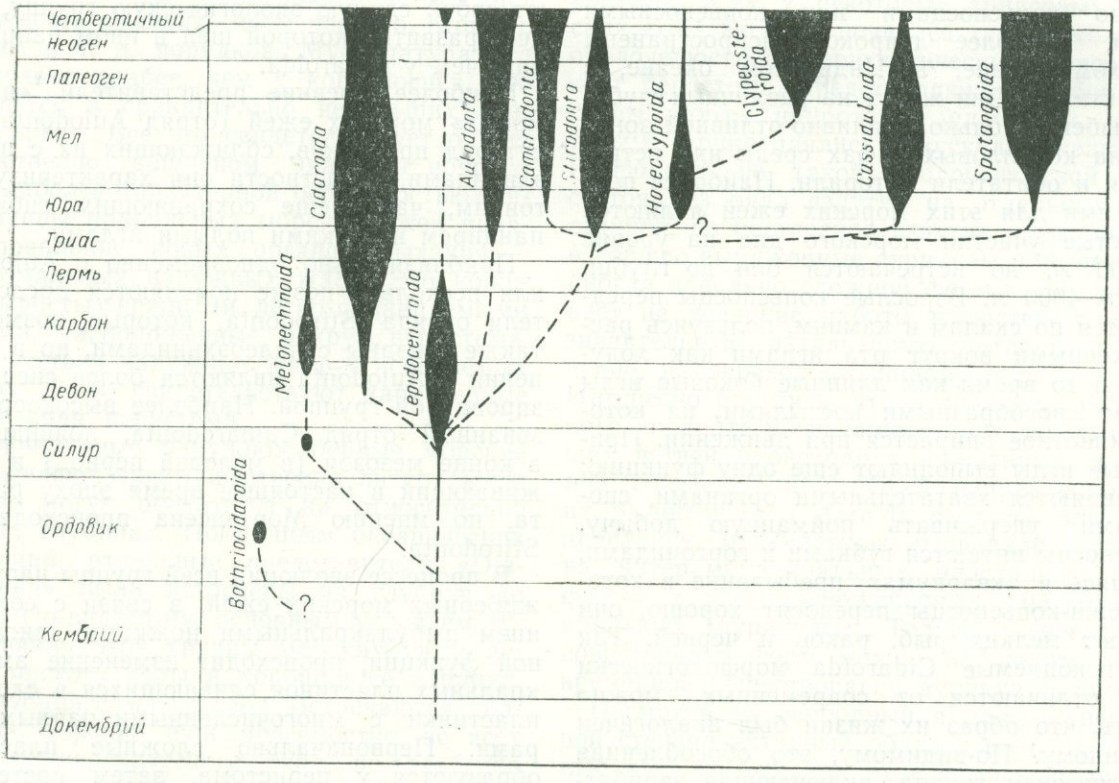


Рис. 180. Родословное дерево морских ежей.

жений пермо-триаса известны только очень редкие представители семейства Cidaridae (род *Miocidaris*), сменившие исчезнувших Archaeocidaridae. В течение мезозоя Cidaridae широко распространились и, по-видимому, пережили эпоху расцвета, особенно в юре и мелу, хотя они очень многочисленны и в настоящее время, особенно в Индо-Тихоокеанской провинции. Весь отряд в целом представляет своеобразную группу, четко характеризующуюся эволюцией игл и, соответственно, сильным развитием туберкулов на интерамбулакральных полях. Уже первые представители Cidaroida, а именно род *Archaeocidaris*, имели длинные иглы, по одной на каждой интерамбулакральной пластинке, и все последующее развитие Cidaroida сводится к дальнейшей эволюции игл. Они превратиареол, всегда с центральным положением туберкулов, так как иглы должны быть одинаково подвижными во всех направлениях. Иглы приобрели массивное строение, с плотной осью и кортикальным слоем. Дистальные концы их притуплены, и у современных форм лишены кожного покрова. Они разобщены (каждой интерамбулакральной пластинке соответствует первичная игла) и располагаются правильными меридиональными рядами, уменьшаясь в величине у перистома и вершинного щитка. Все эти особенности облегчают двигательную функцию игл. Пространство между крупными иглами покрыто гранулами, и сидящие на них мелкие вторичные иголочки образуют сплошной защитный покров. Иглы, приближенные к ареолам, т. е. расположенные на скробикулярных гранулах, наклонены к пер-

вичной игле и уплощенными вершинами плотно прилегают к головке иглы, образуя тем самым подобие шатра над суставом. Амбулакральные ножки Cidaroida немногочисленны, слабы и мало используются при движении. По-видимому, они в большей степени выполняют функции осязания, а, может быть, и дыхания, так как наружных жабр у Cidaroida не имеется.

Современные Cidaroida, называемые обыкновенно копьеносцами или копьеносными ежами, наиболее широко распространены в Тихом океане, в Индийском океане, в Антарктике *. Они живут на различных глубинах, избегая только приливно-отливной зоны, хотя на коралловых рифах среди них встречаются и обитатели литорали. Наиболее подходящими для этих морских ежей являются скалистые участки морского дна на уровне 75—100 *м*, но встречаются они до глубин в 3500—4000 *м*. Взрослые копьеносцы передвигаются по скалам и камням, пользуясь расположенными вокруг рта иглами как ходулями, в то время как длинные боковые иглы служат своеобразными костылями, на которые животное опирается при движении. Приротовые иглы выполняют еще одну функцию: они являются хватательными органами, способными удерживать пойманную добычу. Копьеносцы питаются губками и горгонидами. Находясь в аквариумах, пребывание в которых ежи-копьеносцы переносят хорошо, они поедают мелких рыб, раков и червей. Так как ископаемые Cidaroida морфологически мало отличаются от современных, можно думать, что образ их жизни был аналогичен описанному. По-видимому, это обособленная экологическая группа, включающая эврибатные формы, приспособленные к скалистым участкам морского дна. Палеозойские предки копьеносцев — Archaeocidaridae, — судя по их длинным плоским иглам, с отростками и шипами и без сильной мускулатуры, были, как и палеоэхиниды, обитателями мелководья с рыхлым субстратом, и иглы служили им преимущественно в качестве якорей, с помощью которых эти животные могли противостоять движению воды.

Начиная с триаса встречаются остатки другой ветви правильных Echinoidea, объединяемых часто под общим названием наружножаберных морских ежей. До последнего времени многие палеонтологи склонны были рассматривать эту обширную и неоднородную группу морских ежей как один отряд Diadematoida. Но, присоединяясь к доводам Мортенсена, большинство эхинологов подразделяет их теперь на три самостоятельных отряда. Разделение это основано преимущественно на деталях строения отдельных органов, тогда как в эволюционном отношении они представляют собой единую экологическую группу, процесс развития которой шел в ином направлении, чем у Cidaroida.

Наиболее древние представители «диадемовых» морских ежей (отряд Aulodonta) несут ряд признаков, сближающих их с палеоэхинидами, в частности они характеризуются тонким, часто еще сохраняющим гибкость, панцирем и тонкими полыми иглами.

Приблизительно одновременно с Aulodonta или несколько позже появляются представители отряда Stirodonta, которые, возможно, также связаны с палеоэхинидами, но в сравнении с Aulodonta являются более специализированной группой. Наиболее высокоорганизованный отряд Camarodonta, появившийся в конце мезозоя (в меловой период) и переживающий в настоящее время эпоху расцвета, по мнению Мортенсена происходит от Stirodonta.

В процессе эволюции всей группы наружножаберных морских ежей, в связи с сохранением амбулакральными ножками двигательной функции, происходит изменение амбулакральных пластинок, сливающихся в сложные пластинки с многочисленными парными порами. Первоначально сложные пластинки образуются у перистома, затем постепенно в процессе эволюции занимают все амбулакральное поле. Составные элементы сложных пластинок плотно срастаются друг с другом, сливаясь у ряда меловых и третичных форм в единую пластинку без заметных первичных швов. Сложность такой пластинки определяется только числом и расположением поровых пар. У внутреннего края пластинки помещаются крупный туберкул первичной иглы, а иногда более мелкие туберкулы вторичных игл, что способствует большей прочности амбулакральных пластинок. При увеличении числа ножек и упрочении амбулакров создавались условия для повышения эффективности присасывательного аппарата.

Размеры игл так называемых «диадемовых» морских ежей сильно колеблются — от очень длинных до сравнительно коротких и тонких (типа иголочек *Strongylocentrotus*), но все они имеют некоторые общие особенности;

* Интересно отметить тот факт, что морские ежи-копьеносцы полностью отсутствуют в арктических водах и очень редко встречаются в Атлантическом океане и Средиземном море. По-видимому, это связано с геологической историей указанных бассейнов, так как численность Cidaroida в древних морях Европы уменьшается начиная с позднемеловой эпохи.

в частности, концы игл сильно заострены и переходят иногда в почти неразличимые глазом острые, как иголка, окончания. Кожа покрывает иглу целиком и несет часто ядовитые железы, так что укол иглой современного морского ежа может быть опасным. На панцире иглы располагаются довольно густо и равномерно — как на интерамбулакральных, так и на амбулакральных полях. Дифференциация игл у одной особи незначительна — они лишь несколько различаются по величине, что дает возможность выделить иглы первого, второго, третьего и т. д. порядков. Мускулатура игл значительно слабее, чем у копьеносцев, что отражается в сравнительно небольших размерах ареол. Все это свидетельствует о преимущественно защитном значении покрова игл. Наиболее характерной особенностью данной группы правильных морских ежей является появление новых органов дыхания — перистомальных наружных жабр. Это кожистые выросты с нежными, легко проницаемыми стенками, расположенные вокруг перистома. О присутствии наружных жабр у ископаемых морских ежей свидетельствуют характерные вырезы края перистома.

Современные наружножаберные морские ежи населяют преимущественно литоральную зону, но могут обитать и на относительно бо́льших глубинах. По данным океанических экспедиций, отдельные представители «Diadematoida» были встречены на глубине до 2000 *м*. По-видимому, основным условием существования этой группы морских ежей является чистота воды и хорошая ее аэрация, а не глубина сама по себе. Встречаются диадемовые морские ежи повсеместно, во всех бассейнах океанического типа, но особенно многочисленны они в тропической области. В приливо-отливной зоне скалистых побережий и даже на внешней стороне волноломов животные ползают с помощью амбулакральных ножек по склонам скал и по гравию, присасываясь настолько плотно, что даже действие прибоя не может оторвать их от субстрата. Кроме того, для защиты от ударов волн морские ежи забираются во впадины и расщелины скалистого побережья.

Такой образ жизни, без сомнения, был свойствен и ископаемым наружножаберным морским ежам. Об этом свидетельствуют и эволюция амбулакральной системы, и характер игл, не приспособленных для роли ходуль, и положение жабр на ротовой поверхности, которое возможно только при условии жизни в воде, богатой кислородом. Разнообразие форм этой очень обширной группы объясняется их широким распространением и приспособлением к различным условиям морского дна с большим диапазоном глубин. Питаются современные наружножаберные морские ежи любыми доступными им организмами бентоса и водорослями. Некоторые исследователи считают их (наравне с морскими звездами) истребителями устриц.

Челюстной аппарат как Cidaroida, так и всей группы Diadematoida претерпел довольно значительную эволюцию с палеозойского времени. Уже у некоторых триасовых морских ежей впервые появился так называемый околочелюстной (перигнатический) поясок вокруг перистома, представляющий собой выступы внутрь приротовых пластинок, к которым прикреплялись мускулы челюстей. Первоначально такой околочелюстной пояс состоял из ряда вздутий на отдельных пластинках, но постепенно вздутия превратились в хорошо выраженные аурикулы или апофизы иногда довольно сложной формы. Это указывает на усиление работы челюстей, т. е. на значительную активизацию питания, и, косвенно, на переход к хищному образу жизни. Интересно отметить, что и эволюция челюстного аппарата у описанных двух дивергирующих ветвей происходила по-разному, в полном соответствии с общей направленностью их развития. У Cidaroida выступы для прикрепления мускулатуры развивались только на интерамбулакральных пластинках (апофизы), а у наружножаберных — на амбулакральных (аурикулы). Только у некоторых современных форм можно наблюдать одновременное существование аурикул и апофиз.

Несмотря на свободный и даже в некоторой степени активный образ жизни, правильные морские ежи, так же как морские звезды и офиуры, сохраняют радиальную симметрию. Это, несомненно, объясняется тем, что она унаследована от предков, связана с организацией животного и никоим образом не является реакцией на образ жизни. Только с конца триаса и в юре у некоторых морских ежей, в связи с их переходом к жизни на рыхлых грунтах — песках и илах, начинает развиваться двусторонняя симметрия*. Двустороннесимметричные, или так называемые не-

---

* Плоскость развивающейся двусторонней симметрии у мезозойских морских ежей не совпадает с плоскостью первичной двусторонней симметрии, накладывающейся на радиальную почти у всех иглокожих. Возможно, это свидетельствует о том, что первичная двусторонняя симметрия иглокожих не является унаследованной от гипотетического двустороннесимметричного предка и наличие ее обусловлено высокой организацией этой группы вторичноротых животных, препятствующей развитию совершенной радиальной симметрии типа низших беспозвоночных.

правильные морские ежи не представляют собой единую филогенетическую группу. Это, по-видимому, ряд совершенно самостоятельных ветвей различного происхождения, процесс приспособления которых к новым условиям жизни происходил различными путями. Установление родства между отдельными, даже мелкими ветвями, а следовательно, и более или менее полное восстановление их истории, очень затруднено в связи с явлениями конвергенции. Поэтому принятое в настоящее время подразделение неправильных морских ежей на четыре основные группы в значительной степени искусственно и только

элементов панциря, даже усиливающейся в связи с образованием моноциклического вершинного щитка с мадрепоровой частью в центре его. Симметрия была бы совершенной, если бы не положение анального отверстия в пятом интерамбулакре. На фоне такой радиальной однородности панциря происходит значительная дифференциация его в меридиональном направлении. Верхняя, приапикальная часть амбулакров обособляется, образуя выпуклые петали, несущие щелевидные поры; ниже петалей амбулакральные поры полностью редуцируются, а на ротовой поверхности вдоль амбулакральных полей

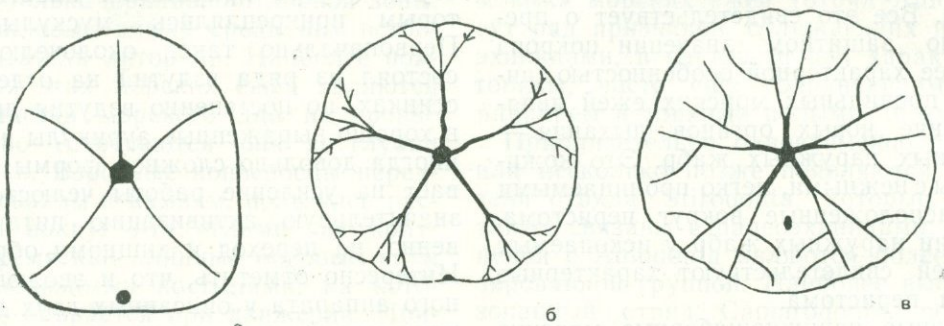


Рис. 181. Типы пищевых желобков Clypeasteroida.
а — Clypeaster rosaceus (L i n n é); *б — Echinarachnius parma* (L a m a r c k); *в — Scutella subrotunda* (L e s k e). (Durham, 1955).

в самых общих чертах соответствует существующим направлениям развития.

Наиболее древними двустороннесимметричными Echinoidea являются отряды Cassiduloida и Holectypoida, представители которых достаточно широко распространены в юрских отложениях. В юре появились также первые Protosternata, включенные в качестве самостоятельного подотряда в отряд Spatangoida. Это, скорей всего, неоднородная группа, частично близкая к некоторым Cassiduloida. В меловое время, особенно в позднемеловую эпоху, были широко распространены очень многообразно представленные Spatangoida, а в конце мела впервые появились Clypeasteroida. Отряды Holectypoida и Cassiduloida почти полностью вымерли в третичное время, а Clypeasteroida и Spatangoida, переживающие в настоящее время расцвет, очень широко распространены в современных морях. Эти два отряда представляют собой хорошо обособленные эволюционные группы. Основной особенностью развития первой из них, т. е. так называемых «щитовидных» морских ежей (Clypeasteroida), является сохранение радиальной симметрии в расположении всех

развиваются простые или ветвящиеся пищевые желобки (рис. 181). Панцирь совершенно утрачивает шаровидность и превращается в плоский диск с более или менее выпуклой областью развития петалей и несколько углубленным основанием. Внутри панциря, в уплощенной его части, обычно развивается внутренний скелет (рис. 182) и наряду с ним возникает фестончатость очертаний, переходящая иногда в вырезы края панциря или в сквозные отверстия (лунулы) в его плоской периферической области.

Дифференциация игл по размерам обычно не наблюдается или бывает слабо выражена, и поверхность панциря покрыта очень тонкими, совершенно однородными туберкулами. Все эти морфологические особенности связаны с приспособлением животных к малоподвижному существованию на поверхности рыхлого субстрата. Следствием этого является исчезновение органов движения, развитие органов дыхания на верхней поверхности тела и появление пищевых желобков на оральной поверхности.

Большинство современных представителей Clypeasteroida, особенно многочисленных у берегов Америки (в частности в Мексиканском

заливе) и на некоторых участках советского побережья дальневосточных морей, образует громадные скопления в мелководье, где они лежат неподвижно на песчаном дне — друг на друге. Питаются Clypeasteroida органическими частицами, оседающими на их панцире, откуда многочисленные педицеллярии передают пищевые частицы к ротовой поверхности, в область развития пищевых желобков, по которым пища доставляется ко рту. Кроме того, с помощью педицеллярий панцирь очищается от загрязняющих частиц. Органами дыхания служат амбулакральные ножки, расположенные в привершинной части панциря на выпуклых петалях. С этим связано перемещение перипрокта из апикального щитка на край панциря или совсем на нижнюю поверхность. Развитие внутреннего скелета и появление лунул обусловлено расположением этих морских ежей слоями на рыхлом субстрате и друг на друге. С помощью таких приспособлений облегчается панцирь и упрочняется его плоская часть, на которой отсутствует сводовая поверхность, хорошо противостоящая давлению. Основная масса Clypeasteroida обитает в мелководье и только у берегов, защищенных от сильного воздействия океанических волн. По-видимому, в таких же условиях обитали их предки.

Второе направление эволюции можно отметить для группы морских ежей, объединяемых в отряд Spatangoida (сердцевидные ежи). По происхождению и по направлению развития это, по-видимому, очень неоднородная группа, об единой эволюции которой можно говорить только в самых общих чертах. Расположение скелетных элементов панциря сердцевидных ежей характеризуется подчинением двусторонней симметрии и максимальной дифференциацией тела. Интересно, что, несмотря на такое развитие двусторонней симметрии у Spatangoida, пятилучевая радиальная симметрия у них не исчезает. Все антимеры пятилучевого морского ежа остаются, и происходит только дифференциация их, приводящая к возникновению различий в строении. Поэтому процесс развития двусторонней симметрии в данном случае неотделим от дифференциации тела. Основные изменения, более или менее общие для всей группы, заключаются в достаточно резком обособлении передней части тела от задней и аборальной, или верхней, поверхности от оральной, или нижней. Тело, как правило, вытягивается в передне-заднем направлении, рот смещается вперед, иногда располагаясь на переднем крае панциря; амбулакры утрачивают радиальную однородность и четко разделяются на передний — непарный амбулакр и на две пары парных — переднюю и заднюю. Параллельно развивается и меридиональная неоднородность — в привершинной части обособляются более или менее углубленные петали, а вокруг перистома появляются амбулакральные ножки с внутренним скелетом.

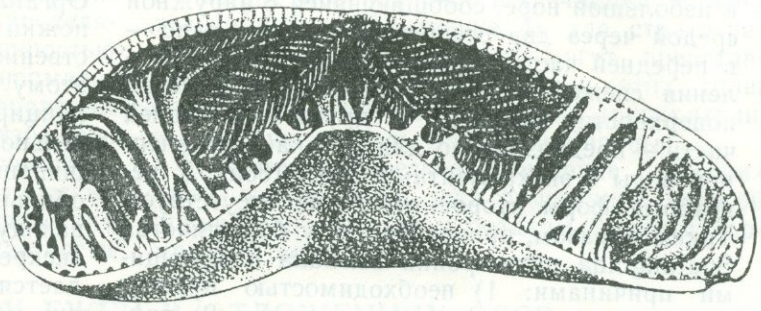


Рис. 182. Внутренний скелет *Clypeaster rosaceus* (Linné).

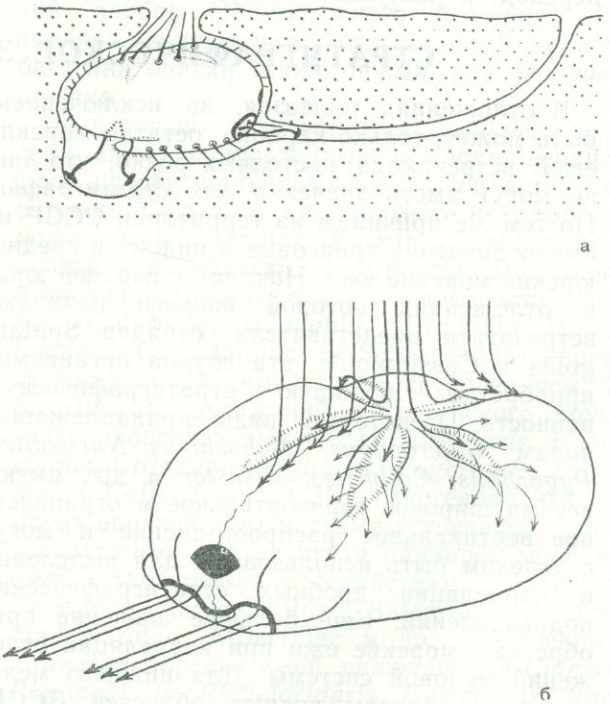


Рис. 183. *Spatangus purpureus* Müller (схематическое изображение).

а — в норе; *б* — направление основных токов воды на панцире (Nichols, 1959).

Происходит значительная дифференциация игл как по величине, так и по морфологии и развиваются так называемые фасциолы, не-

сущие мелкие милиарные иглы, богатые железами, выделяющими слизистый, быстро густеющий секрет. Все перечисленные особенности свидетельствуют о неодинаковом отношении к среде отдельных частей тела, что обычно наблюдается у активно и быстро передвигающихся животных. В данном случае это является результатом жизни в осадке, в котором животные обитают почти неподвижно в небольшой норе, сообщающейся с наружной средой через два отверстия; из них одно — в передней части норы — служит для поступления свежей воды для дыхания и очистки поверхности панциря, а другое — в задней части — предназначено для оттока загрязненной воды с экскрементами (рис. 183а). У некоторых форм второе отверстие отсутствует. Таким образом, происходящая у большинства Spatangoida перестройка вызвана следующими причинами: 1) необходимостью приспособления к новым условиям питания, 2) приспособлением к дыханию в новых условиях и 3) необходимостью очистки норы от продуктов выделения. По-видимому, приспособление к питанию у разных форм происходит различно. В отдельных случаях осуществляется переход к полупассивному питанию, когда органические частицы, выбираемые с поверхности осадка амбулакральными ножками, дальше переносятся током воды вдоль передней борозды непосредственно в ротовое отверстие, расположенное на краю и обращенное вверх (рис. 183б). Чаще пища собирается и доставляется ко рту системой приротовых амбулакральных скелетированных ножек и мелких игл, частоколом окружающих рот. Органами дыхания служат амбулакральные ножки петалей, расположенные непосредственно под вводным отверстием норы и поэтому постоянно омываемые водой. Очистка панциря и норы происходит в результате деятельности фасциольных игл, у которых расширенные булавовидные окончания выделяют обильную слизь, задерживающую и склеивающую загрязняющие частицы, включая и экскременты. Затем полученная масса передается на длинные задние иглы и при помощи мерцательного эпителия с током воды отправляется в санитарные каналы.

Такова в общих чертах эволюция представителей отряда Spatangoida, вызванная освоением этой группой новых областей жизни — участков морского дна с илистым осадком, богатым органическими частицами.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

В отложениях палеозоя, за исключением, быть может, только карбона, остатки морских ежей встречаются настолько редко, что они не могут иметь значения для стратиграфии. По тем же причинам на территории СССР не имеют значения триасовые и нижне- и среднеюрские морские ежи. Начиная с верхней юры, в отложениях которой впервые начинают встречаться представители отрядов Spatangoida и Cassiduloida, эта группа организмов приобретает большую стратиграфическую ценность. Некоторые виды, принадлежащие родам *Galeropygus, Hyboclypus, Nucleolites, Pygorhytis, Collyrites, Disaster* и др., имеют весьма широкое горизонтальное и ограниченное вертикальное распространение и могут с успехом быть использованы для выделения и корреляции дробных стратиграфических подразделений. Еще большее значение приобретают морские ежи при корреляции отложений меловой системы. Для нижнего мела, главным образом южных областей СССР, стратиграфически важны роды: *Toxaster, Heteraster, Tithonia, Corthya, Collyropsis, Pygorhynchus, Holectypus* и др. В верхнем мелу большое значение имеют многочисленные и разнообразные представители тех же отрядов: Spatangoida (*Micraster, Echinocorys, Cyclaster, Galeola, Pseudoffaster, Sternotaxis, Seunaster, Infulaster* и многие другие, связанные с тонкозернистыми известковыми осадками) и Cassiduloida (*Catopygus, Oolopygus, Procassidulus*), приуроченные к мелководным отложениям. Вместе с ними часто встречаются Holectypoida (*Discoidea, Conulus, Galerites* и др., по-видимому, в меньшей степени зависевшие от фациальных условий). Многие представители этих отрядов (*Micraster, Toxaster, Cyclaster, Echinocorys, Protobrissus, Coraster, Galeaster, Conulus*) образуют четкие ряды последовательно сменяющих друг друга видов, на основании которых можно выделять подъярусы и зоны. Особое значение приобретают морские ежи для стратиграфии датского яруса, где полностью отсутствуют такие важные мезозойские руководящие группы, как аммониты, белемниты и иноцерамы. В отложениях нижнего и верхнего мела, так же как и верхней юры, местами встречены весьма многочисленные остатки морских ежей, относящихся также к другим отрядам: Cidaroida (*Cidaris, Plegiocidaris, Balanocidaris, Tylocidaris, Rhabdocidaris*), Stirodonta (*Hyposalenia, Salenia, Pseudodiadema, Acrocidaris, Rachiosoma, Phymosoma, Magnosia* и др.) и Camarodonta (*Orthopsis, Orthocidaris* и др.). Несом-

ненно, что и эти группы имеют стратиграфическое значение, однако изучены они в Советском Союзе пока еще очень слабо. Можно указать, в частности, что на вертикальном распространении игл *Tylocidaris* в значительной степени основано расчленение верхнемеловых (датский ярус) отложений Дании и Швеции.

Несмотря на обеднение фауны в палеоцене, морские ежи все же сохраняют свое стратиграфическое значение. Ценность их определяется прежде всего строгой приуроченностью к отложениям морских бассейнов с нормальной соленостью. Используя для корреляции остатки морских ежей, мы может избежать ошибок, нередко возникающих при сопоставлении разнофациальных фаунистических комплексов. В сложных палеогеографических условиях третичного времени, и в частности палеоцена, эти качества морских ежей приобретают важное значение. Для стратиграфического расчленения палеоцена можно брать за основу распространение *Protobrissus, Echinocorys, Coraster, Garumnaster, Linthia, Procassidulus, Echinanthus, Isaster* и других родов, представители значительной части которых известны и в слоях датского яруса. В вышележащих отложениях палеогена и в неогене морские ежи встречаются сравнительно редко, и значение их для стратиграфии невелико. Однако они могут представлять ценность при корреляции этих толщ с одновозрастными отложениями других стран, и в первую очередь Западной Европы.

Палеогеографическое значение морских ежей определяется уже отмеченной строгой приуроченностью их к осадкам морей с нормальной соленостью.

ФАУНЫ МОРСКИХ ЕЖЕЙ В ОТЛОЖЕНИЯХ СССР

В толще осадочных пород, слагающих обширные пространства на территории СССР, остатки морских ежей распространены весьма неравномерно. Они очень редки в отложениях нижнего и среднего палеозоя, более многочисленны в карбоне и почти не встречаются в перми, триасе, нижней и средней юре. Только в поздней юре морские ежи играли заметную роль в составе морских фаун. Значение их возросло в ранне- и, особенно, в позднемеловую эпохи и затем заметно уменьшилось в палеогене и неогене.

Столь же неравномерно и географическое распространение ископаемых морских ежей. Подавляющая часть имеющегося в коллекциях материала происходит из западных и южных областей Советского Союза. Такое распространение обусловлено не только естественным развитием этой группы, но и, в значительной степени, особенностями геологической истории нашей страны.

Первые очень своеобразные представители класса Echinoidea, относящиеся к роду *Bothriocidaris,* известны в количестве немногих десятков экземпляров из среднего ордовика Прибалтики. В отложениях силура и девона на территории СССР остатки морских ежей практически не обнаружены. В отложениях карбона они представлены уже тремя отрядами (Melonechinoida, Lepidocentroida и Cidaroida), включающими не менее 5 родов. Из них наиболее многочисленны *Archaeocidaris*, скопления игл и фрагментов панцирей которых иногда образуют в известняках среднего и верхнего карбона Русской платформы, Донецкого бассейна и Урала целые прослои. Реже встречаются остатки *Palaeechinus* (средний и верхний карбон Подмосковного бассейна и Поволжья), *Melonechinus* (нижний и средний карбон Подмосковного и Кузнецкого бассейна), *Lepidesthes* (нижний карбон Подмосковного бассейна). Из нижнекаменноугольных отложений Донецкого бассейна описан также новый род *Donbassechinus.*

Значительно разнообразнее комплекс морских ежей, приуроченный к слоям верхней юры, преимущественно в южных областях Советского Союза. В карбонатных и карбонатно-глинистых толщах Крыма, Кавказа, Закаспийской области и отчасти Донецкого бассейна встречены морские ежи шести отрядов (Cidaroida, Aulodonta, Stirodonta, Holectypoida, Cassiduloida и Spatangoida), представленных 10 семействами и более чем 30 родами. Из отложений келловейского яруса этих районов указываются: *Holectypus, Hybogclypus, Clitopygus, Pygurus, Pygorhytis, Pygomalus, Collyrites* и др. В органогенных известняках верхней юры местами встречаются многочисленные остатки игл и панцирей морских ежей, относящихся к семействам Cidaridae, Pedinidae, Acrosaleniidae, Saleniidae, Pseudodiadematidae, Arbaciidae и др. Обедненный комплекс морских ежей, включающий *Cidaris, Plegiocidaris, Rhabdocidaris, Holectypus, Nucleolites, Acrocidaris* и др., обнаружен также в верхнеюрских отложениях Русской платформы.

Отложения нижнего мела содержат остатки морских ежей почти исключительно на юге СССР. В Крыму, на Кавказе и в Закаспий-

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

Системы и отделы / Наименование систематических групп	Кембрий			Ордовик			Силур		Девон			Карбон			Пермь		Триас			Юра			Мел		Третичн.		Четвертичная
	нижний	средний	верхний	нижний	средний	верхний	нижний	верхний	нижний	средний	верхний	нижний	средний	верхний	нижняя	верхняя	нижний	средний	верхний	нижняя	средняя	верхняя	нижний	верхний	палеоген	неоген	
	Cm_1	Cm	Cm_3	O_1	O_2	O_3	S_1	S_2	D_1	D_2	D_3	C_1	C_2	C_3	P_1	P_2	T_1	T_2	T_3	J_1	J_2	J_3	Cr_1	Cr_2	Pg	N	Q
Bothriocidaroida																											
Bothriocidaridae																											
Melonechinoida																											
Gotlandechinidae																											
Palaechinidae																											
Cravenechinidae																											
Lepidocentroida																											
Lepidocentridae																											
Echinothuriidae																											
Cidaroida																											
Archaeocidaridae																											
Cidaridae																											
Incertae sedis																											
Heterocidaridae																											
Aulodonta																											
Pedinidae																											
Aspidodiadematidae																											
Micropygidae																											
Diadematidae																											
Stirodonta																											
Acrosaleniidae																											
Saleniidae																											
Hemicidaridae																											
Pseudodiadematidae																											
Phymosomatidae																											
Tiarechinidae																											
Stomechinidae																											
Arbaciidae																											
Camarodonta																											
Orthopsidae																											
Glyphocyphidae																											
Temnopleuridae																											
Toxopneustidae																											
Echinidae																											
Strongylocentrotidae																											
Parasaleniidae																											
Echinometridae																											
Holectypoida																											
Pygasteridae																											
Holectypidae																											
Discoidiidae																											
Conulidae																											
Galeritidae																											
Echinoneidae																											
Conoclypidae																											
Clypeasteroida																											
Clypeasteridae																											
Arachnoididae																											
Fibulariidae																											
Laganidae																											
Neolaganidae																											
Scutellidae																											
Protoscutellidae																											
Eoscutellidae																											
Dendrasteridae																											
Echinarachniidae																											
Monophorasteridae																											
Mellitidae																											
Astriclypeidae																											
Abertellidae																											
Scutasteridae																											
Rotulidae																											
Cassiduloida																											
Galeropygidae																											
Nucleolitidae																											
Cassidulidae																											
Echinolampadidae																											
Archiaciidae																											
Neolampadidae																											
Spatangoida																											
Collyritidae																											
Disasteridae																											
Holasteridae																											
Stegasteridae																											
Urechinidae																											
Pourtalesiidae																											
Calymnidae																											
Aeropsidae																											
Palaeopneustidae																											
Palaeostomatidae																											
Toxasteridae																											
Micrasteridae																											
Cyclasteridae																											
Hemiasteridae																											
Spatangidae																											
Pericosmidae																											
Schizasteridae																											
Brissidae																											

ской области встречена довольно богатая ассоциация, объединяющая представителей шести отрядов (Cidaroida, Stirodonta, Camarodonta, Holectypoida, Cassiduloida и Spatangoida), 15 семейств и 35 родов. Наиболее полно представлен отряд Stirodonta, на долю которого приходится 6 семейств (Saleniidae, Hemicidaridae, Pseudodiadematidae, Phymosomatidae, Stomechinidae и Arbaciidae) и около 14 родов.

Преобладающая часть как нижнемеловых, так и верхнеюрских морских ежей относится к группам, имеющим весьма широкое географическое распространение. Распределение их на территории СССР не дает пока еще возможности наметить в составе фаун какие-либо провинциальные различия (если не принимать во внимание резкое уменьшение количества морских ежей вплоть до полного исчезновения их на севере и востоке нашей страны). Такие различия достаточно отчетливо проявляются в верхнем мелу. В карбонатных породах этого возраста заключен наиболее богатый как по разнообразию (известны представители 19 семейств и более чем 50 родов), так и по количеству экземпляров комплекс морских ежей. Здесь обнаружены те же отряды, что и в отложениях нижнего мела, за исключением Camarodonta, но относительное значение их резко изменяется в пользу отряда Spatangoida, представленного 9 семействами и 32 родами.

Остатки верхнемеловых морских ежей также наиболее многочисленны в южных областях: в Крыму, на Кавказе, в Донбассе и в Средней Азии, но в меньшем количестве они встречаются на Русской платформе (особенно в юго-восточной ее части), в Сибири и на Дальнем Востоке. Повсеместно на западе Советского Союза (включая Европейскую часть СССР, Кавказ и Среднюю Азию до восточного Копет-Дага и Бадхыза) распространен комплекс Spatangoida, имеющий общие черты с комплексом Западной Европы. Характерными представителями этого комплекса являются роды: *Echinocorys, Micraster, Galeola, Offaster, Sternotaxis, Cardiotaxis, Infulaster* и др. На Кавказе и в Закаспии к ним присоединяются некоторые южные формы (*Pseudananchys, Messaoudia, Guettaria, Coraster, Basseaster* и др.), найденные также в Северной Африке и частично на Мадагаскаре. В восточной части Средней Азии на смену «европейскому» сообществу приходит более бедная и однообразная ассоциация морских ежей, в которой основную роль играют *Hemiaster* и вместе с ними присутствуют *Nucleolites, Pygaulus* и др. Из западных форм сюда проникают только немногочисленные *Echinocorys* и *Isomicraster*. В верхнемеловых отложениях Сибири и Дальнего Востока пока встречены лишь немногие виды родов *Hemiaster* и *Echinocorys*, а также единичные *Cidaris*.

Распространение морских ежей в верхнем мелу дает возможность подметить определенную зависимость их от характера осадков. В тонкозернистых известковых и известково-глинистых отложениях преобладают представители отряда Spatangoida, к мелководным же органогенно-обломочным известнякам и известковистым песчаникам преимущественно приурочены Cidaroida и Cassiduloida.

Изменение состава фауны морских ежей, происшедшее в конце мезозоя и затронувшее главным образом отряд Spatangoida, наиболее отчетливо проявляется на границе маастрихта и датского века. Эту границу не переходят такие характерные меловые роды, как *Micraster, Isomicraster, Galeola, Offaster, Pseudoffaster, Stegaster, Seunaster, Galerites* и др. В палеоцене мы встречаем сходный с датским, но несколько обедненный комплекс, в котором резко преобладают представители отряда Spatangoida (8 семейств из 10 известных в настоящее время в палеоцене на территории СССР). Распространение палеоценовых морских ежей ограничено немногими районами Крыма, Кавказа, Закаспийской области и юго-востока Русской платформы. Можно полагать, что в это время сохраняются различия между западной и восточной провинциями, занимающими примерно такое же положение, как и в позднемеловую эпоху. Имеющийся материал в основном происходит из западных областей, тогда как в отложениях палеоцена восточной части Средней Азии пока что встречены лишь немногие экземпляры *Linthia*.

В эоцене (преимущественно в среднеэоценовое время), в связи с широким развитием мелководных фаций нуммулитовых известняков, образуются новые сообщества морских ежей. На Кавказе, в Крыму и на Мангышлаке существенное значение начинают приобретать крупные морские ежи из семейств Conoclypidae, Cassidulidae и Echinolampadidae. В то же время сохраняют свое значение здесь и представители отряда Spatangoida, на долю которых приходится не менее половины известных в эоцене СССР семейств (Cyclasteridae, Spatangidae, Pericosmidae, Brissidae) и родов. В Фергане в отложениях этого возраста встречен *Eoscutum*, относящийся к семейству Fibulariidae.

Породы олигоцена и нижнего миоцена

очень бедны остатками морских ежей, что связано, очевидно, с широким распространением на юге нашей страны неблагоприятных для этих организмов глинистых фаций майкопской серии. Можно указать лишь находки на плато Устюрт редких остатков *Schizaster*.

Мало благоприятные условия сохраняются на большей части территории СССР в среднем и позднем миоцене. Сравнительно богатый комплекс морских ежей отмечен только в Подолии, где преобладают мелководные формы, относящиеся к семействам: Temnopleuridae, Toxopneustidae, Echinidae, Clypeasteridae, Fibulariidae, Scutellidae, Cassidulidae и Echinolampadidae. Отряд Spatangoida представлен здесь одним родом *Brissus*. Немногие роды морских ежей указываются также из миоценовых отложений Армении (*Clypeaster, Echinolampas*) и Крыма (*Echinocyamus*).

В плиоцене Сахалина встречаются *Echinarachnius* и близкие формы семейства Scutellidae.

На основании имеющихся далеко не полных сведений о развитии морских ежей на территории СССР можно говорить о неоднократно повторяющемся в течение мезозоя и кайнозоя обновлении их состава. Такие смены приурочены к началу поздней юры, позднего турона, к концу маастрихта и среднему эоцену. За исключением конца маастрихтского и датского веков, все эти этапы совпадают с крупными морскими трансгрессиями и последующим широким распространением известковых осадков. Конец маастрихта характеризуется, как известно, не менее значительной регрессией моря. Изменение состава особенно отчетливо проявляется у представителей отрядов Spatangoida и Cassiduloida. В меньшей степени оно сказывается на Holectypoida, Stirodonta, Camarodonta и особенно на Cidaroida, что, скорее всего, связано с недостаточной пока еще изученностью этих групп морских ежей.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД BOTHRIOCIDAROIDA

Панцирь жесткий. Амбулакры двурядные, с парой пор на каждой пластинке. Интерамбулакры однорядные, не достигают края перистома. Вершинный щиток состоит из 5

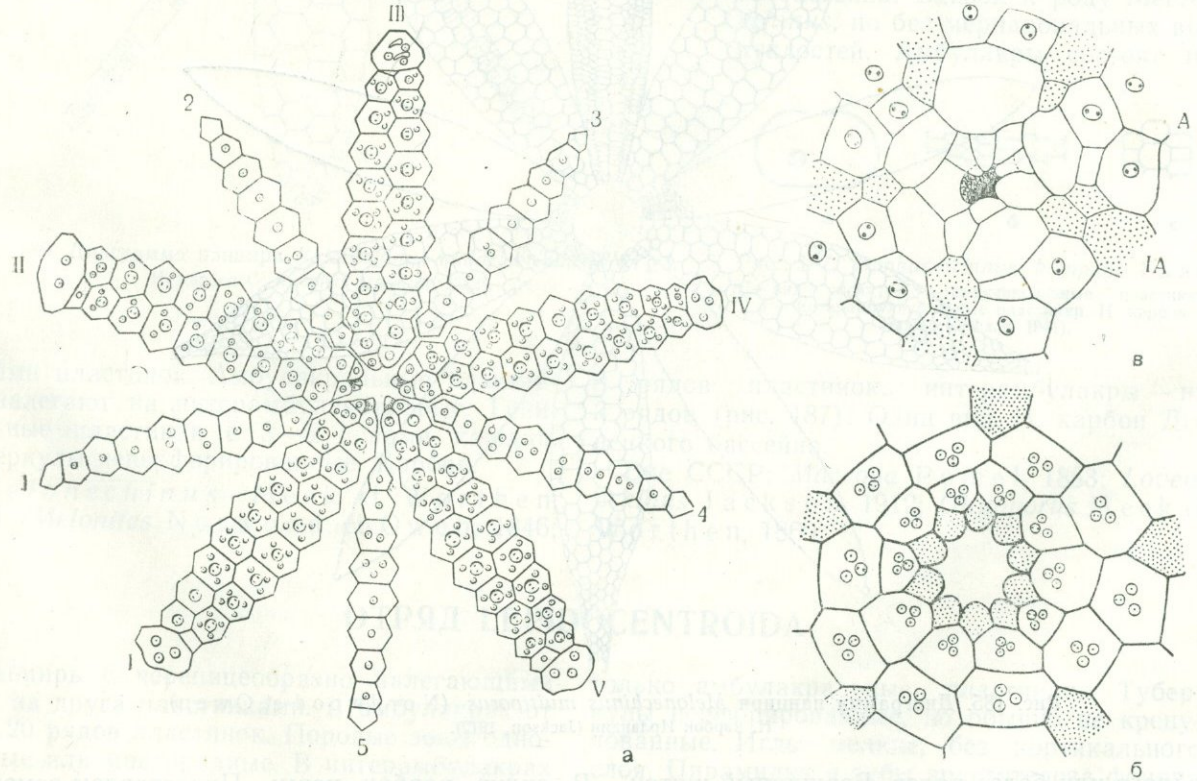


Рис. 184. Строение панциря *Bothriocidaris*.

а — диаграмма панциря *Bothriocidaris globulus* Eichwald [в. ордовик Эстонии (Jackson, 1912)]; *б* — приротовая часть панциря *Bothriocidaris pahleni* F. Schmidt (в. ордовик Эстонии); *в* — вершинный щиток *Bothriocidaris* sp. [из валунов ордовика (Mortensen, 1930—1931)].

глазных пластинок, одна из которых является мадрепоритом. Генитальные пластинки неизвестны. Перипрокт находится внутри вершинного щитка. Ср. и в. ордовик. Представлен одним семейством Bothriocidaridae.

СЕМЕЙСТВО BOTHRIOCIDARIDAE KLEM, 1904

Единственное семейство отряда Bothriocidaroida; их характеристики совпадают. Ср. и в. ордовик.

Bothriocidaris Eichwald, 1860. Тип рода — *B. globulus* Eichwald, 1860; в. ордовик Эстонии. Панцирь маленький, шаровидный или несколько вытянутый вдоль вертикальной оси. Амбулакральные поры расположены в центральной части пластинок, обычно почти вертикально. Туберкулы мелкие, перфорированные. Иглы короткие, тонкие. Анальное отверстие окружено несколькими перипроктальными пластинками. (Табл. XX, фиг. 1—3; рис. 184). 4 вида. Ср. и в. ордовик Эстонии и Ленинградской области.

ОТРЯД MELONECHINOIDA

Панцирь жесткий. Число меридиональных рядов пластинок непостоянно: амбулакры — из двух или более рядов; интерамбулакры — из одного или более рядов. Вершинный щиток с генитальными пластинками. Перипрокт находится внутри вершинного щитка. В состав перистомальных пластинок входят амбулакральные и некоторые интерамбулакральные пластинки. Перигнатический пояс отсутствует.

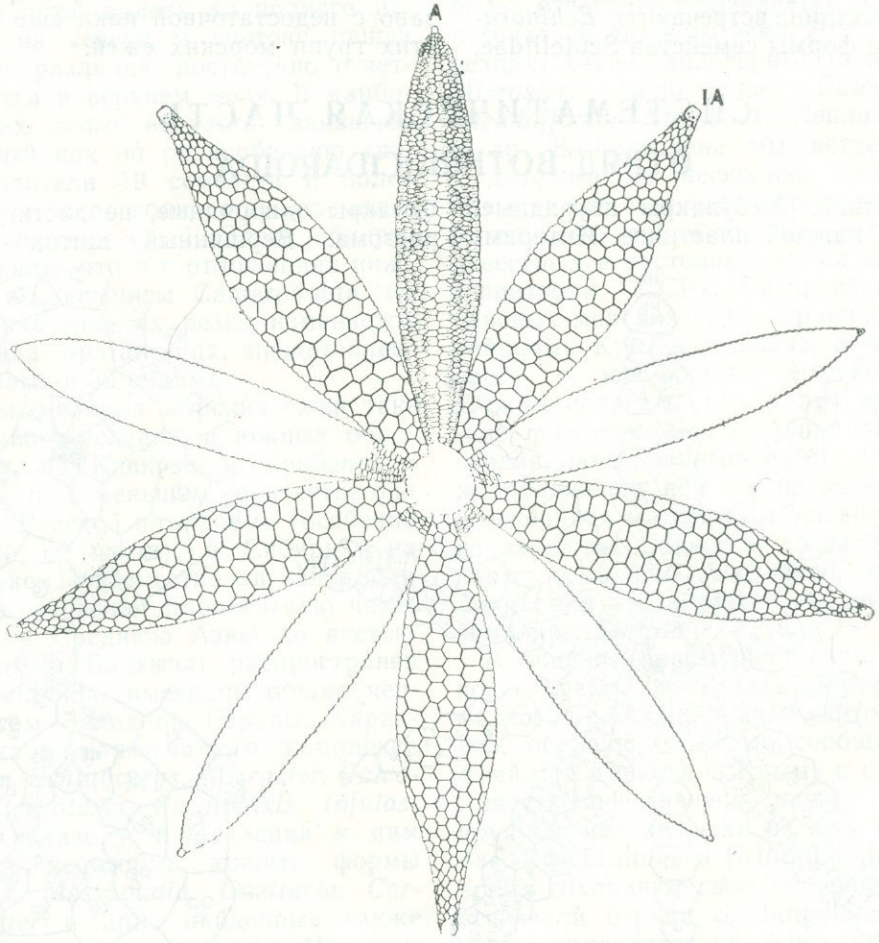


Рис. 185. Диаграмма панциря *Melonechinus multiporus* (Nordwood et Owen). Н. карбон Ирландии (Jackson, 1912).

В. силур, карбон, пермь. Представлен семействами: Gotlandechinidae, Palaeechinidae и Cravenechinidae.

СЕМЕЙСТВО PALAEECHINIDAE M'COY, 1849

Панцирь эллипсоидальный, шаровидный или почти шаровидный. Амбулакры с 2—12 рядами пластинок. Интерамбулакры с 3—11 рядами пластинок. Амбулакральные пластинки налегают на интерамбулакральные. Генитальные пластинки с 3—5 порами каждая. Туберкулы неперфорированные. Карбон.

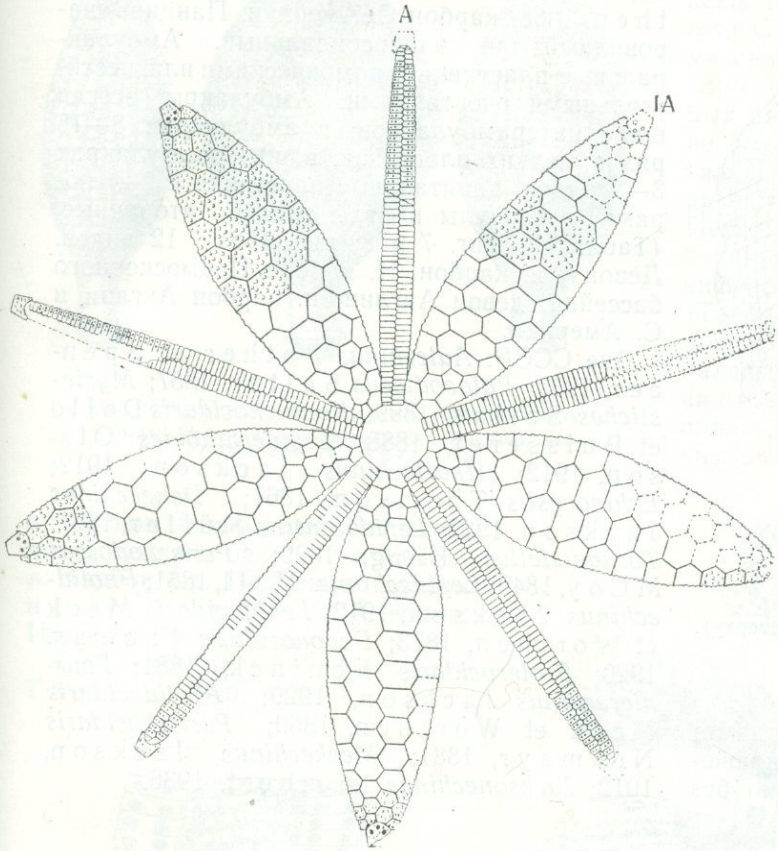


Рис. 186. Диаграмма панциря *Palaeechinus quadriserialis* Wrigt. Н. карбон С. Америки (Jackson, 1912).

Melonechinus Meek et Worthen, 1860 (*Melonites* Norwood et Owen, 1846; Тип рода — *Melonites multiporus* Norwood et Owen, 1846; карбон С. Америки. Панцирь дынеобразный, с меридиональной ребристостью. Амбулакры состоят из 6—12 рядов пластинок; поровые зоны многорядные. Интерамбулакры состоят из 3—11 рядов пластинок. (Табл. XX, фиг. 5 и 6; рис. 185). Около 15 видов. Н. и ср. карбон. Н. и ср. карбон Подмосковного бассейна; карбон Кузнецкого бассейна; н. карбон З. Европы и С. Америки.

Palaeechinus M'Coy, 1844. Тип рода — *P. ellipticus* M'Coy, 1844; карбон Ирландии. Амбулакры узкие, состоят из двух рядов пластинок с однорядными поровыми зонами. Интерамбулакры состоят из 4—5 рядов пластинок. (Табл. XX, фиг. 4; рис. 186). 5 видов. Карбон. Ср. и в. карбон Подмосковного бассейна; в. карбон Ср. Поволжья и Урала; н. карбон З. Европы.

Donbassechinus Faas, 1941. Тип рода — *D. kumpani* Faas, 1941; н. карбон (намюр) Донецкого бассейна. Близок к роду *Melonechinus*, но без меридиональных выпуклостей. Амбулакры состоят из 8 рядов пластинок, интерамбулакры — из 3 рядов (рис. 187). Один вид. Н. карбон Донецкого бассейна.

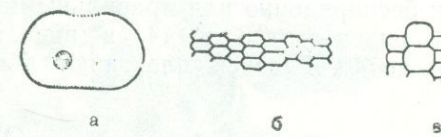


Рис. 187. *Donbassechinus kumpani* Faas. *а* — вид сбоку; *б* — амбулакральные пластинки; *в* — интерамбулакральные пластинки. Н. карбон Донбасса (Фаас, 1941).

Вне СССР: *Maccoya* Pomel, 1883; *Lovenechinus* Jackson, 1912; *Oligoporus* Meek et Worthen, 1860.

ОТРЯД LEPIDOCENTROIDA

Панцирь с черепицеобразно налегающими друг на друга пластинками. В амбулакрах от 2 до 20 рядов пластинок. Поровые зоны однорядные или многорядные. В интерамбулакрах от 2 до 14 рядов пластинок. Вершинный щиток моноциклический. Перипрокт помещается в вершинном щитке. На перистоме имеются только амбулакральные пластинки. Туберкулы перфорированные, но обычно не кренулованные. Иглы мелкие, без кортикального слоя. Пирамидки и зубы аристотелева фонаря наклонные; зубы с желобками. Ордовик — пермь; ныне. Представлен семействами Lepidocentridae и Echinothuriidae.

СЕМЕЙСТВО LEPIDOCENTRIDAE LOVEN, 1874
(LEPIDESTHIDAE JACKSON, 1896)

Амбулакры с 2—20 рядами пластинок. Интерамбулакры с пластинками, расположенными беспорядочно или правильными рядами; число рядов — от 3 до 14, в виде исключения — до 40. Глазные пластинки обычно без отчетливо различимых пор. Генитальные пластинки с одной или, реже, со многими порами. Ордовик — пермь.

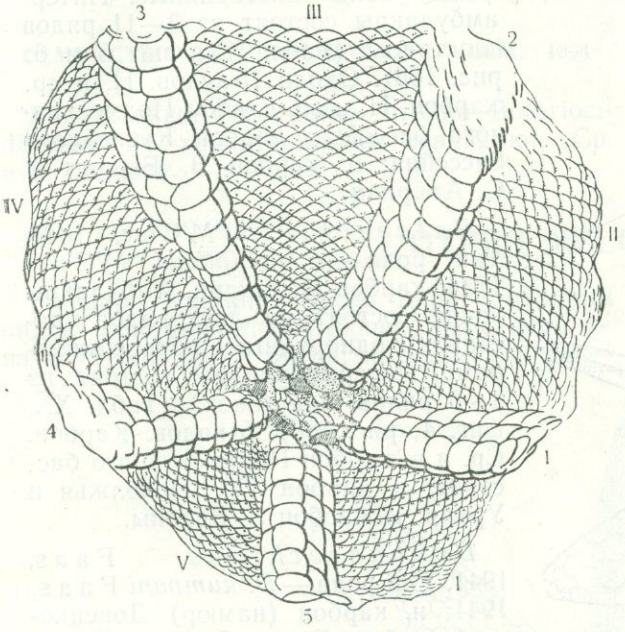


Рис. 188. *Lepidesthes colletti* White (вид сверху). Увел.
Н. карбон США (Jackson, 1912).

Lepidesthes Meek et Worthen, 1868. Тип рода — *L. coreyi* Meek et Worthen, 1868; карбон С. Америки. Панцирь шаровидный или эллипсоидальный. Амбулакральные пластинки с ромбическими или шестиугольными очертаниями. Амбулакры всегда шире интерамбулакров; в амбулакрах 8—16 рядов мелких пластинок, в интерамбулакрах 3—7 рядов. Генитальные пластинки с 2—6 порами; туберкулы и иглы только вторичные. (Табл. XX, фиг. 7 и 8; рис. 188). 12 видов. Девон — н. карбон. Н. карбон Подмосковного бассейна; девон Англии; н. карбон Англии и С. Америки.

Вне СССР: *Aulechinus* Bather et Spencer, 1934; *Palaeodiscus* Salter, 1857; *Myriastiches* Sollas, 1899; *Koninckocidaris* Dollo et Buisseret, 1888; *Lepidechinoides* Olsson, 1912; *Hyattechinus* Jackson, 1912; *Echinocystis* Thomson, 1861; *Deneechinus* Jackson, 1929; *Lepidocentrus* Müller, 1857; *Tornquistellus* Berg, 1899; *Perischodomus* M'Coy, 1849; *Lepidechinus* Hall, 1861; *Pholidechinus* Jackson, 1912; *Lepidocidaris* Meek et Worthen, 1873; *Devonocidaris* Thomas, 1920; *Proterocidaris* Koninck, 1881; *Fournierechinus* Jackson, 1929; *Pholidocidaris* Meek et Worthen, 1869; *Perischocidaris* Neumayr, 1881; *Meekechinus* Jackson, 1912; *Jacksonechinus* Lambert, 1936.

ОТРЯД CIDAROIDA

Панцирь шаровидный, нередко уплощенный на полюсах, жесткий или с черепицеобразно налегающими пластинками. Амбулакры узкие, состоят из двух рядов простых мелких пластинок; парные поры расположены однорядно или, изредка, в виде чередующейся двойной серии. Интерамбулакры широкие, состоящие из 2, реже из 4—8 рядов крупных пластинок. Перипрокт с правильными пятиугольными очертаниями, расположен в центре вершинного щитка. На перистоме расположены рядами черепицеобразно налегающие амбулакральные и интерамбулакральные пластинки. Аристотелев фонарь хорошо развит; верхняя поверхность пирамидок гладкая; эпифизы не соединяются над фораменом; зубы желобчатые. Околочелюстной пояс представлен апофизами. Перистомальные жаберные вырезы отсутствуют. Первичные туберкулы крупные, скробикулированные, перфорированные и обычно кренулованные, по одному на каждой интерамбулакральной пластинке. Первичные иглы массивные, крупные, с кортикальным слоем. На амбулакральных пластинках развиты мелкие туберкулы с тонкими иглами. Педицеллярии трезубые и шароносные. Девон—ныне. Представлен семействами Archaeocidaridae и Cidaridae.

СЕМЕЙСТВО ARCHAEOCIDARIDAE M'COY, 1844

Панцирь из черепицеобразно налегающих пластинок. В интерамбулакрах имеется 4 и более рядов пластинок. Аристотелев фонарь с наклонными пирамидками и зубами. Девон—пермь.

Archaeocidaris M'Coy, 1844. Тип рода — *Cidaris urii* Fleming, 1828; карбон Ирландии. Панцирь сжатый, шаровидный. В интерамбулакрах по 4 ряда пластинок. Первичные иглы массивные, цилиндрические и

веретенообразные, с шипами, иногда изогнутые. (Табл. XX, фиг. 9; табл. XXI, фиг. 1—8). Многочисленные виды. Карбон—пермь. Ср. и

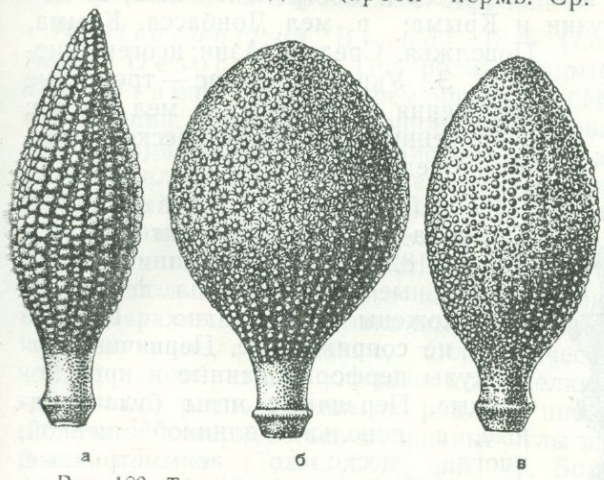


Рис. 189. Типы первичных игл *Balanocidaris*.
а — Balanocidaris roysii (Desor); *б и в — Balanocidaris cucumifera* (L. Agassiz).

в. карбон Подмосковного бассейна, Донецкого бассейна и Урала; в. карбон Ср. Поволжья; карбон и пермь З. Европы, С. Америки, Индии и Австралии.

Вне СССР: *Nortonechinus* Thomas, 1920.

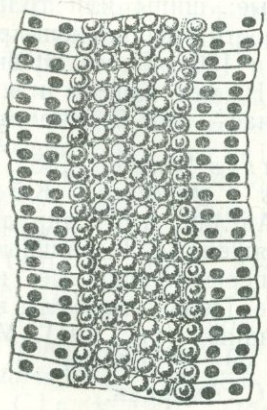


Рис. 190. Часть амбулакра *Balanocidaris glandifera* Münster (Mortensen, 1928).

СЕМЕЙСТВО CIDARIDAE GRAY, 1825

Панцирь жесткий; черепицеобразно налегающие пластинки только у самых древних форм. В интерамбулакрах расположено по 2 ряда пластинок, лишь у рода *Tetracidaris*— по 4 ряда у амбитуса. На генитальных и глазных пластинках по одной поре. Аристотелев фонарь прямой. Пермь — ныне.

Stereocidaris Pomel, 1883 (*Typocidaris* Pomel, 1883). Тип рода — *Cidaris cretosa* Cotteau; н. мел Франции. Панцирь массивный. Амбулакры извилистые. Парные поры не сопряженные. В интерамбулакральных рядах по вертикали расположено обычно не более 7 пластинок. На верхних горизонтальных швах в интерамбулакрах обычно развиты желобки. Туберкулы кренулованные. Первичные иглы и туберкулы в верхней части панциря более или менее рудиментарные. Первичные иглы часто заметно искривленные. (Табл. XXI, фиг. 9). Несколько десятков видов. В. юра — ныне. В. юра Крыма; в. юра — палеоген (эоцен) З. Европы; современные виды главным образом в Индо-Тихоокеанской области (от Японии до Ю. Африки) и один вид в Атлантическом океане.

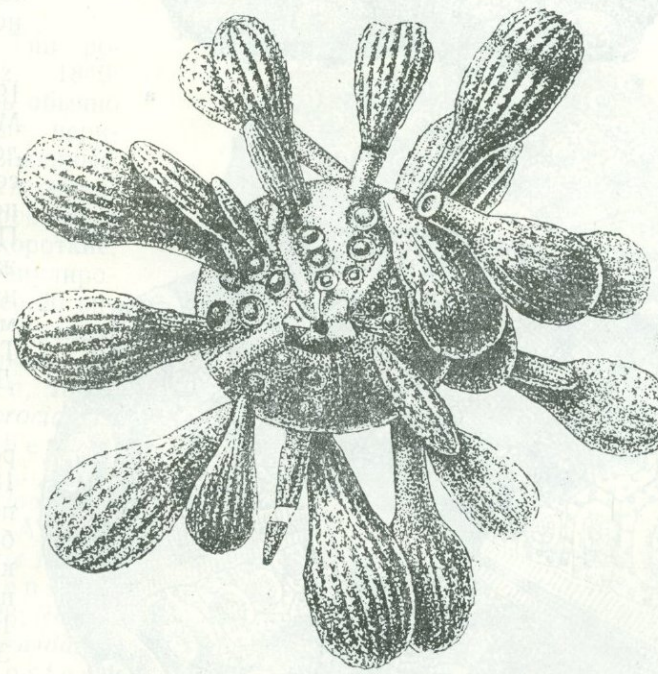


Рис. 191. *Tylocidaris clavigera* (König). Панцирь с иглами (вид снизу). Увел.
Мел Англии (Wright, 1864).

Cidaris Leske, 1778 (*Dorocidaris* A. Agassiz, 1869). Тип рода — *Echinus cidaris* Linné, 1758; современный — в Норвежском море. Панцирь почти шаровидный, обычно немного уплощенный на полюсах. Амбулакры слабо извилистые или почти пря-

мые. Парные поры не сопряженные. В каждом интерамбулакре по вертикали расположено 5—15 пластинок. Вершинный щиток крупный, несколько больше перистома. Первичные иглы с шипами, расположенными правильными рядами. Первичные туберкулы, как правило, не кренулованные. (Табл. XXI, фиг. 10 и 11). Многочисленные виды. Триас — ныне. В. юра Донбасса и Костромской обл.; н. мел Грузии и Крыма; в. мел Донбасса, Крыма, Поволжья, Средней Азии; неоген (миоцен) З. Украины; триас — третичные отложения З. Европы; в. мел Индии; современные — в Атлантическом океане и Средиземном море.

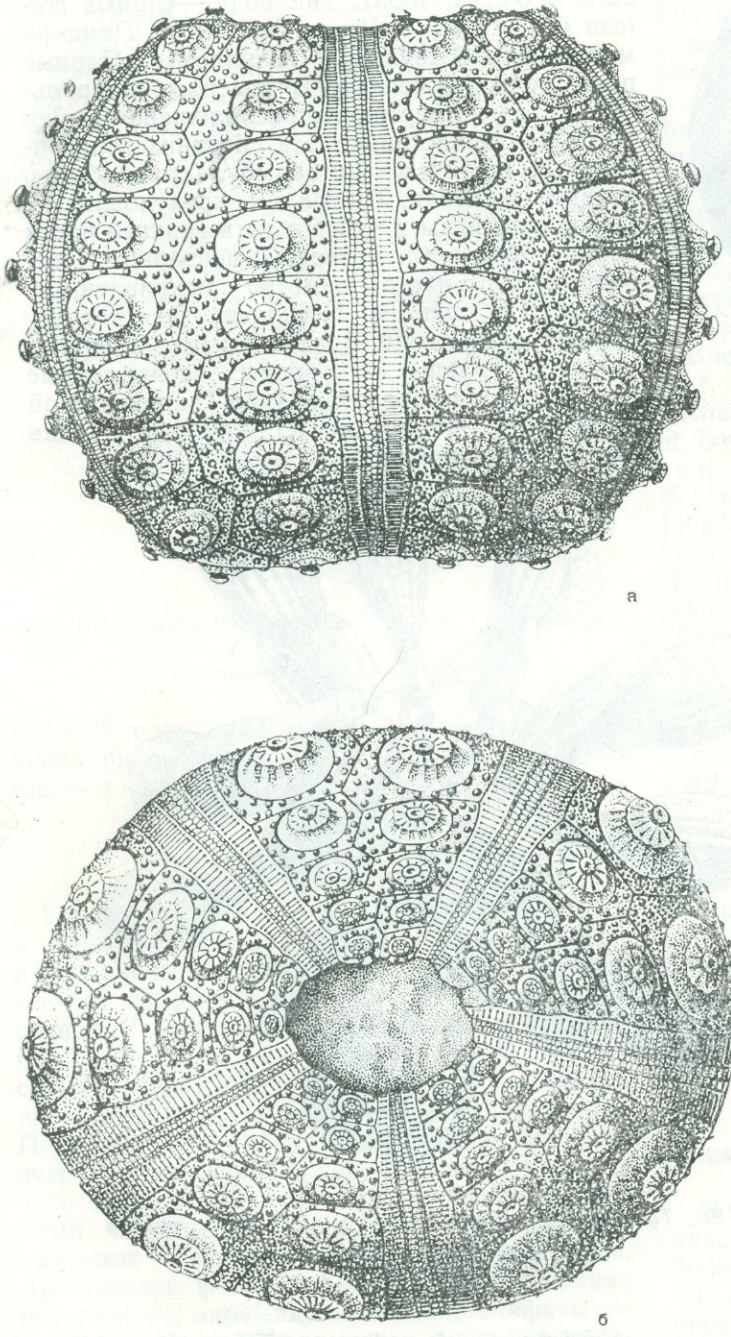


Рис. 192. *Rhabdocidaris caucasica* Papp.
а — вид сбоку; *б* — вид сверху. В. юра С. Кавказа (Papp, 1907).

Plegiocidaris Pomel, 1883. Тип рода—*Echinus coronatus* Schlotheim, 1820; в. юра Германии. Амбулакральные пластинки на перистоме расположены многорядно. Парные поры не сопряженные. Первичные туберкулы перфорированные и кренулованные. Первичные иглы булавовидные, с довольно длинной шейкой, иногда несколько асимметричные. (Табл. XXII, фиг. 1—3). Многочисленные виды. Триас — неоген. В. юра Крыма, Московской и Рязанской областей; н. мел Крыма и Грузии; триас — неоген (плиоцен) З. Европы.

Balanocidaris Lambert, 1910. Тип рода — *Cidaris glandifera* Münster, 1826; в. юра (рорак) Палестины. Амбулакральные поры не сопряженные. Первичные туберкулы перфорированные, не кренулованные. Первичные иглы сильно утолщенные, желудеобразные; шипы или гранулы на их поверхности расположены рядами (рис. 189 и 190). Более 20 видов. Триас — мел. Н. мел Крыма и в. мел Донбасса; триас — мел З. Европы.

Tylocidaris Pomel, 1883. Тип рода — *Cidaris clavigera* König, 1822; в. мел Англии. Амбулакральные поры не сопряженные. Первичные туберкулы не перфорированные и не кренулованные. Первичные иглы крупные, булавовидные (рис. 191). Менее 10 видов. В. мел Донбасса; в. мел З. Европы и С. Америки.

Rhabdocidaris Desor, 1855. Тип рода — *Cidaris orbignyana* L. Agassiz, 1840; в. юра (секван) Швейцарии. Панцирь обычно большого размера. Амбулакры более или менее извилистые, поры сопряженные. Первичные туберкулы резко кренулованные. Первичные иглы длинные, с шипами или зубьями, или в виде широких пластин. (Табл. XXII, фиг. 4—5; рис. 192). Несколько десятков видов. Юра —

палеоген. В. юра Кавказа, Крыма, Московской и Ивановской областей; н. мел Крыма, Поволжья и Московской области; юра — палеоген (эоцен) З. Европы и С. Африки.

Phyllacanthus Brandt, 1835 (*Leiocidaris* Desor, 1856). Тип рода — *Cidarites dubia* Brandt, 1835; современный — у берегов Японии. Амбулакры извилистые, парные поры сопряженные. На перистоме амбулакральные пластинки расположены многорядно. Вершинный щиток небольшой, густо покрыт туберкулами; мадрепорит заметно больше остальных генитальных пластинок. Перистом обычно больше вершинного щитка. Первичные туберкулы не кренулованные. Первичные иглы крупные, массивные, цилиндрические или веретенообразные, гладкие или с мелкими гранулами, расположенными рядами, иногда с губчатой поверхностью. Вторичные иглы широкие, плоские. (Табл. XXII, фиг. 7). Более 20 видов. В. юра — ныне. Н. мел Крыма и Туркмении; в. юра — неоген (миоцен) З. Европы, С. Африки, Ирана и Индии; современные — в Тихом и Индийском океанах.

Diplocidaris Desor, 1855. Тип рода — *Cidaris gigantea* L. Agassiz, 1840; в. юра (секван) Швейцарии. Панцирь обычно крупный. Вершинный щиток меньше перистома. Амбулакральные поры сопряженные, расположенные двумя чередующимися сериями. Первичные туберкулы перфорированные и кренулованные. Первичные иглы короткие, цилиндрические, довольно грубо гранулированные. (Табл. XXII, фиг. 8). Не более 20 видов. Юра — н. мел. В. юра и н. мел Крыма; юра и н. мел З. Европы; юра С. Африки.

Вне СССР: *Miocidaris* Döderlein, 1887; *Triadocidaris* Döderlein, 1887; *Microcidaris* Döderlein, 1887; *Aplocidaris* Lambert et Thiéry, 1909; *Anaulocidaris* Zittel, 1879; *Histocidaris* Mortensen, 1903; *Poriocidaris* Mortensen, 1909; *Aporocidaris* A. Agassiz et H. L. Clark, 1907; *Ctenocidaris* Mortensen, 1910; *Notocidaris* Mortensen, 1909; *Homalocidaris* Mortensen, 1928; *Rhynchocidaris* Mortensen, 1909; *Austrocidaris* H. L. Clark, 1907; *Ogmocidaris* Mortensen, 1921; *Coniocidaris* L. Agassiz et Desor, 1846; *Schizocidaris* Mortensen, 1903; *Psilocidaris* Mortensen, 1927; *Rhopalocidaris* Mortensen, 1927; *Sinaecidaris* Fourtau, 1921; *Temnocidaris* Cotteau, 1863; *Calocidaris* H. L. Clark, 1907; *Tretocidaris* Mortensen, 1903; *Acanthocidaris* Mortensen, 1903; *Stylocidaris* Mortensen, 1909; *Eucidaris* Pomel, 1883; *Actinocidaris* Mortensen, 1928; *Hesperocidaris* Mortensen, 1928; *Centrocidaris* A. Agassiz, 1904; *Plococidaris* Mortensen, 1909; *Prionocidaris* A. Agassiz, 1863; *Alpicidaris* Lambert, 1910; *Polycidaris* Quenstedt, 1858; *Procidaris* Pomel, 1883; *Cyathocidaris* Lambert, 1910; *Porocidaris* Desor, 1855; *Chondrocidaris* A. Agassiz, 1863; *Tetracidaris* Cotteau, 1872; *Pachycidaris* Thiéry, 1928; *Merocidaris* Thiéry, 1928; *Caenocidaris* Thiéry, 1928; *Anisocidaris* Thiéry, 1928; *Megacidaris* Thiéry, 1928; *Parrhabdocidaris* Thiéry, 1928.

INCERTI ORDINIS

СЕМЕЙСТВО HETEROCIDARIDAE MORTENSEN, 1934

Панцирь крупный, полушаровидный. Амбулакры узкие, прямые, состоящие из сложных тройных пластинок диадемоидного типа. Интерамбулакры широкие; каждая интер-

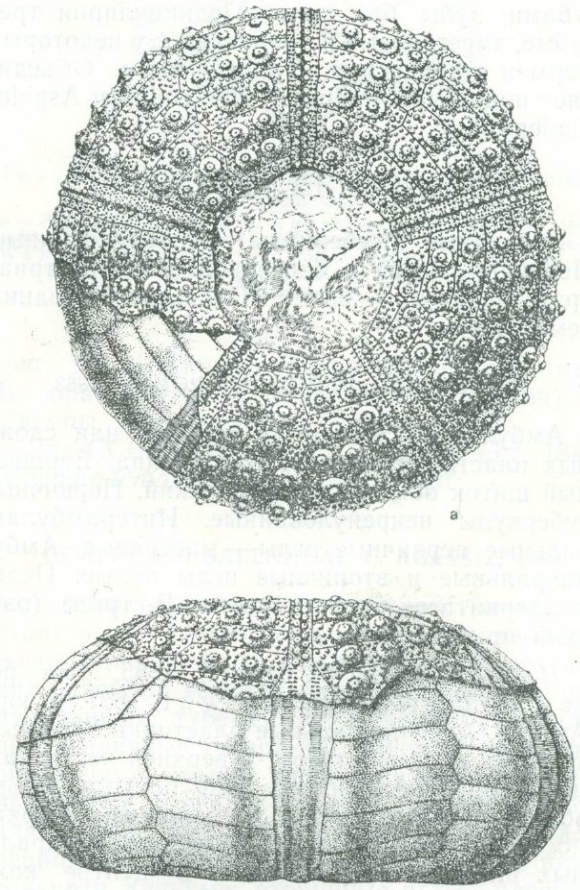


Рис. 193. *Heterocidaris trigeri* Cotteau.
а — вид снизу; *б* — вид сбоку, × 3/4. Юра Франции (Mortensen, 1935).

амбулакральная пластинка у амбитуса с 3—4 крупными перфорированными и кренулованными туберкулами. Интерамбулакральными пластинки значительно перекрываются смежные с ними амбулакральные поля. Перистом крупный, пятиугольный. Жаберные вырезы слабо выражены или отсутствуют(?). Первичные иглы цидаридного типа, покрытые мелкими гранулами или иголочками. Триас—юра.

Heterocidaris Cotteau, 1860. Тип рода — *H. trigeri* Cotteau, 1860; ср. юра (байос) Франции. Характерные особенности рода те же, что и семейства (рис. 193). Несколько видов. Юра Крыма, Франции, Англии и С. Америки.

ОТРЯД AULODONTA

Эндоциклические морские ежи. Панцирь жесткий, реже с черепицеобразно налегающими пластинками, обычно полусферический, состоящий из 20 меридиональных рядов пластинок. Амбулакральные пластинки сложные, диадемоидного типа. Первичные туберкулы перфорированные. Вершинный щиток дициклический или моноциклический. Перистом с жаберными вырезами. Первичные иглы массивные или полые, без наружного слоя. Аристотелев фонарь с вертикальными пирамидками и зубами; эпифизы не соединены над зубами; зубы без киля. Педицеллярии трезубые, змееголовые и трилистные, у некоторых форм и шароносные. Триас — ныне. Объединяет подотряды Pedinina, Diademina и Aspidodiademina.

ПОДОТРЯД PEDININA

Первичные туберкулы некренулованные. Первичные иглы с массивной осью. В. триас (рэтский ярус) — ныне. Представлен одним семейством.

СЕМЕЙСТВО PEDINIDAE POMEL, 1883

Амбулакры состоят из простых или сложных пластинок диадемоидного типа. Вершинный щиток обычно дициклический. Первичные туберкулы некренулованные. Интерамбулакральные первичные иглы — массивные. Амбулакральные и вторичные иглы полые. Педицеллярии всех четырех типов. В. триас (рэтский ярус) — ныне.

Hemipedina Wright, 1855. Тип рода — *Pedina etheridgei* Wright, 1851; н. юра Англии. Амбулакральные пластинки сложные; тройные под амбитусом, в верхней части панциря—простые. Поровые зоны прямые, только вблизи перистома поры расположены в арках по три. Высота и ширина интерамбулакральных пластинок одинаковые. В центре каждой такой пластинки имеется по одному крупному первичному туберкулу, окруженному хорошо выраженной ареолой. Слабо развитые вторичные туберкулы обычно образуют отчетливые скробикулярные кольца. Иглы тонкие, продольно полосчатые. (Табл. XXII, фиг. 9; рис. 194). Около 30 видов. Юра — мел. В. юра Крыма; н. юра — в. мел (сеноман) Зап. Европы.

Pedina L. Agassiz, 1838. Тип рода — *P. sublaevis* L. Agassiz, 1840; в. юра Швейцарии. Амбулакральные пластинки сложные,

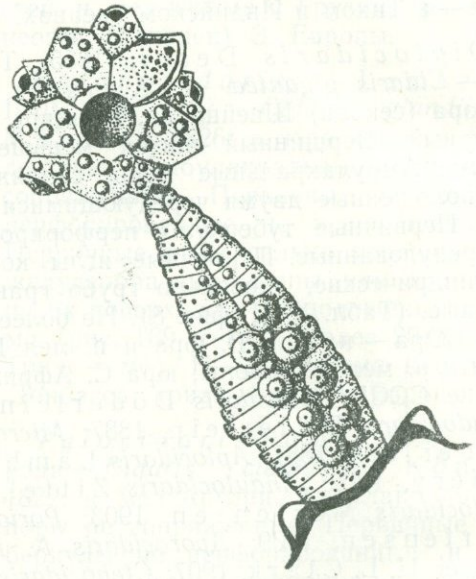


Рис. 194. *Hemipedina taurica* Weber. Вершинный щиток и амбулакр. В. юра Крыма (Вебер, 1934).

тройные. Первичные туберкулы на амбулакральных и интерамбулакральных пластинках, обычно расположенные в один ряд, различаются по величине. Вторичные туберкулы слабо развиты, образуют вертикальный ряд только у амбитуса. Иглы тонкие, цилиндрические, продольно полосчатые. (Табл. XXII, фиг. 10). Около 15 видов. В. юра Донбасса; юра З. Европы и Мадагаскара.

Вне СССР: *Palaeopedina* Lambert, 1900; *Diademopsis* Desor, 1855; *Mesodiadema* Neumayr, 1889; *Pseudopedina* Cotteau, 1858; *Micropedina* Cotteau, 1886; *Phymopedina* Pomel, 1883; *Dumblea* Cragin, 1893; *Stenechinus* Arnold et Clark, 1927; *Echinopedina* Cotteau, 1866; *Leiopedina* Cotteau, 1866; *Caenopedina* A. Agassiz, 1869.

ОТРЯД STIRODONTA

Эндоциклические морские ежи. Панцирь жесткий, состоящий из 20 меридиональных рядов пластинок. Амбулакральные пластинки сложные, диадемоидного типа, иногда простые. Вершинный щиток дициклический; иногда имеются одна или несколько супраанальных пластинок. Перистом с жаберными вырезами. Аристотелев фонарь прямой. Эпифизы узкие, не соединяются над зубами. Пирамидки с выемками на верхней поверхности под эпифизами. Зубы с килем на внутренней стороне. Околочелюстной пояс состоит из аурикул, соединенных интеррадиальными стенками (апофизами). Первичные иглы массивные, с внешним слоем или без него. Педицеллярии змееголовые, трилистные, трезубые и, иногда, шароносные. Триас — ныне. Объединяет подотряды Calycina и Phymosomina.

ПОДОТРЯД CALYCINA

Вершинный щиток с одной или несколькими многоугольными супраанальными пластинками. Перипрокт в вершинном щитке расположен эксцентрично. Н. юра — ныне. Включает семейства Acrosaleniidae и Saleniidae.

СЕМЕЙСТВО ACROSALENIIDAE GREGORY, 1900

Панцирь обычно низкий, шаровидный. Амбулакральные пластинки на оральной стороне сложные, диадемоидного типа, над амбитусом — простые, одинаковых размеров. Первичные туберкулы перфорированные и кренулованные. Вершинный щиток с одной большой или несколькими маленькими супраанальными пластинками. Перипрокт сдвинут к пятой генитальной или первой глазной. Педицеллярии трезубые и змееголовые. Н. юра — в. мел (сеноман).

Pseudosalenia Cotteau, 1859. Тип рода — *Acrosalenia aspera* L. Agassiz, 1840; в. юра Швейцарии. Перипрокт смещен к пятой генитальной пластинке. Амбулакры извилистые, расширенные у перистома. Амбулакральные туберкулы над амбитусом не кренулованные и не перфорированные. (Табл. XXII, фиг. 11; рис. 195а). Несколько видов. В. юра — в. мел. В. юра Крыма; в. юра — в. мел (сеноман) З. Европы, Ливана и Ц. Америки.

Heterosalenia Cotteau, 1861. Тип рода — *H. martini* Cotteau, 1861; в. мел (сенон) Франции. Перипрокт смещен к первой глазной пластинке. Обычно имеется единственная супраанальная пластинка. (Табл. XXII, фиг. 12). Несколько видов. В. юра — в. мел. В. юра Крыма; в. юра — в. мел (сенон) З. Европы, Африки и Вест-Индии.

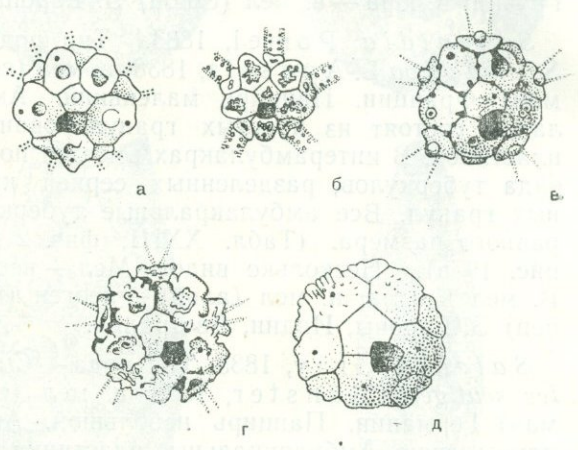


Рис. 195. Типы вершинных щитков представителей подотряда Calycina.

а — Pseudosalenia aspera (L. Agassiz), в. юра Крыма; *б — Hyposalenia* cf. *valleti* Loriol, в. юра Крыма; *в — Salenidia karakachi* Weber, в. мел Крыма; *г — Salenia taurica* Weber, в. юра Крыма; *д — Salenia granulosa* Forbes, в. мел. Крыма (Вебер, 1934).

Вне СССР: *Acrosalenia* L. Agassiz, 1840; *Monodiadema* Loriol, 1890—1891.

СЕМЕЙСТВО SALENIIDAE L. AGASSIZ, 1838

Амбулакральные пластинки простые или состоят из 2—3 элементов. Пары пор расположены однорядно. В каждом амбулакре развита двойная серия мелких гладких неперфорированных туберкулов. Интерамбулакральные первичные туберкулы крупные, неперфорированные, обычно кренулованные. Вершинный щиток с одной большой супраанальной пластинкой, имеющей глубокую выемку для перипрокта в заднем крае. Первичные иглы тонкие и длинные; вторичные иглы плоские, широкие. Педицеллярии трилистные, змееголовые и трезубые. В. юра — ныне.

Hyposalenia Desor, 1856 (*Peltastes* L. Agassiz, 1838). Тип рода — *Salenia acanthoides* Des Moulins, 1837; в. мел (сеноман) Франции. Панцирь маленький. Амбулакры очень узкие. Амбулакральные пластинки сложные — из двух элементов. В крупном вершинном щитке имеются шовные углубления и различные борозды. Небольшая супрааанальная пластинка, соприкасается со всеми генитальными пластинками, кроме задней. Иглы неизвестны. (Табл. XXIII, фиг. 1; рис. 195б). Около 15 видов. В. юра — в. мел. В. юра Крыма; н. мел Крыма, Дагестана и Грузии; в. юра — в. мел (сенон) З. Европы.

Salenidia Pomel, 1883. Тип рода — *Salenia gibba* L. Agassiz, 1838; в. мел (сеноман) Франции. Панцирь маленький. Амбулакры состоят из простых гранулированных пластинок. В интерамбулакрах имеется по два ряда туберкулов, разделенных серией крупных гранул. Все амбулакральные туберкулы равного размера. (Табл. XXIII, фиг. 2 и 3; рис. 195в). Несколько видов. Мел — неоген. В. мел Крыма; н. мел (альб) — неоген (миоцен) З. Европы, Индии, Австралии.

Salenia Gray, 1835. Тип рода — *Cidarites scutigera* Münster, 1826; в. мел (сеноман) Германии. Панцирь небольшой. Амбулакры узкие. Амбулакральные пластинки простые и сложные, состоящие из двух элементов. Небольшие амбулакральные туберкулы не кренулованные. Вершинный щиток обычно с шовными впадинами и с мелкой бугристостью на пластинках. Супрааанальная пластинка соприкасается со всеми генитальными пластинками. Перипрокт сдвинут вправо и иногда соприкасается с первой глазной пластинкой. (Табл. XXIII, фиг. 4; рис. 195г, д). Многочисленные виды. В. юра — ныне. В. юра и н. мел Крыма; в. мел Донбасса, Поволжья и Казахстана; мел Зап. Европы, Африки, С. Америки, Азии и Австралии; палеоген (эоцен) Египта и Зап. Европы; неоген (миоцен) Египта; современные — в Тихом и Атлантическом океанах.

Вне СССР: *Idiocidaris* Loriol, 1909; *Poropeltaris* Quenstedt, 1873; *Goniophorus* L. Agassiz, 1838; *Valsalenia* Mortensen, 1934; *Salenocidaris* A. Agassiz, 1869; *Trisalenia* Lambert, 1895; *Polysalenia* Mortensen, 1932.

ПОДОТРЯД PHYMOSOMINA

Кольцо глазных и генитальных пластинок с округлым внутренним краем. Супрааанальные пластинки отсутствуют. Перипрокт в центре вершинного щитка или несколько смещен в сторону заднего интерамбулакра. В. триас — ныне. Включает семейства Hemicidaridae, Pseudodiadematidae, Phymosomatidae, Tiarechinidae, Stomechinidae, Arbaciidae.

СЕМЕЙСТВО HEMICIDARIDAE WRIGHT, 1857

Панцирь обычно внизу уплощен. Амбулакры под амбитусом широкие, со сложными пластинками и крупными перфорированными и кренулованными туберкулами; у амбитуса резко суживаются и состоят обычно из простых пластинок с мелкими туберкулами. Каждая интерамбулакральная пластинка с одним большим перфорированным и кренулованным туберкулом, окруженным широкой ареолой. Первичные иглы цидаридного типа, вторичные иглы уплощены. Педицеллярии неизвестны. Н. юра — в. мел (сеноман).

Pseudocidaris Etallon, 1859. Тип рода — *Hemicidaris thurmanni* L. Agassiz, 1840; в. юра Швейцарии. Амбулакры весьма извилистые. Первичные иглы короткие, толстые, яйцевидные. (Табл. XXIII, фиг. 5—7). Более 20 видов. Ср. юра — в. мел. В. юра и н. мел Крыма; ср. юра (бат) — в. мел (сеноман) З. Европы, С. Африки, Центральной Азии, Индии.

Hemicidaris L. Agassiz, 1840 (*Hemipygus* Etallon, 1859). Тип рода — *Cidarites crenularis* Lamarck, 1826; в. юра Германии. Амбулакры у амбитуса и под ним состоят из сложных, полипоровых пластинок, с крупными туберкулами; над амбитусом — из простых пластинок с небольшими туберкулами, по одной на две пластинки, чередующихся с простыми пластинками, каждая с одной мелкой гранулой. Первичные иглы большие, точкие, почти цилиндрические. (Табл. XXIII, фиг. 8; рис. 196). Более 20 видов. Ср. юра — в. мел. В. юра Крыма и С. Кавказа; ср. юра (байос) — в. мел (сеноман) З. Европы, С. Африки, Сирии, Мадагаскара и С. Америки.

Вне СССР: *Plesiocidaris* Pomel, 1883; *Cidaropsis* Cotteau, 1863; *Hessotiara* Pomel, 1883; *Tiaridia* Pomel, 1883; *Gymnocidaris* L. Agassiz, 1838; *Asterocidaris* Cotteau, 1859; *Hemitiaris* Pomel, 1883; *Sphaerotiaris* Lambert et Thiéry, 1910.

СЕМЕЙСТВО PSEUDODIADEMATIDAE POMEL, 1883

Панцирь часто уплощен. Все амбулакры со сложными пластинками и с перфорированными и кренулованными первичными туберкулами. Ширина и характер орнаментации амбулакров однообразны на всем протяжении. Вершинный щиток иногда отчетливо

вклинен в задний интерамбулакр. Первичные иглы обычно тонкие, продольно-полосчатые; вторичные — щетинистые. В. триас (рэт) — в. мел.

Pseudodiadema Desor, 1855. Тип рода — *Cidarites pseudodiadema* Lamarck, 1816; в. юра Франции. Панцирь полушаровидный, небольшой. Амбулакральные пластинки сложные, состоят из трех элементов. Поры расположены однорядно. У перистома поро-

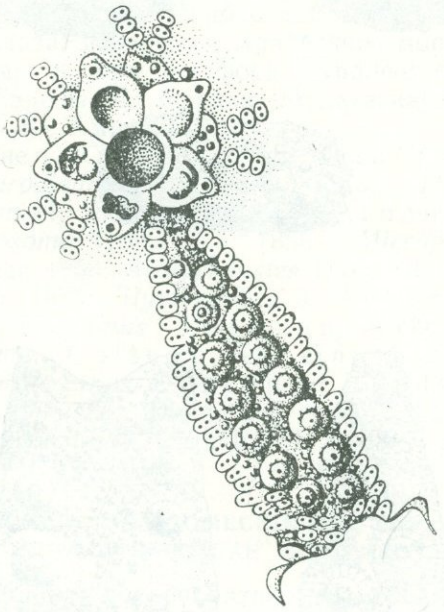


Рис. 196. Вершинный щиток и амбулакр *Hemicidaris tuberculosus* Cotteau.
Юра Франции (Вебер, 1934).

н. юра — в. мел (сеноман) З. Европы, С. Африки и Сирии.

Polydiadema Lambert, 1888. Тип рода — *Pseudodiadema davidsoni* Wright, 1855; в. юра Англии. Амбулакральные пластинки сложные, полипоровые — вблизи верш"ного

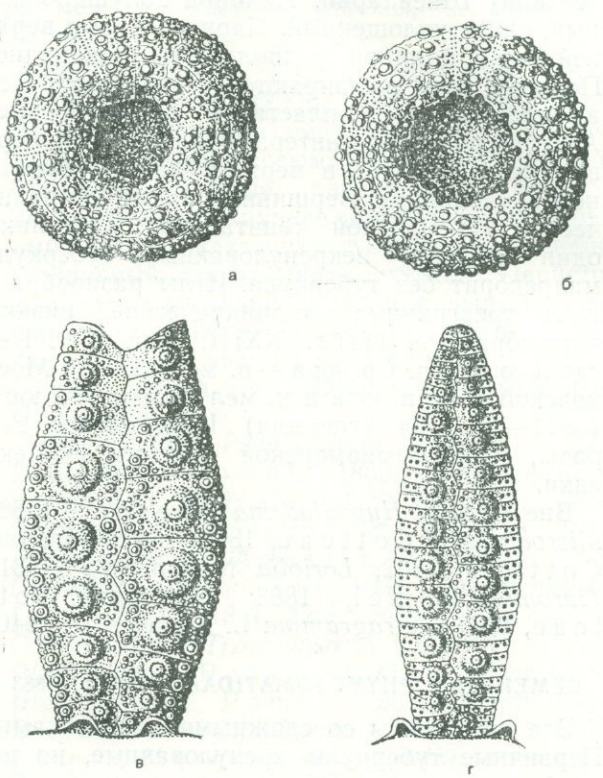


Рис. 197. *Trochotiara prisca* (L. Agassiz).
а — вид сверху; *б* — вид снизу (*а* и *б* — даны в нат. вел.): *в* — интерамбулакр; *г* — амбулакр (*в* и *г* — сильно увел.). (Mortensen, 1935).

вые зоны немного расширены. Амбулакральные первичные туберкулы немного меньше интерамбулакральных. Вторичные туберкулы достаточно развиты, отличаются меньшими размерами. Первичные иглы тонкополосчатые. (Табл. XXIII, фиг. 9). Около 30 видов. В. триас — мел. В. юра Крыма; н. мел Крыма, Кавказа и Копет-Дага. В. мел Волыни и Белоруссии. В. триас (рэт) — н. мел (апт) З. Европы, С. Африки и Индии.

Trochotiara Lambert, 1901. Тип рода — *Diadema prisca* L. Agassiz, 1840; в. юра Швейцарии. Панцирь небольшой, уплощенный, колесообразный. Срединная зона интерамбулакров без скульптуры и в верхней части несколько погруженная. Иглы цилиндрические — гладкие или тонкополосчатые. (Рис. 197). Несколько десятков видов. Н. юра — в. мел. В. юра (?) и в. мел Туркмении; щитка. Поровые зоны заметно извилистые. Амбулакральные первичные туберкулы почти достигают размеров интерамбулакральных. Срединная зона интерамбулакров в привершинной части обычно без скульптуры. (Табл. XXIII, фиг. 10). Около 20 видов. В. юра — в. мел. Н. мел Крыма; в. юра (рорак) — в. мел (сеноман) З. Европы, С. Африки и С. Америки.

Diplopodia M'Coy, 1848. Тип рода — *D. pentagona* M'Coy, 1848; ср. юра (байос) Англии. Парные поры у вершинного щитка расположены двумя чередующимися рядами. Пластинки у амбитуса обычно полипоровые, у перистома — олигопоровые. Амбулакральные первичные туберкулы почти достигают размеров интерамбулакральных. В интерамбулакрах по два меридиональных ряда первичных туберкулов. (Табл. XXIII, фиг. 11—13). Не-

сколько десятков видов. В. триас — в. мел. Н. мел Туркмении, в. мел Донбасса (?); в. триас (рэт) — в. мел (сеноман) З. Европы, С. Африки и Азии.

Acrocidaris L. Agassiz, 1840. Тип рода — *A. nobilis* L. Agassiz, 1840; в. юра (секван) Швейцарии. Панцирь полушаровидный, снизу уплощенный. Парные поры в верхней части панциря расположены однорядно. Поровые зоны расширяются к перистому. Все амбулакральные пластинки полипоровые. Амбулакральные и интерамбулакральные первичные туберкулы в верхней части панциря некренулованные. Вершинный щиток дициклический. На каждой генитальной пластинке один крупный некренулованный туберкул; мадрепорит без туберкула. Иглы разнообразные: трехгранные, цилиндрические, низкие щитообразные. (Табл. XXIII, фиг. 14). Несколько видов. Ср. юра — в. мел. В. юра Московской обл.; в. юра и н. мел Крыма; ср. юра (бат) — в. мел (сеноман) Центральной Европы, Средиземноморской области и Мексики.

Вне СССР: *Hypodiadema* Desor, 1858; *Microdiadema* Cotteau, 1863; *Heterodiadema* Cotteau, 1862; *Loriolia* Neumayr, 1881; *Tiaromma* Pomel, 1883; *Pedinopsis* Cotteau, 1863; *Tetragramma* L. Agassiz, 1840.

СЕМЕЙСТВО PHYMOSOMATIDAE POMEL, 1883

Все амбулакры со сложными пластинками. Первичные туберкулы кренулованные, но не перфорированные. Обычно в каждом амбулакре и интерамбулакре имеется по два меридиональных ряда первичных туберкулов почти одинаковых размеров. Вершинный щиток моноциклический или дициклический, часто немного заходит в задний интерамбулакр. Педицеллярии у современных форм змееголовые, трезубые, трилистные и шароносные. Н. юра — ныне.

Rachiosoma Pomel, 1883. Тип рода — *Cyphosoma delamarrei* Deshayes, 1846; в. мел (сенон) Алжира. Амбулакры целиком состоят из полипоровых пластинок. Поровые зоны извилистые. Вершинный щиток крупный, моноциклический, отчасти входящий в задний интерамбулакр. Пластинки перипрокта различной формы, но не многоугольные. (Табл. XXIII, фиг. 15). Около 30 видов. Н. и в. мел Крыма; в. мел Ср. Азии (Таджикской депрессии); н. мел (неоком) — в. мел (сенон) З. Европы, С. Африки и С. Америки.

Gauthieria Lambert, 1888. Тип рода — *Cyphosoma radiata* Sorignet, 1850; в. мел Франции. Род близкий к *Rachiosoma*; главное отличие состоит в присутствии у *Gauthieria* многоугольных пластинок в перипрокте (рис. 198). Около 10 видов. В. мел Крыма и Донбасса; в. мел З. Европы, С. Африки и Мадагаскара.

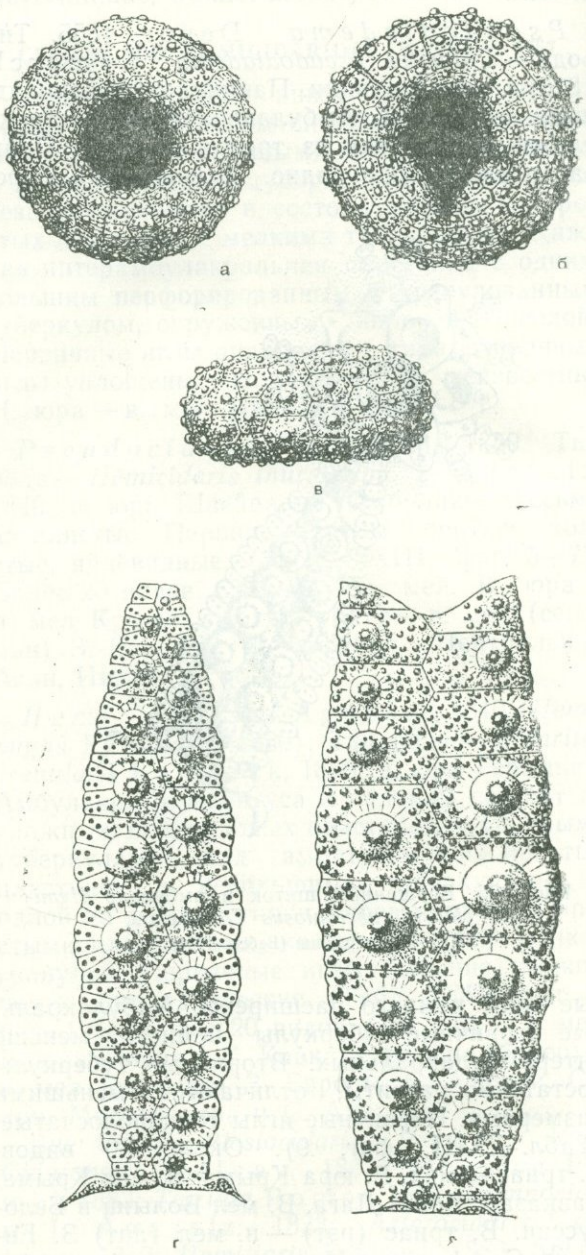


Рис. 198. *Gauthieria radiata* (Sorignet).
а — вид снизу; *б* — вид сверху; *в* — вид сбоку; (*а*, *б*, *в* — × 1 1/3); *г* — интерамбулакр; *д* — амбулакр; (*г* и *д* — сильно увел.). Мел Франции (Mortensen, 1935).

Phymosoma Haime, 1853. Тип рода — *Cidaris koenigi* Mantell, 1822; в. мел

(сенон) Англии. Пары пор в верхней части панциря расположены двурядно. Число меридиональных рядов вторичных туберкулов обычно увеличивается у амбитуса, достигая 4—6 в каждом поле. Срединные зоны интерамбулакров в привершинной части погружены и у них отсутствует скульптура. Вершинный щиток крупный, по-видимому моноциклический, пятиугольный, немного заходящий в задний интерамбулакр. Жаберные вырезы не очень глубокие. (Табл. XXIII, фиг. 16). Около 100 видов. В. юра — палеоген. Н. мел Крыма и Грузии; в. мел Донбасса, Волыни, Поволжья, Кавказа, побережья Аральского моря и Ферганы; в. юра (оксфорд) — палеоген (эоцен) З. Европы, С. Африки, Мадагаскара, Индии, С. и Ю. Америки.

Вне СССР: *Leptechinus* Gauthier, 1889; *Pleurodiadema* Loriol, 1870; *Thylechinus* Pomel, 1883; *Hemithylus* Arnaud, 1895; *Porosoma* Cotteau, 1856; *Micropsis* Cotteau, 1856; *Aeolopneustes* Duncan et Sladen, 1882; *Glyptocidaris* A. Agassiz, 1863; *Lambertechinus* Cossman, 1899; *Actinophyma* Cotteau et Gauthier, 1895; *Acanthechinus* Duncan et Sladen, 1882; *Eurypneustes* Duncan et Sladen, 1882; *Narindechinus* Lambert, 1933; *Jaquiertia* Mercier, 1936.

СЕМЕЙСТВО STOMECHINIDAE POMEL, 1883 (STOMOPNEUSTIDAE MORTENSEN, 1903)

Панцирь разнообразных размеров и формы. Амбулакры со сложными пластинками — олигопоровыми и полипоровыми. Первичные туберкулы не кренулованные и не перфорированные. Вершинный щиток обычно небольшой, моноциклический или дициклический, изредка слегка вдающийся в задний интерамбулакр. Перипрокт у современных форм покрыт мелкими пластинками неправильной формы. Педицеллярии у современных форм шароносные, змееголовые, трезубые и трилистные. Н. юра (домер) — ныне.

Stomechinus Desor, 1856. Тип рода — *Echinus bigranularis* Lamarck, 1857; ср. юра Франции. Амбулакры с олигопоровыми пластинками. Довольно широкие поровые зоны расширяются по направлению к перистому. Первичные амбулакральные туберкулы имеются на каждой второй пластинке. Первичные интерамбулакральные туберкулы довольно мелкие, равные по размеру амбулакральным. Вторичные туберкулы многочисленные и часто достигают размеров первичных, особенно на оральной стороне. В вершинной части панциря в амбулакрах часто бывают срединные, узкие, слабо погруженные участки без скульптуры. Приротовые части интерамбулакров значительно уже приротовых частей амбулакров. Вершинный щиток обычно дициклический. Иглы короткие, продольно полосчатые. (Табл. XXIII, фиг. 17). Около 25 видов. Н. юра — н. мел. Н. мел Туркмении; н. юра — н. мел (неоком) З. Европы, С. Африки и Сомали.

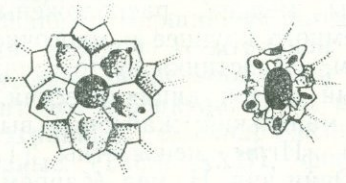
Codechinus Desor, 1856. Тип рода — *Echinus rotundus* Gras, 1848; н. мел (апт) Франции. Поровые зоны широкие, с порами, расположенными косыми дугами по три пары. Туберкулы мелкие, расположены беспорядочно; немного крупнее и многочисленнее под амбитусом. Пластинки густо гранулированы. Вершинный щиток дициклический. Перистом довольно маленький; жаберные вырезы атрофированы. Иглы неизвестны. (Табл. XXIV, фиг. 1). Один вид. Н. мел (баррем) Крыма и Грузии; н. мел (апт) Франции, Швейцарии, С. Африки.

Вне СССР: *Psephechinus* Pomel, 1883; *Echinotiara* Pomel, 1883; *Pseudoarbacia* Lambert, 1897; *Circopeltis* Pomel, 1883; *Phymotaxis* Lambert et Thiéry, 1914; *Polycyphus* L. Agassiz et Desor, 1846; *Diplechinus* Lambert, 1931; *Stomopneustes* L. Agassiz, 1841; *Triadechinus* Arnold et Clark, 1927; *Trochalosoma* Lambert, 1897; *Plistophyma* Peron et Gauthier, 1881; *Gomphechinus* Pomel, 1883; *Phymechinus* Desor, 1856; *Diplotagma* Schlüter, 1870; *Jeannetia* Mercier, 1936; *Noetlingaster* Vredenburg, 1911; *Thieryechinus* Lambert, 1910; *Tiarechinopsis* Lambert, 1936; *Rhabdechinus* Lambert, 1910.

СЕМЕЙСТВО ARBACIIDAE GRAY, 1855

Амбулакральные пластинки сложные, арбациоидного типа, реже простые. Туберкулы неперфорированные, гладкие, некрупные; обычно одинакового размера на амбулакральных и интерамбулакральных пластинках; интерамбулакральные могут быть более многочисленны. Пластинки панциря обычно прочно соединены друг с другом благодаря мелким шовным бугоркам и соответствующим им углублениям в смежной пластинке. Верхняя часть панциря иногда без игл и туберкулов. Вершинный щиток обычно дициклический. Глазные поры часто двойные. Перипрокт у современных форм с 4—5 правильными пластинками в виде створок. Первичные иглы обычно гладкие. Вторичные иглы слабо развиты или отсутствуют. Педицеллярии трезубые, трилистные и змееголовые. Ср. юра — ныне.

Glypticus L. Agassiz, 1840. Тип рода — *Echinus hieroglyphicus* Goldfuss, 1826; в. юра Германии. Парные поры имеются в верхней части панциря — в виде прямого ряда; на оральной стороне — расположены дугами. Первичные туберкулы наиболее развиты на оральной стороне. В верхней части панциря, где туберкулы гораздо мельче (особенно амбулакральные), развита характерная сеть связанных друг с другом неправильных мелких выростов. Вершинный щиток дициклический, иногда с желобками или ямками. (Табл. XXIV, фиг. 2; рис. 199а). Несколько



а б

Рис. 199. Типы вершинных щитков представителей подотряда Phymosomina.

а — Glypticus hieroglyphicus (Goldfuss); в. юра Крыма; *б — Magnosia camarensis aspera* Loriol; в. юра Крыма (Вебер, 1934).

видов. В. юра Крыма; в. юра З. Европы, С. Африки и Сирии.

Goniopygus L. Agassiz, 1838. Тип рода — *Salenia peltata* L. Agassiz, 1840; н. мел (неоком) Швейцарии. Амбулакральные пластинки состоят из 3 элементов, у амбитуса иногда из 4. Поровые зоны расширены у перистома. Первичные туберкулы крупные. Вершинный щиток большой; генитальные поры — у вытянутого края генитальных пластинок, обычно скрытые пластинкой; иногда вне генитальных пластинок, на интерамбулакрах. (Табл. XXIV, фиг. 3). Около 40 видов. В. юра — палеоген. Н. мел Крыма; в. юра (титон) — палеоген (эоцен) З. Европы, Средиземноморских стран, Ирана, Индии и Америки.

Magnosia Michelin, 1853. Тип рода — *Echinus nodulosus* Goldfuss, 1826; в. юра Германии. Панцирь покрыт многочисленными однородными мелкими туберкулами; туберкулы на оральной стороне немного крупнее. Вершинный щиток небольших размеров. Перистом обычно очень большой. Иглы неизвестны. (Табл. XXIV, фиг. 4; рис. 199б). Около 20 видов. Ср. юра — в. мел. В. юра и н. мел Крыма; ср. юра (бат) — в. мел (сеноман) З. Европы, С. Африки и Сирии.

Codiopsis L. Agassiz, 1840. Тип рода — *Echinus doma* Desmarest, 1825; в. мел (сеноман) Франции. Поровые зоны прямые, расширенные у перистома. Интерамбулакры часто углубленные. Поверхность панциря мелкоморщинистая. Первичные туберкулы мелкие, почти одинаковых размеров в амбулакрах и интерамбулакрах; развиты только на оральной стороне. Верхняя часть панциря покрыта гранулами на ножках, обычно отпадающими. Иглы неизвестны. (Табл. XXIV, фиг. 5 и 6). Около 25 видов. В. юра — палеоген. Н. мел Крыма; в. юра (секван) — палеоген (эоцен) З. Европы, С. Африки, Сирии, Ирана и С. Америки.

Вне СССР: *Habrocidaris* A. Agassiz et Clark, 1907; *Dialithocidaris* A. Agassiz, 1898; *Pygmaeocidaris* Döderlein, 1905; *Podocidaris* A. Agassiz, 1869; *Arbacia* Gray, 1835; *Arbaciella* Mortensen, 1910; *Tetrapygus* L. Agassiz, 1841; *Atopechinus* Thiéry, 1928; *Acropeltis* L. Agassiz, 1840; *Acrosaster* Lambert, 1910; *Pleiocyphus* Pomel, 1883; *Cottaldia* Desor, 1856; *Coelopleurus* L. Agassiz, 1840; *Baueria* Noetling, 1885; *Heteropodia* Loriol, 1888.

ОТРЯД CAMARODONTA

Эндоциклические морские ежи. Панцирь жесткий, состоит из 20 рядов пластинок. Амбулакральные пластинки простые или сложные, диадемоидного или эхиноидного типа. Вершинный щиток дициклический или моноциклический. Среди пластинок, покрывающих перипрокт, имеется более крупная — «центральная», особенно хорошо выраженная у молодых экземпляров. Жаберные вырезы отчетливые. Аристотелев фонарь с вертикальными пирамидками и зубами. Эпифизы широкие, соединяются над зубами. Зубы килеватые. Околочелюстной пояс состоит из аурикул. Иглы массивные, без кортикального слоя. Педицеллярии хорошо развиты: шароносные, трезубые, трилистные и змееголовые. Юра — ныне. Объединяет подотряды: Orthopsina, Temnopleurina и Echinina.

ПОДОТРЯД ORTHOPSINA

Амбулакральные пластинки простые. Туберкулы перфорированные, не кренулованные Иглы неизвестны. Н. юра — в. мел. Представлен одним семейством Orthopsidae.

СЕМЕЙСТВО ORTHOPSIDAE DUNCAN, 1889

Амбулакральные пластинки простые или отчасти олигопоровые. Парные поры расположены однорядно. Вершинный щиток обычно дициклический. Н. юра (домер) — в. мел (сенон).

Orthopsis Cotteau, 1864. Тип рода — *Cidarites miliaris* Archiac, 1835; в. мел (сенон) Франции. Поровые зоны прямые, слегка расширены у перистома. Амбулакральные пластинки частично олигопоровые. Поверхность панциря шагреневидная. В амбулакрах имеется по 2 ряда, в интерамбулакрах по нескольку меридиональных рядов мелких туберкулов. (Табл. XXIV, фиг. 7). Около 15 видов. Ср. юра — в. мел. Н. мел Крыма; ср. юра (бат) — в. мел (сенон) З. Европы, Азии, Африки и С. Америки.

Orthocidaris Cotteau, 1862. Тип рода — *Hemicidaris inermis* Gras, 1848; н. мел (валанжин) Франции. Панцирь почти шаровидный; амбулакры узкие; амбулакральные пластинки простые, гранулированные. Интерамбулакры с двумя меридиональными рядами мелких туберкулов среди мелких вторичных или милиарных туберкулов. Перистом без ясно выраженных жаберных вырезов. (Табл. XXIV, фиг. 8). Один вид. Н. мел (валанжин) Крыма и Франции.

Вне СССР: *Dubarechinus* Lambert, 1937; *Gymnodiadema* Loriol, 1884; *Scaptodiadema* Loriol, 1891; *Brochechinus* Lambert et Thiéry, 1908.

ПОДОТРЯД TEMNOPLEURINA

Амбулакры со сложными пластинками диадемоидного или эхиноидного типа. Жаберные вырезы довольно глубокие. Иглы массивные. Н. мел — ныне. Включает семейства Glyphocyphidae, Temnopleuridae, Toxopneustidae.

СЕМЕЙСТВО GLYPHOCYPHIDAE DUNCAN, 1889

Амбулакры из олигопоровых или полипоровых пластинок. Поровые зоны однорядные. Первичные туберкулы перфорированные и кренулованные. Вторичные туберкулы развиты очень слабо. На пластинках часто хорошо развиты гребни, на горизонтальных швах — впадины. Иглы и педицеллярии неизвестны. Н. мел (неоком) — палеоген (эоцен).

Glyphocyphus Haime, 1853. Тип рода — *Echinus radiatus* Hoeninghaus, 1826; в. мел (сеноман) Германии. Панцирь маленький, полушаровидный. Амбулакральные пластинки обычно олигопоровые. В амбулакрах и интерамбулакрах имеется по два правильных ряда первичных туберкулов, соединенных между собой реброобразными выступами. Вершинный щиток моноциклический, вытянутый (рис. 200). Немногие виды. Мел. Н. мел Дагестана; в. мел (сеноман) З. Европы и Алжира.

Вне СССР: *Hemidiadema* L. Agassiz et Desor, 1846; *Dictyopleurus* Duncan et Sladen, 1882; *Ambipleurus* Lambert, 1932; *Radiocyphus* Cotteau, 1890; *Arachniopleurus* Duncan et Sladen, 1882.

СЕМЕЙСТВО TEMNOPLEURIDAE A. AGASSIZ, 1872

Семейство близко к Glyphocyphidae. Первичные туберкулы не перфорированные, кренулованные или гладкие. Поровые зоны не расширяются у перистома. Н. мел — ныне.

Arbacina Pomel, 1869. Тип рода — *Echinus monilis* Desmarest, 1822; неоген

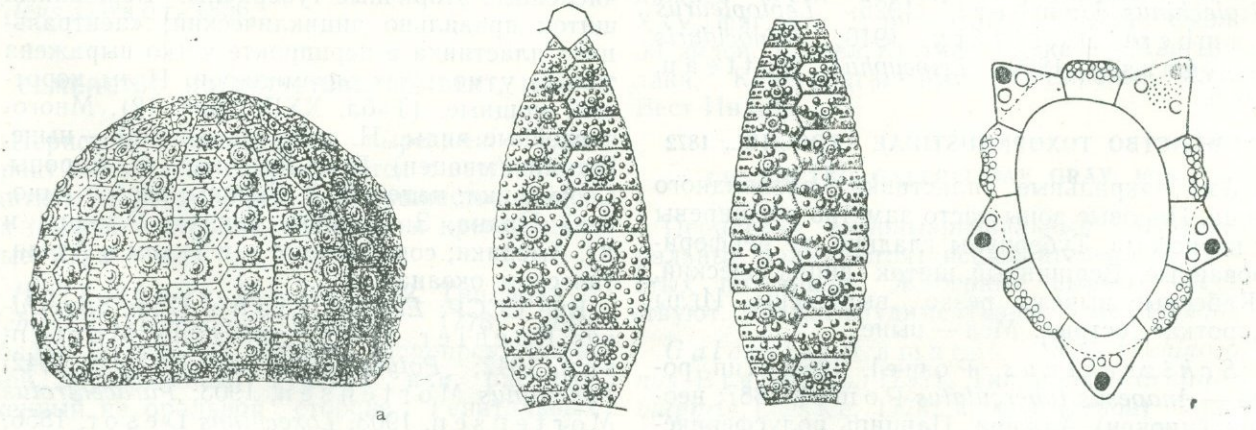


Рис. 200. *Glyphocyphus camiabis* Desor.
а — вид сбоку; × 3; *б* — интерамбулакр; *в* — амбулакр; *г* — вершинный щиток *G. radiatus* Desor (*б* — *г* сильно увеличено). (Mortensen, 1943).

(миоцен) Франции. Панцирь маленький. Амбулакры по ширине почти равны интерамбулакрам. Амбулакральные пластинки олигопоровые. Поровые зоны слегка погруженные. Вершинный щиток дициклический. Мелкие вторичные туберкулы и гранулы многочисленные, некоторые из них удлиненные. В швах между пластинками иногда имеются ямки. (Табл. XXIV, фиг. 9). Более 10 видов. Неоген (миоцен) З. Украины; неоген (миоцен—плиоцен) Индии, С. Африки, З. Европы, Австралии.

Prionechinus A. Agassiz, 1879. Тип рода — *P. sagittiger* A. Agassiz, 1881; современный вид, в районе Филиппинских островов. Род, близкий к *Arbacina*, отличается от последнего отсутствием шовных ямок. (Табл. XXIV, фиг. 10). Более 10 видов. Неоген (миоцен) — ныне. Неоген (миоцен) Подолии; неоген (миоцен—плиоцен) З. Европы, С. Африки и Австралии; современные — в Тихом и Индийском океанах.

Вне СССР: *Temnopleurus* L. Agassiz, 1841; *Salmacis* L. Agassiz, 1841; *Salmaciella* Mortensen, 1942; *Microcyphus* L. Agassiz, 1841; *Mespilia* Desor, 1846; *Amblypneustes* L. Agassiz, 1841; *Holopneustes* L. Agassiz, 1841; *Pseudechinus* Mortensen, 1903; *Temnotrema* L. Agassiz, 1863; *Paratrema* Koehler, 1927; *Temnechinus* Forbes, 1852; *Pseudodicoptella* Jeannet, 1935; *Hypsiechinus* Mortensen, 1903; *Asterechinus* Mortensen, 1942; *Opechinus* Desor, 1856; *Printechinus* Koehler, 1927; *Erbechinus* Jeannet, 1935; *Trigonocidaris* A. Agassiz, 1869; *Orechinus* Döderlein, 1905; *Laniprechinus* Döderlein, 1905; *Desmechinus* Clark, 1923; *Martinechinus* Jeannet, 1937; *Paradoxechinus* Laube, 1869; *Zeuglopleurus* Gregory, 1889; *Brochopleurus* Fourtau, 1920; *Scolechinus* Lambert, 1925; *Leptopleurus* Lambert et Thiéry, 1910; *Genocidaris* A. Agassiz, 1869; *Leiocyphus* Cotteau, 1866.

СЕМЕЙСТВО TOXOPNEUSTIDAE TROSCHEL, 1872

Амбулакральные пластинки эхиноидного типа. Поровые зоны часто заметно расширены у перистома. Туберкулы гладкие, не перфорированные. Вершинный щиток дициклический. Жаберные вырезы резко выражены. Иглы короткие, острые. Мел — ныне.

Schizechinus Pomel, 1869. Тип рода — *Anapesus tuberculatus* Pomel, 1887; неоген (миоцен) Алжира. Панцирь полусферический. Крупные вторичные туберкулы развиты вплоть до вершинного щитка. Первая и пятая глазные пластинки соприкасаются с перипроктом. (Табл. XXIV, фиг. 11). Более 10 видов. Неоген (миоцен) Подолии; неоген (миоцен — плиоцен) З. Европы и Алжира.

Вне СССР: *Scoliechinus* Arnold et Clark, 1927; *Sphaerechinus* Desor, 1856; *Oligophyma* Pomel, 1869; *Nudechinus* Clark, 1912; *Gymnechinus* Mortensen, 1903; *Lytechinus* A. Agassiz, 1863; *Cyrtechinus* Mortensen, 1942; *Toxopneustes* L. Agassiz, 1841; *Tripneustes* L. Agassiz, 1841; *Goniopneustes* Duncan, 1889; *Pseudoboletia* Troschel, 1869; *Pseudocentrotus* Mortensen, 1903.

ПОДОТРЯД ECHININA

Амбулакры со сложными пластинками эхиноидного типа. Туберкулы неперфорированные, гладкие. Иглы массивные. Семейства подотряда различаются главным образом по структуре шароносных педицеллярий. Мел — ныне. Включает семейства Echinidae, Strongylocentrotidae, Parasaleniidae и Echinometridae.

СЕМЕЙСТВО ECHINIDAE GRAY, 1825

Амбулакральные пластинки состоят из 3 или большего числа элементов. Поровые зоны узкие, обычно не расширенные у перистома. Вершинный щиток дициклический. Крупная «центральная» пластинка в перипрокте часто хорошо выражена. Иглы короткие, без осевой полости. Педицеллярии обычно четырех типов. Мел — ныне.

Psammechinus L. Agassiz, 1846. Тип рода — *Cidaris miliaris* Klein, 1855—1858; современный — у берегов Франции. Панцирь небольшой, полушаровидный. Амбулакральные пластинки состоят из 3 элементов. Первичные туберкулы развиты на каждой амбулакральной пластинке. Имеются многочисленные вторичные туберкулы. Вершинный щиток правильно дициклический; «центральная» пластинка в перипрокте четко выражена только у молодых экземпляров. Иглы короткие, мощные. (Табл. XXIV, фиг. 12). Многочисленные виды. Н. мел (валанжин) — ныне. Неоген (миоцен) Подолии; мел З. Европы, С. Америки; палеоген З. Европы; неоген (миоцен) Ирана, З. Европы, Египта, Алжира и Ю. Америки; современные — в Тихом и Атлантическом океанах.

Вне СССР: *Echinus* Linné, 1758; *Sterechinus* Koehler, 1901; *Dermechinus* Mortensen, 1942; *Polyechinus* Mortensen, 1942; *Parechinus* Mortensen, 1903; *Paracentrotus* Mortensen, 1903; *Loxechinus* Desor, 1856; *Hypechinus* Desor, 1856; *Rotulechinus* Lambert et Thiéry, 1914; *Stirechinus* Desor, 1856.

ОТРЯД HOLECTYPOIDA

Панцирь полушаровидный или конусовидный, обычно правильно округлой формы, реже удлиненный. Перистом центральный. Перипрокт вне вершинного щитка. Вершинный щиток компактный. Амбулакры лентовидные или петалоидные. Амбулакральные пластинки простые и сложные. Челюстной аппарат у взрослых форм присутствует или отсутствует. Юра—ныне. Объединяет подотряды Holectypina, Echinoneina и Conoclypina.

ПОДОТРЯД HOLECTYPINA

Панцирь правильно округлой формы. Перистом округлый, с жаберными вырезами или без них. Челюстной аппарат и перигнатический пояс всегда имеются. Туберкулы расположены более или менее отчетливыми вертикальными рядами. Юра — мел. Включает семейства Pygasteridae, Holectypidae, Discoidiidae, Conulidae, Galeritidae.

СЕМЕЙСТВО PYGASTERIDAE LAMBERT, 1900

Перистом большой, с жаберными вырезами. Перипрокт всегда на аборальной стороне и обычно соприкасается с вершинным щитком. Туберкулы некренулованные. Юра — мел.

Pygaster L. Agassiz, 1836. Тип рода — *Clypeus semisulcatus* Phillips, 1829; ср. юра Англии. Перипрокт крупный, соприкасается с мадрепоритом и двумя задними генитальными пластинками. (Табл. XXV, фиг. 1; рис. 201а и 202а). Около 15 видов. Юра и мел Кавказа, Туркмении и З. Европы.

Вне СССР: *Plesiechinus* Pomel, 1883; *Pileus* Desor, 1856.

СЕМЕЙСТВО HOLECTYPIDAE LAMBERT, 1900

Перистом с жаберными вырезами. Перипрокт никогда не соприкасается с вершинным щитком и расположен у большинства родов на оральной стороне. Туберкулы кренулованные. Юра — мел.

Holectypus Desor, 1842. Тип рода — *Echinites depressus* Leske, 1778; юра (байос—секван) З. Европы. Перипрокт большой, грушевидный, краевой или расположенный на оральной стороне. Генитальных пластинок 5; пятая генитальная пластинка без поры. (Табл. XXV, фиг. 2 и 3; рис. 201б и 202б). Более 15 видов. Юра — мел. Верхняя юра Московской обл., в. юра и н. мел Крыма, Кавказа; юра и мел З. Европы и С. Америки.

Вне СССР: *Anorthopygus* Cotteau, 1859; *Coptodiscus* Cotteau et Triger, 1895; *Caenholectypus* Pomel, 1883; *Dischолectypus* Pomel, 1883.

СЕМЕЙСТВО DISCOIDIIDAE LAMBERT, 1900

Перистом с жаберными вырезами. Перипрокт на оральной стороне. Туберкулы кренулованные. Имеются внутренние радиальные перегородки. Генитальных пластинок 5. Мел.

Discoidea L. Agassiz, 1836 (*Discoides* Parkinson, 1811). Тип рода — *Discoides subuculus* Klein, 1734; в. мел (сеноман) З. Европы. Панцирь полушаровидный, с уплощенной оральной стороной. Перистом погружен. Пятая генитальная пластинка с порой или без нее. (Табл. XXV, фиг. 4 и 5; рис. 201в и 202в, г). Около 20 видов. Мел Крыма, Кавказа, Мангышлака, З. Европы, С. Африки и Мадагаскара.

Вне СССР: *Lanieria* Duncan, 1889.

СЕМЕЙСТВО CONULIDAE LAMBERT, 1911

Перипрокт краевой. Хорошо развиты буккальные пластинки. Жаберные вырезы отсутствуют. Аурикулы развиты слабо. Мел.

Conulus Klein, 1734. Тип рода — *C. albogalerus* Klein, 1734; в. мел (сеноман) З. Европы. Панцирь высокий — конусовидный или полусферический. Перистом небольшой. Генитальных пластинок 4. Сложные амбулакральные пластинки на оральной стороне и на нижней части аборальной стороны. (Табл. XXV, фиг. 6 и 7; рис. 201г и 202д). Около 30 видов. В. мел Крыма, Кавказа, Мангышлака, Копет-Дага. Мел З. Европы, Азии, Вест-Индии.

СЕМЕЙСТВО GALERITIDAE GRAY, 1825

Перипрокт инфрамаргинальный. Амбулакральные поля состоят исключительно из простых пластинок. Жаберные вырезы отсутствуют. Челюсти рудиментарны. В. мел (сенон).

Galerites Lamarck, 1801 (*Echinoconus* Breynius, 1732). Тип рода — *Echinites vulgaris* Leske, 1778; в. мел (сенон) Франции. Панцирь конусовидный или полусферический. Оральная сторона уплощенная. Перистом небольшой, округлый или округло-пяти-

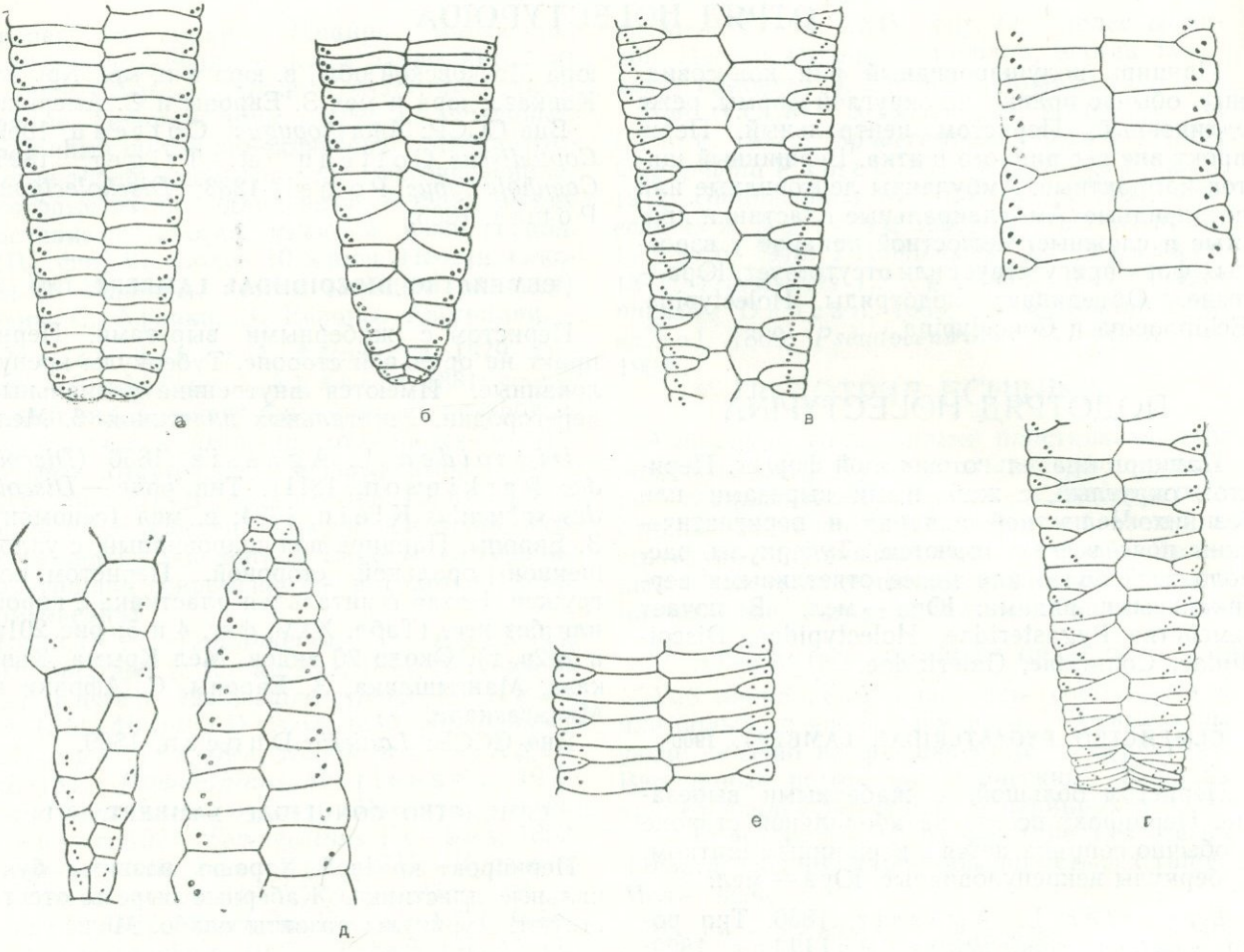


Рис. 201. Типы амбулакров представителей отряда Holectypoida.

а — Pygaster semisulcatus (P h i l l i p s), приротовая часть; *б — Holectypus hemisphaericus* (L. A g a s s i z), приротовая часть; *в — Discoidea cylindrica* (L a m a r c k); *г — Conulus albogalerus* K l e i n, верхняя и приротовая части (Hawkins, 1920); *д — Galerites roemeri* D e s o r, приротовая и-приапикальная части (Mortensen, 1948); *е — Fyrina parryi* (Hawkins, 1920).

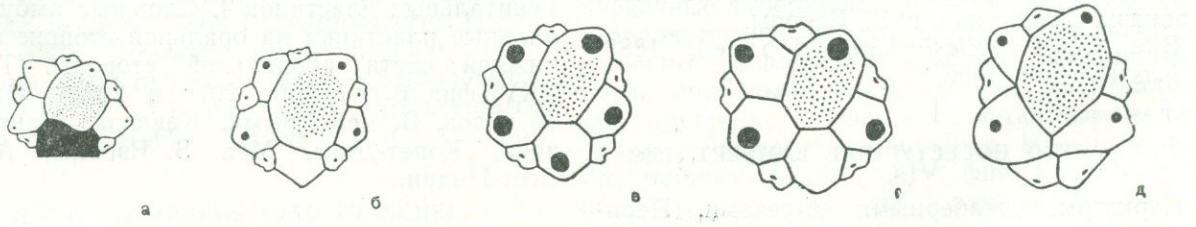


Рис. 202. Типы вершинных щитков представителей отряда Holectypoida.

а — Pygaster umbrella L. A g a s s i z; *б — Holectypus hemisphaericus* (L. A g a s s i z); *в — Discoidea minima* L. A g a s s i z; *г — Discoidea cylindrica* (L a m a r c k); *д — Conulus albogalerus* K l e i n (*а* — по Wright, 1857—1878; *б — д* — по Mortensen, 1948).

угольный. Около перистома интерамбулакры слегка вздуты в виде подушек. Перипрокт на оральной стороне. Чётко выраженный анальный пластрон. Обычно 4 генитальные пластинки; иногда имеется пятая генитальная без поры. (Табл. XXV, фиг. 8; рис. 201д). 11 видов. В. мел Кавказа, Крыма, Ср. Азии, З. Европы и С. Африки.

ПОДОТРЯД ECHINONEINA

Панцирь округлый, округло-пентагональный или удлиненно-овальный. Перистом косой. Жаберные вырезы отсутствуют. Челюстного аппарата и аурикул нет. Имеются 4 раздельные или слившиеся воедино генитальные пластинки. Туберкулы расположены беспорядоч-

но, не образуют отчетливых рядов на панцире. Юра — ныне. Представлен одним семейством Echinoneidae.

СЕМЕЙСТВО ECHINONEIDAE L. AGASSIZ ET DESOR, 1847

Диагноз совпадает с диагнозом подотряда Echinoneina. Юра — ныне.

Pyrina Desmoulins, 1835. Тип рода — *P. petrocoriensis* Desmoulins, 1835; в. мел (сенон) Франции. Панцирь округлый, шаровидный или более или менее удлиненный. Перипрокт краевой или супрамаргинальный. Генитальные пластинки раздельные. Амбулакры состоят из сложных тройных пластинок. (Табл. XXV, фиг. 9; рис. 201е). Несколько десятков видов. Мел—палеоген. Н. мел Крыма, Кавказа, Мангышлака; в. мел Кавказа; мел — палеоген (эоцен) З. Европы, С. Африки, Мадагаскара, Вест-Индии и Ю. Америки.

Вне СССР: *Echinoneus* Leske, 1778; *Paleoechinoneus* Grant et Hertlein, 1938; *Galeraster* Cotteau, 1891; *Pygopyrina* Pomel, 1883; *Micropetalon* A. Agassiz et Clark, 1907.

ПОДОТРЯД CONOCLYPINA

Амбулакры петалоидные. Челюстной аппарат и аурикулы имеются. Вершинный щиток монобазальный. Представлен одним семейством Conoclypidae. Эоцен — миоцен.

СЕМЕЙСТВО CONOCLYPIDAE ZITTEL, 1879

Панцирь больших размеров, высокий, с уплощенной оральной стороной. Амбулакры широкие, петали открытые; на оральной стороне имеются амбулакральные пищевые желобки. Туберкулы однородные, равномерно и без определенного порядка расположенные по всему панцирю. Эоцен — миоцен.

Conoclypus L. Agassiz, 1839. Тип рода — *Clypeus conoideus* Leske, 1778; палеоген (эоцен) З. Европы. Панцирь конический. Перистом центральный, сильно углубленный. Перипрокт инфрамаргинальный. Амбулакральные поры в петалях сопряженные; в приротовых частях амбулакральных полей имеются сложные пластинки. (Табл. XXVI, фиг. 1). Более 30 видов. Палеоген—неоген. Палеоген (эоцен) Крыма и Мангышлака; палеоген (эоцен) З. Европы, Мадагаскара и Индии; неоген (миоцен) Италии.

Вне СССР: *Oviclypeus* Dames, 1877.

ОТРЯД CLYPEASTEROIDA

Панцирь обычно плоский, дисковидный, реже овальный, вздутый. Перистом центральный, без жаберных вырезов. Перипрокт вне вершинного щитка, иногда значительно сближен с перистомом. Амбулакры петалоидные; иногда имеется большое количество мелких вторичных амбулакральных пор, которые могут быть расположены также и на интерамбулакрах. Вокруг перистома амбулакры и интерамбулакры образуют характерную розетку, состоящую, как правило, из 15 базикорональных пластинок; иногда в нее включается до 5 дополнительных интерамбулакральных пластинок. На оральной поверхности у большинства форм развиты более или менее разветвленные пищевые желобки, в довольно редких случаях переходящие на аборальную сторону. Вершинный щиток монобазальный. Внутри панциря обычно развиты скелетные элементы в виде поддержек или колонн. Челюстной аппарат имеется, но без дужек; у уплощенных форм пирамидки занимают сильно наклонное положение. Имеются аурикулы. Объединяет подотряды Clypeasterina, Laganina, Scutellina, Rotulina. В. мел — ныне.

ПОДОТРЯД CLYPEASTERINA

Панцирь уплощенный, иногда с арковидно возвышающейся аборальной стороной. Петали образованы сложными пластинками (чередование первичных пластинок и полупластинок). Интерамбулакры, разорванные на оральной поверхности, оканчиваются у вершинного щитка парой пластинок. Аурикулы раздельные. Представлен семействами Clypeasteridae и Arachnoididae. Палеоген (в. эоцен) — ныне.

СЕМЕЙСТВО CLYPEASTERIDAE L. AGASSIZ, 1835

Перистом затянут кожистой перепонкой без буккальных пластинок. Вершинный щиток с 5 генитальными порами. Хорошо развиты внутренние скелетные элементы (пластины и колонны). Палеоген (в. эоцен) — ныне.

Clypeaster Lamarck, 1801. Тип рода — *Echinus rosaceus* Linné, 1758; плиоцен — ныне. Антильские острова. Панцирь обычно больших размеров — от уплощенного до арковидно вздутого аборально. Перистом находится в хорошо выраженной воронке.

Перипрокт инфрамаргинальный, реже маргинальный. Базикорональные интерамбулакральные пластинки обычно значительно мельче амбулакральных. Пищевые желобки простые, не ветвящиеся. (Табл. XXVI, фиг. 2; рис. 181а, 182, 203а, 204а). Несколько десятков видов. Неоген (миоцен) Подолии и Армении. Палеоген (в. эоцен) — ныне (род особенно широко распространен в миоцене Средиземноморской провинции, Малайского архипелага, Вест-Индии; современные виды обитают в Тихом и Индийском океанах).

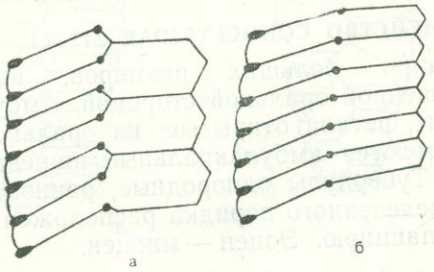


Рис. 203. Схема строения амбулакральных пластинок Clypeasteroida:
а — Clypeasteridae; *б* — Laganidae.

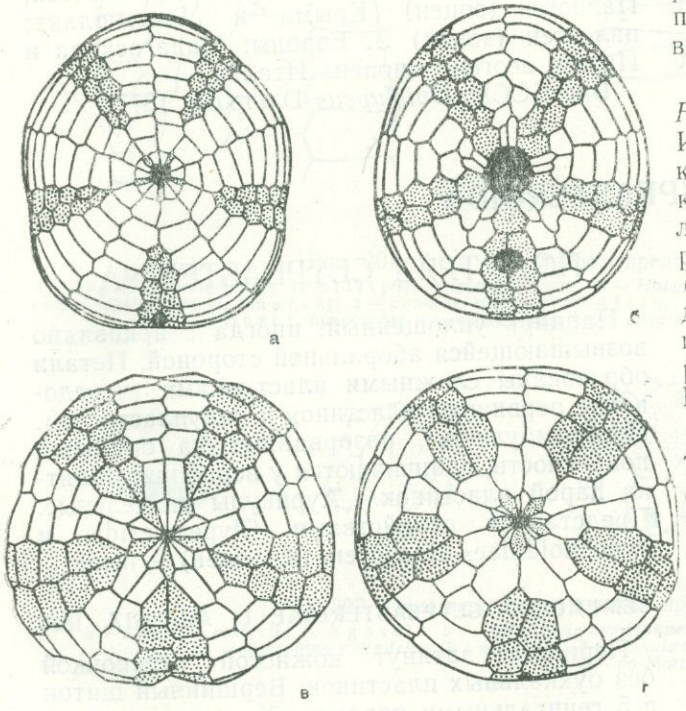


Рис. 204. Строение нижней поверхности панциря представителей отряда Clypeasteroida.
а — *Clypeaster rosaceus* (Linné); *б* — *Echinocyamus pusillus* (Müller); *в* — *Parascutella leognanensis* (Lambert); *г* — *Echinarachnius parma* (Lamarck) (Durham, 1955).*

* На рис. 204 и на аналогичных рисунках раздела «Морские ежи» интерамбулакральные поля заполнены точками, амбулакры оставлены незаштрихованными.

ПОДОТРЯД LAGANINA

Панцирь уплощенный или вздутый. Петали сложены простыми или сложными пластинками. Интерамбулакры, не разорванные на оральной поверхности, оканчиваются у вершинного щитка единичной пластинкой. Аурикулы слившиеся. Включает семейства Fibulariidae, Laganidae, Neolaganidae. В. мел (сенон) — ныне.

СЕМЕЙСТВО FIBULARIIDAE A. AGASSIZ, 1873

Панцирь маленький, плоский или вздутый. Петали слабо выраженные, открытые; поры в петалях округлые, несопряженные. Амбулакральные пищевые желобки отсутствуют или едва намечаются. Элементы внутреннего скелета отсутствуют или имеются слабо развитые радиальные перегородки. Базикорональные пластинки не образуют типичной розетки вокруг перистома. В. мел (сенон) — ныне.

Fibularia Lamarck, 1815. Тип рода — *F. ovulum* Lamarck, 1816; современный вид; Индийский и Тихий океаны. Панцирь маленький, овальный, суживающийся к переднему краю. Перипрокт инфрамаргинальный, округлый, находящийся вблизи перистома. Внутренние скелетные элементы отсутствуют. (Табл. XXVI, фиг. 3). Несколько десятков видов. Неоген (миоцен) Подолии. В. мел (в. сенон) — ныне (всемирно распространенный род). Современные виды обитают в Тихом и Индийском океанах.

Echinocyamus van Phelsum, 1774. Тип рода — *Spatagus pusillus* Müller, 1776; современный вид; Средиземное море и Восточная Атлантика. Род, близкий к *Fibularia*, отличается от последнего наличием 5 пар внутренних радиальных перегородок. (Табл. XXVI, фиг. 4; рис. 204б). Около 20 видов. Неоген (ср. миоцен) Крыма. В. мел (сенон) — ныне (всемирно распространенный род). Современные виды обитают в Восточной Атлантике, Средиземном море, Индийском и Тихом океанах.

Eoscutum Lambert, 1914. Тип рода — *Porpitella doncieuxi* Lambert, 1905; палеоген (ср. эоцен); Франция. Панцирь маленький, уплощенный, округлый или слегка удлиненный. Перипрокт супрамаргинальный. Имеются внутренние радиальные перегородки. (Табл.

XXVI, фиг. 5 и 6). 6 видов. Палеоген (ср. эоцен) Ферганы; палеоген (эоцен) З. Европы.

Вне СССР: *Fibulariella* Mortensen, 1948; *Mortonia* Gray, 1852; *Thagastrea* Pomel, 1888; *Togocyamus* Oppenheim, 1915; *Cyamidia* Lambert et Thiéry, 1914; *Scutellina* Agassiz, 1841; *Porpitella* Pomel, 1883; *Lenita* Desor, 1847; *Tarphypygus* Arnold et Clark, 1927; *Fibulaster* Lambert et Thiéry, 1914.

ПОДОТРЯД SCUTELLINA

Панцирь уплощенный. Петали сложены только простыми первичными пластинками. Интерамбулакры, сплошные или разорванные на оральной стороне, оканчиваются у вершинного щитка парой пластинок. Вершинный щиток с 4 генитальными порами. Хорошо развиты внутренние скелетные элементы. Аурикулы слившиеся. Включает 10 семейств: Scutellidae, Protoscutellidae, Eoscutellidae, Dendrasteridae, Echinarachniidae, Monophorasteridae, Mellitidae, Astriclypeidae, Abertellidae, Scutasteridae. Палеоген (эоцен) — ныне.

СЕМЕЙСТВО SCUTELLIDAE GRAY, 1825

Петали закрытые. Интерамбулакры на оральной стороне сплошные, вблизи амбитуса примерно равные по ширине амбулакрам. Базикорональные амбулакральные и интерамбулакральные пластинки близкие по размеру, большие. Пищевые желобки разветвляются на две ветви сразу же вне базикорональных пластинок. Палеоген (олигоцен) — неоген (миоцен).

Parascutella Durham, 1953. Тип рода — *Scutella leognanensis* Lambert, 1903; неоген (миоцен) Ю. Франции. Панцирь большой, округлый, иногда с небольшими вырезами по краю. Длина петалей около $^2/_3$ радиуса панциря. Перипрокт находится на оральной поверхности, вблизи заднего края. (Табл. XXVII, фиг. 1; рис. 204в). Несколько видов. Неоген (миоцен) Подолии и З. Европы.

Вне СССР: *Scutella* Lamarck, 1816; *Parmulechinus* Lambert, 1910.

СЕМЕЙСТВО ECHINARACHNIIDAE LAMBERT, 1914

Петали открытые. Пищевые желобки с центральным каналом и обычно отходящими от него вблизи амбитуса боковыми ветвями. Пятый интерамбулакр обычно разорван на оральной поверхности. Ширина интерамбулакров вблизи амбитуса составляет $^2/_3$ (или меньше) ширины амбулакров. Н. миоцен — ныне.

Echinarachnius Gray, 1826. Тип рода — *Scutella parma* Lamarck, 1816; современный вид; Тихий и Атлантический океаны. Перипрокт маргинальный. Длина петалей составляет около $^3/_5$ радиуса панциря. Амбулакральные пищевые желобки прямые, разветвляющиеся на 3 ветви — на расстоянии $^1/_3$ радиуса от края панциря. (Табл. XXVII, фиг. 2; рис. 181б и 204г). Несколько видов. Неоген — ныне. Неоген Сахалина. Неоген (миоцен) — ныне (Тихоокеанские побережья Азии и С. Америки; современные виды в Тихом океане и в Западной Атлантике).

Вне СССР: *Kewia* Nisiyama, 1934; *Vaquerosella* Durham, 1955; *Astrodapsis* Conrad, 1856; *Pseudoastrodapsis* Durham, 1953; *Remondella* Durham, 1955; *Tenuirachnius* Durham, 1955.

ОТРЯД CASSIDULOIDA

Панцирь двустороннесимметричный, удлиненно-овальный, реже округлый. Перистом центральный или субцентральный. Перипрокт вне вершинного щитка. Вершинный щиток компактный, реже удлиненный, с 4 раздельными или слившимися воедино генитальными пластинками. Амбулакры петалоидные или субпеталоидные, гораздо реже лентовидные. Амбулакральные пластинки простые. Приротовые части амбулакров образуют филлодии; часто развита флосцелль. Челюстной аппарат и перигнатический пояс отсутствуют. Юра — ныне. Объединяет семейства Galeropygidae, Nucleoiitidae, Cassidulidae, Echinolampadidae, Archiaciidae, Neolampadidae.

СЕМЕЙСТВО GALEROPYGIDAE LAMBERT, 1911

Амбулакры лентовидные. Филлодии развиты слабо. Вершинный щиток компактный или удлиненный, с 4 раздельными генитальными пластинками. Юра — мел (сеноман).

Galeropygus Cotteau, 1856. Тип рода — *Hyboclypus agariciformis* Forbes, 1852; ср. юра Англии. Панцирь округлый, более или менее уплощенный. Перистом центральный. Перипрокт больших размеров, расположен в верхней части глубокой задней борозды. Пластинки вершинного щитка полукругом окружают перипрокт. Дополнительные пластинки внутри вершинного щитка отсутствуют.

(Табл. XXVII, фиг. 3; рис. 205а и 206а). Около 15 видов. Юра. В. юра (келловей) Крыма; юра З. Европы.

Hyboclypus L. Agassiz, 1840. Тип рода — *H. gibberulus* L. Agassiz, 1840; ср. юра (бат) З. Европы. Панцирь округло-пяти-

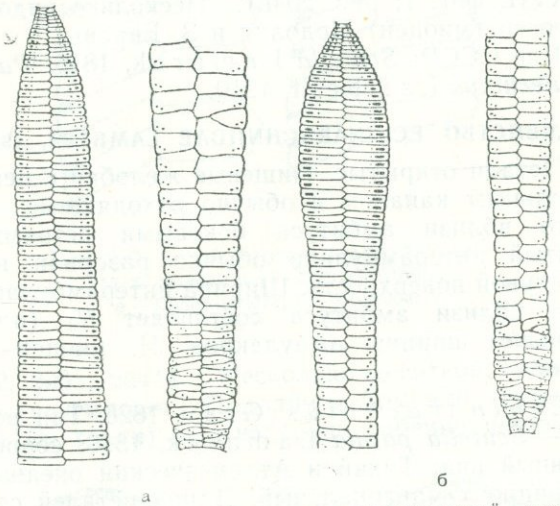


Рис. 205. Типы амбулакров представителей отряда Cassiduloida.
а — Galeropygus agariciformis (Forbes); *б — Nucleolites scutatus* Lamarck (Hawkins, 1920).

угольный или овальный, со слабо развитой передней бороздой. Перистом субцентральный. Перипрокт, расположенный в вершине глубо-

СЕМЕЙСТВО NUCLEOLITIDAE L. AGASSIZ ET DESOR, 1847
(ECHINOBRISSIDAE d'ORBIGNY, 1855)

Амбулакры петалоидные или субпеталоидные. Филлодии и флосцелль более или менее развиты. Вершинный щиток компактный, с 4 раздельными генитальными пластинками (тетрабазальный). Юра — ныне.

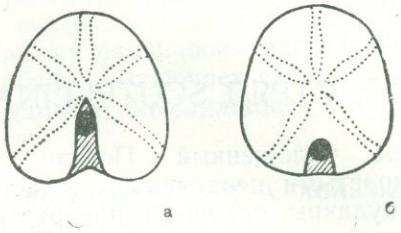


Рис. 207. Схема строения задней борозды и положение перипрокта у *Nucleolites* (*а*) и *Clitopygus* (*б*).

Nucleolites Lamarck, 1801. Тип рода — *N. scutatus* Lamarck, 1816; в. юра (оксфорд) З. Европы. Панцирь небольших размеров, овальный или округло-трапецоидальный, расширяющийся к заднему краю. Перистом округло-пятиугольный, субцентральный. Перипрокт супрамаргинальный, не контактирует с вершинным щитком и расположен в задней борозде, начинающейся у вершинного щитка и протягивающейся к зад-

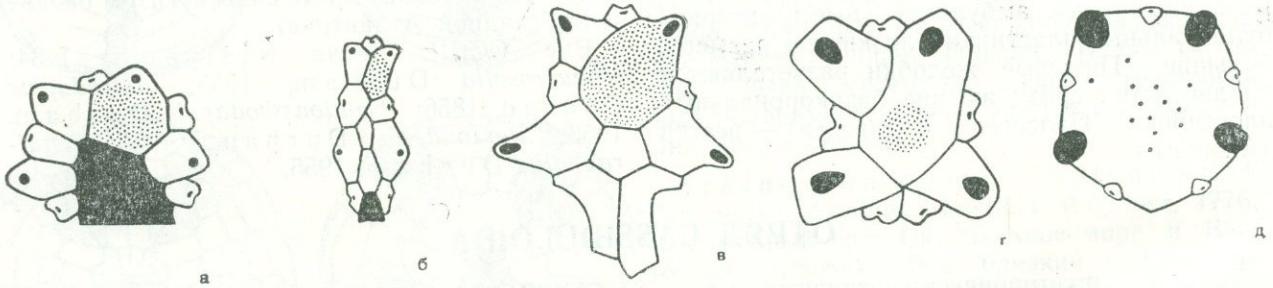


Рис. 206. Типы вершинных щитков представителей отряда Cassiduloida.
а — Galeropygus agariciformis (Forbes); *б — Hyboclypus gibberulus* (L. Agassiz); *в — Nucleolites scutatus* Lamarck; *г — Pygaulus depressus* Gras; *д — Procassidulus malayanus*; (*а, в — д* — по Mortensen, 1948; *б* — по Beurlen, 1934).

кой задней борозды, контактирует с вершинным щитком. Вершинный щиток удлиненный, обычно с дополнительными пластинками. (Табл. XXVII, фиг. 4; рис. 206б). 6 видов. Ср. и в. юра. В. юра (келловей) С. Кавказа; ср. и в. юра З. Европы.

Вне СССР: *Loriolella* Fucini, 1904; *Jolyclypus* Lambert, 1918; *Desorella* Cotteau, 1855; *Infraclypeus* Gauthier, 1875; *Galeroclypeus* Cotteau, 1873; *Menopygus* Pomel, 1883.

нему краю панциря. Флосцелль выражена слабо. (Табл. XXVIII, фиг. 1; рис. 205б, 206в и 207а). Около 10 видов. Юра — третичные отложения. В. юра Московской обл., Донбасса, Крыма и С. Кавказа; в. мел Ср. Азии; юра и мел З. Европы и С. Америки; третичные отложения Австралии.

Clitopygus Pomel, 1883. Тип рода — *Echinobrissus lorioli* Cotteau, 1873; ср. юра (байос) Франции. Отличается от *Nucleolites* длиной задней борозды, которая у данного

рода не доходит до вершинного щитка. (Табл. XXVIII, фиг. 2; рис. 207б). Около 50 видов. Юра — мел. В. юра (келловей) С. Кавказа; юра и мел З. Европы.

Pygaulus L. Agassiz, 1847. Тип рода — *P. desmoulinsii* L. Agassiz, 1847; н. мел (баррем) З. Европы. Панцирь овальный, несколько суживающийся к заднему концу. Перистом косой. Перипрокт инфрамаргинальный. Флосцелль не выражена. (Табл. XXVIII, фиг. 3; рис. 206г). 14 видов. В. мел Ср. Азии; мел З. Европы.

Catopygus L. Agassiz, 1836. Тип рода — *Nucleolites carinatus* Goldfuss, 1826; в. мел (сеноман) З. Европы. Панцирь овальный, несколько расширяющийся к заднему краю, вздутый, с уплощенной оральной стороной. Перистом немного смещен к переднему краю. Перипрокт супрамаргинальный; панцирь образует над ним слабо нависающий выступ. Внутренние поры в петалях округлые, наружные — удлиненные. Флосцелль развита хорошо. (Табл. XXVIII, фиг. 4). Около 30 видов. В. мел С. Кавказа, Ср. Азии и Донбасса; мел З. Европы, С. Африки, Индии и Америки.

Oolopygus d'Orbigny, 1857. Тип рода — *O. gracilis* Lambert, 1909; в. мел Франции. Род, близкий к *Catopygus*. Отличается от него наличием равных округлых пор в петалях. (Табл. XXVIII, фиг. 5). Около 10 видов. В. мел — третичные отложения. В. мел Ср. Азии; в. мел — третичные отложения Европы и С. Америки.

Pygurus L. Agassiz, 1839 (*Echinopygus* d'Orbigny, 1855). Тип рода — *Echinolampas montmollini* L. Agassiz, 1836; н. мел (неоком) З. Европы. Панцирь больших размеров, плоский, реже выпуклый, с уплощенной оральной стороной и обычно несколько вытянутым задним концом. Перистом округло-пятиугольный, субцентральный. Перипрокт инфрамаргинальный. Петали широкие, открытые. Хорошо выражена флосцелль. (Табл. XXVIII, фиг. 6 и 7). Более 20 видов. Ср. юра — в. мел. В. юра С. Кавказа; н. мел Крыма и Мангышлака; ср. юра (байос) — в. мел (сеноман) З. Европы, С. Африки, Мадагаскара, Японии и С. Америки.

Pygorhynchus L. Agassiz, 1839. Тип рода — *Catopygus obovatus* Agassiz, 1839; н. мел (неоком) З. Европы. Панцирь овальный, с уплощенной или слабо вогнутой оральной стороной. Перистом косой. Перипрокт маргинальный, расположенный в небольшом углублении. Флосцелль выражена слабо. (Табл. XXVIII, фиг. 8). Около 20 видов. Н. мел Крыма и С. Кавказа; мел З. Европы, С. Африки и С. Америки.

Вне СССР: *Clypeus* Klein, 1734; *Pseudodesorella* Etallon, 1859; *Pygidiolampas* H. L. Clark, 1923; *Hardouinia* Haime, 1853; *Clypeolampas* Pomel, 1869; *Bothriopygus* d'Orbigny, 1855; *Clypeopygus* d'Orbigny, 1856; *Amblypygus* L. Agassiz, 1840; *Trematopygus* d'Orbigny, 1855; *Echinogalerus* König, 1825; *Lychnidius* Pomel, 1883; *Arnaudaster* Lambert, 1920; *Hemicara* Schlüter, 1902; *Faujasia* d'Orbigny, 1855; *Phyllobrissus* Cotteau, 1860; *Asterobrissus* Loriol, 1888; *Petalobrissus* Lambert, 1916; *Echinobrissus* Breynius, 1732; *Apatopygus* Hawkins, 1920; *Nucleopygus* L. Agassiz, 1840; *Cossmannaster* Lambert, 1920.

СЕМЕЙСТВО CASSIDULIDAE L. AGASSIZ ET DESOR, 1847

Амбулакры петалоидные. Флосцелль обычно развита хорошо. Вершинный щиток монобазальный (генитальные пластинки слиты в одну большую пластинку, служащую мадрепоритом). Н. мел — ныне.

Procassidulus Lambert, 1919. Тип рода — *Echinites lapis cancri* Leske, 1778; в. мел (сенон) З. Европы. Перипрокт супрамаргинальный, округлый. (Табл. XXIX, фиг. 1; рис. 206д). В. мел — ныне. В. мел Мангышлака, Ср. Азии; в. мел — ныне (всемирно распространенный род).

Cassidulus Lamarck, 1801 (*Rhynchopygus* d'Orbigny, 1855). Тип рода — *C. caribaearum* Lamarck, 1801; современный вид; Атлантический океан, район Вест-Индии. Перипрокт супрамаргинальный, поперечный, расположенный обычно под более или менее нависающим выступом панциря. (Табл. XXIX, фиг. 2). Несколько десятков видов. В. мел Донбасса и Мангышлака; в. мел — ныне (З. Европа, Америка, Австралия).

Tristomanthus Bittner, 1893. Тип рода — *Catopygus elegans* Laube, 1892; неоген (миоцен) Австралии. Перипрокт супрамаргинальный или маргинальный. Вершинный щиток с 3 генитальными порами. (Табл. XXIX, фиг. 3). В. мел — третичные отложения. В. мел Мангышлака, Туркмении; неоген (миоцен) Подолии; меловые и третичные отложения З. Европы, Америки и Австралии.

Hypsopygaster Bajarunas, 1915. Тип рода — *H. ungosensis* Bajarunas, 1915;

в. мел (датский ярус) Мангышлака. Панцирь маленький, заметно расширяющийся к заднему краю. Род, близкий к *Tristomanthus*, но отличающийся от последнего тем, что вершина панциря отнесена сильно назад и расположена непосредственно над перипроктом. (Табл. XXIX, фиг. 4). Один вид. В. мел (датский ярус) Мангышлака.

Echinanthus Breynius, 1732. Тип рода — *Cassidulus scutella* Lamarck, 1801; палеоген (эоцен) Ю. Европы. Панцирь довольно большой, более или менее уплощенный. Перипрокт краевой или супрамаргинальный. Флосцелль относительно слабо развита. Туберкуляция очень тонкая и равномерная. (Табл. XXIX, фиг. 5). Более 70 видов. Палеоген — неоген. Палеоген Крыма и Мангышлака; палеоген — неоген (миоцен) З. Европы, Индии, Мадагаскара и С. Америки.

Вне СССР: *Fauraster* Lambert, 1924; *Stigmatopygus* d'Orbigny, 1855; *Oligopodia* Duncan, 1889; *Studeria* Duncan, 1889; *Neocatopygus* Duncan et Sladen, 1882; *Zuffardia* Checchia-Rispoli, 1917; *Paralampas* Duncan et Sladen, 1882; *Astrolampas* Pomel, 1883; *Pygurostoma* Cotteau et Gauthier, 1895; *Galerolampas* Cotteau, 1889; *Vologesia* Cotteau et Gauthier. 1895; *Pliolampas* Pomel, 1888; *Gitolampas* Gauthier, 1889; *Lefortia* Cossmann, 1901; *Eurhodia* Haime, 1853; *Clypeanthus* Cotteau, 1893; *Ilarionia* Dames, 1877; *Protolampas* Lambert, 1918; *Oligopygus* Loriol, 1887; *Haimea* Michelin, 1851; *Microlampas* Cotteau, 1887.

СЕМЕЙСТВО ECHINOLAMPADIDAE GRAY, 1851

Амбулакры петалоидные; поровые ряды в петалях неравной длины. Флосцелль развита хорошо. Вершинный щиток монобазальный. Эоцен — ныне.

Echinolampas Gray, 1825. Тип рода — *Echinanthus ovatus* Leske, 1778; современный вид; Индийский океан. Панцирь более или менее сильно выпуклый, но не конический. Перистом округло-пятиугольный или поперечный. Перипрокт инфрамаргинальный, поперечный. Петали довольно узкие; разница в длине поровых зон в петалях невелика. (Табл. XXIX, фиг. 6). Около 300 видов. Эоцен — ныне (повсеместно распространенный род). Эоцен Крыма и Мангышлака, миоцен Подолии и Армении.

Вне СССР: *Planilampas* Mortensen, 1948; *Conolampas* A. Agassiz, 1883; *Aplolampas* Lambert, 1906; *Craterolampas* Cotteau, 1890; *Plesiolampas* Duncan et Sladen, 1882; *Anisopetalus* Arnold et Clark, 1927; *Hypsoclypus* Pomel, 1869.

ОТРЯД SPATANGOIDA

Панцирь двустороннесимметричный, вытянутый в передне-заднем направлении, обычно с четко дифференцированными сторонами. Спереди развивается более или менее глубокая передняя борозда. Перипрокт в большинстве случаев супрамаргинальный, реже маргинальный или инфрамаргинальный; в последнем случае он расположен непосредственно у края, и плоскость его отверстия обращена назад и вниз. Вершинный щиток с 4 генитальными пластинками, которые в процессе эволюции могут сливаться друг с другом или с глазными пластинками. Число генитальных пор непостоянно, и может уменьшаться до двух и даже до одной. Перистом без челюстей, обычно в той или иной степени смещен вперед; плоскость перистомального отверстия у большинства представителей наклонена и обращена более или менее вперед или (в редких случаях) вверх. Амбулакральные и интерамбулакральные поля, как правило, дифференцированы и радиально и меридионально. Амбулакральные пластинки всегда простые, но амбулакральные поры значительно усложняются в строении и бывают различных типов. Расположение пластинок нижней поверхности приобретает специфические черты, особенно в приротовой части непарного интерамбулакра, преобразующегося в пластрон. Туберкулы и гранулы, очень мелкие и однородные у первых представителей отряда, сильно дифференцированы и в отдельных случаях достигают относительно крупных размеров. Юра — ныне. Объединяет подотряды Protosternata, Meridosternata и Amphisternata.

ПОДОТРЯД PROTOSTERNATA

Вершинный щиток разорван — задняя пара глазных пластинок смещена в сторону перипрокта. Амбулакры лентовидные, однородные, с мелкими порами, круглыми или в форме запятых. Приротовые части интерамбулакров почти не изменены или пластинки непарного интерамбулакра образуют зачаточный пластрон. Туберкуляция тонкая, гомогенная или слабо дифференцированная. Юра — н. мел. Включает семейства Collyritidae, Disasteridae.

СЕМЕЙСТВО COLLYRITIDAE d'ORBIGNY, 1853

Вершинный щиток интеркалярный. Перистом круглый, центральный или передний, с горизонтальной или слабонаклонной плоскостью отверстия. Приротовые участки амбулакров обычно образуют псевдофиллодии. Интерамбулакральные поля не изменены. Юра — н. мел (валанжин).

Pygorhytis Pomel, 1883. Тип рода — *Disaster ringens* L. Agassiz, 1835; ср. юра (байос) Франции. Панцирь округлый или округло-пятиугольный, с задней бороздой. Перистом центральный, погруженный. Приротовые части амбулакров заметно углублены. Перипрокт супрамаргинальный или краевой, соприкасается с задней парой глазных пластинок. (Табл. XXX, фиг. 1). Около 5 видов. В. юра (келловей) Крыма и С. Кавказа; ср. и в. юра З. Европы и Индии.

Pygomalus Pomel, 1883. Тип рода — *Spatangites ovalis* Leske, 1778; ср. юра (бат) З. Европы. Панцирь удлиненно-овальный, вздутый, со слабо выраженной передней бороздкой или без нее. Перистом передний. Перипрокт супрамаргинальный, высокий, соприкасается с задней парой глазных пластинок. (Табл. XXX, фиг. 2). 5 видов. В. юра (келловей) Туркмении; юра З. Европы.

Collyrites Desmoulins, 1835. Тип рода — *Ananchytes elliptica* Lamarck, 1791; в. юра (келловей) Франции. Панцирь удлиненно-овальный, с передней бороздой. Между задними глазными пластинками и передней частью вершинного щитка обычно имеется цепочка дополнительных (катенальных) пластинок. Перистом передний. Перипрокт супрамаргинальный, не соприкасается с задней парой глазных пластинок. Амбулакральные поры в форме запятых, расположены двускатно. (Табл. XXX, фиг. 3, рис. 209а). Около 10 видов. Ср. юра — н. мел. В. юра Крыма, С. Кавказа, Туркмении, Донбасса и Литвы; ср. юра — н. мел (валанжин) З. Европы, С. Африки и Индии.

Вне СССР: *Orbignyana* Ebray, 1860; *Cyclolampas* Pomel, 1883; *Grasia* Michelin, 1854; *Proholaster* Gauthier, 1896.

СЕМЕЙСТВО DISASTERIDAE GRAS, 1848

Вершинный щиток компактный; боковые глазные пластинки иногда срастаются с задними генитальными. Перистом передний, обычно заметно наклонен вперед. Непарный интерамбулакр изменен и его приротовые пластинки образуют зачаточный пластрон. Ср. юра — н. мел.

Disaster L. Agassiz, 1836. Тип рода — *Nucleolites granulosus* Goldfuss, 1826; в. юра З. Европы. Панцирь сильно удлиненный, овальный, с усеченным задним концом. Передняя борозда отсутствует. Перипрокт

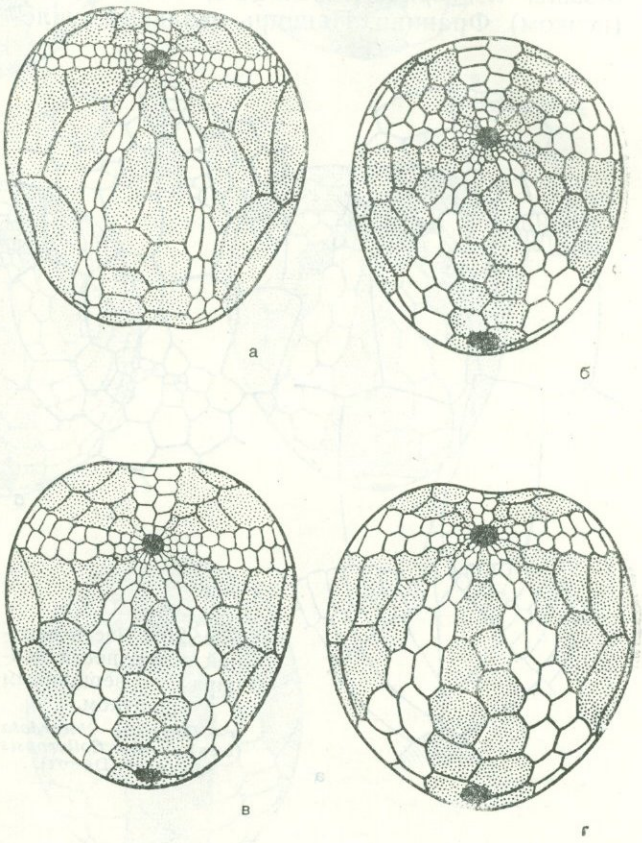


Рис. 208. Строение нижней поверхности панциря представителей семейства Disasteridae.
а — Tithonia exile (Eichwald); *б — Corthya ambigua* (Eichwald); *в — Collyropsis meyrati* (Ooster); *г — Collyropsis ovalum* (Desor).

супрамаргинальный, соприкасается с задней парой глазных пластинок. Пластинки непарного интерамбулакра расположены по амфистернальному плану. (Табл. XXX, фиг. 4). 5 видов. В. юра — н. мел. В. юра С. Кавказа и Туркмении, н. мел Крыма и Туркмении; в. юра — н. мел З. Европы и С. Африки.

Tithonia Pomel, 1883. Тип рода — *Nucleolites convexus* Catullo, 1820; в. юра (титон) Италии. Панцирь вздутый, с четкими передней и задней бороздами. Задние парные амбулакры изогнуты вершинами назад. Перипрокт супрамаргинальный, высокий, не соприкасается с задней парой глазных пластинок.

Приротовые пластинки непарного интерамбулакра образуют зачаточный пластрон амфистернального типа. (Табл. XXX, фиг. 5; рис. 208а). Более 5 видов. В. юра — н. мел. В. юра и н. мел Крыма; в. юра — н. мел З. Европы и С. Африки.

Corthya Pomel, 1883. Тип рода — *Disaster hemisphaericus* Gras, 1848; н. мел (неоком) Франции. Панцирь овальный, уплощенный, без передней борозды. Перипрокт маргинальный. Приротовые пластинки непарного интерамбулакра расположены меридостернально. (Табл. XXX, фиг. 6; рис. 208б). 2 вида. Н. мел (баррем) Крыма; н. мел З. Европы.

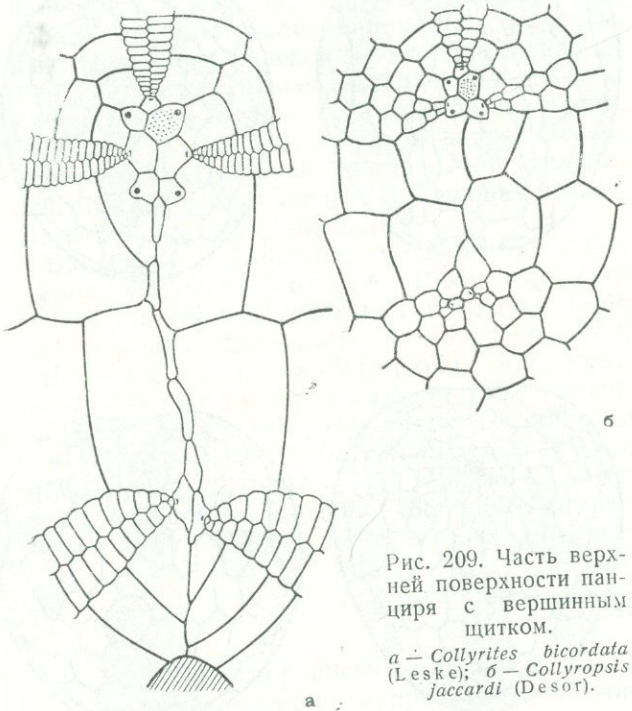


Рис. 209. Часть верхней поверхности панциря с вершинным щитком.

а — *Collyrites bicordata* (Leske); *б* — *Collyropsis jaccardi* (Desor).

Collyropsis Gauthier, 1896. Тип рода — *Spatangus carinatus* Leske, 1778. В. юра (титон) З. Европы. Панцирь яйцевидный или приближающийся к сердцевидному, с поверхностной передней бороздой. Перипрокт маргинальный или супрамаргинальный. Приротовые пластинки непарного интерамбулакра слабо дифференцированы или расположены меридостернально. (Табл. XXX, фиг. 7; рис. 208в, г; 209б). Около 7 видов. В. юра — н. мел. Н. мел Крыма и Грузии; в. юра — н. мел З. Европы, С. Африки и Мадагаскара.

Вне СССР: *Metaporinus* L. Agassiz, 1844; *Cardiolampas* Pomel, 1883; *Dialyaster* Pomel, 1883; *Acrolusia* Lambert, 1920; *Oustechinus* Lambert, 1931.

ПОДОТРЯД MERIDOSTERNATA

Вершинный щиток интеркалярный. Амбулакры поверхностные, лентовидные или субпеталоидные. Пластрон меридо-, мета- или ортостернальный. Фасциолы, если они имеются, маргинальная и субанальная. Н. мел — ныне. Включает семейства: Holasteridae, Stegasteridae, Urechinidae, Pourtalesiidae, Calymnidae.

СЕМЕЙСТВО HOLASTERIDAE PICTET, 1857

Перистом поперечно-овальный или бобовидный; удаленный от переднего края; обычно бывает несколько углублен спереди. Плоскость перистомального отверстия всегда наклонена и обращена вперед и вниз. Иногда имеется губа. Пластрон меридо- или метастернальный. Задние боковые интерамбулакральные поля всегда сплошные. Туберкуляция более или менее однородная; на нижней поверхности туберкулы крупнее, чем на верхней. Может присутствовать маргинальная фасциола. Н. и в. мел. 20 родов.

Holaster L. Agassiz, 1836. Тип рода — *Spatangus nodulosus* Goldfuss, 1826; в. мел (сеноман) Германии. Панцирь сердцевидного очертания, с варьирующей передней бороздой. Амбулакры обычно с нечеткими субпеталоидными участками, несущими более или менее удлиненные поры. Перистом поперечно-овальный. Перипрокт супрамаргинальный, относительно высокий. (Табл. XXXI, фиг. 1; рис. 210а, 211а). 50 видов. Н. и в. мел Кавказа, Крыма, Закаспийской области, Европы, С. Африки и Ю. Америки.

Sternotaxis Lambert, 1893. Тип рода — *Spatangus planus* Mantell, 1822. В. мел (в. турон) Англии. Панцирь различной высоты, с очень плоским основанием, сердцевидного очертания. Передняя борозда поверхностная, широкая. Амбулакры лентовидные, с микроскопическими порами. Перистом бобовидный. Перипрокт супрамаргинальный, относительно низкий, удлиненный. Пластрон метастернальный. (Табл. XXXI, фиг. 2; рис. 210б, 211б). 3 вида. В. мел (в. турон) Копет-Дага, Мангышлака, С. Кавказа, Донбасса; в. мел З. Европы.

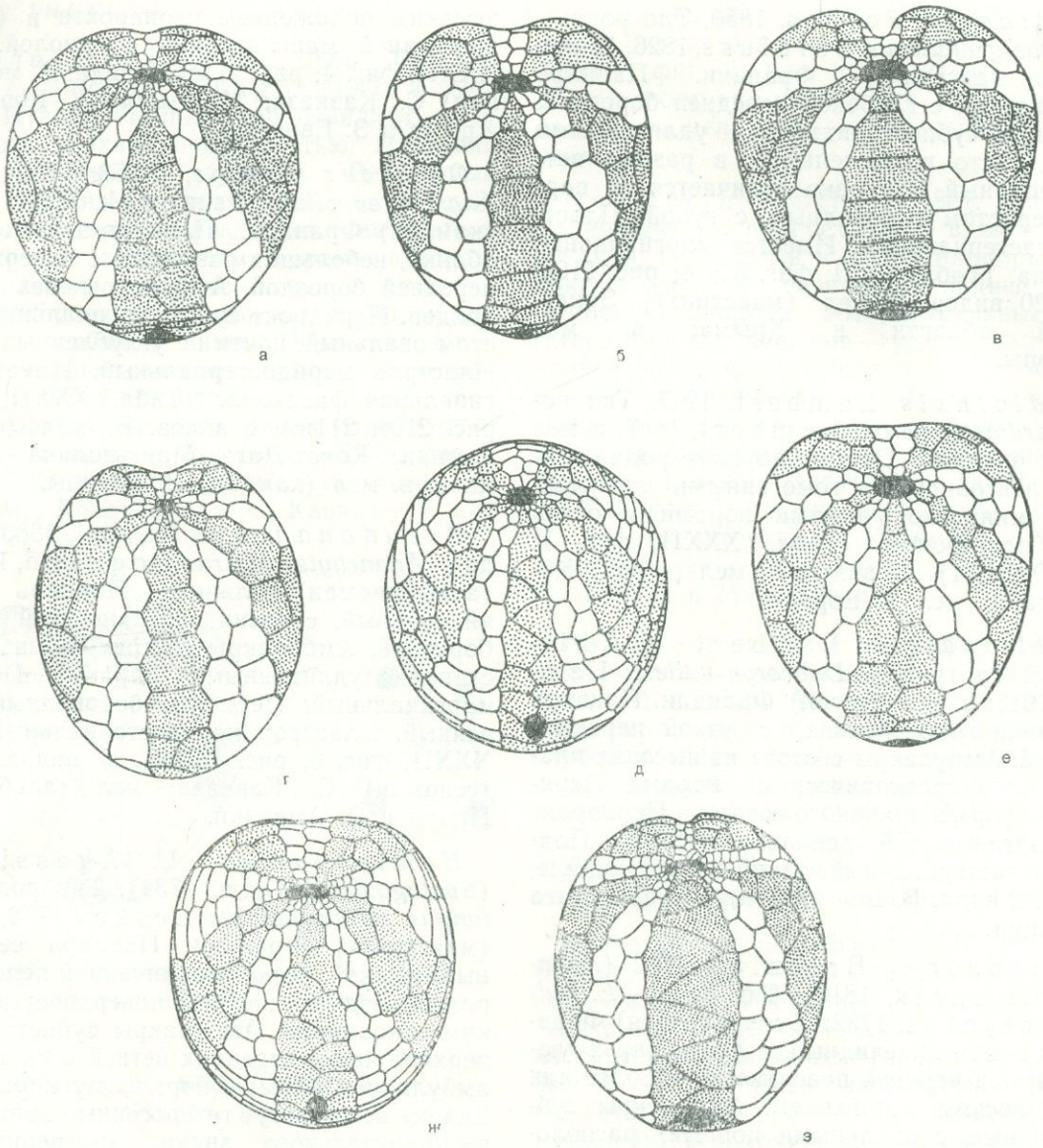


Рис. 210. Строение нижней поверхности панциря представителей семейства Holasteridae.
а — Holaster subglobosus (Leske); *б — Sternotaxis planus* (Mantell); *в — Cardiaster granulosus* (Goldfuss); *г — Cardiotaxis peroni* (Lambert); *д — Echinocorys sphaericus* (Schlüter); *е — Offaster pilula* (Lamarck); *ж — Pseudananchys algirus* (Coquand); *з — Hemipneustes striatoradiatus* (Leske).

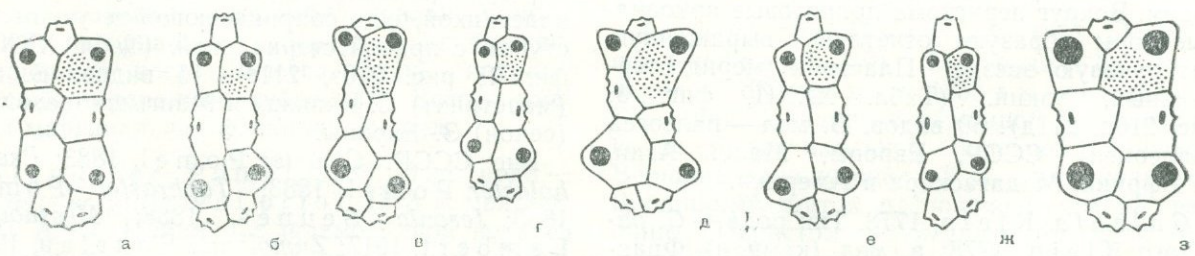


Рис. 211. Типы вершинных щитков представителей семейства Holasteridae.
а — Holaster subglobosus (Leske); *б — Sternotaxis planus* (Mantell); *в — Cardiaster granulosus* (Goldfuss); *г — Cardiotaxis peroni* (Lambert); *д — Echinocorys sphaericus* (Schlüter); *е—Galeola senonensis* (d'Orbigny); *ж — Offaster pilula* (Lamarck); *з — Hemipneustes striatoradiatus* (Leske).

Cardiaster Forbes, 1850. Тип рода — *Spatangus granulosus* Goldfuss, 1826. В. мел (кампан—маастрихт) Франции. Панцирь сердцевидный, с глубокой передней бороздой. Амбулакры субпеталоидные, с удлиненными порами, часто гетерогенными в разных ветвях. Непарный амбулакр отличается от парных. Перистом бобовидный, с губой. Пластрон метастернальный. Имеется маргинальная фасциола. (Табл. XXXI, фиг. 3 и 4; рис. 210в, 211в). 20 видов. В мел (маастрихт) Закаспийской области и Крыма; в. мел З. Европы.

Cardiotaxis Lambert, 1917. Тип рода — *Cardiaster peroni* Lambert, 1887; в. мел (турон) Франции. От предыдущего рода отличается лентовидными гомогенными амбулакрами с микроскопическими порами и очень узким пластроном. (Табл. XXXII, фиг. 1; рис. 210г, 211г). 12 видов. В. мел (турон) Копет-Дага; в. мел З. Европы.

Aurelianaster Lambert et Thiéry, 1925. Тип рода — *Leiocorys valletei* Lambert, 1913; в. мел (турон) Франции. Панцирь сердцевидного очертания, с узкой передней бороздой. Амбулакры состоят из высоких пластинок с микроскопическими порами. Перистом в форме широкого овала. Перипрокт супрамаргинальный, довольно высокий. Пластрон метастернальный, узкий. (Табл. XXXII, фиг. 2). 2 вида. В. мел (турон) З. Копет-Дага и Франции.

Echinocorys Breynius, 1732 (*Ananchytes* Lamarck, 1816). Тип рода — *E. vulgaris* Breynius, 1732; в. мел (сантон) Франции. Панцирь яйцевидный, с очень варьирующей формой верхней поверхности и более или менее плоским основанием. Амбулакры субпеталоидные, с овальными порами, расположенными двускатно. Перипрокт инфрамаргинальный, иногда маргинальный; помещается на плоском овальном возвышении — анальном пластроне. Перистом овальный до бобовидного, со значительно углубленным передним краем. Вокруг перистома приротовые арковидные поры образуют отчетливо выраженную пятилучевую звезду. Пластрон меридостернальный, узкий. (Табл. XXXII, фиг. 3; рис. 210д, 211д). 50 видов. В. мел — палеоген (палеоцен) СССР, Европы, Малой Азии, С. Африки, Мадагаскара и Америки.

Galeola Klein, 1778. Тип рода — *G. papillosa* Klein, 1778; в. мел (кампан) Франции. От *Echinocorys* отличается всегда маленькими размерами, высокими амбулакральными пластинками без субпеталоидов, более высоким положением перипрокта и (иногда) диффузной маргинальной фасциолой. (Табл. XXXII, фиг. 4; рис. 211е). 3 вида. В. мел (кампан) С. Кавказа, Мангышлака, Копет-Дага, Крыма и З. Европы.

Offaster Desor, 1858. Тип рода — *Ananchytes pilula* Lamarck, 1791; в. мел (кампан) Франции. Панцирь эхинокорисного облика, небольших размеров, с поверхностной передней бороздой. Амбулакры без субпеталоидов. Перипрокт супрамаргинальный. Перистом овальный, почти не углубленный спереди. Пластрон меридостернальный. Имеется маргинальная фасциола. (Табл. XXXII, фиг. 5; рис. 210е, 211ж). 6 видов. В. мел (сантон — кампан) Копет-Дага, Мангышлака, С. Кавказа; в. мел (кампан) З. Европы.

Pseudananchys Pomel, 1883. Тип рода — *Ananchytes algirus* Coquand, 1862; мел (альб-сеноман) Алжира. Панцирь широкояйцевидный, с очень поверхностной передней бороздой. Амбулакры состоят из низких пластинок с удлиненными порами. Перипрокт маргинальный. Перистом бобовидный, углубленный. Пластрон меридостернальный. (Табл. XXXII, фиг. 6; рис. 210ж). 6 видов. В. мел (сеноман) С. Кавказа; мел (альб—сенон) Ирана и С. Америки.

Hemipneustes L. Agassiz, 1836 (*Spatagoides* Klein, 1734). Тип рода — *Spatangus striatoradiatus* Leske, 1778; в. мел (маастрихт) Франции. Панцирь сердцевидный, с узкой, резко ограниченной передней бороздой, вздутой верхней поверхностью и плоским основанием. Амбулакры субпеталоидные; верхние части передних ветвей в каждой паре амбулакров лишены пор; внизу поры мелкие. Задние ветви несут гетерогенные поры в форме восклицательного знака, внутренние поры круглые, наружные — щелевидные. Перипрокт супрамаргинальный, расположен в глубокой нише. Перистом с губой, окружен пятилучевой звездой из арковидных пор. Пластрон меридостернальный нетипичный, с лабральной пластинкой, еще соприкасающейся узким выступом с правой стернальной. (Табл. XXXIII, фиг. 1; рис. 210з, 211з). 15 видов. В. мел (маастрихт) С. Кавказа и Мангышлака; в. мел (сенон) З. Европы.

Вне СССР: *Cibaster* Pomel, 1883; *Pseudholaster* Pomel, 1883; *Taphraster* Pomel, 1883; *Jeronia* Seunes, 1888; *Messaoudia* Lambert, 1917; *Zumoffenia* Fourtau, 1912; *Scagliaster* Munier-Chalmas, 1891; *Opisopneustes* Gauthier, 1889; *Toxopatagus* Pomel, 1883; *Ganbirretia* Gauthier, 1903.

Paronaster Airaghi, 1906. Тип рода — *P. cupuliformis* Airaghi, 1906; в. мел (сенон) Италии. Панцирь сердцевидный, с конусовидной верхней поверхностью. Передняя борозда у амбитуса глубокая. Вершинный щиток полуинтеркалярный; левая парная глазная пластинка не разделяет генитальные. Амбулакры с гетерогенными порами: внутренние — овальные, внешние — сильно удлиненные. Перипрокт супрамаргинальный, помещается в глубокой нише. Перистом почти краевой, с выступающей губой. Пластрон ортостернальный, разорванный. Задние боковые интерамбулакральные поля отделены от перистома и разорваны. (Табл. XXXII, фиг. 7; рис. 212). Один вид. В. мел (в. сантон — н. кампан). Копет-Дага и С. Кавказа; в. мел (сенон) З. Европы.

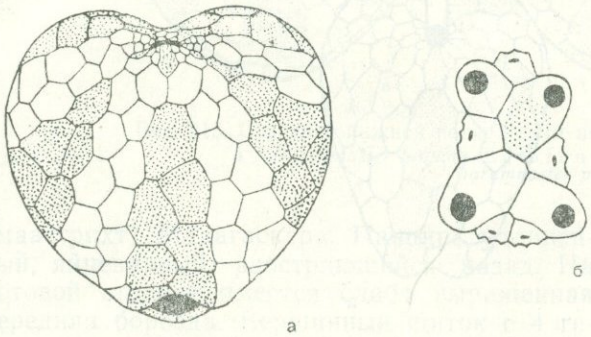


Рис. 212. *Paronaster cupuliformis* Airagh.
а — строение нижней поверхности; *б* — вершинный щиток.

СЕМЕЙСТВО STEGASTERIDAE LAMBERT, 1917

Перипрокт супрамаргинальный. Перистом круглый, расположен в основании желобовидной передней борозды. Плоскость перистомального отверстия круто наклонена вперед или вертикальная. Пластрон ортостернальный. Задние боковые интерамбулакральные поля обычно разорванные. Туберкуляция дифференцированная, часто имеются редкие крупные скробикулированные туберкулы. Всегда имеется маргинальная фасциола. В. мел.

Stegaster Pomel, 1883. Тип рода — *Cardiaster gillieroni* Loriol, 1873 в. мел (сенон) Альп. Панцирь с шлемовидной верхней поверхностью и плоским основанием. Амбулакральные пластинки высокие, с круглыми порами. Перипрокт на узкой углубленной арее, переходящей вниз в ростровидный пяточный бугор. Задние боковые поля сплошные. (Табл. XXXIII, фиг. 2; рис. 213а, 214а). 6 видов. В. мел (кампан—маастрихт) Кавказа и Закаспия; в. мел (кампан—маастрихт) З. Европы.

Guettaria Gauthier, 1887. Тип рода — *G. angladei* Gauthier, 1887; в. мел (сенон) Алжира. Вытянутый в длину панцирь, с глубокими вырезами передней и задней борозд. Основание плоское. Амбулакральные поры гетерогенные; внешние — удлиненные, внутренние — круглые. Перистом значительно удален от переднего края. Перипрокт расположен в нишеобразном углублении, которое внизу оканчивается двумя выступами, образующими подобие ласточкиного хвоста. (Табл. XXXIII, фиг. 3 и 4; рис. 213б, 214б). 10 видов. В. мел (маастрихт) З. Копет-Дага, С. Кавказа и Грузии; в. мел (сенон) Малой Азии, С. Африки и Мадагаскара.

Pseudoffaster Lambert, 1924. Тип рода — *Holaster caucasicus* Dru, 1844. В. мел (кампан) Кавказа. Панцирь более или менее равномерно вздутый. Передняя борозда неглубокая. Перистом почти краевой. Перипрокт высокий; анальная арея плоская, нерезко ограниченная. (Табл. XXXIII, фиг. 5; рис. 213в, 214в). 3 вида. В. мел (кампан—маастрихт) Копет-Дага, Мангышлака и Кавказа; в. мел (кампан) Испании.

Seunaster Lambert, 1912. Тип рода — *Holaster bouillei* Seunes, 1889; в. мел (кампан—маастрихт) Франции. Панцирь удлиненный, с шлемовидной верхней поверхностью и плоским основанием. Амбулакры субпеталоидные, с удлиненными двускатными порами. Перистом приближен к переднему краю. Перипрокт невысокий; задняя арея углубленная, внизу оканчивается двойными пяточными буграми. (Табл. XXXIV, фиг. 1; рис. 213г, 214г). 6 видов. В. мел (кампан—маастрихт) Копет-Дага, Кавказа и Карпат; в. мел (сенон) З. Европы, Малой Азии и С. Африки.

Infulaster Hagenov, 1858 (*Hagenovia* Duncan, 1889). Тип рода — *Cardiaster hagenovi* d'Orbigny, 1853; в. мел (сенон) Германии. Панцирь с вершиной на переднем конце и вертикальной передней стороной. Вершина от конусовидной до ростроподобной. Вершинный щиток расположен позади вершины. Перистом удаленный от края или краевой. Перипрокт высокий, помещается на узкой анальной арее с двумя пяточными буграми. (Табл. XXXIV, фиг. 2; рис. 213д, 214д).

5 видов. В. мел (турон—коньяк) Копет-Дага, Кавказа и Крыма; в. мел (сенон) З. Европы.

Вне СССР: *Lampadocorys* Pomel, 1883; *Rispolia* Lambert, 1917; *Tholaster* Seunes, 1890; *Lampadaster* Cotteau, 1889.

плоскость его отверстия почти горизонтальна. Приротовые участки всех интерамбулакральных полей ортостернального типа. Может быть субанальная фасциола. В. мел (датский ярус) — ныне.

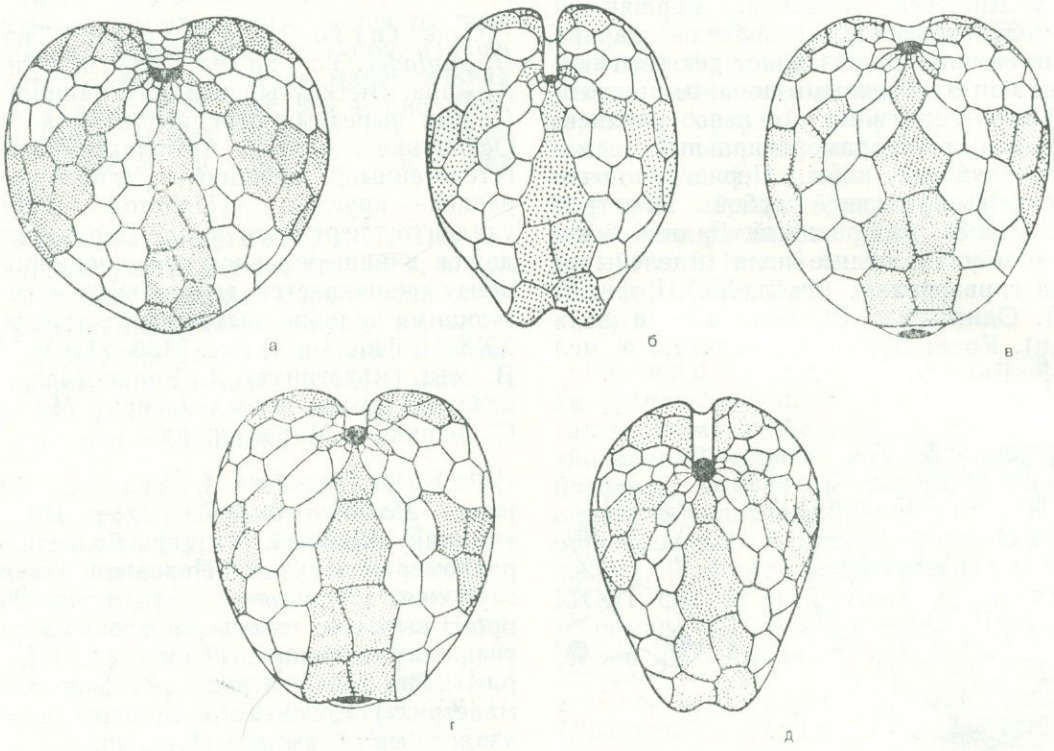


Рис. 213. Строение нижней поверхности панциря представителей семейства Stegasteridae.
а — Stegaster chalmasi Seunes; *б — Guettaria rocardi* Cotteau; *в — Pseudoffaster caucasicus* Dru; *г — Seunaster lamberti* Charles; *д — Infulaster excentricus* (Forbes).

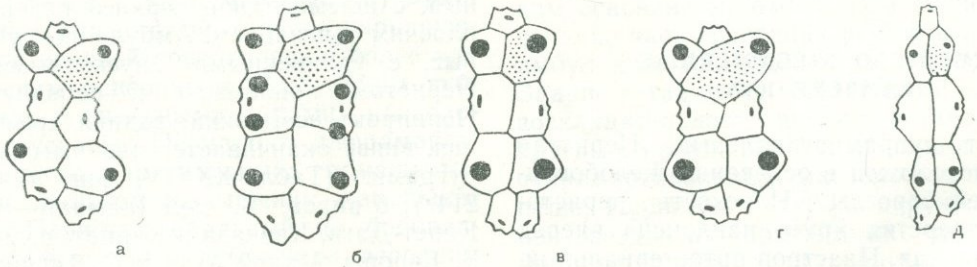


Рис. 214. Типы вершинных щитков представителей семейства Stegasteridae.
а — Stegaster chalmasi Seunes; *б — Guettaria rocardi* Cotteau; *в — Pseudoffaster caucasicus* Dru; *г — Seunaster lamberti* Charles; *д — Infulaster hagenovi* (Forbes).

СЕМЕЙСТВО URECHINIDAE DUNCAN, 1889

Овальный панцирь без передней борозды или с очень слабо развитой передней бороздой. Амбулакры гомогенные, поверхностные, с одиночными порами (у современных глубоководных форм) или с двойными микроскопическими. Перистом всегда удален от края;

Duncaniaster Lambert, 1896 *(Pomaster* Bajarunas, 1934). Тип рода — *Holaster australiae* Duncan, 1877; палеоген (эоцен) Австралии. Панцирь широкий, яйцевидный, плоский, со слабо вдавленным основанием. Вершинный щиток с тремя генитальными порами (лишен поры мадрепорит) и с оторванной задней парой глазных пласти-

нок. Перипрокт супрамаргинальный, но низко расположенный. Перистом поперечно-овальный, окружен четкой пятилучевой звездой перистомальных арковидных пор. Имеется субанальная фасциола. (Табл. XXXIV, фиг. 3; рис. 215а, 216а). 2 вида. Палеоген (в. палеоцен) Мангышлака; палеоген (эоцен) Австралии.

Basseaster Lambert, 1936. Тип рода — *B. rostratus* Lambert, 1936; в. мел (маастрихт) Мадагаскара. Панцирь удлиненный, яйцевидный, заостряющийся назад. На ротовой стороне имеется слабо выраженная передняя борозда. Вершинный щиток с 4 генитальными порами и с оторванными задними глазными пластинками. Перипрокт супрамаргинальный, высокий; задняя арея внизу переходит в четкий пяточный бугор. Перистом круглый. Имеется субанальная фасциола. (Табл. XXXIV, фиг. 4; рис. 215б, 216б). Один вид. В. мел (датский ярус) Дагестана; в. мел (маастрихт) Мадагаскара.

Garumnaster Lambert, 1907. Тип рода — *G. michaleti* Lambert, 1907; в. мел (датский ярус) Франции. Панцирь удлинённый, яйцевидный, уплощенный. Вершинный щиток сильно растянутый, с тремя генитальными порами (отсутствует пора на мадрепорите). Амбулакральные поры микроскопические. Перипрокт супрамаргинальный; анальная арея вниз переходит в пяточный бугор. Перистом поперечно-овальный до круглого, слабо вдавленный. Имеется субанальная фасциола. (Табл. XXXIV, фиг. 5; рис. 215в, 216в). 3 вида. В. мел (датский ярус) — палеоген (в. палеоцен) Мангышлака, Дагестана, Закавказья и Крыма; в. мел (датский ярус) З. Европы.

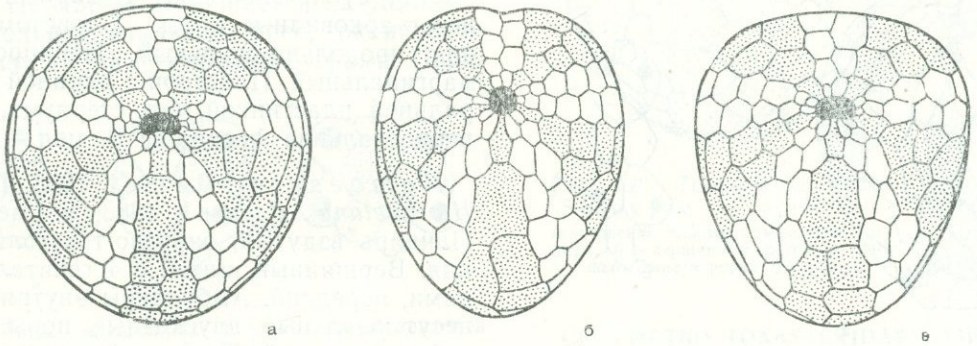


Рис. 215. Строение нижней поверхности панциря представителей семейства Urechinidae.
а — Duncaniaster luppovi (Bajarunas); *б — Basseaster rostratus* Lambert; *в — Garumnaster parvus* (Bajarunas).

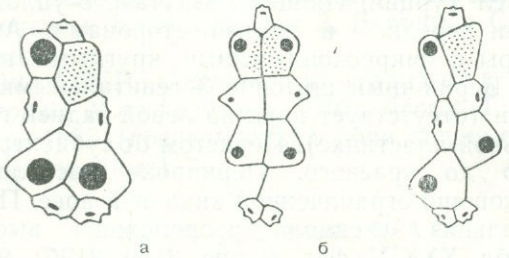


Рис. 216. Типы вершинных щитков представителей семейства Urechinidae.
а — Duncaniaster luppovi (Bajarunas); *б — Basseaster rostratus* Lambert; *в — Garumnaster parvus* (Bajarunas).

Вне СССР: *Chelonechinus* Bather, 1934. Остальные — современные глубоководные роды: *Urechinus* A. Agassiz, 1879; *Pilematechinus* A. Agassiz, 1904; *Plexechinus* A. Agassiz, 1904; *Stereopneustes* de Meijère, 1904.

СЕМЕЙСТВО POURTALESIIDAE A. AGASSIZ, 1881

Панцирь причудливой формы, обычно с субанальным ростром. Вершинный щиток, как правило, разорванный, с частично или полностью слившимися генитальными пластинками. Амбулакры гетерогенные, с одиночными (у современных) или двойными порами. Перипрокт супрамаргинальный. Перистом круглый краевой, с наклонной или вертикальной плоскостью отверстия. Пластрон ортостернальный. Имеется субанальная фасциола. В. мел—ныне.

Galeaster Seunes, 1889. Тип рода — *G. bertrandi* Seunes, 1889; в. мел (маастрихт) Пиреней. Панцирь с глубокой и широкой у амбитуса передней бороздой, резко суживающейся и исчезающей выше. Вершинный щиток со слившимися передними генитальными пластинками, обычно разорванный,

сдвинут в различной степени вперед. Непарный амбулакр отличается от парных низкими, широкими пластинками. Перипрокт высокий; анальная арея вниз переходит в ростроподобный пяточный бугор. Пластрон с тенденцией к разрыву. Задние боковые интерамбулакральные поля разорванные. (Табл. XXXIV, фиг. 6; рис. 217). 5 видов. В. мел (маастрихт) — палеоген (н. палеоцен) З. Копет-Дага, Мангышлака, Дагестана, С. Кавказа и

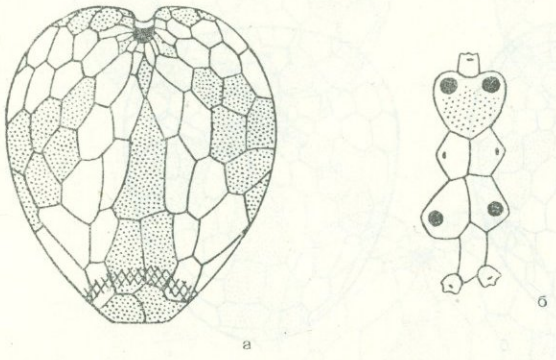


Рис. 217. *Galeaster carinatus* Ravn.
а — строение нижней поверхности панциря; *б* — вершинный щиток.

Крыма; в. мел (маастрихт—датский ярус) З. Европы.

Вне СССР: современные глубоководные роды *Pourtalesia* A. Agassiz, 1869; *Helgocystis* Mortensen, 1907; *Echinosigra* Mortensen, 1907; *Spatagocystis* A. Agassiz, 1879; *Echinocrepis* A. Agassiz, 1879; *Cystocrepis* Mortensen, 1907; *Ceratophysa* Pomel, 1883.

ПОДОТРЯД AMPHISTERNATA

Вершинный щиток компактный. Пластрон, если он имеется, амфистернальный. Могут присутствовать фасциолы всех типов. Н. мел— ныне. Включает семейства: Aeropsidae, Palaeopneustidae, Palaeostomatidae, Toxasteridae, Micrasteridae, Cyclasteridae, Hemiasteridae, Spatangidae, Pericosmidae, Schizasteridae, Brissidae.

СЕМЕЙСТВО AEROPSIDAE LAMBERT, 1896

Вершинный щиток этмофрактный, с непостоянным числом генитальных пластинок и пор. Амбулакры гетерогенные, поверхностные, иногда субпеталоидные. Непарный амбулакр несет арковидные поры. Перистом круглый или продольно-овальный. Перипрокт супрамаргинальный. Пластрон с длинной узкой лабральной пластинкой, без стернума. Имеется перипетальная фасциола. В. мел — ныне.

Homoeaster Pomel, 1883. Тип рода — *H. tunetanus* Pomel, 1883; в. мел Туниса. Панцирь вздутый, округло-треугольного сечения. Вершинный щиток с 4 генитальными порами, передний. Амбулакры внутри фасциолы несут овальные двускатные поры. Перистом субцентральный. Перипрокт находится на закругленной задней стороне. Перипетальная фасциола расположена низко. (Табл. XXXIV, фиг. 7; рис. 218а, 219а). 5 видов. В. мел (маастрихт—датский ярус) — палеоген (н. палеоцен) Кавказа и Крыма; в. мел С. Африки.

Ornithaster Cotteau, 1886. Тип рода — *Coraster alapliensis* Lambert, 1931; в. мел Турции. Панцирь вздутый, с уплощенными передней и задней сторонами. Амбулакры с микроскопическими круглыми порами. Вершинный щиток с 3 генитальными порами (отсутствует пора на левой задней генитальной пластинке). Перистом от субцентрального до краевого. Перипрокт расположен на хорошо ограниченной анальной арее. Перипетальная фасциола расположена высоко. (Табл. XXXIV, фиг. 8; рис. 218б, 219б). 9 ви-

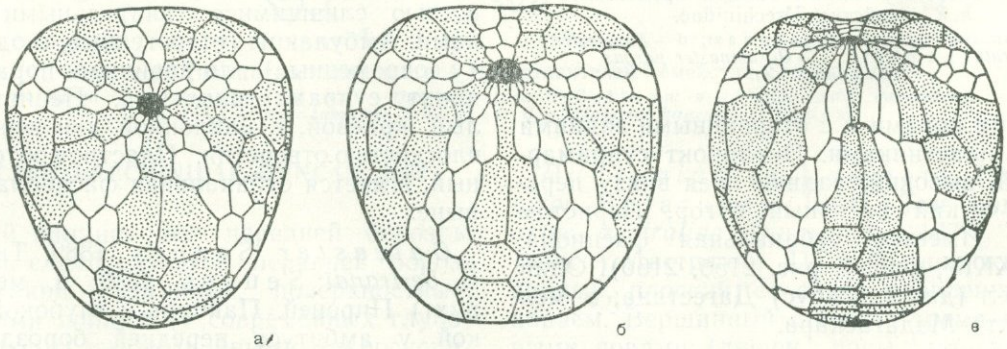


Рис. 218. Строение нижней поверхности панциря представителей семейства Aeropsidae.
а — *Homoeaster tunetans* Pomel; *б* — *Ornithaster alapliensis* (Lambert); *в* — *Coraster sphaericus* Seunes.

дов. В. мел (сантон—датский ярус) — палеоген (н. палеоцен) З. Копет-Дага, Кавказа, Крыма; в. мел Малой Азии, С. Африки, З. Европы.

Coraster Cotteau, 1886. Тип рода — *C. vilanovae* Cotteau, 1886; в. мел (датский ярус) Испании. Панцирь шаровидный, с широкой поверхностной передней бороздой. Вершинный щиток с 4 генитальными порами. Амбулакры с овальными (каплевидными) двускатными порами. Перистом от переднего до краевого. Перипрокт помещается на уплощенной треугольной анальной аree, оканчивающейся внизу двумя пяточными буграми. Перипетальная фасциола располагается между вершиной и перипроктом, почти посередине. (Табл. XXXIV, фиг. 9; рис. 218в, 219в). 5 видов. В. мел (кампан — датский ярус) — палеоген (палеоцен) Копет-Дага, Мангышлака, Кавказа и Крыма; в. мел З. Европы и С. Африки.

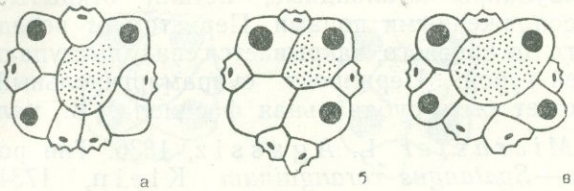


Рис. 219. Типы вершинных щитков представителей семейства Aeropsidae.
а — Homoeaster tunetanus Pomel; *б — Ornithaster alapliensis* (Lambert); *в — Coraster cubanicus* Poslavskaja.

Вне СССР: *Cottreaucorys* Lambert, 1920; *Aeropsis* Mortensen, 1907; *Aceste* Thomson, 1877 (последние два рода современные глубоководные).

INCERTAE FAMILIAE

Turanglaster Solovjev et Melikov, 1963. Тип рода — *T. nazkii* Solovjev et Melikov, 1963; в. мел (кампан) Туркмении и Азербайджана. Панцирь овальный, несколько суживающийся к заднему краю, со слабо выраженной передней бороздой. Вершинный щиток этмофрактный, с 4 генитальными порами. Амбулакры лентовидные, в приротовых частях погруженные. Приротовые единичные пластинки интерамбулакров довольно сильно вздуты. Непарный задний интерамбулакр не преобразован в пластрон, но пластинки расположены амфистерально. Перистом передний, округло-пятиугольный. Перипрокт супрамаргинальный. В задней части нижней поверхности, в области непарного интерамбулакра, находится неправильное кольцо «субанальной» фасциолы. (Табл. XXXV, фиг. 1; рис. 220). Один вид. В. мел (кампан) Туркмении и Азербайджана.

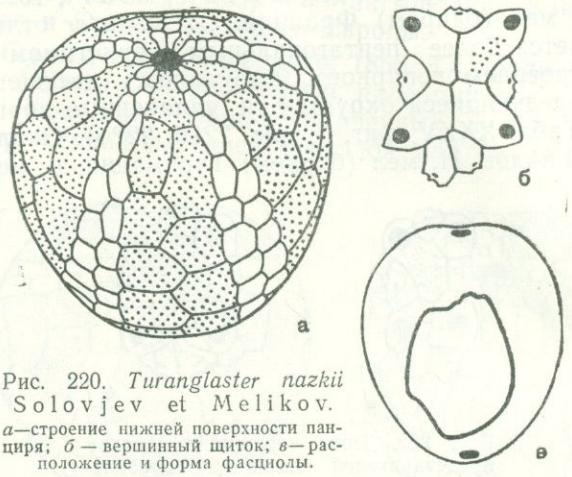


Рис. 220. *Turanglaster nazkii* Solovjev et Melikov.
а—строение нижней поверхности панциря; *б* — вершинный щиток; *в*—расположение и форма фасциолы.

СЕМЕЙСТВО TOXASTERIDAE LAMBERT, 1920

Панцирь низкий, уплощенный. Вершинный щиток этмофрактный, с 4 генитальными порами. Амбулакры гетерогенные; парные — с длинными углубленными открытыми петалями; непарный амбулакр—апеталоидный. Перипрокт супрамаргинальный. Перистом передний субпентагональный. Пластрон зачаточный. Н. мел.

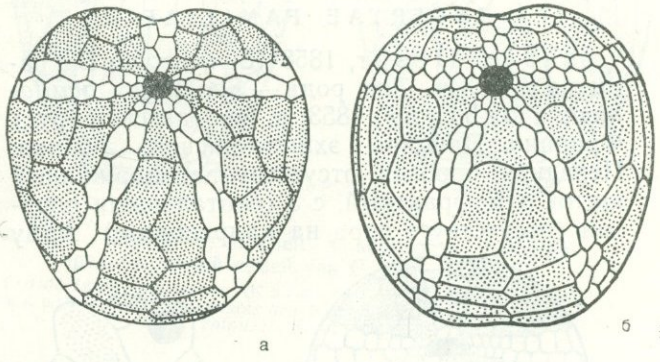


Рис. 221. Строение нижней поверхности панциря представителей семейства Toxasteridae.
а — Toxaster granosus d'Orbigny; *б — Heteraster oblongus* (Brongniart).

Toxaster L. Agassiz, 1840 (*Echinospatagus* d'Orbigny, 1853). Тип рода — *Spatangus retusus* Lamarck, 1816; н. мел (готерив) Франции. Панцирь с широкой поверхностной бороздой. Петали изогнутые, несут удлиненные, несопряженные поры. (Табл. XXXV, рис. 2; рис. 221а, 222а). Около 40 ви-

дов. Н. мел (валанжин — альб) Закаспийской обл., Кавказа и Крыма; н. мел З. Европы, С. Африки, Малой Азии и С. Америки.

Heteraster d'Orbigny, 1853. Тип рода — *Spatangus oblongus* Brongniart, 1822; н. мел (баррем) Франции. От *Toxaster* отличается более пентагональным перистомом и строением непарного амбулакра, несущего чередующиеся округлые и удлиненные поры. (Табл. XXXV, фиг. 3; рис. 221б, 222б). Около 20 видов. Н. мел (баррем) Туркмении; н. мел

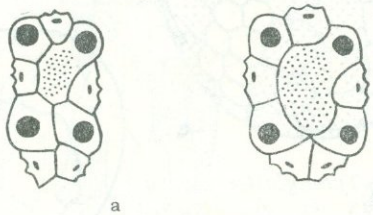


Рис. 222. Типы вершинных щитков представителей семейства Toxasteridae.
а — Toxaster granosus d'Orbigny; *б — Heteraster oblongus* (Brongniart).

(баррем — альб) З. Европы, С. Африки, Малой Азии и С. Америки.

Вне СССР: *Aphelaster* Lambert, 1920; *Enallepneustes* Pomel, 1883.

INCERTAE FAMILIAE

Isaster Desor, 1858 (*Schwezovia* Bajarunas, 1934). Тип рода — *Spatangus aquitanicus* d'Orbigny, 1853; в. мел (датский ярус) Франции. Панцирь эхинокорисного облика. Передняя борозда отсутствует. Вершинный щиток этмофрактный, с 3 генитальными порами (отсутствует пора на мадрепорите). Амбулакры гомогенные, петалоидные. Петали открытые, с удлиненными, сопряженными порами. Перистом передний, удаленный от края, с небольшой губой и псевдофиллодиями. Перипрокт маргинальный, помещается на уплощенном заднем конце. (Табл. XXXV, фиг. 4; рис. 223). 2 вида. В. мел (датский ярус) — палеоген (палеоцен) Крыма, Закавказья и Закаспийской области. В. мел (датский ярус) З. Европы и Малой Азии.

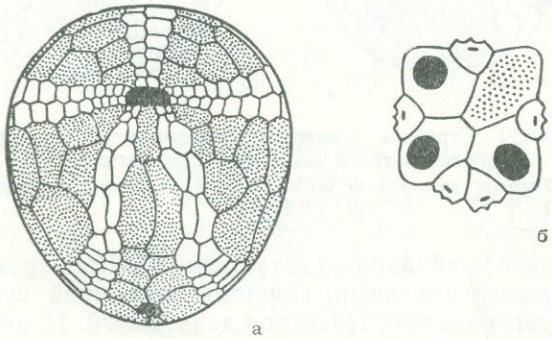


Рис. 223. *Isaster aquitanicus* (d'Orbigny).
а — строение нижней поверхности панциря; *б* — вершинный щиток.

С родом *Isaster* связан современный глубоководный *Isopatagus obovatus* Mortensen.

СЕМЕЙСТВО MICRASTERIDAE LAMBERT, 1920

Панцирь сердцевидный. Передняя борозда глубокая. Вершинный щиток этмофрактный. Амбулакры петалоидные; петали открытые, с сопряженными порами. Перистом от переднего до краевого, закрывается снизу выступающей губой. Перипрокт супрамаргинальный. Может быть субанальная фасциола. В. мел.

Micraster L. Agassiz, 1836. Тип рода — *Spatangus coranguinum* Klein, 1734; в. мел (сантон) Франции. Панцирь с более или менее резко выраженным задним гребнем и вершиной сзади вершинного щитка. Амбулакры гетерогенные; непарный амбулакр несет арковидные поры. Перистом становится совсем краевым, и край губы выступает за передний край. Плоскость перистомального отверстия изменяется от наклонной до вертикальной и даже обращенной вверх. Анальная арея углубленная, резко ограниченная, оканчивается внизу двумя сильно выступающими пяточными буграми. Всегда имеется субанальная фасциола. (Табл. XXXV, фиг. 5; рис. 224а, 225а). Почти 70 видов. В. мел (турон — кампан) Копет-Дага, Мангышлака, Кавказа, Крыма, Поволжья и Донбасса; в. мел З. Европы.

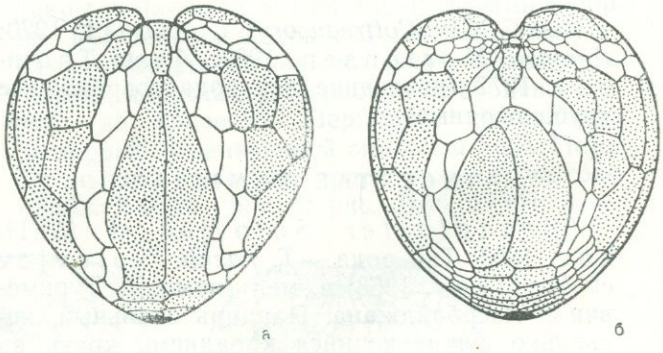


Рис. 224. Строение нижней поверхности панциря представителей семейства Micrasteridae.
а — Micraster coravium Poslavskaja; *б — Isomicraster stolleyi* Lambert.

Isomicraster Lambert, 1901. Тип рода — *I. stolleyi* Lambert, 1901; в. мел (кампан) Бельгии. Панцирь с правильно конусовидной высокой верхней поверхностью. Вершинный щиток совпадает с вершиной. Амбулакры гомогенные; непарная петаль не отличается от парных. Перистом приближен к переднему краю, но не краевой. Плоскость перистомального отверстия вертикальная. Перипрокт относительно низкий, расположен на закругленной, не резко ограниченной площадке. У молодых особей часто имеется субанальная фасциола, исчезающая у взрослых. (Табл. XXXVI, фиг. 1; рис. 224б, 225б). 10 видов. В. мел (сантон — маастрихт) З. Копет-Дага, Мангышлака, Вольска и Кавказа; в. мел (турон — сенон) З. Европы, С. Африки и Мадагаскара.

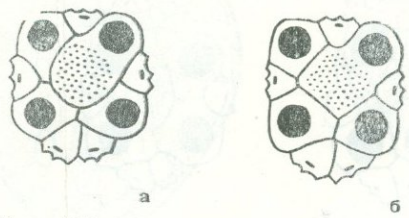


Рис. 225. Типы вершинных щитков представителей семейства Micrasteridae.
а — Micraster coranguinum (Klein); *б — Isomicraster stolleyi* Lambert.

Вне СССР: *Epiaster* d'Orbigny, 1855; *Gibbaster* Gauthier, 1887.

СЕМЕЙСТВО CYCLASTERIDAE POSLAVSKAJA, FAM. NOV.

Панцирь непостоянной формы, с поверхностной передней бороздой или без нее. Вершинный щиток этмофрактный. Амбулакры обычно гетерогенные; петали открытые или полузакрытые, с гладкими срединными зонами. Перистом передний, но не краевой. Перипрокт супрамаргинальный, высокий; анальная арея не выражена. Имеется субанальная фасциола и иногда перипетальная. В. мел — ныне.

Protobrissus Lambert, 1907. Тип рода — *Pr. mortenseni* Lambert, 1907; в. мел (датский ярус) Ю. Франции. Панцирь вздутый, короткий, с широкой поверхностной передней бороздой. Вершинный щиток с 4 генитальными порами. Парные петали прямые, очень глубокие; задние петали сближены и прижаты к гребню. Перистом субпентагональный, с небольшой губой. Пластрон с длинной лабральной пластинкой и маленьким стернумом. Около петалей развиты участки милиарных гранул, иногда сливающиеся в диффузную полуперипетальную фасциолу. (Табл. XXXVI, фиг. 2; рис. 226а, 227а). 5 видов. В. мел (датский ярус) — палеоген (в. палеоцен) Общего Сырта, Мангышлака, Кавказа и Крыма; в. мел З. Европы.

Cyclaster Cotteau, 1856. Тип рода — *C. declivus* Cotteau, 1856; палеоген (эоцен) Ю. Франции. Панцирь удлиненный, со слабо выраженной передней бороздой или без нее.

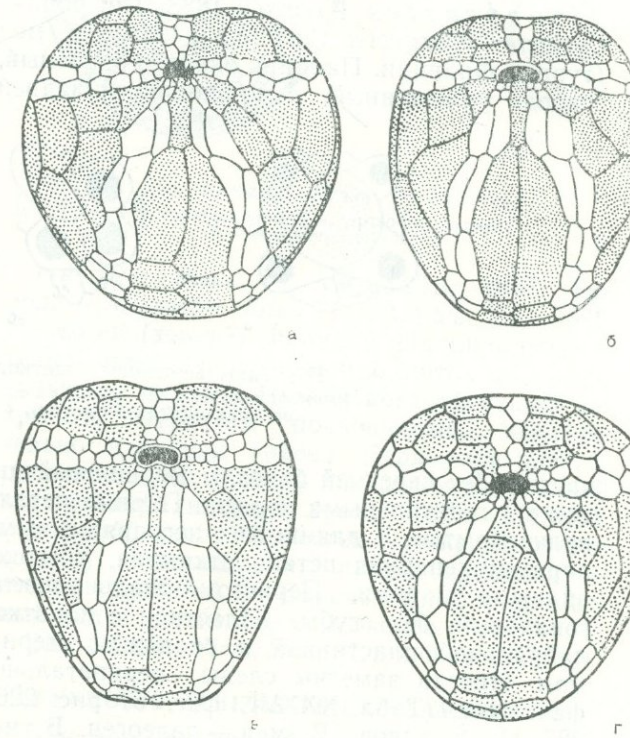


Рис. 226. Строение нижней поверхности панциря представителей семейства Cyclasteridae.
а — Protobrissus depressus (Kongiel); *б — Cyclaster gindrei* (Seunes); *в — Brissopneustes aturicus* (Seunes); *г — Isopneustes coloniae* (Cotteau).

Вершинный щиток с 3 генитальными порами. Петали короткие, поверхностные, полузакрытые. Перистом почковидный, с маленькой губой. Пластрон с длинной лабральной пластинкой и длинным стернумом. Имеется полуперипетальная фасциола (отсутствует спереди), иногда приобретающая характер диффузной. (Табл. XXXVI, фиг. 3; рис. 226б, 227б). 20 видов. В. мел — палеоген. В. мел (маастрихт — датский ярус) З. Копет-Дага, Общего Сырта, Мангышлака и Кавказа; в. мел — палеоген (эоцен) З. Европы, Мадагаскара и Кубы. Один современный вид в Индийском океане.

Brissopneustes Cotteau, 1886. Тип рода — *B. vilanovae* Cotteau, 1886. Панцирь удлиненный, угловатый, с четко ограни-

ченной поверхностной бороздой. Вершинный щиток с 3 генитальными порами. Петали длинные, неглубокие, открытые. Перистом большой, полулунный, с хорошо развитой губой. Пластрон с длинной лабральной пластинкой и крупным длинным стернумом. (Табл. XXXVI, фиг. 4; рис. 226в, 227в). 7 видов. В. мел (датский ярус) — палеоген (н. эоцен) Мангышлака и Кавказа; в. мел (маастрихт) — палеоген (эоцен) З. Европы.

Isopneustes Pomel, 1883. Тип рода — *Cyclaster bourgeoisi* Cotteau, 1857; в. мел (турон) Франции. Панцирь округло-овальный, спереди уплощенный, с приподнятой задней частью, без передней борозды. Вершинный щиток с 4 генитальными порами. Парные петали полузакрытые, с длинными несопряженными порами; непарная петаль открытая, с арковидными порами. Перистом овально-пентагональный, без губы. Пластрон с короткой лабральной пластинкой и овальным стернумом. Иногда заметны следы перипетальной фасциолы. (Табл. XXXVI, фиг. 5; рис. 226г, 227 г). 5 видов. В. мел — палеоген. В. мел (датский ярус) Крыма; в. мел — палеоген (палеоцен) З. Европы.

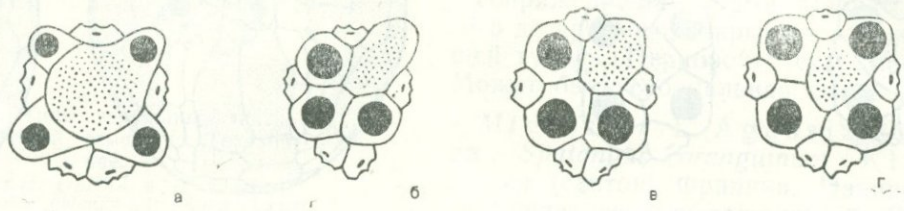


Рис. 227. Типы вершинных щитков представителей семейства Cyclasteridae
а — Protobrissus tercensis (Cotteau); *б — Cyclaster gindrei* (Seunes); *в — Brissopneustes aturicus* (Seunes); *г — Isopneustes coloniae* (Cotteau).

СЕМЕЙСТВО HEMIASTERIDAE H. L. CLARK, 1917

Панцирь варьирующей формы. Вершинный щиток этмофрактный или этмолизный, с 4 генитальными порами. Петали гетерогенные, парные, закрытые. Перистом передний, некраевой, с небольшой губой. Перипрокт супрамаргинальный. Имеется перипетальная фасциола. Н. мел — ныне.

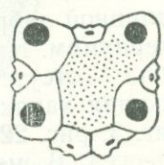


Рис. 228. Вершинный щиток *Hemiaster nasutulus* Cotteau.

Hemiaster Desor, 1847. Тип рода — *Spatangus bufo* Brongniart; в. мел (сеноман) Нормандии. Панцирь с варьирующей передней бороздой, иногда полностью отсутствующей. Петали примерно равной величины или задние несколько короче. Непарная петаль длинная. Плоскость перистомального отверстия несколько наклонена вперед. Перипрокт высокий, расположен на плоской овальной анальной арее. (Табл. XXXVII, фиг. 1; рис. 228). Род полиморфный, включает около 200 видов. Н. мел — ныне. Мел Ср. Азии; в. мел (датский ярус) Крыма; мел — неоген (миоцен) З. Европы, Малой Азии и С. Америки; 4 современных вида в Тихом и Атлантическом океанах.

Вне СССР: *Peroniaster* Gauthier, 1887; *Holcopneustes* Cotteau, 1889; *Heterolampas* Cotteau, 1862; *Hypsopatagus* Pomel, 1883; *Thachyaster* Pomel, 1869; *Ditremaster* Munier-Chalmas, 1885; *Sarsiaster* Mortensen, 1950; *Distefanaster* Checchia—Rispoli, 1902; *Sinaechinus* Hayasaka, 1948; *Vomeraster* Lambert, 1920; *Palhemiaster* Lambert, 1920.

СЕМЕЙСТВО SPATANGIDAE GRAY, 1825

Панцирь разнообразной формы, с более или менее развитой передней бороздой. Вершинный щиток этмолизный. Парные амбулакры петалоидные. Петали закрытые, часто с редуцированными передними поровыми ветвями. Непарный амбулакр апеталоидный, с арковидными порами. Перистом передний, некраевой, с четкой губой. Хорошо развиты перибуккальные поры. Туберкулы дифференцированы в очень сильной степени. Имеется субанальная фасциола. Эоцен — ныне.

Hemipatagus Desor, 1858. Тип рода — *Spatangus hoffmanni* Goldfuss, 1826; эоцен Германии. Панцирь субсердцевидный, плоский, с несколько вдавленной нижней стороной. Петали поверхностные. Передние поровые ветви передней пары петалей в верхней

части атрофированы. Перистом с почти горизонтальной плоскостью отверстия. Перипрокт низкий, расположен на уплощенной поверхности. Средняя часть основания лишена туберкулов. В передней половине верхней поверхности развиты крупные погруженные туберкулы. (Табл. XXXVII, фиг. 2 и 3; рис. 229). 30 видов. Палеоген — неоген. Палеоген (эоцен) Мангышлака; палеоген (эоцен) — неоген (плиоцен) З. Европы, Малой Азии и С. Америки.

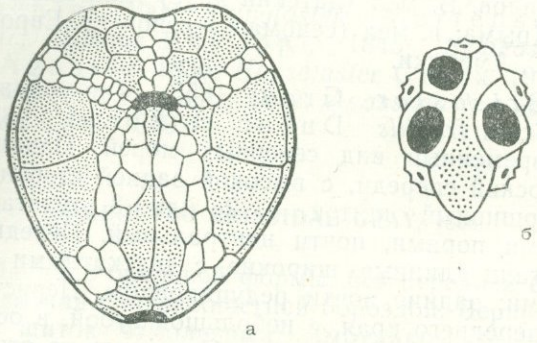


Рис. 229. *Hemipatagus hoffmani* (Goldfuss).
а — строение нижней поверхности панциря;
б — вершинный щиток.

Вне СССР: *Spatangus* Gray, 1825; *Oppenheimia* Cossman, 1900; *Maretia* Gray, 1855; *Paramaretia* Mortensen, 1950; *Hemimaretia* Mortensen, 1950; *Pseudomaretia* Koehler, 1914; *Nacospatangus* A. Agassiz, 1873; *Atelospatangus* Koch, 1885; *Laevipatagus* Noetling, 1885.

СЕМЕЙСТВО PERICOSMIDAE LAMBERT, 1905

Панцирь плоский снизу, с варьирующей верхней поверхностью и с передней бороздой. Вершинный щиток этмолизный. Амбулакры гетерогенные. Парные амбулакры—петалоидные, с несопряженными порами. Непарный амбулакр апеталоидный, с маленькими круглыми порами. Перистом с небольшой губой. Перипрокт супрамаргинальный. Имеются перипетальная и маргинальная фасциолы. Палеоген (эоцен) — ныне.

Kertaster Bajarunas, 1934. Тип рода — *K. temiri* Bajarunas, 1934; палеоген (палеоцен) Мангышлака. Панцирь с высокой неправильно куполовидной верхней поверхностью. Вершинный щиток с 2 генитальными порами. Петали углубленные, полузакрытые. Перистом узкий, полулунный, с сильно выступающей остроугольной губой. Перипрокт очень низкий, расположен на сильно скошенной широкой анальной арее. (Табл. XXXVII, фиг. 4; рис. 230). 2 вида. Палеоген (палеоцен) Мангышлака.

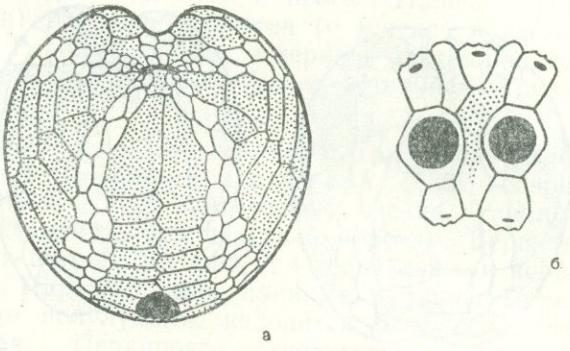


Рис. 230. *Kertaster temiri* Bajarunas.
а — строение нижней поверхности панциря;
б — вершинный щиток.

Pericosmus L. Agassiz, 1847. Тип рода — *Micraster latus* L. Agassiz, 1846. Палеоген (эоцен?) Франции. Панцирь относительно плоский. Вершинный щиток с 3 генитальными порами. Петали поверхностные, закрытые. Перистом почковидный, незначительно наклонен вперед. Перипрокт низкий, расположен на плоской или слабо вдавленной треугольной анальной арее. (Табл. XXXVII. фиг. 5). 50 видов. Палеоген — ныне. Палеоген (эоцен) Мангышлака; палеоген (эоцен) — неоген (плиоцен) З. Европы. Один современный вид в Атлантическом океане.

Вне СССР: *Victoriaster* Lambert, 1920.

СЕМЕЙСТВО SCHIZASTERIDAE LAMBERT, 1905

Панцирь изменчивой формы, с резко ограниченной передней бороздой. Вершинный щиток этмолизный. Амбулакры гетерогенные. Парные амбулакры петалоидные; петали закрытые, с овальными несопряженными порами. Непарный амбулакр обычно апеталоидный, с арковидными порами. Перистом передний — до краевого. Перипрокт супрамаргинальный. Имеется перипетальная фасциола и, как правило, латероанальная. 20 родов. В. мел — ныне.

Sanfilippaster Checchia — Rispoli, 1932. Тип рода — *Proraster geayei* Cottreau, 1908; в. мел (сантон) Мадагаскара. Панцирь вытянутый в длину, плоский, с очень глубокой желобовидной передней бороздой. Вершинный щиток с 3 генитальными порами, сдвинутый назад. Передние парные петали длинные; задние — почти редуцированы. Перистом краевой, узкий, без губы, с вертикальной плоскостью отверстия, помещается в основании передней борозды. Перипрокт низкий.

Пластрон с очень короткой лабральной пластинкой и большим стернумом. Имеется только перипетальная фасциола. (Табл. XXXVII, фиг. 6; рис. 231а, 232а). Один вид. Палеоген (в. палеоцен) Мангышлака и З. Грузии; в. мел(?) Мадагаскара.

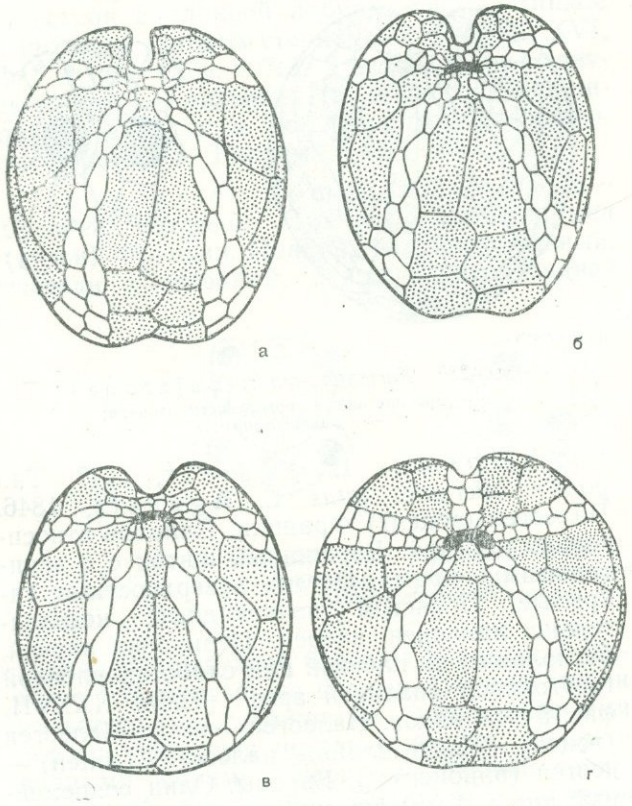


Рис. 231. Строение нижней поверхности панциря представителей семейства Schizasteridae.
а — Sanfilippaster geayi (Cottreau); *б — Proraster desori* (Oedum); *в — Brisaster burlensis* (Bajarunas); *г — Linthia bajsarensis* Bajarunas.

Вершинный щиток с 3 генитальными порами. Передние петали очень длинные; задние почти редуцированные. Перистом вблизи переднего края, с небольшой широкой губой и наклоненной вперед плоскостью отверстия. Перипрокт низкий. Пластрон с очень короткой лабральной пластинкой и без стернума. Стернальные пластинки относительно короткие, сильно смещенные друг относительно друга. Имеется только перипетальная фасциола. (Табл. XXXVII, фиг. 7; рис. 231б, 232б). 5 видов. В. мел (датский ярус) Мангышлака, и Крыма; в. мел (сеноман — сенон) З. Европы и С. Америки.

Brisaster Gray, 1855. Тип рода — *Brissus fragilis* Duben et Koren, 1872; современный вид северных морей. Панцирь плоский спереди, с высокой задней стороной. Вершинный щиток с 2 или 3 генитальными порами, почти центральный. Передние петали длинные, широкие, с двускатными порами; задние почти редуцированы. Перистом у переднего края, с небольшой губой, в основании передней борозды. Плоскость ее отверстия наклонена вперед. Пластрон с относительно длинной лабральной пластинкой и большим стернумом. Имеются перипетальная и латероанальная фасциолы. (Табл. XXXVII, фиг. 8 и 9; рис. 231в, 232в). 50 видов. Палеоген — ныне. Палеоген Мангышлака; палеоген (эоцен) — неоген (плиоцен) З. Европы, С. Америки, Кубы и Малой Азии; современные формы — в Тихом океане и Атлантике.

Linthia Desor, 1853. Тип рода — *L. insignis* Merian, 1875; палеоген (эоцен) Альп. Панцирь вздутый, с относительно выпуклым основанием. Вершинный щиток с 4 генитальными порами. Петали передние и задние почти равной длины, полузакрытые, с удлиненными порами. Перистом большой

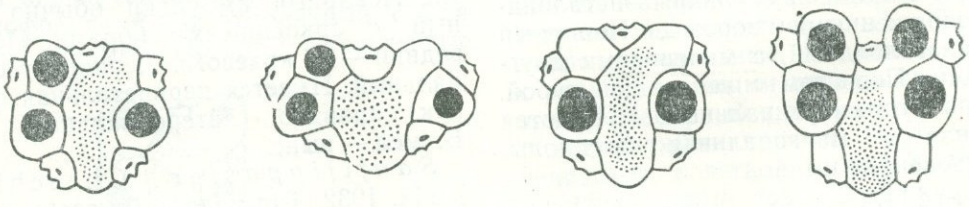


Рис. 232. Типы вершинных щитков представителей семейства Schizasteridae:
а — Sanfilippaster geayi (Cottreau); *б — Proraster desori* (Oedum); *в — Brisaster burlensis* (Bajarunas); *г — Linthia bajsarensis* Bajarunas.

Proraster Lambert, 1895. Тип рода — *Schizaster atavus* Arnaud, 1883; в. мел (сенон) Франции. Панцирь удлиненный, плоский. Передняя борозда у амбитуса глубокая. полулунный, с широкой губой. Перипрокт высокий. Пластрон с короткой широкой лабральной пластинкой и относительно коротким стернумом. Имеются перипетальная и латеро-

анальная фасциолы. (Табл. XXXVIII, фиг. 1; рис. 231г, 232г). 40 видов. В. мел — неоген. В. мел (датский ярус) — палеоген (палеоцен) Мангышлака, Крыма и Ср. Азии; в. мел (сенон) — неоген (плиоцен) З. Европы, Малой Азии, С. Америки и Японии.

Вне СССР: *Periaster* d'Orbigny, 1854; *Paraster* Pomel, 1869; *Protenaster* Pomel, 1883; *Prymnaster* Koehler, 1914; *Peribrissus* Pomel, 1869; *Schizopneustes* Thiéry, 1907; *Lutetiaster* Lambert, 1920; *Diploporaster* Mortensen, 1950; *Faorina* Gray, 1851; *Abatus* Troschel, 1851; *Amphipneustes* Koehler, 1900; *Tripylaster* Mortensen, 1907; *Tripylus* Philippi, 1845; *Schizaster* L. Agassiz, 1836; *Hypselaster* Clark, 1917; *Moira* A. Agassiz, 1872; *Agassizia* Valenciennes, 1846.

СЕМЕЙСТВО BRISSIDAE GRAY, 1855

Панцирь овальной формы, без передней борозды или с поверхностной бороздой. Вершинный щиток этмолизный. Амбулакры гетерогенные. Парные амбулакры петалоидные, с несопряженными порами. Непарный амбулакр апеталоидный. Перистом передний, обычно с почти горизонтальной или слабо наклоненной вперед плоскостью отверстия. Перипрокт супрамаргинальный. Имеются перипетальная и субанальная фасциолы. В. мел — ныне.

Eupatagus L. Agassiz, 1847. Тип рода — *E. valenciennesi* L. Agassiz, 1847; современный — в Тихом океане. Панцирь вытянутый в длину, плоский, без передней борозды. Вершинный щиток передний, с 4 генитальными порами. Петали поверхностные, закрытые. Перистом большой, с небольшой округлой губой. Перипрокт низкий, расположен на несколько углубленной анальной арее. Внутри перистомальной фасциолы развиты крупные туберкулы. (Табл. XXXVIII, фиг. 2). 50 видов. Палеоген и неоген. Палеоген (эоцен) Армении; палеоген (с эоцена) и неоген З. Европы, Африки, Америки, Австралии; современные формы в Тихом и Индийском океанах.

Brissus Klein, 1734. Тип рода — *Spatangus columbaris* Lamarck, 1833; современный — в Атлантическом океане. Панцирь яйцевидный, без передней борозды. Вершинный щиток передний, с 4 генитальными порами. Парные петали длинные и узкие. Перистом полулунный, находится близ переднего края. Перипрокт относительно высокий. (Табл. XXXVIII, фиг. 3). 30 видов. Палеоген (эоцен) — ныне. Неоген (миоцен) Подолии. Палеоген — неоген З. Европы; современные формы в Атлантическом океане и Средиземном море.

Вне СССР: *Anabrissus* Mortensen, 1950; *Neopneustes* Duncan, 1889; *Gualtieria* Desor, 1847; *Blaviaster* Lambert, 1912; *Granobrissoides* Lambert, 1920; *Brissopsis* L. Agassiz, 1840; *Cienobrissus* A. Agassiz, 1879; *Anametalia* Mortensen, 1950; *Gymnopatagus* Döderlein, 1901; *Macropneustes* L. Agassiz, 1847; *Brissopatagus* Cotteau, 1863; *Schizobrissus* Pomel, 1869; *Migliorinia* Checchia—Rispoli, 1942; *Hikelaster* Lambert et Thiéry, 1924; *Plesiopatagus* Pomel, 1883; *Trachypatagus* Pomel, 1868; *Lissospatangus* Mortensen, 1950; *Plethotaenia* Clark, 1917; *Rhinobrissus* A. Agassiz, 1872; *Plagiobrissus* Pomel, 1883; *Lajanaster* Lambert et Roig, 1942; *Meoma* Gray, 1851.

ЛИТЕРАТУРА

Алиев Р. А. 1957. Некоторые виды кораллов и морских ежей из нижнемеловых отложений междуречья Тагирджалчая и Кусарчая (ю.-в. Кавказ). ДАН Азерб. ССР, т. 13, № 11, стр. 1169—1175. — Аргамакова В. Ф. 1934. О некоторых неогеновых морских ежах о. Сахалина. Тр. Нефт. геол.-развед. ин-та, сер. А, вып. 41, стр. 1—44. Аскеров Р. Б. и Мамедзаде Р. Н. 1959. О некоторых верхнемеловых морских ежах с Малого Кавказа. ДАН Азерб. ССР, т. 15, № 1, стр. 45—49.

Баярунас М. В. 1915. *Hypsopygaster*, новый род морских ежей из датских отложений Мангышлака. Геол. вестн., т. I, № 4, стр. 230—234.

Вебер Г. Ф. 1934. Юрские и меловые морские ежи Крыма. Тр. Всес. геол.-разв. объед. НКТП СССР, вып. 312, стр. 1—99. — 1949а. Класс Echinoirea (морские ежи). Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Том X. Нижний мел. Госгеолиздат, стр. 95—106. — 1949б. Класс Echinoidea (морские ежи). Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Том XII. Палеоген. Госгеолиздат, стр. 143—152. Вялов О. С. 1930. О правильных морских ежах из мезозойских отложений Больших Балхан. Изв. Главн. геол.-разв. упр., т. XLIX, № 7, стр. 87—124. — 1931. Заметка о верхнемеловых ежах из Туркестана. Изв. Главн. геол.-разв. упр., т. L, вып. 4, стр. 55—61. — 1945. Новая разновидность *Collyrites analis* Desm. из балханской юры. ДАН СССР, нов. сер., т. 50, стр. 467—469. Вялов О. С. и Мануйленко О. М. 1939. Морские ежи палеогена Ферганы. Проблемы палеонтологии, т. V, стр. 147—176.

Герасимов П. А. 1955. Руководящие ископаемые мезозоя центральных областей Европейской части СССР. Часть II. Иглокожие, ракообразные, черви,

мшанки и кораллы юрских отложений. Госгеолтехиздат, стр. 1—59.

Джабаров Г. Н. 1959. О новом виде морского ежа из кампанских отложений Центрального Копет-Дага. Тр. Ин-та геол. АН Туркм. ССР, 2, стр. 230—233. Дьяконов А. М. 1923. Иглокожие (Echinodermata). Том I, вып. 1. Фауна России и сопредельных стран. Петроград, стр. 1—361. — 1933. Иглокожие северных морей. Определители по фауне СССР. Изд. Зоол. ин-та АН СССР, № 8, стр. 1—166. — 1955. О способности иглокожих выдерживать понижение нормальной океанической солености. ДАН СССР, т. 102, № 2, стр. 373—374.

Каракаш Н. И. 1897. Меловые отложения северного склона Главного Кавказского хребта и их фауна. СПб, стр. 1—205. — 1907. Нижнемеловые отложения Крыма и их фауна. Тр. СПб. об-ва естествоисп., отд. геол. и минер., т. XXXII, вып. 5, стр. 1—12. — Крымгольц Г. Я. 1949. Класс Echinoidea (морские ежи). Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Том IX. Верхняя юра. Госгеолиздат, стр. 103—106.

Лагузен И. 1873. Описание окаменелостей белого мела Симбирской губернии. Изд. Росс. имп. Акад. наук, СПб, стр. 221—277. — Лобачева С. В. 1961. Представители рода *Toxaster* L. Agassiz из неокома Копет-Дага и Большого Балхана. Проблема нефтегазоносности Средней Азии, вып. 6. Тр. Всесоюзн. н.-и. геол. ин-та, н. сер., т. 46, стр. 151—174.

Мефферт Б. Ф. 1931. Эоценовая фауна из Дараласеза в Армении. Тр. Главн. геол.-разв. упр. ВСНХ СССР, вып. 99, стр. 1—64. Москвин М. М., Послwoвская Н. А. и Шмидт О. И. 1949. Класс Echinoidea (морские ежи). Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Том XI. Верхний мел. Госгеолиздат, стр. 98—130, Москвин М. М. и Послaвская Н. А. 1958. Распространение морских ежей подсемейств Micrasterinae и Brissopsinae в верхнемеловых отложениях. Научные доклады Высшей школы. Геол.-геогр. науки, № 1, стр. 165—168. Мяниль Р. М. 1962. Таксономия и морфология рода *Bothriocidaris*. (Echinoidea). Тр. Ин-та геол. АН Эст. ССР, т. IX, стр. 143—190.

Порецкая Е. С. 1959. Стратиграфическое и географическое распространение нижнетретичных морских ежей Средиземноморской области. Вестн. Ленингр. ун-та, № 24, стр. 76—92. — 1961. Морские ежи. Проблема нефтегазоносности Средней Азии, вып. 6. Тр. Всесоюзн. н.-и. геол. ин-та, н. сер., т. 51, стр. 157—177. Послaвская Н. А. 1958. О видовых и родовых критериях некоторых Spatangoida. (Автореферат доклада). Бюлл. МОИП, отд. геол., т. XXXIII, № 9, стр. 159—160. — 1960. Морские ежи. В кн.: Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. Тр. Всесоюзн. н.-и. ин-та природн. газов, Гостоптехиздат, стр. 388—396. Послaвская Н. А. и Москвин М. М. 1959. Иглокожие. В кн.: Атлас верхнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. Под ред. М. М. Москвина. Тр. Всесоюзн. н.-и. ин-та природн. газов, стр. 237—304. — 1960. Морские ежи отряда Spatangoida в датских и пограничных с ними отложениях Крыма, Кавказа и Закаспийской области. Международный геологический конгресс. XXI сессия. Доклады советских геологов. Проблема 5. Граница меловых и третичных отложений. Изд. АН СССР, стр. 47—82.

Ренгартен В. П. 1926. Фауна меловых отложений Ассинско-Камбилеевского района на Кавказе. Тр. Геол. Ком., нов. сер., вып. 147, стр. 1—126. Рухадзе И. 1940. Верхнемеловые эхиниды Грузии. Бюлл. Гос. муз. Грузии, т. V-A, стр. 81—182. Рябинин В. Н. 1913. Иглокожие из юрских отложений Попелян в Литве. Изв. Геол. ком., т. XXXII, стр. 927—936.

Савчинская О. В. 1953. О морских ежах из верхнемеловых отложений Донецкого бассейна. ДАН СССР, т. XXXIX, № 1, стр. 147—150. Саркисов М. 1923. Материалы к познанию фауны морских ежей из меловых отложений хребта Копет-Даг в Закаспийской области. Изв. Томск. технол. ин-та, т. 44, стр. 26—32. Семенов В. П. 1896. Фауна юрских образований Мангышлака и Туаркыра. Тр. СПб. об-ва естествоисп., отд. геол. и минер., т. XXIV, стр. 29—134. — 1899. Фауна меловых образований Мангышлака и некоторых других пунктов Закаспийского края. Тр. СПб. об-ва естествоисп., отд. геол. и минер., т. XXVIII, вып. 5, стр. 1—178. Синцов И. Ф. 1872. Об юрских и меловых окаменелостях Саратовской губернии. Материалы для геологии России, т. IV, СПб, стр. 1—126. — Соловьев А. Н. 1961. Паразит *Cancripustula nocens* у позднеюрского морского ежа. Палеонтологический журнал, № 4, стр. 115—119. — Соловьев А. Н. и Меликов О. Г. 1963, Новый род морских ежей *Turanglaster* из верхнего мела Туркмении и Азербайджана. Палеонт. журнал, № 1, стр. 105—310.

Фаас А. В. 1908. К познанию фауны морских ежей из меловых отложений Русского Туркестана. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 49, стр. 1—25. — 1912. Ископаемые ежи из коллекций Геологического комитета и Геологического музея Акад. наук. Записки Имп. СПб. Минер. об-ва, ч. 48, стр. 23—26. — 1918 *Rhynchopygus donetzensis* n. sp. из верхнемеловых отложений бассейна р. Северного Донца. Ежегодн. Русск. Палеонт. об-ва, т. II, стр. 65—84. — 1929. Заметка о предельных размерах скорлупы морских ежей. Изв. Геол. ком., т. XLVIII, № 1, стр. 115—118. — 1935. Опыт применения палеонтологической статистики для выяснения некоторых общих вопросов, касающихся истории развития морских ежей. Ежегодн. Всерос. Палеонт. об-ва, т. X (1931—1933), стр. 82—88. — 1939. Класс Echinoidea. Морские ежи. Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Том V. Средний и верхний отделы каменноугольной системы, Госгеолиздат, стр. 67—70. — 1941. Класс Echinoidea. Морские ежи. Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Том IV. Нижний отдел каменноугольной системы. Госгеолиздат, стр. 72—75. Фавр И. Е. 1903. Меловые окаменелости Славяносербского уезда Екатеринославской губернии. Тр. Об-ва испыт. прир. при Харьковск. ун-те, т. 58, вып. 2, стр. 89—173. Федотов Д. М. 1934. Класс Echinoidea. Морские ежи. В кн.: Циттель К. Основы палеонтологии (палеозоология). Часть I. Беспозвоночные, стр. 335—399. — 1951. Тип иглокожих (Echinodermata). В кн.: Руководство по зоологии, т. III, ч. 2, стр. 461—591. — 1954. Иглокожие. БСЭ, т. 17, стр. 161—167.

Хименков В. Г. 1907. К вопросу о геологическом строении окрестностей г. Хвалынска и о меловых отложениях Северного Поволжья Саратовской губ. Ежегодник геол. и мин. России, т. IX, стр. 115—130.

Швецов М. С. 1929. Палеоценовые и смежные с ними слои Сухума. Статья I. Тр. Геол. н.-и. ин-та при физ.-мат. факультете МГУ, вып. 2, стр. 1—60. Шмидт О. И. 1938. Верхнемеловые морские ежи Кавказа. Род *Pseudoffaster* Lambert. Ежегодн. Центр. н.-и. геол.-разв. музея им. Ф. Н. Чернышева, т. I, стр. 75—83. — 1953. О третичных морских ежах Средней Азии. Сборник «Стратиграфия и фауна меловых и третичных отложений Средней Азии». Изд. Всес. нефт. н.-и. геол.-разв. ин-та, стр. 93—102. Шмидт О. И. и Верещагин В. Н. 1960. Стратиграфия и фауна морских ежей верхнемеловых отложений Северного Сихотэ-Алиня. Тр. Всес. нефт. н.-и. геол.-разв. ин-та, вып. 154, Палеонт, сборник 2, стр. 226—230. Шмидт О. И. и Симаков С. Н. 1953. Верхнемеловые морские ежи юго-востока Средней Азии. Палеонт.

сборник, 1, Тр. Всес. нефт. н.-и. геол.-разв. ин-та, нов. сер., вып. 66, стр. 5—92. Штукенберг А. 1905. Фауна верхнекаменноугольной толщи Самарской луки. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 23, стр. 1—144.

Эристави М. С. 1954. О нижнемеловых морских ежах Грузии. Сообщ. АН Груз. ССР, т. 15, № 6, стр. 349—353. — 1957. Сопоставление нижнемеловых отложений Грузии и Крыма. Изд. АН СССР, стр. 1—82.

Agassiz A. 1872—1874. Revision of the Echini, III. Cat. Mus. Comp. Zool. Harward coll., № 7, parts 1—4, pp. 1—762. — 1881. Report on the scientific results of the voyage of HMS «Challenger». Zoology, vol. III. Report on the Echinoidea, pp. 1—321. Auerbach J. 1846. Über eine neue Cidariten-Art aus dem Moskauer Jura. Verh. Russ. Kais. Miner. Gesellsch. St.-Petersb., Jahrg. 1845—1846, SS. 199—200.

Bather F. A. and Spencer W. K. 1934. An Ordovician echinoid from Girvan, Ayrishire. Ann. Mag. Nat. Hist., vol. 13, pp. 557—558. Beurlen K. 1934. Monographie der Echinoiden-Familie Collyritidae d'Orb. Palaeontographica, Bd. LXXX, Abt. A. SS. 41—194.

Clark W. B. 1893. Mesozoic Echinodermata of the United States. Bull. U. S. Geol. Surv., № 97, pp. 5—207. Clark W. B. and Twitchell M. W. 1915. The Mesozoic and Cenozoic Echinodermata of the United States. U. S. Geol. Surv. Monogr., vol. LIV, pp. 3—341. Cooke C. W. 1959. Cenozoic Echinoids of Eastern United States. Geol. Surv. prof. paper 321, pp. 1—106. — Cotteau G. 1853—1889. Paléontologie française ou description des fossiles de la France. Sér. 1, Animaux invertébrés. Terrain crétacé, t. VI, pp. 1—598, atlas, 1853—1855; t. VII, pp. 1—893, atlas, 1862—1867; Terrain jurassique, t. IX, pp. 1—552, atlas, 1867—1874; t. X, pp. 1—400, atlas, 1876—1879; Terrain tertiare, t. I, 1885—1889. Cottreau J. et Alexat. 1910. Sur une Scutelline nouvelle de l'Asie Centrale. Bull. Soc. Géol. France, 4-me sér., t. VIII, pp. 358—359. Cuénot L. 1948. Classe des Échinides. Dans: Grassé P.-P. Traité de Zoologie, t. XI, Paris, pp. 120—200.

Desor E. 1853—1859. Synopsis des échinides fossiles. Paris, pp. 1—490. Duncan P. M. 1889. A Revision of Genera and Great Groups of the Echinoidea. Journ. Linn. Soc. London, Zoology, XXIII, pp. 1—311. Durham J. W. 1955. Classification of Clypeasteroid Echinoids. Univ. Californ. publ. Geol. Sci., vol. 31, № 4, pp. 73—198. Durham J. W. and Melville R. V. 1957. A classification of Echinoids. Journ. Paleont., vol. 31, № 1, pp. 242—272.

Eichwald E. 1860—1869. Lethaea rossica ou Paléontologie de la Russie. 1860. T. I: Ancienne période, pp. 649—656. — 1865. T. 2: Période moyenne, pp. 235—264. 1853. T. 3: Dernière période, pp. 45—48. Stuttgart.

Fedotov D. M. 1926. Über die Beziehungen der Echinodermenklassen zueinander. (Auf Grund der Ergebnisse der Zoologie und Paläontologie). Тр. Особой Зоологич. лабор. и Севастопольской биол. станции АН СССР, сер. II, № 12, стр. 31—94.

Gordon I. 1926. The Development of the calcareous test of *Echinus miliaris*. Philos. Trans. Royal Soc., London, ser. B, vol. 214, pp. 259—312. — 1927. The Development of the Calcareous Test of *Echinocardium cordatum*. Ibidem, vol. 215, pp. 255—313.

Hawkins H. L. 1912. Classification, Morphology and Evolution of the Echinoidea Holectypoida. Proceed. Zool. Soc. London, pp. 440—497. — 1920. The Morphology and Evolution of the Ambulacrum in the Echinoidea Holectypoida, Philos. Trans. Royal Soc. London, Ser. B, vol. 209, pp. 377—480. — 1943. Evolution and Habit among the Echinoidea: some facts and theories. Quart. Journ. Geol. Soc. London, vol. XCIX, pt. 1, pp. 52—75. — 1946. *Cravenechinus*, a new type of Echinoid from the Carboniferous limestone. Geol. Mag., vol. LXXXIII, № 4, pp. 192—197.

Jackson R. T. 1912. Phylogeny of the Echini with a revision of the palaeozoic species. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., vol. 7, pp. 1—491.

Kier P. M. 1958. Permian Echinoids from West Texas. Journ. Paleont., vol. 32, № 5, pp. 881—892.

Lambert J. et Thiéry P. 1914—1925. Essai de nomenclature raisonnée des Échinides. Fasc. IV, pp. 1—522. Loriol P. 1863—1875. Échinologie Helvétique. Description des échinides des terrains cretaces de la Suisse. Pp. 1—398.

Mortensen Th. Echinoidea. Danish Ingolf expedition, part 1 (1903), pp. 1—193; part 2 (1907), pp. 1—200. Copenhagen. — 1928. *Bothriocidaris* and the origin of Echinoids. Vidensk. Meddel. Dansk natur. Fören., Bd. 86, SS. 93—122. — 1930—1931. *Bothriocidaris* and the ancestry of Echinoids. (A reply). Vidensk. Medd. Dansk. natur. Fören., Bd. 90, SS. 313—352. — 1928—1951. A monograph of the Echinoidea. 1928 (I). Cidaroidea, pp. 1—551. — 1935 (II). Bothriocidaroida, Melonechinoida, Lepidocentroida and Stirodonta, pp. 1—647. — 1940 (III. 1). Aulodonta, pp. 1—370. — 1943 (III. 2). Camarodonta, I, pp. 1—553; 1943 (III. 3). Camarodonta, II, pp. 1—446. — 1948 (IV. 1). Holectypoida and Cassiduloida, pp. 1—370. — 1948 (IV. 2). Clypeastroida, pp. 1—471. — 1950 (V. 1). Spatangoida, I, pp. 1—432. — 1951 (V. 2). Spatangoida, II, pp. 1—593.

Papp K. 1907. Beschreibung der während der Forschungsreisen M. v. Dechys im Kaukasus gesammelten Versteinerungen. In: Dechy M. Kaukasus, III). Berlin, SS. 141—174. — Pomel M. A. 1883. Classification methodique et générale des Échinides vivants et fossiles. Thèses prés. Fac. Sci. Paris, Th. I, pp. 1—132.

Quenstedt F. A. 1872—1875. Petrefactenkunde Deutschlands. Bd. III. Echinodermen (Echiniden), H. 1—6, Leipzig, SS. 1—720.

Regnéll G. 1956. Silurian Echinoids from Gotland. Arkiv Mineralogi, Geologi, Bd. 2, № 7, SS. 155—178.

Schlüter Cl. 1892. Die regulären Echiniden der norddeutschen Kreide. Cidaridae, Salenidae. Abhandl. Preuss. Geol. Landesanst., N. F., H. 5, SS. 1—243. Szörényi E. 1953. Podolia miocén tengeri sünfaunája. Geologica Hungarica, ser. paleont., fasc. 23, pp. 1—286. Spendiaroff L. 1898. Ueber einige Seeigel aus dem Jura des Kaukasus. Beitr. Pal. Öst.-Ung., Bd. XI, SS. 200—206.

Termier H. et G. 1953. Classe de Échinides. Dans: Piveteau J. Traité de Paléontologie, t. III. Paris, pp. 857—947. Trautschold H. 1863. Die Laterne des Diogenes von *Archaeocidaris rossicus*. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, t. XLI, № 2, pp. 465—475. — 1879. Die Kalkbrüche von Mjatschkowa (Schluss). Nouv. Mém. Soc. Imp. Natur. Moscou, t. XIV, l. 1, pp. 1—82.

Wright T. 1857—1878. Monograph of the british fossil Echinodermata from the Oolitic formation, vol. I. The Echinoidea. Palaeontogr. Soc. Lond., Monogr., vol. IX, pt. 6, pp. 1—481. — 1864—1882. Monograph of the british fossil Echinodermata from the Cretaceous formation, vol. I. The Echinoidea. Palaeontogr. Soc. London, Monogr., vol. XVI, pp. 1—371.

Yakovlev N. 1922. *Bothriocidaris* und die Abstammung der Seeigel. Ztschr. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. 74, Monatsber., № 8—12, SS. 325—330.

КЛАСС HOLOTHURIOIDEA. ГОЛОТУРИИ

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Голотурии — подвижные иглокожие, имеющие удлиненно-цилиндрическое, часто червеобразное, иногда веретенообразное либо боченкообразное, даже почти шарообразное или уплощенное, с хорошо развитой ползательной подошвой, тело, лишенное свободных амбулакров и не имеющее открытых амбулакральных борозд (рис. 233—238). Наружные покровы обычно мягкие, так как скелет состоит из изолированных микроскопических густо или редко расположенных известковых телец (склеритов), погруженных в кожу (рис. 239). Значительно реже (*Psolus* — рис. 234; *Sphaerothuria*) пластинки кожи сильно разрастаются, образуя панцирeподобный скелет, часто черепитчатый, но никогда не состоящий из правильных рядов пластинок. У отдельных видов тельца в коже отсутствуют совершенно или исчезают с возрастом. Форма склеритов бывает чрезвычайно разнообразной: однослойные и многослойные пластинки, прямые либо изогнутые палочки с отростками или без них, колесики, крестики, якорьки, башнеобразные тельца и т. д. Благодаря своему разнообразию и характерному строению склериты имеют существенное значение для систематики голотурий, особенно для подразделения Holothurioidea на более мелкие таксономические категории. Однако следует отметить, что иногда отдаленные в родственном отношении формы могут иметь сходные известковые тельца. Скелетные элементы могут помещаться не только в коже тела, но и в щупальцах, в околоротовой мембране, ножках, гонадах. Вокруг глотки образуется особое известковое глоточное кольцо, состоящее обычно из соединенных вместе 5 интеррадиальных и 5 радиальных кусочков. К ним у некоторых голотурий прикреплены своими концами мускулы-ретракторы, втягивающие внутрь передний конец тела вместе со щупальцами. Форма, размеры и строение глоточного кольца также имеют важное значение для систематики голотурий. Рот обычно помещается на переднем конце тела, терминально или несколько сдвинут на брюшную сторону и всегда окружен щупальцами (рис. 233а, б), являющимися видоизмененными ножками и связанными с кольцевым или радиальными каналами амбулакральной системы. Анальное (клоакальное) отверстие находится на заднем конце тела (рис. 233в), терминально или несколько смещено на брюшную сторону, иногда на довольно длинном хвостовом выпячивании, и может быть снабжено особыми известковыми папиллами (анальными зубами). У форм с хорошо развитой ползательной подошвой или у более или менее шарообразных форм ротовое и анальное отверстия перемещаются на спинную сторону (Psolidae — рис. 234) либо, сближаясь, помещаются на особом хоботке (Rhopalodininae). Амбулакральные ножки расположены прямо на теле, обычно на радиусах, реже — на интеррадиусах, но у некоторых форм они развиты только на брюшной стороне (Psolidae) или даже отсутствуют вовсе (Apoda — рис. 238; Molpadia — рис. 237). Ножки спинной стороны (бивиума — рис. 233д и 236) часто преобразованы в мягкие папиллы, тогда как ножки брюшной стороны (тривиума — рис. 233г) снабжены присосками и служат для передвижения; безногие голотурии передвигаются с помощью щупалец и мускулов тела. Каменистый канал с мадрепоровой пластинкой свисает свободно в полость тела либо соединен со стенкой тела и открывается наружу на спинной стороне посредством одной или нескольких пор. Кишечник длинный, узкий, петлевидный, прикреплен к стенке тела при помощи мезентерия. Задний отдел кишечника расширяется в клоаку, соединенную со стенкой тела многочисленными мышечными пучками, при помощи которых она, периодически сокращаясь, наполняется водой и служит для дыхания. У многих форм для дыхания имеются водные легкие, впадающие в клоаку. У ряда видов в клоаку открываются еще особые железистые трубки — кювьеровы органы, представляющие собой своеобразные органы защиты. Кровеносная система голотурий построена довольно сложно и разнообразно, часто образует особое густое сплетение — чудесную сеть. Половая железа непарная, иногда состоит из двух пучков трубочек, расположенных в среднем спинном интеррадиусе, открывается наружу одним непарным протоком, чаще на переднем конце спины, но у некоторых глубоководных форм — на середине спины или ближе к заднему концу тела. Размножение половое; развитие сопровождается метаморфозом, проходя стадию свободноплавающей личинки. Лишь немногие виды являются живородящими или вынашивают молодь на своем теле.

Обитают голотурии на песчаном либо илистом грунте, реже на скалах; некоторые зарываются в ил и выходят оттуда только для

добывания пищи. Питаются голотурии донным осадком, содержащим мелких животных и растительные остатки, или планктоном, который вылавливают из воды щупальцами. Большинство голотурий ползает по дну, но есть настоящие пелагические формы (Pelagothuriidae), полностью лишенные скелета.

Класс Holothurioidea подразделяется на 5 отрядов: Dendrochirota Grube, Aspidochirota Grube, Elasipoda Théel, Molpadonia Haeckel и Apoda Brandt.

Голотурии, несомненно, представляют древний класс подтипа Eleutherozoa, сохранивший мешкообразное тело с кожистым покровом, без наружного скелета, а с погруженными в кожу мелкими скелетными элементами и другими особенностями примитивного строения. Филогенез голотурий выяснен с недостаточной полнотой. За наиболее древнюю группу Кено (Cuénot, 1948) принимает отряд Dendrochirota, у представителей которого наиболее хорошо сохранились пятилучевая симметрия и амбулакральные ножки с присосками; однако их известковые тельца известны только с юры. Что касается представителей отряда Elasipoda, известковые тельца которых известны с карбона, то Кено считает, что Elasipoda произошли от древнего корня отряда Aspidochirota.

Находки цельных экземпляров ископаемых голотурий чрезвычайно редки, и принадлежность большинства их к этому классу организмов последующими авторами оспаривалась. Так, описанные Уолкотом (Walcott, 1911) *Mackenzia, Laggania, Louisella* и *Eldonia* из среднего кембрия Британской Колумбии, описанные К. Гибелем (Giebel, 1857) *Protoholothuria* и Ф. Бройли (Broili, 1926) — *Paracaudina (Pseudocaudinia)* из верхнеюрских литографских известняков Баварии были в дальнейшем отнесены либо к кишечнополостным, либо к кольчатым червям, а также к другим группам животных. Единственную цельную находку, по-видимому, настоящей голотурии представляет *Palaeocucumaria,* открытая при помощи рентгеновских лучей в нижнедевонских гунсрюкских сланцах Германии (Lehmann, 1958).

Нередко в отложениях геологического прошлого встречаются разрозненные известковые тельца (склериты) голотурий. Несомненные их остатки известны с девона; кроме того, они обнаружены в отложениях карбона, перми, юры, мела и третичной системы СССР, Чехословакии, Германии, Франции, Швейцарии, Англии и США (Техас). С территории СССР известковые тельца были описаны только из юрских отложений Украины, из Днепровско-Донецкой впадины (Каптаренко-Черноусова, 1954).

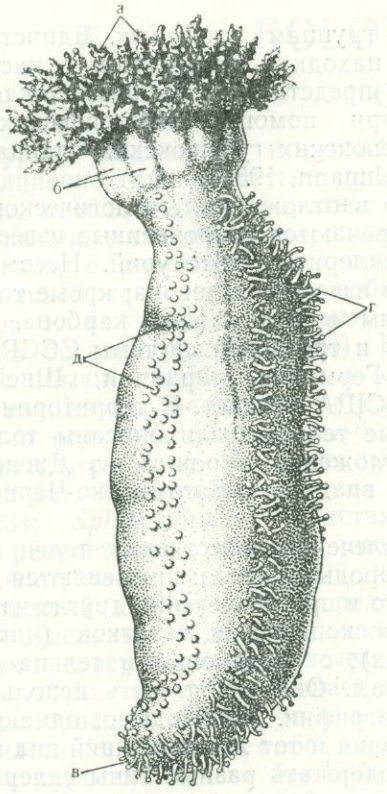
Для извлечения известковых телец голотурий из породы обычно применяются те же методы, что и при извлечении других известковых микроскопических остатков (например, простейших), с которыми эти тельца сходны по размерам. Они могут быть использованы для стратиграфии. Необходимо, однако, помнить, что один и тот же вымерший вид голотурий мог содержать разные типы склеритов и, наоборот, далекие друг от друга виды могли иметь очень сходные склериты. Поэтому классификация ископаемых голотурий, основанная на строении склеритов, в какой-то степени искусственна, но в основном в ней все же отражены генетические отношения.

Сведения об истории изучения известковых телец ископаемых голотурий, их систематике (искусственной и естественной), стратиграфическом распределении, а также библиографию см. в следующих работах: C. Croneis and J. Mac-Cormack, 1932; L. Cuénot, 1948; M. Deflandre-Rigaud, 1950, 1952, 1953; H. Sieverts-Doreck, 1943 и C. Frizzell and H. Exline, 1955.

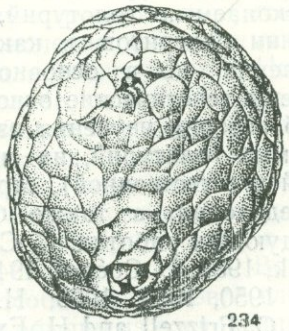
СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД DENDROCHIROTA

У представителей Dendrochirota тело преимущественно червеобразное или удлиненно-цилиндрическое, с ротовым отверстием на переднем конце и анальным отверстием — на заднем; у более или менее шарообразных форм и форм с хорошо развитой ползательной подошвой ротовое и анальное отверстия смещаются на спинную сторону или, сближаясь, помещаются вместе на особом хоботке. Амбулакральные ножки хорошо развиты и на спинной и на брюшной стороне тела, но у форм с хорошо развитой ползательной подошвой (Psolidae) они имеются лишь на брюшной стороне. Щупальца длинные, древовидные, втягиваются при помощи 5 мускулов-ретракторов вместе с передним отделом тела внутрь. Ампулы щупалец отсутствуют или очень маленькие. Каменистый канал свободно свисает в полость тела. Мезентерий заднего отдела кишечника прикреплен к левому или правому брюшному интеррадиусу. Водные легкие имеются. Чудесная сеть сосу-

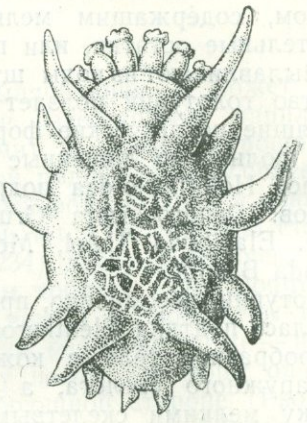


233

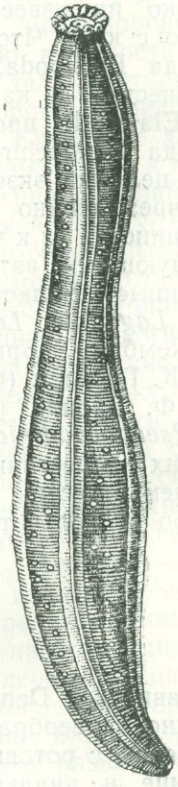


234

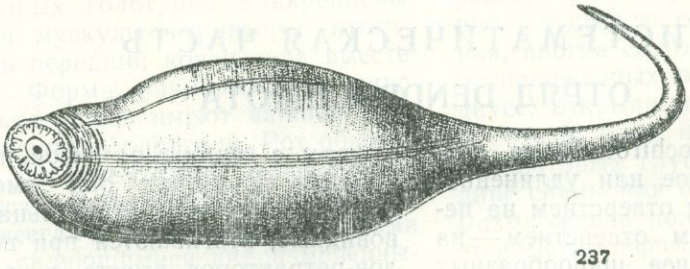
235



236



238



237

Рис. 233—238. Современные представители разных отрядов голотурий.

Рис. 233. *Cucumaria frondosa* (Gunnerus) из отряда Dendrochirota: *а* — щупальца; *б* — ампулы щупалец; *в* — клоакальное отверстие; *г* — амбулакральные ножки тривиума; *д*—то же бивиума, × 4/5 (Иванов, Мончадский, Полянский, Стрелков, 1946). Рис. 234. *Psolus japonicus* Östergren из отряда Dendrochirota, × 1 («Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР», 1955). Рис. 235. *Holothuria tubulosa* Gmelin из отряда Aspidochirota, × 4/5 (Ludwig, 1889—1892). Рис. 236. *Scotoplanes murrayi* (Théel) из отряда Elasipoda, × 1 («Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР», 1955). Рис. 237. *Molpadia musculus* Risso из отряда Molpadonia, × 1 1/2 (Clark, 1907). Рис. 238. *Myriotrochus rinkii* Steenstrup из отряда Apoda, × 1 («Атлас беспозвоночных дальневосточных морей СССР», 1955).

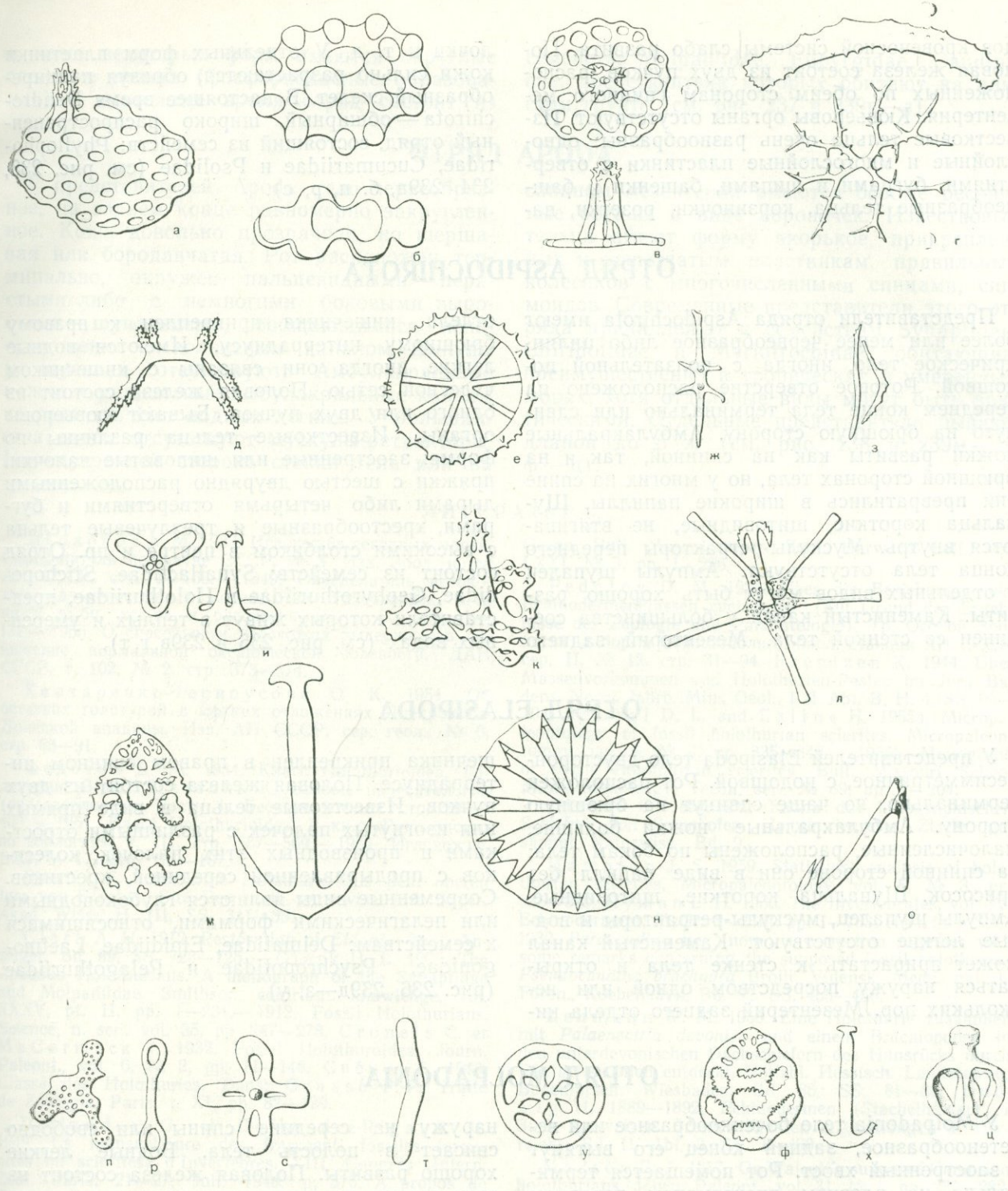


Рис. 239. Известковые тельца современных (*а—о*) и ископаемых (*п—ц*) голотурий.

Современные голотурии. Из отряда Dendrochirota: *а — Echinocucumis hispida* (Barrett), × 50; *б — Cucumaria lactea* (Forbes), × 290. Из отряда Aspidochirota: *в — Mesothuria intestinalis* (Ascanius), × 145; *г — Stichopus tremulus* (Gunnerus), × 200. Из отряда Elasipoda: *д — Peniagone porcellus* Perrier, × 50; *е, ж — Elpidia glacialis* Théel, сильно увел.: *з — Kolga hyalina* Danielsen et Koren, × 50. Из отряда Molpadonia: *и — Molpadia blakei* (Théel), × 135; *к — Molpadia albicans* (Théel), × 100; *л — Molpadia oolitica* (Pourtales), × 17. Из отряда Apoda: *м — Leptosynapta bergensis* (Östergren), × 80; *н — Myriotrochus vitreus* (M. Sars), × 200; *о* — представитель семейства Synaptidae, сильно увел. (*д — з, и — л* по Mortensen, 1927; *а — г, м — о* по Mortensen und Lieberkind, 1928).

Ископаемые голотурии. Из отряда Dendrochirota: *п — Cucumarites proteus* (Mortensen), × 45; *р — Binoculites terquemi* Deflandre—Rigaud, × 40; *с — Staurocumites bartensteini* Deflandre—Rigaud, × 90; лейас Германии. Из отряда Aspidochirota: *т — Stichopites mortenseni* Deflandre—Rigaud, × 22; лейас Германии. Из отряда Elasipoda: *у — Palaeochiridota plummerae* Cronels, × 45; карбон США. Из отряда Apoda: *ф, х — Synaptites cocenus* (Schlumberger), × 60; палеоген Франции; *ц — Prosynapta eiseliana* Spande, × 90; пермь Германии (по Deflandre — Rigaud, 1953).

дов кровеносной системы слабо развита. Половая железа состоит из двух пучков, расположенных по обеим сторонам спинного мезентерия. Кювьеровы органы отсутствуют. Известковые тельца очень разнообразны: однослойные и многослойные пластинки с отверстиями, буграми и шипами, башенки и башнеобразные тельца, корзиночки, розетки, палочки и т. д. У отдельных форм пластинки кожи сильно разрастаются, образуя панцирообразный скелет. В настоящее время Dendrochirota — обширный, широко распространенный отряд, состоящий из семейств: Phyllophoridae, Cucumariidae и Psolidae (см. рис. 233, 234, 239а, б. п, р, с).

ОТРЯД ASPIDOCHIROTA

Представители отряда Aspidochirota имеют более или менее червеобразное либо цилиндрическое тело, иногда с ползательной подошвой. Ротовое отверстие расположено на переднем конце тела терминально или сдвинуто на брюшную сторону. Амбулакральные ножки развиты как на спинной, так и на брюшной сторонах тела, но у многих на спине они превратились в широкие папиллы. Щупальца короткие, щитовидные, не втягиваются внутрь. Мускулы-ретракторы переднего конца тела отсутствуют. Ампулы щупалец у отдельных видов могут быть хорошо развиты. Каменистый канал у большинства соединен со стенкой тела. Мезентерий заднего отдела кишечника прикреплен к правому брюшному интеррадиусу. Имеются водные легкие, иногда они связаны с кишечником чудесной сетью. Половая железа состоит из одного или двух пучков. Бывают кювьеровы органы. Известковые тельца различны по форме: заостренные или шиповатые палочки, пряжки с шестью двурядно расположенными дырами либо четырьмя отверстиями и буграми, крестообразные и трехлучевые тельца с высокими столбиком в центре и пр. Отряд состоит из семейств: Synallactidae, Stichopodidae, Gephyrothuriidae и Holothuriidae, представители которых живут в теплых и умеренных водах (см. рис. 235 и 239в, г, т).

ОТРЯД ELASIPODA

У представителей Elasipoda тело двустороннесимметричное, с подошвой. Рот расположен терминально, но чаще сдвинут на брюшную сторону. Амбулакральные ножки большие, малочисленные, расположены по бокам тела; на спинной стороне они в виде папилл без присосок. Щупальца короткие, щитовидные. Ампулы щупалец, мускулы-ретракторы и водные легкие отсутствуют. Каменистый канал может прирастать к стенке тела и открываться наружу посредством одной или нескольких пор. Мезентерий заднего отдела кишечника прикреплен в правом спинном интеррадиусе. Половая железа состоит из двух пучков. Известковые тельца в виде прямых или изогнутых палочек с различными отростками и производных этих палочек, колесиков с продырявленной серединой, крестиков. Современные виды являются глубоководными или пелагическими формами, относящимися к семействам: Deimatidae, Elpidiidae, Laetmogonidae, Psychropotidae и Pelagothuriidae (рис. 236, 239д—з, у).

ОТРЯД MOLPADONIA

У Molpadonia тело боченкообразное или веретенообразное, задний конец его вытянут в заостренный хвост. Рот помещается терминально на плоском дисковидном переднем конце тела. Щупальца пальцевидные либо перистые, со значительно развитыми или редуцированными ампулами. Амбулакральные ножки отсутствуют, за исключением папилл вокруг анального отверстия. Радиальные каналы амбулакральной системы доходят до конца амбулакра. Каменистый канал открывается наружу на середине спины или свободно свисает в полость тела. Водные легкие хорошо развиты. Половая железа состоит из двух пучков и открывается наружу на спинной стороне близ середины тела. Известковые тельца в виде продырявленных пластинок с возвышением в центре, пластинок с изогнутыми отростками, овальных телец, различной формы палочек, якорьков, соединенных с ракеткообразными пластинками, собранными в розетки. Кроме таких известковых телец,

в коже некоторых форм имеются округлые слоистые тельца (фосфорнокислые образования). В настоящее время отряд состоит из семейств: Molpadiidae, Eupyrgidae, Caudinidae, представители которых обитают на илистом грунте (см. рис. 237 и 239и—л).

ОТРЯД APODA

У представителей Apoda тело червеобразное, на заднем конце равномерно закругленное. Кожа довольно прозрачная, но шершавая или бородавчатая. Рот расположен терминально, окружен пальцевидными — перистыми либо с немногими боковыми выростами — щупальцами, сообщающимися непосредственно с кольцевым каналом. Ампулы у щупалец отсутствуют. Амбулакральные ножки и радиальные амбулакральные каналы не развиты. Нет водных легких. У большинства видов отсутствуют мускулы-ретракторы. На внутренней стороне стенки тела или на спинном мезентерии имеются особые респиративные органы в виде вороночек. Известковые тельца имеют форму якорьков, прикрепленных к решетчатым пластинкам, правильных колесиков с многочисленными спицами, сигмоидов. Современные представители этого отряда принадлежат к семействам Synaptidae, Chiridotidae и Myriotrochidae, обитающим преимущественно в тропических и умеренных морях, хотя отдельные виды могут быть арктическими. Отдельные представители бывают длиной до 5 *м* (см. рис. 238 и 239м — о, ф — ц).

ЛИТЕРАТУРА

Дьяконов А. М. 1933. Иглокожие северных морей. Определители по фауне СССР, № 8. Изд. Зоол. ин-та АН СССР. стр. 1—166. — 1949. Определитель иглокожих дальневосточных морей. Изв. Тихоокеанск. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океанографии, т. 30, стр. 1—132. — 1955. О способности иглокожих выдерживать понижение нормальной океанической солености. ДАН СССР, т. 102, № 2, стр. 373—374.

Каптаренко-Черноусова О. К. 1954. Об остатках голотурий в юрских отложениях Днепровско-Донецкой впадины. Изв. АН СССР, сер. геол., № 3, стр. 83—91.

Федотов Д. М. 1934. Класс Holothurioidea. Голотурии. В кн.: Циттель К. Основы палеонтологии (палеозоология). Часть I. Беспозвоночные, стр. 399—400. — 1951. Класс Holothurioidea. В кн.: «Руководство по зоологии», т. III, стр. 567—569. — 1954. Иглокожие. БСЭ, т. 17, стр. 161—167.

Broili F. 1926. Eine Holothurie aus dem oberen Jura von Franken. Sitz.-Ber. math.-naturwiss. Abt. Bayer. Akad. Wiss., H. III, SS. 341—351.

Clark A. H. 1912. Restoration of *Eldonia*. Zool. Anzeiger, Bd. 39, SS. 723—725. — Clark H. L. 1907. The Apodous Holothurians. A monograph of the Synaptidae and Molpadiidae. Smithson. contribut. knowledge, vol. XXXV, pt. II, pp. 1—231. — 1912. Fossil Holothurians. Science, n. ser., vol. 35, pp. 247—278. Croneis C. et McCormack J. 1932. Fossil Holothuroidea. Journ. Paleont., vol. 6, № 2, pp. 11—148. Cuénot L. 1948. Classe des Holothuries. Dans: Grassé P.-P. Traité de Zoologie. Paris, t. XI, pp. 82—120.

Deflandre G. et Deflandre-Rigaud M. 1949. La nomenclature des fragments fossiles (organites ou sclérites) d'Invertebrés. XIII Congrès Intern. Zool. Paris, 21—27, Juil. 1948, p. 576. A propos de l'introduction des parataxons dans la nomenclature zoologique. Bull. Zool. Nomencl. London, 15, pp. 705—724. Deflandre-Rigaud M. 1950. Les sclérites rotiformes des Holothurides fossiles. Ann. Paléont., t. XXXVI, pp. 576. — 1952. Contribution á la systématique des sclérites d'Holothurides fossiles. Bull. Inst. Océanogr., № 1012. — 1953. Classe des Holothurides (Holothurioidea Zittel, 1883). Dans: Piveteau J. Traité de Paléontologie. Paris, t. III, p. 948—957. Deichmann E. 1930. The Holothurians of the Western part of the Atlantic Ocean. Bull. Mus. Compar. Zool. Harward Coll., vol. LXXI, № 3, pp. 1—226.

Fedotov D. M. 1928. Über die Beziehungen der Echinodermenklassen zueinander. (Auf Grund der Ergebnisse der Zoologie und Paläontologie). Тр. Особой Зоологич. лабор. и Севастопольск. биол. станции АН СССР, сер. II, № 12, стр. 31—94. Frentzen K. 1944. Über Massenvorkommen von Holothurien-Resten im Jura Badens. Neues Jahrb. Min., Geol., Pal. Abt. B, H. 4. SS. 99—104. Frizzel D. L. and Exline H. 1955a. Micropaleontology of fossil holothurian sclerites. Micropaleontology, vol. 1, № 4, pp. 335—342. — 1955b. Monograph of fossil Holothurian sclerites. Bull. Missouri School Mines Metallurgy, Techn. ser., № 89, pp. 1—204.

Giebel C. 1857. Zur Fauna des lithographischen Schiefers von Solenhofen. Holothurienreste. Ztschr. gesammt. Naturwiss., Bd. 9.

Hampton J. S. 1959. Statistical analysis of holothurian sclerites. Micropaleontology, vol. 5, № 3, pp. 335—349. Hyman L. H. 1955. The Invertebrates, vol. IV. Echinodermata, McGraw—Hill, pp. 1—763. Heding S. G. 1932. *Paracaudina* nov. nom., a correction together with some remarks concerning the supposed fossil holothurian *Pseudocaudina brachyura* Broili. Vidensk. Medd. naturh. Fören., Koebenhavn, Bd. 92, SS. 455—456.

Lehmann W. M. 1958. Eine Holothurie zusammen mit *Palaenectria devonica* und einem Brachiopoden in den unterdevonischen Dachschiefern des Hunsrücks durch Röntgenstrahlen entdeckt. Notizbl. Hessisch. Landesamtes Bodenforsch. Wiesbaden, Bd. 86, SS. 81—86. Ludwig H. 1889—1892. Echinodermen (Stachelhäuter). I Buch. Seewalzen. Bronn's Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs, Bd. II, Abt. 3, SS. 1—460.

Madsen F. J. 1957. On Walcott's supposed Cambrian holothurians. Journ. Paleont., vol. 31, № 1, pp. 281—282. Martin W. R. 1952. Holothuroidea from the Devonian. Journ. Paleont., vol. 26, № 5, pp. 728—729. Mortensen Th. 1927. Handbook of the Echinoderms of the British Isles, pp. 1—471. — 1931—1938. Contribution to the study of the development and larval forms of Echinoderms, I—IV. Mem. Acad. Roy. Sci. Let. Danemark, ser. 9, 1931, vol. IV, № 1, pp. 1—39. — 1937, Ibidem, vol. VII, № 1, pp. 1—65. — 1938. Ibidem, vol. VII, № 3, pp. 1—59. — 1938. Über die stratigraphische Verwendbarkeit der mikroskopischen Echinodermen-Reste.

Senckenbergiana, Bd. 20, № 5, SS. 342—346. Mortensen Th. und Lieberkind I. 1928. Echinoderma. In: Grimpe und Wagler. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Bd. VIII, SS. 1—128.

Prantl F. 1947. Some holothurian remains from the Devonian of Bohemia. Časopis Narodn. mus., Praha. T. II, str. 26—35.

Sieverts-Doreck H. 1943. Übersicht über die stratigraphische und regionale Verbreitung fossiler Holothurien. Ztschr. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. 95, H. 1/2, SS. 57—66.

Walcott C. D. 1911. Middle Cambrian Holothurians and Medusae. Smiths. Misc. Coll., vol. 57, № 3, pp. 41—68.

INCERTAE SEDIS
ОТРЯД MEGALOPODA

Тело удлиненное, со ртом на одном конце и анальным отверстием на другом. Амбулакры двурядные, с открытыми желобками; каждая амбулакральная пластинка пронизана несколькими порами. Интерамбулакры покрыты черепицеобразно налегающими, беспорядочно расположенными пластинками. Имеется одна генитальная пластинка с порой, являющаяся в то же время мадрепоритом. Перистом снабжен «челюстным аппаратом», состоящим из 5 пар оральных створок. Отряд гонады и 5 пар оральных створок, которые, по их мнению, гомологичны оральным створкам некоторых современных голотурий. Мортенсен (Mortensen, 1940) оспаривает эту гомологию, указывая, вместе с тем, на то, что эти створки нельзя считать гомологичными также и зубам морских ежей. Единственными иглокожими, имеющими такие парные оральные створки, по указанию МакБрайда и Спенсера, являются некоторые Ophiocistia. Помещая отряд Megalopoda MacBride

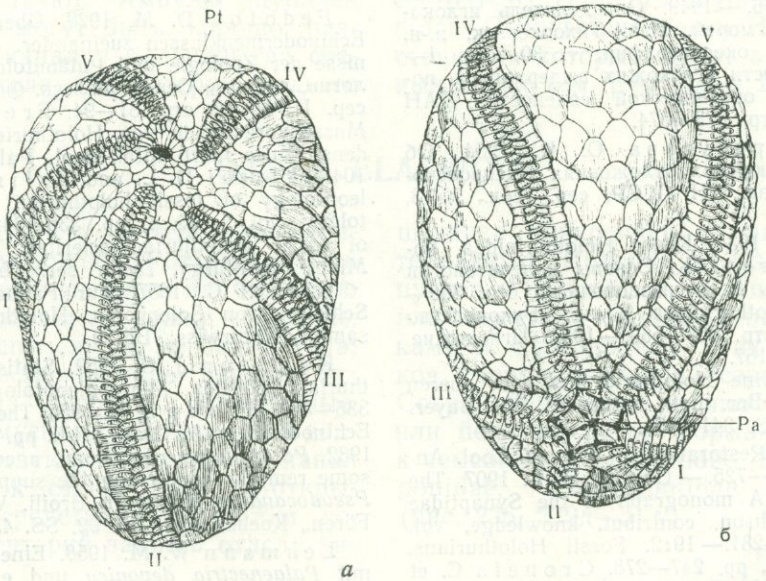


Рис. 240. *Eothuria beggi* MacBride et Spencer (реконструкция).
а — вид с аборальной стороны; *б* — вид с оральной стороны, × 2. I — V — амбулакры; *Pt* — перипрокт; *Pa* — перистом с оральными створками (MacBride and Spencer, 1938).

представлен одним семейством Eothuriidae MacBride et Spencer, 1938, с единственным родом и видом *Eothuria beggi* MacBride et Spencer, 1938 (рис. 240) из в. ордовика Гирвана (Шотландия).

До сего времени окончательно не установлено, к какому классу подтипа Eleutherozoa принадлежит *Eothuria*. Э. МакБрайд и В. Спенсер сближают эту форму с голотуриями на основании наличия единственной

et Spencer в класс Echinoidea, Мортенсен, видимо, основывается на большом сходстве *Eothuria* с *Aulechinus* и *Ectinechinus* (особенно с последним) — своеобразными морскими ежами, также известными из в. ордовика Гирвана и описанными МакБрайдом и Спенсером в той же работе, что и *Eothuria*. Мортенсен рассматривает *Aulechinus* и *Ectinechinus* внутри отряда Lepidocentroida (также и в настоящем издании), но оба эти

рода обладают открытыми амбулакральными желобками, чем они резко отличаются от всех других морских ежей и что указывает на возможность происхождения всех морских ежей от форм с открытыми амбулакральными желобками. Основное отличие *Eothuria* от *Ectinechinus* — наличие нескольких пор на каждой амбулакральной пластинке — представляет особенность, неизвестную более ни у одного представителя свободноживущих иглокожих.

Отмечая сходство *Eothuria* с голотуриями и допуская возможность происхождения последних также от предков, имевших открытые амбулакральные каналы, Мортенсен указывает, что эта форма в какой-то степени является связующим морфологическим звеном между классами морских ежей и голотурий.

В последних обобщающих работах по иглокожим также подчеркиваются большое своеобразие *Eothuria* и неопределенность систематического положения этого рода. Л. Хайман (Hyman, 1955) считает, что *Eothuria* правильнее относить к классу Echinoidea, хотя ее и нельзя поместить ни в один существующий отряд морских ежей. Дж. В. Дарем и Р. В. Мелвилл (Durham and Melville, 1957) помещают отряд Megalopoda в группу Incertae sedis и не относят его ни к одному из известных классов иглокожих. Нам это представляется наиболее правильным, так как основные морфологические особенности *Eothuria* — открытые амбулакральные желобки и наличие многочисленных пор на каждой амбулакральной пластинке — противоречат диагнозам как класса Echinoidea, так и класса Holothurioidea.

ЛИТЕРАТУРА

Durham J. W. and Melville R. V. 1957. A Classification of Echinoids. Journ. Paleont., vol. 31, № 1, pp. 242—272.

Hyman L. H. 1955. The Invertebrates, vol. IV. Echinodermata. New York, McGraw—Hill, pp. 1—763.

Mac Bride 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. Philos. Transact. of the Roy. Soc. London, ser. B, vol. 229, pp. 91—136.

Mortensen Th. 1940. A Monograph of the Echinoidea, vol. III_1. Copenhagen, pp. 1—446.

ТАБЛИЦА I

Carpoidea. Thecoidea

Фиг. 1. *Heckericystis kuckersiana* (Hecker). Чашечка с согнутой брахиолой, ×1½. Ср. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1940).

Фиг. 2. *Heckericystis kuckersiana* (Hecker). Проксимальный и средний отделы стебля с частью дистального отдела. ×1½. Ср. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1940).

Фиг. 3. *Heckericystis kuckersiana* (Hecker). Рассыпавшаяся чашечка с брахиолой и стебель, ×1½. Ср. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1940).

Фиг. 4. *Rhipidocystis* sp. *а* — верхняя сторона передней части чашечки с фрагментами пальцев, ×2; *б* — фрагмент пальца с кроющими табличками, со стороны амбулакрального желоба, ×3½. Ср. ордовик Эстонии (Геккер, 1940).

Фиг. 5. *Rhipidocystis öpiki* Hecker. Нижняя сторона чашечки с частично сохранившимися пальцами, ×1. Ср. ордовик Эстонии (Геккер, 1940).

Фиг. 6. *Rhipidocystis baltica* Jaekel. Чашечка с нижней стороны, ×2. Н. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1940).

Фиг. 7. *Cyathocystis plautinae* F. Schmidt. *а* — чашечка сверху (анальное отверстие направо вверху), ×2; *б* — чашечка сбоку, ×1½. Ср. ордовик Эстонии (колл. Д. Л. Кальо).

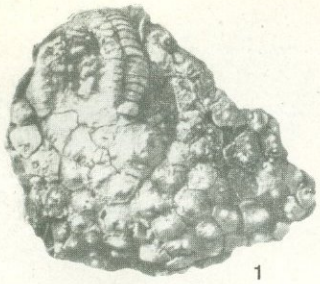
Фиг. 8. *Lepidodiscus ephraemovianus* (Bogolubov), наросший на поверхность гладкого известнякового морского дна, ×3. В. девон (фаменский ярус) Центрального девонского поля (Геккер, 1940).

Фиг. 9. *Pyrgocystis gracilis* Hecker. Вид чашечки сбоку, ×5. Н. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1939).

Фиг. 10. *Pyrgocystis pulkovi* Hecker. Вид чашечки сбоку, ×5. Н. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1939).

Фиг. 11. *Pyrgocystis grayae* Bather. Вид чашечки сбоку, ×3. В. ордовик Шотландии (Bather, 1915).

Таблица I



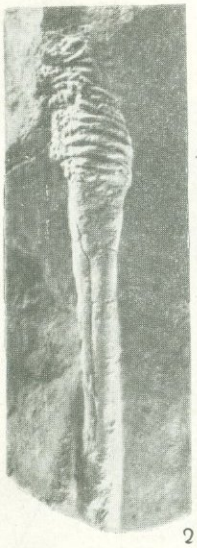
1

4 б

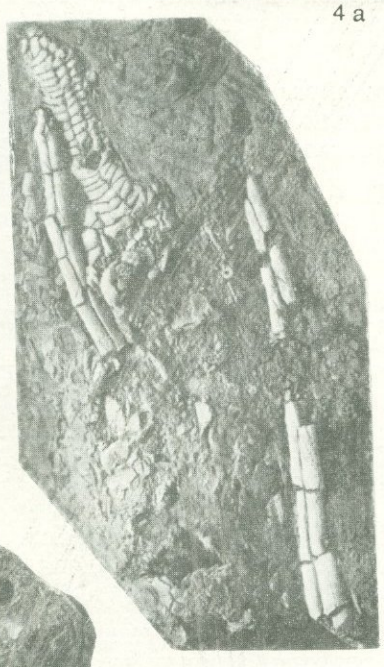
4 а

5

6



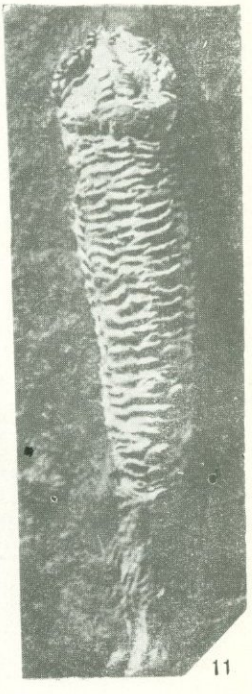
2



3

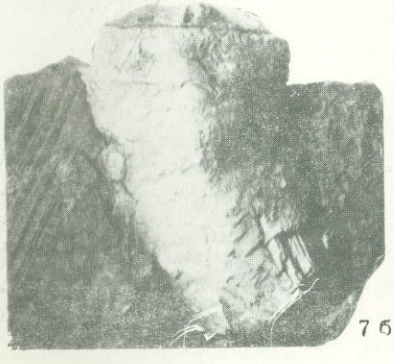
10

9

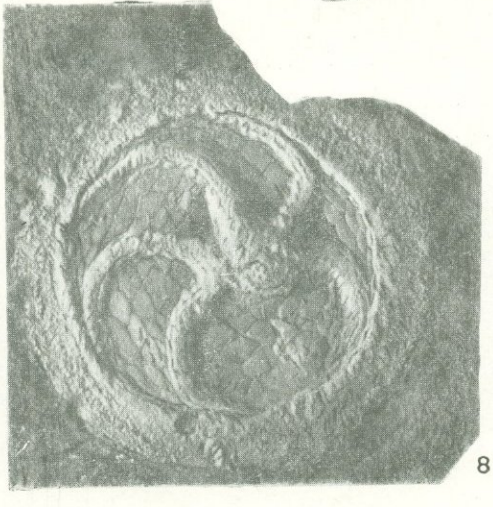


11

7 а



7 б



8

ТАБЛИЦА II

Cystoidea Dichoporita Irregularia

Фиг. 1. *Echinosphaerites aurantium infer* Hecker. Чашечка с перистомом, анальной пирамидкой и гонопорой (вид сверху), ×1. Ср. ордовик Ленинградской области (колл. М. Э. Янишевского).

Фиг. 2. *Echinosphaerites aurantium super* Hecker. Чашечка с перистомом, анальной и генитальной пирамидками (вид сверху), ×1. Ср. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1923).

Фиг. 3. *Echinosphaerites pogrebovi* Hecker. Часть поверхности чашечки с хорошо различимыми поровыми ромбами (в результате выветривания), ×4. Ср. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1923).

Фиг. 4. *Heliocrinites balticus* Eichwald. *а* — вид чашечки сбоку, с анальной и генитальной пирамидками; *б* — то же, вид сверху; *в* — то же, вид снизу, ×1. Ср. ордовик Ленинградской области (колл. Р. Ф. Геккера).

Фиг. 5. *Hemicosmites extraneus* Eichwald. *а* — вид чашечки сбоку, ×1½; *б* — поровые ромбы, ×4½. Ср. ордовик Эстонии (колл. Ф. Б. Шмидта).

Фиг. 6. *Hemicosmites verneuili* Hecker et Hecker. Вид чашечки сверху (перистомальное поле), ×2. Ср. ордовик Эстонии (колл. Ф. Б. Шмидта).

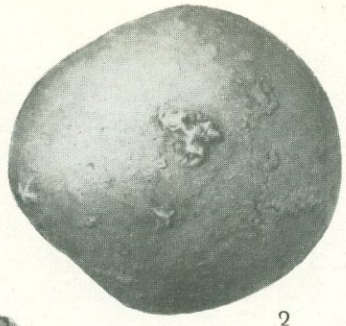
Фиг. 7. *Hemicosmites extraneus* Eichwald. Вид чашечки снизу, базальный венчик, ×2. Ср. ордовик Эстонии (колл. А. К. Эпика).

Фиг. 8. *Hemicosmites extraneus* Eichwald. Часть боковой поверхности чашечки с анальной пирамидкой, ×3. Ср. ордовик Эстонии (колл. А. К. Эпика).

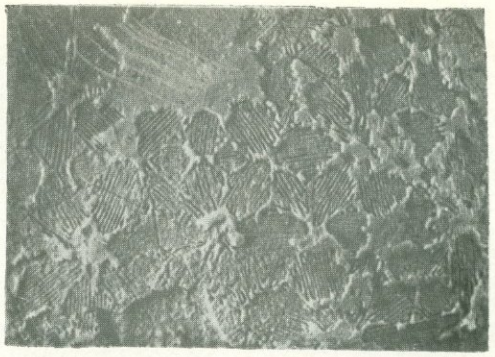
Фиг. 9. *Hemicosmites porosus* Eichwald. Чашечка со стеблем, ×1½. Ср. ордовик Эстонии (колл. Р. М. Мянниля).

Фиг. 10. *Corylocrinus ollii* Yakovlev. Вид чашечки сбоку, ×3½. Ордовик Урала (Яковлев, 1940).

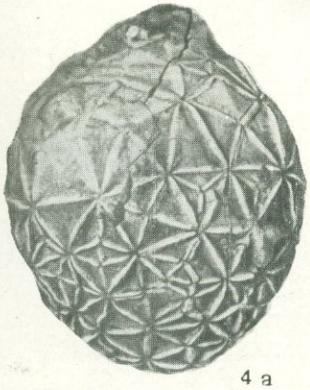
1



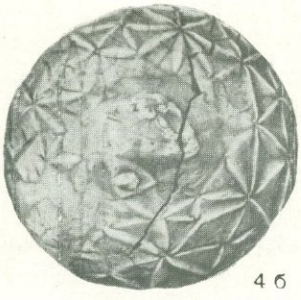
2



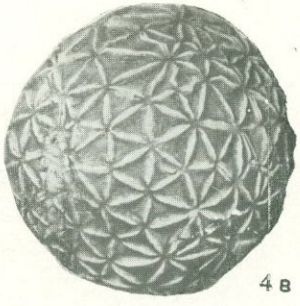
3



4 а

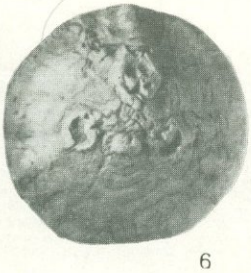


4 б



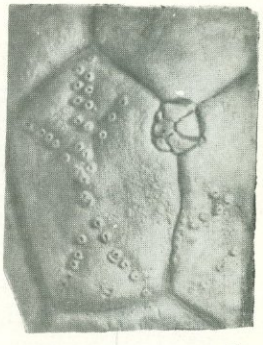
4 в

5 а



6

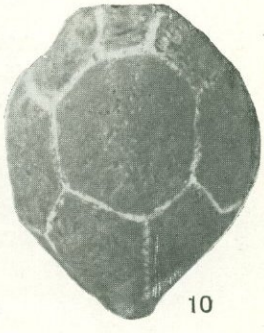
7



8

9

5 б



10

ТАБЛИЦА III

Cystoidea Dichoporita Regularia

Фиг. 1. *Cheirocrinus penniger* Eichwald. Чашечка с большим анальным отверстием и частично сохранившимися брахиолами. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху; *в* — вид снизу, ×1. Ср. ордовик Эстонии (Schmidt, 1874).

Фиг. 2. *Cheirocrinus giganteus* (Leuchtenberg). Чашечка со стеблем, сохранившимся почти на всю длину, ×1½. Н. ордовик Ленинградской области (колл. И. В. Кнырко).

Фиг. 3. *Cheirocrinus granulatus* Jaekel. Чашечка с частью стебля, ×1. Ср. ордовик Эстонии (Schmidt, 1874; Jaekel, 1899).

Фиг. 4. *Echinoencrinites augulosus* Pander. *а* — чашечка с передней стороны; *б* — со стороны анального отверстия, ×3. Н. ордовик Ленинградской области (колл. И. В. Кнырко).

Фиг. 5. *Echinoencrinites reticulatus* Jaekel. Чашечка с сохранившимися брахиолами, вид со стороны анального отверстия, ×1½. Н. ордовик Ленинградской области (Volborth, 1845; Jaekel, 1899).

Фиг. 6. *Echinoencrinites senckenbergii* Meyer. Чашечка с анальным отверстием (вид сбоку), ×1. Н. ордовик Ленинградской области (колл. М. Э. Янишевского).

Фиг. 7. *Echinoencrinites senckenbergii laevigatus* Jaekel. Чашечка со стеблем, сохранившимся почти полностью, ×1. Н. ордовик Ленинградской области (колл. Палеонтологического института АН СССР).

Фиг. 8. *Erinocystis angulata* Jaekel. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид с противоположной стороны; *в* — вид снизу, ×2. Н. ордовик Ленинградской области (Jaekel, 1899).

Фиг. 9. *Glaphyrocystis wöhrmanni* Jaekel. *а* — вид чашечки сбоку, со стороны анального отверстия; *б* — вид сверху, с перистомом; *в* — основание, ×2. В. ордовик Эстонии (колл. Тартуского университета).

Фиг. 10. *Scoliocystis* sp. Чашечка с поровыми ромбами (вид сбоку), ×3½. Ср. ордовик Эстонии (колл. Р. М. Мянниля).

Фиг. 11. *Scoliocystis* sp. *а* — вид чашечки сбоку, со стороны анального отверстия, ×2½; *б* — перистом, ×4. Ср. ордовик Эстонии (колл. Р. М. Мянниля).

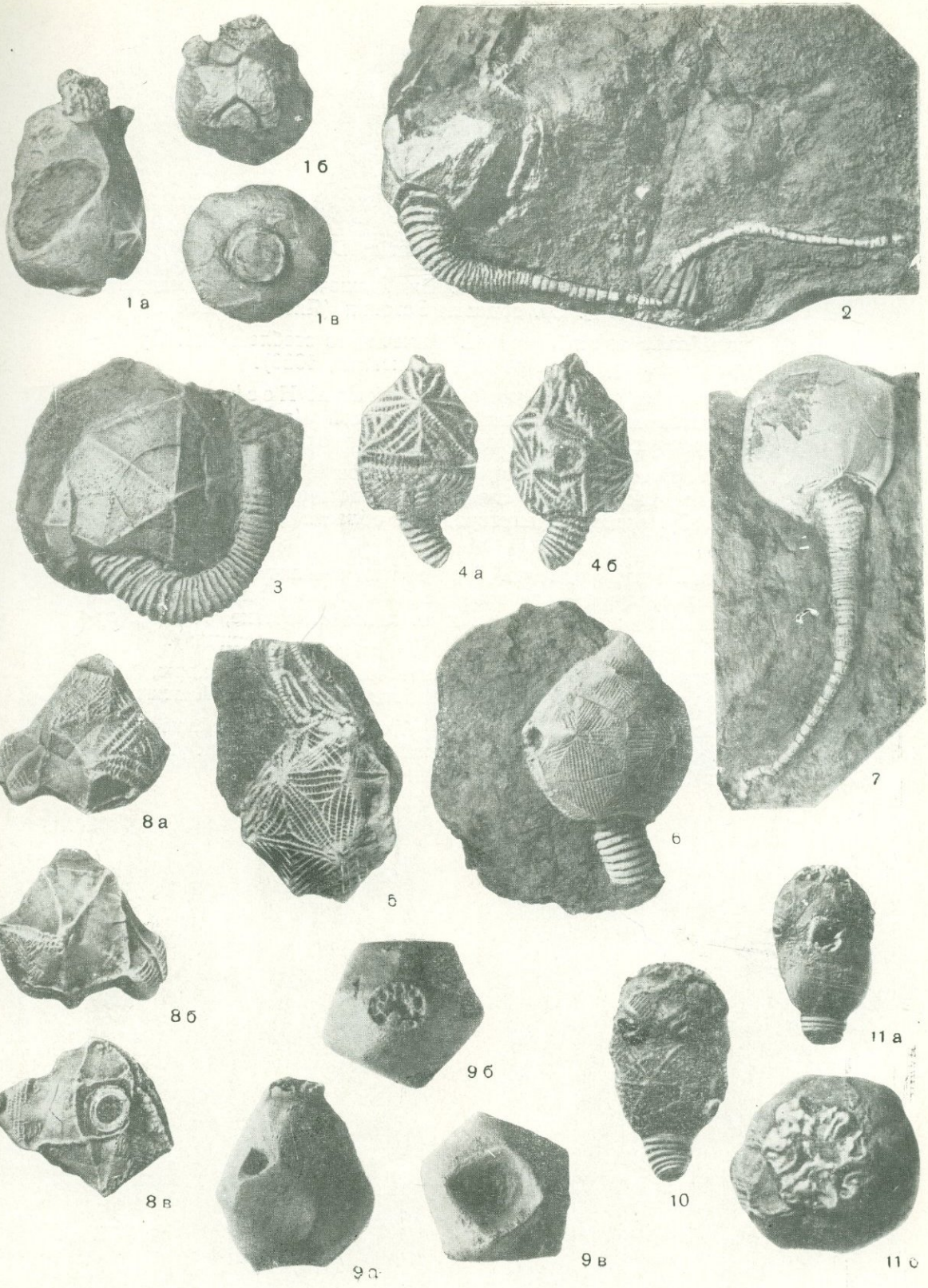

1а
1б
1в
2
3
4а
4б
5
6
7
8а
8б
8в
9а
9б
9в
10
11а
11б

ТАБЛИЦА IV

Cystoidea Dichoporita Regularia; Diploporita

Фиг. 1. *Cystoblastus kokeni* Jaekel. Вид чашечки сверху (мадрепорит внизу), ×1½. Ср. ордовик Эстонии (Яковлев, 1930).

Фиг. 2. *Cystoblastus kokeni* Jaekel. Чашечка со стеблем, ×1. Ср. ордовик Ленинградской области (Яковлев, 1926).

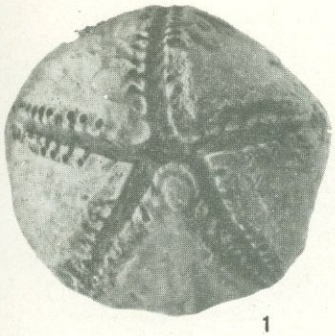
Фиг. 3. *Sphaeronites globulus rossicus* Hecker et Hecker. Чашечка с перистомом и анальной пирамидкой (вид сверху), ×2½. Ср. ордовик Ленинградской области (колл. Б. П. Асаткина).

Фиг. 4. *Sphaeronites globulus rossicus* Hecker et Hecker. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — основание с поверхностью прирастания, ×1½. Ср. ордовик Ленинградской области (колл. Б. П. Асаткина).

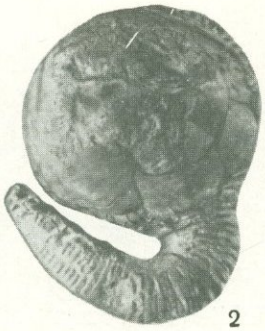
Фиг. 5. *Haplosphaeronis oblonga* (Angelin). *а* — вид чашечки сверху; *б* — вид сбоку; *в* — основание с большой поверхностью прирастания, ×1½; *г* — перистом и анальное отверстие, ×6. Ср. ордовик Ленинградской области (колл. Б. П. Асаткина).

Фиг. 6. *Haplosphaeronis oblonga* (Angelin). Двойные поры, ×11. Ср. ордовик Ленинградской области (колл. Б. П. Асаткина).

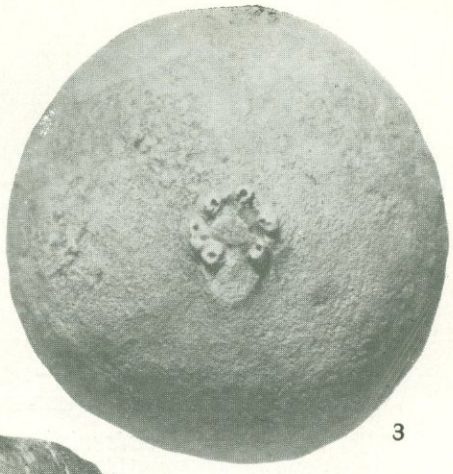
Фиг. 7. *Glyptosphaerites leuchtenbergi* (Volborth). Двойные поры, ×12. Ср. ордовик Ленинградской области (колл. А. Ф. Фольборта).



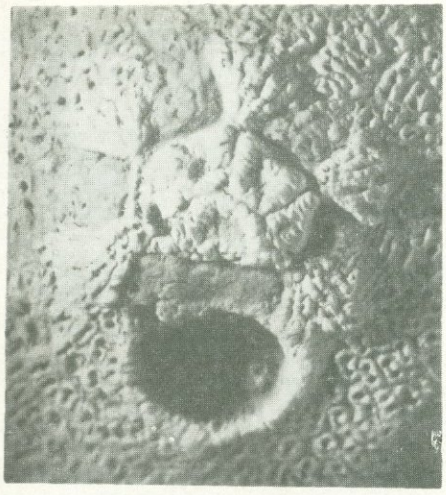
1



2

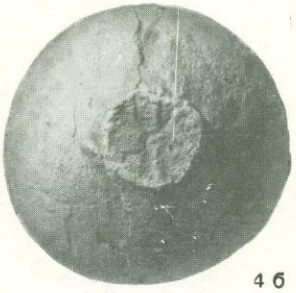


3



5 г

4 а



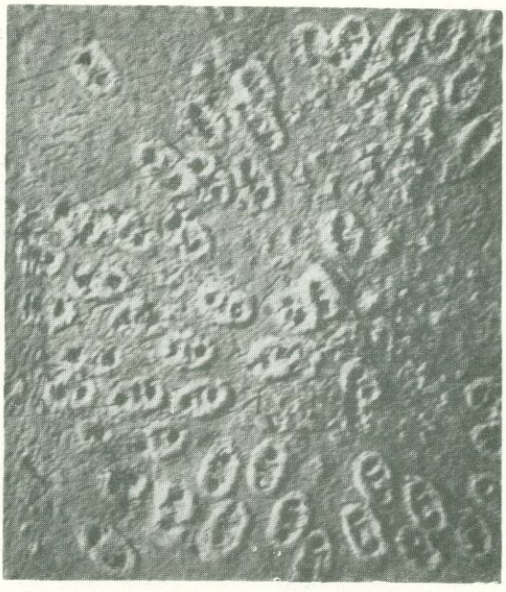
4 б

5 а

5 б

5 в

6



7

ТАБЛИЦА V

Cystoidea Diploporita

Фиг. 1. *Mesocystis pusirefskii* (Hoffmann). *а* — вид чашечки снизу; *б* — вид сверху, ×1. Н. ордовик Ленинградской области (колл. И. В. Кнырко).

Фиг. 2—4. *Protocrinites fragum* Eichwald. *2* — вид чашечки сверху, ×1½; *3* — вид сбоку, ×2; *4* — основание с рудиментом стебля, ×1½. Ср. ордовик Ленинградской области (Jaekel, 1899, и колл. А. Ф. Фольборта).

Фиг. 5. *Protocrinites yakovlevi* Hecker et Hecker. Чашечка со стеблем и дисковидным корневым образованием; справа вверху анальное отверстие с пирамидкой, ×3. Н. ордовик Ленинградской области (Геккер и Геккер, 1957).

Фиг. 6. *Revalocystis mickwitzi* Jaekel. Нижняя часть чашечки (вид сбоку), ×1½. Ср ордовик Эстонии (Jaekel, 1899).

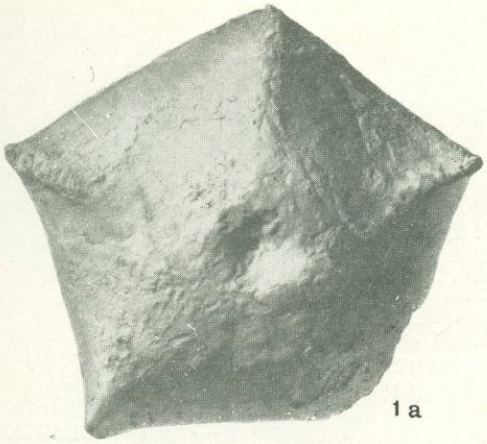
Фиг. 7. *Dactylocystis schmidti* Jaekel. Чашечка с рядами «амбулакральных» и «интерамбулакральных» табличек и с брахиолами, сохранившимися в верхней части чашечки (вид сбоку), ×1½. Ср. ордовик Эстонии (Jaekel, 1899).

Фиг. 8. *Estonocystis* sp. Чашечка с амбулакральными желобками, частично прикрытыми кроющими табличками (вид сверху), ×1½. Ср. ордовик Эстонии (колл. Г. Г. Палмре).

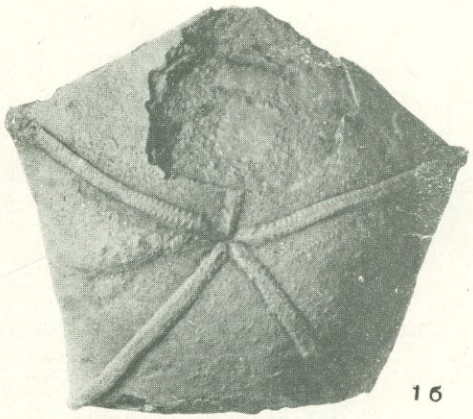
Фиг. 9. *Asteroblastus* sp. (Eichwald). *а* — вид чашечки сверху; *б* — вид сбоку; ×1½. Н. ордовик Ленинградской области (Schmidt, 1874; Jaekel, 1899).

Фиг. 10. *Asteroblastus volborthi* F. Schmidt. Чашечка с брахиолами (вид сбоку), ×2. Н. ордовик Ленинградской области (Schmidt, 1874; Jaekel, 1899).

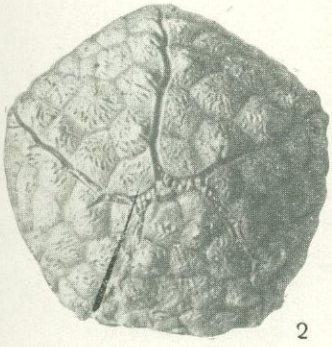
Таблица V



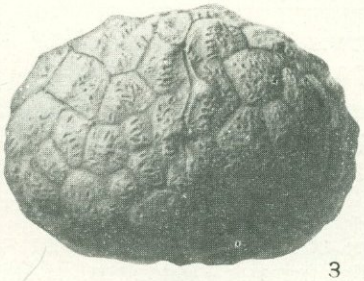
1а



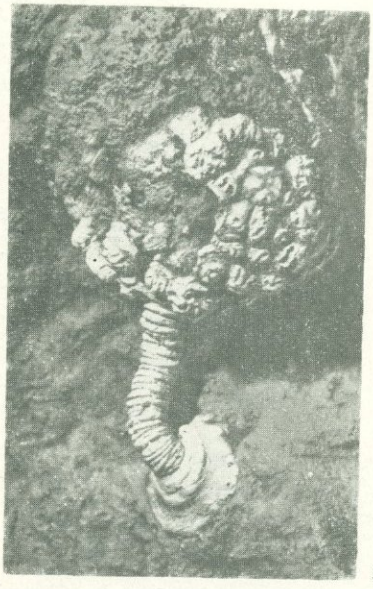
1б



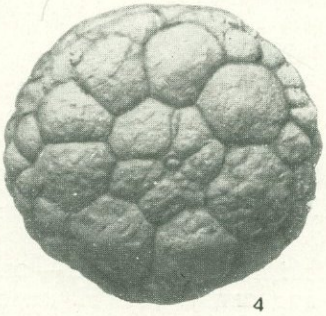
2



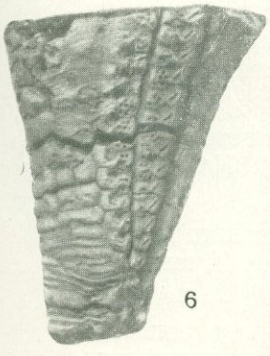
3



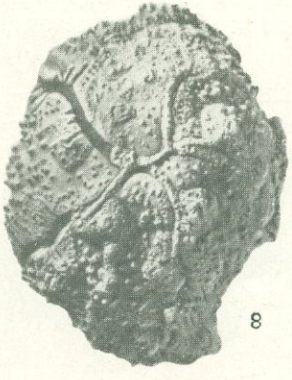
5



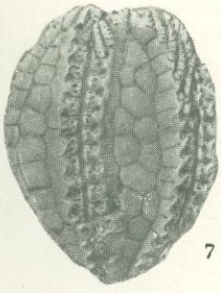
4



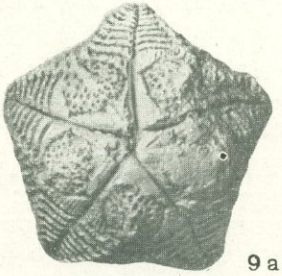
6



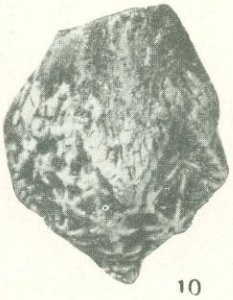
8



7



9а



10

9б

ТАБЛИЦА VI

Blastoidea Eublastoidea

Фиг. 1. *Codaster barkhatovae* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху (анальное отверстие находится слева), ×2½. Н. пермь Тимана (Яковлев, 1941).

Фиг. 2. *Paracodaster miloradovitchi* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку, ×1; *б* — вид сверху, ×2; *в* — вид снизу, ×1. Н. пермь Печорского края (Яковлев, 1940).

Фиг. 3. *Angioblastus wanneri* Yakovlev. Вид чашечки сбоку, ×1. Н. пермь Ср. Урала (колл. Яковлева).

Фиг. 4. *Angioblastus wanneri* Yakovlev. Вид чашечки сверху, ×2. Н. пермь Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 5. *Nymphaeoblastus miljukovi* Peetz. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид снизу, ×1. Н. карбон С. Казахстана (Петц, 1907).

Фиг. 6. *Nymphaeoblastus miljukovi* Peetz. Вид чашечки сверху, ×1. Н. карбон С. Казахстана (Яковлев, 1941).

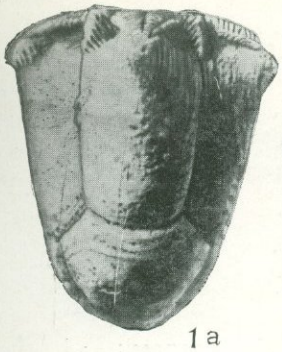
Фиг. 7. *Nymphaeoblastus kasakhstanensis* Yakovlev. Вид чашечки сбоку (в правом интеррадиусе видны отпечатки гидроспир), ×1. Н. карбон С. Казахстана (Яковлев, 1941).

Фиг. 8. *Nymphaeoblastus* sp. *а* — два амбулакра с сохранившимися на большей части их протяжения боковыми табличками и (вверху) частями гидроспир; *б* — то же, с хорошо сохранившимися частями гидроспир, ×3. Н. карбон Ср. Азии (Яковлев, 1926).

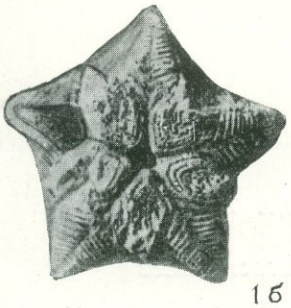
Фиг. 9. *Schizoblastus librovitchi* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху; *в* — вид снизу, ×2. Н. карбон С. Казахстана (Яковлев, 1941).

Фиг. 10. *Cryptoblastus submelo* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху, ×3. Н. карбон С. Казахстана (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 11. *Orbitremites derbiensis mussatovi* Arendt. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху; *в* — вид снизу, ×2; *г* — пришлифовка чашечки (видны гидроспиры), ×2½. Н. карбон (визейский ярус) Подмосковного бассейна (колл. Ю. А. Арендта).

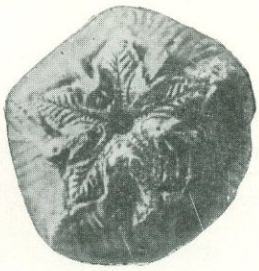


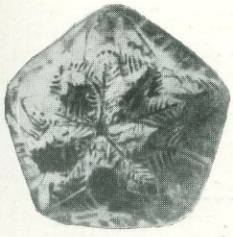
1а



1б

3

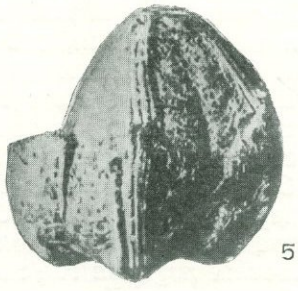




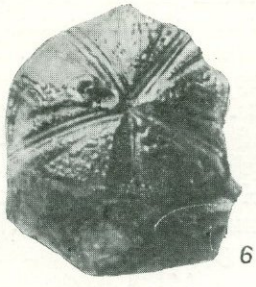
2б

2а

2в

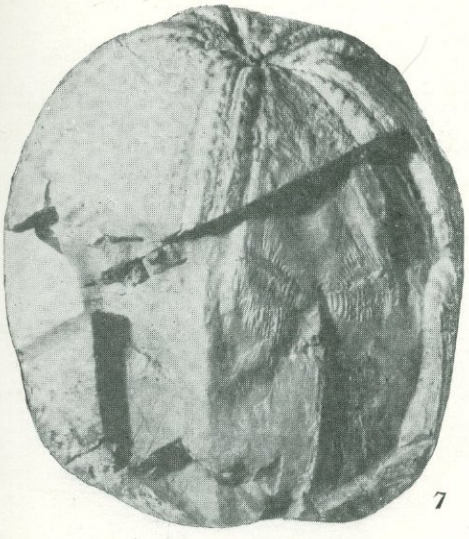


5а

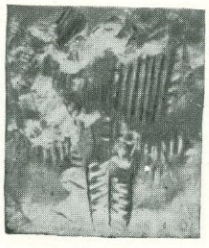


6

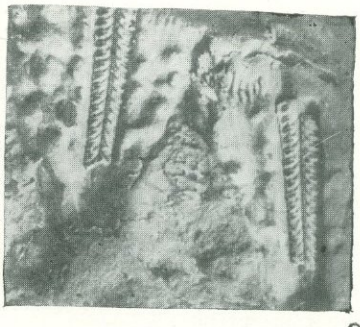
5б



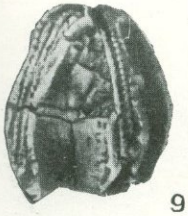
7



8б

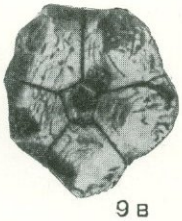


8а



9а

9б



9в

10а

10б

11а

11б

11в

11г

ТАБЛИЦА VII

Eocrinoidea. Paracrinoidea

Фиг. 1. *Pareocrinus ljubzovi* Yakovlev. Чашечка с брахиолами и частью стебля, ×2½. Ср. (?) кембрий Якутии. Бассейн р. Вилюя (Яковлев, 1956).

Фиг. 2. *Cryptocrinites laevis* Pander. Вид чашечки сверху. Перистом с кроющими табличками, ×3. Ср. ордовик Ленинградской области (колл. А. Ф. Фольборта).

Фиг. 3. *Cryptocrinites laevis* Pander. *а* — чашечка с анальным отверстием, вид сбоку; *б* — вид сверху, ×2. Ср. ордовик Ленинградской области (колл. А. Ф. Фольборта).

Фиг. 4. *Bockia neglecta* Hecker. Цельная чашечка (вид сбоку), ×1. Ср. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1940).

Фиг. 5. *Bockia neglecta* Hecker. Верхняя половина чашечки с неполным хоботком (вид сбоку), ×1. Ср. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1940).

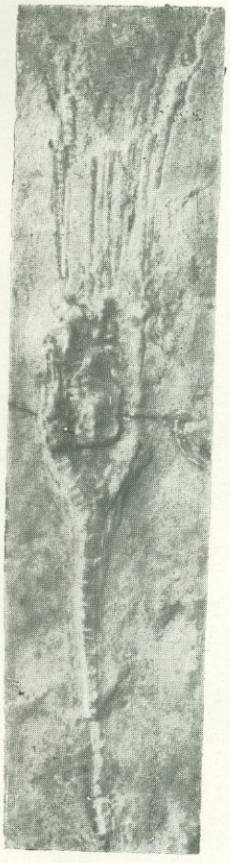
Фиг. 6. *Bockia neglecta* Hecker. Верхняя половина чашечки с анальной пирамидкой (вид сбоку), ×1½. Ср. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1940).

Фиг. 7. *Bockia laevis* Hecker. Вид чашечки с основания, ×1. Ср. ордовик Эстонии (Геккер, 1940).

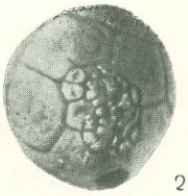
Фиг. 8. *Achradocystites grewingkii* Volborth. Поврежденная чашечка со стеблем, ×1. Ср. ордовик Эстонии (Volborth, 1870).

Фиг. 9. *Achradocystites schmidti* Hecker. *а* — неполная чашечка (вид сбоку), ×1; *б* — перистом и трехлопастная генитальная пирамидка гидропоры? (вид сверху), ×2; *в* — пирамидка гидропоры? и гонопора? (вверху от нее), ×6. Ср. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1958).

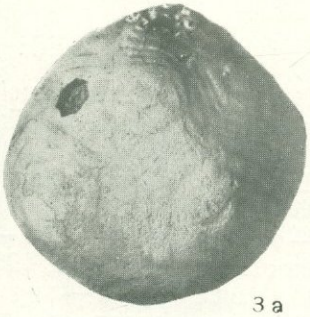
Фиг. 10. *Achradocystites schmidti* Hecker. Анальная пирамидка, ×3. Ср. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1958).



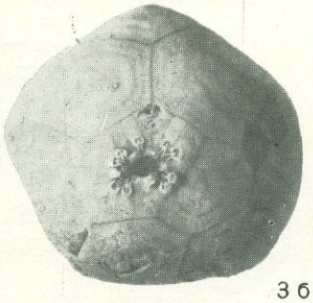
1



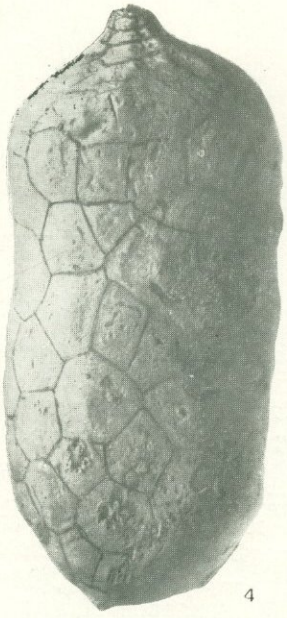
2



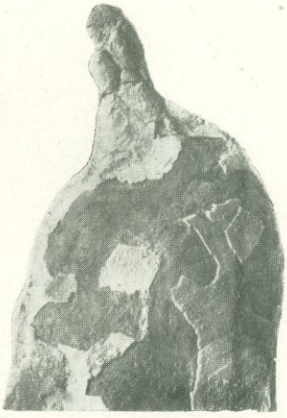
3а



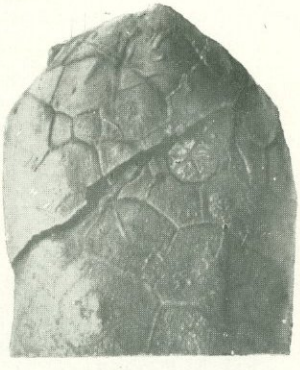
3б



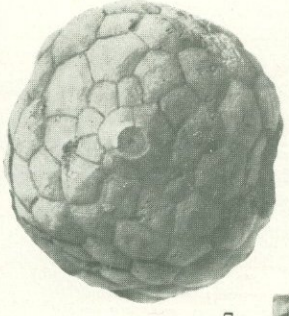
4



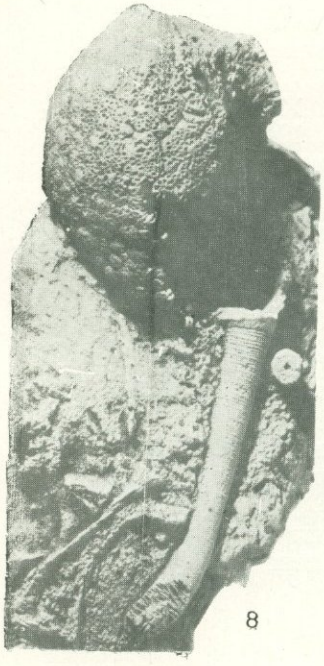
5



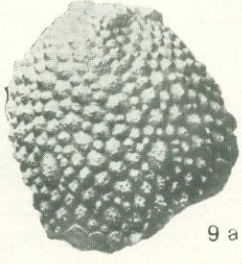
6



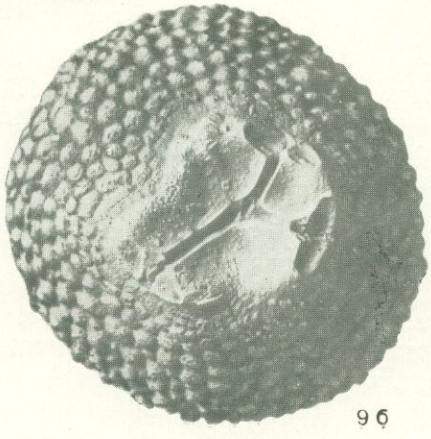
7



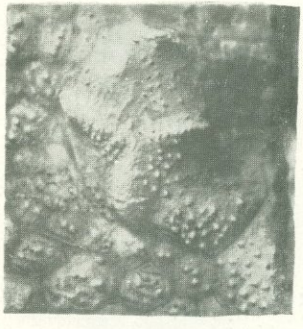
8



9а



9б



9в

10

ТАБЛИЦА VIII

Crinoidea Inadunata Disparida, Hybocrinida, Cladida

Фиг. 1. *Ristnacrinus marinus* Öpik. Чашечка с прилегающей частью стебля (вид сбоку), ×3. Ср. ордовик Эстонии (Öpik, 1934).

Фиг. 2. *Halysiocrinus(?) tuberculatus* Yakovlev. *а* — вид чашечки сверху; *б* — вид снизу, ×3. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 3. *Hoplocrinus estonus* Öpik. *а* — основание, ×2⁴/₅; *б* — вид чашечки сбоку, ×1¹/₅. Ср. ордовик Эстонии (Öpik, 1935).

Фиг. 4. *Kallimorphocrinus uralensis* (Yakovlev). *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху, ×4. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 5. *Kallimorphocrinus multibrachiatus* (Yakovlev). *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху, ×3. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 6. *Crotalocrinites baschkiricus* Yakovlev. Вид чашечки сбоку, ×1. Силур (граница венлока и лудлова) Башкирии (Яковлев, 1949).

Фиг. 7. *Crotalocrinites baschkiricus* Yakovlev. Часть стебля сбоку, ×1. Силур (граница венлока и лудлова) Башкирии (Яковлев, 1949).

Фиг. 8. *Crotalocrinites rugosus* (Miller). Вид чашечки молодого экземпляра сбоку. ×3. Силур (граница венлока и лудлова) Богемии (Bouška, 1946).

Фиг. 9. *Crotalocrinites rugosus* (Miller). Вид брюшной поверхности чашечки, ×3. Силур (граница венлока и лудлова) Богемии (Bouška, 1946).

Фиг. 10. *Syndetocrinus bohemicus* Bouška. Часть рук, ×1¹/₂. Силур (граница венлока и лудлова) Богемии (Bouška, 1946).

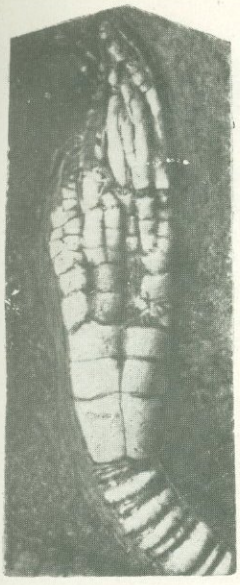
Фиг. 11. *Syndetocrinus bohemicus* Bouška. Брюшная поверхность чашечки; таблички крышки вскрыты и видны амбулакральные желобки, ×2¹/₂. Силур (граница венлока и лудлова) Богемии (Bouška, 1946).

Фиг. 12. *Syndetocrinus bohemicus* Bouška. Нижняя часть чашечки и верхняя часть стебля (вид сбоку), ×1¹/₂. Силур (граница венлока и лудлова) Богемии (Bouška, 1946).

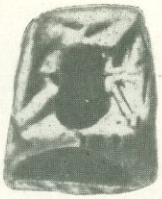
Фиг. 13. *Paraperneroctinus sibiricus* Yakovlev. Поперечный излом руки со следами осевых каналов в члениках, ×1. Н. девон (кобленцский ярус) Ср. Урала (Яковлев, 1949).

Фиг. 14. *Paraperneroctinus sibiricus* Yakovlev. Нижняя часть чашечки и верхняя часть стебля, ×1. Н. девон (кобленцский ярус) Ср. Урала (Яковлев, 1949).

Фиг. 15. *Paraperneroctinus sibiricus* Yakovlev. Верхняя часть чашечки с нижней частью рук, ×1. Н. девон (кобленцский ярус). Ср. Урала (Яковлев, 1949).

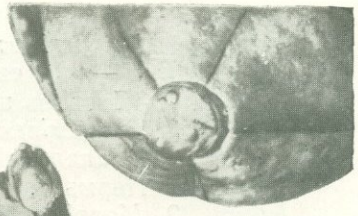


1



2 а

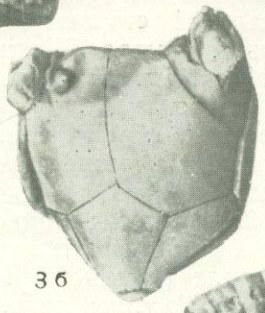
2 б



3 а

4 а

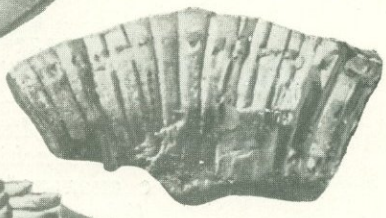
4 б



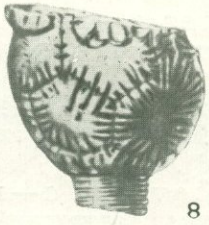
3 б

5 а

5 б

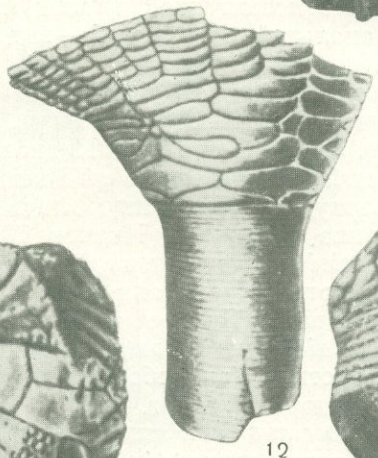


13



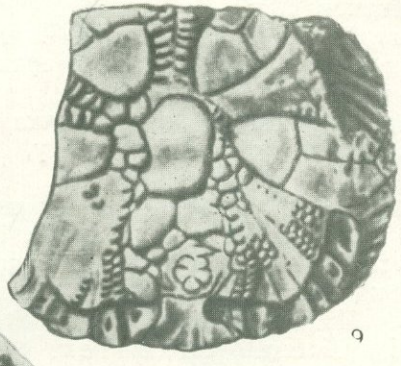
8

6

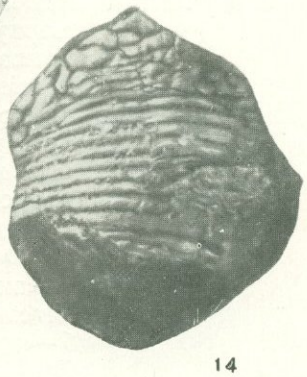


12

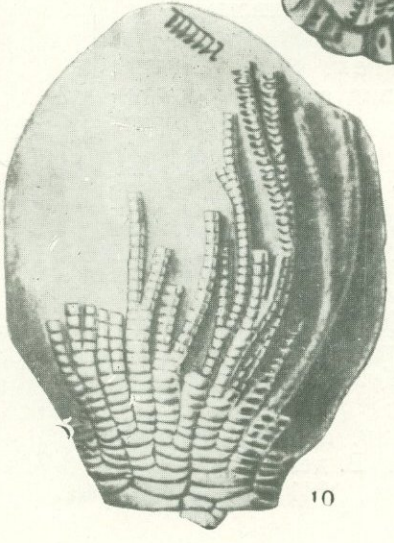
7



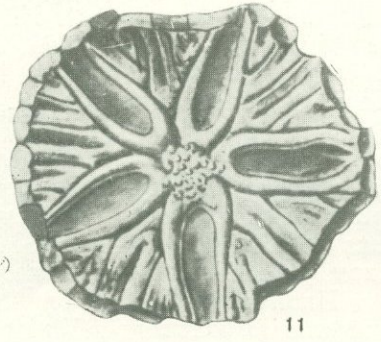
9



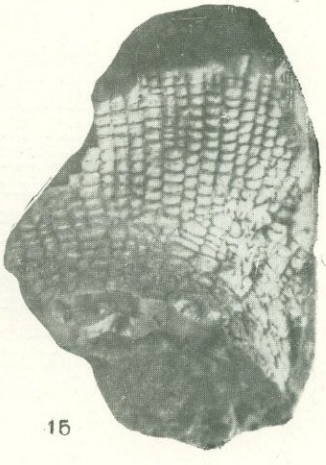
14



10



11



15

ТАБЛИЦА IX

Crinoidea Inadunata Cladida

Фиг. 1. *Bolbocrinus eudoxiae* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху, ×2. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 2. *Bolbocrinus hieroglyphus* Wanner. *а* — вид чашечки сбоку, с анальной стороны; *б* — вид сверху; *в* — вид снизу, ×3. Пермь о. Тимора (Wanner, 1916).

Фиг. 3. *Monobrachiocrinus oviformis* Yakovlev. *а*—чашечка с анальным отверстием, вид сбоку; *б* — вид сверху (слева анальное отверстие, справа площадка на радиальной табличке для сочленения с рукой), ×3. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 4. *Monobrachiocrinus oviformis* Yakovlev. Вид чашечки сбоку; справа анальное отверстие, ×1. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 5. *Monobrachiocrinus oviformis* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид снизу, ×1. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 6. *Monobrachiocrinus ficiformis* Wanner. *а* — вид чашечки сбоку, с анальной стороны; *б* — вид сверху, ×1. Пермь о. Тимора (Wanner, 1916).

Фиг. 7. *Acariaiocrinus caryophylloides* (Yakovlev). Чашечка с анальным отверстием (вид сбоку), ×4. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 8. *Acariaiocrinus caryophylloides* (Yakovlev). *а* — вид чашечки сверху; *б* — вид снизу, ×4. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 9. *Acariaiocrinus caryophylloides* (Yakovlev). Чашечка с анальным отверстием (вид сбоку), ×4. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 10. *Acariaiocrinus clavulus* Wanner. *а* — чашечка с анальным отверстием (вид сбоку), ×7½; *б* — вид сверху, ×12. Пермь о. Тимора (Wanner, 1929).

Фиг. 11. *Nereocrinus antiquus* Wanner. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху, ×1. Пермь о. Тимора (Wanner, 1923).

Фиг. 12. *Nereocrinus jemeljantzewi* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху; *в* — вид снизу, ×2. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 13. *Hemistreptacron abrachiatum* Yakovlev. *а* — чашечка с анальным отверстием, вид сбоку; *б* — вид с противоположной стороны; *в* — вид снизу, ×4. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 14. *Hemistreptacron abrachiatum* Yakovlev. Вид чашечки сверху, ×3. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 15. *Hemistreptacron abrachiatum* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку, с анальной стороны; *б* — вид сверху, ×8. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Wanner, 1929).

Фиг. 16. *Parisocrinus asiaticus* Yakovlev. Чашечка с руками и анальным мешком, ×1. Н. карбон (визе) Кузнецкого бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 17. *Parabotryocrinus tschudovensis* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку, ×1½; *б* — части стебля и руки, ×1. В. девон (франский ярус) Главного девонского поля (Яковлев, 1941).

1а

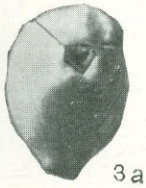
1б

2а

2б

2в

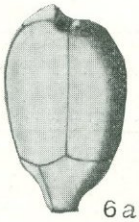
3б


3а

4

5а

5б


6а

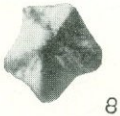
6б

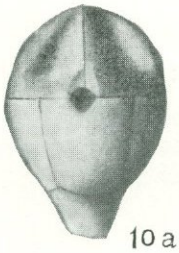
11а

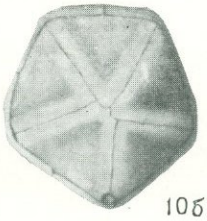
11б

12а

7


8а


10а


10б

12

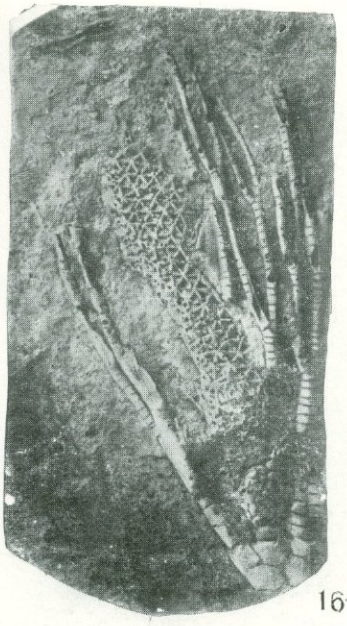
8б

9

12в

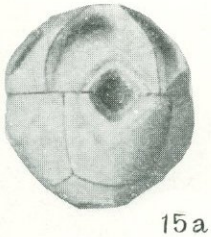
13а

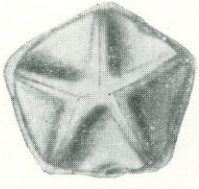
13б


16

13в

14


15а


15б

17а

ТАБЛИЦА X

Crinoidea Inadunata Cladida

Фиг. 1. *Lasiocrinus kon-kolodesae* Yakovlev. Крона с частью стебля, ×2. В. девон (франский ярус) Центрального девонского поля (Яковлев, 1956).

Фиг. 2. *Pagecrinus heckeri* Yakovlev. Крона с частью стебля, ×1. В. девон (франский ярус) Главного девонского поля (Яковлев, 1941).

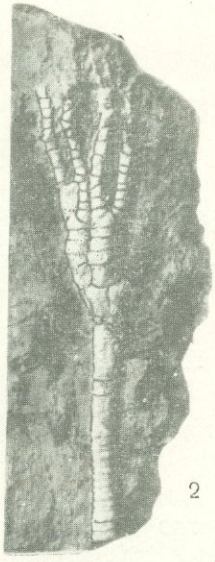
Фиг. 3. *Blothrocrinus litvinovitschae* Yakovlev. Крона с частью стебля (вид сбоку), ×$^{2}/_{5}$. Н. карбон (визе) С. Казахстана (Яковлев, 1954).

Фиг. 4. *Synyphocrinus magnus* Yakovlev et Ivanov. Чашечка с руками, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

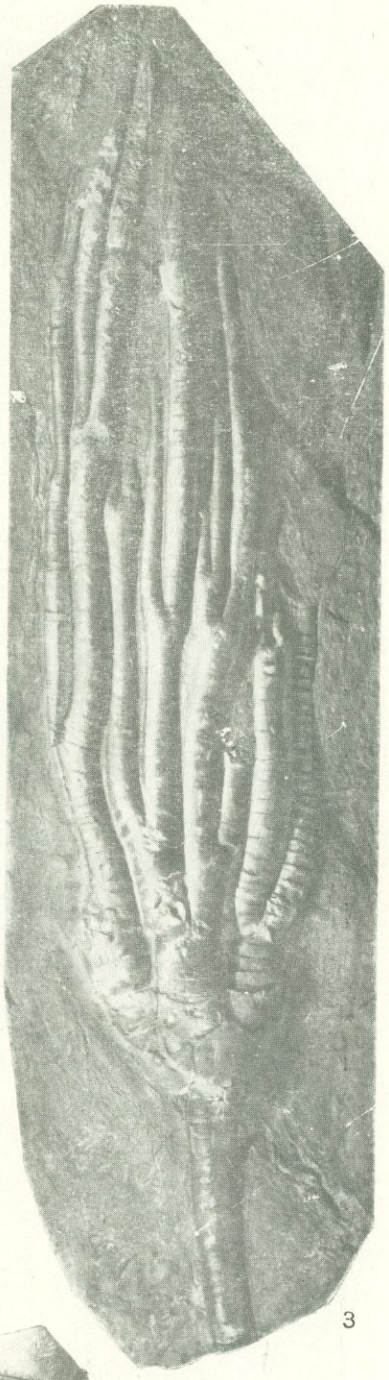
Фиг. 5. *Synyphocrinus cornutus* Trautschold. Часть рук, ×$^{3}/_{5}$. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 6. *Synyphocrinus cornutus* Trautschold. *а* — чашечка сбоку, с анальной стороны; *б* — чашечка сбоку, с другой стороны; *в* — часть чашечки снизу, ×2. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

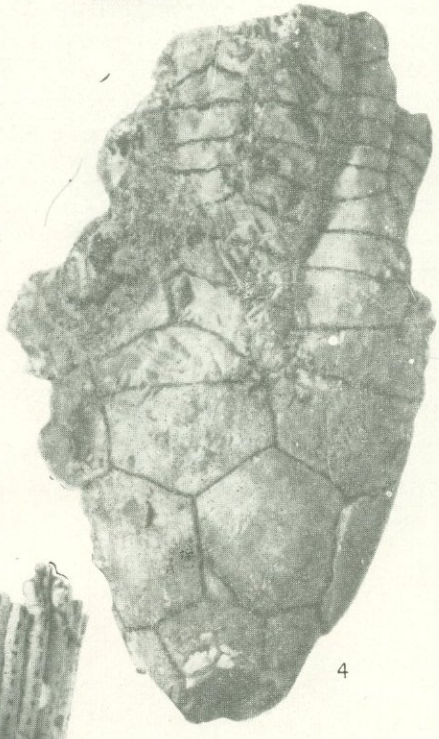
1



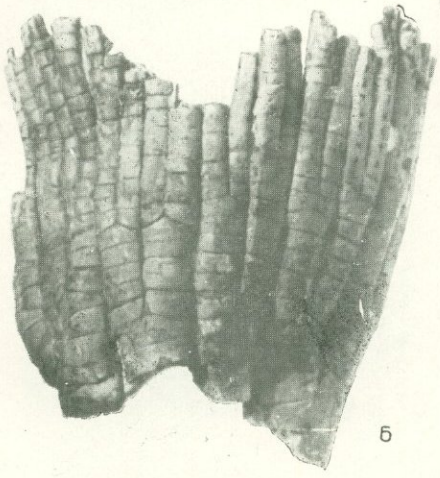
2



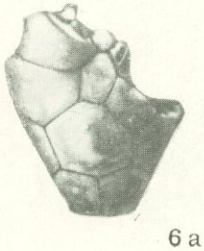
3



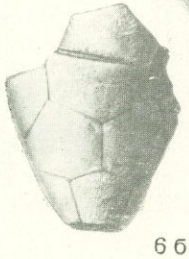
4



5



6а



6б

6в

ТАБЛИЦА XI

Crinoidea Inadunata Cladida

Фиг. 1. *Moscovicrinus multiplex* (Trautschold). Крона с частью стебля, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 2. *Hydriocrinus pusillus* Trautschold. Две кроны с частями стеблей, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Иванова, 1949).

Фиг. 3. *Pachylocrinus baschmakowae* Yakovlev. Крона с частью стебля, с анальной стороны, ×2. В. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 4. *Pachylocrinus tenuiramosus* Yakovlev. Крона, ×1. В. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 5. *Zeacrinus polaris* (Yakovlev). Крона с частью стебля, ×1. Н. пермь Большеземельской тундры (Яковлев и Иванов, 1956).

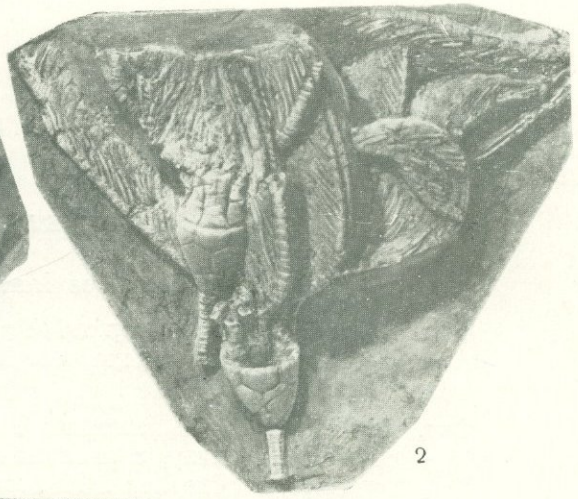
Фиг. 6. *Zeacrinus schmitowi* Yakovlev. *а* — вид кроны с передней стороны; *б* — вид с анальной стороны, ×1. В. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 7. *Aesiocrinus patens* (Trautschold). Вид чашечки снизу, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

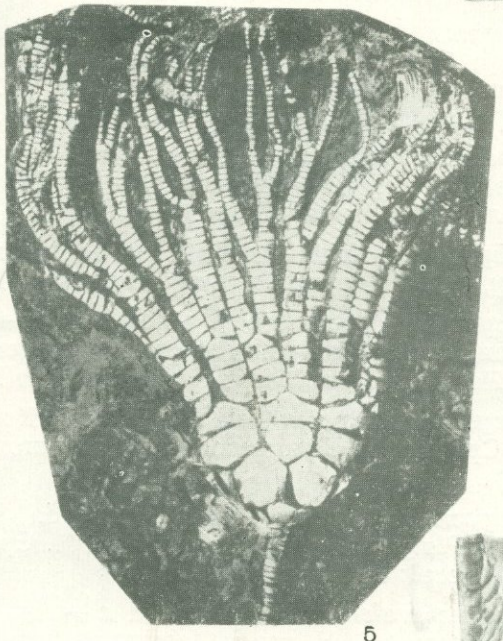
Фиг. 8. *Aesiocrinus patens* (Trautschold). Крона, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

Таблица XI

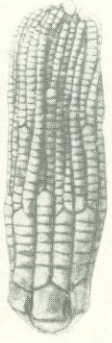
1



2

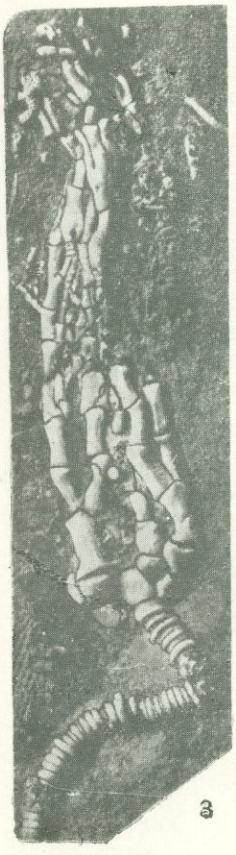


5



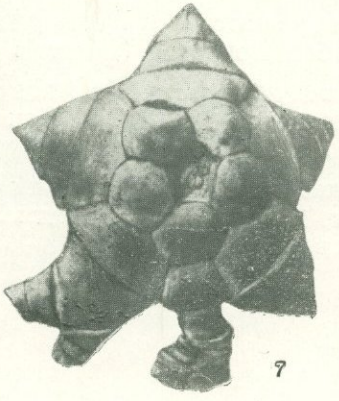
6а

6б



3

4



7

8

ТАБЛИЦА XII

Crinoidea Inadunata Cladida

Фиг. 1. *Scytalocrinus kalmiusi* Yakovlev. Крона с частью стебля, с анальной стороны, ×3. В. карбон Донбасса (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 2. *Graphiocrinus timanicus* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид снизу, с анальной табличкой наверху, ×2. Н. пермь Тимана (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 3. *Delocrinus serratomarginatus* (Yakovlev). *а* — вид чашечки сверху; *б* — вид снизу (анальный интеррадиус наверху); *в* — вид сбоку, с анальной стороны, ×2. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 4. *Erisocrinus araxensis* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху; *в* — вид снизу, ×3. В. пермь Закавказья, Джульфа (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 5. *Stachyocrinus timanicus* Yakovlev. Вид чашечки снизу и сбоку, ×1. Н. пермь Тимана (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 6. *Cromyocrinus geniculatus* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху; *в* — вид со стороны основания, ×2. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 7. *Cromyocrinus simplex* Trautschold. Крона с частью стебля. ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 8. *Cromyocrinus simplex* Trautschold. Чашечка с сидящим на ней *Platyceras* и частью стебля, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Иванова, 1958).

Фиг. 9. *Ulocrinus uralensis* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху, ×3. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

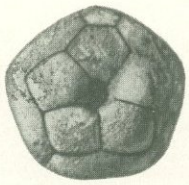
Фиг. 10. *Dicromyocrinus subornatus* Yakovlev. Вид чашечки сверху, ×1. Ср. карбон Донбасса (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 11. *Dicromyocrinus geminatus* (Trautschold). Вид чашечки со стороны основания, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

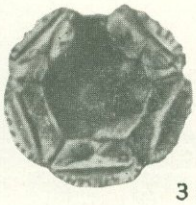
Фиг. 12. *Dicromyocrinus geminatus* (Trautschold). Крона с анальной стороны, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

1

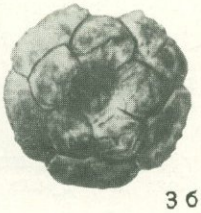
2а



2б

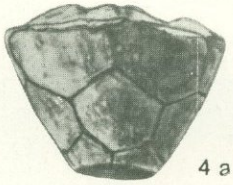


3а

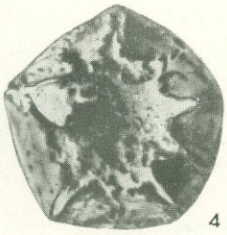


3б

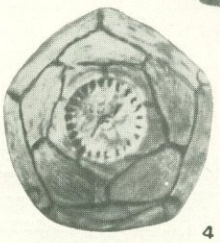
3в



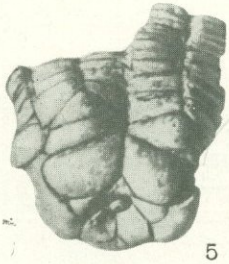
4а



4б

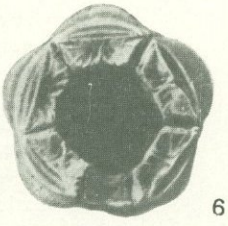


4в

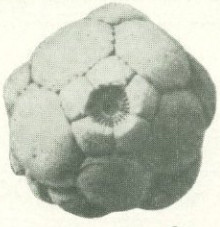


5

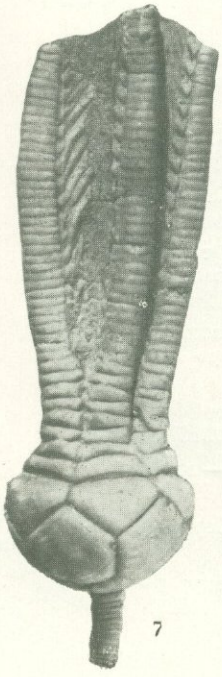
6а



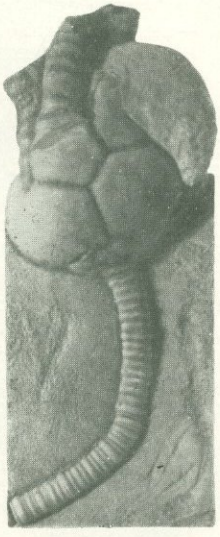
6б



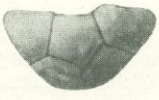
6в



7



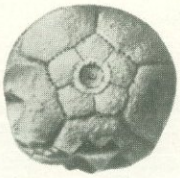
8



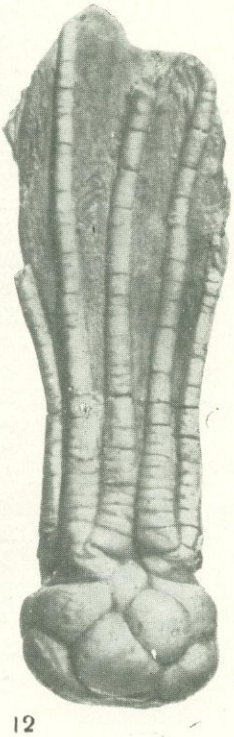
9а

9б

10



11



12

ТАБЛИЦА XIII

Crinoidea Inadunata Cladida

Фиг. 1. *Ivanovicrinus miloradovitschi* (Yakovlev). *а* — верхняя часть кроны спереди, ×5; *б* — общий вид кроны с анальной стороны, ×2. В. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 2. *Petschoracrinus variabilis* Yakovlev. Вид чашечки с одной рукой сбоку, ×1. Н. пермь западного склона Полярного Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 3. *Petschoracrinus variabilis* Yakovlev. Вид чашечки сверху, ×1. Н. пермь западного склона Полярного Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 4. *Petschoracrinus variabilis* Yakovlev. Вид чашечки со стороны основания, ×1. Н. пермь западного склона Полярного Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 5. *Petschoracrinus variabilis* Yakovlev. Верхняя часть чашечки (неполно сохранившиеся RR) и части рук, ×2½. Н. пермь западного склона Полярного Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 6. *Epipetschoracrinus borealis* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку, с анальной стороны; *б* — вид со стороны основания, ×1. Н. пермь западного склона Полярного Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 7. *Cadocrinus timanicus* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид снизу, ×1. Н. пермь Тимана (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 8. *Trimerocrinus platypleura* Yakovlev. Вид чашечки сбоку, ×1. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 9. *Trimerocrinus platypleura* Yakovlev. Вид чашечки сверху, ×2. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 10. *Trimerocrinus pumilus* Wanner. *а* — вид чашечки сбоку, с анальной стороны; *б* — вид сверху, ×2. Пермь о. Тимора (Wanner, 1916).

Фиг. 11. *Hemimollocrinus uralensis* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху, ×2½. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 12. *Strongylocrinus uralicus* Yakovlev. Вид чашечки сбоку, ×1. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 13. *Strongylocrinus uralicus* Yakovlev. Вид чашечки сверху, ×1. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 14. *Sundacrinus septentrionalis* Yakovlev. Вид чашечки сбоку, с анальной стороны, ×2. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 15. *Sundacrinus granulatus* Wanner. *а* — вид чашечки сбоку, с анальной стороны; *б* — вид сверху; *в* — вид снизу, ×1. Пермь о. Тимора (Wanner. 1916).

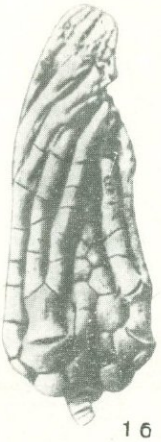
Фиг. 16. *Indocrinus crassus* Wanner. *а* — вид чашечки сбоку, с анальной стороны; *б* — вид сверху, *в* — вид снизу, ×1. Пермь о. Тимора (Wanner, 1916).

Фиг. 17. *Indocrinus*(?) *piszowi* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид снизу. ×1. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

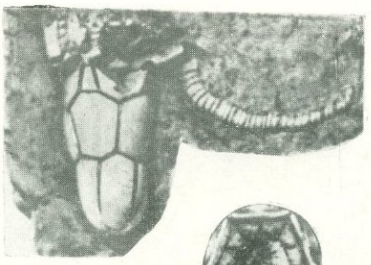
Фиг. 18. *Spaniocrinus validus* Wanner. Вид чашечки сбоку, ×1. Пермь о. Тимора (Wanner, 1924).

Фиг. 19. *Spaniocrinus transcaucasicus* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху, ×3. В. пермь Закавказья, Джульфа (Яковлев и Иванов, 1956).

1 а



1 б



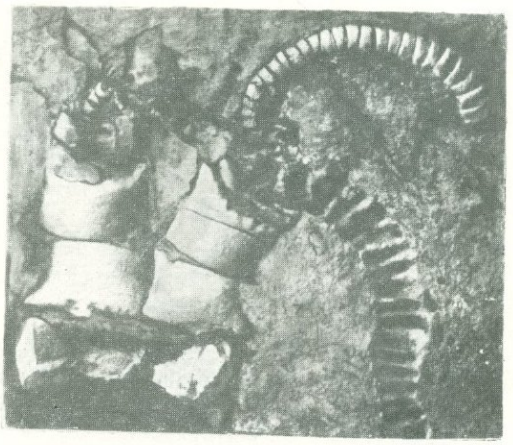
2

3

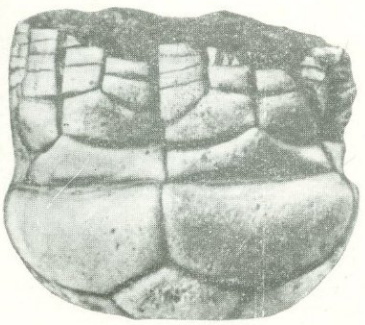
4

6 а

6 б



5



7 а

8

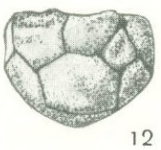
9

10 а

10 б

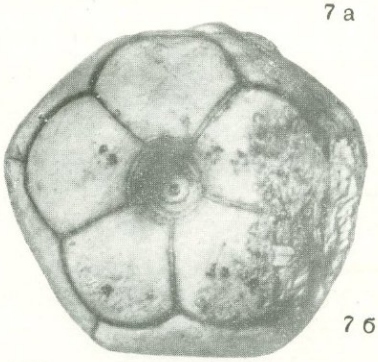
11 а

11 б



12

13



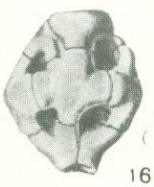
7 б

14

15 а

15 б

15 в



16 а

16 б

16 в

17 а

17 б

18

19 а

19 б

ТАБЛИЦА XIV

Crinoidea Flexibilia Sagenocrinida; Camerata Diplobathrida, Monobathrida

Фиг. 1. *Dactylocrinus oligoptilus* Pacht. *а* — вид кроны сбоку; *б* — вид со стороны основания, ×1. В. девон (франский ярус) Главного девонского поля (Яковлев, 1941).

Фиг. 2. *Wachsmuthicrinus dubjanskii* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид снизу. Увелич. В девон (франский ярус) Центрального девонского поля (Яковлев, 1956).

Фиг. 3. *Synerocrinus incurvus* (Trautschold). Вид кроны сбоку, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 4. *Pycnosaccus semilukensis* Yakovlev. Чашечка с частью стебля (вид сбоку), ×1. В. девон (франский ярус) Центрального девонского поля (Яковлев, 1956).

Фиг. 5. *Calycocrinus rossicus* Yakovlev. Вид чашечки сбоку, ×2. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 6. *Calycocrinus rossicus* Yakovlev. Вид чашечки сбоку, ×2. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 7. *Calycocrinus rossicus* Yakovlev. Вид чашечки сверху, ×2. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 8. *Calycocrinus rossicus* Yakovlev. Вид чашечки снизу, ×2. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 9. *Calycocrinus curvatus* Wanner. *а* — вид чашечки сверху; *б* — вид сбоку, ×1. Пермь о. Тимора (Wanner, 1916).

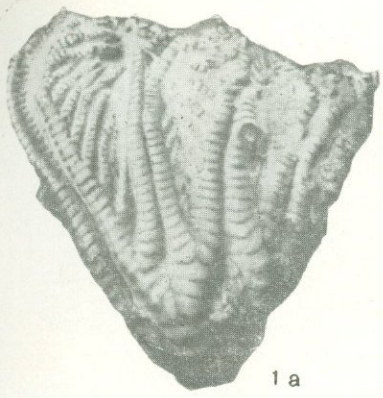
Фиг. 10. *Asuturaecrinus dorofeievi* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху; *в* — вид снизу, ×2. Н. пермь (артинский ярус). Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 11. *Rhaphanocrinus esthoniae* Jaekel. Вид чашечки сбоку, ×1½. Ср. ордовик Эстонии (колл. И. В. Кнырко).

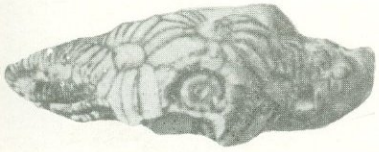
Фиг. 12. *Rhodocrinites platyacron* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху, с основанием анальной трубки; *в* — вид снизу, ×2. Н. карбон Прииртышья (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 13. *Teleiocrinus*(?) *sibiricus* Yakovlev. Поврежденная чашечка, ×2. Н. карбон (турнейский ярус) Кузбасса (Яковлев и Иванов, 1956).

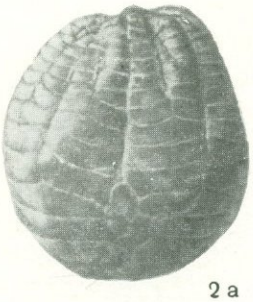
Таблица XIV



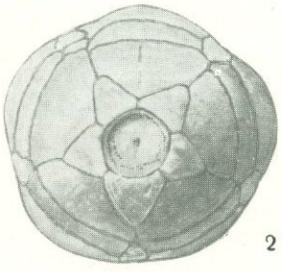
1 а



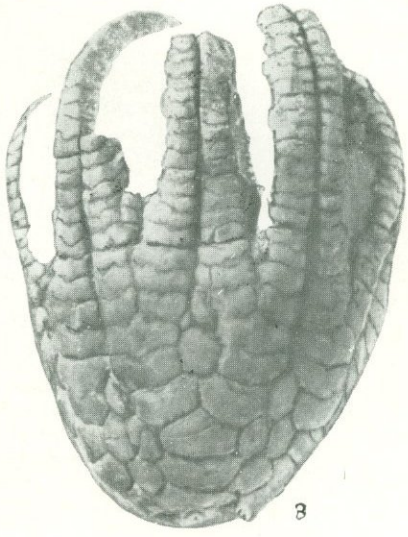
1 б



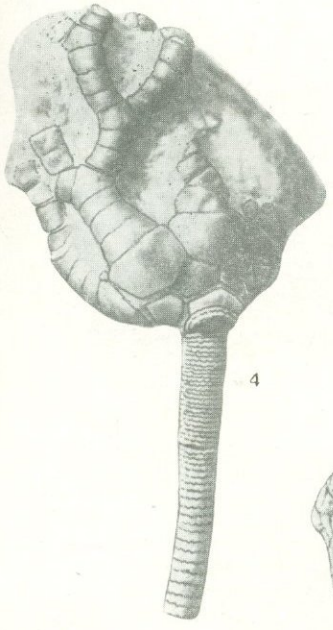
2 а



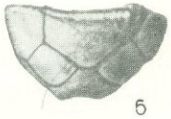
2 б



3



4



5

6

9 а

10 а

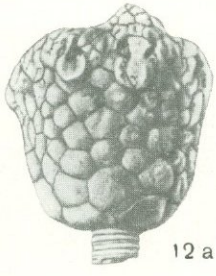
7

8

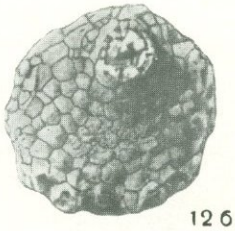
9 б

10 б

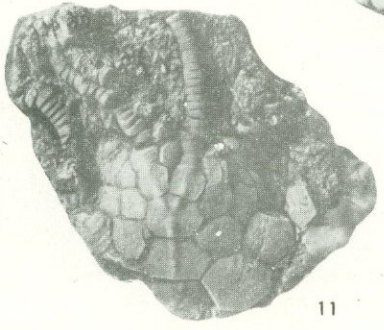
10 в



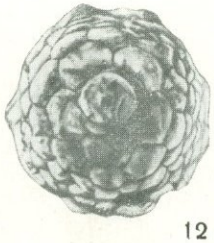
12 а



12 б



11



12 в

13

ТАБЛИЦА XV

Crinoidea Camerata Monobathrida. Стебли Crinoidea.

Фиг. 1. *Hexacrinites carboniferus* Yakovlev et Ivanov. *а* — вид чашечки сбоку, с анальной стороны; *б* — вид с противоположной стороны, ×7. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 2. *Dichocrinus rotaii* Yakovlev. Чашечка с руками, ×1. Н. карбон (турнейский ярус) Кузбасса (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 3. *Dichocrinus rotaii* Yakovlev. Чашечка с частью рук и частью стебля, ×2. Н. карбон Кузбасса (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 4. *Stomiocrinus permiensis* (Yakovlev). Вид чашечки сбоку, ×2. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 5. *Stomiocrinus permiensis* (Yakovlev). *а* — чашечка с сохранившимися оральными табличками, вид сбоку; *б* — вид сверху, ×2. Н. пермь (артинский ярус) Ср. Урала (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 6. *Acrocrinus mjatschkowensis* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид сверху (анальный интеррадиус наверху), ×3½. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Яковлев и Иванов, 1956).

Фиг. 7. *Eucalyptocrinites praerosaceus* Yakovlev. Вид чашечки снизу, ×1. Н. девон Урала (Яковлев, 1940).

Фиг. 8. Представитель семейства Platycrinidae Austin et Austin. часть стебля, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (колл. Е. А. Ивановой).

Фиг. 9. *Pentagonocyclicus monile* (Eichwald). Часть стебля сбоку, ×1½. Н. ордовик Прибалтики и Сибирской платформы (Елтышева, 1960).

Фиг. 10. *Pentagonocyclicus monile* (Eichwald). Членики стебля (вид с поверхности сочленения), ×1½. Н. ордовик Прибалтики и Сибирской платформы (Елтышева, 1960).

Фиг. 11. *Pentagonocyclicus pentaporus* Yeltyschewa. *а* — поверхность сочленения членика стебля; *б* — часть стебля сбоку, ×3. Н. и ср. ордовик Прибалтики и Сибирской платформы (Елтышева, 1960).

Фиг. 12. *Pentagonocyclicus pentaporus* Yeltyschewa. Поверхность сочленения членика стебля, ×3. Н. и ср. ордовик Прибалтики и Сибирской платформы (Елтышева, 1960).

Фиг. 13. *Pentagonocyclicus elegans* Yeltyschewa. Поверхность сочленения членика стебля, ×7. Силур (лландовери) Сибирской платформы (Елтышева, 1960).

Фиг. 14. *Pentagonopentagonalis morcocaensis* Yeltyschewa. *а* — поверхность сочленения членика стебля; *б* — часть стебля сбоку, ×4. Ср. ордовик Сибирской платформы (Елтышева, 1960).

Фиг. 15. *Pentagonopentagonalis tridens* Yeltyschewa. Поверхность сочленения членика стебля, ×4. Ср. ордовик Сибирской платформы (Елтышева, 1955б).

Фиг. 16. *Pentagonopentagonalis comptus* Yeltyschewa. Поверхность сочленения членика стебля, ×4. В. ордовик Сибирской платформы (Елтышева, 1955б).

Фиг. 17. *Pentagonocyclicus altimarginalis* Yeltyschewa. Поверхность сочленения членика стебля, ×3. В. ордовик Сибирской платформы (Елтышева, 1955б).

Фиг. 18. *Pentagonopentagonalis multipartitus* Yeltyschewa. Поверхность сочленения членика стебля, ×4. В. ордовик Сибирской платформы (Елтышева, 1955б).

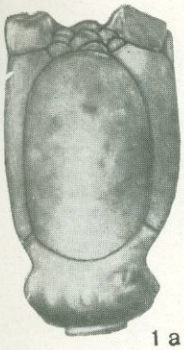
Фиг. 19. *Pentagonopentagonalis dentiferus* Yeltyschewa. *а* — поверхность сочленения членика стебля; *б* — часть стебля сбоку, ×2½. Н. силур (лландовери) Сибирской платформы (Елтышева, 1955б).

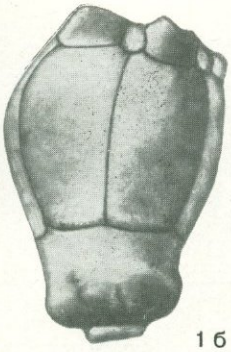
Фиг. 20. *Podoliocrinus nikiforovae* Yeltyschewa. *а* — поверхность сочленения членика стебля; *б* — часть стебля сбоку, ×3. В. силур (в. лудлов) Подолии (Елтышева, 1957).

Фиг. 21. *Pentagonopentagonalis bilobatus* Yeltyschewa. Поверхность сочленения членика стебля, ×5. Н. силур (венлок) Сибирской платформы (Елтышева, 1960).

Фиг. 22. *Decacrinus pennatus* Yeltyschewa. Поверхность сочленения членика стебля, ×2. Н. девон С. Прибалхашья (Елтышева, 1957).

Фиг. 23. *Hexacrinites tuberosus* Yeltyschewa, *а* — поверхность сочленения членика стебля; *б* — часть стебля сбоку, ×2. Ср. девон (эйфельский ярус) Кузбасса (Дубатолова и Елтышева, 1961).

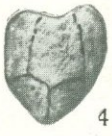

1 а


1 б

2

8

3

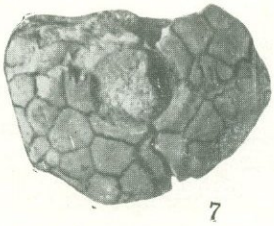

4

5 а

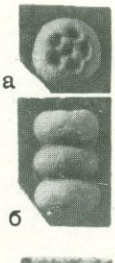
5 б

6 а

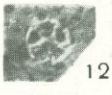
6 б

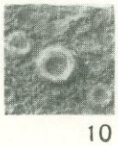

7

9


11 а

11 б


12


10

13

14 а

14 б

15

16

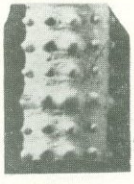
17

18

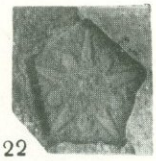
19 а

19 б

20 а


20 б

21


22

23 а

23 б

ТАБЛИЦА XVI

Crinoidea Camerata Monobathrida; Articulata Isocrinida, Millericrinida, Uintacrinida, Cyrtocrinida

Фиг. 1. *Scyphocrinites mariannae* Yakovlev. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид со стороны основания, ×1. Силур Карагандинской области (Яковлев, 1953).

Фиг. 2. *Scyphocrinites mariannae* Yakovlev. Таблички чашечки с сохранившейся скульптурой, ×2½. Силур Карагандинской области (Яковлев, 1953).

Фиг. 3. *Scyphocrinites mariannae* Yakovlev. Вид шестикамерного лоболита со стороны, противоположной стеблю, ×1. Силур Карагандинской области (Яковлев, 1953).

Фиг. 4. *Austinocrinus erckerti* Dames. *а* — поверхность сочленения членика стебля (колл. М. М. Москвина); *б* — часть стебля сбоку, ×2. В. мел (маастрихт) С. Кавказа (Послwoвская и Москвин, 1959).

Фиг. 5. *Austinocrinus radiatus* Anthula. Поверхность сочленения членика стебля, ×2. В. мел (маастрихт) С. Кавказа (Послaвская и Москвин, 1959).

Фиг. 6. *Pentacrinus amblyscalaris* Thurm. Членик стебля со стороны поверхности сочленения, ×1. В. юра (волжский ярус) Поволжья (Герасимов, 1955).

Фиг. 7. *Pentacrinus amblyscalaris* Thurm. *а* — членик стебля со стороны поверхности сочленения; *б* — обломок стебля сбоку, ×1. В. юра (оксфорд) Поволжья (Герасимов, 1955).

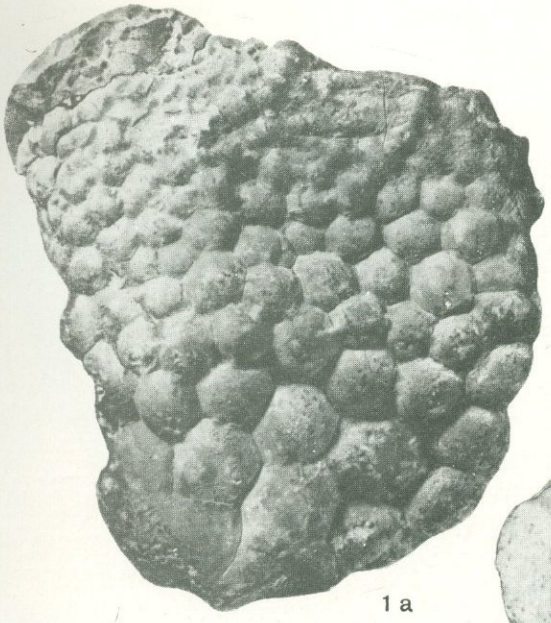
Фиг. 8. *Bourgueticrinus ellipticus* Miller. Поверхность сочленения членика стебля, ×3. В. мел (сантон) Копет-Дага (Послaвская и Москвин, 1959).

Фиг. 9. *Uintacrinus socialis* Grinnel. Вид части чашечки сбоку, ×1. В. мел (сантон) С. Кавказа (Послaвская и Москвин, 1959).

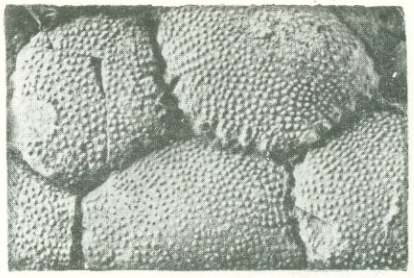
Фиг. 10. *Marsupites testudinarius* Schlotheim. Вид части чашечки сбоку, ×1. В. мел (сантон) С. Кавказа (колл. М. М. Москвина).

Фиг. 11. *Acrochordocrinus insignis* Gerassimov. *а* — членик стебля со стороны поверхности сочленения; *б* — часть стебля сбоку, ×1. В. юра Московской области (Герасимов, 1955).

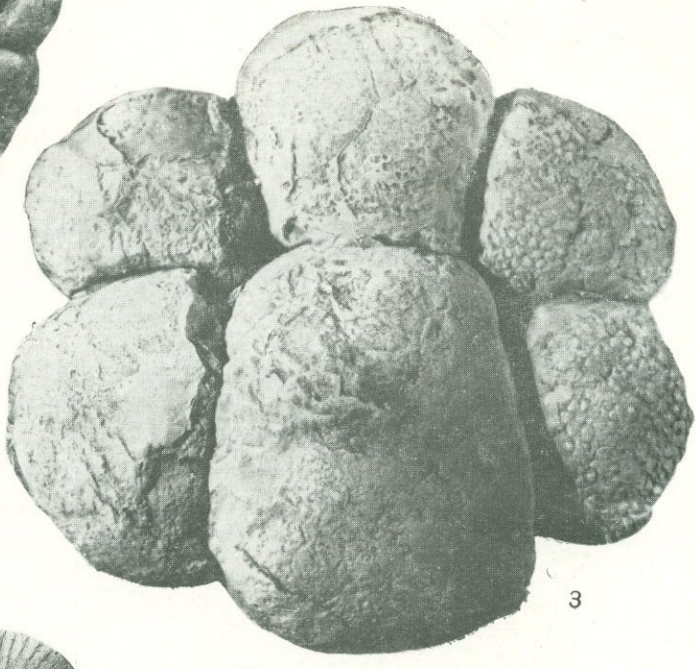
Фиг. 12. *Phyllocrinus verrucosus* Retowski. *а* — вид чашечки сбоку; *б* — вид снизу, ×2. В. юра (титон) Крыма (Retowski, 1893).



1 а

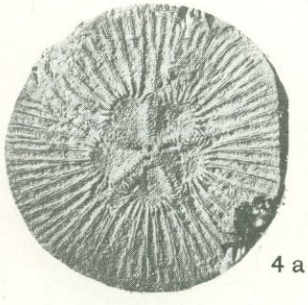


2

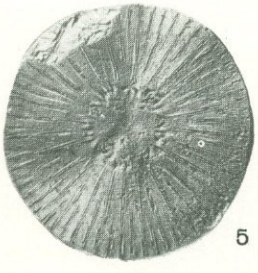


3

1 б



4 а



5

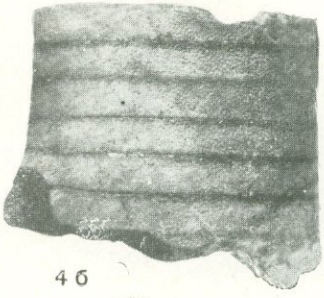
6

7 а

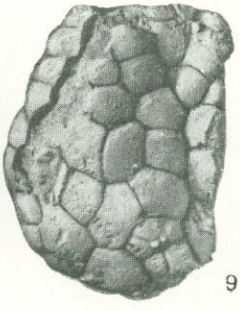
7 б

8

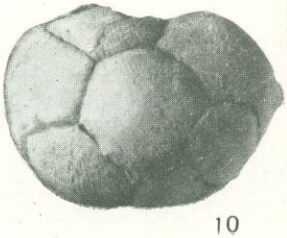
11 а



4 б



9



10

12 а

12 б

11 б

ТАБЛИЦА XVII

Ophiocistia. Asterozoa Asteroidea Platyasterida, Hemizonida, Phanerozonida

Фиг. 1. *Volchovia mobilis* Hecker. Неполный панцирь (вид сверху), ×1. Н. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1940).

Фиг. 2. *Volchovia mobilis* Hecker. Анальная пирамидка, ×3. Н. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1940).

Фиг. 3. *Volchovia mobilis* Hecker. Панцирь с анальной пирамидкой (вид сбоку), ×1. Н. ордовик Ленинградской области (Геккер, 1940).

Фиг. 4. *Platanaster ordovicus* Spencer. Вид с нижней стороны, ×3/4. В. ордовик (карадок) Англии (Spencer, 1922).

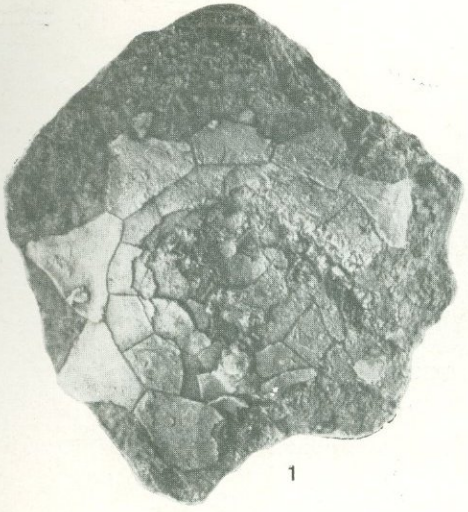
Фиг. 5. *Protarthraster longimanus* (Whidborne). Вид с нижней стороны, ×4. В. девон Англии (Spencer, 1918).

Фиг. 6. *Palasterina primaeva* Forbes. Вид с нижней стороны, ×3 1/2. В. силур (лудлов) Англии (Spencer, 1922).

Фиг. 7. *Urasterella montana* (Stschurowsky). Вид с нижней стороны. Ср. карбон (мячковский ярус) Подмосковного бассейна, ×1 (колл. А. П. Иванова).

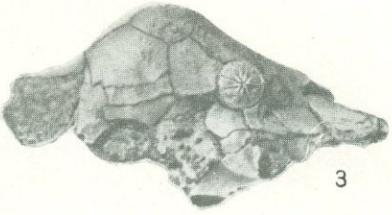
Фиг. 8. *Petraster ramseyensis* (Hicks). Вид с нижней стороны, ×3. Н. ордовик (арениг) Англии (Spencer, 1918).

Фиг. 9. *Ordoviciaster kasakhstanensis* Fedotov. Вид с нижней стороны, ×. Ср. ордовик Ю. Казахстана (Fedotov, 1936).

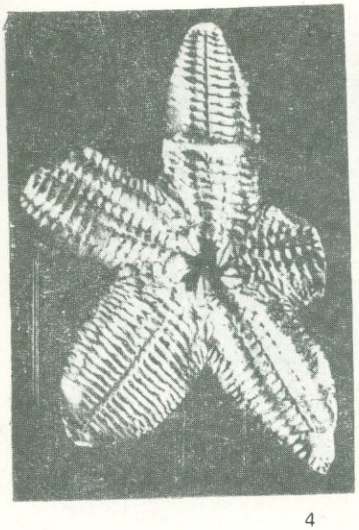


1

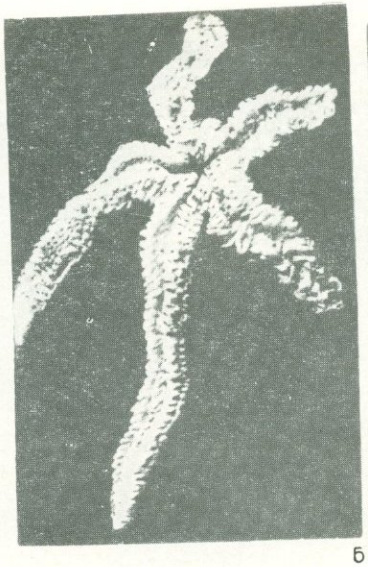
2



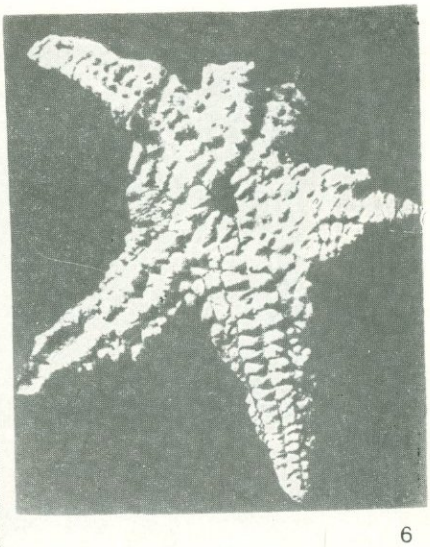
3



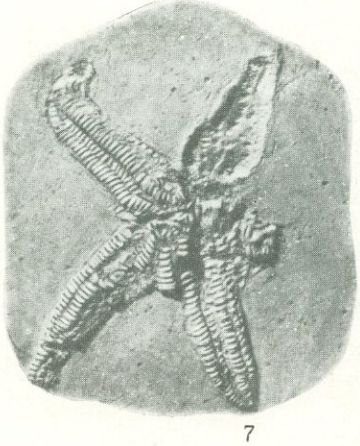
4



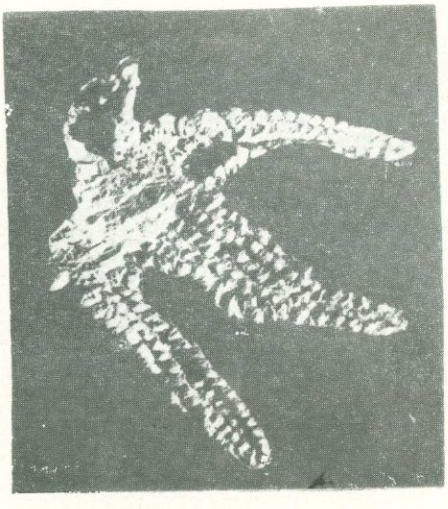
5



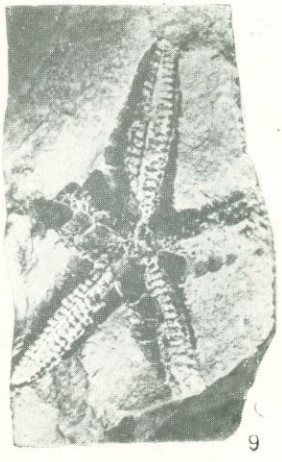
6



7



8



9

ТАБЛИЦА XVIII

Asterozoa Asteroidea Phanerozonida; Ophiuroidea Stenurida, Ophiurida

Фиг. 1. *Coccaster bulbiferus* Spencer. Вид с нижней стороны, ×4½. В. силур (лудлов) Англии (Spencer, 1916).

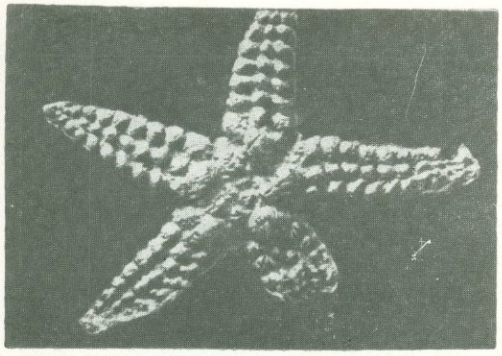
Фиг. 2. *Stauranderaster bulbiferus* Forbes. Вид с верхней стороны, ×¾. В. мел Англии (Spencer, 1905).

Фиг. 3. *Stenaster obtusus* (Forbes). Вид с нижней стороны, ×3. Ср. ордовик Ю. Казахстана (Fedotov, 1936).

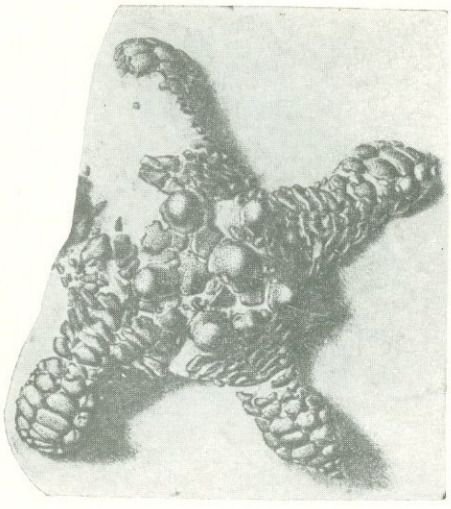
Фиг. 4. *Encrinaster grayae* Spencer. Вид с нижней стороны, ×6. В. ордовик (ашгиль) Англии (Spencer, 1930).

Фиг. 5. *Euzonosoma orbitoides* Spencer. Вид с верхней стороны, ×3. В. ордовик (ашгиль) Англии (Spencer, 1930).

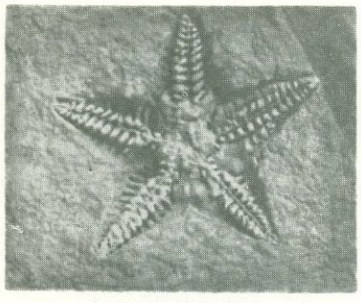
Фиг. 6. *Eugasterella bicatenulata* Ruedemann. Вид с нижней стороны, ×1½. В. девон США (Spencer, 1940).



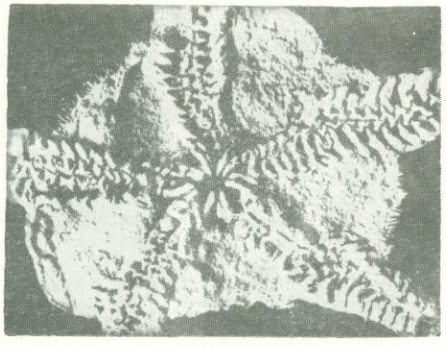
1



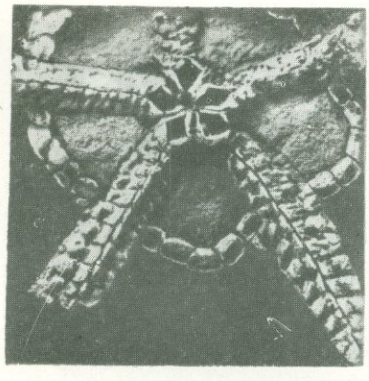
2



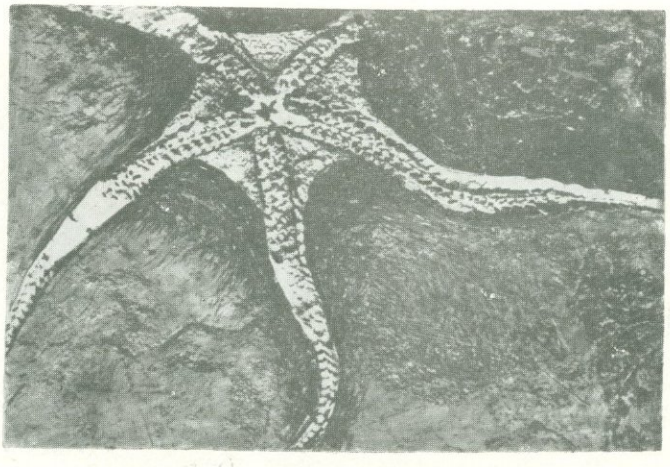
3



4



5



6

ТАБЛИЦА XIX

Asterozoa Ophiuroidea Ophiurida

Фиг. 1. *Bohemura primaeva* Fedotov. Часть диска и основания рук (вид с нижней стороны), ×2. Ср. ордовик Ю. Казахстана (Fedotov, 1936).

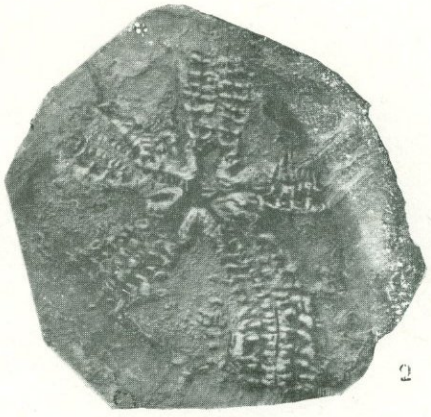
Фиг. 2. *Bohemura primaeva* Fedotov. Слепок с экземпляра, изображенного на фиг. 1; ×2. Ср. ордовик Ю. Казахстана (Fedotov, 1936).

Фиг. 3. *Bohemura primaeva* Fedotov. Вид с нижней стороны, ×2. Ср. ордовик Ю. Казахстана (Fedotov, 1936).

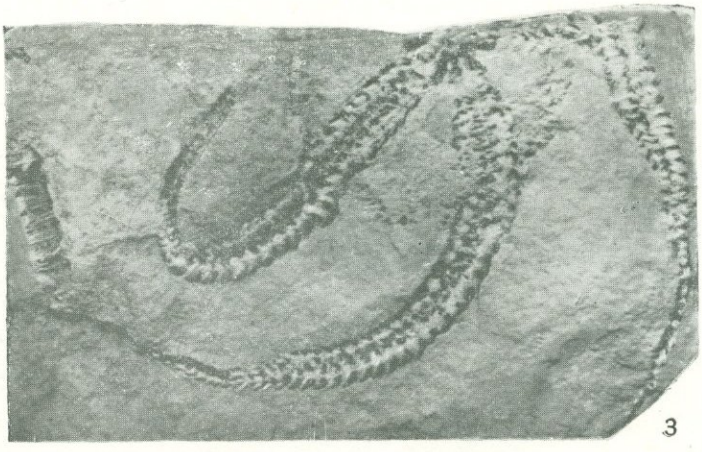
Фиг. 4. *Lapworthura miltoni* (Salter). Вид с нижней стороны, ×3/4. В. ордовик Англии (Spencer, 1925).

Фиг. 5. *Furcaster leptostoma* (Salter). Вид с верхней стороны, ×1 1/2. В. силур (лудлов) Англии (Spencer, 1925).

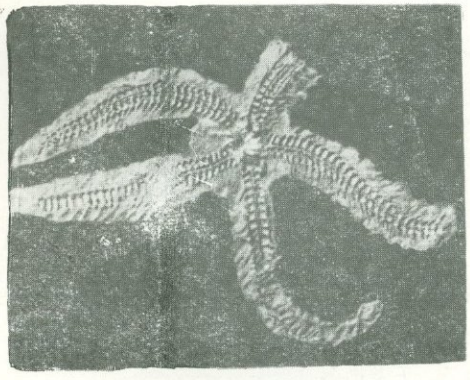
1



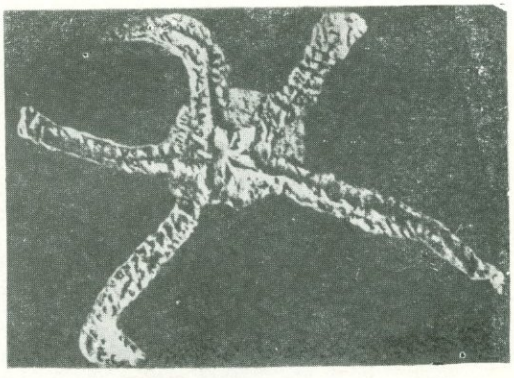
2



3



4



5

ТАБЛИЦА XX

Echinoidea Bothriocidaroida, Melonechinoida, Lepidocentroida, Cidaroida

Фиг. 1. *Bothriocidaris globulus* Eichwald. *а* — вид сбоку; *б* — вид сверху (мадрепорит внизу), ×1½. В. ордовик Эстонии (Schmidt, 1874).

Фиг. 2. *Bothriocidaris pahleni* Schmidt. Вид сбоку, ×1½. Н. ордовик Эстонии (колл. Э. Кокена).

Фиг. 3. *Bothriocidaris pahleni* Schmidt. Вид сбоку, ×1½. Ср. ордовик Эстонии (Schmidt, 1874).

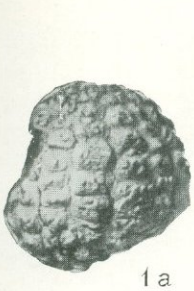
Фиг. 4. *Palaeechinus ellipticus* M'Coy. Вид сбоку, ×1. Н. карбон Ирландии (Jackson, 1912).

Фиг. 5. *Melonechinus multiporus* (Norwood et Owen). Вид сверху, ×1⅕. Н. карбон США (Jackson, 1912).

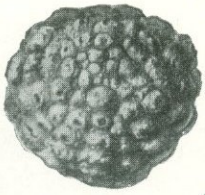
Фиг. 6. *Melonechinus dispar* (Fischer). Вид сверху, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (колл. А. П. Иванова).

Фиг. 7 и 8. *Lepidesthes coreyi* Meek et Worthen. Вид сбоку, ×1. Н. карбон США (Jackson, 1912).

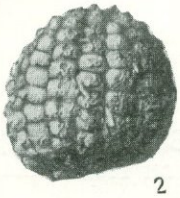
Фиг. 9. *Archaeocidaris rossica* Buch. Деформированный панцирь с иглами, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (колл. А. П. Иванова).



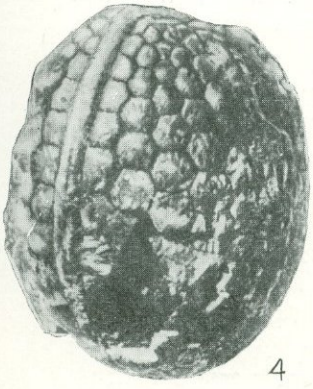
1а



1б

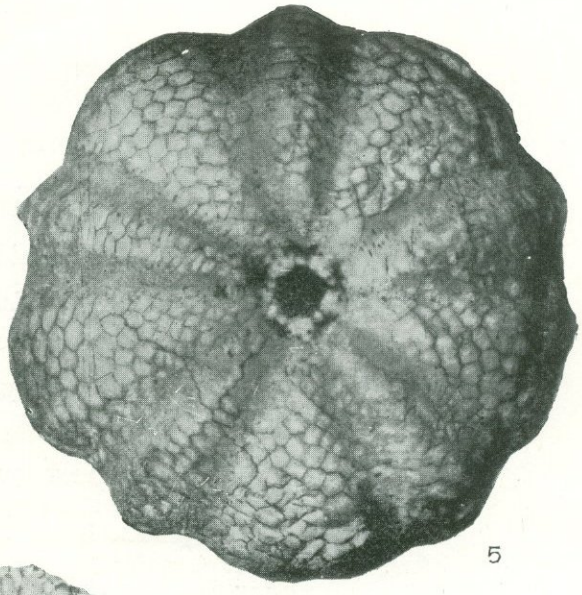


2

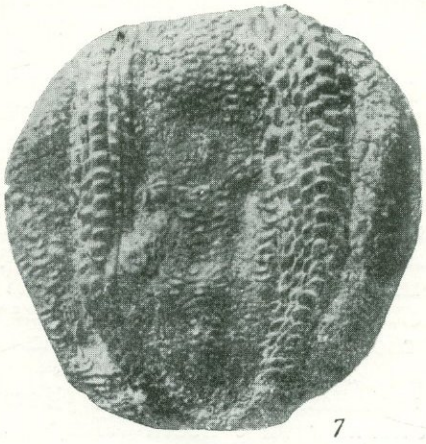


4

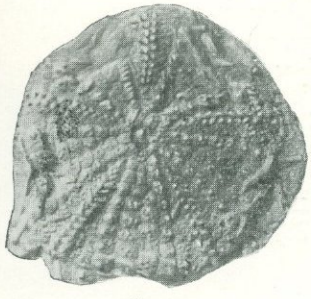
3



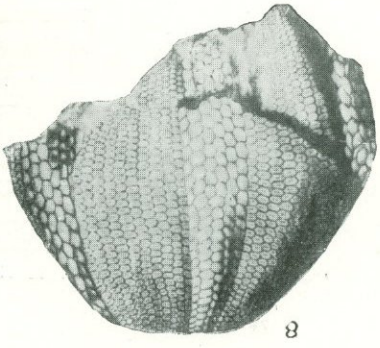
5



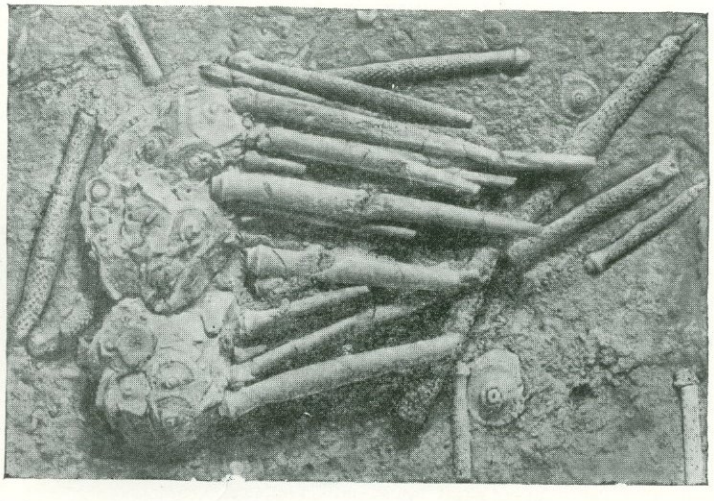
7



6



8



9

ТАБЛИЦА XXI

Echinoidea Cidaroida

Фиг. 1. *Archaeocidaris rossica* Buch. Деформированный панцирь с иглами, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (колл. А. П. Иванова).

Фиг. 2. *Archaeocidaris mosquensis* Ivanov. Иглы на панцире, × 1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (колл. А. П. Иванова).

Фиг. 3. *Archaeocidaris mosquensis* Ivanov. Нижняя часть деформированного панциря, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (колл. А. П. Иванова).

Фиг. 4 и 5. *Archaeocidaris clavata* Eichwald. Иглы. Увел. Ср. карбон Подмосковного бассейна (колл. А. П. Иванова).

Фиг. 6. *Archaeocidaris subwortheni* Faas. Остатки нижней части деформированного панциря с челюстным аппаратом, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (колл. А. П. Иванова).

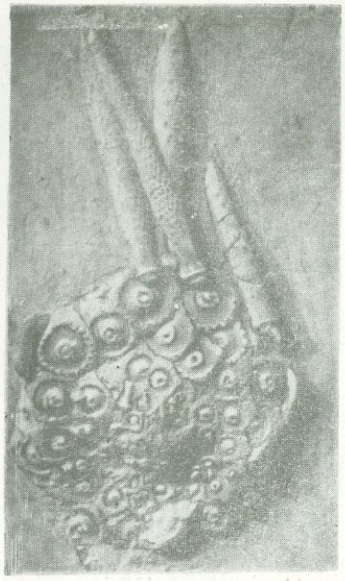
Фиг. 7. *Archaeocidaris rossica* Buch. Игла, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (Иванов, 1939).

Фиг. 8. *Archaeocidaris mosquensis* Ivanov. Игла, ×1. Ср. карбон Подмосковного бассейна (колл. А. П. Иванова).

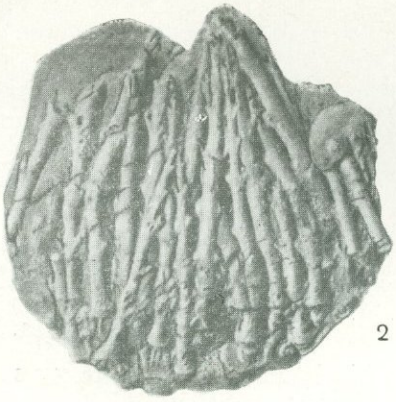
Фиг. 9. *Stereocidaris malum* (Gras). Вид сбоку, ×1. Н. мел (баррем) Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 10. *Cidaris cidaris* (Linné). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. Современный, из Средиземного моря (Mortensen, 1928).

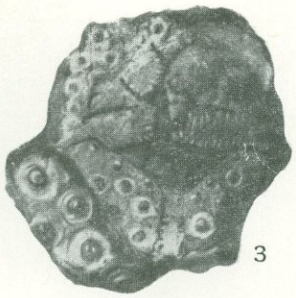
Фиг. 11. *Cidaris vesiculosa* Goldfuss. Часть панциря. Увел. В. мел Ульяновской области (Лагузен, 1873).



1



2



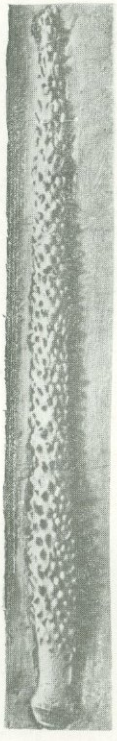
3

4

5

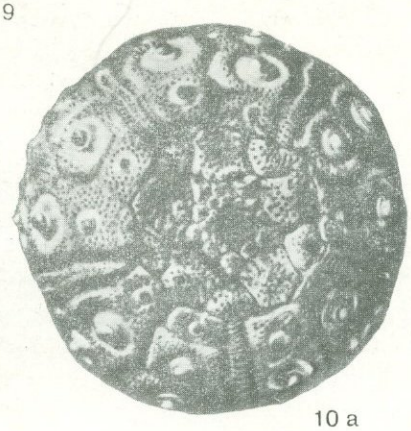
6

9

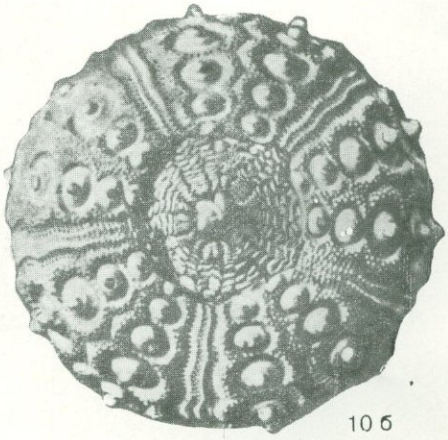


7

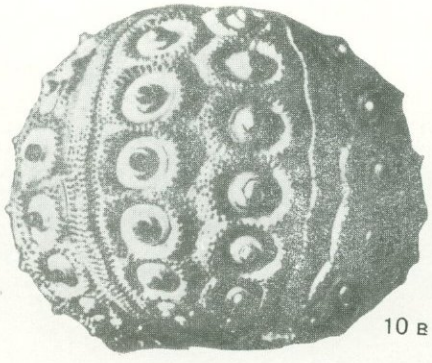
8



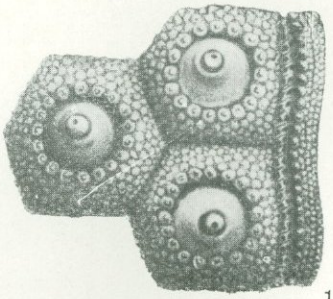
10 а



10 б



10 в



11

ТАБЛИЦА XXII

Echinoidea Cidaroida, Aulodonta, Stirodonta

Фиг. 1. *Plegiocidaris cervicalis* (L. Agassiz). Вид сверху, ×1. В. юра Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 2. *Plegiocidaris cervicalis* (L. Agassiz). Игла, ×1. В. юра Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 3. *Plegiocidaris monilifera* (Goldfuss). Часть панциря, ×1. В. юра Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 4. *Rhabdocidaris spatulata* (Auerbach). Иглы, ×3. В. юра Московской области (Герасимов, 1955).

Фиг. 5 и 6. *Rhabdocidaris anceps* (Rouiller). Иглы, ×2. В. юра Московской области (Герасимов, 1955).

Фиг. 7. *Phyllacanthus dubius* Brandt. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. Современный (Mortensen, 1928).

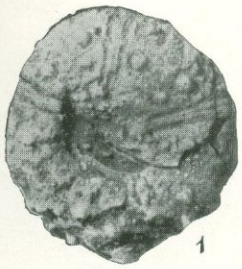
Фиг. 8. *Diplocidaris gigantea* L. Agassiz. Вид сбоку, ×1. В. юра Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 9. *Hemipedina* sp. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1 (колл. Г. Ф. Вебер).

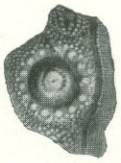
Фиг. 10. *Pedina sublaevis* L. Agassiz. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. В. юра Швейцарии (Desor, 1853—1859).

Фиг. 11. *Pseudosalenia aspera* L. Agassiz. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. В. юра Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 12. *Heterosalenia suatensis* Weber. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу, ×1. В. юра Крыма (Вебер, 1934).


1

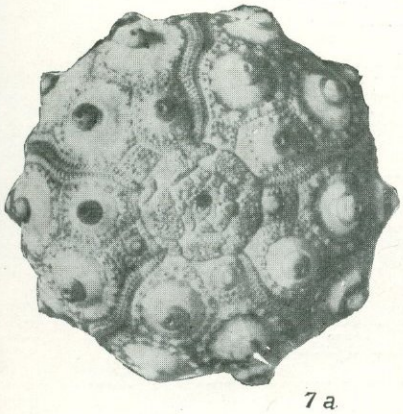
2

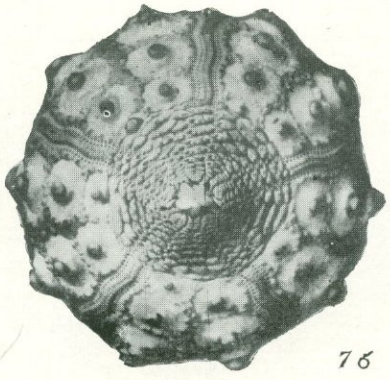

3

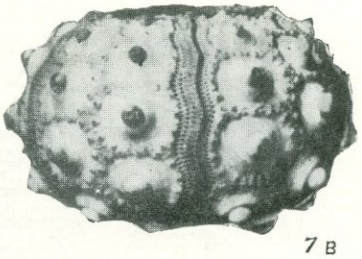
4

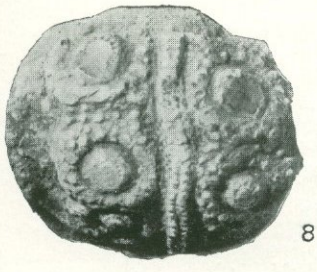
5

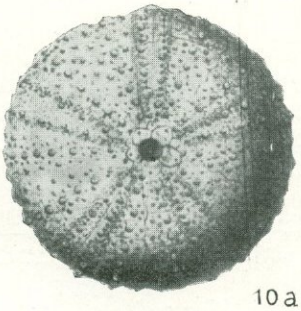
6

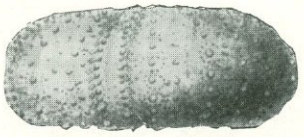

7а

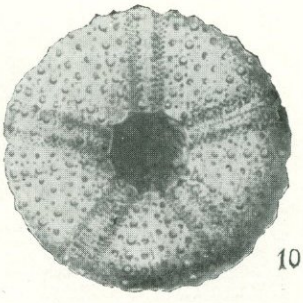

7б


7в


8


10а


10в


10б

9а

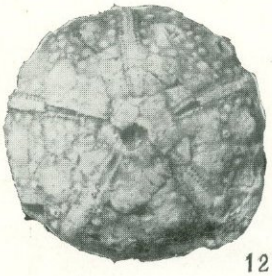
9б

9в

11а

11б

11в


12а

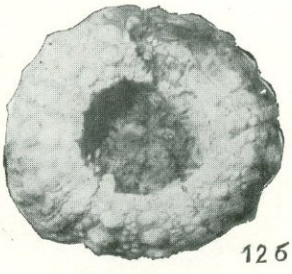

12б

ТАБЛИЦА XXIII

Echinoidea Stirodonta

Фиг. 1. *Hyposalenia stellulata* L. Agassiz. *а* — вид сверху; *б* — вид сбоку, ×1. Н. мел (готерив) Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 2. *Salenidia karakachi* Weber. *а* — вид сверху; *б* — вид сбоку, ×2. В. мел (датский ярус) Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 3. *Salenidia karakachi* Weber. Вид сбоку, ×2. В. мел (датский ярус) Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 4. *Salenia jerofejewii* Lahusen. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вершинный щиток, увел.; *г* — часть панциря, увел. В. мел Ульяновской области (Лагузен, 1873).

Фиг. 5—7. *Pseudocidaris vogti* Weber. Иглы, ×1. В. юра (титон) Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 8. *Hemicidaris tuberculosus* (Cotteau). *а* — вид сверху; *б* — вид сбоку, ×2. В. юра (секван) Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 9. *Pseudodiadema pseudodiadema* Lamarck. Вид сбоку, ×1. В. юра (секван) Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 10. *Polydiadema karakachi* Weber. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. Н. мел (готерив) Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 11. *Diplopodia langei* Vialov. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. Н. мел (готерив) Туркмении (Вялов, 1930).

Фиг. 12. *Diplopodia balkhanensis* Vialov. *а* — вид сверху; *б* — вид сбоку, ×1. Н. мел (готерив) Туркмении (Вялов, 1930).

Фиг. 13. *Diplopodia vassilievskyi* Vialov. Вид сверху, ×1. Н. мел (готерив) Туркмении (Вялов, 1930).

Фиг. 14. *Acrocidaris borissiaki* Weber. *а*—вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. В. юра Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 15. *Rachiosoma krimica* Weber. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. В. мел (датский ярус) Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 16. *Phymosoma loryi* (Gras). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. Н. мел (баррем) Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 17. *Stomechinus theveneti* Gras. *а* — вид сверху; *б* — вид сбоку, ×1. Н. мел Туркмении (Вялов, 1936).

Таблица XXIII

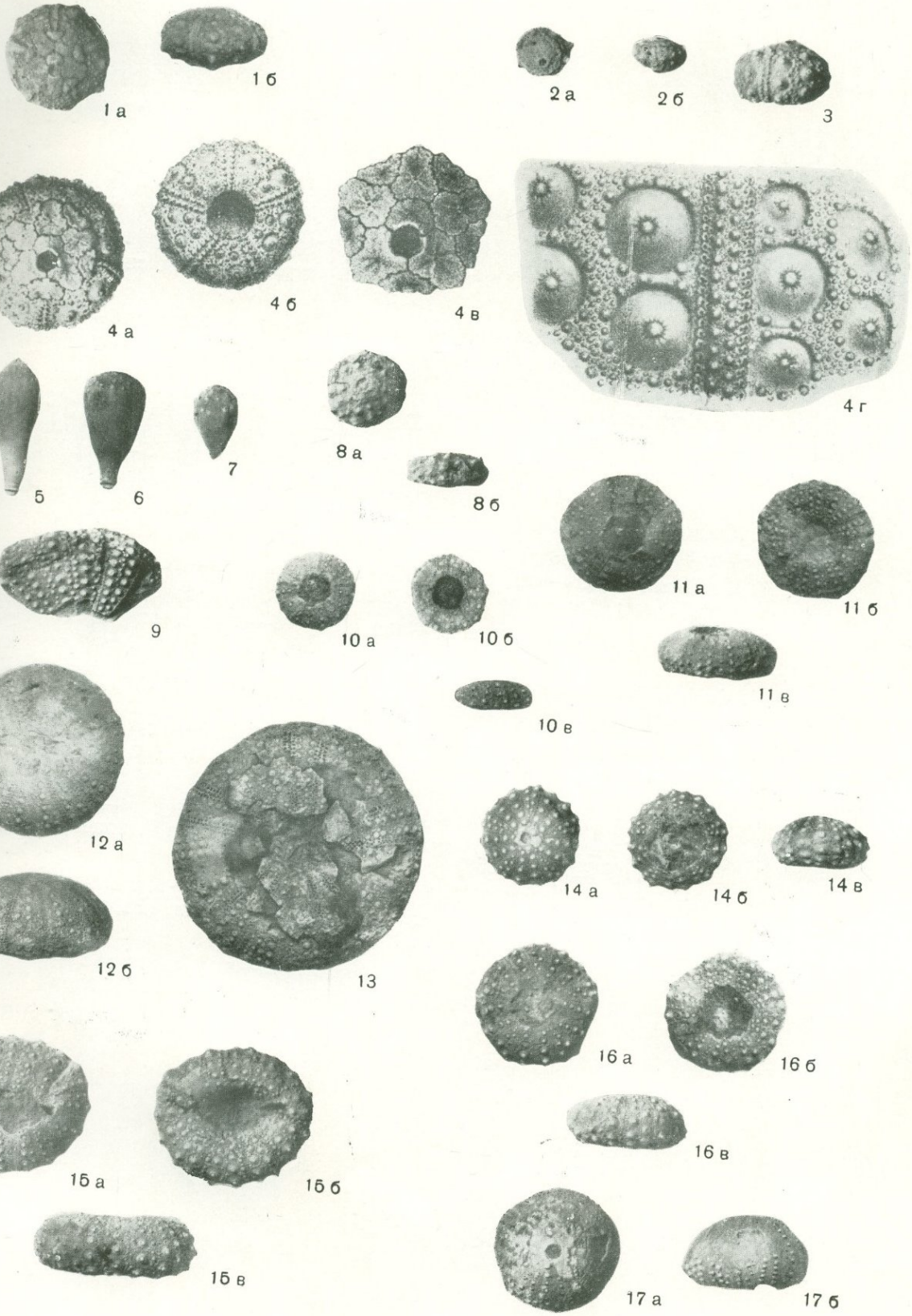


ТАБЛИЦА XXIV

Echinoidea Stirodonta, Camarodonta

Фиг. 1. *Codechinus rotundus* (Gras). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. Н. мел Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 2. *Glypticus hieroglyphicus* (Goldfuss). *а* — вид сверху; *б* — снизу; *в* — вид сбоку, ×1. В. юра (рорак) Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 3. *Goniopygus menardi* Agassiz. Вид сбоку, ×1. В. мел (сеноман) Франции (Cotteau et Tiger, 1855—1869).

Фиг. 4. *Magnosia* cf. *nodulosa* Goldfuss. *а* — вид сбоку; *б* — вид сверху, ×1. В. юра (секван) Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 5. *Codiopsis lorini* Cotteau. *а* — вид сверху; *б* — вид сбоку; *в* — вид снизу, ×1. Н. мел (готерив) Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 6. *Codiopsis* sp. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. Н. мел (готерив) Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 7. *Orthopsis repellini* Gras. *а* — вид сбоку; *б* — вид сверху, ×1. Н. мел (готерив) Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 8. *Orthocidaris inermis* Gras. Фрагмент панциря, ×1. Н. мел (валанжин) Крыма (Вебер, 1934).

Фиг. 9. *Arbacina monilis* Desmarest. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×2. Неоген (миоцен) Подолии (Szörényi, 1953).

Фиг. 10. *Prionechinus felmenesensis* Lambert et Thiéry. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×2. Неоген (миоцен) Подолии (Szörényi, 1953).

Фиг. 11. *Schizechinus duciei* (Wright). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. Неоген (миоцен) Подолии (Szörényi, 1953).

Фиг. 12. *Psammechinus dubius* (L. Agassiz). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. Неоген (миоцен) Подолии (Szörényi, 1953).

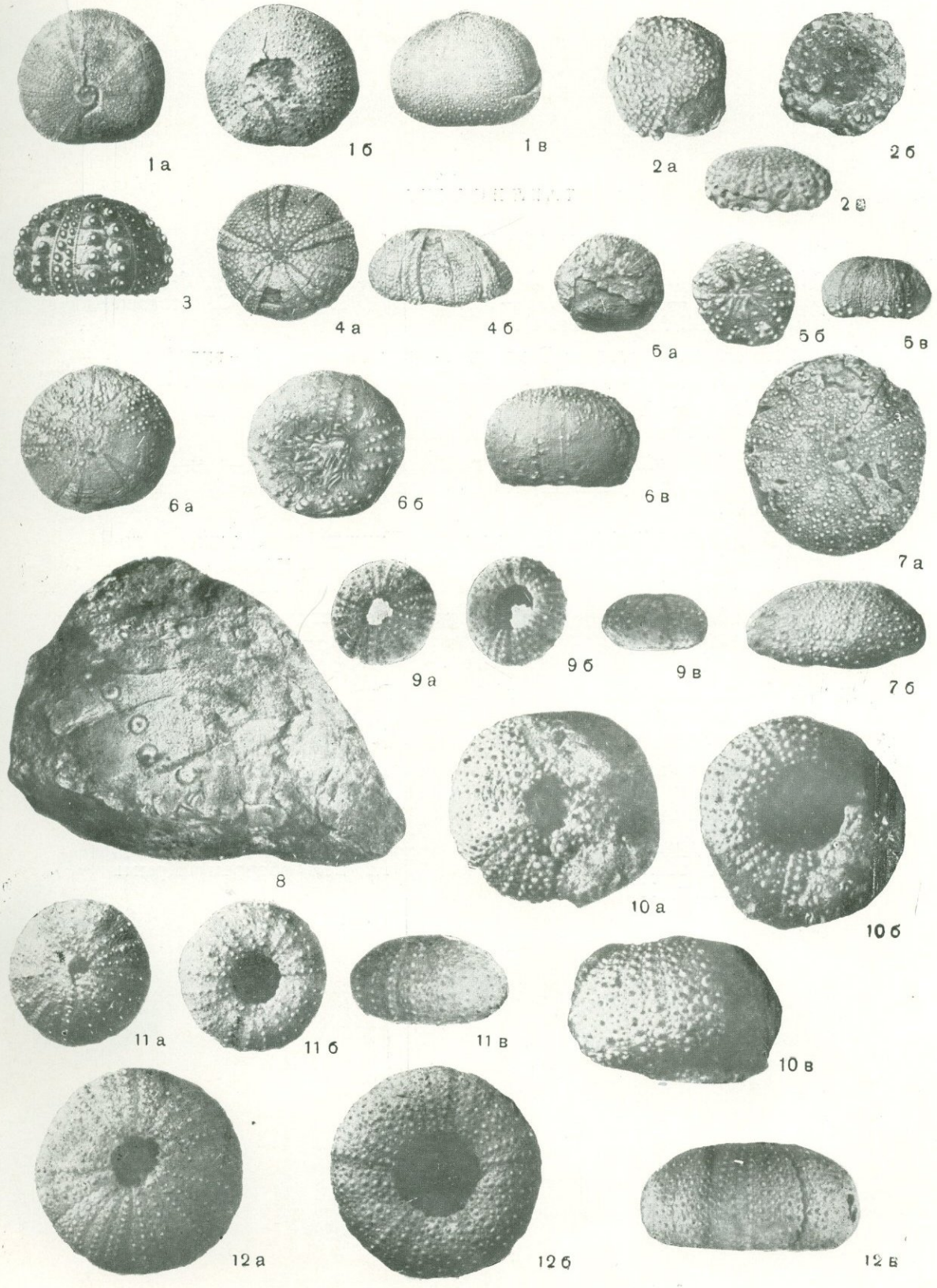

1а
1б
1в
2а
2б
2в
3
4а
4б
5а
5б
5в
6а
6б
6в
7а
7б
8
9а
9б
9в
10а
10б
10в
11а
11б
11в
12а
12б
12в

ТАБЛИЦА XXV

Echinoidea Holectypoida

Фиг. 1. *Pygaster truncatus* L. Agassiz. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сзади; *г* — вид сбоку, ×1. В. мел С. Кавказа (колл. М. М. Москвина).

Фиг. 2. *Holectypus depressus* Desor. *а* — вид сверху; *б* — вид сбоку, ×1. В. юра (келловей) Московской области (Герасимов, 1955).

Фиг. 3. *Holectypus depressus* Desor. Вид снизу, ×1. В. юра (келловей) С. Кавказа (колл. А. Н. Соловьева).

Фиг. 4. *Discoidea cylindrica* (Lamarck). *а* — вид снизу; *б*—вид сбоку, ×1. В. мел (сеноман) С. Кавказа (Послwoвская и Москвин, 1959).

Фиг. 5. *Discoidea cylindrica* (Lamarck). Пришлифовка нижней поверхности (видны внутренние радиальные перегородки), ×1. В. мел (сеноман) С. Кавказа (Послaвская и Москвин, 1959).

Фиг. 6. *Conulus subconicus* (d'Orbigny). *а* — вид сбоку; *б* — вид сзади; *в* — вид снизу, ×1. В. мел (в. турон — коньяк) З. Копет-Дага (колл. М. М. Москвина).

Фиг. 7. *Conulus subconicus* (d'Orbigny). Вид снизу (на перистоме сохранились буккальные пластинки), ×1. В. мел (коньяк) Копет-Дага (колл. Г. Н. Джабарова).

Фиг. 8. *Galerites roemeri* Desor. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. В. мел (датский ярус) Мангышлака (колл. О. И. Шмидт).

Фиг. 9. *Pyrina pygaea* (L. Agassiz). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку; *г* — вид сзади, ×1. Н. мел (баррем) Крыма (Каракаш, 1907).

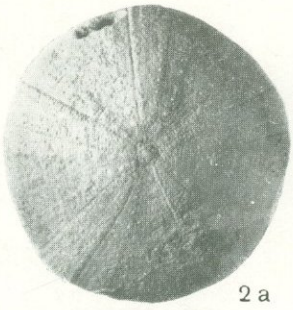
Таблица XXV

1а

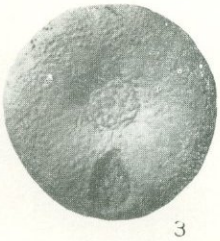
1б

1в

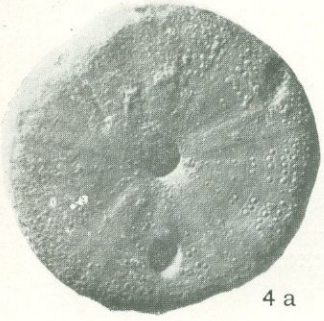
1г



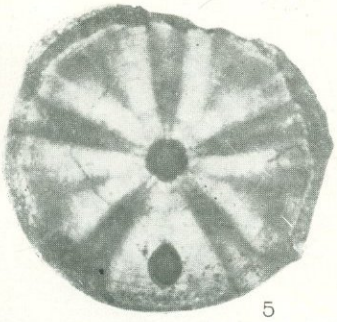
2а



3

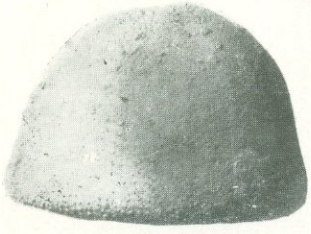


4а



5

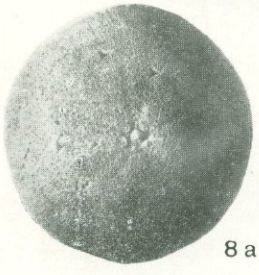
2б



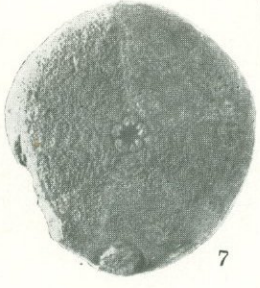
4б

6а

6б

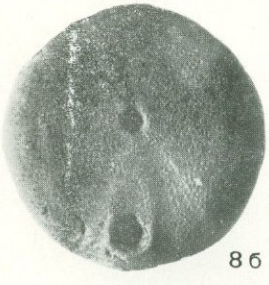


8а



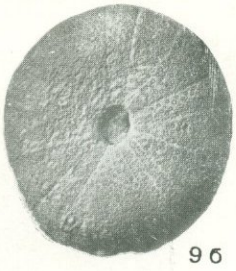
7

6в

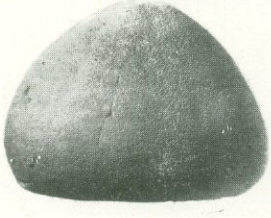


8б

9а



9б



8в

9в

9г

ТАБЛИЦА XXVI

Echinoidea Holectypoida, Clypeasteroida

Фиг. 1. *Conoclypus conoideus* (Leske). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1/2. Палеоген (ср. эоцен) Крыма (колл. А. Н. Соловьева).

Фиг. 2. *Clypeaster rosaceus* (Linné). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×3/4. Современный, в Атлантическом океане (Cooke, 1959).

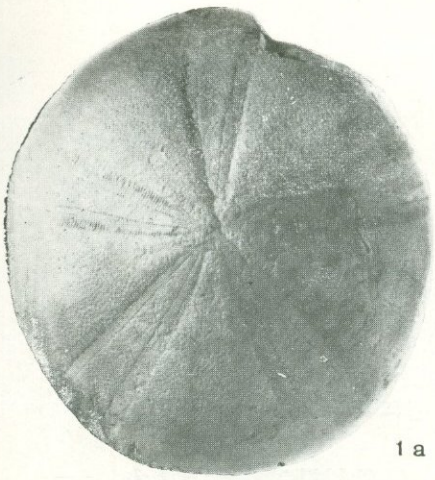
Фиг. 3. *Fibularia vaughani* (Twitchell). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×5. Палеоген (в. эоцен) США (Cooke, 1959).

Фиг. 4. *Echinocyamus macneili* Cooke. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×5. Палеоген (в. эоцен) США (Cooke, 1959).

Фиг. 5. *Eoscutum alexati* (Cottreau). *а* — вид сверху, ×1; *б* — вид сверху, ×3; *в* — вид сбоку, ×3. Палеоген (ср. эоцен) Ферганы (колл. О. И. Шмидт).

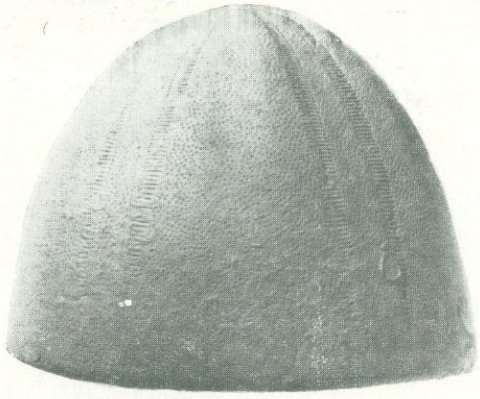
Фиг. 6. *Eoscutum alexati* (Cottreau). Вид снизу, ×2 1/2. Палеоген (ср. эоцен) Ферганы (колл. О. И. Шмидт).

Таблица XXVI



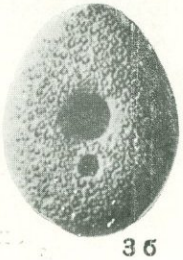
1 а

1 б



1 в

3 а

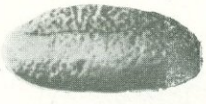


3 б

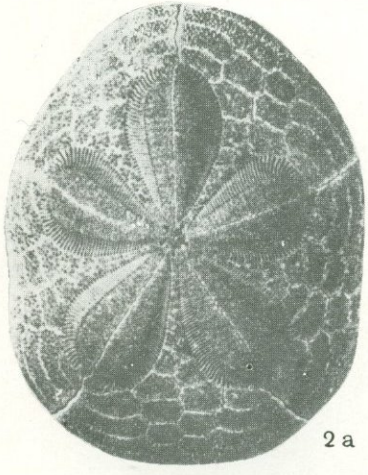
3 в

4 а

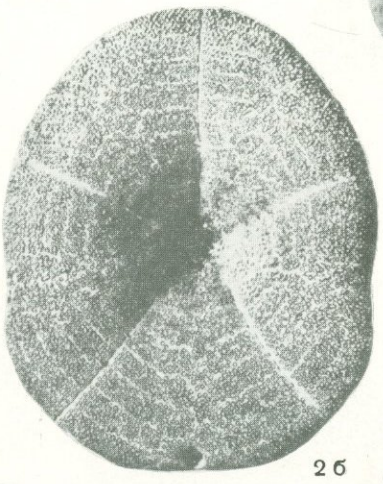
4 б



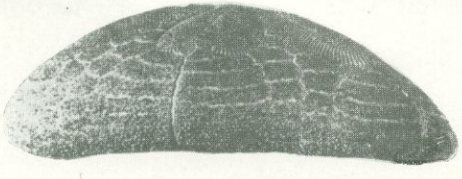
4 в



2 а



2 б



2 г

5 а

5 б

6

5 в

ТАБЛИЦА XXVII

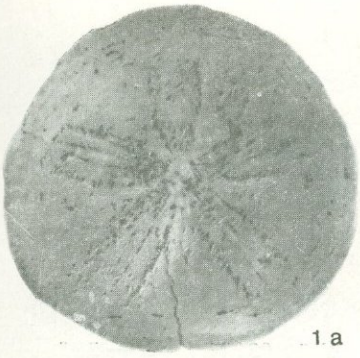
Echinoidea Clypeasteroida, Cassiduloida

Фиг. 1. *Parascutella paulensis* (L. Agassiz). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, $\times^2/_3$. Неоген (миоцен) Подолии (Szörényi, 1953).

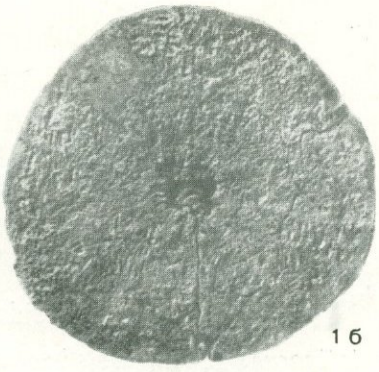
Фиг. 2. *Echinarachnius parma* (Lamarck). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу, ×1. Современный, в Атлантическом океане (Cooke, 1959).

Фиг. 3. *Galeropygus* sp. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку; *г* — вид сзади, ×1. В. юра (келловей) Крыма (колл. А. Н. Соловьева).

Фиг. 4. *Hyboclypus gibberulus* L. Agassiz. *а* — вид сверху; *б* — вид сбоку; *в* — вид сзади; *г* — вид снизу, ×1. В. юра (келловей) С. Кавказа (колл. А. Н. Соловьева).

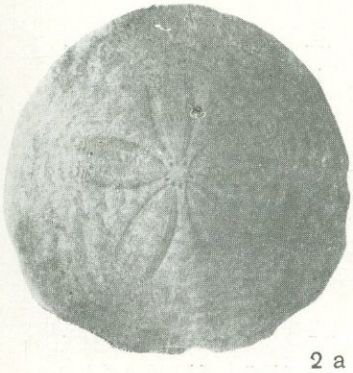


1 а

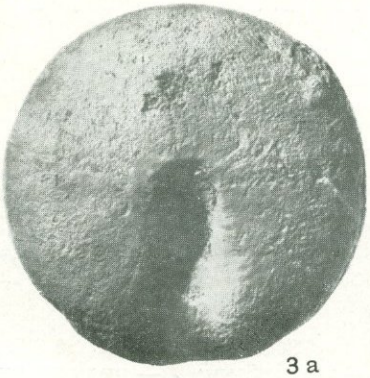


1 б

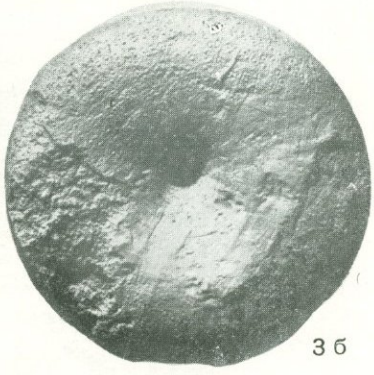
1 в



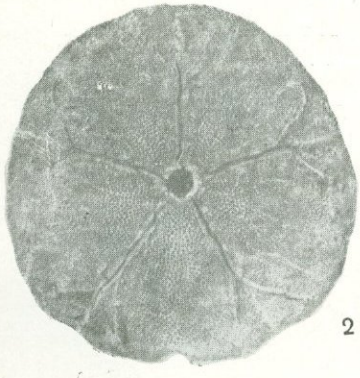
2 а



3 а

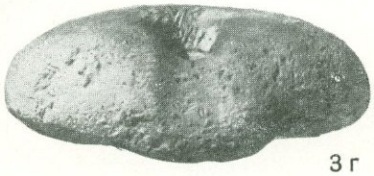


3 б

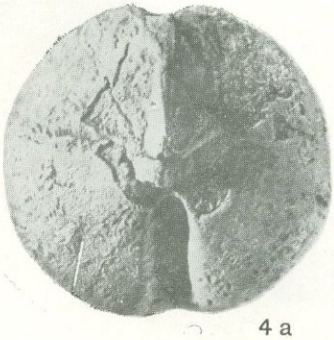


2 б

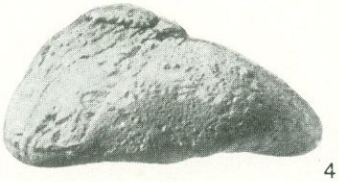
3 в



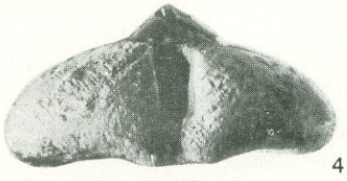
3 г



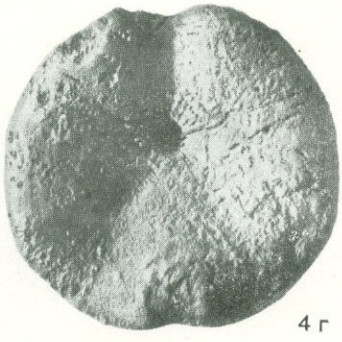
4 а



4 б



4 в



4 г

ТАБЛИЦА XXVIII

Echinoidea Cassiduloida

Фиг. 1. *Nucleolites latiporus* L. Agassiz. *а* — вид сверху; *б* — вид сбоку; *в* — вид сзади; *г* — вид снизу, ×1. В. юра (келловей) С. Кавказа (колл. А. Н. Соловьева).

Фиг. 2. *Clitopygus pulvinatus* (Cotteau). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сзади; *г* — вид сбоку, ×1. В. юра (келловей) С. Кавказа (колл. А. Н. Соловьева).

Фиг. 3. *Pygaulus faasi* Schmidt. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку; *г* — вид сзади, ×1. В. мел (турон) Таджикской депрессии (Шмидт и Симаков, 1953).

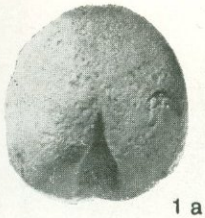
Фиг. 4. *Catopygus conformis* Desor. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку; *г* — вид сзади, ×1. В. мел (маастрихт) Мангышлака (колл. О. И. Шмидт).

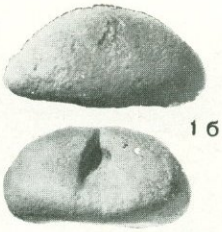
Фиг. 5. *Oolopygus jandranensis* Smiser. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку; *г* — вид сзади, ×1. В. мел (маастрихт) Мангышлака (колл. О. И. Шмидт).

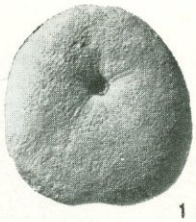
Фиг. 6. *Pygurus rostratus* L. Agassiz. *а* — вид сверху; *б* — вид сбоку, ×$^2/_3$. Н. мел (валанжин) Мангышлака (колл. А. Н. Соловьева).

Фиг. 7. *Pygurus rostratus* L. Agassiz. Вид снизу, ×$^2/_3$. Н. мел (валанжин) Мангышлака (колл. А. Н. Соловьева).

Фиг. 8. *Pygorhynchus obovatus* (L. Agassiz). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. Н. мел Крыма (колл. М. М. Москвина).


1а


1б


1г

1в

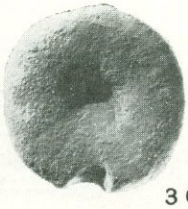
2а

2б

2в

2г

3а


3б

3в

3г

4а

4б

4в

4г

5а

5б

5в

5г

6а

6б

8а

8б

8в

ТАБЛИЦА XXIX

Echinoidea Cassiduloida

Фиг. 1. *Procassidulus elongatus* (d'Orbigny). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку; *г* — вид сзади, ×1. В. мел Мангышлака (колл. М. В. Баярунаса).

Фиг. 2. *Cassidulus donetzensis* (Faas). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку; *г* — вид сзади, ×1. В. мел (маастрихт) Донбасса (колл. М. М. Москвина).

Фиг. 3. *Tristomanthus ungosensis* Bajarunas. *а* — вид сверху; *б* — вид сбоку; *в* — вид сзади; *г* — вид снизу, ×1. В. мел (датский ярус) Мангышлака (колл. М. В. Баярунаса).

Фиг. 4. *Hypsopygaster ungosensis* Bajarunas. *а* — вид сверху, ×1; *б* — вид сверху, ×2; вид снизу, ×2; *г* — вид сбоку, ×2; *д* — вид сзади, ×2. В. мел (датский ярус) Мангышлака (колл. М. В. Баярунаса).

Фиг. 5. *Echinanthus issyaviensis* (Klein). *а* — вид сверху; *б* — вид сбоку; *в* — вид сзади; *г* — вид снизу, ×1. Палеоген (палеоцен) Мангышлака (колл. М. В. Баярунаса).

Фиг. 6. *Echinolampas subcylindricus* Desor. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. Палеоген (ср. эоцен) Крыма (колл. Е. С. Порецкой).

Таблица XXIX

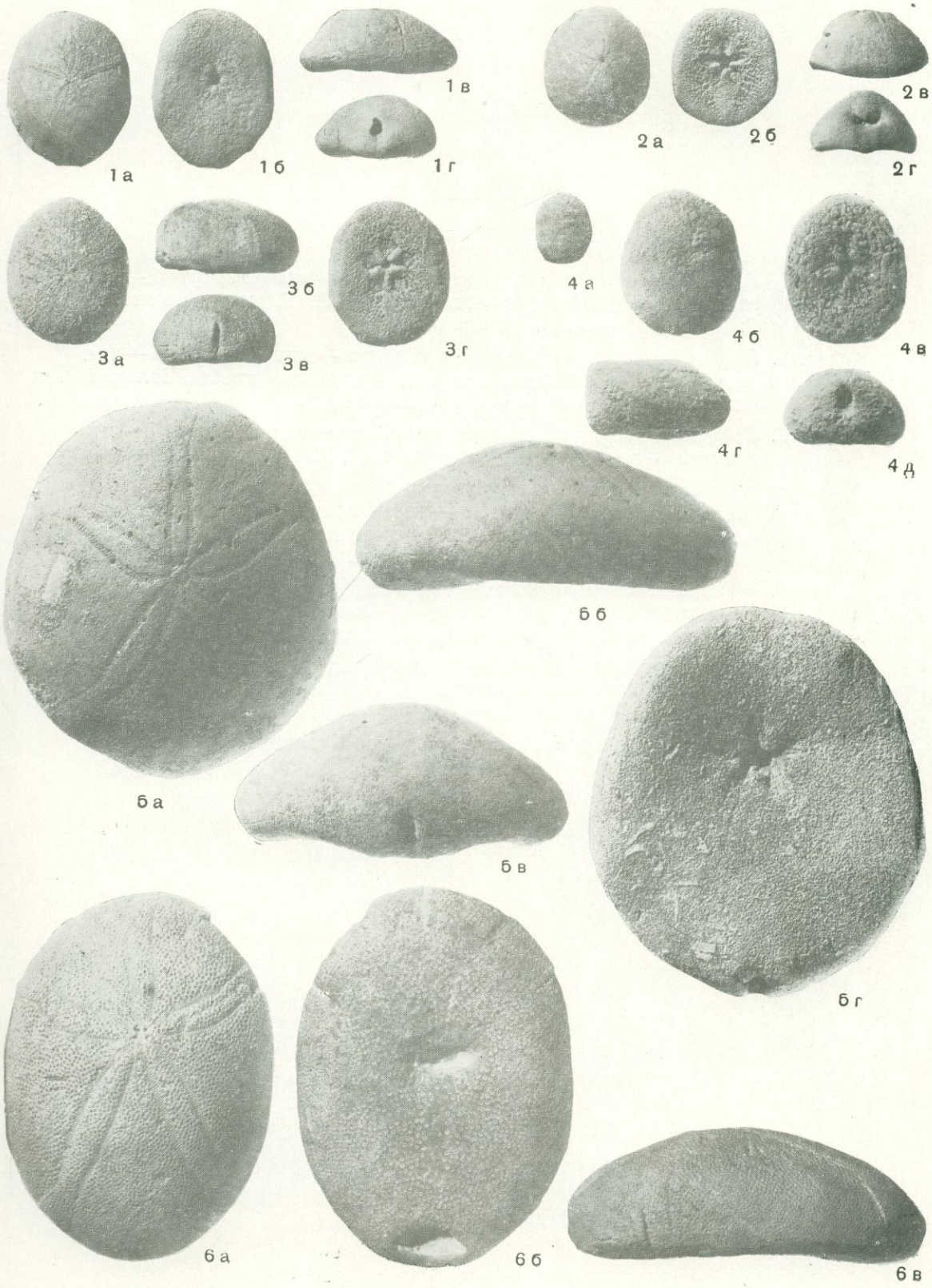


ТАБЛИЦА XXX

Echinoidea Spatangoida

Фиг. 1. *Pygorhytis ringens* (L. Agassiz). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку; *г* — вид сзади, ×1. В. юра (келловей) С. Кавказа (колл. А. Н. Соловьева).

Фиг. 2. *Pygomalus analis* (L. Agassiz). *а* — вид сверху; *б* — вид сзади; *в* — вид снизу, ×1. В. юра (келловей) хребта Большой Балхан, Туркмения (колл. О. И. Шмидт).

Фиг. 3. *Collyrites elliptica* (Lamarck). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку; *г* — вид сзади, ×1. В. юра (келловей) С. Кавказа (колл. А. Н. Соловьева).

Фиг. 4. *Disaster moeschi* Desor. *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку; *г* — вид сзади, ×1. Верхняя юра (келловей) Туаркыра, Туркмения (колл. Е. С. Порецкой).

Фиг. 5. *Tithonia exile* (Eichwald). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку; *г* — вид сзади; *д* — вид спереди, ×1. Н. мел (баррем) Крыма (колл. А. Н. Соловьева).

Фиг. 6. *Corthya ambigua* (Eichwald). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку; *г* — вид сзади, ×1. Н. мел (баррем) Крыма (колл. А. Н. Соловьева).

Фиг. 7. *Collyropsis jaccardi* (Desor). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку; *г* — вид сзади, ×1. Н. мел (готерив) Крыма (Послwoвская, 1960).

Таблица XXX

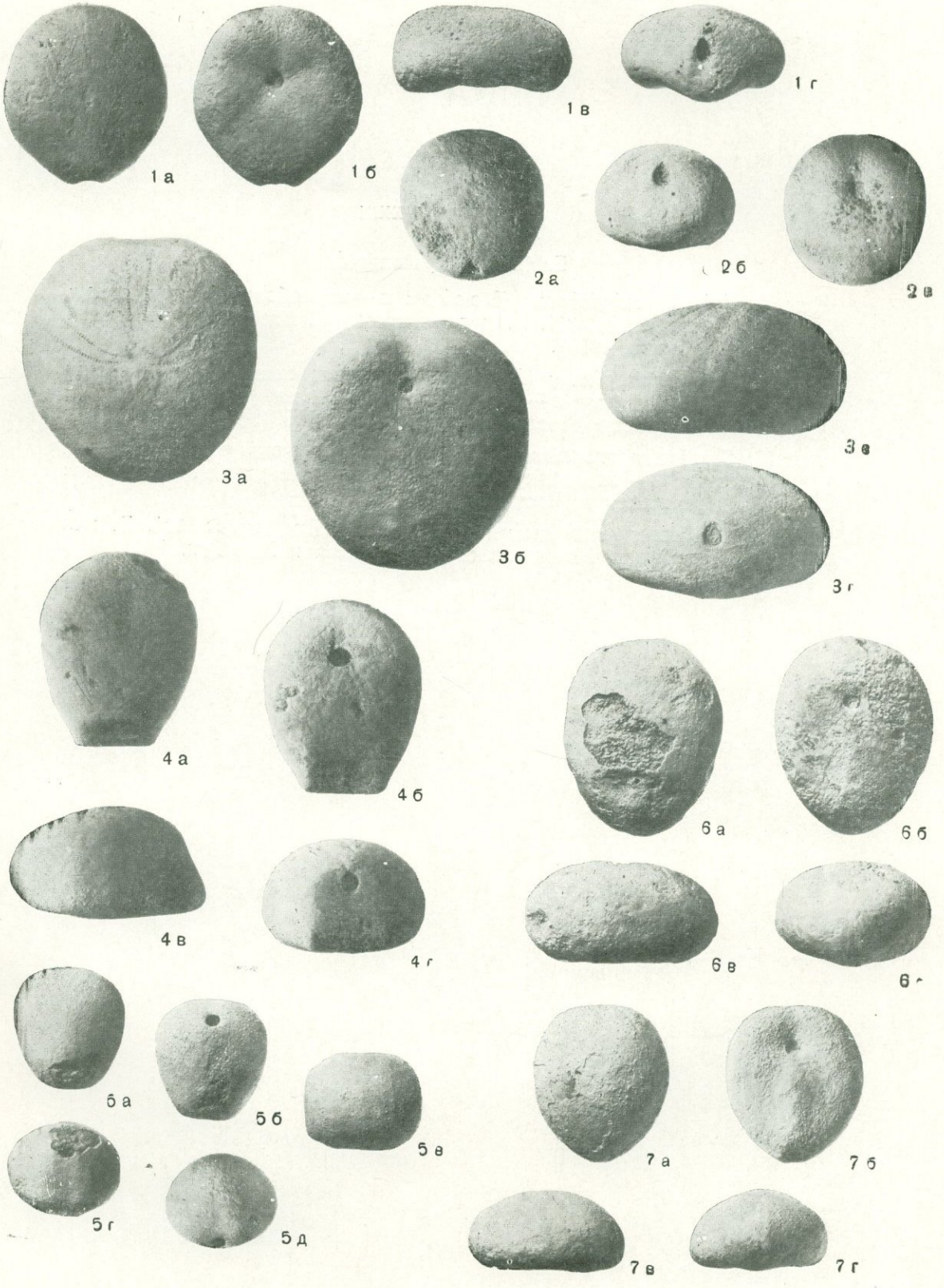

1а
1б
1в
1г
2а
2б
2в
3а
3б
3в
3г
4а
4б
4в
4г
5а
5б
5в
5г
5д
6а
6б
6в
6г
7а
7б
7в
7г

ТАБЛИЦА XXXI

Echinoidea Spatangoida

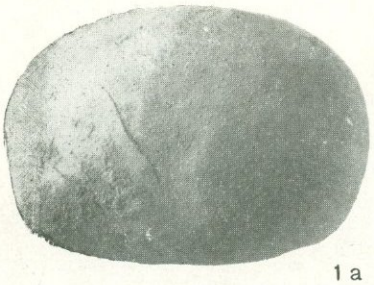
Фиг. 1. *Holaster subglobosus* (Leske). *а* — вид сбоку; *б* — вид снизу; *в* — вид сзади, ×1. В. мел (сеноман) С. Кавказа (Пославская и Москвин, 1959).

Фиг. 2. *Sternotaxis planus* (Mantell). *а* — вид снизу; *б* — вид сбоку; *в* — вид сверху; *г* — вид сзади, ×1. В. мел (турон) Закаспийской области (Пославская и Москвин, 1959).

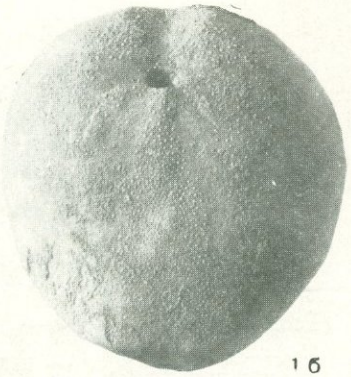
Фиг. 3. *Cardiaster granulosus* (Goldfuss). *а* — вид сверху; *б* — вид сзади; *в* — вид сбоку, ×1. В. мел (маастрихт) Мангышлака (Пославская и Москвин, 1959).

Фиг. 4. *Cardiaster granulosus* (Goldfuss). Вид снизу, ×1. В. мел (маастрихт) Мангышлака (Пославская и Москвин, 1959).

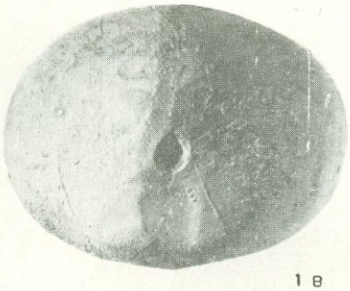
Таблица XXXI



1а

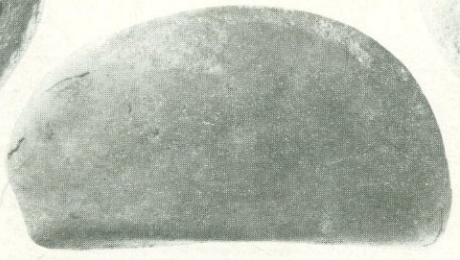


1б



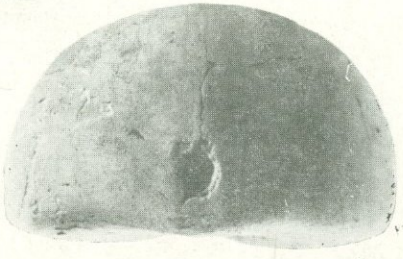
1в

2а



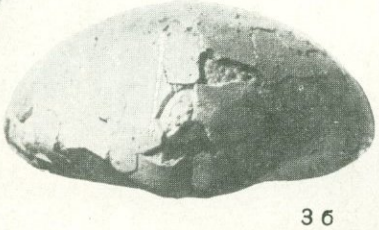
2б

2в

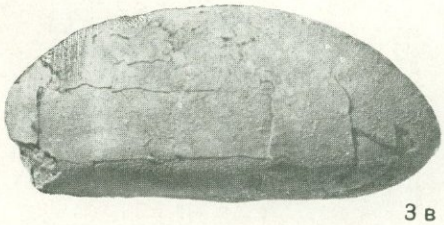


2г

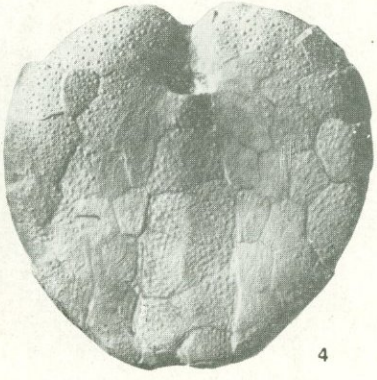
3а



3б



3в



4

ТАБЛИЦА XXXII

Echinoidea Spatangoida

Фиг. 1. *Cardiotaxis peroni* (Lambert). *а* — вид снизу; *б* — вид сбоку, ×1. В. мел (турон) З. Копет-Дага (Послависка и Москвин, 1959).

Фиг. 2. *Aurelianaster valettei* Lambert. *а* — вид снизу; *б* — вид сбоку, ×1. В. мел (турон) З. Копет-Дага (Послависка и Москвин, 1959).

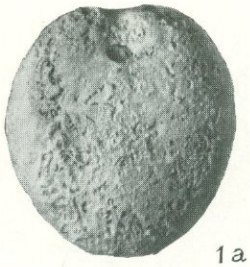
Фиг. 3. *Echinocorys vulgaris* Breynius. *а* — вид снизу; *б* — вид сбоку, ×1 В. мел (сантон) Закаспийской области (колл. М. М. Москвина).

Фиг. 4. *Galeola senonensis* (d'Orbigny). *а* — вид снизу; *б* — вид сбоку, ×1. В. мел (кампан) С. Кавказа (Послависка и Москвин, 1959).

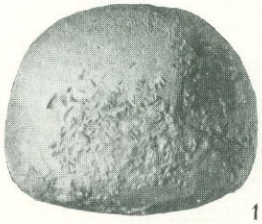
Фиг. 5. *Offaster pilula* (Lamarck). *а* — вид снизу; *б* — вид сбоку, ×1. В. мел (кампан) С. Кавказа (колл. М. М. Москвина).

Фиг. 6. *Pseudananchys algirus* (Coquand). *а* — вид снизу; *б* — вид сбоку; ×3/4. В. мел (сеноман) С. Кавказа (колл. В. П. Ренгартена).

Фиг. 7. *Paronaster cupuliformis* Airaghi. *а* — вид сбоку; *б* — вид снизу, ×3/4. В. мел (сантон) С. Кавказа (Послависка и Москвин, 1959)



1а

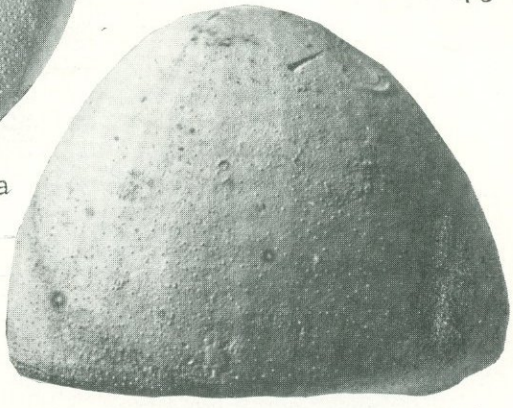


1б

3а

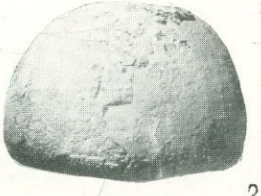
4а

4б



3б

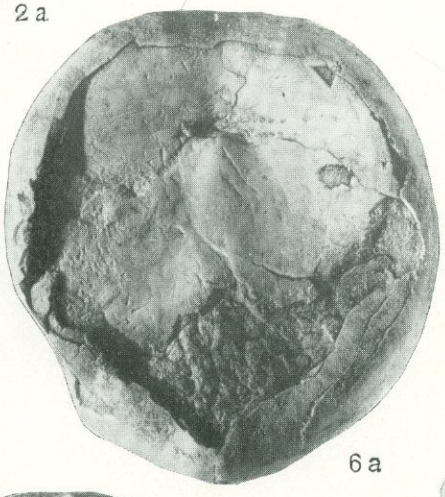
2а



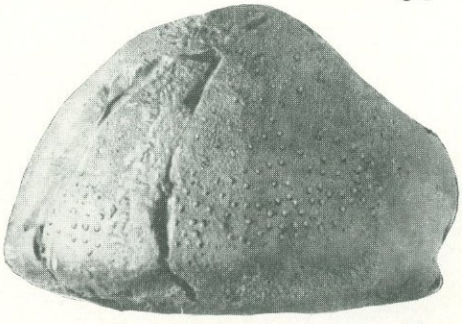
2б

5а

5б



6а



7а

6б

7б

ТАБЛИЦА XXXIII

Echinoidea Spatangoida

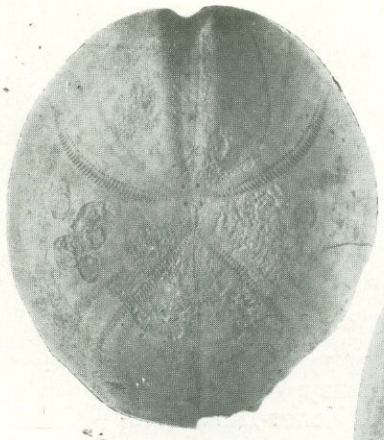
Фиг. 1. *Hemipneustes striatoradiatus* (Leske). *а* — вид сверху; *б* — вид сбоку; *в* — вид снизу, $\times 1/2$. В. мел (маастрихт) С. Кавказа (Послwoвская и Москвин, 1959).

Фиг. 2. *Stegaster chalmasi* Seunes. *а* — вид снизу; *б* — вид сбоку, $\times 1$. В. мел (маастрихт) С. Кавказа (Послaвская и Москвин, 1959).

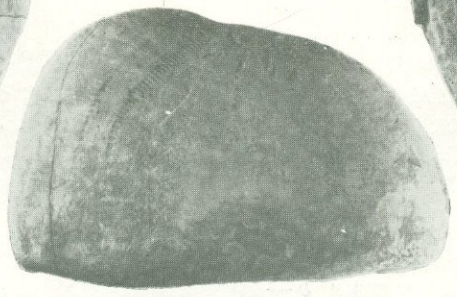
Фиг. 3. *Guettaria rocardi* Cotteau. Вид снизу, $\times 1$. В. мел (маастрихт) С. Кавказа (Послaвская и Москвин, 1959).

Фиг. 4. *Guettaria rocardi* Cotteau. *а* — вид сбоку; *б* — вид сзади, $\times 1$. В. мел (маастрихт) Закаспийской области (колл. М. М. Москвина).

Фиг. 5. *Pseudoffaster caucasicus* Dru. *а* — вид снизу; *б* — вид сбоку, $\times 1$. В. мел (кампан) С. Кавказа (Послaвская и Москвин, 1959).

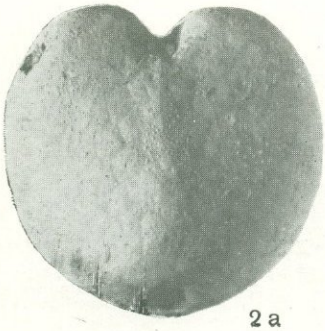


1а

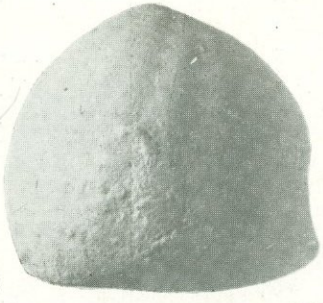


1б

1в



2а



2б

3

4а

4б

5а

5б

ТАБЛИЦА XXXIV

Echinoidea Spatangoida

Фиг. 1. *Seunaster lamberti* Charles. *а* — вид снизу; *б*—вид сбоку, ×1. В. мел (маастрихт) С. Кавказа (колл. М. М. Москвина).

Фиг. 2. *Infulaster hagenowi* (d'Orbigny). *а* — вид снизу; *б* — вид спереди: *в* — вид сбоку, ×1. В. мел (турон) З. Копет-Дага (Послявская и Москвин, 1959).

Фиг. 3. *Duncaniaster luppovi* (Bajarunas). *а* — вид сбоку; *б* — вид сзади; *в* — вид снизу; *г* — вид сверху, ×1. Палеоген (палеоцен) Мангышлака (колл. М. В. Баярунаса).

Фиг. 4. *Basseaster rostratus* Lambert. *а* — вид снизу; *б* — вид сзади; *в* — вид сбоку, ×1. В. мел (датский ярус) Дагестана (Послявская и Москвин, 1959).

Фиг. 5. *Garumnaster parvus* (Bajarunas). *а* — вид снизу; *б* — вид сверху; *в* — вид сбоку; *г* — вид сзади, ×1. Палеоген (палеоцен) Мангышлака (колл. М. В. Баярунаса).

Фиг. 6. *Galeaster carinatus* Ravn. *а* — вид снизу; *б* — вид сбоку; *в* — вид сверху; *г* — вид сзади, ×1. В. мел (датский ярус) Закаспийской области (Послявская и Москвин, 1959).

Фиг. 7. *Homoeaster tunetanus* Pomel. *а* — вид снизу, *б* — вид сбоку, ×1. В. мел (маастрихт) С. Кавказа (Послявская и Москвин, 1959).

Фиг. 8. *Ornithaster alapliensis* (Lambert). *а* — вид снизу; *б* — вид сбоку, ×1. В. мел (кампан) С. Кавказа (колл. М. М. Москвина).

Фиг. 9. *Coraster villanovae* Cotteau. *а* — вид снизу; *б* — вид сбоку, ×1. В. мел (маастрихт) С. Кавказа (колл. М. М. Москвина).

Таблица XXXIV

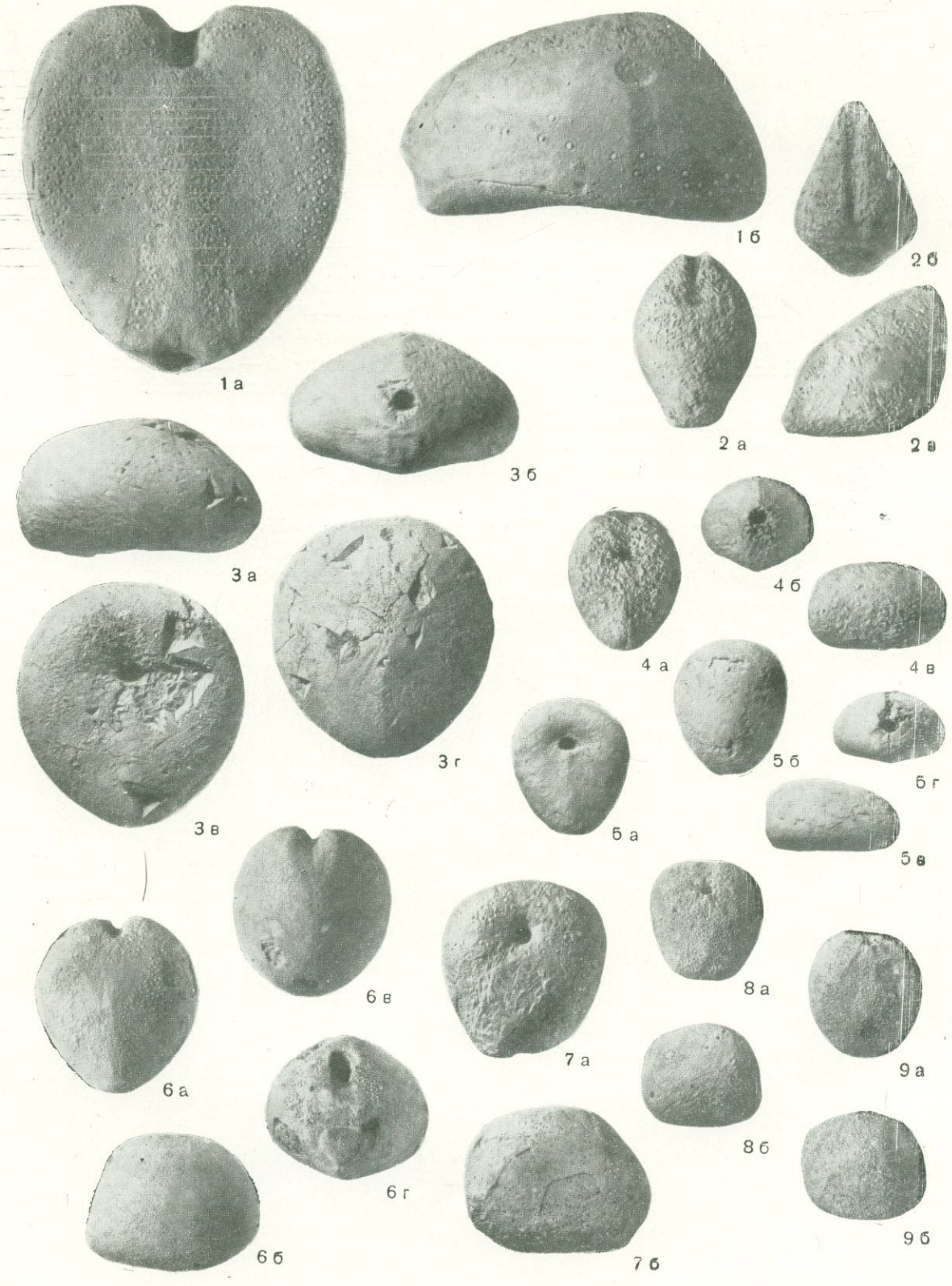


ТАБЛИЦА XXXV

Echinoidea Spatangoida

Фиг. 1. *Turanglaster nazkii* Solovjev et Melikov. *а* — вид снизу; *б* — вид сверху; *в* — вид спереди; *г* — вид сбоку; *д* — вид сзади, ×1. В. мел (кампан) Туркмении (Соловьев и Меликов, 1963).

Фиг. 2. *Toxaster retusus* (Lamarck). *а* — вид снизу; *б* — вид сверху; *в* — вид сбоку, ×1. Н. мел (готерив) Крыма (Послwoвская, 1960).

Фиг. 3. *Heteraster oblongus* (Brongniart). *а* — вид сбоку; *б* — вид снизу, ×1. Н. мел (готерив) Закаспийской области (колл. М. М. Москвина).

Фиг. 4. *Isaster aquitanicus* (d'Orbigny). *а* — вид сбоку; *б* — вид снизу; *в* — вид сверху, ×1. В. мел (датский ярус) Мангышлака (колл. М. М. Москвина).

Фиг. 5. *Micraster coranguinum* (Klein). *а* — вид снизу; *б* — вид сверху; *в* — вид сзади; *г* — вид сбоку, ×1. В. мел (коньяк) З. Копет-Дага (Послaвская и Москвин, 1959).

Таблица XXXV

1а

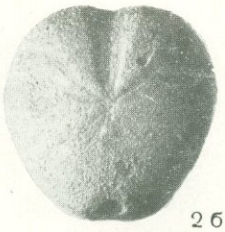
1б

1в

1г

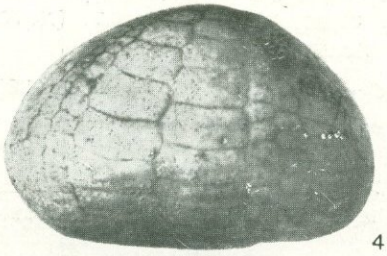
1д

2а



2б

2в

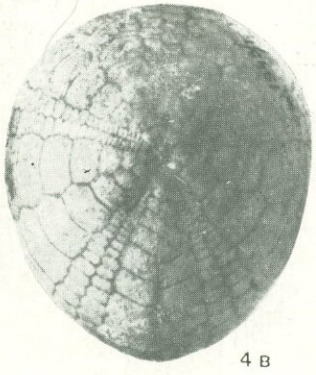


4а

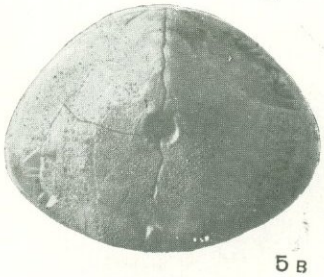
3а

3б

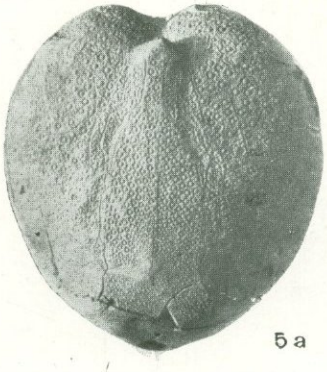
4б



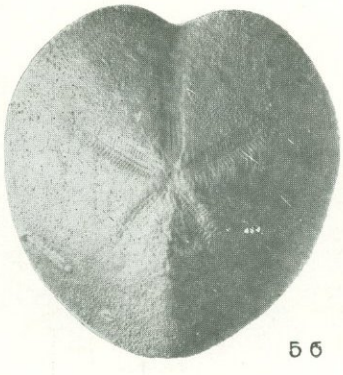
4в



5в



5а



5б

5г

ТАБЛИЦА XXXVI

Echinoidea Spatangoida

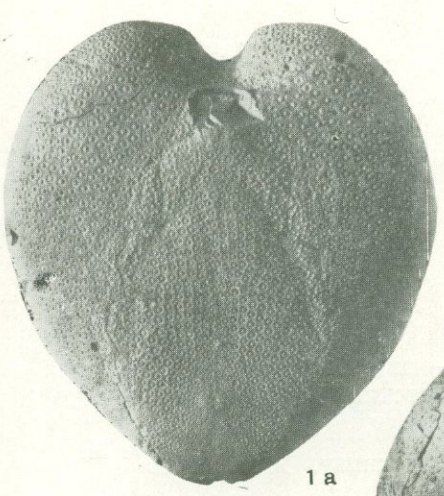
Фиг. 1. *Isomicraster stolleyi* Lambert. *а* — вид снизу; *б* — вид сзади; *в* — вид сверху; *г* — вид сбоку, ×1. В. мел (сантон) З. Копет-Дага (Послависка и Москвин, 1959).

Фиг. 2. *Protobrissus canaliculatus* (Cotteau). *а* — вид снизу; *б* — вид сверху; *в* — вид сзади; *г* — вид сбоку, ×1. В. мел (датский ярус) Крыма (колл. М. М. Москвина).

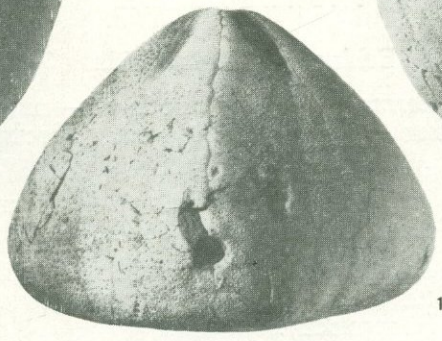
Фиг. 3. *Cyclaster danicus* Schlüter. *а* — вид снизу; *б* — вид сверху; *в* — вид сбоку, ×1. В. мел (датский ярус) Дагестана (колл. М. М. Москвина).

Фиг. 4. *Brissopneustes aturicus* (Seunes). *а* — вид снизу; *б* — вид сбоку; *в* — вид сверху, ×1. В. мел (датский ярус) С. Кавказа (Послависка и Москвин, 1960).

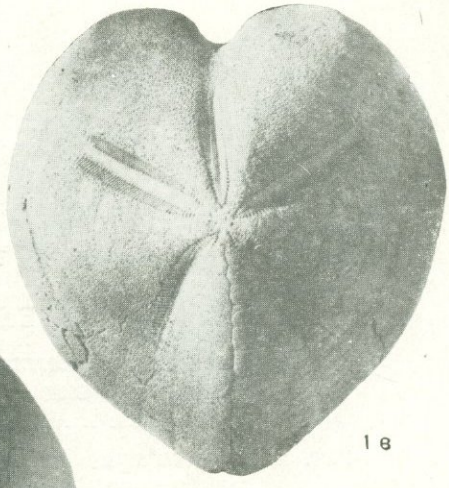
Фиг. 5. *Isopneustes coloniae* (Cotteau). *а* — вид сбоку; *б* — вид снизу; *в* — вид сверху, ×1. В. мел (датский ярус) Крыма (Послависка и Москвин, 1960).



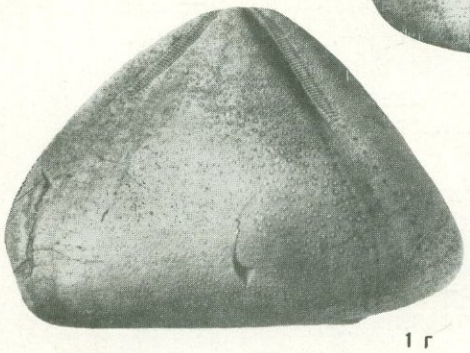
1а



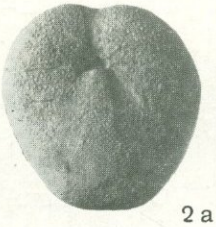
1б



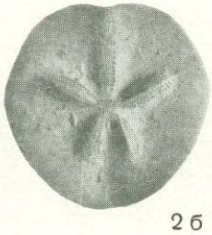
1в



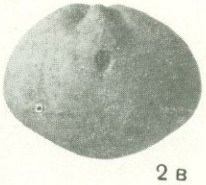
1г



2а

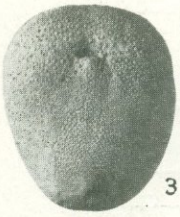


2б

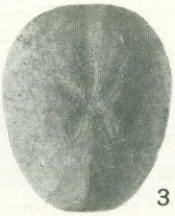


2в

2г

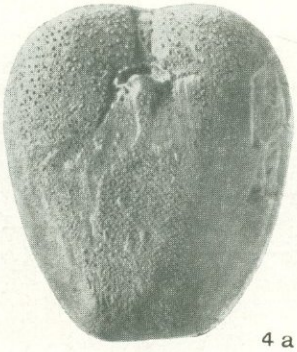


3а

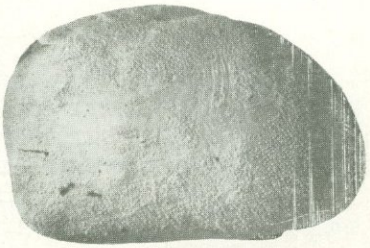


3б

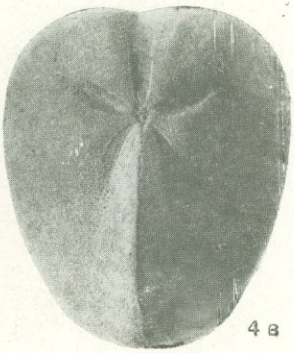
3в



4а

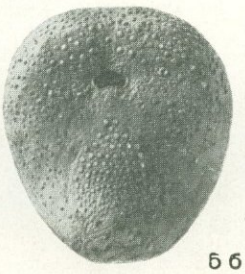


4б



4в

5в



5б

5а

ТАБЛИЦА XXXVII

Echinoidea Spatangoida

Фиг. 1. *Hemiaster inkermanensis* Loriol. *а* — вид снизу; *б* — вид сверху; *в* — вид сбоку, ×1. В. мел (датский ярус) Крыма (колл. М. М. Москвина).

Фиг. 2. *Hemipatagus hoffmani* (Goldfuss). Вид снизу, ×1. Палеоген (эоцен) Мангышлака (колл. М. В. Баярунаса).

Фиг. 3. *Hemipatagus hoffmani* (Goldfuss). *а* — вид снизу; *б* — вид сверху; *в* — вид сбоку, ×1. Палеоген (эоцен) Мангышлака (колл. М. В. Баярунаса).

Фиг. 4. *Kertaster temiri* Bajarunas. *а* — вид снизу; *б* — вид сзади; *в* — вид сбоку; *г* — вид сверху, ×1. Палеоген (палеоцен) Мангышлака (колл. М. В. Баярунаса).

Фиг. 5. *Pericosmus latus* (L. Agassiz). *а* — вид снизу; *б* — вид сверху; *в* — вид сбоку, ×1. Палеоген (эоцен) Мангышлака (колл. М. М. Москвина).

Фиг. 6. *Sanfilippaster geayi* (Cottreau). *а* — вид снизу; *б* — вид сверху; *в* — вид сбоку, ×1. В. мел (датский ярус) Мангышлака (колл. М. М. Москвина).

Фиг. 7. *Proraster desori* (Oedum). *а* — вид снизу; *б* — вид сбоку; *в* — вид сзади; *г* — вид сверху, ×1. В. мел (датский ярус) Мангышлака (колл. М. В. Баярунаса).

Фиг. 8. *Brisaster burlensis* Bajarunas. Вид снизу, ×1. Палеоген (палеоцен) Мангышлака (колл. М. В. Баярунаса).

Фиг. 9. *Brisaster burlensis* Bajarunas. *а* — вид сверху; *б* — вид сзади; *в* — вид сбоку, ×1. Палеоген (палеоцен) Мангышлака (колл. М. В. Баярунаса).

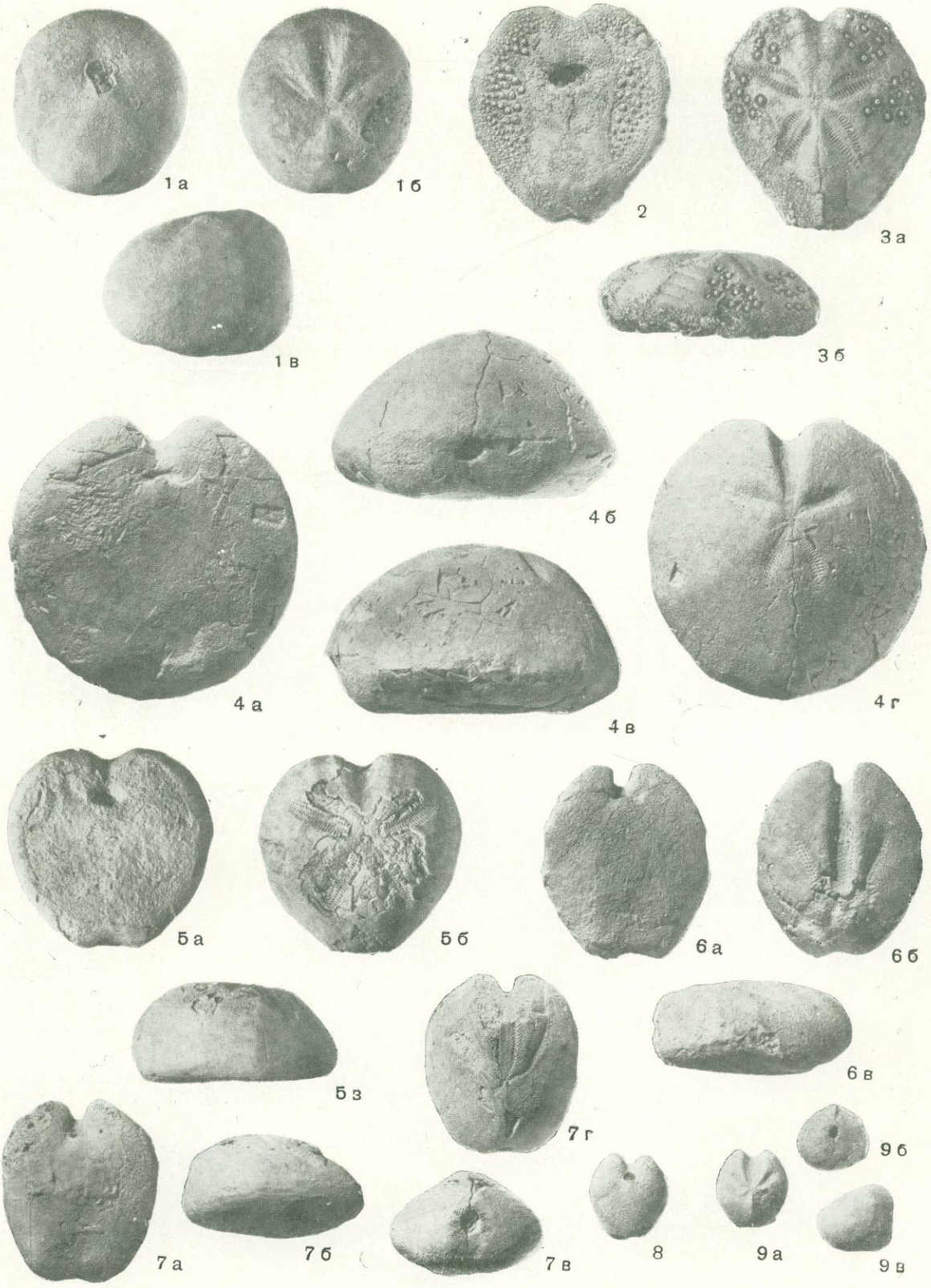

1а
1б
2
3а
1в
3б
4б
4а
4г
4в
5а
5б
6а
6б
5з
6в
7г
9б
7а
7б
7в
8
9а
9в

ТАБЛИЦА XXXVIII

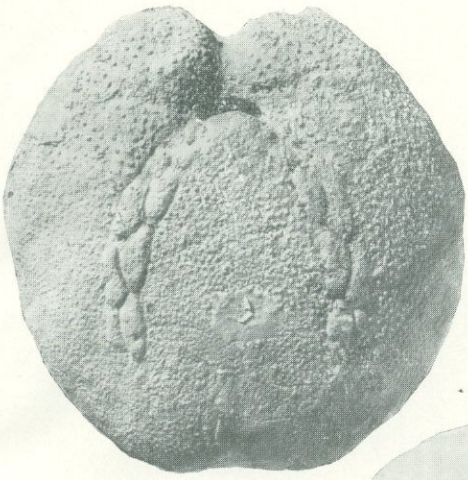
Echinoidea Spatangoida

Фиг. 1. *Linthia bajsarensis* Bajarunas. *а* — вид снизу; *б* — вид сбоку; *в* — вид сверху; *г* — вид сзади, ×1. В. мел (датский ярус) Мангышлака (колл. М. В. Баярунаса).

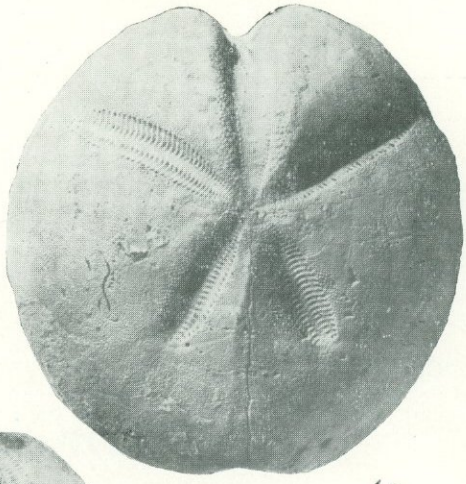
Фиг. 2. *Eupatagus formosus* (Loriol). *а* — вид сверху; *б* — вид снизу; *в* — вид сбоку, ×1. Палеоген (эоцен) Армении (колл. Е. С. Порецкой).

Фиг. 3. *Brissus jacquementi* Lambert. *а* — вид снизу; *б* — вид сверху; *в* — вид сзади; *г* — вид сбоку, ×1. Неоген (миоцен) Подолии (Szörényi, 1953).

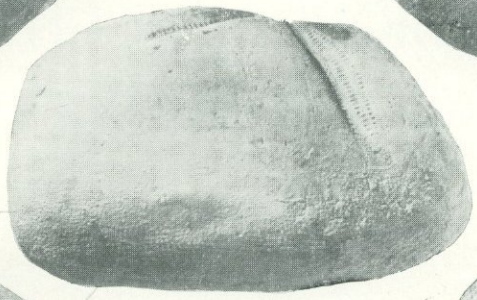
Таблица XXXVIII



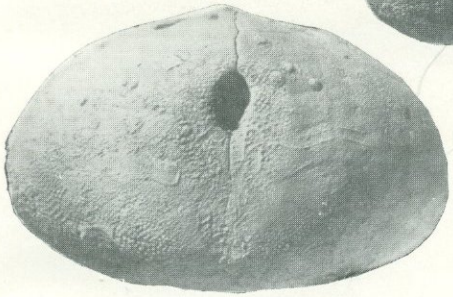
1а



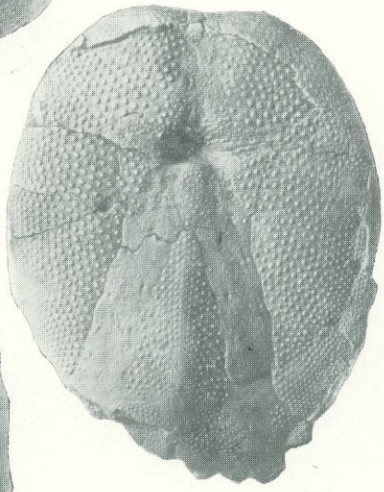
1в



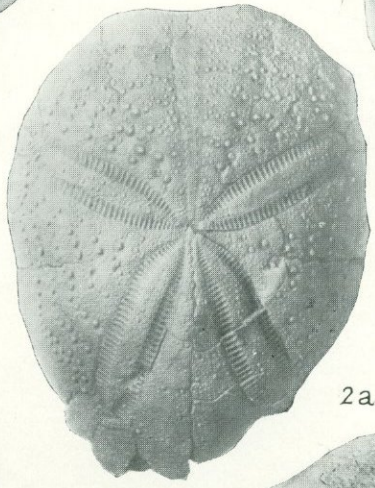
1б



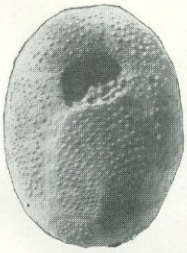
1г



2б

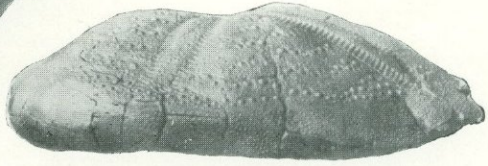


2а



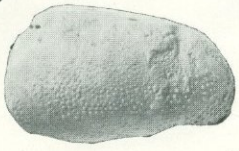
3а

3б



2в

3в



3г

ТИП HEMICHORDATA
ГЕМИХОРДОВЫЕ

Hemichordata — одиночные, псевдоколониальные и истинно колониальные морские организмы, относящиеся к вторичноротым животным. Они характеризуются трехсегментным телом, непарностью переднего целома, перикардием, целомодуктами первого сегмента, положением гонад в туловищном сегменте и обособленностью их целома, наличием спинного нервного тяжа и эпителиальным расположением нервной системы.

Тип гемихордовых подразделяется на два подтипа: Stomochordata Dawydoff, 1948 (стомохордовые) и Graptolithina Bronn, 1846 (граптолиты). Погонофоры, раньше относившиеся к гемихордовым (В. Н. Беклемишев, 1952), в настоящее время выделены в самостоятельный тип (А. В. Иванов, 1955).

ПОДТИП STOMOCHORDATA. СТОМОХОРДОВЫЕ*

Стомохордовые, так же как и иглокожие, в своем развитии проходят стадию свободноплавающей личинки — д и п л е в р у л ы. Однако в то время, как в дальнейшем развитии Echinodermata их личинка подвергается сложным специализированным изменениям, у стомохордовых и во взрослом состоянии сохраняются элементы общего плана строения первоначальной диплеврулы.

Двустороннесимметричное тело стомохордовых состоит из 3 сегментов, каждый из которых заключает в себе целомические мешки. Первый сегмент — п р о т о с о м а — состоит из хоботка (Enteropneusta) или головного щита (Pterobranchia), вторым сегментом — м е з о с о м о й — служит воротничок, третьим сегментом — м е т а с о м о й — является туловище. Передняя и средняя полости целома сообщаются с внешней средой посредством целомодуктов. Задние целомические мешки заканчиваются слепо. Ротовое отверстие помещается на брюшной стороне тела — на границе между первым и вторым сегментами. Оно ведет в глотку, прободенную парными отверстиями жаберного аппарата, и в кишечник, имеющий форму прямой или петлеобразно изогнутой трубки. На конце туловищного сегмента находится анальное отверстие. Выпячиванием спинной стенки глотки образуется орган, называемый н о т о х о р д о м, или с т о м о х о р д о м; он поддерживает основание первого сегмента. Нотохорд напоминает спинную струну хордовых, однако не является ее гомологом. Кровеносная система незамкнутая и состоит преимущественно из продольных — спинного и брюшного — сосудов. Расширение спинного кровеносного сосуда над нотохордом — сердечная лакуна и перикардий в виде мускулистого мешочка, образованного целомом первого сегмента, — функционирует как сердце. Ток крови поддерживается сокращением мускулатуры перикардиального мешочка. Нервная система очень примитивна. Сложные органы чувств отсутствуют. В эпидермисе находится большое количество чувствительных клеток, нервные отростки которых образуют сплетение, расположенное между основаниями эпителиальных клеток и пограничной перепонкой эпителия. Центральная часть нервной системы находится на спинной стороне во втором

* Под названием стомохордовых (Stomocordés) были объединены в 1948 г. К. Н. Давыдовым (C. Dawydoff) классы Enteropneusta (кишечнодышащие) и Pterobranchia (крыложаберные).

сегменте. Половые железы развились из стенки целома и расположены в третьем туловищном сегменте.

Размножение половое и путем почкования. Оплодотворение яиц наружное. Из яйца развивается личинка, имеющая большое сходство с диплеврулой иглокожих. В результате метаморфоза личинки образуются особи, ведущие роющий или прикрепленный образ жизни. Прикрепленные формы составляют истинные, или постоянные, колонии, зооиды которых органически связаны друг с другом (тканевое или телесное соединение), и псевдоколонии, или зачаточные колонии, в которых отдельные особи соединены только общей защитной постройкой — ценоцием.

Подтип Stomochordata состоит из двух классов: Enteropneusta и Pterobranchia.

КЛАСС ENTEROPNEUSTA. КИШЕЧНОДЫШАЩИЕ

Enteropneusta, или кишечнодышащие, ведут роющий образ жизни. Обычно они обитают в U-образных норах — в илу или песке, а также в полостях рифовых построек, высверленных другими животными. Червеобразное тело состоит из трех отделов: хоботка, воротничка и туловища (рис. 1 и 2). Бо́льшая часть хоботка занята целомом (протоцёлем)

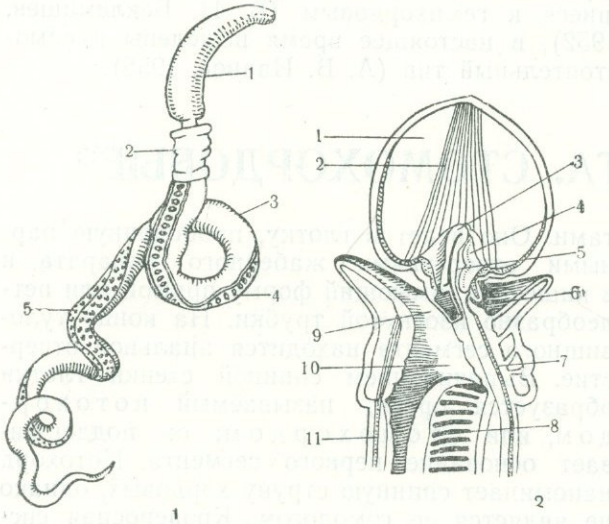


Рис. 1 и 2. Современные кишечнодышащие.

Рис. 1. *Saccoglossus kowalevskii*. *1* — хоботок; 2 — воротничок; *3* — туловище; *4* — жаберные отверстия; *5* — протоки половых желез (Беклемишев, 1952). Рис. 2. *Glossobalanus minutus* *1* — хоботковый целом; *2* — продольные мышцы хоботкового целома; *3* — гломерулус (сплетение кровеносных сосудов); 4 — перикардий; *5* — сердечная лакуна; *6* — хоботковая пора; *7* — спинной нервный тяж; *8* — отдел кишки с жаберными щелями; *9* — рот; *10* — глотка; *11* — брюшной нервный тяж (Беклемишев, 1952).

с толстыми мускулистыми стенками, который открывается наружу хоботковой по́рой, представляющей собой видоизменение целомодукта. При наполнении водой хоботок становится упругим и служит приспособлением для рытья в илу или песке. На брюшной стороне воротничка, у основания хоботка, помещается ротовое отверстие. Оно ведет в глотку, спинная стенка которой образует вырост — нотохорд, или стомохорд, направленный внутрь хоботка. Глотка продолжается в пищевод; кишечник имеет форму прямой трубки, прикрепленной к стенкам тела спинной и брюшной мезентеральными складками, разделяющими правый и левый туловищные целомы. Кишечник оканчивается анальным отверстием на заднем конце тела. Боковые стенки переднего отдела кишечника с многочисленными парными жаберными щелями, которые имеют выход наружу на спинной стороне тела. За дыхательным отделом кишечника следует собственно пищеварительный его отдел. В этом отделе от спинной стороны кишечника отходят слепые железистые выступы, называемые печеночными выступами.

Кровеносная система замкнутая. В спинной мезентерии залегает спинной сосуд, по которому ток крови направляется к передней части тела. Кровь поступает в сердечную лакуну (рис. 2), находящуюся между нотохордом и мускулистым мешочком-перикардием целомического происхождения. Впереди от сердечной лакуны образуется густая сеть мелких кровеносных сосудов — гломерулус, от которой начинаются парные сосуды, соединяющиеся на брюшной стороне воротничка и образующие окологлоточное кольцо. В дыхательном отделе кишечника от спинного сосуда ответвляются парные жаберные сосуды.

При сокращении мускулатуры перикардия его брюшная стенка приходит в движение, и кровь из сердечной лакуны выталкивается вперед через гломерулус и кольцевые сосуды в брюшной сосуд. К этому сосуду присоединяются выносящие кровеносные сосуды жаберного аппарата. В брюшном сосуде ток крови направляется спереди назад и далее возвращается сначала через боковые продольные сосуды, а затем через комиссуральные протоки в спинной сосуд. На спинной стороне тела в области воротничка проходит центральный нервный ствол, который, соеди-

няясь с менее развитым брюшным стволом, образует у задней границы воротничка нервное кольцо. Внутри нервных тяжей местами имеются узкие полости, которые рассматриваются как гомологи невроцёля. Специализированные органы чувств не обнаружены, их заменяют отдельные чувствительные клетки. У *Saccoglossus* описан ресничатый орган, помещающийся у основания хоботка и, возможно, несущий функцию органа осязания. Органом выделения является, по-видимому, особое складчатое образование, расположенное вблизи нотохорда, причем продукты распада выносятся наружу через отверстие в хоботке.

Кишечнодыдащие раздельнополы; их половой аппарат состоит из большого числа (более 30 пар) парных гонад, открывающихся наружу короткими протоками. Гонады располагаются в задней части жаберного отдела и позади него, чередуясь с жаберными мешками. Отверстия их находятся на спинной стороне и образуют два симметричных ряда, причем на заднем крае каждого ряда возникают новые гонады. Половые продукты выделяются через протоки в воду, где и происходит оплодотворение.

Известно 63 вида ныне живущих кишечнодышащих; в ископаемом состоянии кишечнодышащие неизвестны.

КЛАСС PTEROBRANCHIA. КРЫЛОЖАБЕРНЫЕ

Pterobranchia, или крыложаберные — прикрепленные колониальные животные, ведущие донный образ жизни. Их постройки состоят из хитиноподобного вещества и носят название ценоциев (рис. 3). Исключение составляет ряд *Atubaria,* одиночные особи которого лишены ценоция и способны ползать по субстрату. Тело взрослых крыложаберных, как и тело кишечнодышащих, имеет три отдела: головной щиток, воротничок и туловище (рис. 4). В головном щитке помещается непарный целом, снабженный двумя порами. В эпителии головного щитка имеются железистые клетки, выделяющие секрет, из которого строятся ценоции. На границе щитка и воротничка помещается рот. Воротничковые целомы имеют также две поры. На спинной стороне воротничка продолжения этих целомов составляют выросты, образующие руки с перисто расположенными на них щупальцами, покрытыми мерцательным эпителием. От основания рук ко рту проходят мерцательные бороздки, служащие для подведения пищи. Как и у многих других прикрепленных животных, в связи с искривлением туловища кишечник крыложаберных петлеобразно изогнут. Анальное отверстие находится на одном уровне со ртом. На заднем конце тела имеется мускулистый стебелек, составленный продолжением третьей пары целомических мешков туловищного отдела. Стебелек служит для прикрепления к посторонним предметам (*Atubaria*), ко дну ячейки ценоция (*Cephalodiscus*) или к общему тяжу,

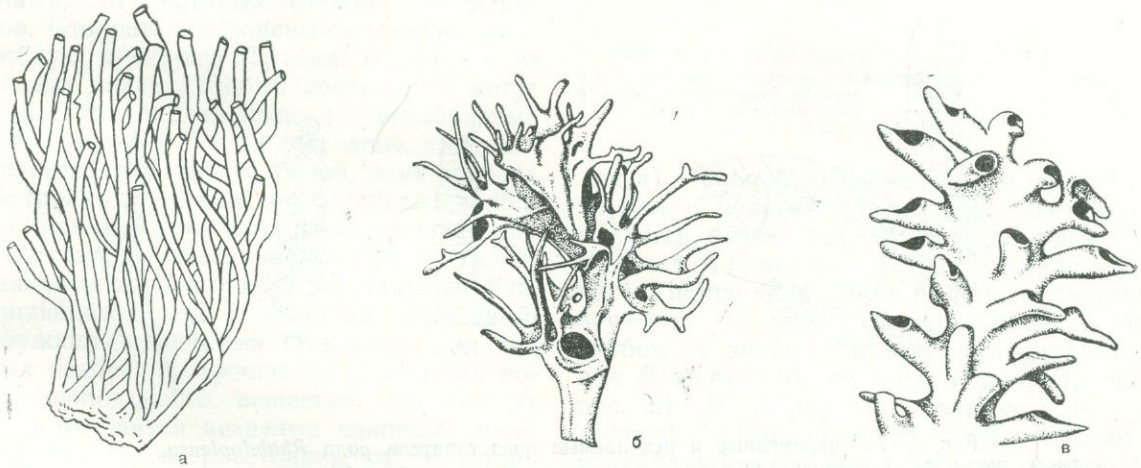
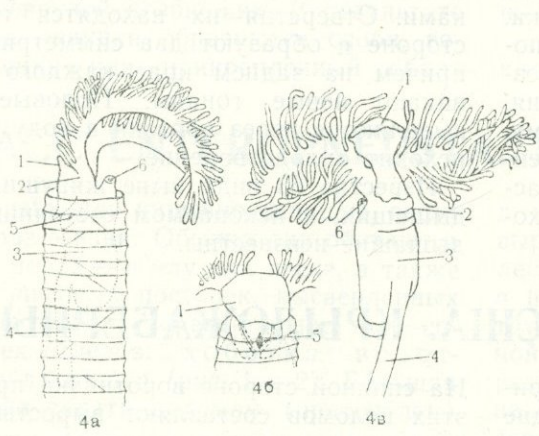
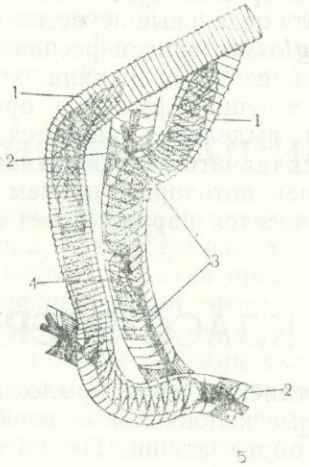


Рис. 3. Ценоции современных крыложаберных.
а — *Cephalodiscus* (*Orthoecus*) *rarus* Andersson; *б* — *Cephalodiscus* (*Demiothecia*)-*inaequatus* Andersson (Andersson, 1907); *в* — *Cephalodiscus* (*Idiothecia*) *levinseni* Harmer, ×1 1/3 (Kozlowski, 1949).

называемому столоном и соединяющему все индивиды колонии (*Rhabdopleura*). Впереди туловища, у воротничка, имеется пара жаберных отверстий (*Atubaria* и *Cephalodiscus*), которые, однако, могут отсутствовать





от него отходят тяжи, иннервирующие ручной аппарат. Крыложаберные раздельнополы, однако в колонии *Cephalodiscus nigrescens*, наряду с самцами и самками, имеются и гермафродитные особи. Половой аппарат птеро-

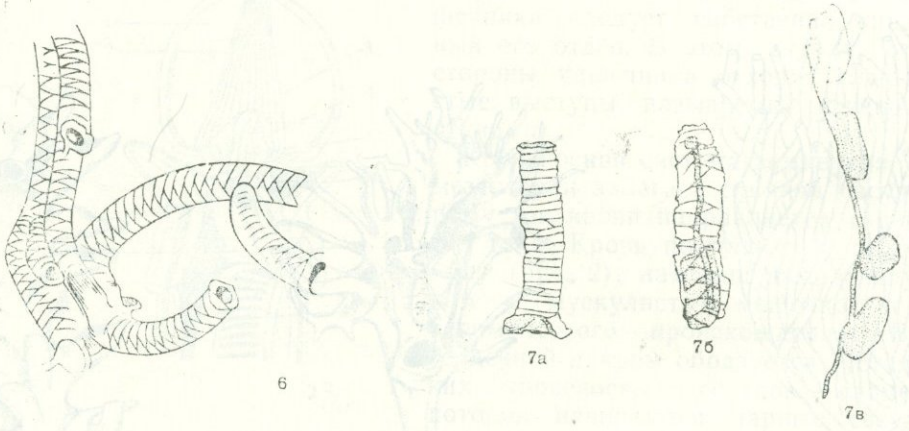


Рис. 4—7. Современные и ископаемые представители рода *Rhabdopleura*.

Рис. 4. *Rhabdopleura normani* A l l m a n. *а* — конечная часть зооидной трубки с втянувшимся зооидом; вид сбоку; *б* — то же; вид с брюшной стороны; *в* — мягкое тело зооида; вид с брюшной стороны. *1* — головной щиток; *2* — воротничок и ручной аппарат со щупальцами; *3* — туловище; *4* — стебелек; *5* — рот; 6 — анус, × 70. Современная (Schepotieff, 1907). Рис. 5. *Rhabdopleura normani* A l l m a n. *1* — зооидные трубки с втянувшимися зооидами; *2* — стелющиеся столональные трубки; *3* — столоны; *4* — стебельки, × 35. Современная (Schepotieff, 1907). Рис. 6. *Rhabdopleura eocenia* T h o m a s et D a v i s, × 25. Эоцен Англии (Thomas and Davis, 1949). Рис. 7. *Rhabdopleura* sp. *а* — зооидная трубка; *б* — стелющаяся трубка со столоном и столотеками; *в* — участок столона с цистами стерильных почек, × 20. В. мел Польши (Kozlowski, 1949).

(*Rhabdopleura*). По развитию нотохорда, строению перикардия и кровеносной системы крыложаберные имеют большое сходство с кишечнодышащими. Нервная система крыложаберных также имеет сходство с этой системой у кишечнодышащих, но она еще менее обособлена от наружного эпителия. Воротничковый отдел спинного нервного тяжа развит очень сильно, не погружен под кожу, причем

бранхий отличается малым числом гонад. У *Atubaria* и *Cephalodiscus* одна пара гонад, а у *Rhabdopleura* имеется только одна правая половая железа. Половые отверстия находятся впереди ануса.

Наряду с половым размножением колониальные формы крыложаберных размножаются путем почкования. Большинство видов рода *Cephalodiscus* отпочковывают дочерние

особи, которые, отделяясь от материнского организма, образуют так называемые зачаточные колонии, или псевдоколонии. Однако у *Cephalodiscus sibogae* отдельные особи оказываются в тканевом соединении между собой и составляют истинные, или постоянные, колонии. Колониальные постройки — ценоции — крыложаберных сооружаются из материала секреции железистого эпителия головного щита зооидов.

Ценоции различных видов *Cephalodiscus* имеют облик разветвленных или неразветвленных, стелющихся или массивных приподнимающихся построек с отдельными ячейками или общими помещениями для зооидов, которые прикрепляются к ценоцию посредством стебельков. Зооиды способны выходить из ячеек наружу. При этом они ползают по субстрату и питаются органическим детритом. При помощи подвижного головного щита они надстраивают ценоции снаружи.

Представители рода *Rhabdopleura* строят ценоции, состоящие из разветвленных хитиноподобных трубок. В трубках, стелющихся по субстрату, помещаются тяжи, называемые столонами, от которых отходят стебельки зооидов. Столоны заключены в тонкую хитиноподобную кутикулу. Трубки построены из поперечных полос, которые, соединяясь, могут образовывать продольный зигзагообразный шов (рис. 5 и 6). Такое строение, видимо, объясняется тем, что головной щит зооида при постройке трубки не мог совершать законченные круговые движения из-за того, что они были ограничены поверхностью субстрата. От столональных трубок отходят зооидные трубки, возвышающиеся над субстратом. Эти трубки, служащие ячейками (теками) для отдельных особей, построены из кольцевых полос хитиноподобного вещества. На концах столонов находятся незрелые концевые зооиды. На некотором расстоянии от растущих концов на столонах появляются почки, из которых развиваются молодые зооиды. Последние надстраивают поперечные перегородки, так что каждая почка оказывается в отдельной ячейке — с т о л о т е к е. Молодой зооид проделывает круглое отверстие в стенке трубки (почкование путем перфорации) и над ее краями строит собственную цилиндрическую теку. Развитие некоторых почек задерживается, они превращаются в концевые зооиды, а их столоны начинают расти в длину. Так происходит разветвление столонов и, соответственно, всей колонии. Концевой зооид в дальнейшем может развиться в нормальный зооид, называемый а в т о з о о и д о м, и тогда рост столона в этом месте прекращается. Автозооиды рабдоплевр бывают трех родов: самцы, самки и бесполые особи (Щепотьев, 1907). Часть почек, образующихся вдоль столона, не развивается; их столотеки заполняются питательными веществами, и они образуют так называемые з и м о в о ч н ы е з о о и д ы (hibernaculae).

В настоящее время известно всего три рода птеробранхий: *Atubaria, Cephalodiscus* и *Rhabdopleura*. Известны также ископаемые остатки представителей двух последних родов.

Р. Козловский (Kozlowski, 1949, 1956) описал из отложений верхнего мела (датского

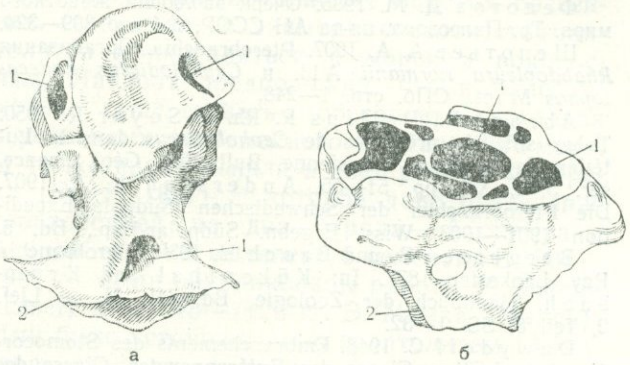


Рис. 8. *Eocephalodiscus polonicus* K o z l o w s k i.
а — общий вид ценоция (*1* — отверстия ячеек; *2* — базальная часть); *б* — поперечный разрез ценоция (*1* — внутреннее пространство ячеек; *2* — базальная часть), × 40. Н. ордовик (тремадок) Польши (Kozlowski, 1949).

яруса) Польши зооидные трубки, стелющиеся трубки и участки столонов с цистами стерильных почек, принадлежащие роду *Rhabdopleura* A l l m a n (рис. 7). Г. Томас и А. Дэвис (Thomas and Davis, 1949), в результате изучения отлично сохранившихся остатков трубок из эоцена Англии, установили новый вид *Rhabdopleura eocenica* (Табл. II, фиг. 1; рис. 6). Р. Абрар, Р. Дольфус и Р. Суайе (Abrard, Dollfus et Soyer, 1950) описали находки трубок *Cephalodiscus* из эоцена (лютетский ярус) Франции. Указания на находки остатков крыложаберных в миоценовом флише Алжира (бурдигальский ярус) опубликованы И. Хилли и Ж. Термье (Hilly et Termier, 1953). В 1955 г. Ж. Мортельман (Mortelmans) описал отпечаток ценоция крыложаберного из нижнекаменноугольных отложений Бельгии и отнес его к новому виду *Rhabdopleura delmeri*. Наиболее древними представителями крыложаберных являются формы, описанные Р. Козловским (Kozlowski, 1949) из тремадока Польши. Они относятся к установленному им роду *Eocephalodiscus* (рис. 8). В 1961 г. тот же автор описал остатки *Rhabdopleuroides expectatus*, выделенные из валунов ордовикских известняков.

Беклемишев В. Н. 1951. К построению системы животных. Успехи совр. биол., т. XXXII, вып. 2 (5), стр. 256—270 — 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, Изд. 2-е. «Сов. наука», стр. 1—698.

Догель В. А. 1940. Сравнительная анатомия беспозвоночных, ч. I, стр. 1—600; ч. 2, стр. 1—495. Учпедгиз. — 1947. Зоология беспозвоночных. Изд. 4-е. «Сов. наука», стр. 1—527.

Иванов А. В. 1955. О принадлежности класса Pogonophora к особому типу вторичноротых — Brachiata A. Ivanov, phylum nov. ДАН СССР, т. 100, № 3, стр. 595—596.

Мечников И. И. 1953. Исследования о развитии медуз и сифонофор. Академ. собр. соч., Медгиз, т. 2, стр. 425—473

Федотов Д. М. 1935. Очерк эволюции животного мира. Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, т. 4, стр. 309—324.

Щепотьев А. А. 1907. Pterobranchia. Организация *Rhabdopleura normanii* All. и *Cephalodiscus dodecalophus* M'Int., СПб. стр. 1—248.

Abrard R., Dollfus R. Rh. et Soyer R. 1950. Tubes silicifiés présumés de *Cephalodiscus* dans le Lutétien de la région parisienne. Bull. Soc. Géol. France, sér. 5, t. XX, pp. 51—55. Andersson K. A. 1907. Die Pterobranchier der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901—1903. Wiss. Ergebn. Südpolar-Exp., Bd. 5.

Bergersen B. und Broch H. 1932. Pterobranchia Ray Lankester 1877. In: Kükenthal und Krumbach. Handbuch der Zoologie, Bd. III, H. 2, Lief. 2, Teil 8, SS. 1—32.

Dawydoff C. 1948. Embranchements des Stomocordés. Introduction. Classe des Entéropneustes. Classe des Ptérobranches. Conception morphologique du Stomocordés. Dans: Grassé P.-P. Traité de Zoologie, t. XI, pp. 367—489, 511—517. Dechaseaux C. 1953. Généralités sur les Stomocordés: Dans: Piveteau J. Traité de Paléontologie. Paris, t. III, pp. 261, 962. Delage et Herouard E. 1898. Les Procordés. Traité de Zoologie concrète, t. VIII, Paris.

Fedotov D. 1924. Zur Morphologie des axialen Organkomplexes der Echinodermen. Ztschr. Wiss. Zool., Bd. 123, SS. 209—304.

Haller B. 1904. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Jena, SS. 1—914. Harmer S. F. 1905. The Pterobranchia of the Siboga-Expedition. Hilly J. H. et Termier G. 1953. Sur l'existence des Pterobranches buissonnants dans le Burdigalien de la Kabylie de Collo (Algérie, departement de Constantina). C. R. Soc. Géol. France, № 5—6, pp. 78—80. Horst C. J. van der, 1939. Pterobranchia. In: Bronn H. G. Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. IV, Abt. 4, Buch 2, T. 2, SS. 534—589.

Kovalevsky A. 1867. Anatomie des *Balanoglossus* Delle Chiaje. Mém. Acad. I. Sci. St.-Pétersb., sér. VII, t. 10, № 3, pp. 1—18. Kozlowski R. 1949a. Les graptolithes et quelques nouveaux groupes d'animaux du tremadoc de la Pologne. Palaeontologia Polonica, t. III, pp. 1—235.— 1949b. Découverte du pterobranche *Rhabdopleura* á l'état fossile dans le Cretacé supérieur en Pologne. Compt. Rend. Acad. Sci. France, t. 228, pp. 1505—1507 — 1956. Sur *Rhabdopleura* du Danien de Pologne. Acta Palaeontologiça Polonica, vol. I, № 1, pp. 1—21.— 1961. Découverte d'un Rhabdopleuridé (Pterobranchia) ordovicien. Acta Palaeontologica Polonica, vol. VI, № 1, pp. 3—16.

Mortelmans G. 1955. Découverte d'un ptérobranche, *Rhabdopleura delmeri* nov. sp., dans le viséen terminal du sondage de Turnhaut. Mém. Mus. Roy. Hist. nat. Belgique, pp. 52—66.

Sato T. 1936. Vorläufige Mitteilung über *Atubaria heterolopha* gen. n. sp. n., eines in freiem Zustande aufgefundenen Pterobranchier aus dem Stillen Ozean. Zool. Anzeig., Bd. 115. Schepotieff A. 1905. Über Organisation und Knospung von *Rhabdopleura*. Zool. Anzeig., Bd. 28, № 24—25, SS. 795—806.— 1906—1908. Die Pterobrancher. Zool. Jahrb., Apat. Ontog. (2), Bd. 23—24, SS. 193—238.— 1909. Die Pterobranchier des Indischen Ozeans. Zool. Jahrb. System. u. s. w., (I), Bd. 28, SS. 429—448.

Thomas H. D. and Davis A. G. 1949. The Pterobranch *Rhabdopleura* in the English Focene. Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geology, vol. I, № 1, pp. 1—19.

ПОДТИП GRAPTOLITHINA. ГРАПТОЛИТЫ

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Граптолиты известны со времен М. Бромеля (Bromell, 1727) и К. Линнея (Linnaeus, 1735, 1768). Они стали изучаться систематически с 30-х годов прошлого столетия.

В 1842 г. Э. И. Эйхвальд описал *Gorgonia flabelliformis*, которая после установления Д. Холлом (Hall, 1851) рода *Dictyonema* получила широкую известность как *Dictyonema flabelliforme* (Eichwald).

В 1850 г. в Праге была издана работа И. Барранда (Barrande) «Граптолиты Чехии», в которой помещены первые обстоятельные данные о морфологии граптолитов, условиях их захоронения и стратиграфическом распространении. Изучение граптолитов Чехии было продолжено Э. Зюссом (Suess, 1851), И. Яном (Jahn, 1892), Ф. Почта (Počta, 1894) и Я. Пернером (Perner, 1894—1899). С 1930 г. различные по направленности исследования граптолитов были предприняты Б. Боучеком и А. Пржибылом (Bouček, Přibyl). Ими внесено много нового в систематику граптолитов, описаны новые виды и роды, установлены детали стратиграфии ордовика Чехии и дополнено зональное расчленение силура Баррандиена, осуществленное в свое время Я. Пернером и О. Кодымом (Perner a Kodym, 1919). В этой работе приняли также участие

Ф. Прантл (Prantl, 1949, 1959, 1953), Л. Марек (Marek, 1951, 1955) и К. Горный (Horný, 1954—1956).

Т. Чьерульф (Kjerulf, 1865) и В. Брёггер (Brögger, 1882) детально изучили формы, относящиеся к группе *Dictyonema flabelliforme* и характеризующие стратиграфически различные горизонты диктионемовых сланцев тремадока Норвегии. С 1933 г. публикуются статьи Л. Штёрмера (Störmer), который в 1940 г. наиболее детально расчленил толщу диктионемовых сланцев. В 1937 г. была издана большая монография А. Монсен (Monsen), посвященная граптолитам нижних дидимограптовых слоев Норвегии. В 1953 г. Н. Спьельнес (Spjeldnaes) описал граптолитов из слоев, соответствующих верхней части нижнего ордовика. В 1954 г. О. Бульмэн (Bulman) опубликовал новые материалы по граптолитам диктионемовых сланцев из окрестностей Осло.

Успешные исследования по морфологии и детализации стратиграфического распространения граптолитов были выполнены в Швеции. Из ранних работ особенно ценными являются труды С. Тёрнквиста (Törnquist, 1865—1913), Г. Линнарссона (Linnarsson, 1871—1881), С. Тульберга (Tullberg, 1880—1883), И. Моберга (Moberg, 1892—1910) и Г. Гольма (Holm, 1890—1895). Г. Гольм после К. Гюмбеля (Gümbel, 1878) удачно использовал способ растворения содержащих граптолиты карбонатных пород кислотами и мацерации их остатков по методу Шульце. Пользуясь такой методикой, К. Виман (Wiman, 1893—1901) открыл явление триадного почкования у дендроидей и пришел к выводу, что граптолиты должны рассматриваться как самостоятельный тип животных. В 1931 г. в Швеции О. Бульмэном опубликованы описания ордовикских граптолитов Ю. Америки, а в 1932—1936 гг. его морфологические описания, сделанные по материалам изучения коллекции граптолитов, отпрепарированных Г. Гольмом. Другие монографические описания граптолитов ордовика и силура Швеции принадлежат Г. Экстрёму (Ekström, 1937), Б. Верну, П. Торслунду, Г. Хеннингсмёну (Waern, Thorslund, Henningsmoen, 1948) и А. Страхану (Strachan, 1959). В 1960 г. В. Яануссон (Jaanusson) описал некоторых ордовикских граптолитов Швеции и Эстонии.

Исследования гренландских граптолитов в Дании проводились А. Хаддингом (Hadding, 1915), Т. Педерсеном (Pedersen, 1922), К. Тейхертом (Teichert, 1937), а борнгольмских граптолитов — Д. Лаурсеном (Laursen, 1940). В 1950 г. опубликована статья Б. Болина (Bohlin), в которой граптолиты были отнесены к «специализированным кишечнополостным».

Среди трудов, опубликованных в Германии, необходимо отметить работы Р. Рихтера (Richter, 1851—1875), Г. Гейница (Geinitz, 1862—1890), К. Гюмбеля (Gümbel, 1878), Ф. Квенштедта (Quenstedt, 1879—1881), О. Иекеля (Jaekel, 1889), Г. Гюриха (Gürich, 1892, 1896, 1908, 1928) и Ч. Лапворта (Lapworth, 1897). На основании своих исследований (1873, 1879—1880) Лапворт привел соображения об условиях существования граптолитов в кембро-силурийских морских бассейнах. Принимая во внимание способность граптолитов прикрепляться к морским водорослям, Лапворт предположил, что в палеозое могла существовать обстановка, сходная с условиями современного Саргассового моря. В то же время вышла в свет работа Ф. Фреха (Frech, 1897), в которой дано разделение граптолоидей на два отряда — Axonolipa и Axonophora — и выделено 5 семейств. В 1901—1914 гг. были опубликованы работы Р. Эйзеля (Eisel) и в 1915—1926 гг. Э. Манка (Manck). Ими было установлено по граптолитам 13 биостратиграфических зон в силуре Германии. С 1910 г. до настоящего времени издаются работы Р. Хундта (Hundt), в которых, помимо известных форм, приводятся описания изученных автором новых родов и видов граптолитов из силура Германии. Необходимо отметить статьи Г. Скупина (Skupin, 1921) и Г. Фребольда (Frebold, 1928), в которых приведены факты, свидетельствующие об отложении осадков с граптолитами на малых глубинах. В 1926 г. П. Крафт (Kraft) описал стадии роста рабдосом диплограптов и монограптов и развитие начальной ячейки колонии — сикулы. В 1935—1951 гг. А. Эйзенак (Eisenack) опубликовал несколько работ, в которых описал стадии развития сетчатых рабдосом ретиолитов. С 1924 г. и доныне успешно работает А. Мюнх (Münch), который в 1952 г. издал определитель граптолитов силура Германии и Чехословакии и в соавторстве с Б. Боучеком опубликовал монографию, посвященную ретиолитам венлока и лудлова. С 1955 г изучением граптолитов Германии занимается Г. Егер (Jaeger). В 1959 г. была издана его монография, в которой описаны граптолиты позднейшего силура Тюрингии.

Особо следует отметить статью русского зоолога А. А. Щепотьева (Schepotieff), опубликованную в 1905 г. в Германии. В этой статье автор приходит к заключению, что птеробранхии должны иметь филогенетические связи с граптолитами. Эта идея долгое время

не получала признания и оставалась забытой.

В 1938 г. в Польше была издана статья Р. Козловского (Kozlowski), который установил новые отряды граптолитов: Tuboidea, Camaroidea и Stolonoidea. Он определил граптолитов как представителей самостоятельного класса, принадлежащего вместе с птеробранхиями к типу гемихордовых, указывая на то, что такую идею выдвинул А. А. Щепотьев. В 1949 г. Р. Козловский опубликовал монографическое описание новых представителей дендроидей и представителей установленных им в 1938 г. новых отрядов. С 1949 по 1956 г. опубликованы его статьи об изучении ископаемых остатков птеробранхий и граптолитов. В 1953 г. появляются статьи ученика Р. Козловского — А. Урбанека (Urbanek) по морфологии и систематике монограптид. В связи с изучением стратиграфии силура Польши граптолитами занимаются Г. Томчик (Tomczyk, 1956) и Л. Теллер (Teller, 1960).

Австрийские палеонтологи Э. Хаберфельнер (Haberfelner), Ф. Герич (Heritsch), И. Пельцман (Peltzmann) и Г. Флюгель (Flügel) в течение 1929—1955 гг. издали ряд статей о силурийских граптолитах Восточных Альп.

В 1929—1934 гг. Э. Хаберфельнер и Е. Бончев опубликовали статьи о граптолитах ордовика и силура Болгарии. В 1955 г. А. Пржибыл и Х. Спасов издали библиографический указатель граптолитов силура Болгарии, а в 1958 г. монографическое описание граптолитов опубликовано Х. Спасовым.

В Италии известны работы Г. Менеджини (Meneghini, 1857) и М. Гортани (Gortani, 1920—1926, 1951), в которых описаны граптолиты Сардинии и Карнийских Альп.

Во Франции изданы работы Ш. Барруа (Barrois, 1881—1893); в них освещается распространение граптолитов ордовика и силура в Лангедоке, Пиренеях, Арденнах, Нормандии и Бретани. В статьях Л. Жантиля и Ж. Фламана (Gentil et Flamand, 1905) приводятся данные о распространении граптолитов в Марокканском Атласе и Центральной Сахаре. Ж. Ватерло (Waterlot, 1945), Ж. и А. Термье (Termier, 1948—1950) издали описание граптолитов ордовика и силура С. Африки.

В Бельгии в 1941 г. Ж. Убагс (Ubaghs) опубликовал монографию о дендроидеях раннего карбона, а в 1950 и 1954 гг. были изданы статьи Ф. Жёкана (Geukens) о *Dictyonema flabelliforme* из тремадокских отложений массива Ставело.

Особенно много работ по граптолитам было опубликовано в Англии. Из них следует отметить труды Р. Гаркнесса (Harkness, 1851, 1855) и Д. Сэлтера (Salter, 1851—1873). В работах Ф. Маккоя (McCoy, 1854—1878), У. Каррузерса (Carruthers, 1858—1868) и Р. Этериджа (Etheridge, 1874) даны описания граптолитов Австралии и сравнение их с формами, описанными в Англии и С. Америке. В 1872 г. Д. Оллмэн (Allman) указал на сходство граптолитов и рабдоплевр, однако он отнес граптолитов к гидроидам. Г. Никольсон (Nicholson, 1866—1895), Д. Гопкинсон (Hopkinson, 1869—1882) и Ч. Лапворт (Lapworth, 1871—1900) описали большое количество новых родов и видов. На основании этих форм и ранее известных Ч. Лапворту удалось выделить 20 биостратиграфических зон по граптолитам в ордовике и силуре Англии. Д. Марр (Marr, 1905) на основе изучения граптолитов выделил в ордовике ярус ашгилл и пришел к выводам, что осадки с граптолитами отлагались в обстановке, сходной с современными условиями зоны сероводородного заражения Черного моря. В течение 1901—1918 гг. выходила «Монография британских граптолитов» Г. Еллис и Е. Вуд (Elles and Wood) под редакцией Ч. Лапворта. В этой работе были заложены основы классификации граптолоидей, описаны все известные в Англии их виды и роды и пересмотрена зональная стратиграфическая шкала Лапворта, которая была дополнена 16 новыми зонами. Таким образом, в ордовике и силуре Англии было установлено 36 биостратиграфических зон по граптолитам. Этот труд является самым крупным вкладом в изучение граптолитов. С 1925 г. публикует материалы своих исследований О. Бульмэн (Bulman). Им изданы «Монография британских дендроидных граптолитов» (1927—1928), «Указатель генотипов граптолитов» (1929) и справочник по граптолитам (1938). В 1955 г. этот справочник, несколько дополненный и исправленный, был опубликован в США. Из работ других английских авторов следует отметить статьи Ч. Стаблфилда (Stublefield, 1929), Д. Кокса (Cox, 1933, 1934), Д. Ирпа (Earp, 1944), М. Уокер (Walker, 1953), Копа (Cope, 1954), Р. Торстейнссона (Thorsteinsson, 1955) и А. Страхана (Strachan, 1959, 1960) о стратиграфическом значении, структуре и развитии рабдосом граптолитов.

Результаты изучения граптолитов кембрия, ордовика и силура Австралии были опубликованы также и в австралийских изданиях Т. Холлом (Hall, 1891—1895), Ф. Чепмэном, Е. Скитсом и Д. Томасом (Chapman, Skeats, Thomas, 1917, 1919, 1936), У. Гаррисом и Р. Киблом (Harris and Keble, 1916—1941),

У. Бенсоном, Д. Томасом, Г. Нэйлором, Д. Макферсоном и К. Шерард (Benson, Thomas, Naylor, McFerson, Sherrard, 1936—1953). Изучение граптолитов Австралии показало, что как по морфологии, так и стратиграфическому распространению они существенно не отличаются от европейских, азиатских и американских граптолитов.

Основоположником изучения граптолитов Северной Америки был Д. Холл (Hall), опубликовавший в 1843 г. первые сведения об их находках в этой части света. В 1865 г. была издана его большая работа, в которой дается описание граптолитов Канады. С 1895 г. издавались работы Р. Рюдеманна (Ruedemann). В 1904 и 1908 гг. он опубликовал два тома описаний граптолитов США. С 1916 по 1937 г. вышли в свет его другие работы, а в 1947 г. была опубликована сводка по граптолитам Северной Америки. Е. Ульрихом и Р. Рюдеманном (Ulrich and Ruedemann, 1931) была выдвинута идея, что граптолиты не являются «гомогенным классом», но включают значительное число искусственно объединенных типов. У некоторых граптолитов Рюдеманн видел органы, якобы напоминающие овицеллы мшанок,но, по мнению обоих авторов, граптолиты были более примитивны, чем мшанки. В своей последней сводной работе Р. Рюдеманн относит граптолитов к кишечнополостным. С 1934 по 1955 г. издавались статьи Ч. Деккера (Dekker), описавшего ряд позднекембрийских, ордовикских и девонских граптолитов. В статье, изданной в 1955 г., этот автор высказался против отнесения граптолитов к типу гемихордовых. В 1954—1955 гг. вышли из печати две прекрасно выполненные работы Г. Б. Уиттингтона (Wittington), в которых даны описания новых родов ордовикских сетчатых граптолитов. В 1960 г. В. Берри (Berry) опубликовал большую монографию по граптолитам Западного Техаса.

Граптолиты широко распространены в ордовике и силуре Китая. В результате их изучения и сопоставления с граптолитами Европы, Америки и Австралии А. Грабау (Grabau, 1929) опубликовал статью о происхождении, распространении и состоянии сохранности граптолитов. Первые монографические описания граптолитов ордовика и силура Китая опубликовал Сун Юнь-чжу (Sun, 1931, 1933, 1935, 1941); Х. Чан (Chang, 1938) опубликовал статью об образе жизни некоторых граптов; Сюй Цзе (Hsü, 1934) издал монографию о граптолитах ордовика и силура долины р. Янцзы; Ч. Ин (Yin, 1937) предложил новую систематику семейства Monograptidae. Сюй Цзе и Му (1948) описали дендроидей. С 1945 г. и до настоящего времени изучением граптолитов Китая занимается Му Энь-чжи (Mu), опубликовавший ряд работ по морфологии, систематике и стратиграфическому значению граптолитов. В 1959 г. вышла из печати новая работа Сюй Цзе о граптолитах нижнего ордовика Цайдама.

Помимо первых описаний Э. И. Эйхвальда (1840—1861), указаний Р. Мурчисона (Murchison, 1845, 1849) и замечаний Ф. Б. Шмидта (1858, 1882), работы по граптолитам, найденным в пределах нашей страны, опубликованы только после Великой Октябрьской социалистической революции.

В 1924 г. А. С. Моисеев опубликовал названия 5 определенных им видов граптолитов, впервые обнаруженных в Восточной Фергане. Е. Ф. Левина (1928) описала 16 видов силурийских граптолитов Туркестанского хребта. А. Эпик (Öpik, 1927—1930) изучил новые формы, найденные в горизонте кукрусе ордовика Эстонии.

В результате регионального геологического картирования стали накапливаться крупные коллекции граптолитов, собранных в различных областях Советского Союза. Это дало возможность Б. Н. Аверьянову начать их систематическое изучение и в течение 1929—1934 гг. опубликовать 8 работ, в которых наряду с описанием форм, характеризующих ордовикские и силурийские отложения Средней Азии, Алтая, Южного Урала, Новой Земли, низовьев Енисея и бассейна р. Колымы, были сделаны первые стратиграфические выводы и сопоставления.

Л. С. Либрович (1930, 1933) опубликовал статьи о граптолитовой фации Южного Урала, а Н. Н. Яковлев (1933) описал интересную форму из силура Казахстана, названную им *Planctograptus,* для которой все еще не установлено определенное место в системе.

М. Э. Янишевский (1935) изучил 39 видов граптолитов из силурийских отложений Новой Земли, дал их описание и отметил большое сходство с английскими формами. Л. И. Константинова (1935, 1941) опубликовала работы о граптолитовых сланцах Южного Урала (в этих работах приведены списки определенных ею граптолитов). В 1941 г. В. Н. Преображенская опубликовала статью о лудловских моноптидах из сланцев Средней Азии. Б. Б. Чернышев (1941) дал монографическое описание 20 видов граптолитов силура Югорского полуострова и указал их стратиграфическое распространение. При этом им было установлено 8 новых видов, характерных для силура Арктики.

В 1940, 1947—1949 гг. были изданы статьи В. Н. Павлинова, изучавшего начальные стадии развития колоний граптолитов и описавшего первые их находки в ордовике Казахстана. Он также высказал соображения относительно приуроченности граптолитовых фаций к мелководным, прибрежным частям морских бассейнов. В 1957 г. в Китае была опубликована его статья об изучении граптолитов в СССР.

С 1947 г. публикуются работы А. М. Обута. Им описаны новые детали строения граптолитов и сделаны выводы об их систематическом положении, филогении и географических условиях обитания. В 1949 г. Обутом опубликован «Полевой атлас руководящих граптолитов силура Киргизской ССР», а в 1953 г. издано описание дендроидей северо-запада Русской платформы. В 1957 г. им предложена новая классификация граптолитов, в соответствии с которой дан указатель родов, типов родов и их стратиграфического распространения в различных частях земного шара и на территории СССР. В 1958, 1959 и 1960 гг. опубликованы работы о граптолитах ордовика и силура и о зональном расчленении ордовика и силура в СССР по граптолитам. В соавторстве с Ю. В. Рыцк (1958) А. М. Обутом опубликованы монографии о дендроидеях ордовика и силура Эстонии и с Р. Ф. Соболевской (1962) — монография о граптолитах раннего ордовика на Таймыре. В 1954 и 1956 гг. вышли из печати работы Б. М. Келлера, в которых были описаны граптолиты и дано зональное расчленение, соответствующее установленному этим исследователем типовому разрезу ордовикских отложений Казахстана. В то же время О. Б. Бондаренко и Б. М. Келлер описали новые находки некоторых граптолитов Южного Урала. Н. И. Леоненок изучила коллекцию граптолитов из Мугоджарских гор и в 1956 г. опубликовала материалы по стратиграфии силурийских отложений Кос-Истекского района. Граптолиты ордовика и силура Средней Азии изучаются О. Н. Халецкой. В 1953 г. была издана ее статья о находках ордовикских граптолитов. В 1954 г. ею написана большая работа о граптолитах силура Нурата. В 1958 г., на основании многолетнего изучения граптолитов, О. Н. Халецкая опубликовала схему стратиграфии силурийских отложений Средней Азии.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И МОРФОЛОГИЯ

Граптолиты — вымершие колониальные морские организмы. Остатки колоний граптолитов — рабдосомы — состоят из хитиноподобного вещества (Kraft, 1926) серацина, представляющего азотно-углеродистое соединение (Твенхофел, 1936). Рабдосомы граптолитов имеют вид ветвей, образованных сообщающимися друг с другом ячейками — теками, в которых помещались отдельные зооиды.

Среди граптолитов существовали бентонные формы, колонии которых могли прикрепляться к морскому дну (рис. 9). Другие формы были планктонными: их колонии имели плавательный пузырь — пневматофор (см. табл. II, фиг. 2; рис. 10 и 11), двуслойное центральное тело — поплавок (см. табл. I; рис. 12) или вместилища в сетчатом скелете (см. табл. VII, фиг. 20; табл. VIII, фиг. 1—4; рис. 13), заполненные газом, вероятно азотом, выделявшимся зооидами. С помощью этих приспособлений планктонные формы граптолитов находились в воде во взвешенном состоянии и течениями переносились по морям из одного бассейна в другой. Кроме того, существовали эпипланктонные формы, колонии которых прикреплялись к плавучим водорослям, к пленкам микроскопических водорослей или к некоторым формам планктонных граптолитов (рис. 14—17).

Пневматофор колоний планктонных граптолитов возник в результате развития и роста эмбрионального пневматофора (рис. 18). У граптолитов с сетчатым скелетом (рис. 18) эмбриональный пневматофор редуцировался, по-видимому, на начальной стадии роста колонии, а у эпипланктонных граптолитов он редуцировался, вероятно, после того, как личинка, зооид или молодая колония прикреплялись к соответствующему субстрату. И, наконец, у бентонных форм, редуцируясь в эмбриональном состоянии, пневматофор мог давать начало образованию пластины, с помощью которой колония прикреплялась к субстрату.

Граптолиты размножались половым путем, но образование их колоний осуществлялось в результате бесполого размножения — почкованием. Возможно, что определенные индивиды колоний граптолитов вырабатывали яйца и сперматозоиды, причем оплодотворение яиц могло происходить у одних форм внутри материнского организма, а у других — вне его, после того как яйца выбрасывались в водную среду. Из яйца вылуплялась личинка, снабженная маленьким пневматофором, с которым она соединялась посредством нити — немы (рис. 18), и защищенная тончайшим хитинизированным экзоскелетом, образующим

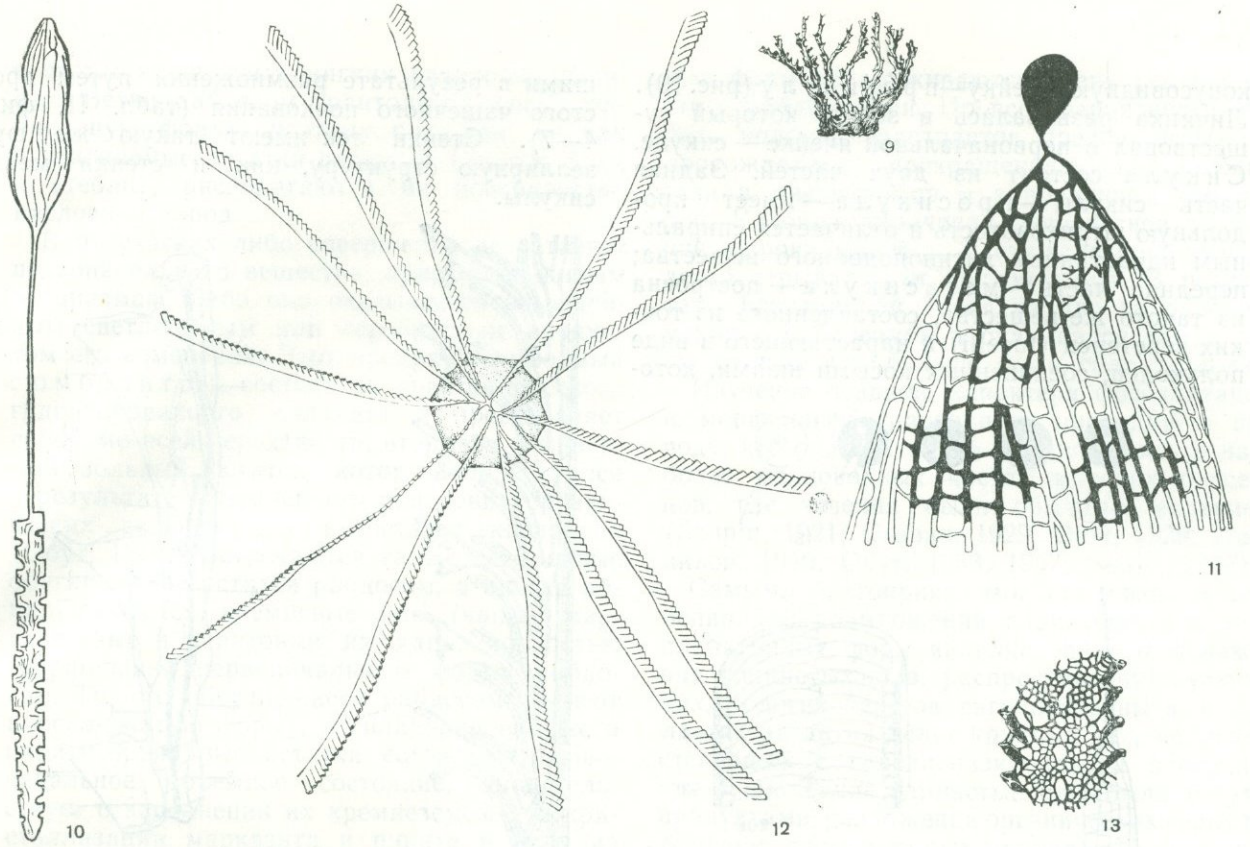


Рис. 9—17. Способы прикрепления и устройство рабдосом граптолитов.

Рис. 9. *Galeograptus wennersteni* Wiman. Граптолит прикреплялся к дну моря, × 5. Н. силур (лландовери) о. Готланда (Wiman, 1900). Рис. 10. *Climacograptus parvus* Hall. Сохранился пневматофор; теки мономорфные, × 2½. Ордовик С. Америки (Ruedemann, 1947). Рис. 11. *Dictyonema uralense* Obut с пневматофором, × 3. Н. ордовик (в. тремадок) Актюбинской области (реконструкция А. М. Обута и С. А. Лопатиной). Рис. 12. *Loganograptus kjerulfi* Herrmann. Имеется центральное тело (поплавок); теки мономорфные. Н. ордовик Казахстана (Обут, 1956). Рис. 13. *Stomatograptus grandis* (Suess). Сетчатый скелет с остатками газовых вместилищ; теки мономорфные (Holm, 1890).

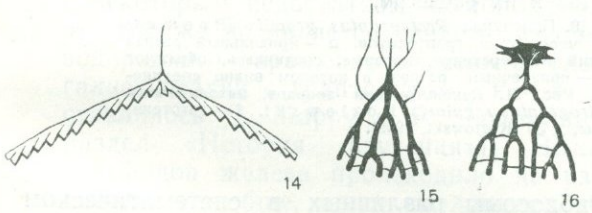
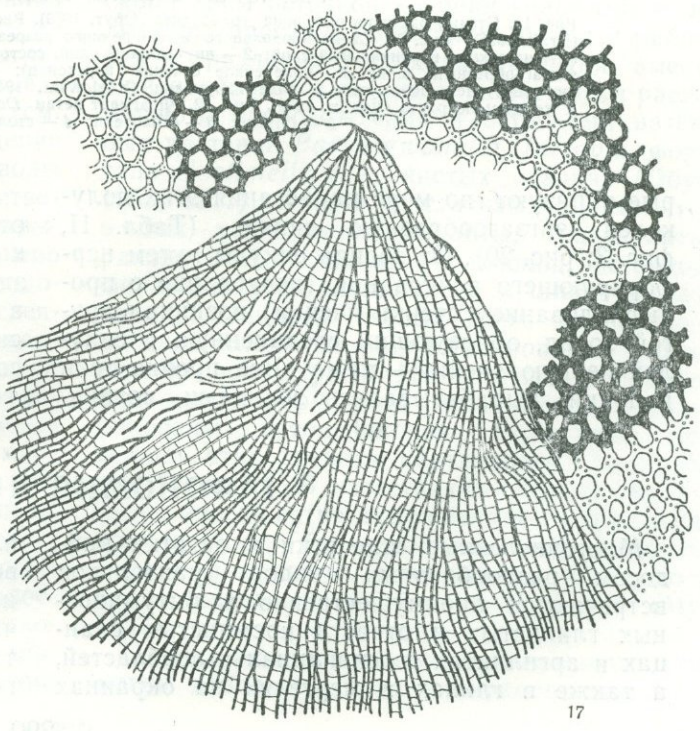
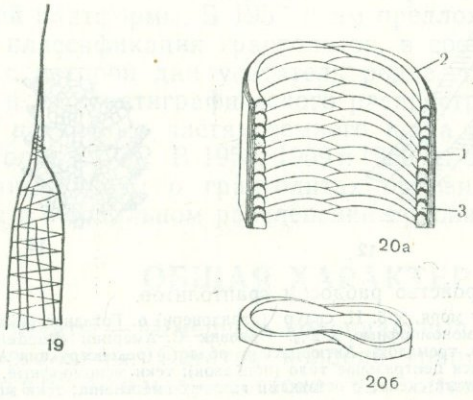
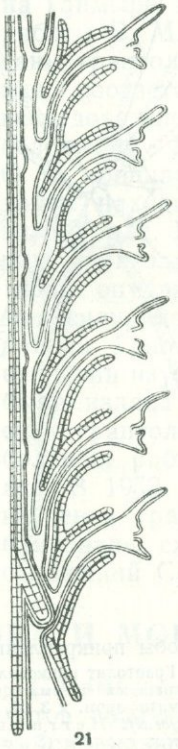


Рис. 14. *Didymograptus klotschichini* Obut. На вершине рабдосомы нить (нема) начальной ячейки — сикулы; теки мономорфные, × 5. Н. ордовик Ю. Урала (Обут,1961). Рис. 15. *Dictyonema* sp. с ризоидами, служившими для прикрепления к планктону (Bulman, 1938). Рис. 16. *Dictyonema cavernosum* Wiman, прикреплявшаяся к планктону хитиновой тканью (Bulman, 1938). Рис. 17. *Polygonograptus sokolovi* (Obut) — планктонная форма, плававшая благодаря наличию пузырьков газа, находившихся в сетеподобной рабдосоме, и *Dictyonema coalitum* Obut — эпипланктонная форма, прикрепленная посредством немы. В. ордовик Эстонии (Обут, 1953).



конусовидную ячейку—п р о с и к у л у (рис. 19). Личинка развивалась в зооид, который существовал в первоначальной ячейке — сикуле. С и к у л а состоит из двух частей. Задняя часть сикулы — п р о с и к у л а — имеет продольную штриховатость и отличается спиральным нарастанием хитиноподобного вещества; передняя часть — м е т а с и к у л а — построена из такого же вещества, составленного из тонких веретенец (fuselli) и нарастающего в виде полуколец, соединенных косыми швами, которые образуют, по мере нарастания этих полуколец, зигзагообразную линию. (Табл. II, фиг. 3; рис. 20). От зооида сикулы путем перфорирующего почкования (почкование с продырявливанием стенки ячейки) возникал другой зооид, образующий соединенную с сикулой первую ячейку — т е к у. Все прочие теки колонии вырабатывались зооидами, возникшими в результате размножения путем простого чашечного почкования (табл. II, фиг. 4—7). Стенки тек имеют такую же фузеллярную структуру, как и стенки метасикулы.





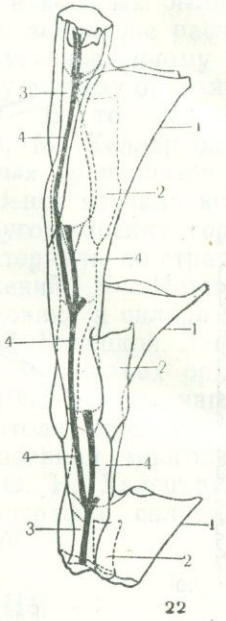


Рис. 18—22. Развитие граптолитов и их рабдосом.

Рис. 18. Стадии развития эмбриона граптолита (Обут, 1953). Рис. 19. Просикула *Rectograptus gracilis* (R o e m e r) (Kraft, 1926). Рис. 20. Схема продольного и поперечного разрезов через теки граптолитов. *а* — продольный разрез (*1* — наружный кортикальный слой; *2* — внутренний слой, состоящий из веретенец, которые, соединяясь, образуют зигзагообразный шов; *3* — поперечное сечение веретенец); *б* — поперечный разрез, в котором видно соединение веретенец, изогнутых в виде полуколец (Kozlowski, 1949). Рис. 21. Реконструкция зооидов, находившихся в теках монограпта (Bohlin, 1950). Рис. 22. Фрагмент ветви *Dendrograptus regularis* K o z l o w s k i. *1* — автотеки; *2* — битеки; *3* — столотеки; *4* — столоны, × 30 (Kozlowski, 1949).

Рабдосомы различных в систематическом отношении граптолитов состоят из однородных (мономорфных) или различно специализированных (диморфных и триморфных) тек, в которых находились зооиды, возможно женские и мужские, и почкующиеся индивиды; им соответствовали а в т о т е к и, б и т е к и и с т о л о т е к и (рис. 21, 22 и 36).

ТАФОНОМИЯ И ЭКОЛОГИЯ

Многочисленные отпечатки и остатки рабдосом разнообразных видов граптолитов встречаются преимущественно в битуминозных глинистых и отчасти кремнистых сланцах и аргиллитах геосинклинальных областей, а также в глинах и мергелях на окраинах платформ; в алевролитах и известняках они встречаются значительно реже. В геосинклинальных областях их особенно много в плитчатых черных глинистых сланцах и аргиллитах, поддающихся характерному отбеливанию под действием грунтовых вод и инсоляции, и

в светло-коричневых мягких глинистых сланцах. Ветви рабдосом граптолитов имеют удлиненную форму, поэтому они, так же как и ископаемые остатки растений (листья, вайи и стебли), располагаются на поверхностях наслоения пород.

В отпечатках либо совершенно не остается первоначального вещества, присущего живым организмам, либо оно оказывается замещенным светло-серым или серебристым продуктом его изменения. Этот продукт, называемый г ю м б е л и т о м, состоит из кристаллического гидратированного силиката и представляет собой, по всей вероятности, вторично измененный зольный остаток, который образовался в результате замедленного окисления органических веществ при недостатке кислорода (Обут, 1949). Встречаются также сдавленные обуглившиеся остатки рабдосом, а иногда обнаруживаются кремневые или (чаще) марказитовые и пиритовые их ядра, полностью сохранившие первоначальную форму рабдосом. То, что обуглившиеся рабдосомы имеют плоско-сжатую форму, а силицизированные и пиритизированные остатки сохраняют первоначальное объемное состояние, свидетельствует о заполнении их кремнеземом и о кристаллизации марказита и пирита в одну из начальных стадий диагенетического изменения осадка. Нахождение в нем большого количества гелефицированных битумов, коллоидов кремнезема и сернистого железа служит доказательством его формирования в среде с некоторым недостатком кислорода. Однако это все же не является свидетельством сероводородного заражения бассейнов, где отлагались осадки с граптолитами, как это представлялось Д. Марру и Р. Рюдеманну (см. раздел «История изучения»). Выпадение сульфидов железа происходило не из воды бассейна вообще, а из коллоидных растворов, которые находились в осадке, покрывавшем дно этого бассейна, причем оно могло миновать фазу образования сероводорода. Дело в том, что в результате жизнедеятельности микроорганизмов возникали коллоиды — золи и высаживались гели — аморфные сульфиды железа, которые затем, при затвердевании, переходили в более устойчивые в природных условиях кристаллические марказит и пирит (Обут, 1949, 1953). Кроме того, длинные ветви рабдосом граптолитов, лежащие почти параллельно на поверхностях напластования (см. табл. II, фиг. 8), свидетельствуют о движении воды на дне водоемов и, значит, о наличии аэрации. Существованием течений объясняется и то, что плавательные пузыри — пневматофоры — планктонных форм обнаруживаются очень редко вместе с рабдосомами. По всей вероятности, гибель колонии граптолитов прежде всего сопровождалась прекращением поступления газа в пневматофор и заполнением его водой. Колония, утрачивая равновесное состояние, опрокидывалась, и отяжелевший пузырь легко отрывался от тонкой немы. В результате флотации он падал на дно не одновременно с рабдосомой и оказывался тем дальше от нее, чем больше была сила течения.

Изучение осадков, характера фоссилизации и морфологии граптолитов приводит к выводу, что они обитали и размножались в наиболее мелководных частях морских бассейнов, где течения были обычным явлением (Scupin, 1921; Grabau, 1929; Öpik, 1929; Павлинов, 1949; Обут, 1953, 1957; Smith, 1957).

Самыми благоприятными для жизни и особенно для размножения планктонных и эпипланктонных форм являлись ареалы отложения глинистых илов, распространенных у плоских, пологих берегов лагунной зоны и в областях развития дельт крупных рек, медленно стекавших с пенепленизированной поверхности суши. Такие глинистые илы были богаты продуктами разложения органических веществ, бóльшая часть которых принадлежала, по-видимому, растительному и животному микропланктону. Планктон или детрит, образовавшийся вследствие отмирания микропланктона, очевидно, и служил пищей для граптолитов. Сказанное подтверждается массовым скоплением остатков колоний граптолитов, их личинок, просикул, метасикул, сикул и рабдосом в различных стадиях развития вместе с разнообразным детритом животного и растительного происхождения и остатками наземных растений *Barrangwanatia, Jarravia*, форм типа *Hostimella* в глинистых осадках (Обут, 1953, 1957). Вместе с остатками граптолитов в них встречаются хиолиты, тентакулиты, раковины беззамковых брахиопод, остракод, филлопод, остатки панцирей и шипов филлокарид, панцирей слепых форм трилобитов-илоедов, следы ползания гастропод и жизнедеятельности червей. Из остатков свободноплавающих форм часто встречаются мелкие раковины ортоцераконов. Возможно, что молодь этих древних наутилоидей питалась граптолитами. В известняках остатки граптолитов иногда встречаются вместе с кораллами, конуляриями, брахиоподами, тентакулитами, морскими лилиями, трилобитами и другими представителями карбонатных фаций (Му, 1957).

Планктонные и эпипланктонные граптолиты могли довольно быстро перемещаться мор-

скими течениями на значительные расстояния. Примером могут служить остатки колоний многих видов, характерные для очень узких стратиграфических горизонтов в Европе, Азии, Северной Африке, Северной и Южной Америке, Австралии и Новой Зеландии.

Наблюдаемая в граптолитовых сланцах микрослоистость является, по мнению В. П. Батурина (1939), указанием на периодичность обогащения осадка органическим веществом, т. е. на смену сезонов. Явление сезонности в захоронении самих граптолитов выражается в том, что присутствие и отсутствие остатков колоний одних и тех же форм в тончайших микрослоях осадка также периодически повторяется, несмотря на то, что морские течения были, если не постоянным, то продолжительно действующим геологическим фактором. Такое явление могло происходить только при постоянных ветрах типа современных муссонов. В сезон, когда ветры дули с моря на материк, граптолиты приносились со стороны открытого моря к берегам, в лагуны и эпиконтинентальные области, и, наоборот, в сезон, когда ветры дули с материка, граптолиты относились в глубь бассейнов, попадали в соответствующие течения и таким способом перемещались в иные, иногда очень удаленные участки морей. Во время таких миграций из одного бассейна в другой граптолиты могли находиться над разными глубинами. Но в это время их колонии, распределенные на большом пространстве открытого моря, не могли образовать заметных скоплений при захоронении. Вероятно также, что их легкие, тонкие рабдосомы могли подвергнуться механическому разрушению прежде, чем они достигали дна на больших глубинах, если они существовали в то время (Обут, 1953, 1957). Во всяком случае, следует еще иметь в виду и предположение, что палеозойские моря могли не отличаться такой дифференциацией глубин, какая наблюдается в современных морях в результате альпийских дизъюнктивных дислокаций (Рухин, 1959).

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ

До недавнего времени господствовало мнение, что граптолиты являются представителями гидроидных кишечнополостных. Эта точка зрения основывалась на внешнем сходстве остатков колоний граптолитов с колониями кишечнополостных. Мысль о сходстве граптолитов с «полипами», высказанную вперные Нильссоном (1830—1835) (см. раздел «История изучения»), поддержали Бек (1839), Портлок (1843), Барранд (1850) и Холл (1865). В 1872 г. Оллмэн указал на сходство в строении рабдосом граптолитов и колониальных построек рабдоплевр, однако он рассматривал граптолитов как подотряд гидроидов. Эту идею продолжали развивать Г. Никольсон (1872) и Ч. Лапворт и Д. Гопкинсон (1873, 1875). Она окончательно утвердилась после того, как Р. Рюдеманн опубликовал в 1895 г. работу о развитии и способе роста диплограптов, в которой были приведены описания и изображения их колоний (синрабдосом), имевших плавательные пузыри и якобы присоединенные к ним «гонофоры».

В 1905 г. зоолог А. А. Щепотьев, сравнивая строение рабдосом граптолитов и ценоциев рабдоплевр и цефалодисков, пришел к заключению, что граптолиты имели близкие родственные связи с крыложаберными и, таким образом, должны относиться к гемихордовым. Однако Щепотьев сравнивал виргулу граптов со столонами крыложаберных, а сикулу, являвшуюся первоначальной ячейкой граптолитовых колоний, с концевыми зооидами рабдоплевр. Эти неправильные представления, видимо, послужили причиной того, что идея А. А. Щепотьева не получила признания (Bergersen und Broch, 1934) и оказалась почти забытой.

В 1931 г. Е. Ульрих и Р. Рюдеманн пытались доказать родство граптолитов с мшанками. В пользу этой гипотезы приводились доводы о якобы имеющемся сходстве сикулы граптолитов с анцеструлой колоний мшанок, о кажущейся аналогии в способе почкования, о двусторонней симметрии зооидов, о присутствии внутри тек отпечатков мускулов и наличии овицелл. Мускульные отпечатки и овицеллы оказались такими же ошибками наблюдений, как и «гонофоры» в синрабдосомах диплограптид (Kozlowski, 1938, 1949; Обут, 1948, 1953); все же остальные признаки оказываются настолько общими, что могут служить для сравнения граптолитов не только с мшанками, но и с некоторыми другими типами двустороннесимметричных животных. Такие общие признаки являются нередко типичными примерами конвергенции.

В 1938 г. О. Бульмэн, изучивший обширный материал по дендроидеям и граптолоидеям, подтвердил положение Ч. Лапворта и

других исследователей, рассматривавших граптолиты как самостоятельный класс типа Coelenterata. В то же время Р. Козловский изучил хорошо сохранившиеся остатки колоний дендроидей из тремадока Польши и пришел к выводу о существовании родственных связей между граптолитами и крыложаберными. На этом основании он стал рассматривать граптолиты как самостоятельный класс, принадлежащий к типу гемихордовых, отмечая, что в свое время А. А. Щепотьев выдвигал такую гипотезу. В качестве главных аргументов для доказательства этого положения Р. Козловский приводит следующее. Ценоции крыложаберных и рабдосомы граптолитов построены из хитиноподобного вещества, которое имеет характерную, только им свойственную фузеллярную структуру. У дендроидей, так же как и у рабдоплевр, имеются столоны, заключенные в хитиноподобную кутикулу. От этих столонов путем почкования возникают зооиды колоний. Р. Козловский предполагает, что первая ячейка (тека) граптолитовой колонии строилась зооидом, отпочковавшимся от зооида первой ячейки (сикулы) перфорирующим почкованием, характерным для рабдоплевр. Зоолог В. Н. Беклемишев (1951, 1952), считая, что исследования Р. Козловского не оставляют никакого сомнения в чрезвычайной близости граптолитов к крыложаберным и в принадлежности их к типу гемихордовых, полагает, что зооиды граптолитов обладали организацией, гораздо более близкой к организации крыложаберных, чем это принимает Козловский. По мнению Беклемишева, зооиды граптолитов могли покидать теки в такой же мере, как и зооиды рабдоплевр. Остатки граптолитов, по его мнению, являются ценоциями, как у крыложаберных, а не наружным скелетом колонии, как у большинства мшанок, и, тем более, не внутренним скелетом, как у круглоротых мшанок, с которыми их сравнивает Козловский. Беклемишев считает, что такое обстоятельство дает возможность объединить граптолитов и крыложаберных в один класс типа Hemichordata.

Принимая положение о генетической близости граптолитов к современным крыложаберным и, таким образом, считая необходимым относить их к гемихордовым, т. е. поддерживая идею, впервые высказанную А. А. Щепотьевым (1905) и развитую Р. Козловским (1938, 1949), приходится одновременно отметить, что граптолиты имеют очень существенные отличия от крыложаберных. Объединение граптолитов и крыложаберных в один класс (по предложению В. Н. Беклемишева) на самом деле не имеет достаточных оснований.

В настоящее время нет фактов, дающих основание считать, что хитиноподобное вещество, из которого состояли рабдосомы граптолитов, и вещество ценоциев крыложаберных одинаковы по составу. Хитиноподобные образования свойственны представителям самых различных типов животных, будь то кишечнополостные или другие типы, относящиеся к Protostomia и Deuterostomia, как-то: черви, плеченогие, мшанки, моллюски, членистоногие и гемихордовые.

Сооружения типа ценоциев, или домиков, которые являются результатом выделения продуктов деятельности определенных желез, характерны не только для крыложаберных. Они есть у многих насекомых (паутина пауков, пчелиные соты, ячейки ос, коконы гусениц, домики ручейников и т. п.) и известны у седентарных полихет, форонид и погонофор.

В. Н. Беклемишев придает значение тому, что секрет, из которого построены ценоции рабдоплевр, выделялся железами головного щита последних, т. е. что их зооиды и зооиды граптолитов выходили из трубок и строили ценоции с наружной стороны. На самом деле еще А. А. Щепотьев (Schepotieff, 1907) обращал внимание на то, что трубки рабдоплевр могли быть построены из вещества, выделяемого не только железами головного щита, но и железами других сегментов тела. Все это только подтверждает, что ценоции крыложаберных принципиально не отличаются от вышеупомянутых сооружений других организмов, и если рабдосомы граптолитов являлись бы образованиями типа ценоциев, что, однако, еще не вполне доказано, то их сходство с крыложаберными в этом отношении не было бы бóльшим, чем сходство с некоторыми представителями других типов животных.

Теки граптолитов, как показали К. Виман, П. Крафт и Р. Козловский (Wiman, 1895; Kraft, 1926; Kozlowski, 1949), имеют исключительно закономерную фузеллярную структуру, в связи с которой образуется характерный зигзагообразный шов. Подобие такого шва имеется у трубок *Rhabdopleura* и придает им сходство с теками граптолитов. Однако это сходство может оказаться в значительной мере поверхностным. Б. Болин (Bolin, 1950) показал, что зигзагообразным швом отличаются только прикрепленные к субстрату трубки рабдоплевр (см. рис. 6). Их зооиды надстраивали трубки ценоциев снаружи с двух сторон, потому что субстрат, на котором рабдоплевры располагались, служил препятствием для замкнуто-круговых движе-

ний головного щита. Свободные, не прикрепленные к субстрату части трубок лишены фузеллярной структуры и состоят из сплошных, соединенных друг с другом колец. Наоборот, у граптолитов все части тек, и в том числе ни с чем не соприкасающиеся свободные их части, всегда имеют веретенца и образованные ими косые швы, которые по мере прибавления фузеллярных полуколец дают зигзагообразную линию (рис. 20).

Фузеллярный слой рабдосом граптолитов является внутренним слоем; он покрыт пластинчатым кортикальным слоем, в то время как ценоции крыложаберных состоят либо из однородного слоя, либо имеют кортикальный слой совершенно другого происхождения (Kozlowski, 1949).

Развитие колоний граптолитов начинается от своеобразной и характерной ячейки сикулы, состоящей из двух различных в морфологическом отношении элементов — просикулы и метасикулы. Образований, аналогичных сикуле граптолитов, у крыложаберных пока не обнаружено. Это обстоятельство, по всей вероятности, является чрезвычайно важным для систематики.

Крыложаберным свойственно почкование путем перфорации, т. е. продырявливания стенки ценоция. Этот способ связан со свойством выделения железистого продукта, который затем становится твердым, и со способностью вновь растворять его. Поэтому не удивительно, что такой способностью обладают не только крыложаберные, но и форониды. При бесполом размножении (архетомии) *Phoronis ovalis* задняя особь проделывает новое выходное отверстие в домике и надстраивает над ним выводную часть трубки (Беклемишев, 1952). В связи с наличием у сикулы граптолитов по́ры, вокруг которой происходит нарастание стенок первой теки, Р. Козловский предполагает возможность почкования граптолитов путем перфорации. Но зооиды, вырабатывающие теки граптолитов, отличаются обычным апертурным почкованием, и нельзя исключить возможность, что по́ра сикулы закладывается по мере нарастания фузеллярных полуколец последней (Bulman, 1938).

Посредством так называемых черных столонов у *Rhabdopleura* осуществляется моноподиальное почкование. У граптолитов класса Graptoloidea пока не установлено никаких признаков наличия столонов, хотя, конечно, можно допустить, что они были лишены кутикулы, т. е. были мягкими и поэтому не сохранились. Но тогда и это обстоятельство является, безусловно, важным для систематики. Дендроидеи, тубоидеи, камароидеи и столоноидеи имеют твердые столоны, но представители этих отрядов отличаются симподиальным почкованием. Согласно В. Н. Беклемишеву, этот признак не является существенным, потому что он встречается, например, у форм, принадлежащих одному и тому же отряду Hydrozoa. Однако следует иметь в виду, что одни и те же признаки могут иметь различное значение для систематики разных типов животных.

Пользуясь аналогиями, В. Н. Беклемишев (1952) легко приходит к заключению, что рабдосомы граптолитов, подобно ценоциям крыложаберных, являлись результатом «оформления» продукта желез головного диска. При этом зооиды, создававшие такие сооружения, должны были, подобно рабдоплеврам, выходить из своих домиков при помощи мускулистых длинных стебельков и работать снаружи. При таком представлении невозможно понять, как развивались у планктонных форм граптолитов центральные тела — поплавки или плавательные пузыри — пневматофоры, которые увеличивались в размерах соответственно росту рабдосом. Эти своеобразные приспособления отнюдь не являются выдумкой. Их описания, рисунки и фотоизображения широко известны (Ruedemann, 1908; Störmer, 1934, 1935; Monsen, 1937; Bouček, 1957; Обут, 1961, и др.).

Наконец, Pterobranchia — это в высшей степени специализированные бентонные формы, а граптолиты в большинстве своем являются, в свою очередь, в высокой степени специализированными эпипланктонными и планктонными формами.

Безусловное сходство крыложаберных и граптолитов выражается в колониальности и в присутствии твердых столонов у представителей некоторых отрядов Graptolithina. На основании такого сходства и предположительных сходств надо считать, что существует филогенетическая связь между крыложаберными, с одной стороны, и представителями отряда Dendroidea и новых установленных Р. Козловским отрядов Tuboidea, Camaroidea и Stolonoidea — с другой. Однако объединять граптолитов и крыложаберных в один класс все-таки не следует. Приходится принять, что граптолиты являются крупной таксономической единицей — не менее подтипа, принадлежащей типу гемихордовых, среди которых наравне с подтипом Graptolithina имеется другой подтип ныне живущих организмов — Stomochordata, состоящий из двух классов: Enteropneusta и Pterobranchia.

Для подтипа Graptolithina можно предложить следующую классификацию (Обут, 1957):

Подтип Graptolithina Bronn, 1846

Класс I. **Stereostolonata** Obut, 1957 (класс Dendroidea, Обут, 1953)

Отряд 1. Dithecoidea Obut, 1960

Семейство 1. Dithecodendridae Obut, 1957

Семейство 2. Siberiograptidae Obut, 1957

Семейство 3. Chaunograptidae Bulman, 1955

Отряд 2. Dendroidea Nicholson, 1872

Семейство 1. Dendrograptidae Roemer (in Frech, 1897)

Семейство 2. Rhipidodendridae Obut, 1957

Семейство 3. Ptilograptidae Hopkinson, 1875

Семейство 4. Anisograptidae Bulman, 1950

Семейство 5. Acanthograptidae Bulman, 1938

Отряд 3. Inocaulida Bouček, 1957

Семейство 1. Inocaulidae Ruedemann, 1947

Отряд 4. Tuboidea Kozlowski, 1938

Семейство 1. Idiotubidae Kozlowski, 1949

Семейство 2. Tubidendridae Kozlowski, 1949

Отряд 5. Camaroidea Kozlowski, 1938

Семейство 1. Bithecocamaridae Bulman, 1955

Семейство 2. Cysticamaridae Bulman, 1955

Отряд 6. Stolonoidea Kozlowski, 1938

Семейство Stolonodendridae Bulman, 1955

Класс II. **Graptoloidea** Lapworth, 1875

Отряд 1. Axonolipa Frech, 1897

Подотряд 1. Dichograptina Obut, 1957

Семейство 1. Bryograptidae Obut, 1957

Подсемейство Bryograptinae Obut, 1957

Подсемейство Pterograptinae Mu, 1950

Семейство 2. Dichograptidae Lapworth, 1873

Семейство 3. Tetragraptidae Mu, 1950

Подсемейство Holograptinae Mu, 1950

Подсемейство Tetragraptinae Mu, 1950

Семейство 4. Phyllograptidae Lapworth, 1869

Семейство 5. Didymograptidae Mu, 1950

Семейство 6. Sinograptidae Mu, 1957

Семейство 7. Abrograptidae Mu, 1957

Семейство 8. Azygograptidae Mu, 1950

Семейство 9. Corynoididae Bulman, 1944

Подотряд 2. Leptograptina Obut, 1957

Семейство 1. Dicranograptidae Lapworth, 1873

Семейство 2. Leptograptidae Lapworth, 1879

Отряд 2. Axonophora Frech, 1897

Подотряд 1. Diplograptina Obut, 1957

Семейство 1. Diplograptidae Lapworth, 1873

Подсемейство Climacograptinae Frech, 1897

Подсемейство Diplograptinae Lapworth, 1873

Подсемейство Petalograptinae Bulman, 1955

Семейство 2. Cryptograptidae Hadding, 1915

Семейство 3. Glossograptidae Lapworth, 1873

Семейство 4. Hallograptidae Mu, 1950

Семейство 5. Retiolitidae Lapworth, 1873

Подсемейство Archiretiolitinae Bulman, 1955

Подсемейство Retiolitinae Lapworth, 1873

Подсемейство Plectograptinae Bouček et Münch, 1952

Семейство 6. Dimorphograptidae Elles et Wood, 1908

Подотряд 2. Monograptina Obut, 1957

Семейство 1. Monograptidae * Lapworth, 1873

Семейство 2. Diversograptidae Manck, 1923

Семейство 3. Cyrtograptidae Averianow, 1929

Семейство 4. Linograptidae Obut, 1950, 1957

---

* Семейство Monograptidae в работах различных авторов подразделено на ряд подсемейств: Pristiograptinae Gürich, 1908; Monograptinae Yin, 1937; Rastritinae Gürich, 1908; Demirastritinae Hundt, 1944. Однако, считая, что эти подразделения являются пока в достаточной мере искусственными, мы не приводим их в предлагаемой классификации.

Группа Graptovermida Kozlowski, 1949
Группа Graptoblasti Kozlowski, 1949
Группа Acanthastida Kozlowski, 1949.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ

Самыми древними граптолитами являются представители отряда Dithecoidea, входящие в класс Stereostolonata (рис. 23). Остатки их колоний обнаружены в глинистых сланцах и известняках, начиная с верхов среднего кембрия и до нижнего девона включительно. В позднем кембрии от дитекоидей произошло семейство Dendrograptidae (отряд Dendroidea), представители которого имеют широкое стратиграфическое и географическое распространение. В самом раннем ордовике от дендрограптовых предков произошло семейство Rhipidodendridae отряда Dendroidea и возник последовательный ряд семейств отрядов Tuboidea, Camaroidea и Stolonoidea. Позже, в ордовике, от семейства Dendrograptidae произошло семейство Acanthograptidae (отряд Dendroidea), которое дало начало новому семейству—Inocaulidae (отряд Inocaulida). Семейство Ptilograptidae, вероятно, составляет боковую ветвь семейства Dendrograptidae. Прямой ветвью последнего является семейство Anisograptidae, от которого в тремадоке произошли первые формы семейства Bryograptidae (подотряд Dichograptina отряда Axonolipa из класса Graptoloidea). Разнообразные семейства подотрядов Dichograptina и Leptograptina отряда Axonolipa имели очень широкое распространение в ордовике. Для обоих этих подотрядов одинаково характерно такое направление развития, при котором в процессе естественного отбора оказывались более приспособленными и, таким образом, сохранялись формы с утолщенными ветвями или с малым количеством ветвей в рабдосомах. Большое количество тонких ветвей при определенных условиях, по всей вероятности, бывало очень невыгодным. При усилении течений и волноприбойных движений в мелководных и прибрежных участках моря тонкие и слабые ветви рабдосом могли легко ломаться. При поломках даже отдельных частей таких ветвей рабдосомы многоветвистых эпипланктонных форм утрачивали симметричность строения и, теряя равновесие, опрокидывались; тонкие немы, посредством которых эти граптолиты прикреплялись к колониям других планктонных организмов, также ломались; при этом колонии отрывались от субстрата и погибали.

Укрепление рабдосом с большим количеством ветвей у дендроидей (семейство Dendrograptidae) осуществлялось путем приобретения в процессе развития перемычек между ветвями (род *Dictyonema*) или в результате анастомоза самих ветвей (род *Desmograptus*). У форм из отряда Axonolipa класса Graptoloidea усиление прочности рабдосом осуществлялось в другом направлении. От многоветвистых форм семейства Bryograptidae в раннем ордовике произошли формы семейства Dichograptidae с меньшим количеством ветвей. От дихограптид, в свою очередь, возникли семейства Tetragraptidae, Didymograptidae и Sinograptidae, представители которых имели всего 4, 3 и 2 ветви. От форм семейства Tetragraptidae возникли формы, у которых прочность рабдосом увеличилась при срастании ветвей друг с другом вдоль всего дорзального края (семейство Phyllograptidae). Наконец, от форм семейства Didymograptidae произошли формы, у которых от сикулы развивалась только одна ветвь (семейство Azygograptidae). Сейчас еще невозможно установить линию филогении среднеордовикского семейства Corynoididae, представители которого характеризуются наличием сикулы и не более трех тек.

В результате приспособления семейства Didymograptidae к эпипланктонному образу жизни от дидимограптид возникли формы с сильно редуцированным экзоскелетом (семейство Abrograptidae).

Рабдосомы, состоящие из двух ветвей, характерны также и для представителей подотряда Leptograptina. Древнейшие формы этого подотряда — дицеллограпты (*Dicellograptus moffatensis* Carruthers из семейства Dicranograptidae) — произошли в самом конце раннего ордовика или в самом начале среднего ордовика (ранний лланвирн), видимо, от каких-то дихограптин. Позднейшими, среднеордовикскими отпрысками дицеллограптов являются дикранограпты (род *Dicranograptus*), у которых в начальных частях рабдосом обе ветви срастаются своими дорзальными краями. Однако в развитии всего подотряда наблюдаются и обратные явления. Другие среднеордовикские потомки двуветвистых дицеллограптов — лептограпты (роды *Leptograptus*

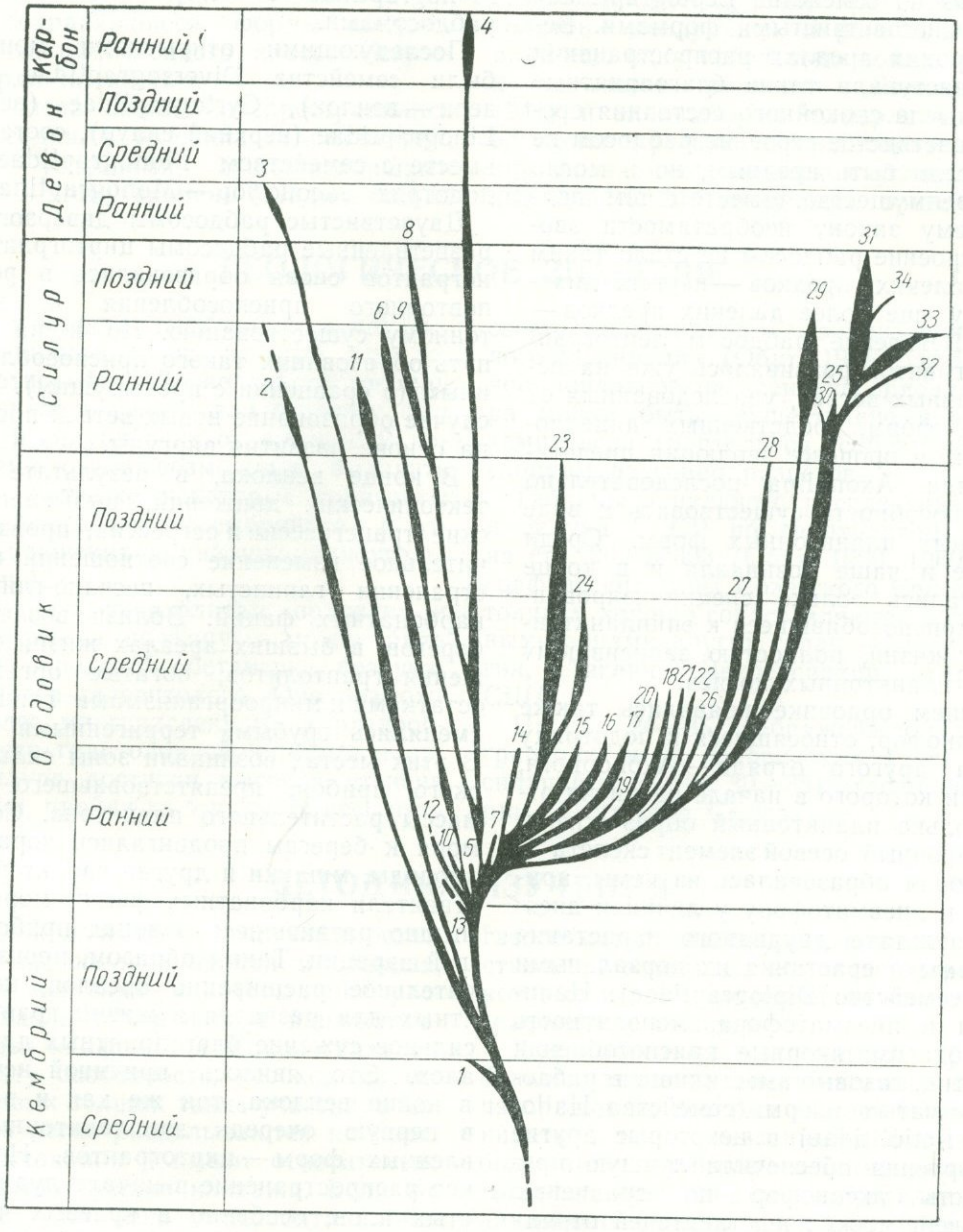


Рис. 23. Филогенетическая схема Graptolithina (Обут, 1960).

Класс Stereostolonata
Отряд Dithecoidea
Семейство Dithecodendridae (1)
Семейство Siberiograptidae (2)
Семейство Chaunograptidae (3)
Отряд Dendroidea
Семейство Dendrograptidae (4)
Семейство Rhipidodendridae (5)
Семейство Ptilograptidae (6)
Семейство Anisograptidae (7)
Семейство Acanthograptidae (8)
Отряд Inocaulida
Семейство Inocaulidae (9)
Отряд Tuboidea
Семейство Tubidendridae (10)
Семейство Idiotubidae (11)
Отряд Camaroidea (12)
Отряд Stolonoidea (13)
Класс Graptoloidea
Отряд Axonolipa
Подотряд Dichograptina
Семейство Bryograptidae (14)
Семейство Dichograptidae (15)
Семейство Tetragraptidae (16)
Семейство Phyllograptidae (17)
Семейство Didymograptidae (18)
Семейство Sinograptidae (19)
Семейство Abrograptidae (20)
Семейство Azygograptidae (21)
Семейство Corynoididae (22)
Подотряд Leptograptina
Семейство Dicranograptidae (23)
Семейство Leptograptidae (24)
Отряд Axonophora
Подотряд Diplograptina
Семейство Diplograptidae (25)
Семейство Cryptograptidae (26)
Семейство Glossograptidae (27)
Семейство Hallograptidae (28)
Семейство Retiolitidae (29)
Семейство Dimorphograptidae (30)
Подотряд Monograptina
Семейство Monograptidae (31)
Семейство Diversograptidae (32)
Семейство Cyrtograptidae (33)
Семейство Linograptidae (34)

и *Pleurograptus* из семейства Leptograptidae) оказываются многоветвистыми формами. Вероятно, в широких ареалах распространения граптолитов наступили такие благоприятные условия (в смысле спокойного состояния среды), что многоветвистое строение рабдосом не только перестало быть вредным, но и могло иметь свои преимущества. Вместе с тем, подчиняясь общему закону необратимости эволюции, это строение рабдосом не стало таким же, как у далеких предков — первых дихограптин или у еще более далеких предков — дендроидей. Ветвление рабдосом лептограптов и плеврограптов развивалось уже на основе двух главных ветвей, унаследованных от двуветвистых форм, родственных дицеллограптам. Итак, в процессе эволюции представители отряда Axonolipa последовательно утрачивали способность существовать в виде самостоятельных планктонных форм. Среди них все чаще и чаще возникали и в конце ордовика остались только специализированные формы, приспособившиеся к эпипланктонному образу жизни, полностью зависившему от жизни их планктонных хозяев.

Уже в раннем ордовике появились также потомки аксонофор, относящиеся к подотряду Diplograptina другого отряда — Axonophora, представители которого в начале развития отряда вели только планктонный образ жизни. Они имели прочный осевой элемент скелета — виргулу, которая образовалась из немы, присоединенной к пневматофору у личинок аксонолип в результате двурядного нарастания тек вдоль немы и срастания их дорзальными сторонами (семейство Diplograptidae). Наличие виргулы и пневматофора, монолитность строения рабдосом, якорные приспособления у диплограптид, газовые вместилища в рабдосомах у сетчатых форм (семейства Hallograptidae и Retiolitidae) и некоторые другие элементы строения обеспечили лучшую приспособленность аксонофор по сравнению с приспособленностью представителей отряда Axonolipa к существованию в самых мелководных условиях и к перемещению морскими течениями.

Аксонофоры быстро развивались; среди них появилось много разнообразных форм, которые в самом конце ордовика полностью вытеснили эпипланктонные формы отряда Axonolipa. От семейства Diplograptidae в ордовике произошли формы, давшие начало семействам Cryptograptidae, Glossograptidae, Hallograptidae и Retiolitidae. В начале силура (лландовери) от диплограптид произошло семейство Dimorphograptidae с одним рядом тек в самом начале рабдосомы и семейство Monograptidae с совершенно однорядными рабдосомами.

Последующими отпрысками монограптид были семейства Diversograptidae (лландовери — венлок), Cyrtograptidae (венлок) и Linograptidae (верхний силур), составляющие вместе с семейством Monograptidae второй подотряд аксонофор — Monograptina.

Двуветвистые рабдосомы диверзограптов и разветвленные рабдосомы циртограптов и линограптов снова образовались в результате повторного приспособления к эпипланктонному существованию. Но и на этот раз путь образования такого приспособления был иным (в сравнении с предыдущим). В данном случае образование новых ветвей происходило на основе развития виргулы.

В конце венлока, в результате усилений тектонических движений, вызывавших морские трансгрессии и регрессии, произошло значительное изменение соотношений в распространении глинистых, песчано-глинистых и карбонатных фаций. Вблизи возвысившихся берегов, в бывших ареалах жизни и размножения граптолитов, богатые органическими остатками и микроорганизмами глинистые илы сменялись грубыми терригенными осадками. В этих местах возникали зоны сильного морского прибоя, препятствовавшего развитию массы растительного планктона. Со стороны моря к берегам продвигались кораллы, брахиоподы, мшанки и другие характерные представители карбонатных фаций морского дна, пышно развившиеся в зонах прибоя и хорошей аэрации. Таким образом, произошло значительное расширение ареалов, неблагоприятных для развития и жизни граптолитов, и сильное сужение благоприятных для них ареалов. Это явилось причиной исчезновения в конце венлока, так же как и в ордовике, в первую очередь эпипланктонных разветвленных форм — циртограптов. Новое широкое распространение в начале лудлова глинистых илов, особенно в краевых частях геосинклиналей и крупных синеклиз, снова на некоторое время создало обстановку, соответствовавшую условиям существования граптолоидей. Но к этому времени их видовые комплексы были очень обеднены: среди них остались преимущественно немногие, наиболее простые и наименее специализированные формы. В конце раннего лудлова появилось и вымерло несколько эпипланктонных форм семейства Linograptidae. После больших трансгрессий и регрессий моря во вторую половину лудлова и в течение цикла новых тектонических движений, резко и неоднократно изменявших границы морских бассейнов,

очертания берегов и режим седиментации, некоторые сохранившиеся формы когда-то большого и многочисленного класса Graptoloidea вымерли полностью.

В девоне снова широко распространились глинистые осадки в условиях седиментации, сходных с условиями, существовавшими в силуре. Но к этому времени остались только самые простые, древние представители граптолитов — дендроидеи. В раннем карбоне они дали еще одну небольшую локальную вспышку в своем развитии (Бельгия, Ubaghs, 1941) и окончательно вымерли в это время вследствие резких и неоднократных изменений физико-географических условий, вызванных действием герцинского орогенеза.

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Граптолиты представляют собой группу вымерших организмов, очень важную для детальной стратиграфии. До недавнего времени они использовались только для стратиграфии ордовикских и силурийских отложений. В настоящее время стало возможным выделить по граптолитам также некоторые горизонты среднекембрийских, верхнекембрийских и отчасти нижнедевонских и нижнекаменноугольных отложений.

Расчленение по граптолитам ордовика и силура на ярусы и подъярусы может быть осуществлено в полевой обстановке, без участия специалиста-палеонтолога. Оно возможно по наиболее многочисленному и разнообразному классу граптолоидей, которые в ордовике и силуре достигли высокой степени специализации, пройдя за это время весь путь своего развития — от возникновения до полного вымирания (Обут, 1955). Более детальное, зональное расчленение ордовика и силура может быть осуществлено при изучении комплексов граптолитов, собранных при послойном изучении разрезов.

Таблицы зонального расчленения ордовика и силура СССР по граптолитам приведены на стр. 302 и 303 (Обут, 1959, 1960). Стратиграфические зоны Советского Союза по граптолитам хорошо сопоставляются с граптолитовыми зонами других стран — Швеции, Норвегии, Англии, Чехословакии, Германии и США.

На рис. 24—35 изображены зональные виды граптолитов из ордовикских (рис. 24—29) и силурийских (рис. 30—35) отложений территории Советского Союза.

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ

Наибольшее количество отпечатков и остатков граптолитов обнаруживается в сланцах, аргиллитах и мергелях, в которых они располагаются вдоль поверхностей напластования (см. раздел «Тафономия и экология»).

Учитывая эту особенность, необходимо искать в сланцевых толщах такие участки, в которых породы легко раскалываются по плоскостям напластования и имеют относительно малое количество трещин кливажа. Если же порода сильно уплотнена и перебита кливажем в различных направлениях, надо стараться найти среди трещин такие, которые идут по плоскостям напластования, так как только на них удается обнаружить остатки граптолитов.

В полевых условиях тонкие отпечатки граптолитов необходимо искать и рассматривать при боковом освещении, пользуясь лупой, увеличивающей в 10 раз. Отпечатки и остатки граптолитов бывают часто деформированы, поэтому рекомендуется собирать побольше материала, из которого можно затем выбрать лучшие экземпляры для определения и описания. Кроме того, в результате изучения богатого материала создается правильное представление о видовых комплексах граптолитов, которые и дают возможность сделать стратиграфические выводы.

Для описания отпечатков граптолитов большое значение имеет изготовление точных изображений, которые можно было бы сравнивать с ранее описанными формами. Наиболее точными изображениями являются фотографические снимки с определенными увеличениями. Однако при слабом рельефе отпечатков и одинаковом их цвете с цветом вмещающей породы добиться четкого фотоизображения нелегко. Это вынуждает многих исследователей иллюстрировать свои работы схематическими рисунками или рисунками, изготовленными посредством рисовальных аппаратов. Изображения, полученные таким путем, нередко оказываются неточными. При фотографировании слабых отпечатков, так же как и при визуальных наблюдениях, необходимо применять боковое освещение. Кроме того, в ряде случаев могут быть получены хорошие фотоизображения при погружении образцов в спирт или применении ультрафиоле-

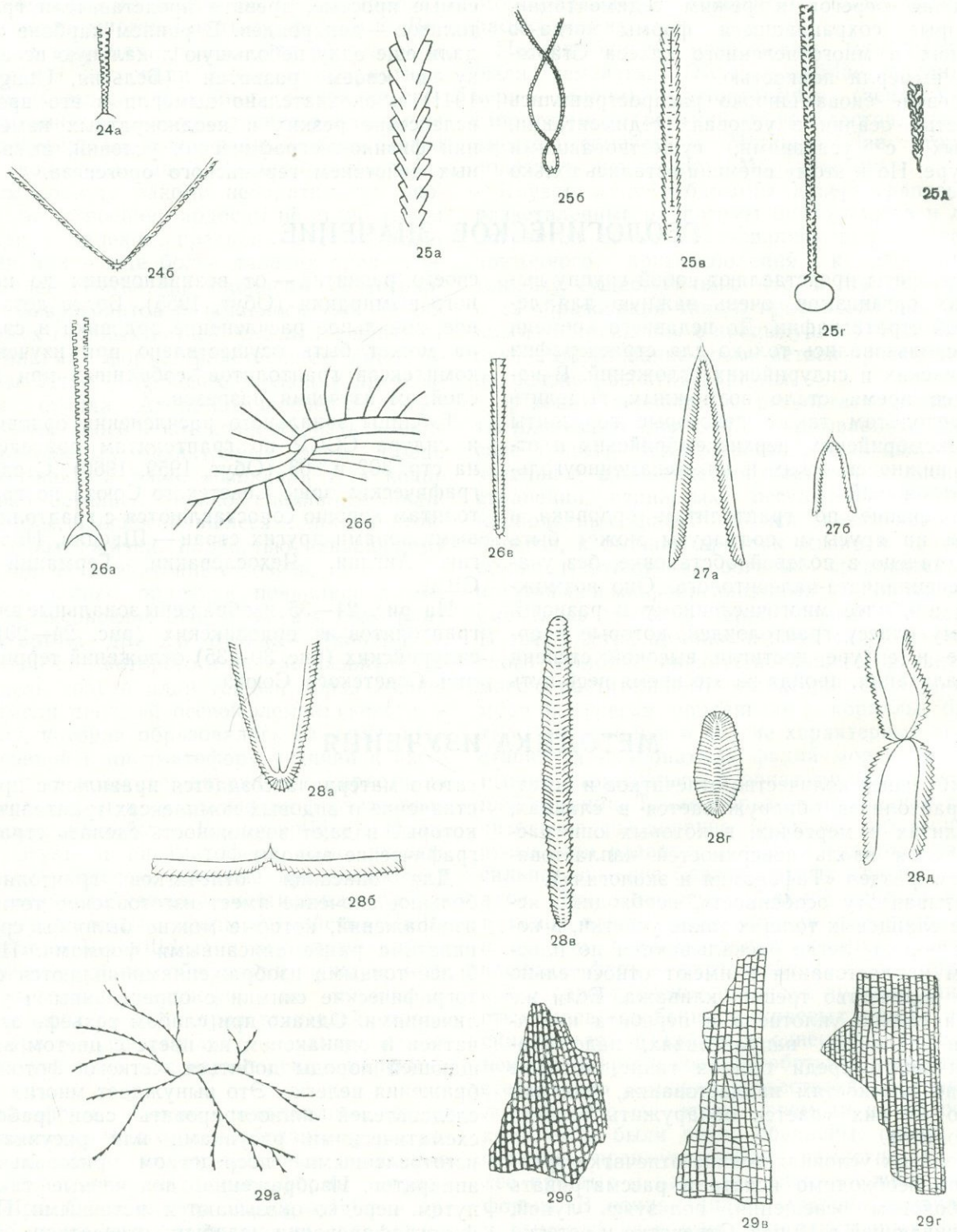


Рис. 24—29. Зональные виды граптолитов из ордовикских отложений Советского Союза.

Рис. 24. *а — Climacograptus supernus* Elles et Wood, × 1¼; *б — Dicellograptus complanatus* Lapworth, × 1. Рис. 25. *а — Rectograptus truncatus* (Lapworth), × 2½ (Келлер, 1956); *б — Dicellograptus caducens* Lapworth, × 1; *в — Rectograptus almatyensis* Keller, × 2½ (Келлер, 1956); *г — Climacograptus wilsoni* Lapworth, × 1 (Elles and Wood, 1906); *д — Pseudoclimacograptus scharenbergi* (Lapworth), × 1½ (Келлер, 1956). Рис. 26. *а — Climacograptus peltifer* (Lapworth), × 1; *б — Nemagraptus gracilis* (Hall), × 1; *в — Glyptograptus teretiusculus* (Hisinger), × 1. Рис. 27. *а — Didymograptus murchisoni* (Beck), × ; *б — Didymograptus bifidus* (Hall), × 1. Рис. 28. *а — Isograptus gibberulus* (Nicholson), × 1, *б — Expansograptus hirundo* (Salter), × 1; *в — Phyllograptus elongatus* (Bulman), × 1; *г — Phyllograptus densus* Törnquist, × 1; *д — Tetragraptus approximatus* (Nicholson), × 1. Рис. 29. *а — Clonograptus tenellus* (Linnarsson), × 1; *б — Dictyonema flabelliforme* (Eichwald), × 1; *в — Dictyonema graptolithinum* Kjerulf, × 1; *г — Dictyonema sociale* (Salter), × 1.

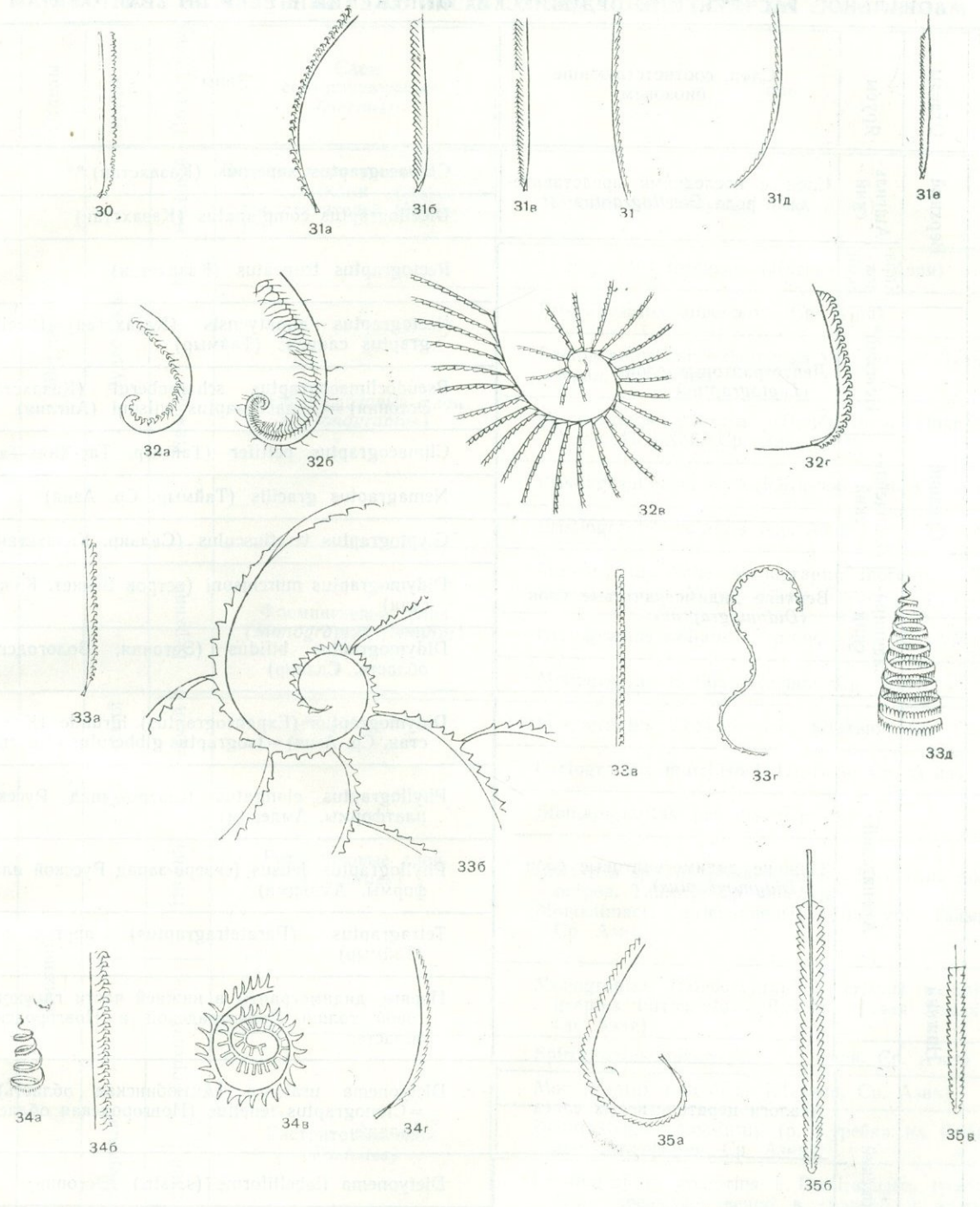


Рис. 30—35. Зональные виды граптолитов из силурийских отложений Советского Союза.

Рис. 30. *Monograptus hercynicus* Perner, × 1. Рис. 31. *а — Monograptus formosus* (Bouček), × 1; *б — Pristiograptus tumescens* (Wood), × 1; *в — Saetograptus leintwardienensis primus* (Bouček), × 1; *г — Monograptus scanicus* Tullberg, × 1; *д — Pristiograptus nilssoni* Lapworth, × 1; *е — Pristiograptus vulgaris* Wood, × 1. Рис. 32. *а — Monograptus inornatus* (Elles), × 1; *б — Monograptus testis* (Barrande), × 1; *в — Cyrtograptus radians* Törnquist, × 1; *г — Monograptus flexilis* Elles, × 1. Рис. 33. *а — Monograptus riccartonensis* Lapworth, × 1; *б — Cyrtograptus murchisoni* Carruthers, × 1; *в — Monoclimacis griestoniensis* (Nicholson), × 1; *г — Monograptus (Globosograptus) crispus* (Lapworth), × 1 ×; *д — Spirograptus turriculatus* (Barrande), × 1. Рис. 34. *а — Spirograptus minor* (Bouček), × 1; *б — Monograptus sedgwicki* (Portlock), × 1; *в — Demirastrites convolutus* (Hisinger), × 1; *г — Pristiograptus gregarius* (Lapworth), × 1. Рис. 35. *а — Pristiograptus cyphus* (Lapworth), × 1; *б — Orthograptus vesiculosus* (Nicholson), × 1; *в — Diplograptus* Lapworth, × 1.

ЗОНАЛЬНОЕ РАСЧЛЕНЕНИЕ ОРДОВИКСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ В СССР ПО ГРАПТОЛИТАМ

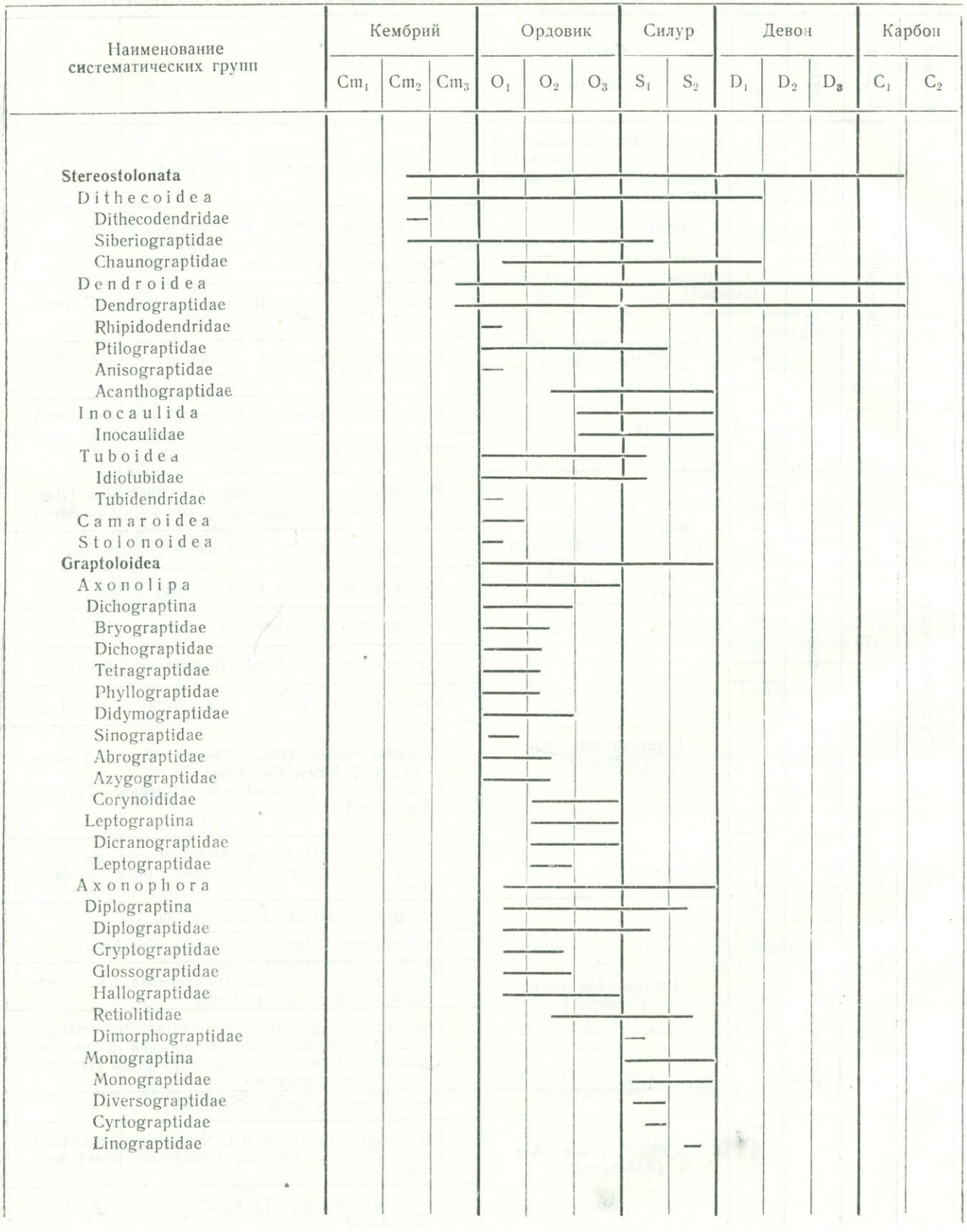
Система	Отделы	Ярусы	Слои, соответствующие биозонам	Зоны
Ордовикская	Верхний	Ашгильский	Слои с последними представителями рода *Dicellograptus*	Climacograptus supernus (Казахстан) **
				Dicellograptus complanatus (Казахстан)
		Карадокский	Лептограптовые слои (*Leptograptus*)	Rectograptus truncatus (Казахстан)
	Средний	Иевский*		Rectograptus almatyensis (Казахстан) = Dicellograptus caducus (Таймыр)
				Pseudoclimacograptus scharenbergi (Казахстан, Эстония) = Climacograptus wilsoni (Англия)
		Ландейльский		Climacograptus peltifer (Таймыр, Тас-Хаях-Тах)
				Nemagraptus gracilis (Таймыр, Ср. Азия)
		Ланвирнский	Верхние дидимограптовые слои (*Didymograptus*)	Glyptograptus teretiusculus (Салаир, Казахстан)
				Didymograptus murchisoni (остров Беннет, Казахстан)
				Didymograptus bifidus (Эстония, Вологодская область, Салаир)
	Нижний	Аренигский	Нижние дидимограптовые слои (*Didymograptus*)	Didymograptus (Expansograptus) hirundo (Казахстан, Ср. Азия) = Isograptus gibberulus (Таймыр)
				Phyllograptus elongatus (северо-запад Русской платформы, Амдерма)
				Phyllograptus densus (северо-запад Русской платформы, Амдерма)
				Tetragraptus (Paratetragraptus) approximatus (Таймыр)
				Первые дидимограпты в нижней части глауконитовой толщи Ленинградской и Новгородской областей
		Тремадокский	Аналоги цератопигиевых слоев	Dictyonema uralense (Актюбинская область) = = Clonograptus tenellus (Новгородская область, Валдай)
			Диктионемовые слои (*Dictyonema* ex gr. *flabelliforme*)	Dictyonema flabelliforme (s. str.) (Эстония)
				Dictyonema graptolithinum (Эстония, Ленинградская область, Таймыр, Ю. Казахстан)
				Dictyonema sociale (Эстония)

* Т. Н. Алихова, 1957.
** По Казахстану использованы данные Б. М. Келлера (1954, 1956).

ЗОНАЛЬНОЕ РАСЧЛЕНЕНИЕ СИЛУРИЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ В СССР ПО ГРАПТОЛИТАМ

Система	Отделы	Ярусы	Подъярусы	Слои, соответствующие биозонам	Зоны
Силурийская	Верхний	Лудловский	Верхний	Верхние монограптовые слои с остатками последних представителей *Monograptus*	Monograptus hercynicus (Ср. Азия)
					Monograptus formosus (Латвия, Ср. Азия)
			Нижний	Колонограптовые слои (*Colonograptus*)	Pristiograptus tumescens (Ср. Азия)
					Saetograptus leintwardinensis var. prima (Латвия, Урал, Ср. Азия)
					Monograptus scanicus (Прибалтика, Полярный Урал, Пай-Хой, Ср. Азия)
					Pristiograptus nilssoni (Югорский п-ов, Ср. Азия)
					Pristiograptus vulgaris (Ср. Азия)
	Нижний	Венлокский	Верхний	Флемингиевые слои (*Monograptus flemingi*)	Monograptus testis, Monograptus inornatus (Латвия, Югорский полуостров, Таймыр, Ср. Азия)
					Cyrtograptus radians (Латвия, Урал, Ср. Азия)
					Monograptus flexilis (Латвия, Ср. Азия)
			Средний	Ретиолитовые слои (*Retiolites*)	Monograptus riccartonensis (Латвия, Ср. Азия)
			Нижний		Cyrtograptus murchisoni (Латвия, Ср. Азия)
					Stomatograptus grandis (Ср. Азия)
					Oktavites spiralis (Новая Земля, Югорский полуостров, Таймыр, Ср. Азия) и Monoclimacis griestoniensis (Латвия, Таймыр, Ср. Азия)
		Лландоверский	Верхний		Monograptus (Globosograptus) crispus и Spirograptus turriculatus (Латвия, Новая Земля и Ср. Азия)
				Растритовые слои (*Rastrites*)	Spirograptus minor (Новая Земля, Ср. Азия)
					Monograptus sedgwicki (Латвия, Ср. Азия)
			Средний		Demirastrites convolutus (р. Курейка на Сибирской платформе, Ср. Азия)
					Pristiograptus gregarius с Demirastrites triangulatus преимущественно в средней и нижней частях и D. pectinatus в нижней части (Латвия, Сибирская платформа, Ср. Азия)
			Нижний	Акидограптовые слои (*Akidograptus*)	Pristiograptus cyphus (Ср. Азия)
					Diplograptus modestus и Orthograptus vesiculosus (Новая Земля, Таймыр, Сибирская платформа, Ср. Азия)
					Akidograptus sp. (Таймыр, бассейн р. Колымы, Ср. Азия)

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГРАПТОЛИТОВ



тового света. Для извлечения из известняков и кремневых конкреций рабдосом граптолитов, сохраняющих в этих породах естественный объем, применяются уксусная, соляная и плавиковая кислоты. После растворения породы освобожденные остатки хитиноподобных тканей рабдосом промываются водой и мацерируются смесью Шульце, состоящей из бертолетовой соли и азотной кислоты. При высыхании остатки тканей быстро распадаются; поэтому для предотвращения порчи препараты, после их промывки, следует помещать в расплавленный парафин или в глицерин. Из препаратов в застывшем парафине изготовляются на микротоме тонкие поперечные срезы, которые помещаются на предметное стекло и покрываются покровным стеклышком. В таком виде препараты можно изучать под микроскопом. Под бинокулярной лупой и под микроскопом можно также изучать препараты, находящиеся в прозрачных ванночках с глицерином (см. табл. II, фиг. 3—7). Последний способ особенно широко и успешно применяется при исследованиях, которые проводятся под руководством академика Р. Козловского в Палеонтологическом институте Польской Академии наук.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

КЛАСС STEREOSTOLONATA. СТЕРЕОСТОЛОНАТЫ

Рабдосомы либо кустообразно и древовидно ветвистые, либо имеют облик конусовидной или уплощенной сети с ячеями, образованными простым соединением ветвей (анастомозом) или поперечными перемычками между ветвями — д и с с е п и м е н т а м и (отряд Dendroidea). Характерно также раздвоение ветвей незакономерное или закономерное — дихотомическое и боковое. У представителей отрядов Tuboidea и Camaroidea рабдосомы в виде диска, от которого отходят ветви с теками, либо пластины, от которой отходят или которую составляют трубчатые теки. Основные признаки представителей этого класса: наличие у колоний твердых столонов и двух или трех типов тек, относительно крупных автотек, являющихся, по всей вероятности, ячейками женских индивидов, более мелких битек, представляющих, по-видимому, ячейки мужских индивидов, и столотек — ячеек индивидов, которые путем почкования воспроизводили все отмеченные индивиды, составляющие колонию (см. рис. 22). Большинство из прикрепляющихся форм — эпипланктонные и бентонные, и только редкие представители отряда дендроидей относятся к голопланктону.

Стереостолонаты известны начиная с позднесреднекембрийских отложений. На границе позднего кембрия и ордовика, в ордовике и силуре они имеют широкое распространение, в девоне и карбоне встречаются спорадически, в более молодых отложениях их остатки не обнаружены. Объединяет отряды: Dithecoidea Obut, 1960; Dendroidea Nicholson, 1872; Inocaulida Bouček, 1957; Tuboidea Kozlowski, 1938, Camaroidea Kozlowski, 1938; Stolonoidea Kozlowski, 1938.

ОТРЯД DITHECOIDEA

Рабдосомы кустообразно и древовидно ветвистые. Ветвление незакономерное и боковое. Имеется только два типа тек — столотеки и автотеки. При почковании каждая столотека дает автотеку, направленную в сторону (например, влево), и последующую столотеку. Из нее образуется новая автотека, направленная в другую сторону (т. е. вправо), и новая столотека, от которой снова отходят автотека, направленная влево, и последующая столотека и т. д. (см. рис. 36). От некоторых столотек отпочковываются пары тек, состоящие не из автотеки и столотеки, а из двух столотек, одна из которых продолжает способствовать росту той же ветви, а другая дает начало новой ветви. Таким образом, в противоположность дендроидеям, отличающимся триадным почкованием и триморфным строением тек, дитекоидеи характеризуются диадным почкованием и диморфным строением тек. У некоторых представителей позднекембрийских дитекоидей (семейство Siberiograptidae) намечается слабая дифференциация тек, при дальнейшем развитии которой могла возникнуть способность к триадному почкованию. К отряду Dithecoidea относятся

преимущественно бентонные и, возможно, отчасти эпипланктонные формы. Верхние горизонты ср. кембрия — н. девон.

Представлен семействами: Dithecodendridae, Siberiograptidae, Chaunograptidae.

СЕМЕЙСТВО DITHECODENDRIDAE OBUT, 1957

Рабдосомы древовидные, редко разветвленные или совсем неразветвленные. Ветвление незакономерное. Автотеки трубчатые, тонкие и удлиненные или относительно широкие и короткие, иногда конусовидные, расположены двурядно. Бентонные формы. Ср. кембрий.

Dithecodendrum Obut, 1963. Тип рода — *D. sibiricum* Obut, 1963; ср. кембрий Сибирской платформы. Рабдосомы тонкие. Автотеки трубчатые, тонкие, относительно короткие или удлиненные, расположены двурядно — перисто. (Табл. II, фиг. 9 и 10). Несколько видов. Самые верхи ср. кембрия Сибирской платформы.

Siberiodendrum Obut, 1963. Тип рода — *S. robustum* Obut, 1963; в. кембрий Сибирской платформы. Рабдосомы крупные. Автотеки цилиндрические, короткие, широкие. (Табл. II, фиг. 11). Один вид. Самые верхи ср. кембрия — самые низы в. кембрия Сибирской платформы.

Вероятно, к этому семейству относятся: *Archaeocriptelaria* Chapman, 1919; *Archaeolafoea* Chapman et Tomas, 1936.

СЕМЕЙСТВО SIBERIOGRAPTIDAE OBUT, 1957

Рабдосомы древовидные, редко разветвленные или совсем неразветвленные. Ветвление незакономерное. Автотеки расширяются к устьевой части, иногда имеют шиповидные окончания; расположены двурядно, трехрядно и пучкообразно. У некоторых позднекембрийских представителей (род *Siberiograptus*) намечается слабая дифференциация тек. В. кембрий — силур.

Siberiograptus Obut, 1963. Тип рода — *S. kotujensis* Obut, 1963; в. кембрий Сибирской платформы. Рабдосомы длинные, редко разветвленные. Автотеки сильно расширяются к устьевой части, расположены двурядно. У некоторых форм наблюдается слабая дифференциация тек, выраженная в том, что некоторые из них в одной и той же рабдосоме имеют несколько меньшую величину. (Табл. III, фиг. 1). Несколько видов. В. кембрий Сибирской платформы.

Aellograptus Obut, 1963. Тип рода — *A. savitzkyi* Obut, 1963; в. кембрий Сибирской платформы. Рабдосомы длинные, редко разветвленные. Автотеки расширяются к устьевой части, имеют короткие шиповидные окончания, расположены пучкообразно. (Табл. III, фиг. 2). Несколько видов. В. кембрий Сибирской платформы.

Вероятно, к этому семейству относятся: *Ceramograptus* Hudson, 1915; *Cactograptus* Ruedemann, 1908.

СЕМЕЙСТВО CHAUNOGRAPTIDAE BULMAN, 1955

Рабдосомы древовидные или кустообразно разветвленные. Ветвление незакономерное и боковое. Автотеки конусовидные; расположены двурядно или многорядно — пучкообразно. Бентонные формы; прикрепляются к мертвому субстрату или к живым донным организмам. В кембрий — н. девон.

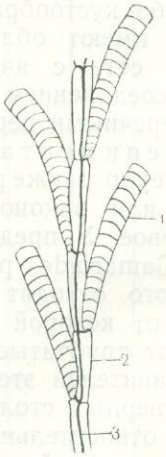


Рис. 36. *Chaunograptus sphaericola* (Öpik).
Часть ветви.
1 — автотека; *2* — столотека
3 — столон. Увеличено.

Chaunograptus Hall, 1883 *(Hormograptus* Öpik, 1930). Тип рода — *Dendrograptus novellus* Hall, 1883; силур С. Америки. Рабдосомы ветвистые, прикрепленные к телам бентонных организмов. Ветвление незакономерное и боковое. Автотеки удлиненно конусовидные. (Табл. III, фиг. 3; рис. 36). Несколько видов. Ср. ордовик Эстонии; ордовик — девон Европы и С. Америки.

Rhadinograptus Obut, 1960. Тип рода — *Rh. jurgensonae* Obut, 1960; н. силур (лландовери) Эстонии. Рабдосомы состоят из

гибкого, почти прямого или в различной степени изгибающегося стебля. Автотеки удлиненно конусовидные; расположены пучкообразно вдоль стебля. В результате почкования теки могут давать короткие добавочные ветви, на которых возникают пучковидные скопления тек следующей генерации. (Табл. III, фиг. 4). Один вид. Н. силур (лландовери) Эстонии.

Mastigograptus Ruedemann, 1908. Тип рода — *Dendrograptus tenutramosus* Wallcott, 1833; ср. ордовик США. Рабдосомы древовидно разветвленные. От главного ствола отходят длинные ветви с тонкими ответвлениями, на которых помещаются конические теки. (Табл. III, фиг. 5 и 6). Несколько видов. Н. силур (лландовери) Эстонии; в. кембрий Сибирской платформы; кембрий — силур Европы, С. и Ю. Америки.

Вероятно, к этому семейству относятся: *Ascograptus* Ruedemann, 1925; *Haplograptus* Ruedemann, 1933.

ОТРЯД DENDROIDEA

Рабдосомы либо кустообразно и древовидно ветвистые, либо имеют облик конусовидной сети с ячеями, образованными непосредственным соединением ветвей (анастомозом) или соединениями между ветвями посредством перемычек — диссепиментов. Характерна также дихотомия самих ветвей (см. рис. 17, 37, 39—41). Почкование — триадами, при котором от одной столотеки возникали три теки: автотека, битека и столотека (см. рис. 22, 38, 39).

Прикрепление к планктонным организмам при редукции пневматофора или к другому субстрату осуществлялось сикулой посредством нити — немы, базальной пластинкой, возникавшей из видоизмененного пневматофора, или корневыми отростками — ризоидами (см. рис. 15—17). Отряд появился в позднем кембрии; в ордовике он имел довольно широкое распространение. В более молодых отложениях остатки Dendroidea встречаются спорадически. В раннем карбоне (визе) имела место вспышка в развитии дендроидей; в конце палеозоя они вымерли. Особенно распространены были эпипланктонные формы, возможно также существовали бентонные формы. На ранних стадиях развития колоний могла задержаться редукция пневматофора, и некоторое время они могли быть планктонными. Известны формы, относящиеся к семейству Dendrograptidae, у которых и взрослые рабдосомы были снабжены пневматофором (см. рис. 11).

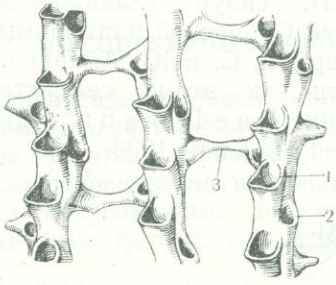
Представлен семействами: Dendrograptidae, Rhipidodendridae, Ptilograptidae, Anisograptidae, Acanthograptidae.

СЕМЕЙСТВО DENDROGRAPTIDAE ROEMER, 1897

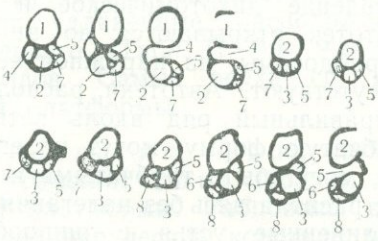
Рабдосомы либо кустообразно и древовидно ветвистые, либо имеют облик конусовидной сети с ячеями, образованными непосредственным соединением ветвей (анастомозом) или соединениями между ветвями посредством перемычек — диссепиментов (см. рис. 17, 37, 40, 41). Ветвление дихотомическое и боковое. Устья автотек открываются во внутреннюю сторону рабдосомы; на наружной ее стороне устья отсутствуют. Автотеки, расположенные в один правильный ряд вдоль ветви, могут иметь зубчатую форму, могут налегать друг на друга, могут быть трубчатыми и изолированными, располагаясь без налегания, и могут иметь удлиненные устья с шипообразными выростами. Битеки имеют округлые устья и располагаются попеременно то справа, то слева от автотек (рис. 37—39). Устье сикулы и устья тек в начале рабдосомы ориентированы в одну сторону. У одного рода (*Dictyonema*) известны формы, являющиеся голопланктонными в стадии зрелой колонии. (Табл. IV, фиг. 1; рис. 11). Рабдосомы эпипланктонных форм прикреплялись к планктонным организмам нёмой, которая в начальных стадиях развития колоний соединяла сикулу с пневматофором базальной пластиной или корневидными отростками — ризоидами (см. рис. 15—17). В. кембрий — н. карбон.

Dendrograptus Hall, 1858. Тип рода — *Graptolithus hallianus* Prout, 1851; в. кембрий США. Рабдосомы кустообразно и древовидно ветвистые. Ветви прямые или изогнутые, расходящиеся. В начале рабдосомы они отходят от прямого основания ствола. Диссепименты и анастомоз ветвей не наблюдаются. Автотеки имеют зубчатую форму, расположены в ряд вдоль ветви и налегают друг на друга. Битеки располагаются попеременно то справа, то слева от автотек. (Табл. III, фиг. 7; рис. 22). Много видов. Ордовик Русской и Сибирской платформ. В. кембрий — девон Европы, Азии, Австралии, Ю. и С. Америки.

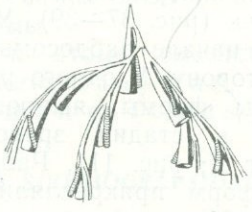
Callograptus Hall, 1865 (*Odontocaulis* Lapworth, 1881). Тип рода — *C. elegans* Hall, 1865; н. ордовик Канады. Рабдосомы кустообразно ветвистые, более или менее вытянутой или уплощенной конусообразной формы,



37



38



39

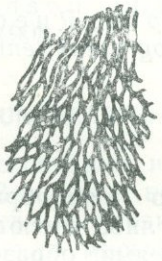
Рис. 37—39. Строение и развитие рабдосом у рода *Dictyonema*.

Рис. 37. *Dictyonema graptolithinum* Kjerulf [*Dictyonema flabe'liforme* (Eichwald) forma *typica* Brogger]. Часть рабдосомы. *1* — автотека; *2* — биотека; *3* — перемычка между ветвями (диссепимент), × 28 (Bulman, 1934). Рис. 38. *Dictyonema rarum* Wiman. Серия поперечных срезов ветвей, показывающих расположение автотек (*1, 2, 3*), битек (*4, 5, 6*) и столотек (*7, 8*). (Bulman, 1938). Рис. 39. *Dictyonema flabelliforme* (Eichwald). Схема развития начальной части рабдосомы (Bulman, 1941).

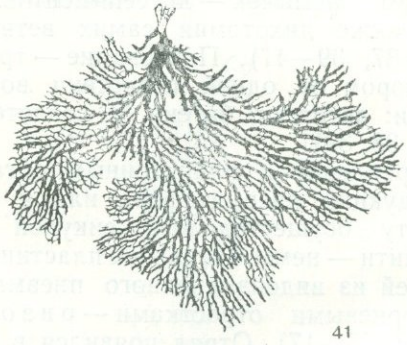
округлой в сечении. Поверхность конусов ограничивается дихотомирующими ветвями, редко анастомозирующими, как правило, лишенными диссепиментов. Расположение и формы автотек такие же, как у *Dendrograptus*. (Табл. III, фиг. 8). Много видов. Ордовик Сибирской платформы и Казахстана; н. силур (лландовери) Эстонии; в. кембрий — в. карбон Европы, Азии, Австралии и С. Америки.

Подроды: *Callograptus* Hall, 1865; *Alternograptus* Bouček, 1956; *Capillograptus* Bouček, 1957.

Aspidograptus Bulman, 1934. Тип рода — *Clematograptus implicatus* Hopkinson, 1875; н. ордовик (ареиниг) Англии. От резко изогнутых у основания главных ветвей отходят боковые ветви, в свою очередь дихо-



40



41

Рис. 40 и 41. Представители семейства Dendrograptidae.

Рис. 40. *Desmograptus cancellatus* Hopkinson, × 1. Анастомоз — непосредственное соединение ветвей. Н. ордовик (ареиниг) Англии (Hopkinson and Lapworth, 1875). Рис. 41. *Ptiograptus percorrugatus* Ruedemann, × 1. Дихотомия ветвей и их соединение тонкими диссепиментами. Ср. девон США (Ruedemann, 1947).

томически разветвляющиеся. Теки дендрографтового типа. (Табл. III, фиг. 9). Несколько видов. В. кембрий Сибирской платформы; в. кембрий — ордовик Европы, С. и Ю. Америки.

Desmograptus Hopkinson, 1875 (*Rhizograptus* Spencer, 1878). Тип рода — *Dictyograptus cancellatus* Hopkinson, 1875; н. ордовик (ареиниг) Англии. Рабдосомы в виде уплощенной сети с ячеями, образованными ундуляцией и анастомозом ветвей. Диссепименты присутствуют очень редко. (Рис. 40). Много видов. Ордовик — карбон Европы и Америки.

Dictyonema Hall, 1851 (*Rhabdinopora* Eichwald, 1855; *Dictyograptus* Hopkin-

son, 1875; *Damesograptus* Jahn, 1892; *Dictyodendron* Westergård, 1909; *Airograptus* Ruedemann, 1916). Тип рода — *Gorgonia? retiformis* Hall, 1843; н. силур США. Рабдосомы более или менее вытянутые или уплощенные, конусообразные, округлые в сечении. Поверхность конусов имеет облик сети с правильно или неправильно расположенными ячеями, образованными диссепиментами. Иногда наблюдается анастомоз ветвей. Ветвление дихотомическое. Ветви довольно прямые и почти параллельные друг другу, несколько изогнутые или ундулирующие, т. е. почти симметрично изгибающиеся на коротком расстоянии (между диссепиментами) в прямо противоположные стороны. Автотеки, расположенные в ряд вдоль ветви, обычно имеют зубчатую форму и налегают друг на друга. Устья автотек открываются во внутреннюю сторону рабдосом и могут иметь удлиненные края или шипообразные выросты. Битеки расположены попеременно справа и слева от автотек. (Табл. III, фиг. 10; табл. IV, фиг. 1; рис. 11, 15—17, 29а, б, в, 37—39). Очень много видов. В. кембрий, ордовик и силур Русской платформы, Ю. Урала, Таймыра, Сибирской платформы, Казахстана и Ср. Азии; в. кембрий — н. карбон Европы, Азии, Австралии, Ю. и С. Америки.

Ptiograptus Ruedemann, 1908. Тип рода — *P. percorrugatus* Ruedemann, 1908; ср. девон США. Близок к роду *Dictyonema*. Рабдосомы кустообразно ветвистые, уплощенной формы. Ветви анастомозирующие. Диссепименты между ветвями редкие, тонкие, прерывистые, образующие неправильные ячеи. (Рис. 41). Несколько видов. Девон С. Америки.

Licnograptus Ruedemann, 1947; *Marsipograptus* Ruedemann, 1947; *Nephelograptus* Ruedemann, 1947; *Ruedemannograptus* G. et H. Termier, 1948; *Reticulograptus* Wiman, 1901; *Syrrhipidograptus* Poulsen, 1924.

СЕМЕЙСТВО RHIPIDODENDRIDAE OBUT, 1957

Рабдосомы кустообразно разветвленные. Автотеки расположены по бокам ветвей, но не составляют один правильный ряд, как у дендрограптид. Сикула изогнутая. Устье сикулы и устья тек ориентированы в различные стороны. Один род.

Rhipidodendrum Kozlowski, 1949. Тип рода — *Rh. samsonowiczi* Kozlowski, 1949; н. ордовик (тремадок) Польши. От сикулы обычно отходят три ветви первого порядка, которые затем дивергируют. Автотеки, изогнутые в дорзовентральном и часто в боковом направлениях, имеют оттянутый устьевой и вентральный края. Битеки расположены у основания автотек и имеют округлое устье. (Рис. 42). Один вид. Н. ордовик (тремадок) Польши.

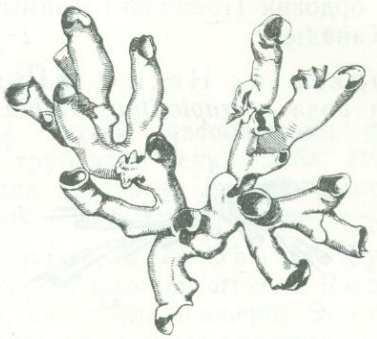


Рис. 42. *Rhipidodendrum samsonowiczi* Kozlowski, ×40.
Н. ордовик (тремадок) Польши (Kozlowski, 1949).

СЕМЕЙСТВО PTILOGRAPTIDAE HOPKINSON, 1875

Рабдосомы древовидно разветвленные, с перисто расположенными боковыми ветвями. Ордовик — силур.

Ptilograptus Hall, 1865. Тип рода — *P. plumosus* Hall, 1865; н. ордовик Канады. Рабдосомы древовидно ветвистые, с перисто расположенными боковыми ветвями, несущими ряд мелких зубцевидных автотек, иногда обнаруживающихся в плоских отпечатках. (Табл. IV, фиг. 2). Несколько видов. Один вид в в. ордовике Эстонии; ордовик — силур Европы, С. Америки и Австралии.

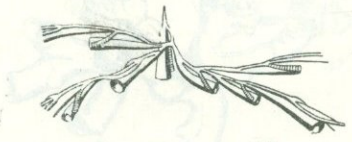
СЕМЕЙСТВО ANISOGRAPTIDAE BULMAN, 1950

Рабдосомы с ветвями, свисающими книзу от сикулы, горизонтальными или несколько приподнятыми кверху. Ветвление дихотомическое и боковое. Автотеки, битеки и столотеки, как у типичных дендроидей; битеки могут быть редуцированы. По общему строению рабдосом представители этого семейства являются переходными формами от дендроидей к граптолоидеям, но, принимая во внимание специфику морфологии тек, их следует относить к дендроидеям. (Рис. 43 и 44). Н. Ордовик (тремадок).

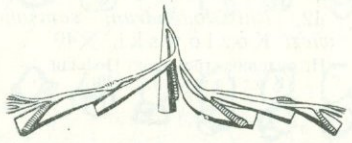
Anisograptus Ruedemann, 1937. Тип рода — *A. matanensis* Ruedemann, 1937; в. кембрий Канады. Рабдосомы образованы

свисающими книзу, горизонтальными или несколько приподнятыми кверху, изгибающимися дихотомическими ветвями. Ветвление начинается тремя ветвями первого порядка, от которых образуются ветви высших порядков (до 40 и более ветвей пятого или шестого порядков). Автотеки зубчатые, битеки короткие. (Табл. IV, фиг. 3; рис. 43). Несколько видов. Н. ордовик (тремадок) Таймыра, Норвегии и Канады.

Clonograptus Hall et Nicholson, 1873. Тип рода — *Graptolithus rigidus* Hall,



43



44

Рис. 43 и 44. Представители семейства Anisograptidae.

Рис. 43. Схема развития начальной части рабдосомы рода *Anisograptus* Ruedemann. Рис. 44. Схема развития начальной части рабдосомы *Clonograptus tenellus* (Linnarson) (Bulman, 1941).

1858; н. ордовик (тремадок) Канады. Рабдосомы с горизонтальными, дихотомирующими ветвями до 8—9 порядков (обычно до 5—6 порядков). Первые две ветви, составляющие перемычку — фуникул, короткие; последующие ветви все более и более удлиненные, прямые или несколько изгибающиеся. Автотеки зубчатые, умеренно или полого наклоненные к дорзальному краю ветви и незначительно налегающие друг на друга. Битеки маленькие, короткие. (Табл. IV, фиг. 4; рис. 29а и 44). Несколько видов. Н. ордовик (тремадок) Таймыра и Русской платформы; н. ордовик (тремадок) Европы, Азии, Австралии, С. Америки.

Triograptus Monsen, 1925. Тип рода — *T. osloensis* Monsen, 1925; н. ордовик (тремадок) Норвегии. Рабдосомы образованы горизонтальными или несколько опущенными тремя ветвями первого порядка, оставшимися в результате редукции ветвей высших порядков у предковых форм, родственных анизограптам. Наличие битек проблематично. (Табл. IV, фиг. 5). Три вида. Н. ордовик (тремадок) Таймыра, Норвегии, Канады и Новой Зеландии.

Adelograptus Bulman, 1941; *Radiograptus* Bulman, 1950; *Staurograptus* Emmons, 1855.

СЕМЕЙСТВО ACANTHOGRAPTIDAE BULMAN, 1938

Рабдосомы либо древовидно и кустообразно разветвленные, либо имеют вид конической, чашеобразной, уплощенной или неправильно разветвляющейся сети с ячеями, образованными анастомозом самих ветвей. Теки отходят от ветвей в виде удлиненных тонких трубок, либо находятся внутри ветвей. В таком случае на их поверхности видны только округлые устьица тек. Встречаются как прикрепленные, так и планктонные формы. Ордовик — силур.

Acanthograptus Spencer, 1878. Типа рода — *A. granti* Spencer, 1878; н. силур США. Рабдосомы кустообразно и древовидно разветвленные. Ветви обычно очень толстые, разветвляющиеся — либо незакономерно, либо дихотомически. Автотеки отходят от ветвей в виде удлиненных тонких трубок. (Табл. IV, фиг. 6). Несколько видов. В. ордовик Эстонии; ордовик — силур Европы и С. Америки.

Thallograptus Ruedemann, 1925 (non Öpik, 1928). Тип рода — *Dendrograptus? succulentus* Ruedemann, 1904; ордовик США. Рабдосомы кустообразно разветвленные. Ветви обычно тонкие, незакономерно разветвляющиеся. Автотеки трубчатые, открывающиеся в виде пор на поверхности ветвей. (Табл. IV, фиг. 7). Много видов. Ордовик — силур Эстонии; ордовик — силур Европы и С. Америки.

Dyadograptus Obut, 1960. Тип рода — *D. praecursor* Obut, 1960; ср. ордовик Эстонии. Рабдосомы древовидно ветвистые. Ветвление незакономерное. Наблюдается анастомоз ветвей, в результате которого образовались ячеи различной величины. Автотеки трубчатые, находятся внутри ветвей; их устья расположены на поверхности ветвей, как у родов *Thallograptus, Coremagraptus* и *Palaeodictyota*. (Табл. IV, фиг. 8). Один вид. Ср. ордовик Эстонии.

Koremagraptus Bulman, 1927. Тип рода — *K. onniensis* Bulman, 1927; н. силур Англии. Рабдосомы состоят из анастомозирующих ветвей и имеют вид конической сети.

Устья тек открываются внутрь конуса рабдосомы. (Табл. IV, фиг. 9). Несколько видов. В. ордовик — силур Европы.

DENDROIDEA INCERTAE SEDIS

Polygonograptus Bouček, 1957. Тип рода — *Palaeodictyota sokolovi* Obut, 1953; в. ордовик Эстонии. Рабдосома состоит из анастомозирующих ветвей, образующих уплощенную и неправильно разрастающуюся сеть с пяти-шестиугольными ячеями. На поверхности ветвей многочисленные маленькие устьица тек. (Табл. IV, фиг. 10; рис. 17). Два вида. В. ордовик Эстонии; н. силур (в. венлок) Чехии.

Coelograptus Ruedemann, 1947.

ОТРЯД INOCAULIDA

По всей вероятности, Inocaulida являются только бентонными формами. Этот отряд представлен одним семейством Inocaulidae.

СЕМЕЙСТВО INOCAULIDAE RUEDEMANN, 1947

Рабдосомы древовидные, состоящие из одного ствола или разветвленные. Автотеки удлиненные, почти прямые или изогнутые, расположенные вдоль ствола и ветвей или образующие пучки на концах ветвей. Ордовик — силур.

Inocaulis Hall, 1851. Тип рода — *I. plumulosa* Hall, 1851; н. силур С. Америки. Рабдосомы древовидно разветвленные. Ветвление либо незакономерное, либо неправильно дихотомическое. Ветви относительно толстые. На поверхности ветвей в шахматном порядке расположены многочисленные тонкие трубчатые теки, которые на дистальном конце каждой ветви собраны в короткие пучки. (Табл. IV, фиг. 11). Несколько видов. Н. силур (лландовери) Эстонии; ордовик — силур С. Америки и Европы.

Boucekocaulis Obut, 1960. Тип рода — *Acanthograptus jubatus* Obut, 1953; в. силур (в. лудлов) Латвии. Рабдосомы древовидно разветвленные. Вдоль поверхности толстых ветвей расположены удлиненные, тонкие трубчатые теки. (Табл. IV, фиг. 12). Два вида. Силур (в. лудлов) Латвии; силур (в. венок — н. лудлов) Чехии.

Estoniocaulis Obut et Rytzk, 1958. Тип рода — *Inocaulis jarvensis* Rosenstein, 1940; н. силур (лландовери) Эстонии. Рабдосомы древовидно разветвленные. От главного ствола через определенные промежутки отходят боковые ветви. На поверхности ветвей находятся многочисленные тонкие волосовидные теки, которые на дистальном конце каждой ветви собраны в длинные пучки. (Табл. IV, фиг. 13). Один вид. Н. силур (лландовери) Эстонии.

К этому семейству, вероятно, относятся еще три рода.

Crinocaulis Obut, 1960. Тип рода — *C. flosculus* Obut, 1960; н. силур (лландовери) Эстонии. Рабдосомы состоят из длинного тонкого стебля, имеющего поперечноребристое строение и оканчивающегося венцом ветвей, на которых помещаются удлиненные теки, обращенные внутрь венца. (Табл. V, фиг. 1). Один вид. Н. силур (лландовери) Эстонии.

Diplospirograptus Ruedemann, 1925; *Medusaegraptus* Ruedemann, 1925.

ОТРЯД TUBOIDEA

Рабдосомы либо древовидно ветвистые, либо имеют облик сети, возникшей путем соединения между ветвями посредством диссепиментов, которые, в отличие от дендроидей, образованы битеками или пучками тек, отходящих от одной ветви и внедрившихся в соседнюю ветвь. Почкование у тубоидей диадное, причем от одной столотеки могли отпочковаться автотека с битекой или со столотекой, две битеки, битека со столотекой или две столотеки. Tuboidea, по-видимому, являлись только бентонными формами. Н. ордовик (тремадок) — силур. Представлен семействами Tubidendridae и Idiotubidae.

СЕМЕЙСТВО TUBIDENDRIDAE KOZLOWSKI, 1949

Рабдосомы образованы путем соединения ветвей посредством диссепиментов, которые, в отличие от диссепиментов у дендроидей, образованы битеками или пучками тек, отходящих от одной ветви и внедряющихся в соседнюю ветвь. Устройство основания рабдо-

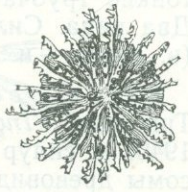
сомы не изучено. Один род. Н. ордовик (в. тремадок).

Tubidendrum Kozlowski, 1938.

СЕМЕЙСТВО IDIOTUBIDAE KOZLOWSKI, 1949

В основании трубчатых рабдосом теки, переплетаясь между собой, образуют плоский постамент — текоризу, над которой возвышаются изолированные или собранные в пучки трубки автотек и битек. Таким образом, каждая автотека состоит из двух частей: горизонтальной части, составляющей текоризу, и свободной части, поднимающейся над поверхностью текоризы. Битеки также участвуют в образовании текоризы и сопутствуют автотекам вне ее. Местоположение столотек ограничивается только текоризой. Н. ордовик (тремадок) — силур.

45



46

Рис. 45 и 46. Представители семейства Idiotubidae.
Рис. 45. *Idiotubus* sp., × 8. Н. ордовик (тремадок) Польши (Kozlowski, 1949). Рис. 46. *Discograptus schmidti* Wiman, × 4. Силур о. Готланда (Wiman, 1900).

Idiotubus Kozlowski, 1949. Тип рода — *I. typicalis* Kozlowski, 1949; н. ордовик (тремадок) Польши. Рабдосомы состоят из текоризы и возвышающихся над ней изолированных друг от друга автотек. Текориза тонкая, уплощенная, образованная слегка уплощенными трубками, расположенными в один или два слоя. Автотеки расположены на текоризе незакономерно и более или менее наклонены в одну сторону. Их свободные части довольно прямые и нередко достаточно длинные. Устье автотек в вентральной части удлиненное. Битеки распределены на поверхности и внутри текоризы, не возвышаясь над ней подобно автотекам. (Рис. 45). Несколько видов. Н. ордовик (тремадок) Польши.

Galeograptus Wiman, 1901. Тип рода — *G. wennersteni* Wiman, 1901; н. силур (лландовери) о. Готланда. Рабдосомы состоят из уплощенной дисковидной текоризы и возвышающихся над ней дихотомирующих ветвей с автотеками и битеками, наиболее многочисленными у основания и на нижней части ветвей. (См. рис. 9). Один вид. Н. силур (лландовери) о. Готланда.

Discograptus Wiman, 1901. Тип рода — *D. schmidti* Wiman, 1901; н. силур (лландовери) о. Готланда. Рабдосомы состоят из дисковидной текоризы и возвышающихся над ней простых, недихотомирующих ветвей с автотеками и битеками. Последние концентрируются во внутренней части групп автотек и у основания их, никогда не поднимаясь, однако, вдоль ветвей так высоко, как у рода *Galeograpus*. (Рис. 46). Один вид. Н. силур (лландовери) о. Готланда.

Calycotubus Kozlowski, 1949; *Conitubus* Kozlowski, 1949; *Cyclograptus* Spencer, 1884.

К этому же семейству, вероятно, относятся: *Calyptograptus* Spencer, 1878; *Epigraptus* Eisenack, 1941; *Rhodonograptus* Počta, 1894.

ОТРЯД CAMAROIDEA

Близок к отряду Tuboidea. Наиболее характерными являются автотеки, также состоящие из двух частей, но здесь эти две части значительно специализированы. Нижние части автотек, помещающиеся в постаменте, похожем на текоризу тубоидей, образуют камеры, имеющие больший диаметр, чем диаметр верхних, свободных частей (collum) автотек (см. рис. 48). Битеки и столотеки имеются не у всех представителей отряда. Бентонные формы. Н. ордовик. Представлен семействами Bithecocamaridae и Cysticamaridae.

СЕМЕЙСТВО BITHECOCAMARIDAE BULMAN, 1955

Три типа тек. Автотеки имеют хорошо развитый collum. Один род.

Bithecocamara Kozlowski, 1949. Тип рода — *B. gladiator* Kozlowski, 1949; н. ордовик (тремадок) Польши. Над большими камерами нижней части автотек возвышаются относительно длинные и тонкие трубчатые их части — collum. (Рис. 47). Несколько видов. Н. ордовик (в. тремадок) Польши.

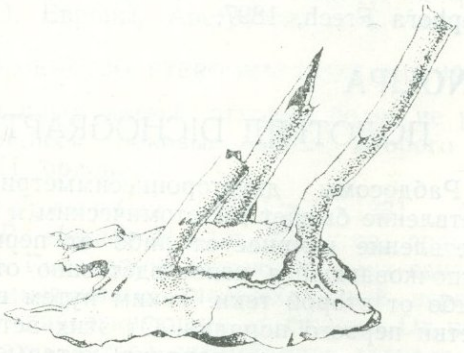
СЕМЕЙСТВО CYSTICAMARIDAE BULMAN, 1955

Битеки и столотеки отсутствуют. Столоны погружены в экстракамеральную ткань. Ордовик.

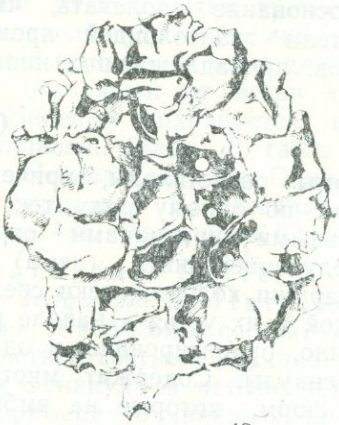
Syringotaenia Obut, 1953. Тип рода — *S. bystrowi* Obut, 1953; н. ордовик Ленинградской области. Лентовидные, изо-

гнутые соответственно неровностям субстрата, рабдосомы, состоящие из плотно прилегающих друг к другу широких нижних частей камер (camara) автотек, над которыми возвышаются короткие и меньшие в поперечнике их верхние части (collum). (Табл. V, фиг. 2). Один вид. Н. ордовик Ленинградской области.

Cysticamara Kozlowski, 1949 (рис. 48); *Flexicollicamara* Kozlowski, 1949; *Graptocamara* Kozlowski, 1949; *Tubicamara* Kozlowski, 1949.



47



48

Рис. 47 и 48. Представители отряда Camaroidea.
Рис. 47. *Bithecocamara gladiator* Kozlowski, × 30. Н. ордовик (тремадок) Польши.
Рис. 48. *Cysticamara accolis* Kozlowski, × 28. Н. ордовик (тремадок) Польши (Kozlowski, 1949).

ОТРЯД STOLONOIDEA

В 1949 г. Р. Козловский описал вместе с тремадокскими граптолитами хитиноподобные остатки экзоскелетов колониальных организмов, которые отнес к двум видам одного рода *Stolonodendrum* Kozlowski, 1949. Тип рода — *S. uniramosum* Kozlowski, 1949 (Bulman, 1955). Р. Козловский считал, что этот род должен быть отнесен к новому самостоятельному отряду граптолитов. Однако столоноидеи, по Р. Козловскому, совершенно отличаются от всех известных граптолитов. Ветвление колоний столоноидей не имеет какого-либо определенного порядка. Ветви возникают на разных интервалах и в различном количестве. Одна и та же ветвь в разных участках не имеет постоянного диаметра. Одни участки ее очень тонкие, другие имеют вздутия и утолщения. В процессе формирования экзоскелета не происходит образования хитинозных колец с соединительными швами в виде зигзагообразной линии, характерных для всех граптолитов. Теки столоноидей однотипные и, судя по тому, что они отходят непосредственно от столонов, являются столотеками, но последующего почкования их с образованием автотек и битек не происходит. Их устья, беспорядочно расположенные и открывающиеся на поверхности ветвей, имеют вид полукруглых отверстий. Весьма вероятно, что столоноидеи являются представителями самостоятельного класса.

КЛАСС GRAPTOLOIDEA. ГРАПТОЛОИДЕИ

Graptoloidea имеют сплошной или сетчатый скелет. Рабдосомы состоят из одной или нескольких прямых, либо изгибающихся ветвей, образованных одним или двумя рядами ячеек (тек), в которых помещались отдельные зооиды. Представлены только планктонными или эпипланктонными формами. Планктонные формы имели плавательный пузырь — пневматофор (см. табл. II, фиг. 2; рис. 10), центральное двуслойное тело — поплавок (см. табл. 1 и рис. 12) или вместилища в сетчатом скелете (см. табл. VIII, фиг. 5; рис. 13), заполненные газом, вероятно азотом, выделявшимся зооидами. Эпипланктонные формы прикреплялись к плавучим водорослям или к пленкам планктонных микроскопических водорослей посредством нити — нéмы (см. рис. 14) или посредством изгибающейся проксимальной части начальной ветви. (Табл. IX, фиг. 8; рис. 71). Колонии,

как правило, только с одинаковыми — мономорфными — теками, в которых помещались зооиды-гермафродиты. Твердые столоны у них отсутствуют.

В связи с наличием переходных форм в семействе Anisograptidae отряда Dendroidea имеется основание полагать, что первые представители граптолоидей произошли от граптолитов, принадлежавших классу Stereostolonata. Оплодотворение яиц у граптолоидей могло происходить вне материнского организма в водной среде. Из яйца вылупливался эмбрион, который развивался в зооид, существовавший в первоначальной ячейке — сикуле. (Табл. II, фиг. 3; рис. 18). Н. ордовик (тремадок) — в. силур включительно. Объединяет отряды: Axonolipa Frech, 1897, и Axonophora Frech, 1897.

ОТРЯД AXONOLIPA

Рабдосомы разветвлены, причем каждая ветвь несет по одному ряду тек. Главными отличительными признаками отряда являются следующие: нить (нема) находится только снаружи колонии, теки соединены полой трубкой и их устья в начале рабдосомы, как правило, ориентированы в одну сторону с устьем сикулы. Содержит много эпипланктонных форм, которые на эмбриональной стадии развития, как и все граптолиты, могли находиться во взвешенном состоянии в воде, имея плавательный пузырь (пневматофор). В дальнейшем пневматофор редуцировался, и рабдосомы прикреплялись к пленке планктонных микроскопических водорослей немой, как у диктионем (см. рис. 14). Однако известны случаи, когда на ранних стадиях развития таких форм происходила задержка редукции пневматофора, и тогда некоторое время они могли вести планктонный образ жизни. Кроме того, среди аксонолип имеются также и истинно планктонные формы (голопланктон), у которых рабдосомы снабжены двуслойным центральным телом — поплавком, который был вместилищем газа, выделявшегося колонией. (Табл. I и рис. 12).

В ордовике Axonolipa имели широкое распространение. С течением времени и по мере развития среди них все больше и больше возникали, и к концу ордовика сохранились только специализированные формы, приспособленные к эпипланктонному образу жизни, зависимому от жизни их планктонных хозяев. Последние погибли в результате частых изменений физико-географических условий, являвшихся следствием тектонических движений на границе ордовика и силура. Вместе с этими планктонными формами погибли и эпипланктонные аксонолипы: ни один из их представителей не встречен позже ордовика. В конце ордовика аксонолипы были полностью вытеснены более приспособленными голопланктонными формами граптолитов отряда Axonophora. Объединяет подотряды Dichograptina Obut, 1957; Leptograptina Obut, 1957.

ПОДОТРЯД DICHOGRAPTINA

Рабдосомы двустороннесимметричны. Их ветвление бывает дихотомическим и боковым. Ветвление начинается либо от первой теки, отпочковавшейся непосредственно от сикулы, либо от второй теки. Таким путем возникали ветви первого порядка. От этих ветвей отходят ветви второго порядка, которые, в свою очередь, продолжая разветвляться, могли давать ветви третьего порядка и т. д., до девяти порядков и больше. Известны формы с числом прямых или несколько изогнутых ветвей высших порядков, превышающим 64, и с количеством их, равным 64 (шестой порядок), 32, 24 (пятый порядок), 16, 12 (четвертый порядок), 8, 6 (третий порядок), 4 (второй порядок), 2, 1 (первый порядок). Теки простые, прямые или слегка изогнутые, налегающие друг на друга; они расположены в один ряд. Н. и ср. ордовик.

Включает семейства: Bryograptidae, Dichograptidae, Tetragraptidae, Phyllograptidae, Didymograptidae, Sinograptidae, Abrograptidae, Azygograptidae, Corynoididae.

СЕМЕЙСТВО BRYOGRAPTIDAE OBUT, 1957

Рабдосомы имеют две симметричные главные ветви первого порядка, дивергирующие от сикулы. Главные ветви, разветвляясь, дают боковые ветви второго порядка, от которых, в свою очередь, могут возникать добавочные ответвления. Сикула тонкая, удлиненная, снабженная немой. Теки обычно простые, прямые или слабо изогнутые, удлиненные, круглые в поперечном сечении, налегающие друг на друга, несколько расширяются к устью, внешний край которого может быть оттянутым в сторону и книзу. Н. ордовик (в. тремадок).

ПОДСЕМЕЙСТВО BRYOGRAPTINAE OBUT, 1957

Главные ветви, разветвляясь, образуют боковые ветви, от которых, в свою очередь, возникают добавочные ответвления. Н. ордовик (в. тремадок).

Bryograptus Lapworth, 1880. Тип рода — *B. kjerulfi* Lapworth, 1880; н. ордовик Англии. Рабдосомы состоят из двух свисающих симметричных главных ветвей, дивергирующих от сикулы под некоторым углом. От каждой из этих ветвей отходят боковые ветви, которые дают добавочные ответвления. (Табл. V, фиг. 3). Несколько видов. Н. ордовик С.-З. Европы, Австралии и С. Америки

ПОДСЕМЕЙСТВО PTEROGRAPTINAE MU, 1950

От главных ветвей отходят более не разветвляющиеся боковые ветви второго порядка. Н. ордовик.

Pterograptus Holm, 1881. Тип рода — *P. elegans* Holm, 1881; ср. ордовик Швеции. Рабдосомы состоят из двух свисающих симметричных главных ветвей первого порядка, дивергирующих от сикулы. От каждой из этих ветвей симметрично отходят более не разветвляющиеся боковые ветви второго порядка, которые иногда бывают попарно приближены друг к другу. (Табл. V, фиг. 4 и 5). Несколько видов. Один вид в ср. ордовике (лланвирн) Казахстана; ср. ордовик (н. лланвирн) С.-З. Европы, Азии, Австралии и Ю. Америки.

Mimograptus Harris et Thomas, 1940; *Pendeograptus* Bouček et Přibyl, 1953. *Sigmagraptus* Ruedemann, 1904; *Trichograptus* Nicholson, 1876.

СЕМЕЙСТВО DICHOGRAPTIDAE LAPWORTH, 1873

Ветвление рабдосом начинается от первой теки, отпочковавшейся непосредственно от сикулы. Таким путем возникали ветви первого порядка, направленные в противоположные стороны и образующие перемычку — фуникул (funiculus). От фуникула отходят короткие ветви второго порядка, которые, также в результате дихотомии, образуют по две ветви третьего порядка. Эти последние бывают одинаково длинные, более не разветвляющиеся, и бывают чередующиеся — одна длинная и одна короткая в каждой паре, причем только короткие ветви, далее разветвляясь, дают в свою очередь ветви четвертого порядка: либо одинаково длинные, либо чередующиеся — короткие и длинные, так что только короткие ветви, продолжая ветвиться, образуют еще пару ветвей следующего порядка и т. д. Число конечных ветвей у различных представителей семейства может превышать 64 (7—9 порядок) и может быть равным 64 (шестой порядок), 32, 24 (пятый порядок), 16, 12 (четвертый порядок), 8, 6 (третий порядок). Н. ордовик (тремадок).

Loganograptus Hall, 1868. Тип рода — *Graptolithus logani* Hall, 1858; н. ордовик Канады. Рабдосомы с 16—18 дихотомическими и боковыми длинными конечными ветвями четвертого и третьего порядка. Ветви фуникула и ветви второго порядка примерно одинаковой длины. Ветви третьего порядка либо одинаково короткие, либо разные по длине (одна короткая и одна длинная в каждой паре, отходящей от ветви третьего порядка). Нередко сохраняется центральное тело — поплавок. (Табл. I; табл. V, фиг. 6; рис. 12). Несколько видов. Один вид в н. и низах ср. ордовика Казахстана; н. ордовик С.-З. Европы, Азии, Австралии, Ю. и С. Америки.

Dichograptus Salter, 1863. Тип рода — *D. sedgwickii* Salter, 1863; н. ордовик Англии. Рабдосомы состоят из 8 или 6 длинных ветвей третьего порядка. Две короткие ветви фуникула и четыре ветви второго порядка примерно одинаковой длины. (Табл. V, фиг. 7). Несколько видов. Н. ордовик Русской платформы и Тянь-Шаня; н. ордовик Европы, Азии, Австралии, С. и Ю. Америки.

Anomalograptus Clark, 1924; *Goniograptus* M'Coy, 1876; *Herrmannograptus* Monsen, 1937; *Temnograptus* Nicholson, 1876; *Zygograptus* Harris et Thomas, 1941.

СЕМЕЙСТВО TETRAGRAPTIDAE MU, 1950

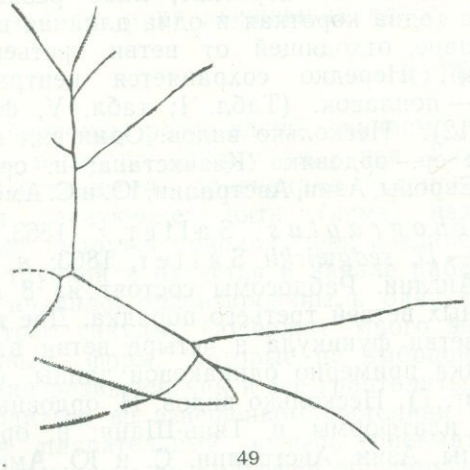
В результате дихотомии рабдосомы состоят из 4 длинных ветвей второго порядка. Ветвление начинается от первой теки, отпочковавшейся непосредственно от сикулы. Таким путем возникали короткие ветви первого порядка, образующие фуникул. От фуникула отходят длинные ветви второго порядка, которые, далее разветвляясь, могли давать боковые и добавочные ветви высших порядков. Н. ордовик — низы ср. ордовика.

ПОДСЕМЕЙСТВО HOLOGRAPTINAE MU, 1950

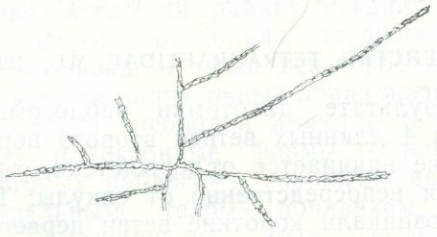
В результате дихотомии рабдосомы состоят из 4 длинных ветвей второго порядка, от которых отходят боковые и добавочные ветви высших порядков. Н. ордовик.

Hologroptus Holm, 1881 (*Rouvilligraptus* Barrois, 1893). Тип рода — *H. expansus* Holm, 1881; н. ордовик Швеции. Ветви первого порядка образуют короткий фуникул, от которого отходят 4 длинные ветви второго порядка. От этих ветвей с двух сторон отходят боковые ветви, которые могут также разветвляться. (Рис. 49). Несколько видов. Н. ордовик Европы и С. Америки.

Schizograptus Nicholson, 1876. Тип рода — *Dichograptus reticulatus* Nicholson, 1868; н. ордовик (арениг) Англии. Ветви первого порядка образуют короткий фуникул, от которого отходят 4 длинные ветви второго порядка. От этих ветвей только с одной стороны отходят боковые ветви, которые могут



49



50

Рис. 49 и 50. Представители семейства Tetragraptidae.

Рис. 49. *Holograptus expansus* Holm, × 1. Н. ордовик Швеции (Bulman, 1941). Рис. 50. *Schizograptus reticulatus* (Nicholson), × 1. Н. ордовик (арениг) Англии (Elles and Wood, 1902).

также разветвляться. (Рис. 50). Несколько видов. Н. ордовик Европы, С. Америки и Австралии.

Anthograptus Törnquist, 1904; *Brachiograptus* Harris et Keble, 1932; *Calamograptus* Clark, 1924; *Trochograptus* Holm, 1881.

ПОДСЕМЕЙСТВО TETRAGRAPTINAE MU, 1950

В результате дихотомии рабдосомы состоят из 4 длинных ветвей второго порядка, более не разветвляющихся. Ветви бывают прямые, изогнутые или поднятые кверху. Н. ордовик — низы ср. ордовика.

Tetragraptus Salter, 1863. Тип рода — *Fucoides serra* Brongniart, 1828 (*Graptolithus bryonoides* Hall, 1858); н. ордовик Канады. Рабдосомы состоят из 4 длинных ветвей второго порядка, возникших в результате дихотомии, и 2 коротких горизонтальных ветвей фуникула. Ветви второго порядка горизонтальные. Планктонные формы, имевшие центральное тело — поплавок. Очень много видов. (Табл. V, фиг. 8). Н. ордовик Русской платформы, Таймыра, о. Беннета, Казахстана и Ср. Азии; н. ордовик Европы, Азии, Австралии, Ю. и С. Америки.

Подроды: *Tetragraptus* Salter, 1863; *Eotetragraptus* Bouček et Přibyl, 1953 (табл. V, фиг. 9 и 10); *Paratetragraptus* Obut, 1957 (табл. V, фиг. 11).

СЕМЕЙСТВО PHYLLOGRAPTIDAE LAPWORTH, 1869

Рабдосомы состоят из 4 или 2 сросшихся дорзальными сторонами ветвей. Н. ордовик — низы ср. ордовика (н. лланвирн).

Phyllograptus Hall, 1858. Тип рода — *Ph. typus* Hall, 1958; н. ордовик Канады. Рабдосомы четырехрядные, состоящие из 4 сросшихся дорзальными сторонами ветвей второго порядка. Присутствие немы не установлено. (Табл. V, фиг. 12; рис. 28в, г). Много видов. Н. ордовик Русской платформы, бассейна р. Амдермы, Таймыра, низовьев р. Енисея, бассейна р. Колымы, Казахстана и Ср. Азии; н. ордовик Европы, Азии, Австралии, Ю. и С. Америки и Гренландии.

Oncograptus T. S. Hall, 1914. Тип рода — *O. ypsilon* T. S. Hall, 1914; н. ордовик Австралии. Рабдосомы состоят из двух поднятых кверху от сикулы ветвей, в проксимальной части сросшихся дорзальными сторонами и расходящихся под некоторым углом в дистальной части. Развитие их сходно с развитием примитивных дихограптов. Теки длинные, тонкие, налегающие друг на друга почти по всей их длине. Концы их устий могут быть шиповидно оттянутыми в сторону и вниз. (Табл. V, фиг. 13). Несколько видов. Один вид в н. ордовике Таймыра; верхние слои н. ордовика Азии, Австралии и С. Америки.

Cardiograptus Harris et Keble, 1916. Тип рода — *C. morsus* Harris et Keble, 1916; ср. ордовик (н. лланвирн) Австралии. Рабдосомы двурядные, вытянутые или овальные. В дистальной части имеют синус различной глубины (иногда почти незаметный), являющийся реликтом двуветвистой рабдосомы. Теки полностью или почти пол-

ностью налегают друг на друга. (Табл. V, фиг. 14). Несколько видов. Один вид в низах ср. ордовика (н. лланвирне) Ю. Казахстана; н. ордовик — низы ср. ордовика (н. лланвирн) Австралии, Азии (Китай) и С. Америки.

Skiagraptus Harris, 1933.

Сюда же условно относится *Trigonograptus* Nicholson, 1869. Тип рода — *T. lanceolatus* Nicholson, 1869; ср. ордовик (н. лланвирн) Англии. Рабдосомы вогнуто-выпуклые или треугольные в поперечном сечении, состоящие из двух рядов тек. Теки прямые или слегка изогнутые, налегающие друг на друга по всей их длине; устьевые края их образуют ровную линию вентральных краев рабдосомы. (Табл. V, фиг. 15). Несколько видов. Два вида — в н. ордовике и в низах ср. ордовика (лланвирн) о. Беннета, в бассейне р. Колымы и в Казахстане; н. ордовик Европы, Азии, Австралии и С. Америки.

СЕМЕЙСТВО DIDYMOGRAPTIDAE MU, 1950

Рабдосомы имеют 2 ветви первого порядка, далее не разветвляющиеся. Ветвление начинается от первой теки, отпочковавшейся непосредственно от сикулы, как у дихограптид, либо от второй теки (рис. 51). Ветви бывают прямые или изогнутые, свисающие книзу от сикулы под некоторым углом, свисающие книзу и дорзально изогнутые, расположенные горизонтально, поднятые кверху от сикулы под некоторым углом, либо поднятые кверху, затем идущие горизонтально или книзу. Н. ордовик (верхи тремадока) — ср. ордовик.

Didymograptus M'Coy, 1851. Тип рода — *Graptolithus murchisoni* Beck, 1839; ср. ордовик (в. лланвирн) Англии. Рабдосомы состоят из 2 ветвей. Ветвление начинается либо от первой теки, отпочковавшейся непосредственно от сикулы, либо от второй теки. Ветви прямые или изогнутые, прямо свисающие книзу от сикулы под некоторым углом, свисающие книзу и дорзально изогнутые. (Табл. VI, фиг. 1 и 2; рис. 27а, б, 51а). Очень много видов. Н. ордовик и низы ср. ордовика Русской платформы, Урала, Таймыра, о. Беннета, низовьев р. Енисея, бассейна р. Колымы, Казахстана и Ср. Азии; н. ордовик и низы ср. ордовика Европы, Азии, Австралии, С. Африки, Ю. и С. Америки и Гренландии.

Expansograptus Bouček et Přibyl, 1953. Тип рода — *Graptolithus extensus* Hall, 1858; н. ордовик Канады. Дидимограпты с горизонтально расположенными ветвями. (Табл. VI, фиг. 3; рис. 51б, 51в, 28б). Много видов. Н. ордовик Русской платформы, Урала, Таймыра, о. Беннета, низовьев р. Енисея, бассейна р. Колымы, Казахстана и Ср. Азии; н. ордовик Европы, Азии, Австралии, Ю. и С. Америки и Гренландии.

Janograptus Tullberg, 1880. Тип рода — *J. laxatus* Tullberg, 1880; ср. ордовик (лланвирн) Швеции. Дидимограпты с горизонтально расположенными ветвями. Вершина сикулы не возвышается над дорзальным краем ветвей. (Табл. VI, фиг. 4). Два вида. Ср. ордовик (лланвирн) Казахстана; лланвирн Швеции.

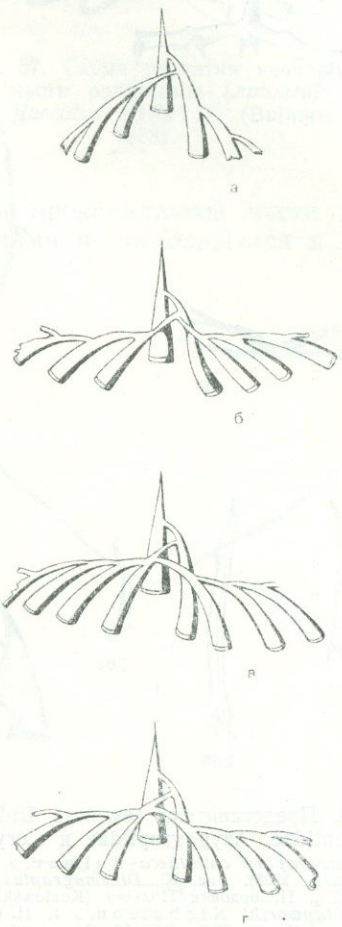


Рис. 51. Схема развития начальной части рабдосом дидимограптов.

а — Didymograptus bifidus (Hall); *б — Expansograptus extensus* (Hall); *в — Expansograptus hirundo* (Salter); *г — Isograptus gibberulus* (Nicholson) (Bulman, 1938).

Holmograptus Kozlowski, 1954. Тип рода — *Didymograptus calotheca* Bulman, 1932; н. ордовик Швеции. Рабдосомы

состоят из 2 ветвей, свисающих книзу от сикулы под некоторым углом, как у дидимограптов. Теки имеют характерно оттянутые и изогнутые устьевые края, образующие вентральную и дорзальную губы. (Рис. 52). Два

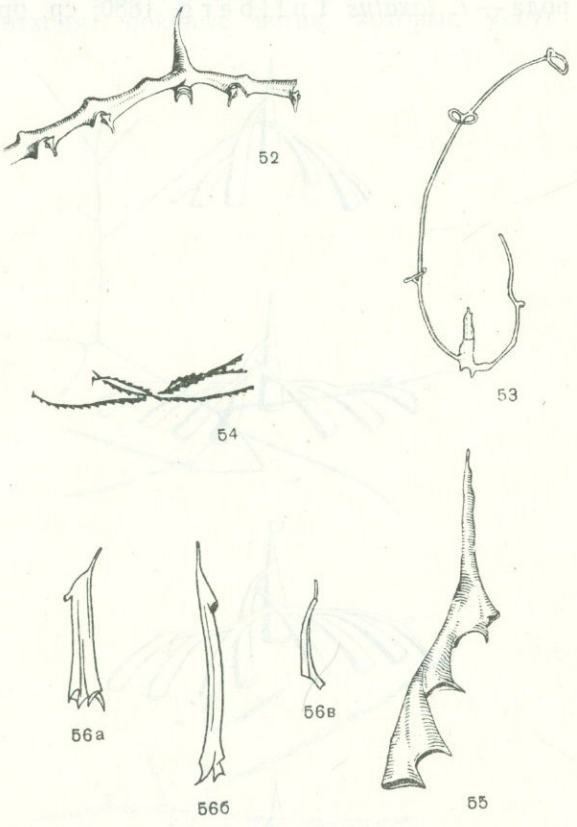


Рис. 52—56. Представители семейств Didymograptidae, Abrograptidae, Azygograptidae и Corynoididae.

Рис. 52. *Holmograptus callotheca* Bulman, × 18. Н. ордовик Швеции (Bulman, 1936). Рис. 53. *Dinemagraptus warkae* Kozlowski, × 12½. Н. ордовик Польши (Kozlowski, 1951). Рис. 54. *Azygograptus lapworthi* Nicholson, × 1. Н. ордовик (аренig) Англии (Elles and Wood, 1902). Рис. 55. *Parazygograptus erraticus* Kozlowski, × 6½. Из валуна нижнеордовикского известняка Польши (Kozlowski, 1954). Рис. 56. Виды рода *Corynoides*. *а* — *Corynoides calicularis* Nicholson; *б* — *Corynoides gracilis* Hopkinson var. *perungulata* Ruedemann; *в* — *Corynoides curtus* Lapworth, × 3. Ср. ордовик Европы, Азии и Америки (Bulman, 1938).

вида. Н. ордовик Швеции; валуны н. ордовика Польши.

Isograptus Moberg, 1892. Тип рода — *Didymograptus gibberulus* Nicholson, 1875; н. ордовик Англии. Рабдосомы имеют 2 ветви, поднятые кверху от сикулы. Ветвление начинается от второй теки. (Табл. VI, фиг. 5; рис. 28а и 51г). Несколько видов. Ордовик Таймыра и Казахстана; верхние слои н. ордовика — нижние слои ср. ордовика (н. лланвирн) Европы, Азии, Австралии и С. Америки.

Nicholsonograptus Bouček et Přibyl, 1953; *Atopograptus* Harris, 1926; *Maeandrograptus* Moberg, 1892.

СЕМЕЙСТВО SINOGRAPTIDAE MU ET LEE, 1958

Рабдосомы имеют 2 или 3 горизонтальные ветви, свисающие вниз или поднятые кверху от сикулы под некоторым углом. Теки сильно изогнуты, так что на дорзальной стороне ветвей возникает характерная гофрировка. Н. ордовик Китая.

Sinograptus Mu et Lee, 1958 (табл. VI, фиг. 6); *Allograptus* Mu et Lee, 1958.

СЕМЕЙСТВО ABROGRAPTIDAE MU, 1957

Рабдосомы имеют 2 ветви, поднятые кверху от сикулы под некоторым углом. Скелет редуцирован так, что сохраняются только устьевые окраины тек. Два рода. Н. и ср. ордовик Европы и Азии.

Abrograptus Mu, 1957; *Dinemagraptus* Kozlowski, 1951 (рис. 53).

СЕМЕЙСТВО AZYGOGRAPTIDAE MU, 1950

Рабдосомы имеют одну ветвь первого порядка, отходящую от первой теки, отпочковавшейся непосредственно от сикулы. Такое строение рабдосомы является результатом редукции одной из ветвей дидимограптид. Теки простые, слабо изогнутые, круглые в поперечном сечении, представляют собой налегающие друг на друга трубки, несколько расширяющиеся к устью. Н. — ср. ордовик.

Azygograptus Nicholson et Lapworth (in Nicholson, 1875). Тип рода — *A. lapworthi* Nicholson, 1875; н. ордовик Англии. Рабдосомы состоят из одной ветви, соответствующей правой ветви дидимограптов. Ветвь бывает свисающей, горизонтальной или поднятой кверху. (Рис. 54). Несколько видов. Н. и ср. ордовик С.-З. Европы, Азии и С. Америки.

Parazygograptus Kozlowski, 1954. Тип рода — *P. erraticus* Kozlowski, 1954; из валунов нижнеордовикского известняка Польши. Рабдосомы состоят из одной ветви, как у *Azygograptus;* отличаются тем, что ветвь у них соответствует левой ветви дидимограптов. (Рис. 55). Один вид. Валуны н. ордовика Польши.

СЕМЕЙСТВО CORYNOIDIDAE HOPKINSON ET LAPWORTH, 1875

Рабдосомы образованы очень длинной сикулой и двумя или тремя теками. Первая и вторая теки удлиненные. Они расположены вдоль сикулы, устьями книзу. Кроме того,

имеется еще одна короткая тека, устье которой направлено в сторону так, что оно ориентировано иначе, чем устье сикулы у удлиненных тек. Р. Козловский (1953) предполагает, что сикула, удлиненные теки и короткая тека соответствуют зооидам, несущим различные функции. Ср. ордовик Англии.

Corynoides Nicholson, 1867. Тип рода — *C. calicularis* Nicholson, 1867; ср. ордовик Англии. Несколько видов. (Рис. 56). Ср. и в. ордовик Европы, Азии и С. Америки.

ПОДОТРЯД LEPTOGRAPTINA

Рабдосомы двустороннесимметричные, состоящие из 2 ветвей, отходящих от второй или от третьей теки (рис. 57). От этих ветвей могут возникать боковые ветви, которые, в свою очередь, могут давать добавочные ответвления. Теки сигмоидально изогнутые, наклоненные к дорзальной стороне и расположенные в один ряд вдоль каждой ветви. Ордовик. По-видимому, только эпипланктонные формы. Прикрепление к планктону осуществлялось либо немой, либо посредством ветвей. Включает семейства: Dicranograptidae и Leptograptidae.

СЕМЕЙСТВО DICRANOGRAPTIDAE LAPWORTH, 1873

Рабдосомы состоят из 2 ветвей, идущих кверху от сикулы. Ветвление начинается только от второй теки, причем ветви могут расходиться сразу и могут срастаться в проксимальной части своими дорзальными краями, образуя на некотором расстоянии двурядную рабдосому. Ветви прямые или в различной степени изогнутые. Сильно изогнутые ветви могут образовывать петлевидные рабдосомы. Теки сигмоидально изогнуты, а их устьевая часть нередко бывает завернута внутрь. Ордовик.

Dicellograptus Hopkinson, 1871. Тип рода — *Didymograptus elegans* Carruthers, 1868; ордовик (карадок) Англии. Рабдосомы состоят из 2 расходящихся кверху от сикулы изогнутых ветвей. Сильно изогнутые ветви могут образовать петлевидные рабдосомы. Теки сигмоидально изогнутые; их устьевой край широкий, горизонтальный или суженный; у некоторых форм устьевая часть тек бывает завернута внутрь. (Табл. VI, фиг. 7—9; рис. 24б, 25б). Много видов. Ср. ордовик Таймыра; ср. и в. ордовик Казахстана; ср. ордовик (н. лланвирн) — в. ордовик Европы, Азии, Австралии и С. Америки.

Dicranograptus Hall, 1865. Тип рода — *Graptolithus ramosus* Hall, 1848; ср. ордовик Канады. Рабдосомы состоят из 2 ветвей,

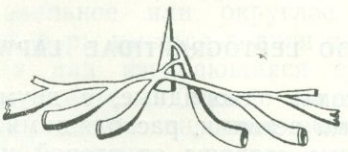
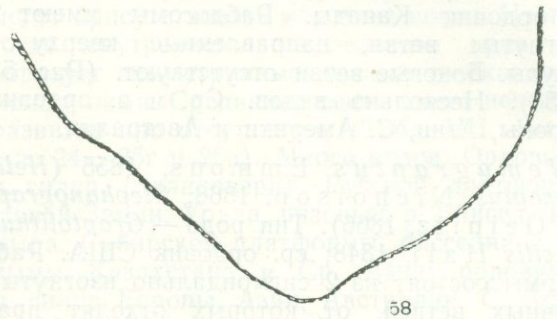
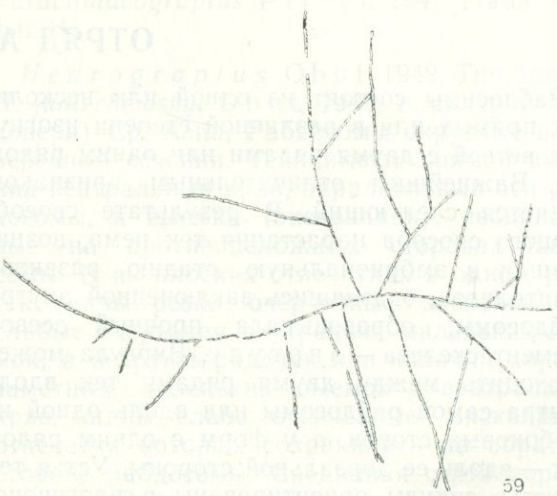


Рис. 57. Схема развития начальной части рабдосомы *Leptograptus flaccidus* (Hall) (Bulman, 1938).

сросшихся в проксимальной части дорзальными сторонами и расходящихся в дистальной части под некоторым углом. Теки, расположенные в наружной стороне ветвей, сигмоидально изогнуты. (Табл. VI, фиг. 10).



58



59

Рис. 58—59. Представители семейства Leptograptidae.

Рис. 58. *Leptograptus flaccidus* (Hall), × 1. В. ордовик Канады (Ruedemann, 1947). Рис. 59. *Pleurograptus linearis* (Carruthers), × 1. В. ордовик (карадок) Англии (Elles and Wood, 1903).

Много видов. Ср. ордовик Таймыра и Казахстана; ср. и в. ордовик Европы, Азии, Австралии, Ю. и С. Америки.

СЕМЕЙСТВО LEPTOGRAPTIDAE LAPWORTH, 1879

Рабдосомы однорядные, с двумя тонкими изогнутыми ветвями, расходящимися в противоположные стороны от второй или третьей тек. От этих ветвей, называемых главными ветвями, могут отходить боковые ветви, которые в свою очередь могут давать добавочные ветви. Теки тонкие, удлиненные, сигмоидально изогнутые, полого наклоненные к дорзальной стороне. Ср. и в. ордовик.

Leptograptus Lapworth, 1873. Тип рода — *Graptolithus flaccidus* Hall, 1865; в. ордовик Канады. Рабдосомы имеют 2 изогнутые ветви, направленные кверху от сикулы. Боковые ветви отсутствуют. (Рис. 57 и 58). Несколько видов. Ср. и в. ордовик Европы, Азии, С. Америки и Австралии.

Nemagraptus Emmons, 1855 (*Helicograptus* Nicholson, 1868; *Stephanograptus* Geinitz, 1866). Тип рода — *Graptolithus gracilis* Hall, 1848; ср. ордовик США. Рабдосомы состоят из 2 сигмоидально изогнутых главных ветвей, от которых отходят правильно расположенные боковые ветви. (Табл. VI, фиг. 11 и 12; рис. 26б). Несколько видов. Ср. ордовик Таймыра и Ср. Азии; ср. ордовик Европы, Азии, Австралии и С. Америки.

Geitonograptus Obut et Zubtzov gen. nov. Тип рода — *G. suni* Obut et Zubtzov sp. nov.; ср. ордовик Ср. Азии. Рабдосомы имеют 2 тонкие главные ветви, которые сначала поднимаются кверху от сикулы, затем полого изгибаются субсигмоидально. Ветви второго порядка либо единичны, либо отсутствуют. Род является промежуточным между *Leptograptus* и *Nemagraptus*. (Табл. VI, фиг. 13). Несколько видов. Один вид в ср. ордовике Ср. Азии; ср. ордовик (ср. лландейло) Европы, Азии и С. Америки.

Pleurograptus Nicholson, 1867. Тип рода — *Cladograptus linearis* Carruthers, 1858; в. ордовик (в. карадок) Шотландии. Рабдосомы состоят из 2 изогнутых, горизонтальных или приподнятых кверху и направленных в противоположные стороны от сикулы главных ветвей, от которых отходят неправильно расположенные боковые ветви. Последние могут давать добавочные ответвления. (Рис. 59). Несколько видов. В. ордовик Европы, Азии, Австралии, С. Америки.

Amphigraptus Lapworth, 1873; *Clematograptus* Hopkinson, 1875; *Syndyograptus* Ruedemann, 1908.

ОТРЯД AXONOPHORA

Рабдосомы состоят из одной или нескольких прямых или в различной степени изогнутых ветвей с двумя рядами или одним рядом тек. Важнейшим отличительным признаком является следующий. В результате своеобразного способа нарастания тек нема, возникавшая в эмбриональную стадию развития граптолитов, оказавшись заключенной внутри рабдосомы, образовывала прочный осевой элемент скелета — виргулу. Виргула может проходить между двумя рядами тек вдоль центра самой рабдосомы или вдоль одной из ее боковых сторон, а у форм с одним рядом тек — вдоль ее дорзальной стороны. Устья тек и устье сикулы ориентированы в противоположные стороны. (Табл. II, фиг. 4—7).

Отряд представлен большим числом планктонных форм, колонии которых имели плавательный пузырь (пневматофор) или вместилища в сетчатом скелете, заполненные газом. Таким путем создавалась плавучесть, и под действием течений граптолиты переносились из одного морского бассейна в другой. Имелись также эпипланктонные формы, прикреплявшиеся изогнутой проксимальной частью рабдосомы к плавучим водорослям и к пленкам планктонных микроскопических водорослей. Ордовик — силур. Объединяет подотряды: Diplograptina Obut, 1957; Monograptina Obut, 1957.

ПОДОТРЯД DIPLOGRAPTINA

Рабдосомы состоят из одной или нескольких (синрабдосомы) прямых или слабо изогнутых ветвей, несущих два ряда тек, и имеют сплошной или сетчатый наружный хитинозный скелет — перидерму. Формы со сплошной перидермой плавали посредством пневматофора. Формы с сетчатым скелетом были лишены пневматофора, но сохраняли плавучесть за счет сетчатой перидермы, снабженной газовыми вместилищами. Виргула проходит либо между двумя рядами тек вдоль центра рабдосомы, либо вдоль одной из ее боковых сторон. Теки прямоугольные, с сигмоидальным изгибом, прямые или слегка изогнутые, простые, округлые в сечении, налега-

ющие друг на друга. Развитие рабдосом характеризуется тем, что на начальной его фазе от первой теки, отпочковавшейся непосредственно от сикулы и давшей начало одному ряду тек, возникала новая тека, дававшая начало другому ряду тек в результате поворота ее относительно оси рабдосомы и смещения ее устья на 180° относительно материнской теки или путем продолжавшегося почкования в одном и том же ряде. Кроме того, рабдосомы могут быть в проксимальной части однорядными и далее двурядными. (Рис. 60).

В 1954 г. был описан позднеордовикский род *Peiragraptus* Strachan, у которого рабдосома двурядна только в начальной части и далее однорядна (рис. 63). Планктонные формы. Наиболее древними диплограптидами, появившимися в начале ордовика, считаются формы, относящиеся к роду *Glyptograptus*. Предполагают, что они являются потомками форм из семейства Dichograptidae, входящего в отряд Axonolipa. Ордовик — силур. Включает семейства: Diplograptidae, Glossograptidae, Hallograptidae, Retiolitidae, Dimorphograptidae.

СЕМЕЙСТВО DIPLOGRAPTIDAE LAPWORTH, 1873

Рабдосомы состоят из одной или нескольких (синрабдосомы), прикрепленных к одному, обычно редко сохраняющемуся, плавательному пузырю — пневматофору (см. рис. 61), прямых ветвей со сплошным наружным хитиновым скелетом — перидермой. Сечение ветвей может быть прямоугольным, овальным и вогнуто-выпуклым. Виргула проходит между двумя рядами тек вдоль центра рабдосомы. От первой теки, отпочковавшейся непосредственно от сикулы и давшей начало одному ряду тек, возникала новая тека, дававшая начало другому ряду тек в результате поворота ее относительно оси рабдосомы и смещения ее устья на 180° относительно материнской теки или путем продолжавшегося почкования в одном и том же ряду (рис. 60а, б). У некоторых форм имеется полная или неполная, прямая или изгибающаяся срединная перегородка — септа, являющаяся результатом срастания спинных стенок отдельных тек и проходящая вдоль виргулы и боковых сторон рабдосомы. Сикула может иметь шип — виргеллу (см. табл. VIII, фиг. 8), округлый нарост или 2—3 прочных кривых шипообразных отростка, выполнявших роль якоря (см. табл. VII, фиг. 2). Ордовик — силур (лландовери).

ПОДСЕМЕЙСТВО CLIMACOGRAPTINAE FRECH, 1897

Рабдосомы обычно состоят из одной ветви, имеющей овальное или округлое сечение. У некоторых форм имеется полная или неполная, прямая или изгибающаяся срединная перегородка — септа. Теки сигмоидально изогнутые, с прямым внешним вентральным краем и выемками — экскавациями — между ними. Ордовик — силур (лландовери).

Climacograptus Hall, 1865. Тип рода — *Graptolithus bicornius* Hall, 1848; ордовик Канады. Рабдосомы овальные в поперечном сечении. Теки сигмоидально изогнутые, с прямым внешним вентральным краем, параллельным оси рабдосомы. На окончании его, т. е. посредине вентральных стенок тек, могут присутствовать короткие шипы. Изогнутость внутреннего вентрального края тек образует симметричные выемки (экскавации) между ними. Срединная септа имеет неполное развитие или отсутствует. (Табл. VII, фиг. 2; рис. 24а, 25г и 26а). Много видов. Ордовик и н. силур (лландовери) Русской платформы, Новой Земли, Урала, низовьев р. Енисея, Таймыра, Сибирской платформы, бассейна р. Колымы, Казахстана и Ср. Азии; ордовик и н. силур Европы, Азии, Австралии, С. Африки, Ю. и С. Америки и Гренландии.

Подроды: *Climacograptus* Přibyl, 1947; *Paraclimacograptus* Přibyl, 1947 (табл. VII, фиг. 1).

Hedrograptus Obut, 1949. Тип рода — *H. janischewskyi* Obut, 1949; н. силур (лландовери) Ср. Азии. Рабдосомы округлые в поперечном сечении. Теки имеют прямой внешний вентральный край, параллельный оси рабдосомы, и выемки (экскавации), неодинаковые на противоположных сторонах рабдосомы. В их плоских отпечатках в одном ряде тек видны резко очерченные экскавации и слабые очертания внутренних маленьких выемок, а в другом ряде тек, при наличии хорошо заметных маленьких выемок в вентральном крае, видны слабо очерченные экскавации, отпечатки которых сохранились на обратной стороне рабдосомы. Срединная септа хорошо развита. Отпечатки ее краев проходят между виргулой и экскавациями в виде двух тонких линий и пересекают теки и экскавации каждого ряда примерно на половине расстояния от вентральных краев рабдосомы до виргулы. (Табл. VII, фиг. 3). Несколько видов. Н. силур (лландовери) Ср. Азии, Ю. Урала, Сибирской платформы, Таймыра и бассейна р. Колымы.

Pseudoclimacograptus Přibyl, 1947. Тип рода — *Climacograptus scharenbergi* Lapworth, 1876; ср. ордовик (лланвирн и н. карадок) Англии. Рабдосомы овальные в поперечном сечении. Теки сигмоидально изогнутые при наличии почти прямого внешнего вентрального края, параллельного оси рабдосомы. Изогнутость внутреннего вентрального края образует симметричные выемки (экскавации), как у климакограптов, или несимметричные экскавации, как у глиптограптов. Самым важным признаком рода является наличие зигзагообразной срединной септы. (Табл. VII, фиг. 4 и 5; рис. 25д). Несколько видов. Ордовик и н. силур (лландовери) Прибалтики, Сибирской платформы, Казахстана и Ср. Азии; ордовик и н. силур (лландовери) Европы, Азии, Австралии, С. Африки и С. Америки.

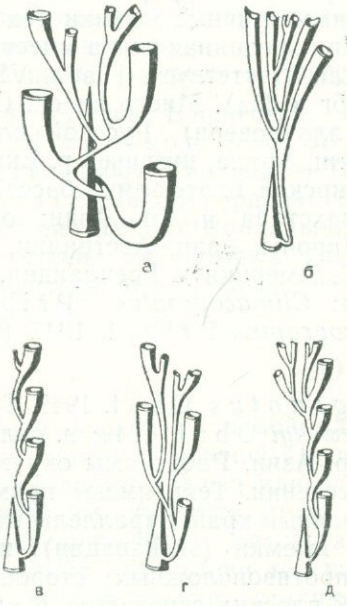


Рис. 60. Схема развития начальных частей рабдосом Diplograptina.

а — Glyptograptus teretuisculus (Hisinger); *б — Cephalograptus cometa* (Geinitz); *в — Akidograptus ascensus* Davies; *г — Rhaphidograptus tornquisti* (Elles et Wood); *д — Dimorphograptus* sp. (Bulman, 1938).

ПОДСЕМЕЙСТВО DIPLOGRAPTINAE LAPWORTH, 1873

Рабдосомы состоят из одной или нескольких (синрабдосомы) прямых ветвей, сечение которых может быть прямоугольным, овальным и вогнуто-выпуклым. На одной и той же рабдосоме могут быть одинаковые и различные теки — простые, прямые, округлые в сечении, налегающие друг на друга и сигмоидально изогнутые, с прямым внешним вентральным краем и выемками (экскавациями) между ними. У некоторых форм имеется срединная перегородка — септа. Ордовик — н. силур (лландовери).

Glyptograptus Lapworth, 1873. Тип рода — *Diplograptus tamariscus* Nicholson, 1868; н. силур (лландовери) Англии. Рабдосомы более или менее округлые или эллиптические в поперечном сечении. Теки сигмоидально изогнутые. Изогнутость внутренней вентральной стенки тек образует несимметричные выемки (экскавации) между ними. Внешний вентральный край тек расположен косо относительно оси рабдосомы. Края устий тек горизонтальные или скошенные; они бывают также слегка вогнутыми. (Табл. VII, фиг. 6; рис. 26в и 60а). Много видов. Ордовик и н. силур (лландовери) Русской платформы, Урала, низовьев р. Енисея, Таймыра, Сибирской платформы, бассейна р. Колымы, Казахстана и Ср. Азии; ордовик и н. силур (лландовери) Европы, Азии, С. Африки, Австралии, Ю. и С. Америки.

Diplograptus M'Coy, 1850 (*Mesograptus* Elles et Wood, 1907). Тип рода — *Prionotus pristis* Hisinger, 1837; ордовик Швеции. Рабдосомы более или менее вогнуто-выпуклые в поперечном сечении. В проксимальной части рабдосом теки прямоугольные, сигмоидально изогнутые, имеющие симметричные выемки (экскавации), как у климакограптов. Выше, в сторону дистальной части рабдосом, сигмоидальный изгиб тек уменьшается, экскавации становятся менее симметричными, и в дистальной части рабдосом теки становятся простыми, слегка изогнутыми или почти прямыми, налегающими друг на друга трубками. (Табл. VII, фиг. 7 и 8; рис. 35в). Много видов. Ордовик и н. силур (лландовери) Русской платформы, Новой Земли, Урала, низовьев Енисея, Таймыра, Сибирской платформы, бассейна р. Колымы, Казахстана и Ср. Азии; ордовик и н. силур (лландовери) Европы, Азии, Австралии, Ю. и С. Америки.

Amplexograptus Elles et Wood, 1907. Тип рода — *Diplograptus perexcavatus* Lapworth, 1876; ордовик Англии. Рабдосомы вогнуто-выпуклые в поперечном сечении. Теки полукруглые в поперечном сечении. На одной стороне рабдосомы они вытянутые, как у диплограптов, а на другой — имеют заметные выемки (экскавации), как у климакограптов. (Табл. VII, фиг. 9). Несколько видов. Один вид в ордовике Казахстана; ордовик Европы, Азии, Австралии, Ю. и С. Америки.

Orthograptus Lapworth, 1873. Тип рода — *Graptolithus quadrimucronatus* Hall, 1865; ордовик Канады. Рабдосомы в поперечном сечении субтетрагональные, а теки прямоугольные. Их устьевые края несколько оттянуты в сторону и снабжены тонкими короткими шипами. (Рис. 62). Несколько видов. Ордовик Казахстана; ордовик — н. силур (лландовери) Европы, Азии, Австралии, Ю. и С. Америки.

Cystograptus Hundt, 1944. Тип рода неизвестен. Диплографты, имеющие посредине дистальной части рабдосомы удлиненное газовое вместилище. (Табл. VII, фиг. 10). Несколько видов. Н. силур (лландовери) Ср. Азии и Германии.

Rectograptus Přibyl, 1949. Тип рода — *Diplograptus truncatus* Lapworth, 1877; ордовик Англии. Рабдосомы с поперечным сечением, близким к квадратному. Теки прямые, трубчатые. Их устьевые края прямые или слегка отогнутые. (Табл. VII, фиг. 11; рис. 25а, в). Много видов. Ордовик Таймыра, Казахстана и Ср. Азии; ордовик — н. силур (лландовери) Европы, Азии, С. Африки, Австралии, Ю. и С. Америки.

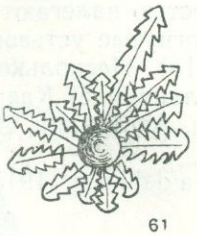
ПОДСЕМЕЙСТВО PETALOGRAPTINAE BULMAN, 1955

Рабдосомы прямоугольные, таблитчатые в поперечном сечении. Теки длинные, прямые или слегка вентрально изогнутые, сильно налегающие друг на друга. Сикула удлиненная, хорошо обособленная. Септа частично развита или совсем отсутствует. Н. силур (лландовери).

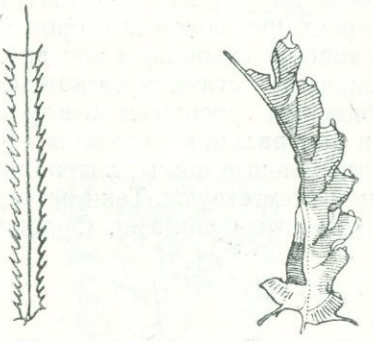
Petalograptus Suess, 1851 (*Petalolithus* Suess, 1851). Тип рода — *Prionotus lolium* Hisinger, 1837; н. силур (лландовери) Швеции и Англии. Рабдосомы в поперечном сечении плоскотаблитчатые. Теки имеют вид простых округлых трубок. Они прямые или слегка изогнутые, наклоненные к виргуле и налегающие друг на друга. (Табл. VII, фиг. 12). Много видов. Н. силур (лландовери) Русской платформы, Таймыра и Ср. Азии; н. силур (лландовери) Европы, Азии, С. Америки, Австралии.

Cephalograptus Hopkinson, 1869. Тип рода — *Diplograptus cometa* Geinitz, 1852; н. силур (лландовери) Германии и Англии. Рабдосомы треугольно вытянутые, таблитчатые в поперечном сечении, с очень узкой и длинной проксимальной частью. Теки почти прямые, обычно значительно налегающие друг на друга. Сикула маленькая, выдвинутая книзу, расположенная вдоль одной из сторон длинной первой теки. (Табл. VII, фиг. 13; рис. 60б). Несколько видов. Н. силур (лландовери) Ср. Азии, Европы, Азии и С. Африки.

Gymnograptus Bulman, 1954. Тип рода — *Diplograptus linnarssoni* Tullberg. (Moberg, 1896); ср. ордовик Швеции.



61



62 63

Рис. 61—63. Представители семейства Diplograptidae.

Рис. 61. *Diplograptus ruedemanni* Gurley. Синрабдосома с плавательным пузырем (пневматофором). В. ордовик С. Америки (Ruedemann, 1895). Рис. 62. *Orthograptus whitfieldi* (Hall), × 2. Ордовик Казахстана (Павлинов, 1949). Рис. 63. *Peiragraptus fallax*, × 10. В. ордовик Канады (Strachan, 1954).

Рабдосомы в поперечном сечении уплощенно-таблитчатые. Теки слабо изогнутые, наклоненные к оси под большим углом (50—70°). Их устьевой край, вытянутый в сторону и книзу, образует шиповидные отростки. На боковых сторонах рабдосомы между двумя рядами тек проходит зигзагообразная борозда. (Табл. VII, фиг. 14). Один вид. Ср. ордовик Русской платформы и Швеции.

Peiragraptus Strachan, 1954. Тип рода — *P. fallax* Strachan, 1954; в. ордовик Канады. Две первые теки расположены двурядно; другие теки становятся однорядными, как у монограптид. (Рис. 63). Один вид. В. ордовик Канады.

СЕМЕЙСТВО CRYPTOGRAPTIDAE HADDING, 1915

Рабдосомы состоят из одной ветви, имеющей таблитчатое сечение. Теки резко изогнутые в устьевой части. Ордовик.

Cryptograptus Lapworth, 1880. Тип рода — *Diplograptus tricornis* Carruthers, 1859; ордовик Англии. Рабдосомы имеют постоянную ширину почти по всей их длине. Теки полностью налегают друг на друга и имеют резко изогнутые устьевые окончания. (Табл. VII, фиг. 15). Несколько видов. Один вид в ордовике (лланвирне) Казахстана; ордовик Европы, Азии, Австралии, Ю. и С. Америки

Nanograptus Hadding, 1915.

СЕМЕЙСТВО GLOSSOGRAPTIDAE LAPWORTH, 1879

Рабдосомы двурядные, образованные в результате срастания боковых сторон тек одного ряда с боковыми сторонами тек другого ряда так, что снаружи остаются на каждом из двух краев рабдосомы сросшиеся между собой дорзальная и вентральная стороны рядов тек. Развиты дорзальные шипы; латеральные шипы имеются или отсутствуют. Теки ортограптового типа — с устьевыми шипами. Ордовик.

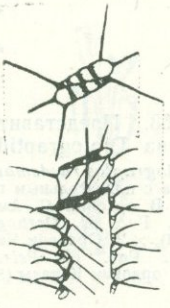


Рис. 64. Схема строения рабдосомы рода *Glossograptus* (Bulman, 1951).

Glossograptus Emmons, 1855. Тип рода — *G. ciliatus* Emmons; ср. ордовик С. Америки. Рабдосомы в поперечном сечении овальные или эллиптические. Имеются дорзальные и латеральные шипы. Теки с вытянутым устьевым краем и устьевыми шипами. (Табл. VII, фиг. 16 и 17; рис. 64). Несколько видов. Ср. ордовик бассейна р. Колымы, Таймыра и Казахстана; ср. ордовик Европы, Азии, Австралии, Ю. и С. Америки.

Lonchograptus Tullberg, 1880.

СЕМЕЙСТВО HALLOGRAPTIDAE MU, 1950 (LASIOGRAPTIDAE BULMAN, 1955)

Рабдосомы двурядные. Их хитинозное вещество образует решетчатый остов, состоящий из утолщенных тяжей (clathria). Основным элементом этого остова является виргула, расположенная между рядами тек вдоль центра рабдосомы. Сикула сплошная, хитинизированная. Развитие — по диплограптовому типу. Теки ортограптового типа — с устьевыми и вентральными шипами — или амплексограптового типа. Вдоль рядов тек имеется в различной степени развитая двуслойная бахромка — лациния (lacinia), по всей вероятности, служившая вместилищем газа, обеспечивавшим планктонный образ жизни. Ордовик.

Hallograptus Lapworth, 1877. Тип рода — *Graptolithus mucronatus* Hall, 1847; ср. ордовик С. Америки. Рабдосомы эллиптические в поперечном сечении. Теки ортограптового типа, с вытянутым устьевым краем, оканчивающимся длинными шипами, поддерживающими легкую бахромку (лациния), которая не всегда хорошо сохраняется. (Табл. VII, фиг. 18). Несколько видов. Один вид в ср. ордовике Таймыра; ордовик Европы, Азии и С. Америки.

Lasiograptus Lapworth, 1873; *Neurograptus* Lapworth, 1875; *Nymphograptus* Elles et Wood, 1908.

СЕМЕЙСТВО RETIOLITIDAE LAPWORTH, 1873

Рабдосомы двурядные. Их хитинозное вещество образует тонкие волокна, составляющие сетку — ретикул (reticulum), опирающийся на решетчатый остов, состоящий из более толстых элементов — клатрия (clathria). Основным элементом остова является виргула, расположенная между двумя рядами тек — вдоль одной из боковых сторон рабдосомы или вдоль ее центра (рис. 67). Сикула сплошная, хитинизированная или, может быть, с несколько редуцированной сетчатой перидермой. Планктонные формы. Рабдосомы их были лишены плавательного пузыря (пневматофора), но имели вместилища в сетчатом скелете, по всей вероятности, заполненные газом. Ср. ордовик, силур.

ПОДСЕМЕЙСТВО ARCHIRETIOLITINAE BULMAN, 1955

Сикула полностью хитинизирована. Развитие — по диплограптовому типу (рис. 65 и 66). Ср. — в. ордовик. Представлено редко встречающимися родами.

Archiretiolites Eisenack, 1935. Тип рода — *A. regimontanus* Eisenack, 1935; в. ордовик Калининградской обл. Ретикула хорошо развита. Теки сетчатые, и только сикула полностью хитинизирована. (Табл. VII, фиг. 19; рис. 65). Один вид. В. ордовик Калининградской области.

Orthoretiolites Whittington, 1954. Тип рода — *O. hami* Whittington, 1954; ср. ордовик С. Америки. Развита только клатрия. Теки с непарными устьевыми шипами. Сикула и проксимальные части первых тек первого и второго рядов хитинизированы. (Рис. 66). Один вид. Ср. ордовик С. Америки.

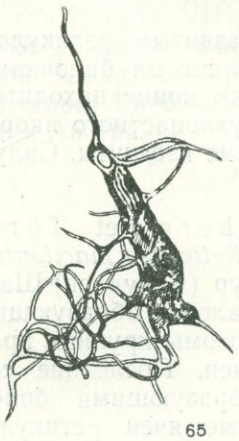
Phormograptus Whittington, 1955; *Pipiograptus* Whittington, 1955; *Plegmatograptus* Elles et Wood, 1908; *Retiograptus* Hall, 1859 (*Clathrograptus* Lapworth, 1873; *Idiograptus* Lapworth, 1880).

ПОДСЕМЕЙСТВО RETIOLITINAE LAPWORTH, 1873

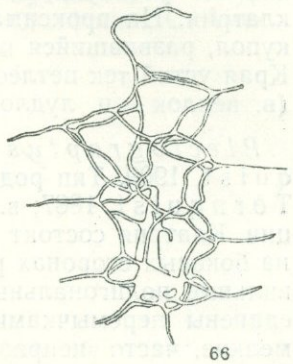
Рабдосомы с хорошо развитым ретикулом и клатрией. Теки такой же формы, как у диплограптов или климакограптов. Сикула не хитинизирована или частично хитинизирована (просикула). Н. силур (лландовери — н. венлок).

Retiolites Barrande, 1850 (*Gladiolites* Barrande, 1850; *Gladiograptus* Lapworth, 1875; *Dimykterograptus* Haberfelner, 1936). Тип рода — *Retiolites geinitzianus* Barrande, 1850; н. силур (н. венлок) Чехии. Виргула расположена вдоль одной из боковых сторон решетчатого остова (clathria) рабдосомы. Вдоль другой ее стороны расположены утолщенные элементы скелета, составляющие зигзагообразную линию — антивиргулу. Элементы клатрии прикрываются сеткой — ретикулом, состоящим из довольно правильных многоугольных ячей. Теки прямые, наклоненные к виргуле и налегающие друг на друга. (Табл. VII, фиг. 20; рис. 67). Несколько видов. Н. силур (в. лландовери — н. венлок) Латвии, Новой Земли, Урала, Казахстана и Ср. Азии; н. силур (в. лландовери — н. венлок) Европы, Азии, С. Африки, Австралии, С. Америки и Гренландии.

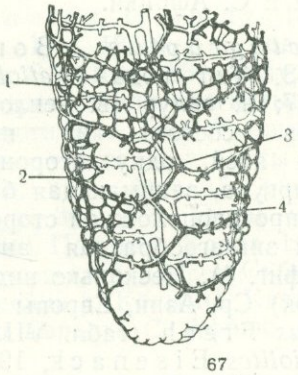
Stomatograptus Tullberg, 1883. Тип рода — *Retiolites grandis* Suess, 1851 (*Stomatograptus tornquisti* Tullberg, 1883); н. силур (в. таранион — н. венлок) Чехии. Виргула расположена вдоль одной из боковых сторон решетчатого остова рабдосомы — так же, как у рода *Retiolites*. Ретикул состоит из довольно правильных полигональных ячей и на стороне, противоположной виргуле, имеет продольный ряд круглых или эллиптических отверстий. На концах теки развиты сплошные участки хитинозного панциря, в плоских отпечатках которых имеются толстые шипы или своеобразные зубцы-наконечники. (Табл. VIII, фиг. 1; рис. 13). Несколько видов. Н. силур (н. венлок) Ср. Азии; н. силур (н. венлок) Европы, Азии и Австралии.



65



66



67

Рис. 65—67. Представители семейства Retiolitidae.

Рис. 65. *Archiretiolites regimontanus* Eisenack. Начальная часть рабдосомы с хитинизированной сикулой, × 35. В. ордовик Прибалтики (Eisenack, 1935). Рис. 66. *Orthoretiolites hami* Whittington, × 13½. Ср. ордовик С. Америки (Whittington, 1955). Рис. 67. *Retiolites geinitzianus* Barrande. *1* — сетка (reticulum); *2* — решетчатый остов (clathria); *3* — виргула; *4* — антивиргула (Holm, 1890).

Pseudoplegmatograptus Přibyl, 1948. Тип рода — *Retiolites obesus* Lapworth, 1877; н. силур (в. лландовери) Англии. Виргула расположена в центре сетчатого скелета. Ячеи ретикула неправильные, резко изменяющиеся по размерам. Теки имеют длинные нитевидные окончания. (Табл. VIII, фиг. 2). Не-

сколько видов. Н. силур (в. лландовери — н. венлок) Ср. Азии; н. силур (в. лландовери — н. венлок) Европы и Азии.

Pseudoretiolites Bouček et Münch, 1943.

ПОДСЕМЕЙСТВО PLECTOGRAPTINAE BOUČEK ET MÜNCH, 1952

Рабдосомы со слабо развитым ретикулом или без ретикула, но с мощными балочками клатрии. На проксимальном конце находится купол, развившийся из двухлопастного якоря. Края устий тек петлеобразно изогнуты. Силур (в. венлок — н. лудлов).

Plectograptus Moberg et Törnquist, 1909. Тип рода — *Retiolites macilentus* Törnquist, 1887; в. силур (н. лудлов) Швеции. Клатрия состоит из балочек, образующих на боковых сторонах рабдосомы крупные правильные полигональные ячеи. Последние соединены перемычками, образующими более мелкие, часто неправильные ячеи ретикула. Виргула имеет центральное положение. (Табл. VIII, фиг. 3). Один вид. В. силур (н. лудлов) Ср. Азии; в. силур (н. лудлов) Европы, Азии и С. Африки.

Paraplectograptus Bouček et Münch, 1948. Тип рода — *Retiolites eiseli* Manck, 1917; н. силур (в. венлок) Германии. Клатрия состоит из правильных пятиугольных ячей, одну сторону которых составляет виргула, занимающая боковое положение. На противоположной стороне рабдосомы имеется зигзагообразная антивиргула. (Табл. VIII, фиг. 4). Несколько видов. Н. силур (в. венлок) Ср. Азии, Европы и Азии.

Gothograptus Frech (табл. VIII, фиг. 5), 1897; *Holoretiolites* Eisenack, 1951, с подродами: *Holoretiolites* Eisenack, 1951; *Balticograptus* Bouček et Münch, 1952; *Spinograptus* Bouček et Münch, 1947.

СЕМЕЙСТВО DIMORPHOGRAPTIDAE ELLES ET WOOD, 1908

Рабдосомы состоят из одной прямой или слабо изогнутой ветви. В начальной части рабдосомы теки расположены в один ряд, далее они располагаются в два ряда, и форма тек у них становится такая же, как у диплографтов или климакографтов (рис. 60д). Н. силур (лландовери).

Dimorphograptus Lapworth, 1876. Тип рода — *D. elongatus* Lapworth, 1876; н. силур (н. лландовери) Англии. Рабдосомы прямые или слабо изогнутые. Теки однорядной части имеют своеобразный облик; теки двурядной части имеют форму, свойственную различным диплографтам. (Табл. VIII, фиг. 6; рис. 68). Н. силур (лландовери) Европы и Азии.

Подроды: *Dimorphograptus* Lapworth, 1876; *Bulmanograptus* Přibyl, 1948; *Metadimorphograptus* Přibyl, 1948.

Рис. 68. *Dimorphograptus elongatus* Lapworth, ×1/2.
Н. силур (лландовери) Англии (Elles and Wood, 1908).

Akidograptus Davies, 1929. Тип рода — *A. ascensus* Davies, 1929; н. силур (лландовери) Англии. Рабдосомы узкие. Теки имеют сходство с теками глиптографтов. В начале рабдосомы первая тека второго ряда находится на уровне второй теки первого ряда. Сикула длинная, значительно выдвинутая книзу. Этот род занимает промежуточное положение между родом *Glyptograptus* и родом *Dimorphograptus*. (Табл. VIII, фиг. 7; рис. 60в). Несколько видов. Один вид в н. силуре (лландовери) Ср. Азии; н. силур (лландовери) Европы и Азии.

Rhaphidograptus Bulman, 1936. Тип рода — *Climacograptus tornquisti* Elles et Wood, 1906; н. силур (лландовери) Англии. Рабдосомы прямые, сильно суживающиеся по направлению проксимальной части. Теки, имеющие форму тек климакографтов, расположены в один ряд на коротком расстоянии вдоль сикулы, выше рабдосомы двурядные. Сикула имеет длинную, толстую виргеллу. (Табл. VIII, фиг. 8; рис. 60г). Один вид. Н. силур (лландовери) Ю. Урала и Ср. Азии; н. силур (лландовери) Европы и Азии.

ПОДОТРЯД MONOGRAPTINA

Рабдосомы состоят из одной или нескольких прямых или в различной степени изогнутых ветвей, несущих один ряд тек и имеющих сплошной наружный скелет — перидерму. Планктонные формы граптолитин имели плавательный пузырь — пневматофор; эпипланктонные формы прикреплялись к плавучим водорослям начальной частью рабдосомы. Вигула проходит вдоль дорзального края ветвей. Теки прямые, различно изогнутые, налегающие друг на друга или не налегающие — изолированные одна от другой. В начальной фазе развития рабдосомы от первой теки, отпочковавшейся непосредственно от сикулы, происходит нарастание последующей теки в точно таком же направлении, в каком нарастала предыдущая тека (рис. 69). Планктонные и эпипланктонные формы. Древнейшие формы относятся к роду *Pristiograptus* и являются потомками диплограптид. Силур.

Включает семейства: Monograptidae, Diversograptidae, Cyrtograptidae, Linograptidae.

СЕМЕЙСТВО MONOGRAPTIDAE LAPWORTH, 1873

Рабдосомы состоят из одной ветви, далее не разветвляющейся. Они прямые, изогнутые или спирально свернутые. Теки прямые, различно изогнутые, прямоугольные, с сигмоидальным изгибом, налегающие друг на друга или не налегающие (т. е. изолированные друг от друга). Развитие рабдосом характеризуется тем, что от их начала и до конца от предыдущей теки происходило почкование только одной последующей теки (табл. II фиг. 6 и 7; рис. 69). Как правило, планктонные формы имели плавательный пузырь — пневматофор, который в ископаемом состоянии сохраняется редко (табл. II, фиг. 2). Известно также небольшое количество эпипланктонных форм, прикреплявшихся начальной частью рабдосомы к плавающим водорослям или к пленкам планктонных микроскопических водорослей.

Pristiograptus Jaekel, 1889. Тип рода — *P. frequens* Jaekel, 1889; силур Германии. Рабдосомы прямые, в различной степени изогнутые. Теки простые, прямые или очень слабо изогнутые, налегающие друг на друга. (Табл. VIII, фиг. 9; рис. 31б, д, е, 34г, 35а). Много видов. Силур (лландовери — н. лудлов) Латвии, С. и Ю. Урала, Новой Земли, Таймыра, Сибирской платформы, бассейна р. Колымы, Казахстана и Ср. Азии; силур (лландовери — н. лудлов) Европы, Азии, С. Африки, Австралии и С. Америки.

Подроды: *Pristiograptus* Jaekel, 1889; *Colonograptus* Přibyl, 1942 (табл. VIII, фиг. 9).

Saetograptus Přibyl, 1942. Тип рода — *Graptolithus chimaera* Barrande, 1950, в. силур (н. лудлов) Чехии. Рабдосомы простые или слабо изогнутые. Теки простые — прямые или очень слабо изогнутые, налегающие друг на друга, несут короткие шипы. (Табл. II, фиг. 6 и 7; табл. VIII, фиг. 10; рис. 31в). Несколько видов. В. силур (н. лудлов) Латвии, Новой Земли, Ю. Урала, Ср. Азии; в. силур (н. лудлов) Европы, Азии, С. Африки, С. Америки и Австралии.

Рис. 69. Схема развития начальной части рабдосомы *Monograptus* (Bulman, 1938).

Monograptus Geinitz, 1852 (*Pomatograptus* Jaekel, 1889). Тип рода — *Lomatoceras priodon* Bronn, 1834; силур Германии. Рабдосомы прямые или изогнутые. Теки значительно изогнутые, налегающие друг на друга; концы их иногда оттянуты в сторону и книзу. (Табл. VIII, фиг. 15; рис. 30, 31а, г; 32а, г; 33а, г; 34б; 69). Очень много видов. Силур Латвии, Подолии, Урала, Новой Земли, Таймыра, низовьев р. Енисея, Сибирской платформы, бассейна р. Колымы, Казахстана и Ср. Азии; силур Европы, С. Африки, С. Америки и Австралии.

Подроды: *Monograptus* Geinitz, 1852; *Globosograptus* Bouček et Přibyl, 1948; *Mediograptus* Bouček et Přibyl, 1948.

Streptograptus Yin, 1937. Тип рода — *Monograptus nodifer* Törnquist, 1881; силур Швеции. Рабдосомы вентрально изогнутые. Теки, расположенные на вогнутой стороне рабдосомы, кольцеобразно завернуты в виде округлых лопастей. (Табл. VIII, фиг. 11). Несколько видов. Н. силур (в. лландовери — н. венлок) Латвии, Таймыра, Ю. Урала и Ср. Азии; н. силур (в. лландовери — н. венлок) Европы, Азии, Австралии, С. Африки и С. Америки.

Pernerograptus Přibyl, 1941. Тип рода — *Graptolites argenteus* Nicholson, 1869; н. силур (лландовери) Англии. Раб-

досомы в средней или проксимальной частях дорзально изогнутые, в дистальной части прямые. Теки двух форм. В проксимальной части рабдосом они изогнуты, как у монограптов, а в дистальной части прямые, как у пристиограптов. (Табл. VIII, фиг. 12). Несколько видов. Н. силур (лландовери) Ср. Азии и района г. Норильска; н. силур (лландовери) Европы, Азии и С. Африки.

Monoclimacis Frech, 1897. Тип рода — *Graptolithus vomerinus* Nicholson, 1872 (*Monoclimacis vomerina* Frech, 1897); н. силур (венлок) Англии. Рабдосомы прямые или слабо изогнутые. Теки прямоугольные, с сигмоидальным изгибом, образуют прямой вентральный край и выемки (экскавации), как у климакограптов. Наряду с такими теками в одной и той же рабдосоме могут быть теки простые, зубчатые, как у пристиограптов, а в проксимальной части — изогнутые на концах, как у монограптов. В настоящее время описан только один род, представленный некоторым количеством видов, нуждающихся в пересмотре и в разделении, по крайней мере, на два или три рода. (Табл. VIII, фиг. 14; рис. 33в). Много видов. Н. силур (венлок) Латвии, Новой Земли, Югорского полуострова, бассейна р. Колымы, Ю. Урала, Казахстана и Ср. Азии; н. силур (в. лландовери — н. венлок) Европы, Азии, Австралии, С. Африки и С. Америки.

Campograptus Obut, 1949. Тип рода — *Monograptus convolutus* var. *communis* Lapworth, 1876; н. силур (лландовери) Англии. Рабдосомы дорзально изогнуты. Теки, расположенные на выпуклой стороне рабдосомы, более или менее крючкообразно изогнуты на концах и сильно расширены у основания. (Табл. VIII, фиг. 13). Несколько видов. Н. силур (лландовери) Ю. Урала, Новой Земли и Ср. Азии; силур (лландовери — н. венлок) Европы, Азии, С. Африки и С. Америки.

Oktavites Levina, 1928 (*Obutograptus* Mu, 1955). Тип рода — *Graptolithus spiralis* Geinitz, 1842; н. силур (в. лландовери — н. венлок) Германии. Рабдосомы свернуты в плоские или несимметричные спирали. Теки треугольные, вытянуто треугольные или изогнутые на концах, сильно расширенные у основания. Имеется пневматофор, помещавшийся на верхних (дистальных) концах рабдосом; однако последние вместе с пневматофором сохраняются очень редко. (Табл. IX, фиг. 1). Много видов. Н. силур (в. лландовери — н. венлок) Латвии, Новой Земли, Югорского полуострова, Таймыра, бассейна р. Колымы, Казахстана и Ср. Азии; н. силур (в. лландовери — н. венлок) Европы, Азии, Австралии, С. Африки и С. Америки.

Spirograptus Gürich, 1908 (*Tyrsograptus* Obut, 1949). Тип рода — *Graptolithus turriculatus* Barrande, 1850; н. силур (верхи лландовери) Чехии. Рабдосомы свернуты в симметричные конические спирали наподобие башенок. Теки сильно расширены у основания, крючкообразно изогнуты, налегают друг на друга и имеют на концах нитевидные придатки, которые, однако, сохраняются не всегда и не полностью. Эпипланктонные формы, прикреплявшиеся проксимальной частью рабдосомы к планктонным водорослям. (Табл. IX, фиг. 2 и 3; рис. 33д, 34а). Несколько видов. Н. силур (верхи лландовери и низы венлока) Латвии, Новой Земли, Таймыра, Ю. Урала и Ср. Азии; силур (в. лландовери) Европы, Азии и Австралии.

Rastrites Barrande, 1850 (*Rastrograptus* Hopkinson et Lapworth, 1875). Тип рода — *R. peregrinus* Barrande, 1850; н. силур (лландовери) Чехии. Рабдосомы более или менее изогнуты. Теки не соприкасаются друг с другом своими основаниями; они изолированные, линейно вытянутые, совершенно прямые или на самом конце резко, крючкообразно изогнутые. (Табл. IX, фиг. 4). Много видов. Н. силур (лландовери) Латвии, Урала, Новой Земли, Таймыра, бассейна р. Колымы, Рудного Алтая и Ср. Азии; н. силур (лландовери) Европы, Азии, С. Африки и С. Америки.

Demirastrites Eisel, 1912. Тип рода — *Rastrites triangulatus* Harkness, 1851; н. силур (лландовери) Англии. Рабдосомы изогнутые или спирально свернутые. Теки диморфные. В начале рабдосомы они не соприкасаются друг с другом своими основаниями, изолированные и удлиненные, как теки *Rastrites;* далее они становятся треугольными, с широким основанием, с вытянутыми устьевыми концами, налегают друг на друга и напоминают теки октавитов. (Табл. IX, фиг. 5; рис. 34в). Несколько видов. Н. силур (лландовери) Латвии, Таймыра, Новой Земли, бассейна р. Колымы, Урала и Ср. Азии; н. силур (лландовери) Европы, Азии, Австралии, С. Африки и С. Америки.

Cucullograptus Urbanek, 1954.

СЕМЕЙСТВО DIVERSOGRAPTIDAE MANCK, 1923

Рабдосомы разветвленные. В самом их начале от сикулы развиваются две главные ветви в прямо противоположных направле-

ниях. От главных ветвей могут отходить боковые ветви второго порядка. Теки с изогнутыми концами, как у монограптов. Один род.

Diversograptus Manck, 1923. Тип рода — *D. ramosus* Manck, 1923; н. силур (в. лландовери) Германии. (Табл. IX, фиг. 6; рис. 70). Несколько видов. Н. силур (лландовери — н. венлок) Латвии, Югорского полуострова и Ср. Азии; н. силур (лландовери — н. венлок) Европы и Азии.

Условно сюда отнесен *Pleurograptoides* Averianow, 1931. Тип рода — *P. erectus* Averianow, 1931; н. силур (лландовери) Ср. Азии. От тонкой, слабо изогнутой главной ветви отходят только с одной боковой стороны многочисленные, такие же тонкие, прямые, почти параллельные друг другу, больше не разветвляющиеся боковые ветви второго порядка. Теки маленькие, треугольные. (Табл. IX, фиг. 7). Один вид. Н. силур (лландовери) Ср. Азии.

Рис. 70. *Diversograptus ramosus* Manck.
Н. силур (в. лландовери — н. венлок) Германии (Boucek, 1933).

СЕМЕЙСТВО CYRTOGRAPTIDAE AVERIANOW, 1929

Рабдосомы разветвленные. Первая, начальная ветвь является главной ветвью. Она более или менее изогнута или спирально свернута. От главной ветви отходят боковые ветви второго порядка, которые могут давать добавочные ветви третьего порядка (рис. 72). Известны случаи ветвления последних (четвертый порядок). Теки прямые или изогнутые на концах, налегающие друг на друга. Развитие рабдосом характеризуется тем, что главная ветвь в своем начале от сикулы развивается так же, как рабдосомы монограптид; далее, некоторые теки были способны отпочковывать по две теки, так что одна из них служила продолжением той же ветви (рис. 71), а вторая являлась началом следующей по порядку ветви (ветви первого порядка, второго порядка и т. д.). По всей вероятности, исключительно эпипланктонные формы, прикреплявшиеся к плавающим водорослям начальной частью рабдосомы. Н. силур (венлок).

Cyrtograptus Carruthers, 1867. Тип рода — *C. murchisoni* Carruthers, 1867; н. силур (н. венлок) Англии. Главная ветвь в проксимальной части более или менее изогнутая или спирально свернутая, в дистальной части слабо изогнутая или почти прямая. По мере роста она делает поворот вокруг своей оси на 180°, так что в проксимальной части теки расположены на выпуклой, а в дистальной части — на вогнутой ее сторонах. От главной ветви отходят боковые ветви (второго порядка), которые при дальнейшем ветвлении могут давать добавочные ветви третьего порядка. Теки крючкообразно изогнутые (обычно в проксимальной части главной ветви) и прямые, наклоненные к виргуле, налегающие друг на друга. (Табл. X, фиг 1 и 2; рис. 32в, 33б, 71). Много видов. Н. силур (венлок) Латвии, Новой Земли, Югорского полуострова, Урала и Ср. Азии; н. силур (венлок; тараннон — венлок английской шкалы) Европы, Азии, С. Африки и С. Америки.

Подроды: *Cyrtograptus* Carruthers, 1867; *Lapworthograptus* Bouček et Přibyl, 1953 (табл. X, фиг. 3).

Averianowograptus Obut, 1949. Тип рода — *Cyrtograptus magnificus* Averianow, 1931; н. силур (н. венлок) Ср. Азии. Главная ветвь в проксимальной части свернута в спираль, а в дистальной части слабо изогнута. От главной ветви отходят боковые ветви (второго порядка). В отличие от рода *Cyrtograptus*, только вторая от начала главной ветви боковая ветвь второго порядка образует добавочные ветви (третьего порядка). (Табл. X, фиг. 6; рис. 72). Один вид. Н. силур (н. венлок) Ср. Азии.

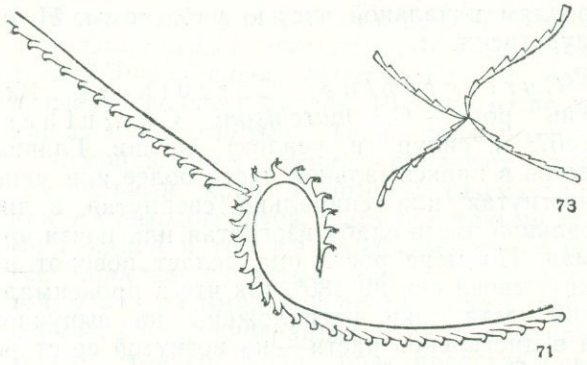
Damosiograptus Obut, 1950. Тип рода — *Cyrtograptus spiralis* Averianow, 1931; н. силур (н. венлок) Ср. Азии. Вся главная ветвь свернута в конусообразную спираль. От последнего (нижнего) оборота спирали отходят боковые ветви (второго порядка). Теки главной ветви удлиненные, вытянуто-треугольные; теки боковых ветвей

простые, треугольные. (Табл. X, фиг. 4). Один вид. Силур (н. венлок) Ср. Азии.

Barrandeograptus Bouček, 1933.

СЕМЕЙСТВО LINOGRAPTIDAE OBUT, 1950

Рабдосомы разветвленные. В самом начале их одновременно развиваются и лучеобразно отходят от 3 до 6 одинаковых ветвей. Теки



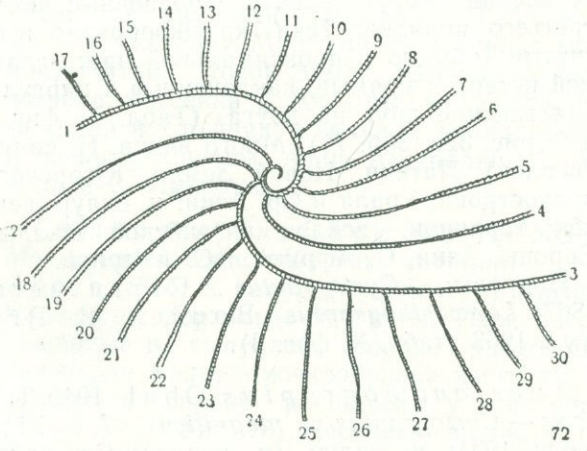


Рис. 71—73. Представители семейства Cyrtograptidae.

Рис. 71. Рабдосома *Cyrtograptus* Carruthers (Torsteinsson, 1955). Рис. 72. *Averianowograptus magnificus* (Averianow), × 1. Н. силур (н. венлок) Ср. Азии. *1* — главная ветвь (первый порядок); *2—17* — боковые ветви (второй порядок); *18—30* — добавочные ветви (третий порядок) (Аверьянов, 1931). Рис. 73. *Linograptus posthumus* (Richter), × 5. Силур (лудлов) Пай-Хоя (колл. А. М. Ивановой, 1955).

простые, имеют вид вытянуто-треугольных зубцов. Один род.

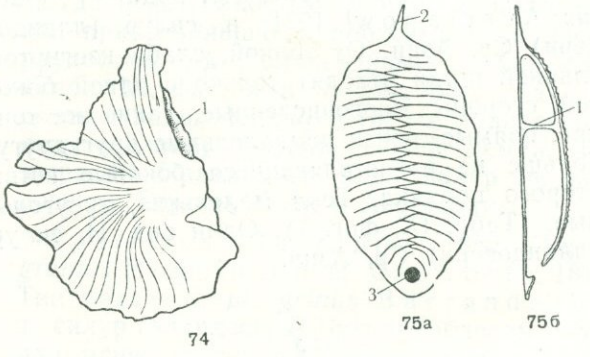
Linograptus Frech, 1897. Тип рода — *Dicranograptus posthumus* Richter, 1875. (Табл. X, фиг. 5; рис. 73). Два вида, В. силур (н. лудлов) Подолии, Ср. Азии и Пай-Хоя; в. силур (лудлов) Европы, Азии и С. Америки.

К этому семейству условно могут быть отнесены: *Abiesgraptus* Hundt, 1935; *Gangliograptus* Hundt, 1935; *Thuringiograptus* Hundt, 1935.

GRAPTOLITHINA INCERTAE SEDIS

Р. Козловский (1949) описал остатки организмов из верхнего тремадока Польши, относящихся к граптолитам определенного систематического положения. Он выделил следующие группы:

Группа 1. **Graptovermida.** Представлена одним родом *Graptovermis* Kozlowski, 1949. Маленькие, незакономерно изгибающиеся трубки с фузеллярной структурой (рис. 74). К этой группе, возможно, отно-



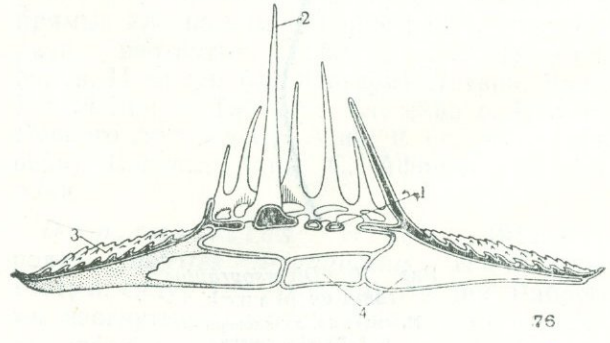


Рис. 74—76. Graptolithina incertae sedis.

Рис. 74. *Graptovermis spiralis* Kozlowski. Вид со спинной стороны; *1* — устье (апертура), × 35. Н. ордовик (тремадок) Польши. Рис. 75. *Graptoblastus*. *а* — внешний вид ценоция; *б* — продольный разрез; *1* — перегородка между передней и задней ячейками; *2* — filium; *3* — cryptophyle. Н. ордовик (тремадок) Польши, × 32 1/5. Рис. 76. *Acanthastus luniewski* Kozlowski; *1* — reticulum; *2* — spinarium; *3* — calotte; *4* — камеры. Н. ордовик (тремадок) Польши, × 15 (Kozlowski, 1949).

сится *Melanostrophus* Öpik (1930) из ср. ордовика Эстонии.

Группа 2. **Graptoblasti.** Представлена родами *Graptoblastus* Kozlowski, 1949, и *Graptoblastoides* Kozlowski, 1949. Маленькие хитинозные вместилища с фузеллярной структурой на верхней поверхности и с прирастающей к субстрату плоской нижней поверхностью. Впереди имеются шип (filium), позади — углубление с круглым отверстием

(cryptopyle); внутри имеется или отсутствует поперечная перегородка — septum. (Рис. 75).

Группа 3. **Acanthastida.** Представлена одним родом *Acanthastus* Kozlowski, 1949. Маленькие дисковидные хитинозные вместилища с прирастающей к субстрату плоской нижней и с выпуклой верхней поверхностями; в центральной части последней находятся многочисленные отверстия (reticulum) и тонкие длинные шипы (spinarii). Остальная часть верхней стороны (calotte) морщиниста или покрыта маленькими шипами. Внутреннее пространство разделено перегородками (trabeculae) на камеры, выходом из которых служат отверстия ретикулярного пространства. (Рис. 76).

Описанный Н. Н. Яковлевым из силура Караганды *Planctograptus rastritoides* Yakovlev (1933) к граптолитам не относится: возможно, он принадлежит к гидроидным кишечнополостным.

ЛИТЕРАТУРА

Аверьянов Б. Н. 1929. Graptoloidea верхнесилурийских сланцев Восточного Туркестана. Изв. Геол. ком,. т. XLVIII, № 5, стр. 101—124. — 1930. Graptoloidea с Новой Земли. Тр. Морск. научн. ин-та, т. IV, вып. 4, стр. 51—54. — 1931а. Graptoloidea из сланцев Ура-Тюбинского района и Зеравшанской долины Туркестана. Тр. Главн. геол.-разв. упр., вып. 101, стр. 1—26. — 1931б. Graptoloidea с р. Кураган (западный склон Южного Урала). Изв. Главн. геол.-разв. упр., т. 4, вып. 10, стр. 129—134. — 1932а. Граптолиты с Рудного Алтая. Изв. Всес. геол.-разв. объед., т. LI, вып. 8, стр. 147—152. — 1932б. Находка Graptoloidea в низовьях р. Енисея. Изв. Всес. геол.-разв. объед., стр. 152—154. — 1932в. Нижнесилурийские граптолиты с р. Колымы. Тр. Совета по изуч. произв. сил АН СССР, сер. якутская, вып. II, стр. 29—33. — 1934. Граптолиты. В кн.: Циттель К. Основы палеонтологии (палеозоология). Часть I. Беспозвоночные, стр. 208—217.

Беклемишев В. Н. 1951. К построению системы животных. Успехи совр. биол., т. XXXII, вып. 2 (5), стр. 256—270. — 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 2-е изд. «Сов. наука», стр. 1—698.

Вялов О. С., Дикенштейн Г. Х. и Обут А. М. 1954. О новой находке граптолитов в подольском силуре. Изв. АН СССР, сер. геол., № 4, стр. 118—120.

Келлер Б. М. 1956. Граптолиты ордовика Чу-Илийских гор. Ордовик Казахстана. Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. I, стр. 1—98. — Келлер Б. М. и Лисогор К. А. 1954. Караканский горизонт ордовика. Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 154, геол. сер., № 65, стр. 48—98. Константинова Л. И. 1935. Граптолитовые сланцы верхнего силура на восточном склоне Южного Урала. Пробл. сов. геол., № 5, стр. 491—495. — 1941. Верхний силур (готланд). Геологическое строение Орско-Халиловского района. (Объяснительная записка к геологической карте масштаба 1 : 100 000). Госгеолиздат, стр. 33—37.

Левина Е. Ф. 1928. Граптолиты из Ак-Теньги в Туркестанском хребте. Тр. Ср.-Аз. гос. ун-та, сер. VIIa, геология, вып. 5, стр. 1—18. Леоненок Н. И. 1955. Силурийские отложения Кос-Истекского района (Северные Мугоджары). Тр. Лабор. геол. угля АН СССР, вып. 3, стр. 116—225. Либрович Л. С. 1930. К находке граптолитовой фации верхнего силура в Южном Урале. Изв. ГГРУ, т. XLIX, № 1, стр. 103—118. — 1933. Основные черты геологической истории Кизилы-Уртазымского района на Южном Урале, Записки Росс. Минер. об-ва, ч. LXII, № 1, стр. 71—96.

Моисеев А. С. 1924. Находка фауны граптолитов в Тюя-Муюне. ДАН СССР, стр. 10—11. Му Энь-чжи. 1950. Эволюция и классификация граптолитов. Сборн. Ин-та палеонтологии АН Китая, т. 15, № 4—6, стр. 171—184. — 1957а. *Abrograptus* — новый род граптолитов из сланцев Хуло в уезде Цзянь-шан провинции Чжэцзян. Научный вестник (Кэсюэ Тунбао), № 20, стр. 631—633. — 1957б. К вопросу об условиях существования граптолитов. Геологические знания (Тичжи чиши), № 6, стр. 22—25.

Обут А. М. 1947. Новое в морфологии граптолитов. ДАН СССР, т. LVIII, № 5, стр. 879—882. — 1948. О систематическом положении граптолитов. ДАН СССР, т. LX, № 6, стр. 1045—1047. — 1949а. Полевой атлас руководящих граптолитов Киргизской ССР. Изд. Кирг. фил. АН ССР, стр. 1—58. — 1949б. О методике изучения граптолитов. ДАН СССР, т. LXVI, № 3, стр. 475—478. — 1950. Семейства и некоторые роды однорядных граптолитов. Вопросы палеонтологии, т. 1, стр. 264—272. — 1951. О трехчленном делении верхнего силура с помощью граптолитов. Тр. Геол. ин-та Кирг. фил. АН СССР, вып. 2, стр. 85—88. — 1953а. О морфологии и систематическом положении граптолитов. Ежегодн. Всесоюзн. Палеонт. об-ва, т. XIV, стр. 91—105. — 1953б. Дендроидеи северо-запада Русской платформы. Тр. Всесоюзн. н.-и. геол.-разв. ин-та, нов. сер., вып. 78, стр. 26—82. — 1953в. Граптолиты. ДАН СССР, т. XCII, № 4, стр. 831—834. — 1955а. Расчленение ордовика и силура по формам граптолитовых колоний. Вопросы палеонтологии, т. 2, стр. 148—152. — 1955б. Граптолиты. Полевой атлас ордовикской и силурийской фауны Сибирской платформы. Изд. Всесоюзн. н.-и. геол. ин-та, стр. 136—139. — 1956. Логанограпт из ордовикских отложений Чу-Илийских гор. Ордовик Казахстана. Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. I, стр. 103—104. — 1957а. Граптолитовые сланцы силура и связанные с ними нефтепроявления в Средней Азии. Геология и геохимия, т. I (VII), НТО, Всесоюзн. н.-и. геол.-разв. ин-та, стр. 228—235. — 1957б. Классификация и указатель родов граптолитов. Ежегодн. Всесоюзн. Палеонт. об-ва, т. XVI, стр. 11—47. — 1958а. Граптолиты силура в керне буровой скважины 64-Р Алуксне (Северная Латвия). Тр. Ин-та геологии и полезных ископаемых АН Латв. ССР, т. II, стр. 49—68. — 1958б. Зональное расчленение силура в СССР по граптолитам. Сов. геол., № 2, стр. 38—47. — 1960. Корреляция некоторых частей разреза ордовикских и силурийских отложений Эстонской ССР по граптолитам. Тр. Ин-та геологии АН Эст. ССР, т. V, стр. 143—158. — 1960а. Зональное расчленение ордовика в СССР по граптолитам. Доклады советских геологов. Международный геол. конгресс. XXI сессия. Проблема 7, стр. 33—34. — 1960б. Граптолиты и их значение для стратиграфии ордовикских и силурийских отложений на территории СССР. Автореферат докторской диссертации, стр. 1—59. — 1961. Граптолиты тремадокских и смежных с ними отложений Актюбинской и Оренбургской областей. Тр. ГИН АН СССР, вып. 18, стр. 146—150. Обут А. М. и Рыцк Ю. В. 1958. Дендроидеи ордовика и силура Эстонской ССР. Тр. Ин-та геологии АН Эст. ССР, т. III, стр. 125—144. — 1963. О древнейших граптолитах кембрия Сибирской платформы. Палеонт. журн. Обут А. М. и Соболевская Р. Ф. 1962. Граптолиты раннего ор-

довика на Таймыре. Проблемы нефтеносности Советской Арктики, вып. 3, стр. 65—96.

Павлинов В. Н. 1940. О начальной стадии развития граптолитовой колонии. Тр. МГРИ, т. XX, стр. 308—309. — 1947. О находках нижнесилурийских граптолитов на территории Восточного Казахстана. Тр. МГРИ, т. XXII, стр. 209—211. — 1948. Новые находки нижнесилурийских граптолитов в Казахстане. Сборник статей по геологии. Изд. МГРИ, № 5, стр. 53—56. — 1949. О новых находках граптолитов в Казахстане. Бюлл. МОИП, отд. геол., т. XXIV (6), стр. 34—39. — 1957. Изучение граптолитовой фауны в СССР. Acta Palaeontologica Sinica, vol. 5, № 1, pp. 69—172. Преображенская В. Н. 1941. Верхнесилурийские граптолиты Чапанатинского района. Тр. Узб. гос. ун-та, нов. сер., № 20, геология, вып. 2, стр. 67—78. Пршибил А. и Спасов Хр. 1955. Библиографски индекс на Българска Акад. на науките. Изв. на Геологич. институт, кн. 3, стр. 163—209.

Рухин Л. Б. 1960. Основы общей палеогеографии, гл. VII, стр. 209—246. Гостоптехиздат.

Соколов Б. С. 1953. К истории стратиграфических и палеонтологических исследований в Прибалтике. (Работы акад. Б. Ф. Шмидта, 1858—1908.) Тр. Всесоюзн. н.-и. геол.-разв. ин-та, нов. сер., вып. 78, стр. 12—25. Спасов Х. 1958. Фосилите на България. I. Палеозой. Българска Акад. Наук, стр. 1—90.

Твенхофел У. Х. 1936. Учение об образовании осадков. ОНТИ, стр. 1—915. Томчик Г. и Теллер Л. 1956. Лудловские образования в Восточной Польше. Бюлл. Польской Акад. наук, отд. III, т. IV, № 8, стр. 539—543.

Халецкая О. Н. 1953. К стратиграфии нижнесилурийских отложений Средней Азии. ДАН Узб. ССР, № 10, стр. 17—19. — 1954. Граптолиты верхнего силура Нура-тау. Автореферат диссертации канд. геол.-минер. наук. Изд. АН Узб. ССР, стр. 1—12.

Чернышев Б. Б. 1941. Граптолиты верхнего силура Югорского полуострова. Тр. Аркт. ин-та, т. 158, стр. 75—102.

Шухерт Ч. 1957. Палеогеографический атлас Северной Америки. Издат. ин. лит., стр. 1—22.

Эйхвальд. Э. И. 1861. Палеонтология России. Древний период. II, стр. 1—521.

Яковлев Н. Н. 1933. Планктонный граптолит из Казахстана. Изв. АН СССР, отд. мат. и естеств. наук, стр. 979—981. Янишевский М. Э. 1935. Граптолиты Новой Земли. Тр. Аркт. ин-та, т. XXV, стр. 1—56.

Allman G. I. 1872. On the morphology and affinities of Graptolites. Ann. Mag. Nat. Hist., vol. 9, ser. 4, pp. 364—380. Ami H. M. 1889. On a species of *Goniograptus* from the Levis Formation, Levis, Quebec. Canad. Rec. Sci., vol. 3, № 7, pp. 422—428. — 1902. Cambrian age of *Dictyonema* Slates of New Canaan and Kentvilla. Nowa Scotia Geol. Mag., № 9, pp. 218—220.

Barrande J. 1850. Graptolites de Bohême. Extr.: Syst. silur. etc. Prague, pp. 1—74. Barrass R. 1954. Graptolites from Anticosti Island. Quart. Journ. Geol. Soc. London, vol. 110, № 457, pp. 55—75. Barrois C. 1892. Mémoire sur la distribution des Graptolites en France. Ann. Soc. Géol. du Nord, t. XX, pp. 75—193. Bassler R. S. 1909. Dendroid Graptolites of the Niagaran Dolomites at Hamilton, Ontario. Bull. U. S. Nation. Mus., № 65, pp. 1—76. Benson W. N., Keble R. A., King L. C. and McRee J. T. 1956. The Ordovician graptolites of Northwest Nelson, New Zealand. Trans. Roy. Soc. N. Zealand, vol. 65, pp. 357—382. Berry W. B. N. 1960. Graptolite Faunas of the Marathon Region, West Texas. University of Texas, publ. № 6005, pp. 1—179. Bohlin B. 1950. The affinities of the graptolites. Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, vol. 34, pp. 107—113.

Bouček B. 1931a. Deux contributions à la connaissance de la paléontologie et de la stratigraphie des zones à graptolites du Gotlandien de la Bohême. Věst. státn. géol. ústavu Českosl. Rep., roč. VII, č. 2, str. 5—8. — 1931b. Zpráva a nálezu zony *Cyrtograptus rigidus* a jiných v českém gotlandienu. Věst. stát. geol. ústavu Českosl. Rep., roč. VI, str. 85—94. — 1931c. Předběžná zpráva o některých nových druzìch graptolitů z českého gotlandienu. Věst. stát. geol. ústavu Českosl. Rep., roč. VII, str. 293—306. — 1932a. Několik poznámek o rodu *Linograptus* Frech. Věst. stát. geol ústavu Českosl. Rep., roč. VIII, str. 1—6. — 1932b. Příspěvek k poznani českoych *Didymograptus* Časop. Národ. Musea Praha, str. 1—15. — 1932c. Předběžná zpráva o některých nových druzích graptolitů z českého gotlandienu. (čast II). Věst. stát. geol. ústavu Českosl. Rep., roč. VIII, str. 150—155. —1933. Monografie svrchnosilurských graptolitů z čeledi Cyrtograptidae. Tr. Inst. geol. a paleont. Karlov. Univ., Praha, t. I, str. 1—74. — 1936. Rrapholitová fauna českého spodního ludlovu. Rozpravy II. Tr. České Akad., roč. XLVI, číslo 16, str. 1—27. — 1939. Graptolithina. In: Fortschritte der Paläontologie, Bd. II, Ber. über die Jahre 1937—1938, SS. 106—107. — 1938a. Z nových vyskumů o českých graptolitech a jejich zonách. Příroda, t. 21, F. S., Brno str. 1—7. — 1938b. O nálezu *Diplograptus* (*Orthograptus*) *vesiculosus* Nich. v českém siluru. Časop. Národ. Musea, Praha, t. 112, str. 168—169. — 1941. *Monograptus* oder *Lomatoceras*? Senckenbergiana, Bd. 23, № 1/3, SS. 184—185. — 1943. Über einige gedornte Diplograptiden des böhmischen und sächsischen Silurs. Ibidem, № 25, SS. 1—6. — 1944. O novém druhu rodu *Climacograptus* Hall z českého ordoviku. Rozpravy II. Tř. České akad., roč. LIV, číslo 4, str. 1—6. — 1953. Biostratigrafie, vývoj a korelace želkovických a motolských vrstev českého siluru. Sbor. ústřed. ústavu geol., sv. XX, odd. paleont., str. 421—484. — 1956. Graptolitová a dendroidová fauna klabavských břidlic (dβ) z rokycanské stráně. Ibidem, sv. XXII, str. 123—227. — 1957. *Linograptus remesi* n. sp., novy zajimavý graptolit z vrstev přidolských ($eβ_2$) středočeského siluru. Časopis pro Min. a Geol., I. str. 228—233. — 1958. The Dendroid Graptolites of the Silurian of Bohemia. Rozpr. ústřed. ústavu geol., sv. XXIII, str. 1—294. — Bouček B. a Münch A. 1952. Retioliti středoevropského svrchního wenlocku a ludlowu. Sbor. ústřed. ústavu geol., sv. XIX, odd. paleont., str. 1—50. Bouček B. und Přibyl A. 1941. Über die Gattung *Petalolithus* Suess aus dem böhmischen Silur. Mitteil. Tschech. Akad. Wiss., Jahrg. LVI, № 11, SS. 1—17. — 1941—1942. Über Petalolithen aus der Gruppe *P. folium* (His.) und über *Cephalograptus* Hopk. Rozpravy II. Tř. Ceske Akad., ročn. LII, číslo 31, str. 1—12, — 1942. Über böhmische Monograpten aus der Untergattung *Streptograptus* Yin. Mitteil. Tschech. Akad. Wiss., Jahrg. LII, № 1, SS. 1—23. — 1951. Taxonomy and Phylogeny of some Ordovician Graptolites. Bull. intern. de l'Acad. Tchèque des Sci., LII, № 20, pp. 1—17. — 1952a. Nové poznatky o cyrtograptidech z českého siluru a jejich stratigrafickem významu. Rozpr. II. Tř. České Akad. věd. a umění, LXII, № 9, str. 1—24. — 1952b. Contribution to our knowledge of the *Cyrtograptus*. Bull. intern. Česká akad. ved. a uměni, Cl. sci. math.-nat. Ann. LIII, № 9, pp. 1—25. — 1953a. On some Slender species of the genus *Monograptus* Geinitz. Ibidem, Ann. LIV; pp. 185—216. — 1953b. O rodu *Diversograptus* Manck z českého siluru. Sbor. Ustř. ústavu geol., sv. XX, odd. paleont., str. 485—576. — 1954. Phylogeny and the taxonomy of the graptolithes (proposal for a revision of their system). Congr.

pp. 115—121. Brögger W. C. 1882. Die silurischen geol. intern., C. R., XIX sess., 1952, Alger, fasc. XIX, Etagen 2 und 3 im Kristianiagebiet und auf Eker u. s. w. Universitätsprogramm, Kristiania, SS. 1—41. Bulman O. M. B. 1927. Monograph of British Dendroid Graptolites. Pt. I. Palaeontogr. Soc. London, Monogr., vol. LXXIX, pp. 1—28. — 1928. Idem. Pt. II. Ibidem, vol. LXXX, pp. 1—XXII+29—64. — 1934. Idem. Pt. III. Ibidem, vol. LXXXVI, pp. XXXIII—LX+65—92. — 1932. On the Graptolites prepared by Holm. Arkiv Zoologi, Bd. 24A, № 9, SS.1—29.— 1933. Notes on the evolution and morphology of Graptoloidea. Arkiv Zoologi, Bd. 24A, № 13, SS. 1—27. — 1938. Graptolithina. Handbuch der Paläozoologie, herausgeg. von O. H. Schindewolf, Bd. 2D, SS. 1—92. — 1941. Some Dichograptids of the Tremadocian and Lower Ordovician. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. II, vol. 7, pp. 100—121. — 1950. Graptolites from the *Dictyonema* Shales of Quebec. Quart. Journ. Geol. Soc., London, vol. CVI, pt. 1, pp. 63—99. — 1954. Some graptolites from the Ogygiocaris Series (4a) of the Oslo district. Arkiv Mineralogi, Geologi, Bd. 1, № 17, SS. 509—518.— 1955. Graptolithina with sections on Enteropneusta and Pterobranchia. Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. V, pp. 1—101.

Carruthers W. 1858—1859. On the Graptolites from the Silurian Shales of Dumfriesshire. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 3, vol. III, pp. 23—26. — 1867. Graptolites: their structure and systematic position. Intell. Observer, XI (4), XI (5), № 64, pp. 283, 365.— 1868. Revision of the British Graptolites, with descriptions of the new species. Geol. Mag., vol. V, pp. 64—74.

Challinor I. 1945. A Graptolite lineage from North Cardiganshire. Geol. Mag., vol. LXXXII, № 3, pp. 97—106. Chang H. 1935. On the discovery of the graptolite-shale from Lientan, Yünan district in Kuangtung province and its stratigraphic correlations. Bull. Geol. Soc. China, vol. 12, № 2, pp. 249—257. Chapman F. 1919. On some Hydroid Remains of Lower Palaeozoic Age from Monegetta, near Lancefield. Proc. Roy. Soc. Vict., vol. XXXI, n. s., pt. 2, pp. 388—393. Chapman F. and Thomas D. E. 1936. Cambrian Hydroida of the Heathcote and Monegetta District. Proc. Roy. Soc. Vict., new ser., vol. 48, pp. 193—212. Cope R. H. 1954. Cyrtograptids and Retiolitids from county Tipperary. Geol. Mag., vol. XCI, № 4, pp. 319—324.

Davies K. A. 1929. Notes on the graptolite faunas of the Upper Ordovician and Lower Silurian. Geol. Mag., vol. LXVI, pp. 1—27. Decker C. E. 1954. A new graptolite from South Dakota. Journ. Paleont., vol. 28, № 2, pp. 208—209.

Earp J. K. 1944. Observations of the Upper Silurian Graptolites. Geol. Mag., vol. LXXXI, № 4, pp. 181—184. Eichwald E. 1840. Über das silurische Schichtensystem in Esthland. Ztschr. f. Natur-u. Heilk. Medizin. Akad. St.-Petersb., H. 1 und 2.— 1842. Die Urwelt Russlands. St.-Petersburg, S. 45. — 1855. Beitrag zur geographischen Verbreitung der fossilen Thiere Russlands. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, № 4, pp. 433—465. Eisel R. 1912. Über zonenweise Entwicklung der Rastriten und Demirastriten. Jahresber. Gesellsch. Freunde, Naturw. Gera, № 53—54, SS. 27—43. — 1914. Über neuere Graptolithen des preussischen Oberlandes. Ibidem, № 55—56, SS. 171—173. Eisenack A. 1935. Neue Graptolithen aus Geschieben des baltischen Silurs. Pal. Ztschr., Bd. 17, № 1/2, SS. 73—90. — 1951. Retioliten aus dem Graptolithengestein. Palaeontographica, Bd. C, Abt. A, Lief. 5—6, SS. 129—163. Ekström G. 1937. Upper Didymograptus Shale in Scania. Sver. Geol. Undersökn. Årsskr., ser. C, № 403, SS. 1—53. Elles G. L. 1925. The characteristic assemblages of the graptolites zones of the British Isles. Geol. Mag., vol. LXII, pp. 337—347. Elles G. L. and Wood E. M. 1901—1918. Monograph of British Graptolites. Palaeontogr. Soc., London, Monogr., vol. LV—LXVII, pp. 1—CXLVIII+1—526. Etheridge R. 1874. Observations on a few Graptolites from the Lower Siluric Rocks of Victoria, Australia, etc. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 4, vol. 14, pp. 1—10.

Flügel H. 1952. Graptolithenfund in einem Lyditgeröll der Kainacher Gosau. Verhandl. Geol. Bundesanst., H. 3, SS. 1—2. — 1953. Neue Graptolithen aus dem Gotlandium der Karnischen Alpen. Carinthia, II; Mitteil. Naturwissensch. Vereins Kärnten, 1943 Jahrg., H. 2, SS. 21—26. — 1955. Graptolithen aus dem Gotlandium des Antitaurus. N. Jahrb. Geol., Paläont., № 11, SS. 478—488. Frebold H. 1928. Rippeln in Graptolithenschiefer. Ztschr. f. Geschiebeforsch., Bd. 4, H. 2, SS. 60—65. Frech F. 1897. Die Graptolithiden. In: Römer F. Lethaea geognostica. Bd. I, SS. 545—688.

Geukens F. 1950. Quelques nouveaux gîtes à *Dictyonema flabelliforme* dans le massif de Stavelot. Bull. Soc. Belge Géol., Pal., Hydrol., Bruxelles, t. LIX, pp. 163—169. — 1954. Quelques remarques au sujet de la réparation des *Dictyonema flabelliforme* dans le massif cambrien de Stavelot (Belgique). Congr. géol. intern., c. r. XIX sess. 1952, Alger, fasc. XV, pp. 45—52. Glémarec M. L. 1932. Étude de la faune graptolitique des ampélites de Poligné. Bull. Soc. Géol. Minéral. Bretagne, vol. X, pp. 87—152. Gortani M. 1920. Contributioni allo studio dei Paleozoico Carnico. VI. Fauna a Graptoliti. Palaeontographia Italica, vol. XXVI, pp. 1—56.— 1922. Fauna paleozoiche della Sargedna. I. Le Graptoliti di Goni, II. Graptoliti della Sardegna orientale. Ibidem, vol. XXVIII, Pisa, pp. 42—67, 85—111.— 1926. Graptoliti del piano di Wenlock nelle Alpi Carniche. Ann. Museo Geol. Bologna, vol. I, ser. 2, pp. 6—19. — 1951. Graptoliti di Rigolato (Carnia). Mem. Inst. Geol. Univ. Padova, vol. XVI, pp. 1—30. Grabau A. W. 1929. Origin, distribution and mode of preservation of the Graptolites. Mem. Acad. Sinica, Nation. Research Inst. Geol., № 7, pp. 1—52. — Grassé P.-P. 1948. Traité de Zoologie Embranchements des Stomocordés. Paris, pp. 367—532. Gümbel C. W. 1878. Einige Bemerkungen über Graptolithen. B. Mittheilungen an Professor H. B. Geinitz, München, den 21 Januar. N. Jahrb. Min., Geol., Pal., SS. 292—296. Gürich G. 1892. Über die Form der Zellenmündung von *Monograptus priodon* und über Silur und Devon des polnischen Mittelgebirges. Jahresber. Schlesw. Gesellsch. vaterländ. Kultur, naturw. Kl., Bd. LXX, Abt. II, SS. 12—13. — 1896. Bemerkungen zur Gattung *Monograptus*. Ztschr. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. XLVIII, SS. 954—962. — 1908. Leitfossilien, I, Berlin, SS. 28—35. — 1928. Über *Dawsonia* Nicholson, *Peltocaris* Salter und über die Graptolithen-Studien von E. Manck. Centrabl. Min., Geol., Pal., Abt. B, SS. 531—536. Gurley R. R. 1896. North American Graptolites: new species and vertical range. Journ. Geol., vol. 4, № 1, pp. 63—102; № 3, pp. 291—311.

Haberfelner E. 1929. Über das Silur im Balkan, nördlich von Sofia. Mitt. Naturwiss. Vereines Steiermark, Bd. 66, SS. 104—149.— 1931a. Graptolithen aus dem Obersilur der Karnischen Alpen. II. Unter-Llandovery Lydite vom Polinig und der Waidegger Höhe. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Wien, Abt. I, Bd. 140, SS. 879—892. — 1931b. Eine Revision der Graptolithen des Sierra Morena (Spanien). Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Gesellsch., Bd. XLIII, T. II, SS. 1—31. — Haberfelner E. und Bončev E. 1934. Der erste Nachweis von Ordovicium in Bulgarien: Didymograptenschiefer mit Trilobiten im Zerie-Massiv. Geologia Balcanica, T. 1, SS. 28—33. Hadding A. 1915. Om *Glossograptus, Cryptograptus* och tvenne dem närstående graptolitsläkten. Förh. Geol. Förh. Stockholm, Bd

XXXVII, SS. 303—336. Hahn F. F. 1912. On the *Dictyonema*-fauna of Navy Island, New Brunswick. Ann. N.-Y. Acad. Sci., vol. XXII, pp. 135—160. Hall J. 1865. Graptolites of the Quebec Group. Canadian Geol. Survey, dec. II, Montreal, pp. 1—151. — 1868. Introduction to the study of the Graptolitidae. 20-th Ann. Rep. N.-Y. State Cab. Nat. Hist., pp. 169—240. — 1879. Description of new species of fossils from the Niagara formation. Trans. Albany, Inst., vol. 10, pp. 11—58. — 1882. Descriptions of the species of fossils found in the Niagaran group at Waldron, Indiana. 11-th Ann. Rep. Indiana. Dept. Geol. Nat. Hist., pp. 217—345. Hall T. S. 1894. Note on the distribution of the Graptolitidae in the rocks of Castlemaine. Rep. Austr. Assoc. Adv. Sci., № 11, p. 374. — 1897. Victorian Graptolites. II. The Graptolites of the Lancefield beds. Proc. Roy. Soc. Vict., new ser., vol. XI, pp. 164—176. — 1899. The Graptolite-bearing rocks of Victoria. Austr. Geol. Mag., new series, dec. 4, vol. VI, pp. 439—451. — 1905. Victorian graptolites. III. Some new or little known species. Proc. Roy. Soc. Vict., vol. 18, pt. 1, pp. 20—24. — 1912. Reports on graptolites. A revision of the species from Eastern Victoria. Rec. Geol. Surv. N. S. Wales, vol. 3, pt. 2, pp. 188—211.— 1914. Victorian Graptolites. Some new or little known species. Proc. Roy. Soc. Vict., new ser., vol. 27, pt. 1, pp. 109—118. Harris W. J. 1926. Victorian Graptolites (new series), pt. 2. Proc. Roy. Soc. Vict., vol. 38, pp. 55—61. — 1933. *Isograptus caduceus* and its allies in Victoria. Ibidem, vol. 46, pp. 79—114. — 1935. The graptolite succession of Bendigo East, with suggested zoning. Ibidem, vol. 47, pp. 314—337. — Harris W. J. and Keble R. A. 1932. Victorian Graptolite zones with correlations and descriptions of species. Ibidem, vol. 44, pp. 25—48. Harris W. J. and Thomas D. E. 1935. Victorian graptolites (new series). Pt. III. Ibidem, vol. 47, pp. 288—312.— 1937. Idem (new series). Pt. IV. Mining and Geol. Journ., vol. 1, № 1.—1938a. Idem. Pt. V. Ibidem, vol. 1, № 2, pp. 78—84.— 1938b. A revised classification and correlation of the ordovician Graptolite beds of Victoria. Ibidem, vol. 1, № 3, pp. 62—72.— 1939. Victorian Graptolites (new series), Pt. VI. Ibidem, vol. 2, № 1.— 1940. Idem. Pt. VII. Ibidem, vol. 2, № 2, pp. 191—198.— 1941. Idem. Pt. IX. Ibidem, vol. 2, № 5, pp. 308—310.— 1948. Idem. Pt. XI. Ibidem, vol. 3, pp. 1—3.— 1955. Idem. Pt. XII. Ibidem, vol. 5, № 6, pp. 3—13. Hemmann M. 1937. Eine neue Graptolithen-Art aus dem ostthüringischen Silur bei Ronneburg, *Barrandeograptus boučeki* n. sp. Beitr. Geol. Thür., Bd. IV, SS. 194—197. Hollard. H. et Willefert S. 1961. Présence de *Monograptus hercynicus* Perner dans le Silurien du Tafilalt (Maroc). C. R. Soc. géol. France, № 2, pp. 42—43. Holm G. 1881. *Pierograptus,* ett nytt graptolitslägte. Förhandl. Köngl. Vetensk. Akad., Bd. XXXVIII, № 4, SS. 1—71.— 1881. Tyenne nya slägten af familjen Dichograptidae Lapw. Ibidem, № 9.S. 453.— 1890. Gotlands Graptoliter. Bihang till Kongl. Svenska Vetensk. Akad. handl., Bd. XVI, № 7, SS. 1—34.— 1895. Om *Didymograptus, Tetragraptus* och *Phyllograptus*. Förhandl. Geol. För. Stockholm, Bd. 17, H. 3, SS. 319—352. Hong J. C. 1958. Ludlovian Graptolite faunas of the Yangtze Gorges district and their stratigraphical significance. Acta Palaeontologica Sinica, vol. 6, № 1, pp. 90—116. Hopkinson J. and Lapworth C. 1875. Descriptions of the graptolites of the Arenig and Llandeilo rocks of St.-David's. Quart. Journ. Geol. Soc., vol. XXXI, pp. 631—672. Horný K. 1954. Předběžna zprává o výzkumu facii středočeského západního siluru. Věst. ústř. ústavu geol., roč. XXIX, № 1, str. 32—38. — 1955. Studie o vrstvách budňanských v západní části barrandienského siluru. Sbor. ústř. ústavu geol., sv. XXI, odd. geol., 2, str. 315—447.— 1956. Nové poznatky o biostratigrafii skteèsko-hlinského siluru. Věst. ústř. ústavu geol., roč. XXVI, str. 128—131. Hsü S. C. 1934. The Graptolites of the Lower Jangtze Valley. Acad. Sinica, Monogr., Nat. Research Inst., Geol., ser. A, vol. 4, pp. 1—106. — 1959. A new Graptolite fauna from the Lower Ordovician of Tsaidam, Changhai province. Acta Palaeontologica Sinica, vol. 7, № 3, pp. 161—191. Hsü S. C. and Mu C. T. 1948. The Ichang formation and the Ichangian fauna. Contrib. Inst. Geol. Acad. Sinica, № 8, pp. 1—51. Hundt R. 1924. Die Graptolithen des deutschen Silurs. Leipzig, SS. 1—97. — 1934. Kieselsäureerhaltungen bei obersilurischen Graptolithen aus dem gemengten Diluvium Mitteldeutschlands. Ztschr. Geschiebeforschung, Bd. X, H. 2, SS. 101—104. — 1935. Die Graptolithenfauna des obersten Obersilurs Thüringens. Ztschr. Naturwiss., Bd. 91, SS. 1—34. — 1938. Silurische Graptolithenmeere und rezente Äquivalente, ein biologischer, hydrographischer und morphologischer Vergleich. Geologie der Meere und Binnengewässer, Bd. 2, H. 3, SS. 424—441. — 1942. Der Schwebeapparat der diprionitischen Graptolithen. Beitr. Geol. Thür., Bd. VII, H. 1/2, SS. 71—74. — 1943. Graptolithen-Probleme. Der Biologe, Jahrg. 12, H. 3, SS. 65—70. — 1945a. Beiträge zur Kenntniss des mitteldeutschen Graptolithenmeeres (Südlicher Frankenwald). Beitr. Geol. Thür., Bd. VIII, H. 1—3, SS. 145—157. — 1945b. Der Weinbergbruch bei Hohenleuben. Ein weltbekannter Fundplatz von Versteinerungen (Graptolithen). Ostthür. Geol., H. 1, SS. 2—10. — 1946. In Kieselsäure erhaltene Graptolithen aus dem Ostthüringer Gotlandium. Ostthür. Geol., H. 2, SS. 1—2. — 1953. Graptolithen. Leipzig, SS. 1—48.

Jaanusson V. 1960. Graptoloids from the Ontikan and Viruan (Ordov.) limestones of Estonia and Sweden. Publ. Palaeont. Inst. Univers. Uppsala, № 29, pp. 289—366. Jaanusson V. and Strachan I. 1954. Correlation of the scandinavian Middle Ordovician with the Graptolite succession. Geol. För. Förh., Bd. 76, SS. 684—696. — Jaeger H. 1955. Über die Silur-Devon-Grenze in Thüringen. Geologie, H. 4, SS. 416—432. — 1958. Gotlandium Thüringens. Ztschr. Deutsch. geol. Ges., Bd. 109, T. 2, SS. 640—641. — 1959. Graptolithen und Stratigraphie des jüngsten Thüringer Silurs. Abh. Deutsch. Akad. Wissensch. Berlin, № 2, SS. 1—97. — Jaekel O. 1889. Über das Alter des sogenannten. Graptolithengesteins. Ztschr. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. XLI, SS. 653—716. Jahn J. J. 1892. Vorläufiger Bericht über die Dendroiden des böhmischen Silurs. Sitzber. Kaiserl. Akad. Wiss., Wien, math.-naturw. Kl., Bd. CI, № 4, SS. 642—649. Jones O. A. 1927. Silurian Graptolites from Studley Park, Melbourne. Austr. Geol. Mag., vol. 64, pp. 101—105.

Keble R. A. and Benson W. N. 1939. Graptolites of Australia: Bibliography and history of research. Mem. Nation. Mus. Melbourne, № 11, pp. 11—99. Keble R. A. and Harris W. J. 1925. Graptolites from Mt. Easton. Rec. Geol. Surv. Vict., vol. IV, pt. 4, pp. 507—516. — 1934. Graptolites of Victoria: new species and additional records. Mem. Nation. Mus. Melburne, № 8, pp. 166—183. Keble R. A. and Macpherson J. H. 1941. Lower Ordovician Graptolites in New South Wales. Rec. Austral. Mus., vol. XXI, № 1, pp. 57—58. Kirste E. 1919. Die Graptolithen des Altenburger Ostkreises. Mitteil. aus dem Osterlande, N. F., Bd. XVI, SS. 1—163. Kjerulf T. 1865. Veiviser ved geologiske excursioner i Christiania. Omegn. Univ. program for andet Halvaar, Christiania, SS. 1, 2. Kozlowski R. 1938. Tymczasowe wiadomosci o graptolitach z tremadoku Polski i ich teoretycznym znaczeniu. Ann. Mus. Zool. Polon., t. XIII, № 16, pp. 183—196. — 1949. Les graptolithes et quelques nouveaux groupes d'animaux du tremadoc de la Pologne. Palaeontologia Polonica, t. III, pp. 1—235. — 1951. O niezwyklum graptolicie ordowickim. Acta Geologica Polonica, vol. II,

str. 291—301. — 1953. Badania nad nowym gatunkem z rodzaju *Corynoides* (Graptolithina). Ibidem, vol. III, pp. 193—209. — 1954. O budowie niektorych Dichograptidae. Ibidem, vol. IV, pp. 423—444. — 1956a. Sur *Rhabdopleura* du Danien de Pologne. Acta Palaeontologica Polonica, vol. I, № 1, pp. 1—21.— 1956b. Nouvelles observations sur les Corynoididae (Graptolithina). Ibidem, vol. I, № 4, pp. 259—269. — 1960. *Calyxdendrum graptoloides* n. gen., n. sp. a graptolite intermediate between the Dendroidea and the Graptoloidea. Acta Palaeontologica Polonica, vol. V, № 2, pp. 107—125. Kraatz K. 1958. Stratigraphische und paläontologische Untersuchungen (besonders im Gotlandium) im Gebiet zwischen Wieda und Zorge (Südlicher Westharz). Ztschr. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. 110, SS. 22—70. Kraft P. 1926. Ontogenetische Entwicklung und Biologie von *Diplograptus* und *Monograptus*. Pal. Ztschr., Bd. VII, SS. 207—249. — Kühne W. G. 1955. Unterludlow — Graptolithen aus Berliner Geschieben. N. Jahrb. Geol., Pal., Abhandl., Bd. 100, № 3, SS. 350—401.

Lapworth C. 1873. On an improved classification of the *Rhabdophora*. Geol. Mag., vol. 10, pp. 555—560. — 1876. On Scottish Monograptidae. Geol. Mag., vol. 13, pp. 308—321, 350—360, 499—507, 544—552.— 1877. On the Graptolites of County Down. Proc. Belfast Nat. Field Club, 1876/77. App., pp. 125—144.— 1880. On new British Graptolites. Ann. Mag. Nat. Hist., vol. V (5), pp. 149—177. Laursen D. 1940. Cyrtograptusskifferne på Bornholm. Danm. Geol. Undersög., Ser. II, № 64, SS. 1—39. Linnarsson G. 1876. On the vertical range of the Graptolitic types in Sweden. Geol. Mag., Dec. II, vol. III, № 6, p. 241. — 1879. Jakttagelser öfver de graptolit förande skiffrarne i Skåne. Förh. Geol. För., Stockholm, Bd. IV, № 50, SS. 1—227. — 1880—1881. Graptolitskifrar med *Monograptus turriculatus* Barrande vid Klubbuden nära Motala. Förh. Geol. För., Stockholm, Bd. 5, № 12, SS. 503—526.

Maillieux E. 1939. L'Ordovicien de Sart-Bernard. Mém. Mus. Roy. Hist. Natur. Belgique, № 86, pp. 1—57. Malaise C. 1890. Sur les graptolites de Belgique. Bull. Acad. Roy. Belgique, sér. 2, № 20, p. 440. Manck E. 1915. *Retiolites macilentus* Törnq. Ztschr. Naturwiss., Bd. LXXXV, H. 2/3, SS. 101—104. — 1918. Die Graptolithen der Zone 18, sowie *Retiolites eiseli* spec. nov. Ztschr. Naturwiss., Bd. LXXXVI, SS. 337—344.— 1923. Untersilurische Graptolithenarten der Zone 10 des Obersilurs, ferner *Diversograptus* gen. nov., sowie einige neue Arten anderer Gattungen. Natur (herausgeg. v. Thomas), Leipzig, Bd. 14, SS. 282—289. — 1925. Grosskolonie von *Diplograptus acuminatus* Nich. und *Monograptus lobiferus* McCoy mit Schwimmblasen. Centralbl. Min., Geol., Pal., Jahrg. 1925. Abt. B, № 6, SS. 171—174. — 1926. Über den inneren Bau der Graptolithen; Schwimmblasen und Gonothecen. Beitr. Geol. Thür., H. 5, SS. 21—28. Marek L. 1951. Nález druhu *Akidograptus acuminatus* (Nicholson) v českém siluru. Věst. Ústř. ústavu geol., roč. XXVI, № 6, str. 382—384. — 1955. *Glyptograptus bohemicus* n. sp. z vrstev kosovských (dξ). Sborn. Ústř. ústavu geol., sv. XXI, str. 1—16. Marr J. E. 1907. On the Ashgillian Series. Geol. Mag., vol. IV, pp. 59—69. — 1916. The Ashgillian succession to the West of Coniston Lake. Quart. Journ. Geol. Soc., London, vol. LXXI, pp. 189—204. — 1928. A possible chronometric scale for the graptolite bearing strata. Palaeobiologica, Bd. I, SS. 161—162. Mc Coy F. 1850. On some new genera and species of Silurian Radiata in the collection of the University of Cambridge. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 2, vol. VI, pp. 270—290. — 1851. British Palaeozoic fossils in the Geol. Museum of the University of Cambridge. Part. II. 1876. On a new Victorian graptolite. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 4, vol. XVIII, pp. 128—130. Moberg J. C. 1892. Om nagra nya graptoliter från Skanes Undre graptolitskiffer. Förh. Geol. För. Stockholm. Bd. XIV, H. 4, SS. 339—350. — 1901. *Pterograptus scanicus* n. sp. Förhandl. Geol. För. Stockholm, Bd. XXIII, SS. 335—340. Monsen A. 1925. Über eine neue ordovicische Graptolithenfauna. Norsk. Geol. Tidsskr., Bd. 8, SS. 147—188. — 1937. Die Graptolithenfauna im unteren Didymograptusschiefer Norwegens. Ibidem, Bd. 16, SS. 57—266. Mu A. T. 1945. Graptolite-Faunas from the Wufeng Shale. Bull. Geol. Soc. China, vol. XXV, pp. 201—209. — 1949. Silurian Succession and Graptolite-Fauna of Lientan. Bull. Geol. Soc. China, vol. XXVIII, № 3—4, pp. 207—231. — 1953a. Two lateraly branched graptolites. Palaeontol. novit., Palaeont. Soc. China, vol. 193, I, № 4, pp. 192—200. — 1953b. A preliminary study on the graptolithes in the Taitzeho Valley, Liaotung. Acta Palaeontologica Sinica, vol. I, № 1, pp. 23—35. — 1954. On the Wufeng shale. Ibidem, vol. II, № 2, pp. 153—170. — 1955. On *Spirograptus* Gürich. Ibidem, vol. III, № 1, pp. 1—10. — 1955. The new materials of the dendroid graptolites of China. Palaeontologica Sinica, N. S., B, № 5, pp. 1—32.— 1956. Notes on some multiramous Dichograptids. Ibidem, vol. IV, № 3, pp. 331—344.— 1957. Some new or little known graptolites from the Ningkuo shale (Lower Ordovician) of Changshan, Western Chekiang. Ibidem, vol. V, № 3, pp. 369—437. — 1958. *Abrograptus*, a new graptolite genus from the Hulo shale (Middle Ordovician) of Klangshan, Western Chekiang. Ibidem, vol. VI, № 3, pp. 259—265. Mu A. T. and Lee C. K. 1958. Scandent graptolites from the Ningkuo shale of the Kiangshan—Changshan area, Western Chekiang. Ibidem, vol. VI, № 4, pp. 392—427. Münch A. 1952. Die Graptolithen aus dem anstehenden Gotlandium Deutschlands und der Tschechoslovakei. Geologica, Bd. 7, SS. 1—157.

Naylor G. F. K. 1939. Graptolites of the Goulburn District, New South Wales. Pt. I. Some forms and localites. Journ. Proc. Roy. Soc. New South Wales, vol. LXXII, pp. 129—135. Nicholson H. A. 1867. On a new genus of graptolites with notes on reproductive buds. Geol. Mag., vol. IV, pp. 256—263.— 1868a. On the Coniston-Flag Graptolites. Quart. Journ. Geol. Soc., London, vol. XXIV, pp. 521—542. — 1868b. On the nature and geological position of the Graptolitidae. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 4, vol. II, p. 55. — 1873. On some fossils from the Quebec Group of Point Levis, Quebec. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 4, vol. XI, pp. 133—143. — 1876. Notes on the correlation of the graptolitic deposits of Sweden with those of Britain. Geol. Mag., dec. 2, vol. 3, pp. 245—249.

Obut A. M. 1960. Zonale Einteilung des Silurs in der UdSSR nach Graptolithen. Prager Arbeistagung über die Stratigraphie des Silurs und des Devons. SS. 269—276. Öpik A. 1927. Beiträge zur Kenntnis der Kuêruse (C_2) Stufe in Eesti, II. Publ. Geol. Inst. Univ. Tartu, № 10, SS. 1—35. — 1928. Beiträge zur Kenntnis der Kukruse-(C_2—C_3-) Stufe in Eesti. III. Ibidem, № 12, SS. 1—42. — 1929. Über Trockenrisse und Regenspuren im Monograptusschiefer von Hodkovičky (Böhmen) und über die Entstehung der Graptolithenschiefer überhaupt. Ibidem, № 13, SS. 1—11. — 1930. Beiträge zur Kenntnis der Kukruse-(C_2—C_3-) Stufe in Eesti. IV. Ibidem, № 24, SS. 1—34. — 1933. Über einen kambrischen Graptolithen aus Norwegen. Norsk Geol. Tiddsskr., Bd. XIII, SS. 113—115.

Pedersen T. B. 1922. Rastritesskiferen på Bornholm. Medd. Dansk Geol. For., Bd. 6, № 11, SS. 1—29. Perner J. 1894—1899. Studie o českých graptolitech. Česká Akad. Caes. Frantiska—Josefa. — 1894. Č. I. O mikroscopické struktuře rodu *Monograptus* a *Re-*

tiolites. Palaeontogr. Bohemiae, str. 1—16. — 1895. Č. II. Monografie graptolitů spodního siluru, Ibidem, str. 1—31. — 1897. Monografie graptolitů svrchního siluru, Ibidem, str. 1—25. — 1899. Č. III. Monografie graptolitů svrchního siluru, Ibidem, str. 1—39. — Perner J. a Kodym O. 1919. O rozčleněrí svrchního siluru v Čechách. Časop. Mus. Král. Českého, Praha, roč. XCIII, str. 8—24. Philippot A. 1944. Trois nouvelles espèces de graptolites du Gothlandien de Bretagne. Bull. Soc. Géol. France, sér. 5, t. XIV, № 1—3, pp. 37—44. — Počta P. 1894. Bryozoaires, Hydrozoaires et partie des Anthozoaires. Dans: Barrande J. Système silurien du Centre de la Bohême, vol. VIII, pt. 1, pp. 1—230. Portlock J. E. 1843. Report on the geology of Londonderry and of parts of Tyrone. Dublin, pp. 317—322. Poulsen C. 1922. Om Dictyograptusskifern pa Bornholm. Danm. Geol. Undersög., Bd. 6, H. 2, № 8, SS. 1—28. — 1924. *Syrrhipidograptus Nathorsti*, a new graptolite genus. Meddel. Dansk Geol. For., Bd. 6, № 25, SS. 1—7. Prantl F. 1949. Some Devonian Dendroids from Bohemia. Bull. Intern. Acad. Tchèque Sci., Ann. L, № 19, Cl. sci. math., nat., med., str. 1—7. — 1953. Some Dendroidea from the Daleje Beds (Mesodevonian, Bohemia). Bull. Intern. Acad. Tchèque Sci. Ann. LIV, Cl. sci. math., nat., med., str. 93—99. Prantl F. a Přibyl A. 1940. Přispěvek k poznáni siluru v okolí Stodůek. Věstn. Král. česk. spol. nauk, str. 1—13. — 1949. Some Tremadocian Dendroids from Bohemia. Bull. intern. Acad. Tchéque Sci., Cl. sci. math., nat., med., Ann. L, № 20, str. 1—11. Přibyl A. 1936. Nález graptolita *Monograptus circularis* v českém siluru. Čas. Mus. Král. česk., Praha, str. 126—127. — 1938. Stratigrafie graptolitových zon na Vyskočilce u Malé Chunchle. Věda Přír., str. 1—2. — 1940a. Revision der böhmischen Vertreter der Monograptidengattung *Monoclimacis* Frech. Mitteil. Tschech. Akad. Wiss., Jahrg. L, № 23, SS. 1—19. — 1940b. Über böhmische Vertreter der Monograptiden aus der Gruppe *Pristiograptus nudus*. Ibidem, Jahrg. L, № 16, SS. 1—11. — 1940c. Stratigrafické rozčlenění graptolitových zon z tak zv. «Barrandeových kolonii». Věstn. Král. české spol. nauk, str. 1—12. — 1941a. Graptolitová fauna českého středního ludlowu, svrchí eβ. Věst. Statn. geol. ústavu Československ. Rep., roč. XVI, № 2—3, str. 63—73. — 1941b. O několika nových druzích graptolitů z českého svrchního siluru. Rozpravy II. Tr. Česke Akad. roč. LI, № 6, str. 1—9. — 1941c. Von böhmischen und fremden Vertretern der Gattung *Rastrites* Barrande, 1850. Mitteil. Tschech. Akad. Wiss., Jahrg. LI, SS. 1—22. — 1942a. Beitrag zur Kenntnis der Monograpten aus der Gruppe *Monograptus flexilis*. Mitteil. Tschech. Akad. Wiss., Jahrg. LII, № 5, SS. 1—14. — 1942b. *Pernerograptus* nov. gen. a jeho zástupci z českého a cizího siluru. Věst Král. české spol. nauk, tř. mat.-přír. 1941. SS. 1—18. — 1942c. Revision der Pristiograpten aus den Untergattungen *Colonograptus* n. subg. und *Saetograptus* n. subg. Mitteil. Tschech. Akad. Wis., Jahrg. LII, № 15, SS. 1—22. — 1942d. Beitrag zur Kenntnis der deutschen Rastriten. Ibidem, Jahrg. LII, № 4, SS. 1—10. — 1942e. Über die stratigraphischen Verhältnisse des Silurs und des Devons in der Podoler Zementfabrik bei Prag. Ibidem, Jahrg. LII, № 27, SS. 1—14. — 1943a. Revision aller Vertreter der Gattung *Pristiograptus* aus der Gruppe *P. dubius* und *P. vulgaris* aus dem böhmischen und ausländischen Silur. Ibidem. Jahrg. LIII, № 4, SS. 1—49. — 1943b. Několik kritických poznamek o druhu *Monograptus hercynicus* Pern. Věst. Král. česk. spol. nauk, 1942, str. 1—7. — 1943c. O několika nových graptolitech z českého a německého siluru. Ibidem, str. 1—25. — 1944. Jak poznáme naše silurské graptolitové rody. Věda přírodni, roč. XXIII, № 4, str. 108—118. — 1946a. The Middle-European Monograptids of the genus *Spirograptus* Gürich. Bull. intern. Acad. Tchéque Sci., Ann. LIV, № 19, str. 185—231. — 1946b. Přispěvek k nové systematice graptolitů z čeledi Monograptidae Lapworth. Věstn. státn. geol. ústavu Československ. Rep., roč. XXI, str. 274—279. — 1947. Classification of the genus *Climacograptus*. Bull. intern. Ceske Akad., Ann. XLVII, № 2, str. 1—12. — 1948a. Bibliographic index of Bohemian Silurian Graptolites, Praha, str. 1—96. — 1948b. Několik nových graptolitovych podrodů z čeledi Dimorphograptidae a Diplograptidae. Věst. státn. geol. ústavu Československ. Rep., roč. XXIII, str. 37—48. — 1949. Revision of the Diplograptidae and Glossograptidae of the Ordovician of Bohemia. Bull. intern. Acad. Tchéque Sci., R. II. Ann. L, № 1, str. 1—51. — 1955. Contribution to the knowledge of the Silurian Graptolites of Bulgaria. Ibidem, Cl. sci. math., nat. med., Ann. LIII, str. 135—176. — 1957. Nové doplnký k «Bibliografickému indexu českých silurských graptolitů». Sborn. Ústr. ústavu geol., sv. XXIII, odd. paleont., str. 95—123. — 1958. Ein neuer Beitrag zur Kenntnis der bulgarischen Graptolithen. Bull. Inst. Géol. Acad. Sci. Bulgaria, vol. VI, pp. 108—137. Přibyl A. a Münch A. 1941. Revise středoevropských zástupců rodu *Demirastrites* Eisel. Rozpravy II. Tř. České Akad., roč. LII, № 30, str. 1—23.

Renier A. 1925. Sur la présence de *Dictyonema* dans le marbre noir (Viséen). Ann. Soc. Géol. Belge, Bull. 48, pp. 312—314. Richter R. 1853. Über thüringise Graptolithen. Ztschr. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. V, S. 439. Rigby J. R. 1958. Lower ordovician graptolite faunas of Western Utah. Journ. Paleont., vol. 32, № 5, pp. 907—917. Ross R. J. 1961. Distribution of Ordovician graptolites in eugeosynclinal facies in Western North America and its paleogeographic implications. Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geologists, vol. 45, № 3, pt. 1, pp. 330—341. Ruedemann R. 1904. Graptolites of New York, Pt. I. Graptolites of the lower beds. Mem. N. Y. State Mus., № 7, pp. 457—803. — 1908. Idem, Pt. II. Graptolites of the higher beds. Mem. N. Y. State Mus., № 11, pp. 1—583. — 1925a. Some Silurian (Ontarian) faunas of New York. Bull. N. Y. State Mus., № 265, pp. 1—134. — 1925b. Siluric faunal facies in juxtaposition. — Pan-Amer. Geol., vol. 44, pp. 309—312. — 1933. Cambrian graptolite faunas of North America. Bull. Milwaukee Publ. Mus., vol. 13, № 3, pp. 307—348. — 1936. Ordovician graptolites from Quebec and Tennessee. Journ. Paleont., vol. 10, № 5, pp. 385—387. — 1937. A New North American Graptolite Fauna. Amer. Journ. Sci., ser. 5, vol. 33, pp. 57—62. — 1947. Graptolites of North America. Mem. Geol. Soc. Amer., № 19, pp. 1—652.

Schepotieff A. 1905. Über die Stellung der Graptolithen im zoologischen System. N. Jahrb. Min., Geol., Pal., Bd. II, SS. 79—98. — 1906—1908. Die Pterobranchier. Zool. Jahrb. Anat., Ontog., Bd. 23—34, SS. 193—238. Scupin H. 1921. Ist der Dictyonemaschiefer eine Tiefseeablagerung? Ztschr. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. 76, SS. 153—155. Seelmeier H. 1936. Obersilurische Graptolithen von der Gugel (Karnische Alpen). Sitzber. Österr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., Abt. I, Bd. 145, H. 7—10, SS. 217—236. Sherrard K. M. 1953. The assemblages of graptolites in New South Wales. Proc. Roy. Soc. Victoria, new ser., vol. 86, pp. 73—101. Smith J. D. D. 1957. Graptolites with associated sidimentary grooving. Geol. Mag., vol. XCIV, pp. 425—428. Spjeldnaes N. 1953. Graptolites dating the beds below the Middle Ordovician. Norsk Geol. Tidskr. № 31, pp. 171—184. Störmer L. 1934. A floating organ in *Dictyonema flabelli-*

forme. Norsk Geol. Tidskr., Bd. XIII, SS. 102—112. — 1935. Additional remarks on the presence of a floating ogran in *Dictyonema flabelliforme*. Norsk. Geol. Tidskr., Bd. XIV, SS. 316—318.— 1940. Dictyonema shales outside the Oslo region. Ibidem, Bd. XX, SS. 161—169. — 1953. The Middle Ordovician of the Oslo region. Introduction to stratigraphy. Ibidem, Bd. XXXI, pp. 37—141, Strachan J. 1949. On the genus *Corynoides* Nicholson. Geol. Mag., vol. LXXXVI, № 3, pp. 153—160. — 1954. The structure and development of *Peiragraptus fallax* gen. et sp. nov., a new graptolite from the Ordovician of Canada. Geol. Mag., vol. XCI, № 6, pp. 509—513. — 1959. Graptolites from the Ludibundus Beds (Middle Ordovician) Tvären, Sweden. Publ. Pal. Inst. Univers. Uppsala, № 23, pp. 47—68.— 1959. L'ontogenèse des Graptolites. Bull. Soc. Géol. France, pp. 784—786. — 1960. The ordovician and silurian graptolite zones in Britain. Intern. Geol. Congress, XXI sess., Report, pt. VII, Copenhagen, pp. 109—113. Stublefield C. J. 1929. Notes on some early British Graptolites. Geol. Mag., vol. LXVI, pp. 268—285. Suess E. 1851. Über böhmische Graptolithen. Naturwiss. Abh., Wien, Bd. IV, Teil 4, SS. 87—132. — Sun Y. C. 1931. Graptolite bearing strata of China. Bull. Geol. Soc. China, vol. X, pp. 291—299. — 1933. Ordovician and Silurian Graptolites from China. Palaeontologia Sinica, ser. B, vol. XIV, fasc. 1, pp. 1—52.— 1935. Lower Ordovician Graptolitfaunas of North China. Palaeontologia Sinica, ser. B, vol. XIV, fasc. 2, pp. 1—20.

Teichert C. 1937. A new Ordovician fauna from Washington Land, North Greenland. Medd. om Grönland, Bd. 119, № 1, pp. 1—65. Teller L. 1960. Poziom *Monograptus hercynicus* z warstw żdanowskich w Górach Bardzkich. Acta Geologica Polonica, vol. X, № 3, str. 325—338. Termier G. et Termier H. 1950. Graptolithes. Invertébrés de l'ère primaire. Paléont. Marocaine, t. II, fasc. IV, pp. 119—149. Thomas D. E. 1960. The Zonal Distribution of Australian Graptolites. Journ. and Proc. Roy. Soc. New South Wales, vol. 94, pp. 1—58. Thorsteinsson R. 1955. The mode of cladial generation in *Cyrtograptus*. Geol. Mag., vol. XCII, № 1, pp. 37—49. Tomczyk H. 1956. Wenlok i ludlow w synklinie Kieleckiej gór Swiętokrzyskich. Inst. Geol. Prace, t. XVI, str. 1—129. Törnquist S. L. 1879—1880. Några iakttagelser öfver Dalarnes graptolitskiffrar. Geol. För. Stockholm, Bd. IV, H. 14, SS. 446—457. — 1880—1881. Om några graptolitarter från Dalarnes. Ibidem, Bd. V, SS. 434—445.— 1881. Studies öfver *Retiolites*. Ibidem, Bd. V, S. 293.— 1890. Undersökningar öfver siljansområdets Graptoliter, pt. I. Lunds Univ. Årsskrift, Bd. XXVI, Afd. 2, № 4, SS. 1—33. — 1802. Idem. Pt. II. Ibidem, Bd. XXVIII, № 10, SS. 1—47. — 1893. Observations on the Structure of some Diprionidae. Ibidem, Bd. XXIX, № 17, SS. 1—14. — 1894. Några anmärkningar om graptoliternas terminologi. Förhandl. Geol. För. Stockholm, № 158, Bd. XVI, H. 4, SS. 375—379. — 1901. Researches into the Graptolites of the Lower Zones of the Scanian and Vestrogothian Phyllo-Tetragraptus Beds. Pt. I. Lunds Univ. Årsskr., Bd. XXXVII, Afd. 2, № 5, SS. 1—20. — 1904. Idem. Pt. II. Ibidem, Bd. XL, Afd. 1, № 2, S. 40. — 1907. Observations on the genus *Rastrites* and some allied species of *Monograptus*. Ibidem, N. F., Afd. 2, Bd. 3, № 5, SS. 1—22. — 1911a. Graptologiska Bidrag I. *Cyrtograptus*-arter från Thüringen etc. Förhandl. Geol. För. Stockholm, Bd. XXXII SS. 1559—1575. — 1911b. Graptoliska Bidrag III—IV. Ibidem, Bd. XXXIII, SS. 421—438. — 1912. Idem, VIII—X. Ibidem, Bd. XXXIV, SS. 603—622. Tullberg S. A. 1880. Tvenne nya graptolitslägten. Förhandl. Geol. För. Stockholm, Bd. V, SS. 313—315. — 1882. Skånes Graptoliter, I. Sver. Geol. Unders., ser. C, t. L, SS. 1—48. — 1883. Idem, II, Ibidem, t. LV, SS. 1—43.

Ubaghs G. 1941. Les Graptolites Dendroides du marbre noir de Denée (Viséen inferieur). Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. XVIII, № 2, pp. 1—30. Ulrich E. O. and Ruedemann R. 1931. Are the Graptolites Bryozoans? Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 42, pp. 589—604. Urbanek A. 1953. O dwoch gatunkach Monograptidae. Acta Geologica Polonica, t. III, № 2, str. 277—297. — 1954. Obserwacje nad morfologia pewnych Monograptidae. Ibidem, vol. IV, № 2, str. 291—306. — 1958. Monograptidae from erratic boulders of Poland. Palaeontologia Polonica, № 9, str. 1—105. — 1959a. Studies on Graptolites. I. Development and structure of *Pristiograptus gotlandicus* (Perner). Acta Palaeontologica Polonica, vol. IV, № 1, pp. 11—26.— 1959b. Studies on Graptolites. II. Development and structure of graptolite genus *Gymnograptus* Bulman. Ibidem, vol. IV, № 3, pp. 280—338. — 1960. An attempt at biological interpretation of evolutionary changes in graptolite colonies. Acta Palaeontologica Polonica, vol. V, № 2, pp. 127—234.

Waern B., Thorslund P. and Hennigsmoen G. 1948. Deep boring through Ordovician and Silurian Strata at Kinnekule, Westergötland. Bull. Univ. Uppsala, vol. XXXII, pp. 337—474. Walker M. 1953. The development of *Monograptus dubius* and *Monograptus chimaera*. Geol. Mag., vol. XC, № 5, pp. 362—373. Waterlot G. 1945a. Sur l'extension au Pays Basque de la grande faune graptolithique de Sardaigne. Bull. Serv. Carte Géol. France, t. XLV, № 216, pp. 255—264. — 1945b. Les graptolites du Maroc. Mém. Serv. géol. du Maroc, № 63, pp. 1—112. Westergård A. H. 1909. Studier öfver Dictyograptusskifer etc. Lunds Univ. Årsskr., N. F., Afd. 2. Bd. V, № 3, SS. 1—60. Whittington H. B. 1954. A new Ordovician Graptolite from Oklahoma. Journ. Paleont., vol. 28, № 5, pp. 613—621. — 1955. Additional new graptolites and a chitinozoan from Oklahoma. Ibidem, vol. 29, № 5, pp. 837—851. Wiman C. 1895. Über die Graptolithen. Bull. Geol. Inst. Uppsala, vol. II, pt. 2, SS. 1—74.

Yin T. H. 1937. Brief description of the Ordovician and Silurian fossils from Shihtien. Bull. Geol. Soc. China, № 16, pp. 281—298.

ТАБЛИЦА I

Graptolithina Graptoloidea Axonolipa Dichograptina

Loganograptus kjerulfi Herrmann. Н. ордовик.
Реконструкция (А. М. Обут и С. А. Лопатина)

Таблица I

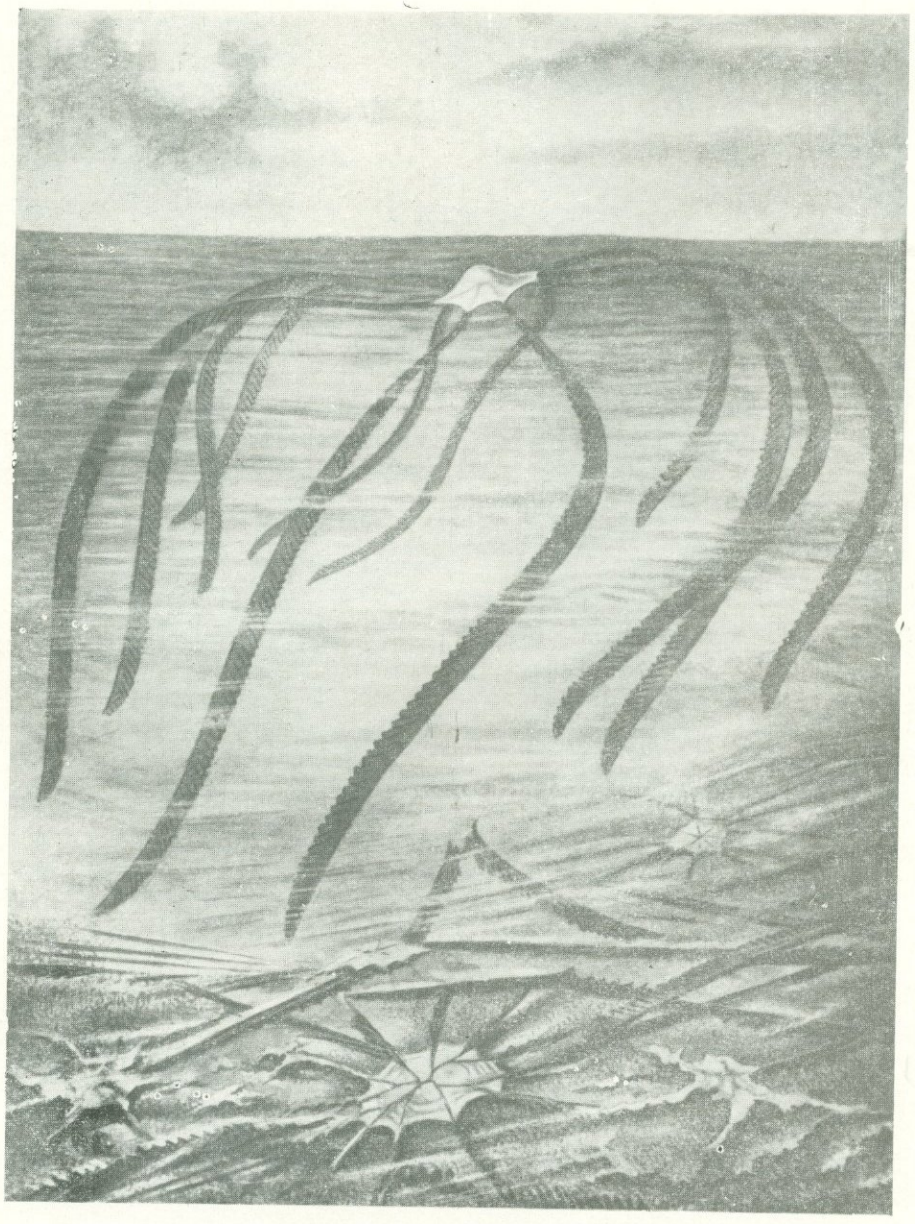


ТАБЛИЦА II

Stomochordata Pterobranchia

Фиг. 1. *Rhabdopleura eocenica* Thomas et Davis, ×15. Эоцен Англии (Thomas and Davis, 1949).

Graptolithina (общая часть)

Фиг. 2. Плавательный пузырь (пневматофор) *Monograptus* ex gr. *priodon* (Bronn), ×1. Н. силур (н. венлок) Ср. Азии (Аверьянов, 1931).

Фиг. 3—5. *Rectograptus gracilis* (Roemer). *3* — сикула в стадии поруса (вверху просикула; ниже метаскула; слева внизу пора, над которой должна образоваться следующая тека); *4* — стадия образования тек 1^1, 1^2, 2^1 и 2^2; *5* — образование проксимальной части рабдосомы, ×20. Из ордовикских валунов Польши (препараты А. Урбанека; колл. А. М. Обута).

Фиг. 6—7. *Saetograptus chimaera* (Barrande). *6* — образование первой теки; сикула имеет пережимы замедления роста; *7* — проксимальная часть рабдосомы, ×20. Из ордовикских валунов Польши (препараты А. Урбанека; колл. А. М. Обута).

Фиг. 8. Параллельное расположение обломков рабдосом *Didymograptus* sp., свидетельствующее о наличии течения на месте захоронения граптолитов, ×3. Н. ордовик Вологодской области (колл. А. М. Обута).

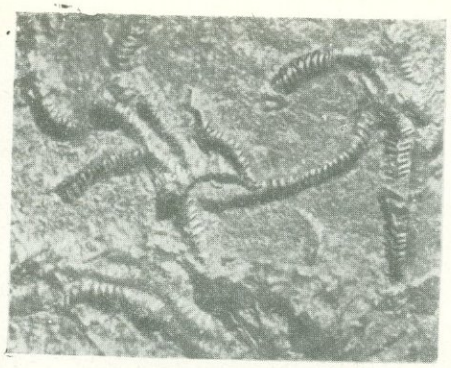
Graptolithina Stereostolonata Dithecoidea

Фиг. 9. *Dithecodendrum sibiricum* Obut, ×3. Верхи ср. кембрия Сибирской платформы (колл. В. Е. Савицкого).

Фиг. 10. *Dithecodendrum tenuiramosum* Obut, ×3. Верхи ср. кембрия Сибирской платформы (колл. В. Е. Савицкого).

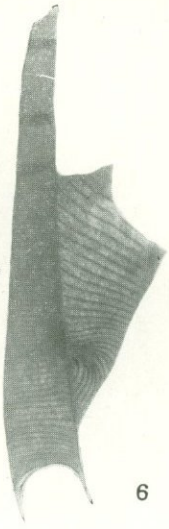
Фиг. 11. *Siberiodendrum robustum* Obut, ×3. Самые верхи ср. кембрия — самые низы в. кембрия Сибирской платформы (колл. В. Я. Кабанькова).

Таблица II

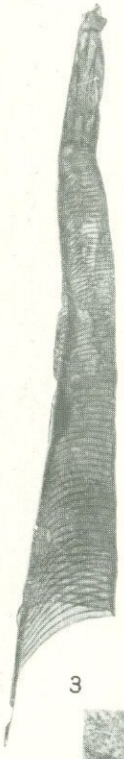


1

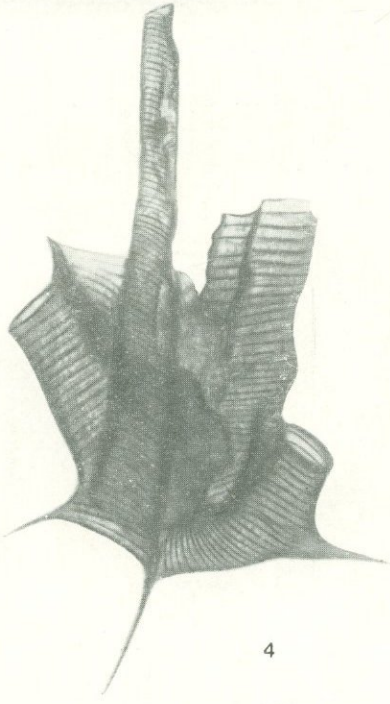
2



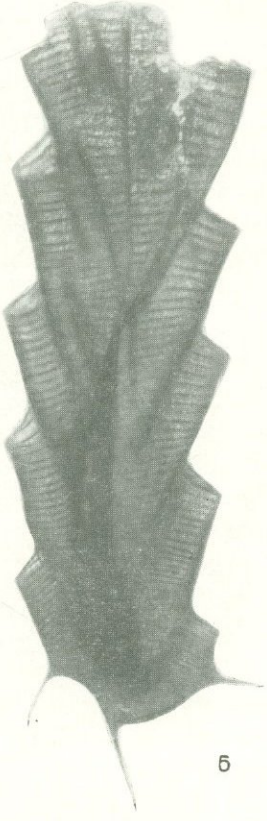
6



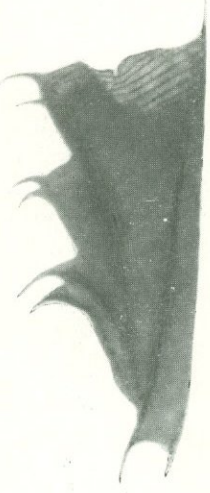
3



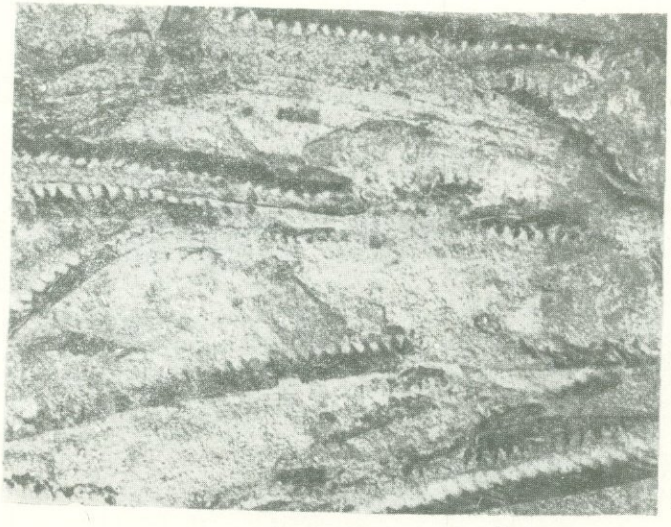
4



5



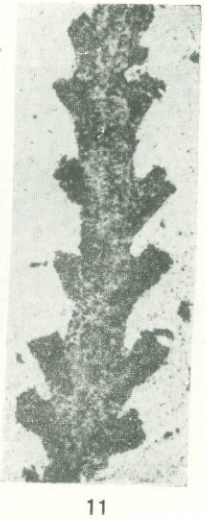
7



8

9

10



11

ТАБЛИЦА III

Graptolithina Stereostolonata Dithecoidea, Dendroidea

Фиг. 1. *Siberiograptus kotujensis* Obut, ×3. В. кембрий Сибирской платформы (колл. В. Е. Савицкого).

Фиг. 2. *Aellograptus savitzkyi* Obut, ×3. В. кембрий Сибирской платформы (колл. В. Е. Савицкого).

Фиг. 3. *Chaunograptus sphaericola* (Öpik) на чашечке эхиносферита, ×1. Ср. ордовик Эстонии (Обут, 1960).

Фиг. 4. *Rhadinograptus jurgensonae* Obut, ×4. Н. силур (лландовери) Эстонии (Обут, 1960).

Фиг. 5. *Mastigograptus crinitus* Obut et Rytzk, ×1. Н. силур (лландовери) Эстонии (Обут и Рыцк, 1958).

Фиг. 6. *Mastigograptus orientalis* Obut, ×3. В. кембрий Сибирской платформы (колл. В. Е. Савицкого).

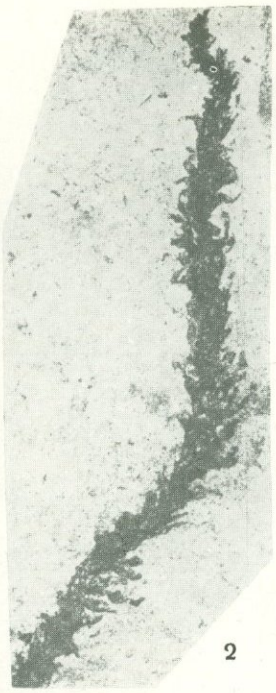
Фиг. 7. *Dendrograptus vulgaris* Obut, ×3. Ср. ордовик Эстонии (Обут, 1953).

Фиг. 8. *Callograptus kaljoi* Obut et Rytzk, ×1. Н. силур (лландовери) Эстонии (Обут и Рыцк, 1958).

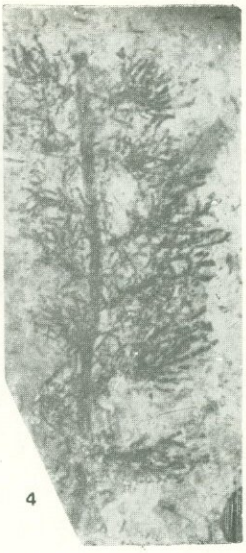
Фиг. 9. *Aspidograptus asiaticus* Obut, ×3. В. кембрий Сибирской платформы (колл. В. Я. Кабанькова).

Фиг. 10. *Dictyonema volchovense* Obut, ×3. Ср. ордовик Ленинградской области (Обут, 1953).

1

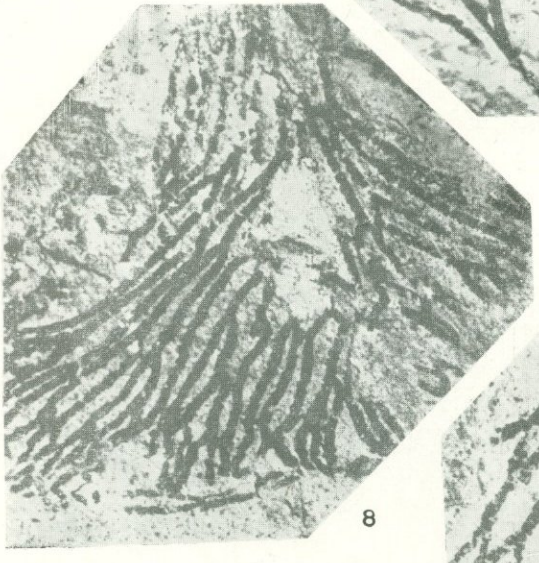

2

3

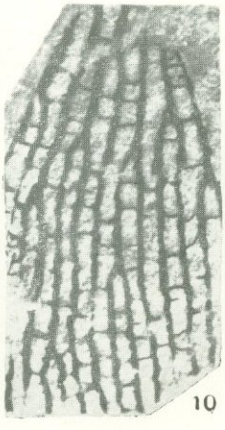

4

5

7


8

9


10

6

ТАБЛИЦА IV

Graptolithina Stereostolonata Dendroidea Inocaulida

Фиг. 1. *Dictyonema uralense* Obut. Начальная часть рабдосомы с плавательным пузырем (пневматофором), ×3. Н. ордовик (в. тремадок) Актюбинской области (Обут, 1961).

Фиг. 2. *Ptilograptus pennatus* Obut et Rytzk, ×3½. В. ордовик Эстонии (Обут и Рыцк, 1958).

Фиг. 3. *Anisograptus richardsoni* Bulman, ×3. Н. ордовик (тремадок) Таймыра (колл. Р. Ф. Соболевской).

Фиг. 4. *Clonograptus* sp., ×3. Начальная часть рабдосомы. Н. ордовик (тремадок) Таймыра (колл. Р. Ф. Соболевской).

Фиг. 5. *Triograptus canadensis* Monsen, ×4. Н. ордовик (тремадок) Таймыра (колл. Р. Ф. Соболевской).

Фиг. 6. *Acanthograptus roomusoksi* Obut et Rytzk, ×3. В. ордовик Эстонии (Обут и Рыцк, 1958).

Фиг. 7. *Thallograptus cervus* Obut et Rytzk, ×1. В. ордовик Эстонии (Обут и Рыцк, 1958).

Фиг. 8. *Dyadograptus praecursor* Obut, ×4. Ср. ордовик Эстонии (Обут, 1960).

Фиг. 9. *Koremagraptus plexus* (Počta), ×½. В. силур (лудлов) Чехии (Bouček, 1957).

Фиг. 10. *Polygonograptus sokolovi* (Obut), ×3. В. ордовик Эстонии (Обут, 1953).

Фиг. 11. *Inocaulis rosensteinae* Obut et Rytzk, ×5. Н. силур (лландовери) Эстонии (Обут и Рыцк, 1958).

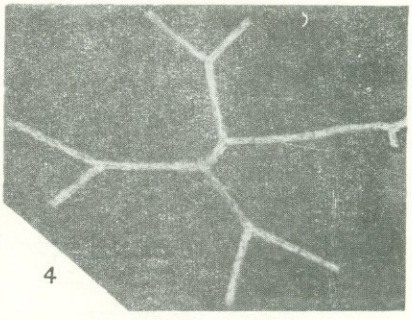
Фиг. 12. *Boucekocaulis jubatus* (Obut), ×1. В. силур (в. лудлов) Латвии (Обут, 1960).

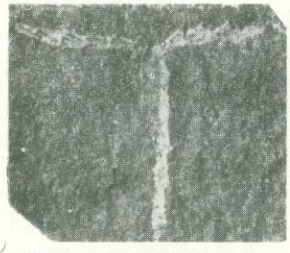
Фиг. 13. *Estoniocaulis jarvensis* Obut et Rytzk, ×4. Н. силур (лландовери) Эстонии (Обут и Рыцк, 1958).

1

2

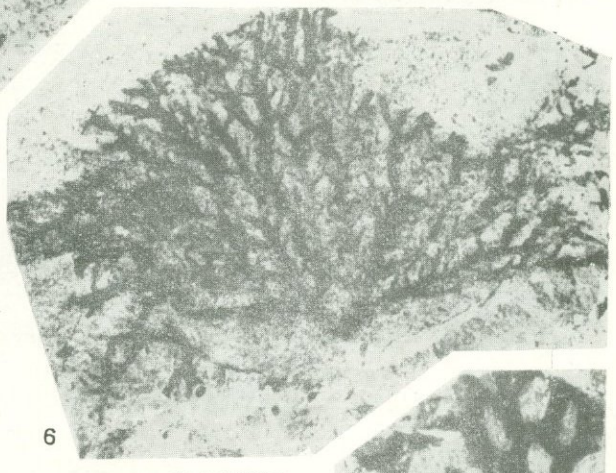
3

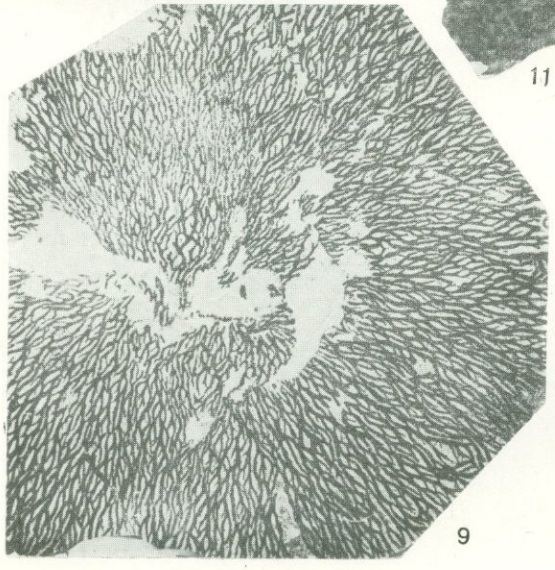

4

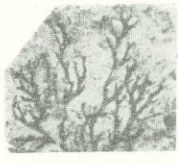

5

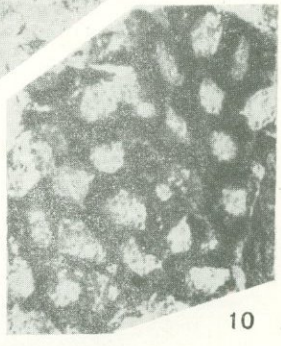
8

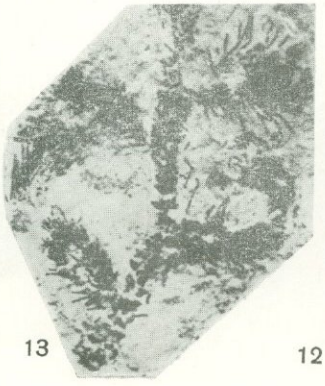
11


6


9


7


10


13

12

ТАБЛИЦА V

Graptolithina Stereostolonata Inocaulida, Camaroidea;
Graptoloidea Axonolipa Dichograptina

Фиг. 1. *Crinocaulis flosculus* Obut, ×4. Н. силур (лландовери) Эстонии (Обут, 1960).

Фиг. 2. *Syringotaenia bystrowi* Obut, ×5. Н. ордовик Ленинградской области (Обут, 1953).

Фиг. 3. *Bryograptus kjerulfi* Lapworth, ×1. Н. ордовик Англии (Elles and Wood, 1902).

Фиг. 4. *Pterograptus sinicus* Mu, ×1. Верхи н. ордовика (лландовери) Китая (Mu, 1953).

Фиг. 5. *Pterograptus kasachstanicus* Obut, ×3. Низы ср. ордовика (лланвирн) Казахстана (колл. Б. М. Келлера).

Фиг. 6. *Loganograptus kjerulfi* Herrmann, ×1. Низы ср. ордовика (лланвирн) Ю. Казахстана (Обут, 1956).

Фиг. 7. *Dichograptus sedgwicki* Salter, ×1. Н. ордовик Норвегии (Monsen, 1937).

Фиг. 8. *Tetragraptus (Tetragraptus) serra* (Brongniart), ×1½. Н. ордовик Ср. Азии (колл. Е. И. Зубцова и А. М. Обута).

Фиг. 9. *Tetragraptus (Eotetragraptus) quadribrachiatus* (Hall), ×1½. Н. ордовик Ср. Азии (колл. Е. И. Зубцова и А. М. Обута).

Фиг. 10. *Tetragraptus (Eotetragraptus) amii* Lapworth, ×1. Н. ордовик Таймыра (колл. Ф. И. Иванова).

Фиг. 11. *Tetragraptus (Paratetragraptus) approximatus* Nicholson, ×1. Н. ордовик Таймыра (колл. М. Н. Злобина).

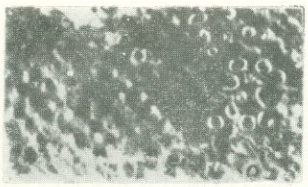
Фиг. 12. *Phyllograptus* ex gr. *angustifolius* J. Hall, ×3. Н. ордовик Русской платформы (колл. А. М. Обута).

Фиг. 13. *Oncograptus zlobini* Obut, ×1½. Верхи н. ордовика Таймыра (колл. М. Н. Злобина).

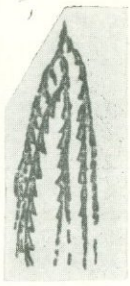
Фиг. 14. *Cardiograptus kelleri* Obut, ×3. Низы ср. ордовика (н. лланвирн) Ю. Казахстана (колл. Б. М. Келлера).

Фиг. 15. *Trigonograptus ensiformis* (Hall), ×3. Низы ср. ордовика (н. лланвирн) Ю. Казахстана (Б. М. Келлер и К. А. Лисогор, 1954).

1



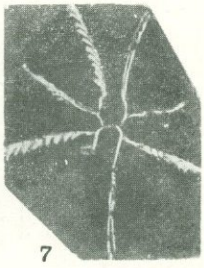
2



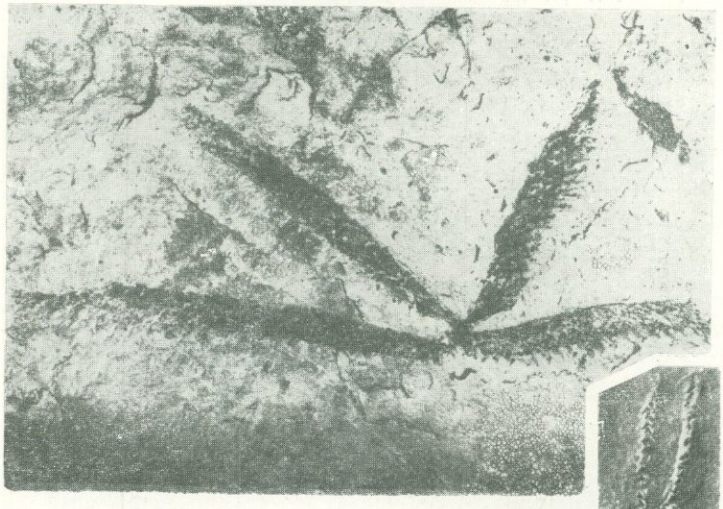
3

4

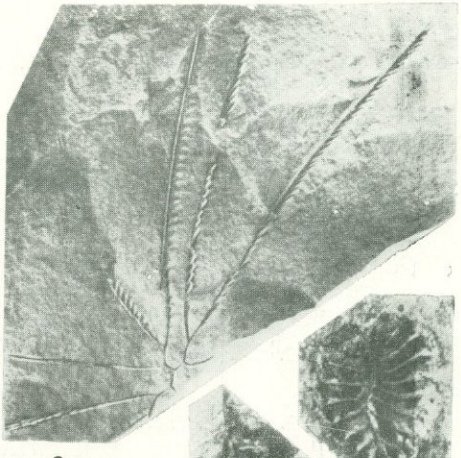
5



7



8

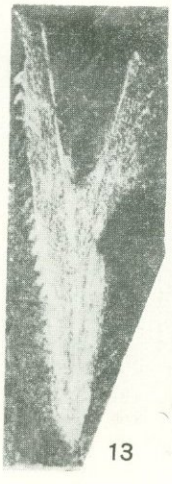


6

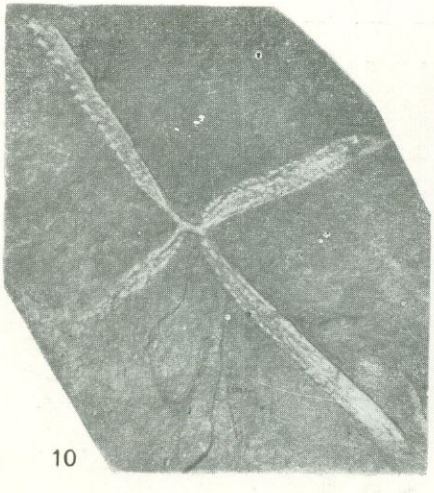
11

14

12



13



10

9

15

ТАБЛИЦА VI

Graptolithina Graptoloidea Axonolipa Dichograptina, Leptograptina

Фиг. 1. *Didymograptus murchisoni* (Beck) var. *speciosa* Ekström, ×2. Низы ср. ордовика (в. лланвирн) острова Беннета (колл. М. М. Ермолаева).

Фиг. 2. *Didymograptus deflexus* Elles et Wood, ×3. Н. ордовик (ареиниг) Новгородской области (колл. А. М. Обута).

Фиг. 3. *Expansograptus vologdaensis* Obut, ×3. Н. ордовик (ареиниг) Вологодской области (колл. А. М. Обута).

Фиг. 4. *Janograptus laxatus* Tullberg, ×2. Ср. ордовик (лланвирн) Швеции (Ekström, 1937).

Фиг. 5. *Isograptus victoriae* Harris, ×3. Н. ордовик (ареиниг) Бетпак-Далы (Б. М. Келлер и К. А. Лисогор, 1954).

Фиг. 6. *Sinograptus typicalis* Mu, ×3. Н. ордовик Китая (Mu, 1958).

Фиг. 7—8. *Dicellograptus salopiensis* Elles et Wood; *7* — увеличено в 3 раза; *8* — фрагмент ветви, ×5. Ср. ордовик (лландейло) Ср. Азии (колл. Л. Н. Мозолева и А. М. Обута).

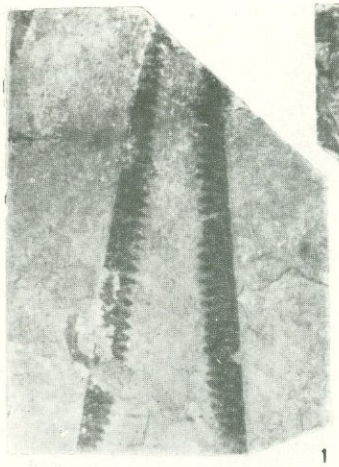
Фиг. 9. *Dicellograptus* sp., ×3. Ср. ордовик — в. ордовик Таймыра (колл. М. Н. Злобина).

Фиг. 10. *Dicranograptus ramosus* (Hall), ×3. Ср. ордовик (в. лландейло) Таймыра (колл. Р. Ф. Соболевской и В. П. Орлова).

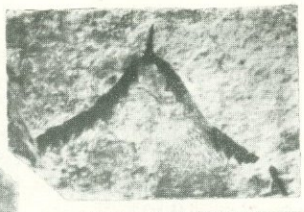
Фиг. 11. *Nemagraptus gracilis* (Hall), ×2. Ср. ордовик (ср. лландейло) Таймыра (колл. М. Н. Злобина).

Фиг. 12. *Nemagraptus remotus* (Elles et Wood), ×5. Ср. ордовик (ср. лландейло) Ср. Азии (колл. Л. Н. Мозолева и и А. М. Обута).

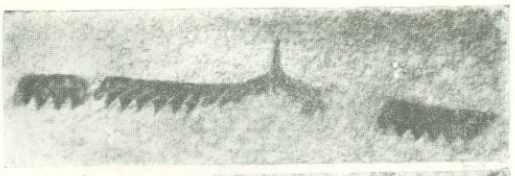
Фиг. 13. *Geitonograptus suni* Obut, ×3. Ср. ордовик (ср. лландейло) Ср. Азии (колл. Л. Н. Мозолева и А. М. Обута).



1



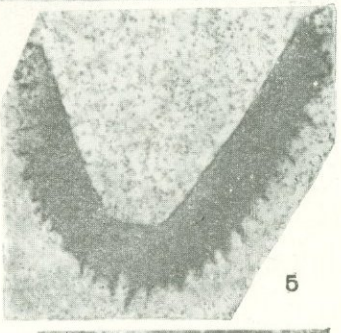
2



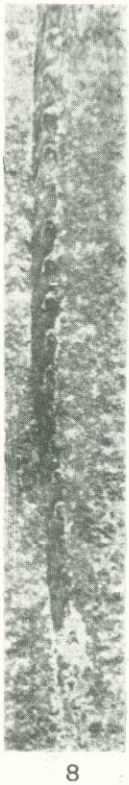
3

4

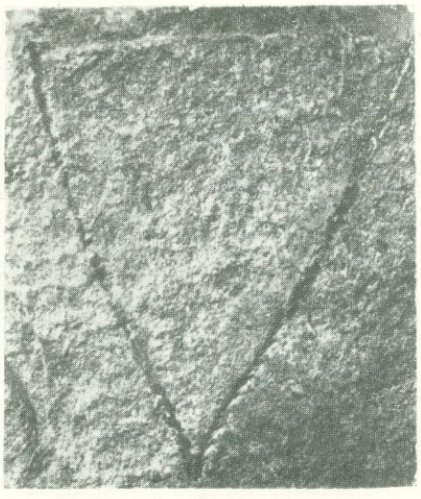
6



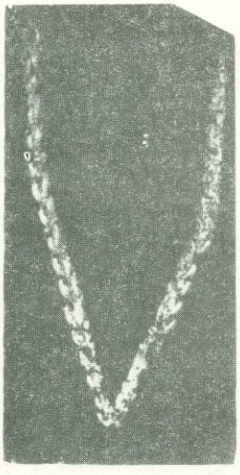
5



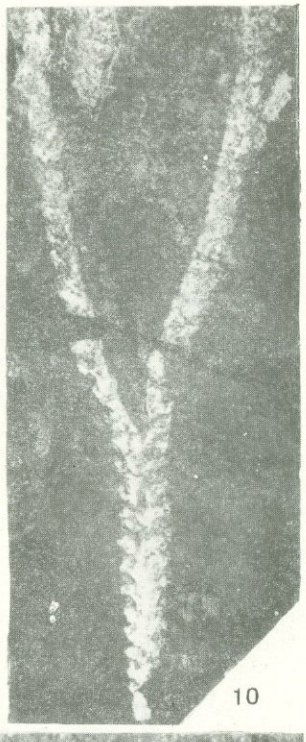
8



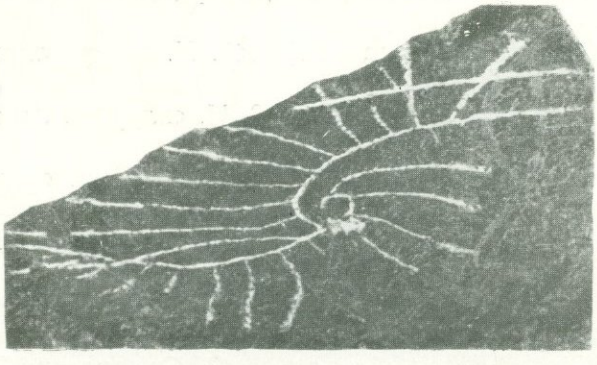
7



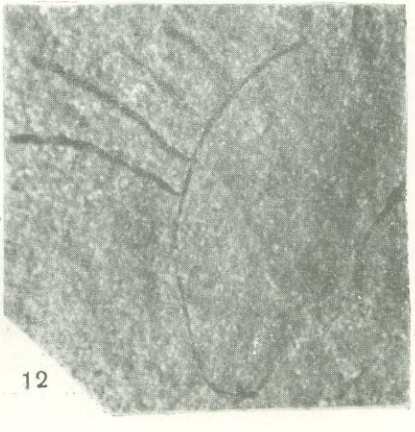
9



10



11



12

13

ТАБЛИЦА VII

Graptolithina Graptoloidea Axonophora Diplograptina

Фиг. 1. *Paraclimacograptus innotatus* (Nicholson), ×3. Н. силур (лландовери) Сибирской платформы (колл. В. А. Комара).

Фиг. 2. *Climacograptus bicornis* (Hall), ×3. Ср. ордовик — в. ордовик Таймыра (колл. М. Н. Злобина).

Фиг. 3. *Hedrograptus janischewskyi* Obut, ×4½. Н. силур (лландовери) Ср. Азии (колл. Г. С. Поршнякова).

Фиг. 4. *Pseudoclimacograptus scharenbergi* Lapworth, ×4½. Ср. ордовик Казахстана (колл. Б. М. Келлера).

Фиг. 5. *Pseudoclimacograptus scharenbergi* Lapworth, ×4. Ср. ордовик Эстонии (Bulman, 1932).

Фиг. 6. *Glyptograptus tamariscus* (Nicholson), ×2. Н. силур (лландовери) Ср. Азии (колл. О. Н. Халецкой).

Фиг. 7. *Diplograptus modestus* Lapworth, ×1½. Н. силур (лландовери) Новой Земли (Янишевский, 1935).

Фиг. 8. *Diplograptus modestus* Lapworth, ×2½. Н. силур (лландовери) Чехии (колл. Р. Горного).

Фиг. 9. *Amplexograptus perexcavatus* Lapworth, ×3. Ордовик Казахстана (колл. Б. М. Келлера).

Фиг. 10. *Cystograptus grandis* Hundt. Н. силур (лландовери) Германии (Hundt, 1953).

Фиг. 11. *Rectograptus giganteus* Keller, ×1½. Ордовик Казахстана (колл. Б. М. Келлера).

Фиг. 12. *Petalograptus palmeus* (Barrande), ×3. Н. силур (лландовери) Ср. Азии (Обут, 1949).

Фиг. 13. *Cephalograptus cometa* (Geinitz), ×2. Н. силур (в. лландовери) Полярного Урала (колл. Т. Н. Корень).

Фиг. 14. *Gymnograptus linnarssoni* (Tullberg), ×4½. Ср. ордовик Новгородской области (Обут, 1960).

Фиг. 15. *Cryptograptus* sp., ×3. Ср. ордовик (лланвирн) Казахстана (колл. Б. М. Келлера).

Фиг. 16. *Glossograptus hincksi* (Hopkinson), ×3. Ср. ордовик Казахстана (колл. Б. М. Келлера).

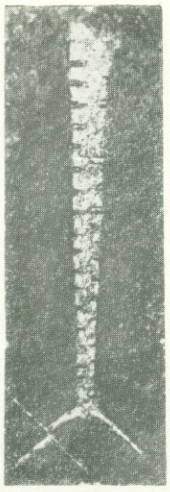
Фиг. 17. *Glossograptus hincksi* (Hopkinson), ×3. Ср. ордовик Таймыра (колл. М. Н. Злобина).

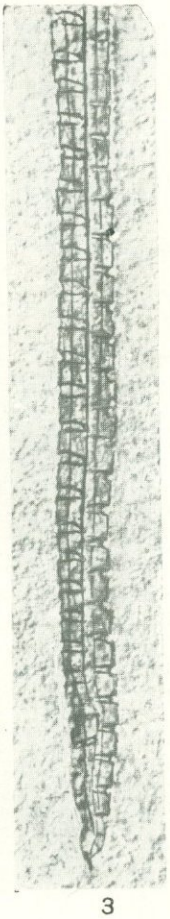
Фиг. 18. *Hallograptus echinatus* (Ruedemann), ×1/½. Ср. ордовик Таймыра (колл. М. Н. Злобина).

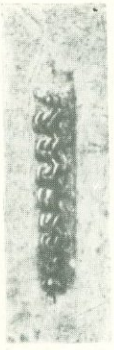
Фиг. 19. *Archiretiolites regimontanus* Eisenack, ×9. В. ордовик Прибалтики (Eisenack, 1935).

Фиг. 20. *Retiolites geinitzianus* Barrande, ×3. Н. силур (н. венлок) Латвии (колл. А. М. Обута).

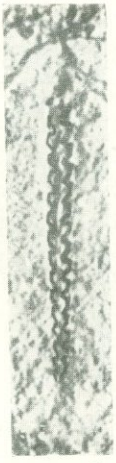
1


2


3


4

5


6

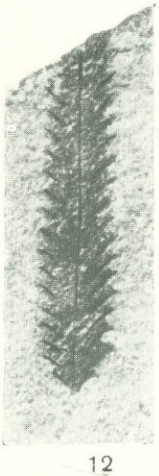
7

8

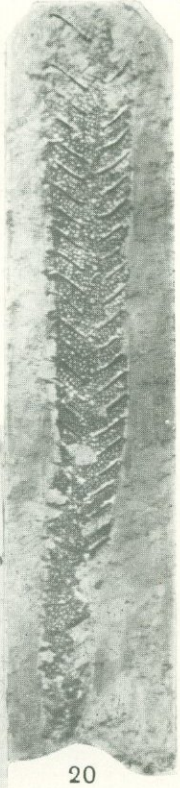
9

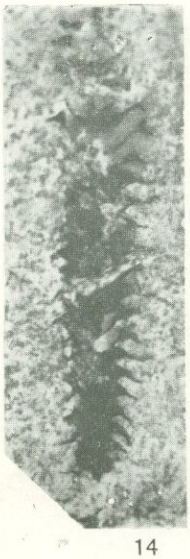
10

11

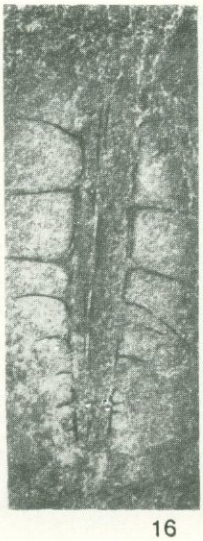

12

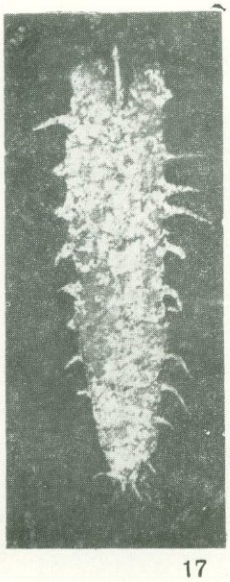
13


20


14

15


16


17

18

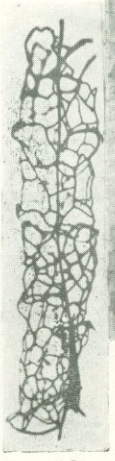

19

ТАБЛИЦА VIII

Graptolithina Graptoloidea Axonophora Diplograptina, Monograptina

Фиг. 1. *Stomatograptus grandis* (Suess), ×3. Н. силур (н. венлок) Ср. Азии (колл. Г. М. Чикрызова и Х. В. Рыскиной).

Фиг. 2. *Pseudoplegmatograptus obesus* Lapworth, ×3. Н. силур (в. лландовери — н. венлок) Ср. Азии (колл. А. М. Обута).

Фиг. 3. *Plectograptus macilentus* (Törnquist), ×4½. В. силур (н. лудлов) Ср. Азии (колл. Г. И. Биличевой).

Фиг. 4. *Paraplectograptus eiseli* Manck, ×3. Н. силур (в. венлок) Ср. Азии (колл. Ю. В. Рыцк).

Фиг. 5. *Gothograptus nassa* (Holm), ×4½. Н. силур (в. венлок) Чехии (колл. Б. Боучека).

Фиг. 6. *Dimorphograptus elongatus* Lapworth, ×4. Н. силур (лландовери) Ср. Азии (колл. М. М. Кухтикова).

Фиг. 7. *Akidograptus ascensus* Davis, ×3. Н. силур (лландовери) Чехии (колл. Р. Горного).

Фиг. 8. *Rhaphidograptus tornquisti* (Elles et Wood), ×6. Н. силур (лландовери) Норильского района (колл. В. А. Марковского).

Фиг. 9. *Pristiograptus* (*Colonograptus*) *roemeri* (Barrande), ×2. В. силур (н. лудлов) Латвии (колл. А. М. Обута).

Фиг. 10. *Saetograptus chimaera* (Barrande) var. *lata* Averianow, ×2. В. силур (н. лудлов) Ср. Азии (Аверьянов, 1929).

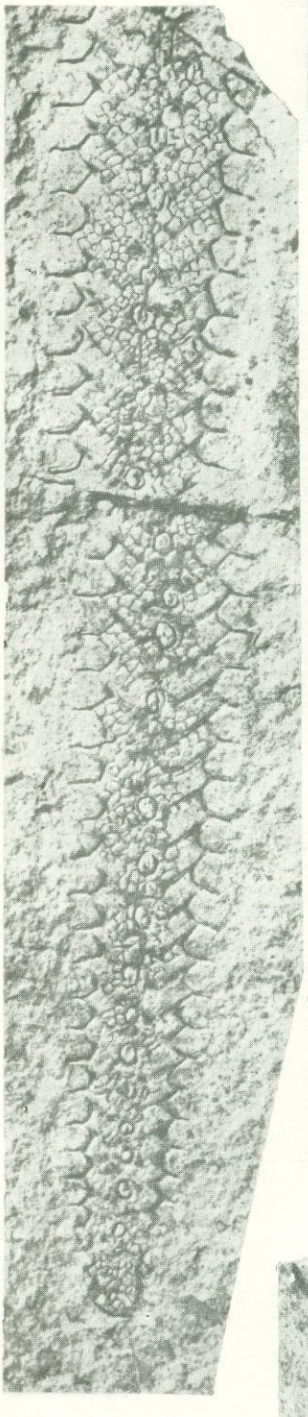
Фиг. 11. *Streptograptus exiguus* (Nicholson), ×3. Н. силур (в. лландовери — н. венлок) Латвии (Обут, 1958).

Фиг. 12. *Pernerograptus* sp., ×2. Н. силур (ср. лландовери) Норильского района (колл. А. М. Обута).

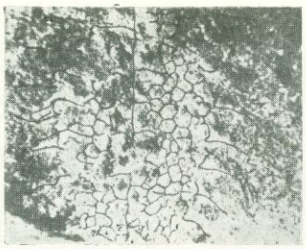
Фиг. 13. *Campograptus communis* Lapworth, ×1½. Н. силур (лландовери) Ср. Азии (колл. Ю. В. Рыцк).

Фиг. 14. *Monoclimacis vomerina* (Nicholson), ×3. Н. силур (н. венлок) Латвии (колл. А. М. Обута).

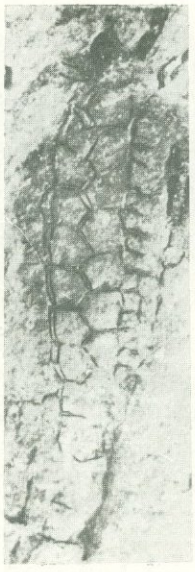
Фиг. 15. *Monograptus priodon* (Bronn), ×2. Н. силур (н. венлок) Латвии (колл. А. М. Обута).



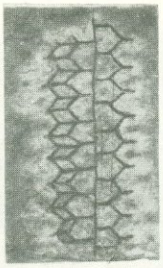
1



2



3



4

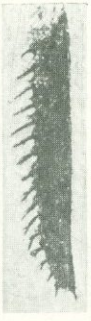
5

6

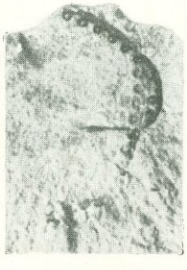
7

8

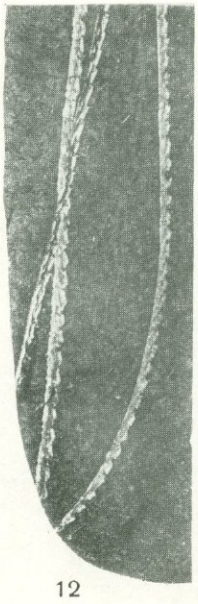
9



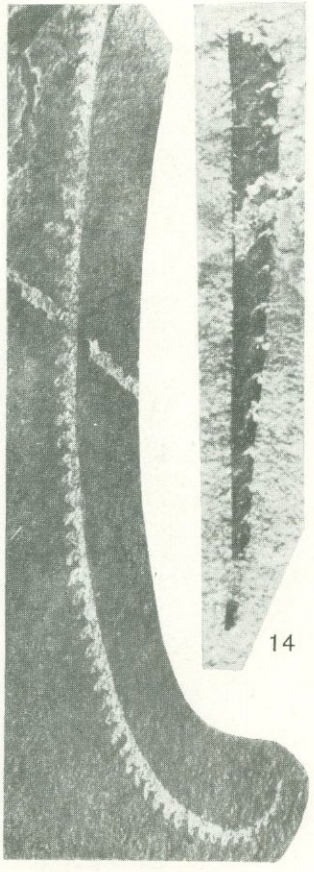
10



11



12



13

14

15

ТАБЛИЦА IX

Graptolithina Graptoloidea Axonophora Monograptina

Фиг. 1. *Oktavites spiralis* (Geinitz), ×2. Н. силур (низы венлока) Ср. Азии (колл. А. А. Луйка).

Фиг. 2. *Spirograptus turriculatus* (Barrande), ×1½. Н. силур (низы венлока) Ср. Азии (колл. А. И. Менакова).

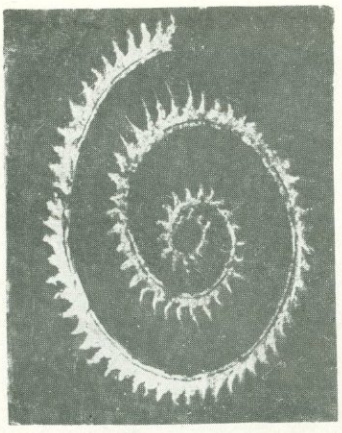
Фиг. 3. *Spirograptus turriculatus* (Barrande). Ядро проксимальной части рабдосомы, ×2. Н. силур (низы венлока) Ср. Азии (колл. Г. М. Чикрызова и Х. В. Рыскиной).

Фиг. 4. *Rastrites longispinus* Perner, ×3. Н. силур (лландовери) Ср. Азии (колл. А. П. Марковского).

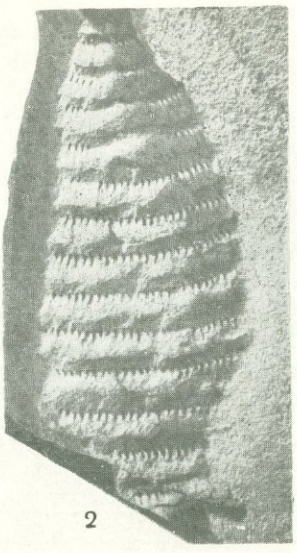
Фиг. 5. *Demirastrites triangulatus* (Harkness), ×3. Н. силур (лландовери) Ю. Урала (колл. Н. И. Леоненок).

Фиг. 6. *Diversograptus ramosus* Manck, ×3. Н. силур (лландовери — н. венлок) Ср. Азии (колл. А. М. Обута).

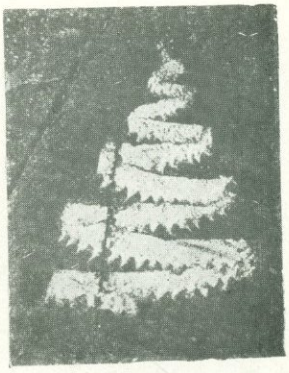
Фиг. 7. *Pleurograptoides erectus* Averianow, ×1. Н. силур (лландовери) Ср. Азии (Аверьянов, 1931).



1

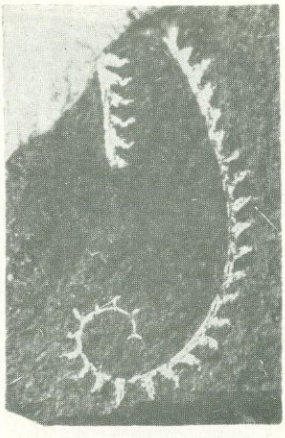


2

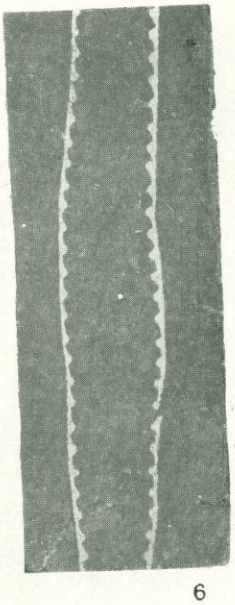


3

4



5



6

7

ТАБЛИЦА X

Graptolithina Graptoloidea Axonophora Monograptina

Фиг. 1. *Cyrtograptus multiramis* Törnquist, ×1½. H. силур (н. венлок) Югорского полуострова (Б. Б. Чернышев, 1941).

Фиг. 2. *Cyrtograptus murchisoni* (Carruthers), ×2. H. силур (венлок) Латвии (колл. А. М. Обута).

Фиг. 3. *Cyrtograptus* (*Lapworthograptus*) *gracilis* Obut, ×1½. H. силур (н. венлок) Ср. Азии (Обут, 1949).

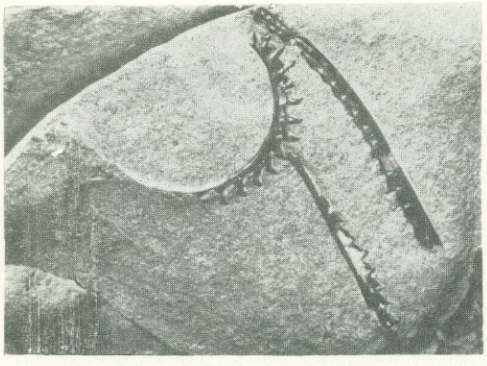
Фиг. 4. *Damosiograptus spiralis* (Averianow), ×1. H. силур (н. венлок) Ср. Азии (Аверьянов, 1931).

Фиг. 5. *Linograptus posthumus* (Richter), ×3. B. силур (н. лудлов) Пай-Хоя (колл. А. М. Ивановой).

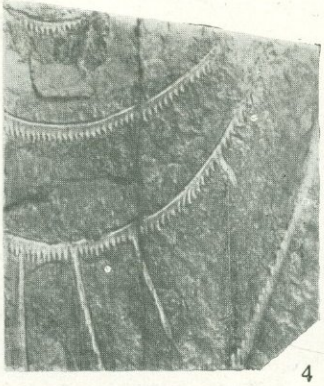
Фиг. 6. *Averianowograptus magnificus* (Averianow), ×1. H. силур (н. венлок) Ср. Азии (Аверьянов, 1931).

1

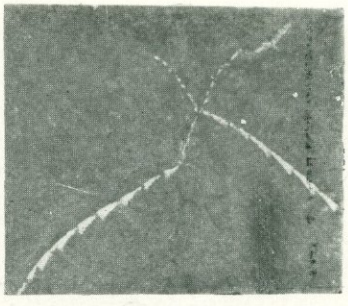
3



2



4



5

6

ТИП POGONOPHORA
ПОГОНОФОРЫ

Pogonophora были открыты сравнительно недавно. Первый представитель этого типа — *Siboglinum weberi* — был описан М. Коллери (Caullery) в 1914 г., а второй — *Lamellisabella zachsi* — открыт П. В. Ушаковым лишь в 1933 г. В 1937 г. К. Е. Иогансоном (Johansson) был установлен класс Pogonophora. Погонофоры представлены в современной морской фауне довольно обильно; можно предполагать, что их существует не менее 150 видов. Число описанных в настоящее время видов равно 79, но много видов находится в процессе изучения; кроме того, известно около 50 видов, описание которых пока невозможно из-за фрагментарности материала или наличия только пустых трубок.

Pogonophora — примитивные вторичноротые (Deuterostomia) с ярко выраженными чертами приспособления к сидячему, трубикольному образу жизни. Главная ось тела погонофор, так же как у Enteropneusta, соответствует оси симметрии протаксонных животных. Тело погонофор состоит из трех сегментов. Главными признаками типа Pogonophora, отличающими его от остальных вторичноротых, являются: развитие целомических щупалец на первом сегменте, наличие целомодуктов в первом и в третьем сегментах, примитивная связь гонад с целомом, развитие сердца на брюшном сосуде, полное отсутствие кишечника во взрослом состоянии, сильное развитие кутикулы и резкие вторичные изменения эмбрионального развития.

Тип Pogonophora представлен лишь одним классом Pogonophora Johansson, 1937.

КЛАСС **POGONOPHORA. ПОГОНОФОРЫ**

Погонофоры — морские донные животные, ведущие сидячий образ жизни. Они обитают в длинной защитной трубке, которую сами выделяют.

Внешняя морфология. Тело погонофор сильно вытянутое, шнуровидное или нитевидное, с венцом щупалец (рис. 1, *tc*) или, по крайней мере, с одним щупальцем на переднем конце. В состав тела входят три сегмента: протосома, мезосома и метасома, соответствующие трем сегментам гемихордовых (Hemichordata) — хоботку, воротничку и туловищу. Сравнительно короткая протосома несет дорзальную головную лопасть, содержащую головной мозг и вентрально расположенный щупальцевый аппарат (рис. 2, *tc*). Несколько более длинная мезосома характеризуется наличием косых кутикулярных килей — уздечки (рис. 2, *f*). Третий сегмент, метасома, или туловище, — необычайно длинен. В нем ясно различаются два главных участка: передний — преаннулярный (рис. 1, *rm, ram*), простирающийся до особых поясков (annuli — см. рис. 1,*an*), и задний, постаннулярный, расположенный позади поясков (см. рис. 1, *pan*).

Преаннулярный участок туловища в своей начальной части снабжен вентральным желобком, дорзальной ресничной полоской и парными и более или менее метамерно расположенными прикрепительными папиллами (рис. 1, *pa*). Последние представляют собой содержащие целом мускулистые подушечки, служащие для прикрепления к стенке трубки. У многих видов папиллы снабжены овальными или подковообразными кутикулярными пластинками. В средней части пре-

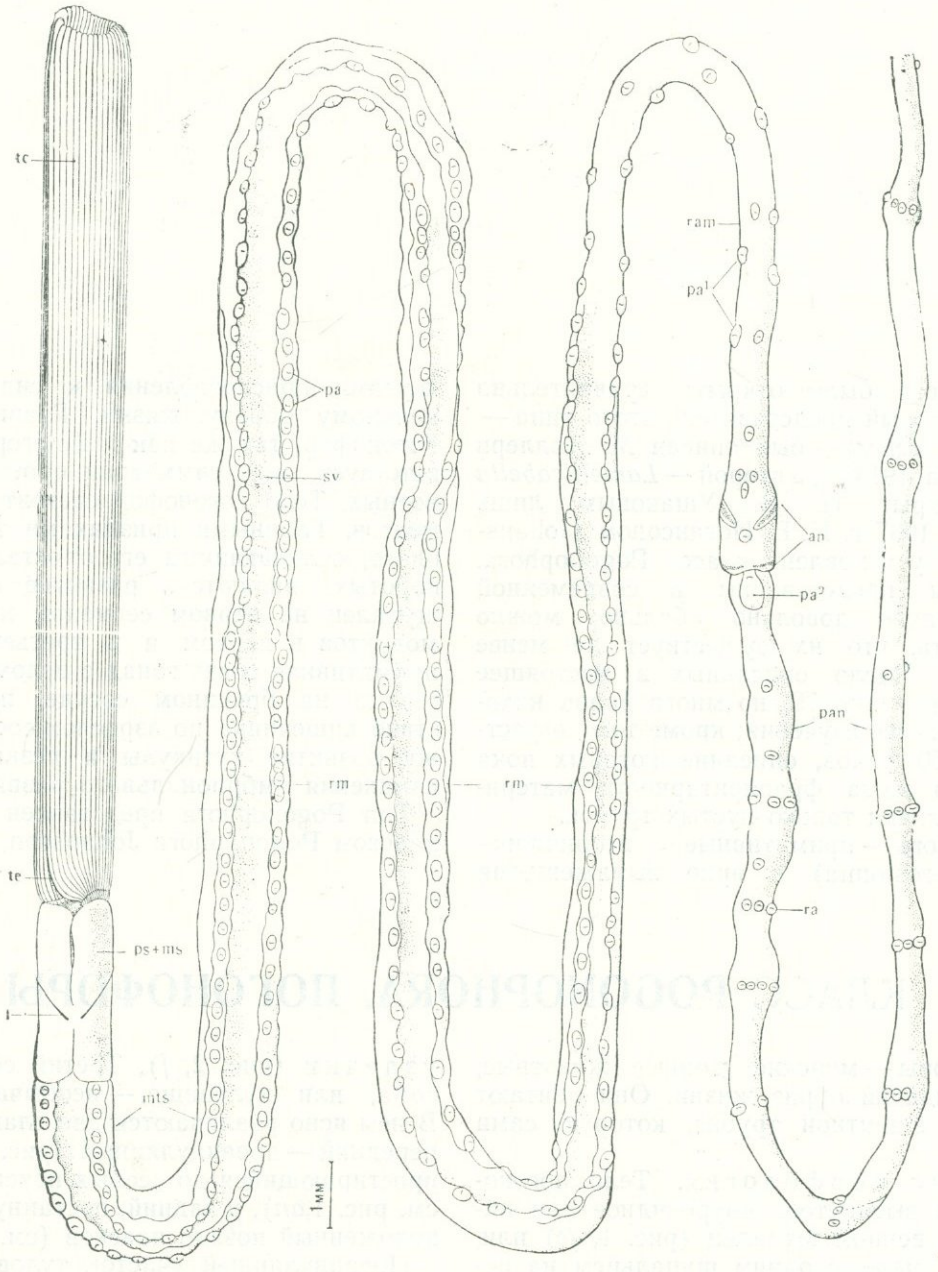


Рис. 1. *Spirobrachia beklemischevi* A. Ivanov (самка).

Вид с брюшной стороны. Задний конец тела оборван. *an* — пояски; *f* — уздечка; *mts* — метасома; *pa* — метамерные папиллы; *pa*¹ – неметамерные папиллы; *pa*² — папилла, лежащая позади поясков; *pan* — постаннулярная область метасомы; *ps+ms*—передний отдел тела, образованный слиянием протосомы и мезосомы; *ram* — неметамерный участок преаннулярной области метасомы; *ra* — брюшной поперечный ряд папилл; *rm* — метамерный участок преаннулярной области; *sv* — брюшной желобок; *tc* — щупальцевая крона; *te* — наружное краевое щупальце щупальцевой пластинки (Иванов, 1957).

аннулярного отдела туловища метамерия папилл сменяется их неправильным расположением (рис. 1, *ram*). Два или три пояска лежат в средней части туловищного отдела (рис. 1, *an*). Каждый поясок состоит из одного или нескольких рядов мельчайших овальных кутикулярных пластинок, покрытых микроскопическими зубчиками (рис. 3,*б*). Каждая пластинка представляет собой наружную головку маленькой щетинки, погруженной в толщу эпидермиса и образующейся внутриклеточно (рис. 3,*а*). Пояски лежат на кожных мускулистых валиках и служат для прочной фиксации средней части туловища в трубке, когда потревоженное животное втягивает передний конец в трубку.

Постаннулярный участок туловища несет прикрепительные папиллы, расположенные вентральными метамерными рядами (отряд

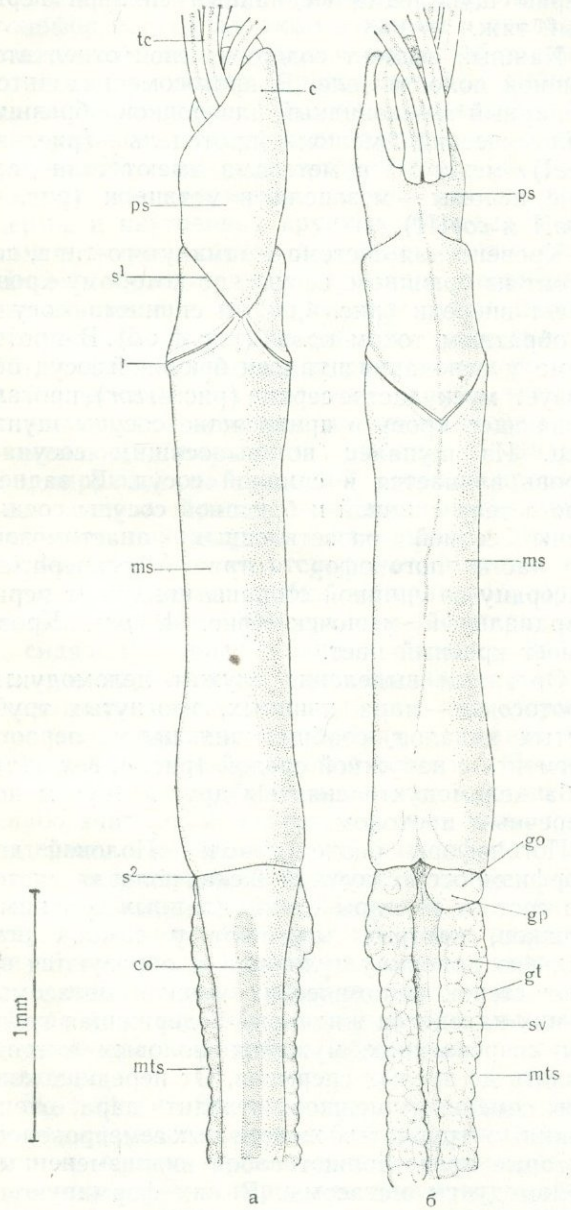


Рис. 2. *Oligobrachia dogieli* A. Ivanov.
Вид со спинной (*а*) и с брюшной (*б*) стороны. *с* — головная лопасть; *со* — дорзальная ресничная полоска; *f* — уздечка, *go* — половая папилла; *gp* — половое отверстие; *gt* — тубипарные железы, просвечивающие сквозь покровы и расположенные беспорядочно в двух латеро-вентральных валиках; *ms* — мезосома; *mts* — метасома; *ps* — протосома; s^1 — бороздка между протосомой и мезосомой; s^2 — бороздка между мезосомой и метасомой; *sv* — брюшной желобок; *tc* — щупальцевая крона (Иванов, 1957).

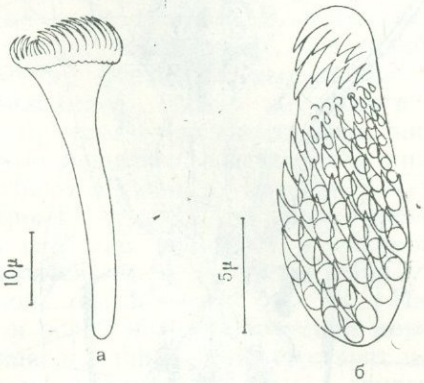


Рис. 3. Зубчатые щетинки *Polybrachia annulata* A. Ivanov.
а — щетинка сбоку; *б* — зубчатая пластинка щетинки (Иванов, 1960).

Thecanephria), или метамерные дорзальные железистые щитки (отряд Athecanephria).

Количество щупалец варьирует в больших пределах: *Siboglinum* имеет лишь одно щупальце, *Diplobrachia, Nereilinum* и *Sclerolinum* —2—3, *Oligobrachia* и *Heptabrachia* — от 6 до 13, у видов *Polybrachia* — до 70, у *Spirobrachia* — до 233. Наиболее примитивные роды (*Oligobrachia* и *Heptabrachia*) обладают небольшим числом щупалец. У *Siboglinum* и *Diplobrachia* бóльшая часть щупалец испытала в процессе эволюции редукцию, и от целой кроны у первого рода осталось лишь одно правое переднее щупальце, а у второго —2 или 3 передних. Как правило, щупальца располагаются на подковообразном или круговом основании, но у *Spirobrachia* — на штопорообразном лофофоре, который представляет собой передний вырост протосомы, содержащий правое колено подковообразного целома первого сегмента. У высших родов (*Lamellisabella* и *Spirobrachia*) щупальца спаяны вдоль кутикулярным веществом.

Внутреннее строение. Покровы погонофор состоят из однослойного эпителия,

содержащего железистые, нервные и чувствительные клетки и почти сплошь покрытого кутикулой. Под базальной мембраной эпидермиса лежит тонкий слой кольцевых мускульных волокон, за которым следует мощный слой продольной мускулатуры. Имеются мно-

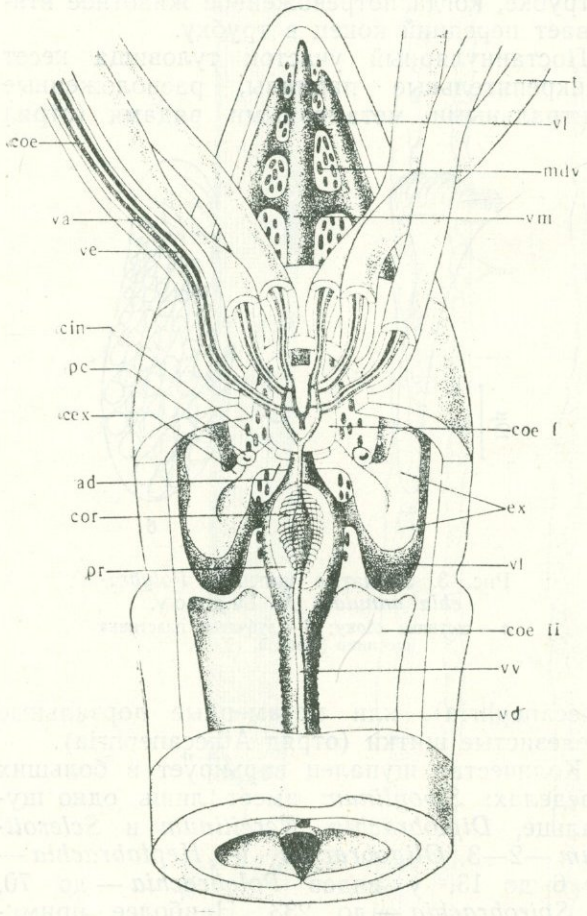


Рис. 4. Схема строения переднего конца тела *Oligobrachia dogieli* A. Ivanov.

Вид с брюшной стороны. Графическая реконструкция по срезам. *ad* – соединительный канал целомодуктов; *cex* — наружный канал целомодукта; *cin* – внутренний канал целомодукта; *coe* – целомический канал щупальца; *coe*I — протоцель; *coe*II — мезоцель; *cor* — сердце; *ex* — экскреторный отдел целомодукта; *mdv* — дорзовентральные мышцы; *pc* — наружная пора целомодукта; *pr* — перикардий; *t* — щупальце; *va* — приносящий сосуд щупальца; *vd* — спинной сосуд; *ve* — выносящий сосуд щупальца; *vl* – боковой головной сосуд; *vm* – медианный головной сосуд; *vv* — брюшной сосуд (Иванов, 1960).

гочисленные многоклеточные тубипарные железы кожного происхождения, погруженные в полость тела. Они развиты в области мезосомы и на всем протяжении туловища и нередко залегают в прикрепительных папиллах. Их секрет образует стенки трубки.

Нервная система крайне примитивна. Она залегает целиком в толще кожного эпителия и образует почти сплошное нервное сплетение. Сгущение нервных клеток в головной лопасти образует мозг, от которого отходят нервы щупалец и медианный спинной нервный тяж.

Каждый сегмент содержит свой отдел вторичной полости тела. В протосоме находится непарный мешковидный или подковообразный целомический мешок — протоцель (рис. 4, *coe*I); мезосома и метасома имеют свои парные целомы — мезоцели и метацели (рис. 4, *coe*II и *coe*III).

Кровеносная система— замкнутого типа, состоит из брюшного сосуда, по которому кровь течет впереди (рис. 4,*vv*), и спинного сосуда с обратным током крови (рис. 4, *vd*). В протосоме у основания щупалец брюшной сосуд образует мускулистое сердце (рис. 4, *cor*), проталкивающее кровь в приносящие сосуды щупалец. Из щупалец по выносящим сосудам кровь вливается в спинной сосуд. В задней части тела спинной и брюшной сосуды соединены серией разветвленных анастомозов. У части погонофор (отряд Athecanephria) к сердцу со спинной стороны прилегает перикардиальный мешочек (рис. 4, *pr*). Кровь имеет красный цвет.

Органами выделения служат целомодукты протосомы — пара длинных, изогнутых трубчатых каналов, сообщающих целом первого сегмента с наружной средой (рис. 4, *cex, cin*). Оба целомодукта связаны друг с другом поперечным протоком.

Погонофоры раздельнополы. Половой диморфизм отсутствует. Мужская половая система состоит из пары очень длинных семенных мешков, которые занимают у самцов всю заднюю половину туловища и образуются за счет стенок целомических мешков метасомы. В них находится жидкость, содержащая группы созревающих мужских половых клеток, вплоть до зрелых спермиев. От передних концов семенных мешков отходит пара очень длинных трубчатых железистых семепроводов, которые представляют собой видоизмененные целомодукты метасомы. В них формируются листовидные или веретеновидные сперматофоры, снабженные тонкой и очень длинной нитью. Семепроводы открываются мужскими половыми отверстиями на брюшной стороне на границе мезо- и метасомы (рис. 2, *gp*). Женская половая система состоит из пары очень длинных колбасовидных яичников, лежащих в передней части туловища. На задних концах яичников их оболочка лопается, и зрелые яйца вываливаются в целом. Отсюда они выводятся наружу через широкие трубчатые яйцеводы — видоизмененные цело-

модукты туловищного сегмента. Женские половые отверстия находятся в средней части преаннулярного участка туловища.

Эмбриональное развитие. Яйца погонофор богаты желтком и жиром и откладываются самкой в переднюю часть собственной трубки, в которой происходит все эмбриональное развитие. Дробление тотальное, билатеральное. Стадии целобластулы и инвагинационной гаструлы отсутствуют. Гаструла состоит из наружных мелких клеток эктодермы и внутренних крупных, богатых желтком и жиром клеток первичного кишечника. Целом образуется из карманов первичного кишечника, т. е. энтероцельным путем. Вскоре тело зародыша расчленяется на три сегмента. На протосоме и метасоме развивается по венчику ресничек, на метасоме, кроме того, — парные пучки коротких щетинок, внешне напоминающие параподии аннелид. Щупальца формируются на брюшной стороне протосомы — сперва правое переднее, затем левое переднее, наконец, все остальные. Стадия пелагической личинки отсутствует. Молодое животное, выйдя из трубки материнского организма, очевидно, непосредственно переходит к сидячему образу жизни и выделяет собственную трубку. При формировании взрослого животного одним из наиболее характерных процессов является резорбция и полное исчезновение энтодермальной кишки. Последняя у трехсегментного зародыша состоит из слабо эпителизированных крупных клеток энтодермы, наполненных запасными питательными веществами — желтком и жиром. Она не сообщается с наружной средой, так как ни ануса, ни вторичного рта во время развития не образуется, и служит лишь временным хранилищем запаса питательных веществ. После того как эти запасы исчерпаны, эмбриональный кишечник полностью рассасывается.

Питание. Во взрослом состоянии погонофоры представляют собой исключительный пример сложно организованных многоклеточных животных, совершенно лишенных кишечника. Питание у них осуществляется посредством щупалец. У всех погонофор щупальца являются длинными выростами, содержащими целомический канал. На внутренней стороне каждого щупальца расположены ряды пиннул — длинных, тонких выростов. Каждая пиннула представляет собой одну очень вытянувшуюся клетку эпителия щупальца, содержит одно ядро и пронизана двумя параллельными, соединяющимися у вершины пиннулы, тончайшими кровеносными капиллярами — приносящим и выносящим. Эти капилляры сообщаются с соответствующими сосудами самого щупальца. У основания пиннул расположены продольные ряды мерцательных клеток, которые при соприкосновении или соединении соседних щупалец образуют продольные ресничные бороздки. Пиннулы всегда обращены в межщупальцевое пространство. Вероятно, благодаря мерцанию ресничных бороздок вода входит между дистальными концами щупалец в межщупальцевое пространство, омывает его и выходит между основаниями вентральных щупалец. Взвешенные в воде детрит и микроорганизмы застревают в густой сети пиннул. В межщупальцевое пространство, по-видимому, поступают пищеварительные ферменты, выделяемые клетками эпидермиса. Здесь же, как в полости кишки, происходит переваривание пищи. Питательные вещества всасываются пиннулами и поступают в кровь их сосудов, откуда с током крови через выносящие кровеносные сосуды щупалец попадают в спинной сосуд и разносятся по всему телу. Наряду с этой гипотезой, высказанной А. В. Ивановым (1955) и основанной на изучении морфологии щупальцевого аппарата, существует и другая: Иегерстен (Jägersten, 1956) считает, что щупальца служат лишь для всасывания аминокислот, предположительно содержащихся в морской воде в растворенном состоянии.

Образ и условия жизни. Погонофоры обнаружены во всех океанах и почти во всех морях. В большинстве они типичные обитатели абиссальной области, встречающиеся, как правило, на глубинах более 2000 *м*. Однако некоторые виды Pogonophora найдены в пределах шельфа. Погонофоры неспособны покидать свою трубку, но могут быстро передвигаться внутри нее и в случае опасности уходить в глубину трубки. В этом отношении они очень сходны с седентарными тубикольными многощетинковыми червями. Вероятно, трубки животных лишь нижней своей частью погружены в ил; бóльшая часть трубки поднимается более или менее вертикально над поверхностью грунта.

Трубка. Трубки погонофор никогда не ветвятся. Они имеют почти цилиндрическую форму, так как расширяются к переднему концу очень постепенно. Они очень длинны. Длина их колеблется от нескольких сантиметров (у мелких видов *Siboglinum*) до нескольких десятков сантиметров и даже до 1,5 *м*, например у *Zenkevitchiana longissima* Ivanov; диаметр — от 0,06 до 2,8 *мм*.

Встречаются гибкие и нежные кольчатые трубки, например, у представителей родов

Siboglinum, Oligobrachia, Diplobrachia; пергаментообразные беловатые эластические трубки — у *Zenkevitchiana* и очень твердые толстостенные бурые и черные трубки — у *Polybrachia, Lamellisabella* и др. Детали строения трубки часто служат хорошими систематическими признаками. Трубка может быть однообразной на всем протяжении или может состоять из более плотных и темных колец, чередующихся со светлыми эластическими промежутками (рис. 5, *а*). Кольца могут ее слоев. Иногда одновременно с кольцами заметны поперечные кольцевые линии или пояски, повторяющиеся через довольно длинные, но равные промежутки. Однако гораздо чаще они развиты на трубках, лишенных кольчатости, которые, в связи с их наличием, называются «сегментированными» (рис. 5,*б*). У многих Polybrachiidae передние края «сегментов» снабжены перепончатыми воронковидными оторочками (рис. 5, *в*). У большинства погонофор длинный передний участок

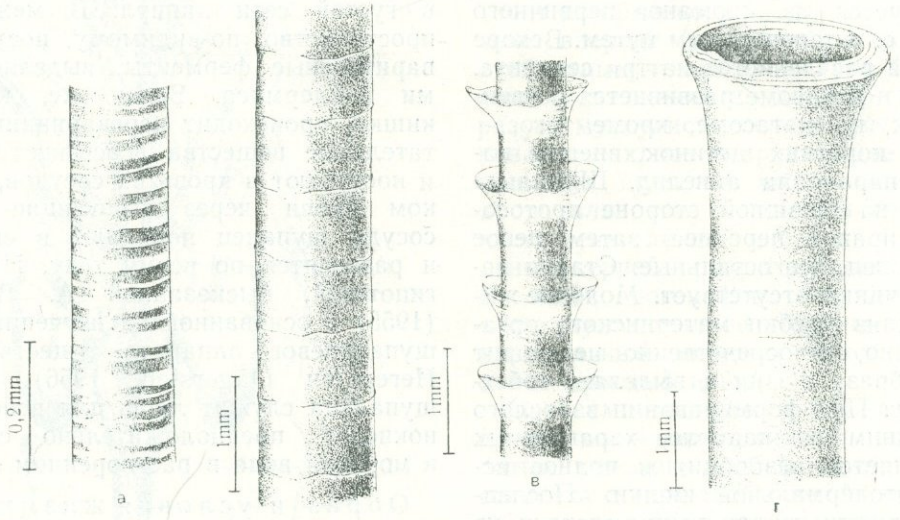


Рис. 5. Трубки различных Pogonophora.
а — Siboglinum fedotovi A. Ivanov; *б — Lamellisabella johanssoni* A. Ivanov; *в — Polybrachia annulata* A. Ivanov; *г — Spirobrachia beklemischevi* A. Ivanov (Иванов, 1957).

быть правильными и равными или иметь неправильные очертания. Иногда кольца сближены или более или менее слиты по два или, напротив, каждое кольцо обладает тенденцией к распадению на 2—3 вторичных колечка. У некоторых видов неправильная кольчатость развита лишь в начальной, узкой части трубки или обнаруживается во внутренних слоях трубки, после удаления наружных

Рис. 6. Продольный разрез стенки трубки *Siboglinum ekmani* Jägersten
(Jägersten, 1956).

трубки очень нежен, прозрачен и лишен кольчатости. Стенки его, вероятно, легко спадаются, когда животное находится в глубине трубки, и, таким образом, трубка замыкается. Однако у *Lamellisabella* и *Spirobrachia* твердый передний край трубки заканчивается широким воронковидным устьем (рис. 5, *г*). Структура трубки слоистая (рис. 6). Поверхностный слой часто отличается большой плотностью. Иногда трубка обладает еще особым наружным волокнистым (*Birsteinia*) или войлокообразным (*Galathealinum*) слоем. Нередко гомогенные стенки трубки укреплены более или менее тонкими желтоватыми или бурыми волоконцами. Вещество трубки представляет собой хитин (Brunet and Carlisle, 1958).

Класс Pogonophora объединяет два отряда: Athecanephria Ivanov, 1955, и Thecanephria Ivanov, 1955.

ОТРЯД ATHECANEPHRIA

Передний целом мешковидный. Целомодукты протосомы широко раздвинуты и прилегают к боковым головным сосудам. Протосома отделена от мезосомы. Имеется перикардий. Постаннулярный участок туловища со спинными железистыми щитками. Сперматофоры веретеновидные. Трубка большей частью кольчатая, иногда также сегментированная; ее передний участок пленчатый с нежными спадающими стенками. Включает семейства: Oligobrachiidae Ivanov, 1957, и Siboglinidae Caullery, 1914.

ОТРЯД THECANEPHRIA

Передний целом подковообразный, но у Spirobrachiidae правая его половина сильно удлинена и закручена штопорообразно, в связи с развитием спирального лофофора. Целомодукты протосомы сближены в медианной плоскости и лежат в мешковидном впячивании спинного кровеносного сосуда. Протосома не всегда внешне отделена от мезосомы. Щупальца иногда спаяны друг с другом. Постаннулярная область туловища с брюшными метамерными поперечными рядами прикрепительных пластинок, без спинных железистых щитков. Сперматофоры листовидные. Трубка кольчатая или сегментированная; ее передняя часть пленчатая или с твердой устьевой воронкой. Включает семейства: Polybrachiidae Ivanov, 1952; Lamellisabellidae Uschakow, 1933; Spirobrachiidae Ivanov, 1952.

* * *

Pogonophora представляют группу чрезвычайно древнего происхождения. Ископаемые остатки трубок погонофор пока не обнаружены, но нахождение их в дальнейшем очень вероятно. Возможно также, что неописанные трубки погонофор уже имеются в палеонтологических материалах среди остатков «червей» и их трубок.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. 1951. К построению системы животных. Вторичноротые (Deuterostomia), их происхождение и состав. Усп. совр. биол., т. XXXII, № 2, стр. 256—270.

Догель Б. В. 1950. Зоология беспозвоночных. Изд. 5-е, Москва, стр. 463—468.

Иванов А. В. 1959. Погонофоры и их распространение. Итоги науки. Достижения океанологии, стр. 258—284. — 1960. Материалы по экологии и географическому распространению погонофор. Тр. Ин-та океанологии, т. 34, стр. 3—20. — 1960. Погонофоры. Фауна СССР, нов. сер., № 75, стр. 1—271.

Ax P. 1960. Die Entdeckung neuer Organisationstypen im Tierreich. Die neue Brehm-Bücherei, SS. 19—49.

Brunet P. C. and Carlisle D. B. 1958. Chitin in Pogonophora. Nature, vol. 182 (4650), p. 1689.

Caullery M. 1914. Sur les Siboglinidae, type nouveau d'Invertébrés recueilli par l'expédition du Siboga. C. R. Acad. Sci. Paris, vol. 158, pp. 2014—2017. — 1944. *Siboglinum* Caullery. Type nouveau d'Invertébrés d'affinités à préciser Siboga Exp., Leiden, 138, Monogr. 25-bis, pp. 1—26.

Hyman L. H. 1959. The Invertebrates, vol. V, Pogonophora, pp. 208—227. McGraw — Hill.

Ivanov A. V. 1960. Embranchement des Pogonophores. Dans: Grassé P.-P. Traité de Zoologie, t. V, fasc. 2, pp. 1521—1622.

Jägersten G. 1957. On the larva of *Siboglinum* with some remarks on the nutrition problem of the Pogonophora. Zool. Bidr. Uppsala, Bd. 32, SS. 67—79.— Johansson K. E. 1939. *Lamellisabella zachsi* Uschakow, ein Vertreter einer neuen Tierklasse Pogonophora. Zool. Bidr. Uppsala, Bd. 18, SS. 253—268.

Southward E. 1961. Pogonophora. Siboga Exp., Leiden. Monogr. 25, 3, pp. 1—22.

Ulrich W. 1959. Neuentdeckte Tiere von allgemeiner zoologischer Bedeutung (*Latimeria, Neopilina* und die Pogonophoren). Der Mathematische und Naturwissenschaftliche Unterricht, Bd. 12, H. 6, SS, 262—273. Uschakow P. 1933. Eine neue Form aus der Familie Sabellidae (Polychaeta). Zool. Anz., Bd. 104, SS. 205—208.

ТИП CHAETOGNATHA
ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫЕ

Щетинкочелюстные — морские животные с удлиненным, двустороннесимметричным, стреловидным (откуда получили название «стрелок»), обычно стекловидно-прозрачным телом, разделенным двумя поперечными перегородками на три отдела — голову, туловище и хвост; продольной перегородкой их тело делится на правую и левую половины. По бокам тела имеются одна или две пары горизонтально расположенных прозрачных боковых плавников, а сзади — один непарный хвостовой плавник округленно-треугольной формы. На спинной стороне головы одна пара глаз (рис. 1).

Голова несет особый ловчий аппарат, состоящий из довольно длинных крючковидных щетинок, расположенных по бокам ее и предназначенных для ловли и удержания пищи (отсюда и название этой группы животных — «щетинкочелюстные»). В передней части головы около рта имеются еще один-два ряда очень мелких зубчиков, удерживающих пищу при заглатывании. В головном отделе имеется особая складка кожи («капюшон»), плотно облекающая всю голову снаружи при спокойном состоянии животного и отбрасываемая назад при ловле добычи. Снаружи тело покрыто многослойным эпителием, который в области шеи образует многослойное утолщение — так называемый «воротничок». Мускулатура поперечнополосатая, хорошо развитая. В области туловища она состоит из длинных продольных связок (двух спинных и двух брюшных), а в головном — образует очень сложную систему мускулов, приводящих в действие систему крючьев ловчего аппарата и «капюшон». Пищеварительный аппарат состоит из прямой, без придатков, кишечной трубки. Кровеносная система, органы дыхания и выделения не выявлены. Нервная система хорошо развита; она состоит из надглоточного ганглия (мозга), окологлоточного кольца и крупного брюшного ганглия с системой нервных отростков. Щетинкочелюстные — гермафродиты; размножаются путем откладки яиц. Развитие прямое, без личиночной стадии. Они обладают вторичной полостью тела. Длина взрослых особей — от 5—6 *мм* до 8—9 *см*.

Рис. 1. *Sagitta*, ×2. Современная (Roger, 1953).

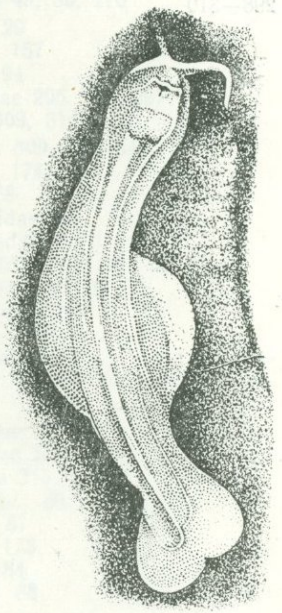


Рис. 2. *Amiskwia sagittiformis* Walcott. Сплющенный экземпляр, ×3. Ср. кембрий Канады (Roger, 1953).

Chaetognatha — типичная группа морского планктона, преимущественно эпипланктона; лишь представители одного рода обитают в литоральной зоне среди зарослей зостеры

и водорослей. Среди современных щетинкочелюстных известны глубоководные виды, обитающие на глубине 1000—5000 *м*. Обычно Chaetognatha населяют воды нормальной солености. Основная масса видов обитает в морях и океанах умеренной, субтропической и тропической областей, лишь немногие виды встречены в арктических морях.

В настоящее время существует около 30 видов, объединяемых в 6 родов (*Sagitta* и др.).

Все Chaetognatha — активные хищники; чаще всего они питаются мальками рыб, мелкими рачками, личинками десятиногих раков и др. Благодаря сильно развитой мускулатуре и стрелообразной обтекаемой форме тела они могут совершать молниеносно быстрые движения.

Ископаемые остатки Chaetognatha неизвестны, если не считать описанную Ш. Уолкотом из среднего кембрия Канады *Amiskwia sagittiformis* Walcott (рис. 2) и отнесенную им к щетинкочелюстным. Она найдена вместе с свободноплававшими филлоподами и была, по-видимому, активным пловцом. В настоящее время принадлежность *Amiskwia* к Chaetognatha оспаривается (Беклемишев, 1952); их сходство можно считать чисто внешним, обусловленным одинаковым образом жизни.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 2-е изд., стр. 1—698.

Филатова В. А. 1951. Класс щетинкочелюстных (Chaetognatha). В кн.: Руководство по зоологии, т. III, стр. 592—608.

Чиндонова Ю. Г. 1955. Chaetognatha Курило-Камчатской впадины. Тр. Ин-та океанол., т. XII, стр. 298—310.

Roger J. 1952. Classe des Chaetognathes (Chaetognatha Leuckart). Dans: Piveteau J. Traité de Paléontologie, t. II, p. 161.

Shrock R. R. and Twenhofel W. H. 1953. Principles of Invertebrate Paleontology. Phylum Chaetognatha (Arrow worms). Pp. 192—194.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ НАЗВАНИЙ

Курсивом напечатаны названия родов и подродов, прямым шрифтом — названия более крупных систематических единиц.

Полужирными цифрами указаны страницы, на которых даны диагнозы.

A

Abacocrinidae 78, 97
Abatus 189
Abertellidae 147, 171
Abiesgraptus 330
Abrachiocrinus 85
Abograptidae 295, 296, 297, 302, 314, **318**
Abograptus 318
Abrotocrinus 88
Acanthastida 296, **331**
Acanthastus 331
Acanthechinus 163
Acanthocidaris 157
Acanthocrinus 95
Acanthocystites 22
Acanthograptidae 295, 296, 297, 302, 307, **310**
Acanthograptus **310**, 344
Acariaiocrinus 56, 58, 61, **84**, 216
Acentrotremites 51
Aceste 183
Achradocystites **54**, 212
Acrochordocrinus **101**, 230
Acrocidaris 146, 147, **162**, 244
Acrocrinidae 76, 78, **97**
Acrocrinus **97**, 228
Acrolusia 176
Acropeltis 164
Acrosalenia 159
Acrosaleniidae 147, 148, **159**
Acrosaster 164
Actinocidaris 157
Actinocrinus 96
Actinocrinites 96
Actinocrinitidae 78, **95**
Actinophyma 163
Adelograptus 310
Adunata 72
Aellograptus **306**, 342
Aeolopneustes 163
Aeropsidae 139, **182**, 183
Aeropsis 183
Aesiocrinus **89**, 220
Aganaster 120
Aganasteridae 120
Agassizia 189
Agassizocrinidae 77, **91**
Agassizocrinus 91
Agelacrinidae 28, **29**
Agelacrinites 28, **29**
Agelacrinus 42
Ainacrinus 94
Airograptus 309
Akidograptus 303, 321, **326**, 352
Alcimocrinus 89
Allagecrinidae 76, **81**
Allagecrinus 81
Allocatillocrinus 81
Allocystites 41
Allograptus 318
Allosocrinus 89
Allosycocrinus 85
Alpicidaris 157
Alternograptus 308
Ambipleurus 165
Amblypneustes 166
Amblypygus 173
Amecystis 27
Amiskwia 371, 372
Ammonicrinus 62, 70
Amorphocystis 36
Ampelocrinidae 77, **89**
Ampelocrinus 89
Ampheristocrinidae 76, **85**
Ampheristocrinus 85
Amphicrinus 94
Amphigraptus 320
Amphipneustes 189
Amphipsalidocrinus 85
Amphisternata 139, 174, **182**
Amphoracrinidae 78, 97
Amphoridea 35
Amplexograptus **322**, 350
Amygdalocystites 54
Anabrissus 189
Anamesocrinidae 76, 81
Anametalia 189
Ananchytes 175, 178
Anapesus 166
Anarchocrinus **83**
Anartiocrinus 91
Anatiferocystis 24
Anaulocidaris 157
Ancistrocrinus 94
Ancyrocrinus 67, 86
Anemetocrinus 89
Angioblastus 49, **50**, 210
Anglidiscus 29
Anisocidaris 157
Anisocrinus 94
Anisograptidae 295, 296, 297, 302, 307, **309**, 314
Anisograptus **309**, 310, 344
Anisopetalus 174
Annacrinus 68
Anomalocrinidae 81
Anomalocystida 24
Anomalocystidae 24, **25**, 35
Anomalocystites 24, 25
Anomalograptus 315
Anorthopygus 167
Anothasteridae 116
Antedon 55, 56, 60, 62, 63, 68
Anthemocrinus 95
Anthoblastidae 50
Anthograptus 316
Antihomocrinus 86
Anulocrinus 81
Apatopygus 173
Aphelaster 184
Aphelecrinus 88
Apiocrinidae 79, 100
Apiocrinus 82, 100
Aplocidaris 157
Aplolampas 174
Apoda 192, 193, 194, **197**
Apographiocrinidae 77, 93
Aporita 35, 52
Aporocidaris 157
Arachniopleurus 165
Arachnocystites 36
Arachnoididae 149, 169
Arbaciella 164
Arbaciidae 147, 148, 150, 160, **163**
Arbacina **165**, 246

Archaeocidaridae 140, 141, 148, **154**
Archaeocidaris 138, 141, 147, **154**, 238, 240
Archaeocrinidae 78, **95**
Archegocystis 41
Archegonaster 109, 114
Archegonasteridae 114
Archaeocrinus 95
Archaeocriptelaria 306
Archaeolafoea 306
Archiaciidae 149, 171
Archiretiolitinae 295, **324**
Archiretiolites **325**, 350
Archophiactidae 109, 114
Aristocystidae 32, 35, 40
Arnaudaster 173
Arthraster 116
Arthrasteridae 115, **116**
Arthroacantha 96
Artichthyocrinus 94
Articulata 21, 56, 64, 72, 73, 74, 79, **98**, 230
Articulosa 72
Asaphocrinus 94
Ascocystites 22
Ascograptus 307
Aspidochirota 192, 193, 194, **195**
Aspidodiadematidae 148
Aspidodiademina 158
Aspidocrinus 101
Aspidograptus **308**, 342
Asteriacites 112
Asterechinus 166
Asteroblastidae 43
Asteroblastus 35, **43**, 208
Asterobrissus 173
Asterocidaris 160
Asterocystidae 35, 40, **43**
Asterocystis 43
Asteroidea 18, 21, 105, 106, 108, 113, **114**—118, 232, 234
Asterometridae 79, 99
Asterozoa 105, **108**—121, 138, 232, 234, 236
Astriclypeidae 149, 171
Astrodapsis 171
Astrolampas 174
Astropecten **117**
Astropectinidae **117**
Astylophora 24
Asuturaecrinus **94**, 226
Asymmetrocrinus 85
Atactocrinus 95
Ateleocystites 24, 25
Atelestocrinus 86
Atelospatangus 187
Athecanephria 363, 364, 366, **367**
Atopechinus 164
Atopograptus 318
Atremacrinus 85
Atubaria 281, 282, 283
Aulechinus 140, 154, 198
Aulocrinus 89
Aulodesocrinus 88
Aulodonta 21, 128, 138, 139, 142, 143, 147, 148, **158**, 242
Aurelianaster **178**, 262
Austinocrinus **99**, 230
Australocystis 24
Austrocidaris 157
Averianowograptus **329**, 330, 356
Axonolipa 285, 295, 296, 297, 298, 302, **314**, 321
Axonophora 285, 295, 297, 298, 302, 314, **320**
Azygograptidae 295, 296, 297, 302, **318**
Azygograptus 318

B

Bactrocrinites 86
Baerocrinidae 76, **82**
Baerocrinus **82**
Balanocidaris 146, 155, **156**
Balanocrinus 99
Balticograptus 326
Barrandeograptus 330
Barycrinidae 85
Barycrinus 66
Basocrinus 85
Basseaster 139, 150, **181**, 266
Basslerocystis 24
Bathycrinidae 79, **100**
Bathycrinus 100
Batocrinidae 78, 97
Baueria 164
Belaster 117
Binoculites 193
Birsteinia 366
Bithecocamara **312**, 313
Bithecocamaridae 295, **312**
Blastocystis 35, 49
Blastoidea 21, 22, 23, 35, **45**—52, 210
Blastoidocrinidae **49**
Blastoidocrinus 35, 48, 49
Blaviaster 189
Blothrocrinidae 77, **87**, 88
Blothrocrinus 87, **88**, 218
Bockia 52, **53**, 210
Bohemura **119**, 236
Bolbocrinus **84**, 85, 216
Bollandocrinus 89
Bothriocidaridae 148, **152**
Bothriocidaris 138, 139, 140, 147, 151, **152**, 238
Bothriocidaroida 21, 139, 140, 143, **151**, 152, 238
Bothriocrinus 68, 86
Bothriopygus 173
Bothryocrinidae 77, **86**
Boucekocaulis **311**, 344
Bourgueticrinina 79, **99**
Bourgueticrinus **100**, 230
Brachiograptus 316
Brahmacrinus 98
Brachypus 69, 94
Brisaster **188**, 272
Brissidae 140, 149, 150, 182, **189**
Brissopatagus 189
Brissopneustes **185**, 186, 270
Brissopsis 189
Brissus 151, 188, **189**, 274
Brochechinus 165
Brochopleurus 166
Bryograptidae 295, 296, 297, 302, **314**
Bryograptinae 295, **314**
Bryograptus **315**, 346
Bulmanograptus 326
Bursacrinus 87

C

Cactocrinus 60, 61, 96
Cactograptus 306
Cadocrinidae 77, **89**
Cadocrinus **91**, 224
Caenholectypus 167
Caenocidaris 157
Caenopedina 159
Calamocrinus 55, 67
Calamograptus 316
Calceocrinidae 66, 68, 76, **80**
Calceocrinus 81
Calceolispongia 91
Calliaster 116
Calliasterella 115, **116**
Calliocrinus 62, 97
Callocystidae 37, 40
Callograptus **308**, 342
Calocidaris 157
Calpiocrinus 94
Calycanthocrinus 81
Calycina **159**
Calycocrinus 58, 59, 68, 69, **94**, 226
Calycotubus 312
Calymnidae 176
Calyptograptus 312
Calix 41
Camarocrinus 67, 97
Camarodonta 138, 139, 142, 143, 146, 148, 150, 151, **164**, 246
Camaroidea 285, 294, 295, 296, 297, 302, 305, **312**
Camerata 21, 56, 57, 60, 63, 64, 65, 66, 72, 73, 77, **94**, 226, 228, 230
Campograptus **328**, 352
Camptocrinus 69, 70, 97
Canadocystis 54
Canaliculata 72
Capillograptus 308
Carabocrinidae 76, **83**
Carabocrinus **83**
Carcinocrinus 88
Cardiaster 177, **178**, 179, 260
Cardietaxis 150, 177, **178**, 262
Cardiograptus **316**, 346
Cardiolampas 176
Carlopsocrinus 94
Carneyella 29
Carolicrinus 97
Carpenteroblastus 51
Carpocystis 41
Carpoidea 21, **23**—28, 35, 54, 200
Caryocrinidae **36**
Caryocrinites 37
Caryocrinus 32
Caryocystites 36, 39
Cassidulidae 149, 150, 151, 171, **173**

Cassiduloida 125, 129, 130, 131, 132, 139, 143, 144, 146, 147, 149, 150, 151, **171**, 172, 252, 254, 256
Cassidulus **173**, 174, 256
Catillocrinus 64, 81
Catopygus 146, **173**, 254
Centrocidaris 157
Cephalodiscus 281, 282, 283
Cephalograptus 321, **323**, 350
Ceramograptus 306
Ceratoblastus 50
Ceratocrinus 83
Ceratocystidae 24, **25**
Ceratocystis 25
Ceratophysa 182
Cercidocrinidae 77, 93
Chaetognatha 17, 327, **371**
Chaunograptidae 295, 297, 302, **306**
Chaunograptus **306**, 342
Cheirocrinidae **37**
Cheirocrinus (Crinoidea) 80
Cheirocrinus (Cystoidea) 34, 37, **38**, 204
Cheiropterasteridae 119
Chelonechinus 181
Chinianaster 109
Chiniasteridae 114
Chirodotidae **197**
Cholocrinus 94
Chondrocidaris 157
Cibaster 178
Cibolocrinus 94
Cicerocrinus 81
Cidaridae 128, 141, 147, 148, 154, **155**
Cidaris 146, 147, 149, 154, **155**, 156, 157, 162, 166, 240
Cidarites 157, 160, 161, 165
Cidaroida 21, 128, 129, 130, 131, 133, 134, 139, 140, 141, 142, 143, 146, 147, 148, 150, 151, **154**, 238, 240, 242
Cidaropsis 160
Cienobrissus 189
Cincinnatidiscus 29
Cincta 24
Circopeltis 163
Citrocystis 36
Cladida 73, 76, **82**, **214**, 216, 218, 220, 222, 224
Cladocrinoidea 72
Cladograptus 320
Clathrograptus 325
Cleiocrinidae 73, 77, 95
Clematograptus 308, 320
Climacograptinae 295, **321**
Climacograptus 289, 290, 304, **321**, 322, 326, 350
Clithrocrinus 85
Clitopygus 147, **172**, **254**
Clonocrinidae 78, 98
Clonograptus 300, **310**, **344**
Closterocrinus 85
Clypeanthus 174
Clypeaster 144, 145, 151, **169**, 170, 250
Clypeasteridae 149, 151, **169**, 170
Clypeasterina **169**
Clypeasteroida 125, 128, 131, 132, 139, 143, 144, 145, 149, **169**, 170, 250, 252
Clypeolampas 173
Clypeopygus 173
Clypeus 167, 169, 173
Cnemidactinidae 115
Coccaster 117, 234
Codaster 46, 47, 48, **50**, 210
Codasteridae 47, **50**
Codechinus **163**, 246
Codiacrinus 57, 85
Codiacystis 41
Codiopsis **164**, 246
Codonaster 50
Coelocrinidae 78, 97
Coelocrinus 95
Coelograptus 311
Coelopleurus 164
Coenocrinus 99
Coenocystis 85
Collyrites 146, 147, **175**, 176, 258
Collyritidae 139, 149, **174**, **175**
Collyritinae 139
Collyropsis 146, 175, **176**, 258
Colonograptus 303, 327
Comarocystites 54
Comasteridae 79, 99
Comasterina 79, 99
Comatulida 73, 79, **99**
Condylocrinus 95, 102
Coniocidaris 157
Conitubus 312
Conoclypus **169**, 250
Conoclypidae 139, 149, 150, **169**
Conoclypina 167, **169**
Conocrinus 100
Conolampas 174
Conometridae 79
Conulidae 149, **167**
Conulus 146, **167**, 168, 248
Cooperidiscus 29
Coptodiscus 167
Coraster 139, 146, 147, 150, 182, **183**, 264
Corematocrinus 89
Cornucrinidae 76, 82
Cornuta 24
Corthya 146, **176**, 258
Corylocrinus **37**, 202
Corynoides 318, **319**
Corynoididae 295, 296, 297, 302, 314, **318**
Cosmetocrinus 88
Cossmannaster 173
Costata 72
Cottaldia 164
Cothurnocystidae 24
Cothurnocystis 25, 26
Cottreaucorys 183
Cranocrinus 85
Craterolampas 174
Cravenechinidae 139, 148, 153
Cremacrinus 81
Cribloblastus 50
Crinocaulis **311**, 346
Crinoidea 18, 21, 22, 23, 35, 52, **54**—105, 214, 216, 218, 220, 222, 224, 226, 228, 230
Cromyocrinidae 77, **90**
Cromyocrinus 69, 70, 71, **90**, 222
Crotalocrinitidae 76, **83**
Crotalocrinites 74, **83**, 214
Cryptoblastus **51**, 210
Cryptocrinidae 52
Cryptocrinites **52**, 53, 212
Cryptocrinitidae 52
Cryptocrinus 52, 53
Cryptograptidae 295, 297, 298, 302, **324**
Cryptograptus **324**, 350
Cryptoschisma 47, 50
Cryptozonida 110, 114, **118**
Ctenocidaris 157
Cucullograptus 328
Cucumaria 192, 193
Cucumariidae 195
Cucumarites 193
Culmicrinus 87
Cupressocrinites 58, 102
Cupressocrinitidae 76, 85, 102
Cupulocrinidae 76, 87
Cupulocrinus 65
Cyamidia 171
Cyamoidea 21
Cyathidium 69
Cyathocidaris 157
Cyathocrinina 73, 76, **83**
Cyathocrinites 56, 57, 58, 83, 94
Cyathocrinitidae 56, 57, 76, **83**
Cyathocrinus 38
Cyathocystidae 28, **29**
Cyathocystis 28, **29**, 200
Cyathotheca **29**
Cyclaster 146, **185**, 186, 270
Cyclasteridae 140, 149, 150, 182, **185**
Cyclocrinidae 79, **101**
Cyclocrinus 101
Cyclocyclicus 75
Cycloellipticus 75
Cyclograptus 312
Cycloidea 21
Cyclolampas 175
Cyclostylidae 75
Cyclotremata 75
Cyclotrigonalis 75
Cydonocrinus 85
Cymbionites 21
Cyphosoma 162
Cyrtechinus 164
Cyrtocrinida 73, 79, 230
Cyrtograptidae 295, 297, 302, **329**, 330
Cyrtograptus 301, 303, **329**, 330, 356
Cystaster 29
Cysticamara 313
Cysticamaridae 295, **312**
Cystoblastidae 37, **40**
Cystoblastus 35, **40**, 206
Cystocrepis 182
Cystograptus 323, 350

Cystoidea 18, 21, 22, 23, **30—45**, 52, 106, 136, 140, 202, 204, 206, 208
Cytidocrinus 96

D

Dactylocrinus **93**, 226
Dactylocystis 33, 42, **43**, 208
Dadocrinidae 79, 100
Damesograptus 309
Damosiograptus **329**, 356
Dasciocrinus 88
Decacrinidae 102
Decacrinus 80, 102, 228
Decacystis 25
Decadocrinus 89
Deimatidae 196
Delocrinus **89**, 222
Deltacrinus 81
Demiothecia 281
Demirastrites 301, 303, **328**, 354
Demirastritinae 295
Democrinus 100
Dendrasteridae 149, **171**
Dendrochirota 192, 193, **194, 195**
Dendrocrinus 86
Dendrocystidae 24, 25, **27**
Dendrocystites 27
Dendrocystoides 27
Dendrocrinidae 76, **86**, 87
Dendrocrinina 73, 76, **85**
Dendrograptidae 295, **296**, 297, 302, **307**
Dendrograptus 290, 306, **307**, 308, 310, 342
Dendroidea 294, 295, **296**, 297, 302, 305, **307**, **314**, 342, 344
Dendrotubus
Deneechinus 154
Deocrinus 35, 95
Dermechinus 166
Desmechinus 166
Desmidocrinidae 78, 97
Desmograptus 308
Desorella 172
Deuterostomia 20, 293
Devonocidaris 154
Diabolocrinus 95
Diadema 129, 161
Diadematidae 148
Diadematoida 131, 142, 143
Diademina 158
Diademopsis 159
Dialyaster 176
Dialithocidaris 164
Diamenocrinus 95
Dicellograptus 296, 300, 304, **319**, 348
Dichocrinidae 78, **96**, 97
Dichocrinus 57, 58, **96**, 228
Dichograptidae 295, 297, 302, 314, **315**, 321
Dichograptina 295, 296, 297, 302, **314**, 346, 348
Dichograptus **315**, 316, 346
Dichoporita 31, 33, 35, **36**, 202, 204, 206
Dichostreblocrinus 85
Dicranograptidae **317**, 295 297, **319**
Dicranograptus 296, 302, **319**, 348
Dicromyocrinus **90**, 222
Dictenocrinus 86
Dictyodendron 309
Dictyograptus 308
Dictyonema 284, 286, 289, 296, 300, 304, **308**, 342, 344
Dictyopleurus 165
Dicyclica 72
Didymograptidae 295, 296, 297, 302, 314, **317**, 318
Didymograptus 289, 300, 304, **317**, 318, 319, 340, 348
Digitata 24
Dimerocrinitidae 78, 95
Dimerocrinites 93
Dimorphograptidae 295, 297, 298, 302, 321, **326**
Dimorphograptus 321, **326**, 352
Dimykterograptus 325
Dinemagraptus 318
Dinotocrinus 88
Diplechinus 163
Diplobathrida 73, 77, **95**
Diplobrachia 363, 366
Diplocidaris **157**, 242
Diplograptidae 295, 297, 298, 302, **321**
Diplograptina 295, 297, 298, 302, **320**
Diplograptinae 295, **322**
Diplograptus 301, 303, **322**, 323, 324, 350
Diplopodia **161**, 244
Diploporaster 189
Diploporita 33, 34, 35, **40**, 136, 206, 208
Diplospirograptus 311
Diplotagma 163
Dipteroblastidae 50
Disaster 146, **175**, 176, 258
Disasteridae 149, 174, **175**
Disasterinae 139
Discholectypus 167
Discocystis 29
Discograptus **312**
Discoidea 146, **167**, 168, 248
Discoides 167
Discoidiidae 149, **167**
Disparida 66, 73, 76, **80**, 214
Distefanaster 186
Dithecodendridae 294, 297, 302, **306**
Dithecodendrum **306**, 340
Dithecoidea 294, 296, 297, 302, **305**, 340, 342
Ditremaster 186
Diversograptidae 295, 297, 298, 302, **328**
Diversograptus **329**, 354
Dolatocrinidae 78, 98
Dolatocrinus 65
Donbassechinus 147, **153**
Doreckicrinus 99
Dorocidaris 155
Dorycrinus 62
Drepanaster 119, 120
Dubarechinus 165
Dumblea **159**
Duncaniaster 139, **180**, 181, 266
Dyadograptus **310**, 344

E

Echinanthus 147, **174**, 256
Echinarachniidae 149, **171**
Echinarachnius 144, 151, 170, **171**, 252
Echinasteridae 118
Echinidae 148, 151, **166**
Echinina 164, **166**
Echinites 167, 173
Echinobrissidae 172
Echinobrissus 172, 173
Echinoconus 169
Echinocorys 146, 150, 177, **178**, 262
Echinocrepis 182
Echinocucumis 193
Echinocyamus 151, **170**, 250
Echinocystis 130, 154
Echinoencrinites 34, **38**, 204
Echinoencrinus 38
Echinogalerus 173
Echinoidea 18, 21, 105, 106, **122—191**, **198**, 199, 238, 240, 242, 244, 246, 248, 250, 252, 254, 256, 258, 260, 262, 264, 266, 268, 270, 272, 274
Echinolampadidae 149, 150, 151, 171, **174**
Echinolampas 151, 173, **174**, 256
Echinometridae 148, 166
Echinoneidae 149, **169**
Echinoneina 167, **168**
Echinoneus 169
Echinopedina 159
Echinopygus 173
Echinosigra 182
Echinosphaera 36
Echinosphaeridae 35, 36
Echinosphaerites 30, 32, 33, 34, 35, **36**, 37, 38, 40, 52, 202
Echinothuriidae 128, 139, 140, 148, 153
Echinotiara 163
Echinozoa 105
Echinus (Cystoidea) 36, 41
Echinus (Echinoidea) 155, 156, 163, 164, 165, **166**, 169
Ectinechinus 140, 198
Edaphocrinus 85
Edrioaster 28
Edrioasteridae **28**, 29
Edrioasteroidea 21, 22, **28**, 35, 113
Eifelocrinus 67
Elasipoda 192, 193, 194, **196**
Eldonia 195
Eleutherocrinidae 50, 51
Eleutherocrinus 48
Eleutherozoa 21, 22, 28, **105—198**
Elibatocrinus 88
Ellipsoellipticus 75
Ellipsostylidae 75
Ellipsotremata 75

Ellipsotrigonalis 75
Eloeacrinus 46
Elpidia 193
Elpididae 196
Embryocrinus 55, 56, 59, 85
Emperocrinus 95
Enallocrinus 84
Enallepneustes 184
Encrinaster 119, 234
Encrinidae 74, 77, 93, 102
Encrinites 101
Encrinus 58
Endelocrinus 90
Enopleura 24, 25
Enteropneusta 279, **280**—281, 294
Eocephalodiscus 283
Eocrinoidea 21, 23, 24, **52**—53, 72, 212
Eocystitidae 52
Eophiuridae 119
Eoscutellidae 149, 171
Eoseutum 150, **170**, 250
Eotetragraptus 316
Eothuria 138, 139, 198, 199
Eothuriidae 198
Epiaster 185
Epigraptus 312
Epipetschoracrinus **91**, 224
Eratocrinus 89
Erbechinus 166
Erinocystis **38**, 39, 204
Erisocrinidae 77, **89**
Erisocrinus 58, **90**, 222
Esthonocrinus **86**
Estoniocaulis **311**, 344
Estonocystidae 40, **42**
Estonocystis 42, **43**, 208
Eublastoidea 49, **50**, 210
Eucalyptocrinites 62, 63, **97**, 228
Eucalyptocrinitidae 78, **97**
Eucatillocrinus 81
Eucheirocrinus 81
Eucidaris 157
Eucladia 106, 107
Eucladiidae 107
Eucladocrinus 98
Eucystis 41
Eudesicrinidae 79, 102
Eudiplobathrina 73, 78, **95**
Euechinoidea 139
Eugaster 119
Eugasterella 234
Eugeniacrinites 62, 63, 68
Eugeniacrinitidae 79, 102
Eupachycrinidae 77, 93
Eupatagus **189**, 274
Eupyrgidae 196
Eurhodia 174
Euryalicae **120**
Euryocrinus 94
Eurypneustes 163
Eustelea 24
Euspirocrinus 85
Eustenocrinidae 81
Eustenocrinus 66
Eutelecrinus 98
Euthemon 106, 107
Euzonosoma 119, 234
Euzonosomatidae 112, 119
Expansograptus 300, **317**, 348

F

Faorina 189
Faujasia 181
Fauraster 174
Fibularia **170**, 250
Fibulariella 171
Fibulariidae **168**, 149, 150, 151, 170
Fibulaster 171
Fifeocrinus 88
Fissiculata **50**
Fistulata 72
Flexibilia 21, 59, 63, 64, 65, 66, 72, 73, 77, **93**, 226
Flexiocollicamara 313
Foerstediscus 29
Forbesiocrinus 64, 65, 93
Forcipulata **118**
Forthocrinus 88
Fournierechinus 154
Fucoides 316
Fungocystites 42
Furcaster 119, 236
Furcasteridae 119
Fustenocrinidae 76

G

Galathealinum 367
Galeaster 139, 146, **181**, 182, 266
Galeograptus 289, **312**
Galeola 146, 150, 177, **178**, 262
Galeraster 169
Galerites 146, 150, **167**, 168, 248
Galeritidae 149, **167**
Galeroclypeus 172
Galerolampas 174
Galeropygidae 149, **171**
Galeropygus 146, **171**, 172, 252
Ganbirretia 178
Gangliograptus 330
Garumnaster 139, 147, **181**, 266
Gasterocomidae 76, 85
Gastrocrinus 86
Gauthieria **162**
Gaudinidae 196
Gazacrinidae 78, 95
Geitonograptus **320**, 348
Genocidaris 166
Gephyrothuriidae 196
Geroldicrinus 94
Gibbaster 185
Gilbertsocrinus 95
Gilmocrinus 89
Girvanaster 117
Gissocrinus 56, 57, 83
Gitolampas **174**
Gladiograptus 325
Gladiolites 325
Glaphyrocystis **38**, 39, 204
Globosograptus 301, 327
Glossobalanus 280
Glossocrinidae 77, 93
Glossograptidae 295, 297, 298, 302, 321, **324**
Glossograptus **323**, 350
Glyphocyphidae 148, **165**
Glyphocyphus **165**
Glypticus **164**, 246
Glyptocidaris 163
Glyptocrinidae 78, 98
Glyptocrinina 78, **97**
Glyptocystites 38
Glyptograptus 300, 304, **322**, 326, 350
Glyptosphaeridae 40, **41**
Glyptosphaerites 32, **41**, 206
Gnathasterina **115**
Gomphechinus 163
Gomphocystidae 40
Goniacrinus 87
Goniactinida 114
Goniasteridae 117
Goniograptus 315
Goniophorus 160
Goniopneustes 166
Goniopygus **164**, 246
Gonocrinites 38
Gorgonia 254, 309
Gorgonocephalus 109
Gothocrinus 86
Gothograptus 326, 352
Gotlandechinidae 139, 148
Gradeocrinus 87
Granobrissoides 189
Graphiocrinus **89**, 222
Graptoblasti 296, 330
Graptoblastoides 330
Graptoblastus **330**
Graptocamara 313
Graptolithina 279, **284**—331, 338, 340, 342, 344, 346, 348, 350, 352, 354, 356
Graptolithus 307, 310, 315, 316, 317, 319, 320, 321, 323, 324, 327, 328
Graptolites 327
Graptoloidea 294, 295, 296, 297, 302, **313**, 338, 346, 348, 350, 352, 354, 356
Graptovermida 296, **330**
Graptovermis **330**
Grasia 175
Gualtieria 189
Guettaria 150, **179**, 180, 264
Gymnechinus 166
Gymnocidaris 160
Gymnodiadema 165
Gymnograptus **323**, 350
Gymnopatagus 189
Gyrocystidae 24
Gyrocystis 25

H

Habrocidaris 164
Haeretocrinus 88
Hagenovia 179
Haimea 174
Hallasteridae 119
Hallograptidae 295, 297, 298, 302, **324**
Hallograptus **324**, 350
Halysiocrinus 66, 69, **80**, 214
Haplocrinidae 78, 98
Haplocrinites 60, 61
Haplocrinitidae 76, 81
Haplograptus 307
Haplosphaeronis **41**, 206
Haplozoa 21

Hardouinia 173
Heckericystis 26, **27**, 20
Hedrograptus **321**, 350
Helgocystis 182
Helicograptus 320
Heliocrinites 33, 35, **36**, 202
Heliocrinus 36
Heliocystis 36
Hemiasteridae 149, 182, **186**
Hemiaster 150, **186**, 272
Hemicara 173
Hemichordata 17, 20, **279**
Hemicidaridae 148, 150, **160**
Hemicidaris **160**, 161, 165, 244
Hemicosmites 34, **37**, 202
Hemicrinidae 79, 102
Hemicystidae **28**
Hemicystis 29
Hemidiadema 165
Hemiindocrinus 92
Hemimaretia 187
Hemimollocrinus **91**, 224
Hemipatagus **186**, 187, 272
Hemipedina **158**, 242
Hemipneustes 177, **178**, 264
Hemistreptacron 56, 58, 59, **84**, 85, 216
Hemithylus 163
Hemitiaris 160
Hemizonida 114, **115**, 232
Heptabrachia 363
Hercocrinus 95
Herrmannograptus 315
Hesperocidaris 157
Hessotiara 160
Heteraster 146, **184**, 268
Heteroblastus 51
Heterocidaridae 148, **157**
Heterocidaris 157, **158**
Heterocrinidae 76, 81,
Heterocrinus 66
Heterodiadema 162
Heterolampas 186
Heteropodia 164
Heterosalenia **159**, 242
Heterostelea 24
Hexacrinites 60, 61, 80, **96**, 228
Hexacrinitidae 78, **96**
Hexagonocyclicus 75
Hexagoncellipticus 75
Hexagonohexagonalis 75
Hexagonostylidae 75
Hexagonotremata 75
Hexagonotrigonalis 75
Hexalocystis **37**
Hikelaster 189
Histocrinus 89
Holaster **176**, 177, 179, 180, 260
Holasteridae 139, 149, **176**, 177
Holasterinae 139
Holcopneustes 186
Holectypina **167**
Holectypoida 124, 128, 130, 139, 143, 144, 146, 147, 149, 150, 151, **167**, 168, 248, 250
Holectypidae 149, **167**
Holectypus 146, 147, **167**, 168, 248
Holmograptus **317**, 318
Holocrinidae 79, 99
Holograptinae 295, **315**
Holograptus **315**, 316
Holopodidae 79, 102
Holopneustes 166
Holopus 69
Holoretiolites 326
Holothuria 192
Holothuriidae 196
Holothurioidea 21, **191**—197, 199
Homalocidaris 157
Homalocrinidae 77, **94**
Homalocrinus 94
Homalozoa 21
Homocrinidae 76, 81
Homocrinus 86
Homocystites 38
Homoeaster 140, **182**, 183, 266
Homoiostelea **24**
Hoplocrinus 73, **82**, 214
Hormocrinus 94
Hudsonaster 110, 117
Hudsonasteridae **116**
Hyattechinus 154
Hybochilocrinus 81
Hybocrinida 73, 76, **81**, 214
Hybocrinidae 76, **81**
Hybocrinus 58, 63, 64, 73, 82
Hyboclypus 129, 146, 147, 171, **172**, 252
Hybocystitidae 76, 82
Hydreionocrinidae 77, 93
Hydriocrinus 87, **88**, 220
Hydrophoridea 35
Hydrozoa 294
Hylodecrinus 88
Hypechinus 166
Hypocrinidae 55, 57, 76, **84**, 85
Hypocrinus 85
Hypodiadema 162
Hyposalenia 146, 159, **160**, 244
Hypselocrinus 89
Hypsiechinus 166
Hypsilaster 189
Hypsocidaris 157
Hypsoclypus 174
Hypsopatagus 186
Hypsopygaster **173**, 256

I

Ichthyocrinidae 77, 94
Idiocidaris 160
Idiograptus 325
Idiothecia 281
Idiotubidae 295, 297, 302, **312**
Idiotubus **312**
Ilarionia 174
Imitatocrinus 86
Inadunata 21, 60, 63, 64, 65, 66, 68, 72, 73, 76, **80**, 214, 216, 218, 220, 222, 224
Indocrinus 56, 59, 61, **92**, 224
Infraclypeus 170
Infulaster 146, 150, **179**, 180, 266
Inocaulida 295, 296, 297, 302, 305, **311**, 344, 346
Inocaulidae 295, 296, 297, 302, **311**
Inocaulis **311**
Iocrinidae 76, **80**, 102
Iocrinus 80
Iowacystidae 24
Iowacystis 24
Irregularia (Blastoidea) **49**
Irregularia (Cystoidea) 35, **36**, 202
Irregularia (Echinoidea) 138
Isaster 140, 147, **184**, 268
Isocatillocrinus 81
Isocrinida 73, 79, **98**, 99, 230
Isocrinidae 79, **99**
Isocrinina 79, **98**
Isocrinus 99
Isograptus 300, 317, **318**, 348
Isomicraster 150, 184, **185**, 270
Isopatagus 140, 184
Isopneustes 185, **186**, 270
Isorophus 29
Isorophusella 29
Isselicrinus 99
Iteacrinus 87
Ivanovicrinus **90**, 224

J

Jacksonechinus 154
Jaekelicrinus 65, **81**
Janograptus **317**, 348
Jaquiertia 163
Jeannetia 163
Jeronia 178
Jimbacrinus 69, 71
Jolyclypus 172

K

Kallimorphocrinus **81**, 214
Kertaster **187**, 272
Kewia 71
Kirkocystis 24, 25
Klasmuridae 119
Kolga 193
Koninckocidaris 154
Koremagraptus **310**, 344
Kusbassocrinus 102

L

Laetmogonidae 196
Laevipatagus 187
Laganidae 149, 170
Laganina 169, **170**
Lageniocrinus 55, 56, 58, 85
Laggania 195
Lagynocystida 24
Lagynocystidae 24, **25**
Lagynocystis 24, 25, 26
Lahuseniocrinus 95, 102
Lajanaster 189
Lambertechinus 163
Lamellisabella 361, 363, 366
Lamellisabellidae 367
Lampadaster 180
Lampadocorys 180
Lampterocrinidae 78, 95
Lanieria 167
Laniprechinus 166
Lapworthograptus 329
Lapworthura 119, 120, 236
Lasiocrinus **86**, 218

Lasiograptidae 324
Lasiograptus **324**
Lebetocrinus 87
Lebetodiscus 29
Lecanocrinidae 77, **94**
Lecanocrinus 94
Lecythocrinidae 76, 85
Lecythocrinus 85
Lefortia 174
Leiocorys 178
Leiocyphus 166
Leiopedina 159
Lenita 171
Lepidactinidae 115
Lepidechinoides 154
Lepidechinus 154
Lepidesthes 147, **154**, 238
Lepidesthidae 154
Lepidocentridae 140, 148, 153, **154**
Lepidocentroida 21, 138, 140, 141, 143, 147, 148, **153**, 198, 238
Lepidocentrus 154
Lepidocidaris 154
Lepidodiscus **29**, 200
Leptechinus 163
Leptograptidae 295, 297, 298, 302, 319, **320**
Leptograptina 295, 296, 297, 302, 314, **319**, 348
Leptograptus 298, 310, 319, **320**
Leptopleurus 166
Leptosynapta 193
Licnograptus 309
Lingulocystis 24
Linobrachiocrinus 89
Linocrinus 89
Linograptidae 295, 297, 298, 302, **323**
Linograptus **329**, 356
Linthia 147, 150, **188**, 274
Lissospatangus 189
Lobolithus 97
Loganograptus 289, **315**, 338, 346
Logocrinus 89
Lomatoceras 327
Lonchograptus 324
Lopadiocrinus 90
Lophidiaster 117
Lophoblastus 51
Loriolella 172
Loriolia 162
Louisella 195
Lovenechinus 153
Lovenicystis 40
Loxechinus 166
Loxocrinus 59, 94
Lutetiaster 189
Lychnidius 173
Lyriocrinus 95
Lysocystites 53
Lysophiuricae **119**
Lytechinus 166

M

Maccoya 153
Machaeridia 21
Mackenzia 195
Macrocystellidae 52
Macrophreatina 79, 99
Macropneustes 189
Macroporaster 117
Magnosia 146, **164**, 246
Malocystites 54
Maquoketocrinus 95
Maretia 187
Mariametrina 79, 99
Marsipograptus 309
Marsupiocrinidae 78, 98
Marsupiocrinus 65
Marsupites 100, **101**, 230
Marsupitidae 79, **101**
Martinechinus 166
Mastigocrinus 86
Mastigograptus **307**, 342
Maeandrograptus 318
Mediograptus 327
Medusaegraptus 311
Meekechinus 154
Megacidaris 157
Megalopoda 138, 139, 197
Melbacrinus 88
Melanostrophus 330
Mellitidae 149, 171
Melocrinitidae 78, 98
Melonechinoida 21, 138, 139, 140, 143, 147, 148, **152**, 238
Melonechinus 140, 147, 152, **153**, 238
Melonites 153
Menopygus 172
Meoma 189
Meridosternata 174, **176**
Merocidaris 157
Mesites 42
Mesoblastus 51
Mesocrinus 100
Mesocystidae 40, **41**
Mesocystis 30, **41**, 42, 208
Mesodiadema 159
Mesograptus 322
Mesothuria 193
Mespilia 166
Mespilocrinus 58, 59, 94
Messaoudia 148, 176, 150, 178
Metabolocrinus 102
Metacatillocrinus 81
Metacrinus 99
Metadimorphograptus 326
Metaporinus 176
Metasterocystis 43
Metasycocrinus 85
Methabocrinidae 78, 97
Micraster 146, 150, **184**, 185, 187, 268
Micrasteridae 140, 149, 182, **184**
Microcidaris 157
Microcyphus 166
Microdiadema 162
Microlampas 174
Micropedina 159
Micropetalon 169
Micropsis 163
Micropygidae 148
Migliorinia 189
Millericrinida 73, 79, **99**, 230
Millericrinidae 79, 100
Millericrinina 79, 100
Millericrinus 66
Mimograptus 315
Miocidaris 141, 157
Missouricrinus 93
Mitrata 24
Mitrocystella 25
Mitrocystida 24
Mitrocystidae 24, **25**
Mitrocystis 25
Moira 189
Mollocrinidae 77, **91**
Mollocrinus **92**
Molpadia 192, 193, 194
Molpadiidae 196
Molpadonia 192, 193, 194, **196**
Monobathrida 73, 78, **95**, 226, 228, 230
Monobrachiocrinus 55, 56, 59, **84**, 85, 216
Monoclimacis 300, 303, **328**, 352
Monocyclica 72
Monodiadema 159
Monograptidae 295, 297, 302, **327**
Monograptina 295, 297, 298, 302, 320, **327**, 352, 354, 356
Monograptinae 295
Monograptus 301, 303, **327**, 328, 340, 352
Monophorasteridae 149, 161
Monoschizoblastus 51
Morrowcrinus 89
Mortonia 171
Moscovicrinus 59, **87**, 220
Mycocrinus 81
Myelodactylus 69, 70, 80, 102
Myophiurina 21, **119**
Myriastiches 140, 154
Myriotrochidae 197
Myriotrochus 192, 193
Myzostomida 71

N

Nacospatangus 187
Nannoblastus 50
Nanograptus **324**
Narindechinus 163
Nebraskacrinus 87
Nemagraptus 300, 304, **320**, 348
Neocatillocrinus 81
Neocatopygus 174
Neodichocrinus 97
Neolaganidae 149, 170
Neolampadidae 149, 171
Neoplatycrinus 98
Neopneustes 189
Neozeacrinus 89
Nephelograptus 310
Nereilinum 363
Nereocrinus **84**, 85, 216
Neurograptus 324
Nicholsonograptus 318
Nielsenicrinus 99
Nipterocrinus 94
Noetlingaster 163
Notocidaris 155

Notocrinidae 79, 99
Nucleocrinidae 50
Nucleocrinus 50
Nucleolites 146, 147, 150, **172**, 173, 175, 254
Nucleolitidae 149, 171, **172**
Nucleopygus 129, 173
Nudechinus 166
Nyctocrinidae 78, 95
Nymphaeoblastus **50**, 210
Nymphograptus 324

O

Obutograptus 328
Odontocaulis 308
Oegophiurina 21, **119**
Offaster 150, 175, **178**, 262
Ogmocidaris 157
Oklahomacrinus 89
Oktavites 303, **328**, 354
Oligobrachia 363, 364, 366
Oligobrachiidae 367
Oligophyma 166
Oligopodia 174
Oligoporus 153
Oligopygus 174
Ollulocrinus 81
Oncograptus **316**, 346
Oolopygus 146, **173**, 254
Opechinus 166
Ophiacantha 112
Ophiocistia 21, 22, **105**—108
Ophiocistioidea 107
Ophiuricae 120
Ophiurida 118, **119**, 234, 236
Ophiurocrinus 89
Ophiuroidea 21, 105, 106, 108, 113, **118**—120, 234, 236
Opisopneustes 178
Oppenheimia 187
Orbignyana 175
Orbitremites **51**, 210
Orbitremitidae 50, 51
Ordoviciaster **117**, 232
Oreasteridae 117
Orechinus 166
Ornithaster 139, **182**, 183, 266
Orocystis 36
Orocystites 36
Orophocrinus 46, 48
Orthocidaris 146, **165**, 246
Orthocrinidae 78, 95
Orthoecus 281
Orthograptus 300, **323**
Orthopsidae 148, 164, **165**
Orthorsina **164**
Orthopsis 146, **165**, 246
Orthoretiolites **323**
Ottawacrinidae 77, **86**
Ottawacrinus 87
Oustechinus 176
Oviclypeus 169

P

Pachycidaris 157
Pachylocrinidae 77, 88
Pachylocrinus 88, 220
Pagecrinus **86**, 218
Palaeantedonidae 79, 99
Palaeasteridae 116
Palaeechinidae 128, 148, 152, **153**
Palaeechinus 147, **153**, 238
Palaeochiridota 193
Palaeocrinidae 76, 85, 102
Palaeocrinoidea 72
Palaeocucumaria 195
Palaeocystis 36
Palaeodictyota 310, 311
Palaeodiscus 154
Palaeoholopus 69, 94
Palaeopedina 159
Palaeopneustidae 182
Palaeostomatidae 149, 182
Palasterina 115, 232
Palasterinidae 115
Palastropecten 116
Paleoechinoneus 169
Palhemiaster 186
Parabotryocrinus **86**, 216
Paracatillocrinus 81
Paracaudina 195
Paracentrotus 166
Paraclimacograptus **321**, 350
Paracodaster **50**, 210
Paracrinoidea 21, 23, 33, **53**—54, 212
Paradichocrinus 97
Paradoxechinus 166
Paragaricocrinidae 78, 97
Paragazacrinus 95
Paragassizocrinus 56, 57, 91
Paragraphiocrinus 90
Paralampas 174
Paramaretia 187
Paranocystida 24
Paranocystidae 24
Paranocystis 24
Parapernerocrinus **84**, 214
Paraplasocrinus 90
Paraplectograptus **326**, 352
Parasaleniidae 148, 166
Parascutella 170, **171**, 252
Paraster 189
Paratetragraptus 316, 346
Paratrema 166
Parazygograptus 318
Parechinus 166
Pareocrinus 52, **53**, 212
Parindocrinus 92
Parisangulocrinus 86
Parisocrinus 65, **85**, 216
Parmulechinus 171
Paronaster **179**, 262
Parrhabdocidaris 157
Patelliocrinidae 78, 98
Paulocrinus 95
Paxillosa 116, **117**
Pedina **158**, 242
Pedinidae 147, 148, **158**
Pedinina **158**
Pedinocrinus 88
Pedinopsis 162
Pegocrinus 89
Peiragraptus 321, **323**
Pelagothuriidae 194, 196
Pelecocrinidae 77, 93
Pelmatozoa 21, **23**—105, 106, 129, 136
Peltastes 160
Peltocystis 25
Pendeograptus 315
Peniagone 193
Pentacrinidae 60, 79, **99**
Pentacrinoidea 72
Pentacrinus 66, 74, **99**, 230
Pentagonocyclicus 75, 80, 228
Pentagonoellipticus 75
Pentagonopentagonalis 75, 228
Pentagonostylidae 75
Pentagonotremata **75**
Pentagonotrigonalis 75
Pentamerocrinus 102
Pentaramicrinus 90
Pentephyllidae 50, 51
Pentremites 46, 47, 48, 50, 51
Pentremitidae 50, 51
Periaster 189
Peribrissus 189
Pericosmidae 149, 150, 182, **187**
Pericosmus **187**, 272
Peridionites 21
Periechocrinitidae 78, 97
Perischocidaris 154
Perischodomus 154
Perischoechinoida 138
Perischoechinoidea 139
Perittocrinus 102
Pernerocrinus 62, 84
Pernerograptus **327**, 352
Peroniaster 186
Petalobrissus 173
Petalocrinidae 76, 85
Petalocrinus 62
Petalograptinae 295, **323**
Petalograptus **323**, 350
Petalolithus 323
Petraster 116, 232
Petrasteridae 116
Petrocrinus 94
Petschoracrinus 56, 72, **91**, 224
Phacelocrinus 89
Phaenoschisma 47, 48
Phaenoschismidae 50
Phanerozonida 109, 110, 111, 113, 114, **116**, 232, 234
Phanocrinus 65, 90
Phialocrinus 89
Phillipsaster 116
Pholidechinus 154
Pholidocidaris 154
Phoronis 294
Phyllacanthus **157**, 242
Phyllobrissus 173
Phyllocrinidae 79, **101**
Phyllocrinus 87, **101**, 230
Phyllocystis 25
Phyllograptus
Phyllograptidae 295, 296, 297, 302, **314**
Phyllograptus 300, 304, **314**, 346
Phyllophoridae 195
Phymechinus 163
Phymopedina 159
Phymosoma 146, **162**, 244
Phymosomatidae 148, 150, 160, **162**

Phymosomina 159, **160**
Phymotaxis 163
Physetocrinus 96
Picteticrinus 99
Pilematechinus 181
Pileus 167
Pilidiocrinus 85
Pipiograptus 325
Pirasocrinidae 77, 93
Pisocrinidae 65, 76, **81**
Pisocrinus 81
Placocystella 24, 25
Placocystida 24
Placocystidae 24
Placocystis 24, 25
Plagiobrissus 189
Plagiocrinus 94
Planctograptus 287, 331
Planilampas 174
Platanaster 114, 232
Platanasteridae 114
Platyasterida 230, 114, **115**, 232
Platyceras 70, 71
Platycrinitidae 79, 97, 98
Platycrinites 74, 96, **98**
Platycrinus 98
Platycystites 54
Platyhexacrinus 96
Plectograptinae 295, **326**
Plectograptus **326**, 352
Plegiocidaris 146, 147, **156**, 242
Plegmatograptus 325
Pleiocyphus 164
Plemnocrinus 98
Plesiechinus 167
Plesiocidaris 160
Plesiocrinus 98
Plesiolampas 174
Plesiopatagus 189
Plethotaenia 189
Pleurocrinus 98
Pleurocystidae 37
Pleurocystites 30, 31, 34
Pleurodiadema 162
Pleurograptoides **329**, 354
Pleurograptus 298, 319, **320**
Plexechinus 181
Plicatocrinidae 79, **102**
Plicatocrinus **102**
Pliolampas 174
Plistophyma 163
Plococidaris 157
Plummericrinus 88
Plussacrinus 102
Podocidaris 164
Podocrinus 99
Podoliocrinus 80, 102, 228
Pogonophora 17, **361**—367
Polusocrinus 89
Polybrachia 363, 365
Polybrachiidae 367
Polycidaris 157
Polycyphus 163
Polydiadema 161, 244
Polyechinus 166
Polygonograptus 289, **311**, 344
Polypeltidae 78, 98
Polysalenia 160
Pomaster 180
Pomatograptus 327
Pomocystis 41
Pomonites 41
Pomosphaera 41
Poriocidaris 157
Porocidaris 157
Poropeltaris 160
Porosoma 163
Porpitella 170, 171
Poteriocrinites 85
Poteriocrinitidae 77, 93
Poteriocrinitina 57, 58, 60, 73, 77, **87**, 92
Poteriocrinus 87
Pourtalesia 182
Pourtalesiidae **179**, 127, 139, 149, 176, **181**
Pradesuridae 119
Printechinus 166
Prionechinus **166**, 246
Prionocidaris 157
Prionotus 322, 323
Pristiograptinae 295, 327
Pristiograptus 301, 303, **327**, 352
Proapsidocrinus 94
Procassidulus 146, 147, 172, **173**, 256
Prochoidocrinus 85
Procidaris 157
Prohexacrinus **96**
Proholaster 175
Promorphograptus 325
Prophyllocrinus 59, 94
Proraster 187, **188**, 272
Prosynapta 193
Protarthraster 116, 232
Protaster 119
Protasteridae **119**
Protenaster 189
Protencrinus 58, 102
Proteocystites 41
Proteroblastus 43
Proterocidaris 154
Proterocrinus 43
Protoblastoidea 35, **49**
Protobrissus 146, 147, **185**, 186, 270
Protocrinidae 40, **42**
Protocrinites 34, **42**, 208
Protocrinus 42
Protocystis 39
Protoholothuria 195
Protolampas 174
Protopalaeaster 117
Protoscutellidae 149, 171
Protosternata 144, **174**
Protostomia 293
Prunocystites 39
Prymnaster 189
Psalidocrinus 101
Psammechinus **166**
Psephechinus 163
Pseudananchys 150, **178**, 262
Pseudechinus 166
Pseudoarbacia 163
Pseudoastrodaspis 171
Pseudoboletia 166
Pseudocaudinia 195
Pseudocentrotus 166
Pseudocidaris 160, 244
Pseudoclimacograptus 300, 304, **322**, 350
Pseudodesorella 173
Pseudodiadema 146, **161**, 244
Pseudodiadematidae 147, 148, 150, **160**
Pseudodicoptella 166
Pseudoffaster 146, 150, **179**, 180, 264
Pseudholaster 178
Pseudomaretia 187
Pseudopedina 159
Pseudoplegmatograptus **325**, 352
Pseudoretiolites 326
Pseudosalenia **159**, 242
Psilocidaris 157
Psolidae 194, 195
Psolus 191, 192
Psychropotidae 196
Pterobranchia 279, 280, **281**—283, 294, 340
Pterotocrinus 62, 97
Pterograptinae 295, **315**
Pterograptus **315**, 346
Ptilograptidae 295, 297, 302, 307, **309**
Ptilograptus **309**, 344
Ptiograptus **309**
Ptychocrinidae 95
Pustulosa **116**
Pycinaster 117
Pycnopodia 109
Pycnosaccus **94**, 226
Pygaster 129, **167**, 168, 248
Pygasteridae 149, **167**
Pygaulus 150, **173**, 254
Pygidiolampas 173
Pygmaeocidaris 164
Pygomalus 147, **175**, 258
Pygopyrina 169
Pygorhynchus 146, **173**, 254
Pygorhytinae 139
Pygorhytis 146, 147, **175**, 258
Pygurostoma 174
Pygurus 147, **173**, 254
Pyramidocrinus 101
Pyrgocystis **28**, 200
Pyrina 168, **169**, 248

R

Rachiosoma 146, **162**, 244
Radiata 24
Radiocyphus 165
Radiograptus 310
Rastrites 303, **328**, 354
Rastritinae 295
Rastrograptus 328
Rectograptus 290, 300, 304, **323**, 340, 350
Reducta 72
Regularia (Blastoidea) 49
Regularia (Cystoidea) 31, 35, 36, **37**, 204, 206
Regularia (Echinoidea) 18, 138
Remondella 171
Reteocrinidae 78, 95
Reticulograptus 309
Retiograptus 325
Retiolites 303, **325**, 326, 350

Retiolitidae 295, 297, 298, 302, 321, **324**
Retiolitinae 295, **325**
Revalocrinus **82**
Revalocystis 42, **43**, 208
Rhabdechinus 163
Rhabdinopora 308
Rhabdocidaris 146, 147, **156**, 242
Rhabdocrinidae 77, 93
Rhabdopleura 282, 283, 293, 294, 340
Rhadinocrinus 86
Rhadinograptus **306**, 342
Rhaphanocrinus **95**, 226
Rhaphidograptus 321, **326**, 352
Rhenocystis 24, 25
Rhenosquama 107
Rhenosquamidae 107
Rhinobrissus 189
Rhipidocrinus 95
Rhipidocystidae 24, 25, **27**
Rhipidocystis 24, 25, 26, **27** 200
Rhipidodendridae 295, 296, 297, 302, 307, **309**
Rhipidodendrum **309**
Rhizocrinus 68, **100**
Rhodocrinites **95**, 226
Rhodocrinitidae 78, **95**, 102
Rhodonograptus 312
Rhombifera 31, 33, 34, 35, **36**
Rhopalocidaris 157
Rhopalodininae 194
Rhopocrinus 88
Rhynchocidaris 157
Rhynchopygus 173
Rispolia 180
Ristnacrinus **80**, 214
Roemeraster 116
Rotulechinus 166
Rotulidae 149
Rotulina 169
Roveacrinida 72, 79, **101**
Roveacrinidae 79, 101
Rouvilligraptus 315
Ruedemannograptus 309
Rumphiocrinus 94
Rutroclypeidae 24
Rutroclypeus 24

S

Saccocoma 70, 71
Saccocomidae 79, 101
Saccoglossus 280, 281
Saetograptus 301, 303, **327**, 340, 352
Sagenocrinida 77, **93**, 226
Sagenocrinitidae 77, 94
Sagitta 371, 372
Sagittoblastus **50**
Salenia 146, 159, **160**, 164, 244
Salenidia 159, 160, 244
Saleniidae 128, 129, 147, **148**, 150, **159**
Salenocidaris 160
Salmaciella 166
Salmacis 166
Salteraster 116
Sanfilippaster **187**, 188, 272
Sarocrinus 89
Sarsiaster 186
Scagliaster 178
Scaptodiadema 165
Schizaster 151, 189
Schizasteridae 149, 182, **187**, 188
Schizechinus **166**, 246
Schizoblastus 49, **50**, 210
Schizobrissus 189
Schizocidaris 157
Schizograptus 316
Schizopneustes 189
Schuchertiidae 115
Schwezovia 184
Sclerocrinidae 79, 102
Sclerolinum 363
Scolechinus 166
Scoliechinus 166
Scoliocystidae 37, **38**
Scoliocystis **39**, 204
Scotiacrinus 88
Scotoplanes 192
Scutasteridae 149, 171
Scutella 144, 171
Scutellidae 149, 151, **171**
Scutellina 169, **171**
Scutellina 171
Scyphocrinites 64, 65, 67, 70, 71, **97**, 230
Scyphocrinitidae 78, **97**
Scyphocrinus 97
Scytalocrinidae 77, **89**
Scytalocrinus **89**, 202
Seirocrinus 99
Senariocrinus 81
Seunaster 146, 150, **179**, 180, 266
Siberiodendrum **306**, 340
Siberiograptidae **304**, 295, 297, 302, 305, **306**
Siberiograptus **306**, 342
Siboglinidae 367
Siboglinum 358, 363, 365, 366
Sigmagraptus 315
Sinacrinus 93
Sinaechinus 186
Sinaecidaris 157
Sinograptidae 295, 296, 297, 302, 314, **318**
Sinograptus 318
Skiagraptus **317**
Solanocrinidae 79, 99
Sollasina 106, 107
Sollasinidae 107
Soluta 24
Somasteroidea 21, 108, 109, 110, 112, **113—114**
Spaniocrinidae 77, **92**
Spaniocrinus **92**, 224
Spatagocystis 182
Spatagoides 178
Spatagus 170
Spatangidae 149, 150, 182, **186**
Spatangites 175
Spatangoida 124, 125, 127, 129, 130, 133, 134, 139, 143, 144, 145, 146, 147, 149, 150, 151, **174**, 258, 260, 262, 264, 266, 268, 270, 272, 274
Spatangus 145, 176, 179, 183, 184, 186, 187, 189
Spaerasteridae 118
Sphaerechinus 166
Sphaeronidae **40**
Sphaeronis 41
Sphaeronites 32, 34, 35, **40**, 41, 206
Sphaeroschizma 50
Sphaerothuria 191
Sphaerotiaris 160
Sphaerotocrinus 95
Spheniscocrinus 88
Spinograptus 326
Spinulosa **118**
Spiraculata 45, 50
Spiridiocrinidae 73, 77, 95
Spirobrachia 362, 363, 366
Spirobrachiidae 367
Spirograptus 301, 303, **328**, 354
Stachyocrinus **90**, 222
Stauranderaster 117, 234
Stauranderasteridae 117
Staurocumites 193
Staurograptus 310
Steganoblastidae 28
Steganoblastus 28
Steganocrinus 96
Stegaster 150, **179**, 180, 264
Stegasteridae 149, 176, **179**, 180
Stegasterinae 139
Stelidiocrinidae 78, 98
Stemmatocrinus 90
Stenaster 118, **119**, 234
Stenasteridae **169**
Stenechinus 159
Stenurida 21, **118**, 234
Stephanocrinus 73
Stephanograptus 320
Stephanoura 120
Sterechinus 166
Stereobrachicrinus 81
Stereocidaris **155**, 240
Stereopneustes 181
Stereostolonata 294, 296, 297, 302, **305**, 314, 340, 342, 344, 346
Sternotaxis 146, 150, **176**, 177, 260
Stichocystis 36
Stichopodidae 196
Stichopus 193
Stigmatopygus 174
Stinocrinus 88
Stirechinus 166
Stirodonta 138, 139, 142, 143, 146, 147, 148, 150, 151, **159**, 242, 244, 246
Stolonodendridae 295
Stolonodendrum 313
Stolonoidea 285, 294, 295, 296, 297, 302, 305, **313**
Stomatocrinoidea 72
Stomatograptus 289, 303, **325**, 352
Stomechinidae 148, 150, 160, **163**
Stomechinus **163**, 244

Stomiocrinus **96**, 228
Stomochordata **279**—283, 294
Stomopneustes 163
Stomopneustidae 163
Streptaster 29
Streptograptus **327**, 352
Stribalocystites 37
Stromatocystidae 28
Stromatocystites 28
Stromatocystitidae 28, 29
Strongylocentrotidae 148, 166
Strongylocentrotus 142
Strongylocrinus **92**, 224
Strophocrinus 83
Strotocrinus 70, 71, 96
Stuartwellecrinus 93
Studeria 174
Sturtzaster 118, 119
Stylocidaris 157
Stylophora 24
Sundacrinidae 77
Sundacrinus **92**, 224
Sycocrinites 85
Synallactidae 196
Synaptidae 193, 197
Synaptites 193
Synbathocrinidae 76, 81, 102
Syndetocrinus **84**, 214
Syndyograptus 320
Synerocrinidae 77, **93**
Synerocrinus **93**, 226
Syntomocrinus 94
Synyphocrinus **88**, 218
Syringocrinus 27
Syringotaenia **312**, 346
Syrrhipidograptus 309

T

Taidocrinus 102
Talanterocrinus 94
Talarocrinus 97
Tanaocrinidae 78, 97
Tanaocrinina 78, **95**
Taphraster 178
Tarphypygus 171
Tauriniocrinus 99
Taxocrinida 77, **93**
Taxocrinidae 77, 93
Taxocrinus 58
Teleiocrinus **96**, 226
Temnechinus 166
Temnocidaris 157
Temnograptus 315
Temnopleuridae 148, 151, **165**
Temnopleurina 164, **165**
Temnotrema 166
Temnotrema 166
Tenagocrinus 55, 56, 62, 85
Tenuirachnius 171
Tessellata 72
Testacea 72
Tetracidaris 155, 157
Tetracrinus 102
Tetragonoellipticus 75
Tetragonostylidae 75
Tetragonotetragonalis 75
Tetragonotremata 75
Tetragonotrigonalis 75
Tetragramma 162
Tetragraptidae 295, 296, 297, 302, 314, **315**
Tetragraptinae 295, **316**
Tetragraptus 300, 304, **316**, 346
Tetrapygus 164
Texacrinus 88
Thachyaster 186
Thagastrea 171
Thalassometridae 79, 99
Thalassometrina 79, 99
Thallograptus **310**, 344
Thaumatoblastus 50
Thecanephria 363, 366, **367**
Thecoidea 21, 22, 23, **28**—30, 35, 106, 200
Thenarocrinidae 77, 87
Thenarocrinus 65
Thetidicrinus 85
Thieryechinus 163
Thiollericrinidae 73, 79, 99
Tholaster 180
Tholocrinus 89
Tholocystis 41
Thresherodiscus 29
Thuringiograptus 330
Thylacocrinus 95
Thylechinus 163
Tiarechinidae 148, 160
Tiarechinopsis 163
Tiaridia 160
Tiaromma 162
Timeischytes 29
Timorechinidae 77, 93
Timorechinus 63
Timoroblastus 50
Timorocrinus 62
Tithonia 146, **175**, 258
Togocyamus 171
Tornquistellus 154
Toxaster 146, **183**, 184, 268
Toxasteridae 140, 149, 182, **183**
Toxopatagus 178
Toxopneustes 166
Toxopneustidae 164, 151, **166**
Trachypatagus 189
Trautscholdicrinus 90, 224
Trematopygus 173
Tretocidaris 157
Triacrinus 81
Triadocidaris 157
Tribrachiocrinus 92
Trichograptus 315
Trigonocidaris 166
Trigonocyclicus 75
Trigonoellipticus 75
Trigonograptus **317**, 346
Trigonopentagonalis 75
Trigonostylidae 75
Trigonotetragonalis 75
Trigonotremata 75
Trigonotrigonalis 75
Trimerocrinidae 77, **91**
Trimerocrinus **91**, 92, 224
Trinemacystis 36
Triograptus **310**, 344
Tripneustes 166
Tripylaster 189
Tripylus 189
Trisalenia 160
Tristomanthus **173**, 256
Trochalosoma 163
Trochocystidae 24, **25**
Trochocystis 25, 26
Trochocystoides 25
Trochograptus 316
Trochotiara **161**
Troostocrinidae 50, 51
Trophocrinus 81
Tubicamara 313
Tubidendridae 295, 297, 302, **311**
Tubidendrum 312
Tuboidea 283, 292, 293, 294 295, 300, 303, **309**
Tundracrinus 88
Turanglaster **183**, 268
Turbata 72
Tylocidaris 146, 147, 155, **156**
Typocidaris 155
Tyrieocrinus 91
Tytthocrinus 85

U

Uintacrinida 79, **100**, 230
Uintacrinidae 79, **100**
Uintacrinus 100, **101**, 230
Ulocrinus 65, **90**, 222
Ulrichaster 116
Ulrichidiscus 29
Ulrichicrinus 87
Uperocrinus 61
Uraster 116, 119
Urasterella 115, **146**, 232
Urasterellidae **115**, 116
Urasterina **115**
Urechinidae 127, 139, 149, 176, **180**, 181
Urechinus 181
Ureocrinus 65, 91

V

Valsalenia 160
Valvata 116, **117**
Vaquerosella 171
Victoriaster 187
Victoriacystis 24
Villebrunaster 109, 113, 114
Volchovia 106, 107, **108**, 232
Volchoviidae **107**
Vomeraster 186
Vologesia 174

W

Wachsmuthicrinus **93**, 226
Wellerocystis 54
Wilsonicrinus 95
Woodocrinus 87
Wrightocrinus 81

X

Xenasteridae 116
Xenocatillocrinus 81
Xenocrinidae 78, 97

Z

Zeacrinites 88
Zeacrinitidae 77, **88**
Zeacrinus 72, 88, 220
Zenkevitchiana 365, 366
Zeuglopleurus 166
Zeugophiuricae **119**
Zuffardia 174
Zumoffenia 178
Zygocrinidae 50
Zygodiplobathrina **73**, **77**, **95**
Zygograptus 315

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Редактор издательства *П. Л. Абкевич*
Технический редактор *О. А. Гурова*
Корректоры *Т. М. Кушнер* и
Л. М. Безменова

Сдано в набор 2/II 1962 г.
Подписано к печати 27/II 1964 г.
Формат бумаги 84 $\times$ 108^1/$_{16}$.
Бум. л. 12,0 Печ. л. 24,0 Усл. печ. л. 39,4
Уч.-изд. л. 35,6 Т 00752 Тираж 3000
Зак. 103 Цена 1 р. 98 к.

Издательство «Недра», Москва центр,
ул. Кирова, д. 24
Типография фабрики № 9 ГУГК

Опечатки и исправления

Строка и столбец	Напечатано	Следует читать
16 и 17 снизу, левый	RA—радиальная	RA—радианальная
4 снизу, левый	*Cadiacrinus*	*Codiacrinus*
5 снизу правый	крышей	крышкой
17 снизу, левый	всегда встречаются представители	ших глубинах произошло, наверное,
7 сверху, правый	роговое	ротовое
19 снизу, правый	ось	плоскость
13 сверху, правый	*Lecythocrinus*	*Lecythiocrinus*
12 сверху, правый	*Prochoidocrinus*	*Prochoidiocrinus*
9 сверху, правый	*Edaphocrinus*	*Edapocrinus*
10 сверху, правый	первой	одной
7 сверху, левый	*Stuartwellecrinus*	*Stuartwellercrinus*
9 сверху, левый	Spyridicrinidae	Spyridiocrinidae
15 снизу, правый	A. N. Clark	A. H. Clark
8 сверху, правый	1824	1821
4 сверху, левый	пластинки	пластинками
20 снизу, правый	*Barrangwanatia, Jarravia*	*Baragwanathia, Yarravia*
4 сверху, правый	определенного	неопределенного
7 снизу, левый	1802	1892

17054