

РГБ ОД

- 7 июл 1993

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

---

*На правах рукописи*

**СОЛОВЬЕВ Андрей Николаевич**

УДК 575.86 : 593.954 + 563.954

**ЭВОЛЮЦИЯ МОРСКИХ ЕЖЕЙ  
НАД ОТРЯДА SPATANGACEA**

04.00.09 — Палеонтология и стратиграфия

Диссертация  
на соискание ученой степени  
доктора биологических наук  
в форме научного доклада

Москва 1993

Работа выполнена в Палеонтологическом институте РАН.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор В. А. Свешников,

доктор геолого-минералогических наук,  
профессор И. А. Михайлова,

доктор геолого-минералогических наук В. А. Коротков.

Ведущая организация — Институт океанологии РАН.

Защита диссертации состоится « 5. » *окт.* 1993 г.  
в *14.* час. на заседании специализированного ученого совета  
Д.002.47.01 при Палеонтологическом институте РАН (Мос-  
ква, Профсоюзная ул., 123).

С комплектом публикаций автора по теме диссертации  
можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических  
наук РАН (Москва, Ленинский проспект, 33).

Автореферат разослан « *27.* » *март* . . . 1993 г.

Отзывы, заверенные печатью учреждения, в двух экзем-  
плярах просим направлять по адресу: 117647, Москва, Проф-  
союзная ул., 123, Палеонтологический институт РАН, ученому  
секретарю.

Ученый секретарь специализированного совета

Е. Л. Дмитриева.

*Е. Дмитриева*

## ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Морские ежи надотряда *Spatangacea* - одна из процветающих групп, включающая около 25% современных видов класса, которые играют значительную роль в донных биоценозах. Они распространены во всех климатических зонах на разных глубинах от литорали до абиссали, а некоторые виды семейства *Pourtalesiidae* проникли и в верхние горизонты ультраабиссали и стали, таким образом, самыми глубоководными морскими ежами.

Появившись в юре, они прошли длительный путь исторического развития, насчитывающий около 170 млн. лет. В отложениях эпиконтинентальных морей юры, мела и палеогена они представлены иногда очень широко, и их остатки, особенно в карбонатных породах, нередко отличаются хорошей сохранностью. Многие виды спатангацев имеют узкое стратиграфическое и широкое географическое распространение, что позволяет использовать их для расчленения и корреляции мезозойских и кайнозойских отложений в разных районах Земного шара. На территориях Средней и Южной Европы, Сев.Африки, Западной Азии они имеют большое значение для стратиграфии меловых, особенно верхнемеловых, отложений. Особое значение они приобретают для стратиграфии палеоцена (включая датский триас), поскольку в конце мела исчезли такие важные группы, как аммониты, белемниты и иноцераны.

Изучение эволюции этой большой группы важно для решения практических вопросов стратиграфии. Эволюционный уровень группы в целом и отдельных семейств и родов, входящих в ее состав, является надежным индикатором геологического возраста. Спатангацев представляют интереснейший материал и для решения целого ряда теоретических вопросов, связанных с проблемами экогенеза класса морских ежей, направленности в эволюции, развития симметрии, эволюции переходных групп и т.д.

Несмотря на большое количество частных публикаций по ископаемым и современным спатангацам, ощущается отсутствие обобщающего исследования, посвященного надотряду в целом. Предлагаемая работа - попытка восполнить этот пробел.

Цель и задачи исследования. Основной целью работы является воссоздание на современном уровне изученности по возможности целостнейшей картины эволюции надотряда. Для этого были поставлены

следующие задачи: 1/ исследование прогрессивного изменения морфологических структур панциря, связанных с основными системами органов: функциональная интерпретация преобразований. 2/ Анализ адаптивного значения эволюционных изменений. 3/ Выявление динамики разнообразия группы, характера появления и вымирания таксонов разного ранга.

Научная новизна. Работа представляет первое обобщающее исследование по эволюции морских ежей надотряда *Spatangacea*, основанное на изучении большого оригинального ископаемого и современного материала и исчерпывающего анализа литературных данных, включая публикации последних лет. Надежность и точность стратиграфической привязки ископаемых остатков дали возможность уточнить хронологию многих эволюционных событий и в ряде случаев по-новому трактовать их последовательность.

Впервые обнаруженные морфологические особенности ряда представителей группы, а также новая интерпретация некоторых известных морфологических структур позволили внести ряд существенных изменений в представления о филогении и системе надотряда.

Дана функциональная интерпретация преобразований морфологических структур и их связь с совершенствованием адаптаций спатангацей к закапывающемуся образу жизни.

Выдвинут ряд новых положений, касающихся развития двусторонней симметрии, явлений диссимметрии и метамерии акбулакральных полей спатангацей.

Показано значение изучения переходных групп для освещения вопросов происхождения неправильных ежей и закономерностей эволюции спатангацей; выявлены широко распространенные параллелизмы и явления мозаичной эволюции.

Предложенная концепция о характере и времени появления родов и семейств, связанных с формированием современной глубоководной фауны, отличается от традиционных представлений по этой проблеме.

Показано, что эволюционный уровень таксонов разного ранга является надежным индикатором геологического возраста. Это позволяет более эффективно и обоснованно использовать остатки спатангацей в стратиграфических построениях.

Материал. В основу работы положены результаты морфологического изучения юрских, меловых, палеогеновых спатангацей, собранных автором во время экспедиционных исследований в Крыму, на Кавказе, в Донецком крае, на п-ве Мангышак, в Зап. Туркмении и в Польше.

Из этих же районов изучался материал, переданный геологами разных учреждений.

Изучены коллекции, которые происходят из мела и палеогена Алжира, Мали и Ирана, и были переданы на определение сотрудникам НИЛЗарубежгеология. В разные годы мною изучались материалы, как с территории нашей страны, так и из некоторых западноевропейских местонахождений, хранящиеся в Московском университете, ЦНИГМ музее им. Ф.Н. Чернышева, Ленинградском университете, ВСЕГЕИ, ВНИГРИ, Львовском университете, Научно-природоведческом музее АН Украины, Институте палеобиологии и Музее Земли Польской академии наук.

На биологической станции "Восток" Института биологии моря Дальневосточного отделения РАН в природных условиях и в аквариуме проведены экологические и актуопалеонтологические наблюдения разных групп морских ежей залива Петра Великого Японского моря. Изучен совместно с Г.А. Крючковой онтогенез нескольких видов. Наибольший интерес для меня представляло всестороннее изучение биологии мелководного вида спатангоидов *Echinocardium cordatum* Penn. Современных морских ежей Тихого океана я имел возможность изучать также во время двух морских экспедиций Института океанологии РАН на НИС "ВИТЯЗЬ" (57-й рейс) и НИС "Дмитрий Менделеев" (18-й рейс). С коллекциями современных морских ежей я знакомился в Зоологическом институте и Институте океанологии РАН. Изученные коллекции насчитывают несколько тысяч экземпляров ископаемых и современных морских ежей, среди них около 200 видов, относящихся примерно к 80 родам спатангаей.

В диссертации учтены данные по морфологии, эволюции, систематике и стратиграфическому распространению спатангаей, которые опубликованы за последние четверть века после выхода соответствующих томов "Основ палеонтологии" (1964 г.) и "Treatise on invertebrate paleontology" (1966 г.). Среди них особо отмечу публикации М.М. Москвина, А.Н. Миронова, А.В. Маркова, P.M. Kier, G. Ernst, W. Jesionek-Szymanska, St. Maczynska, G. Philip, R. Foster, K. McNamara, A. Smith.

Апробация работы. Отдельные части и положения работы докладывались на 11 заседаниях секции палеонтологии Московского общества испытателей природы (1962-1993 г.г.), на XII, XIX, XXV, XXXIII и XXXV сессиях Всесоюзного палеонтологического общества (1966-1989 г.г.), на пяти Всесоюзных коллоквиумах (симпозиумах) по иглокожим в 1971-1987 г.г. (Москва, С.-Петербург, Боржони, Львов, Таллинн), на Советско-Японском симпозиуме "Биология морских моллюсков и иглокожих" (Нахо-

дка, 1974), на совещании "Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя" в 1972 г., на конференции "Стратиграфия и палеонтология мезозоя и кайнозоя Северо-Западной Африки" в 1972 г.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 47 работ, в их числе 3 монографии (две в соавторстве) и разделы по отрядам Spatangoida и Cassiduloida в справочнике "Основы палеонтологии" (в соавторстве).

В процессе работы автор получал материал и пользовался консультациями коллег из разных учреждений нашей страны, а также Института палеобиологии и Музея Земли Польской Академии наук. Многие специалисты помогали в организации и проведении полевых работ и участвовали в совместных экспедициях и исследованиях по коллективным темам. Я глубоко благодарен О.В. Амитрову, Ю.А. Арендту, Т.Н. Бельской, Г.М. Беляеву, Н.Г. Беляевой, Е.В. Болохонцеву, В.А. Брыкову, И.Н. Бурдину, Л.А. Висковой, Ю.Г. Гатинскому, Р.Ф. Геккеру, В.А. Гинде, Г.С. Гонгадзе, Т.Н. Горбачик, Л.А. Дорофеевой, В.В. Друщицу, А.В. Жирмунскому, Г.К. Кабанову, Ю. Казьмерчаку, В.В. Козлову, В.А. Короткову, Г.А. Крюковой, З.В. Крячковой, Е.И. Кузьмичевой, В.Б. Кушлиной, Г.П. Леонову, С.Е. Лобачевой, Г.А. Логиновой, В.П. Макридину, А.В. Маркову, О.Г. Меликову, А.Н. Мионову, И.А. Михайловой, С. Мончинской, М.М. Москвину, Д.В. Наунову, А.И. Осиповой, С.Е. Петрову, Н.В. Петровой, Е.С. Порецкой, Н.А. Пославской, И.Н. Ренизову, С.В. Рожнову, Л.М. Ротките, В.А. Свешникову, Т.Н. Смирновой, Е.А. Успенской, А.И. Шарапову, В.Н. Шиманскому, В. Шиманской, Н.В. Шиманской, О.И. Шмидт, Л.Г. Эндельману, Б.Т. Янину, которые в разное время оказывали мне помощь и поддержку в моей работе.

## 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОРСКИХ ЕЖЕЙ НАДОТЯДА SPATANGACEA

Основные черты организации рассматриваемого надотряда являются результатом длительной и сложной эволюции группы.

Морфология. Спатаंगाцеи характеризуются удлинненно-овальным, яйцевидным, сердцевидным, иногда бутылковидным панцирем. Перистом передний. Перилпрокт от супрамаргинального до инфрамаргинального. Апликальное поле удлинненное или компактное (этиофрактное или этмолитическое), редко монобазальное, иногда разорванное, от четырех до двух генитальных пор. Амбулакры лентовидные, чаще - петалоидные, с дыхательными ножками; петалоиды могут быть значительно углублены. В непарной (5-й) интерамбулак्रे на оральной стороне

пластинки по форме, величине и относительному расположению отличаются от остальных интерамбулакров, образуя пластрон. Весьма характерно присутствие фасциол - узких полос на панцире с густо расположенными мелкими гранулами, к которым прикрепляются видоизмененные иглы - клавицы. Челюстной аппарат отсутствует даже на самых ранних стадиях развития.

Размножение и развитие; Морфогенез панциря. Представители надотряда отличаются разнообразной репродуктивной стратегией - от обычного способа размножения со свободноплавающей планктотрофной личинкой, который обеспечивает расселение животных на большие расстояния (вплоть до трансокеанического дрейфа) до полного выпадения личиночной стадии, живорождения, вынашивания молоди и, как следствие, - хорошо выраженного полового диморфизма, проявляющегося в виде сумок и выводковых камер на панцире самок (у наиболее эволюционно продвинутых, кайнозойских групп). Последний способ размножения и развития не приводит к широкому расселению видов, зато он представляет большие преимущества в экстремальных условиях холодных вод высоких широт и больших океанических глубин [18,21,45].

Плутеус спатангоидов - наиболее сложно построенная личинка по сравнению с другими современными группами, у которых изучен онтогенез. Она обладает пятью или шестью парами рук и непарным абсорбальным шипом [18,21]. Для нее характерны высокие гидродинамические качества и эффективный способ питания.

Порядок закладки первых пластинок дефинитивного скелета при метаморфозе отличается как от правильных, так и от других групп неправильных морских ежей. Большая пластичность морфогенеза спатангацей, приводящая в процессе эволюции к исключительному разнообразию формы панциря и отдельных его структур, обусловлена максимальным разлитием у них явления так называемой транслокации пластинок (термин введен К.Макнамарой, 1987) (относительного их перемещения в онто-филогенезе как в меридиональном, так и в экваториальном направлениях).

Образ жизни и условия обитания. Большинство спатангацей живут в рыхлых грунтах (от тонких илов до грубозернистых песков), ведут закапывающийся образ жизни, зарываясь на глубину до 18 см. Основной способ питания - детритофагия. Захват пищевых частиц приоткрытыми амбулакральными ножками происходит путем слизистой адгезии. Этот способ питания иногда дополняется сестонофагией. Жизнь в тол-

ще грунта обеспечивается высокими специализированными амбулакральными ножками и иглами, выполняющими функции захвата пищи, глотания, закапывания, локомоции и удаления продуктов жизнедеятельности. Некоторые спатангацеи вторично перешли к эпибентосному существованию.

Как и другие группы морских ежей, спатангацеи обитают преимущественно в водах с нормальной океанической соленостью, но известны случаи достаточно долгого существования псевдопопуляций некоторых видов в районах с сильным опреснением. Например, *Echinocardium flavescens* и *Crissopsis lyrifera* в проливах Скагеррак-Каттегат живут при солености 22-26‰. Однако, размножение в этих псевдопопуляциях не происходит и они пополняются только за счет приносимых течениями личинок из Северного моря [21].

Современные спатангацеи распространены во всех климатических зонах, но наиболее разнообразны они в тропических и субтропических водах. Диапазон их вертикального распространения - от литорали до верхних горизонтов ультраабиссали. Максимальная зарегистрированная глубина обитания вида *Pourtalesia heptneri* - 7340 м [24,44].

## II. ЭВОЛЮЦИЯ ОСНОВНЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР

Апикальное поле. Апикальное поле спатангацей отличается значительно большим разнообразием, чем у других групп. В связи с этим его структура широко используется в систематике. Накопленные к настоящему времени морфологические данные позволяют достаточно подробно осветить эволюцию этой части панциря [5,10,25].

Рассмотрим основные стадии развития апикального поля у двух отрядов.

Отряд *Holasteroidea* характеризуется удлинненным апикальным полем с интеркалярными окулярными пластинками. Первой стадией развития можно считать начало формирования экзоциклического апикального поля - отрыв задних окулярных пластинок и смещение их вместе с перипроктом на небольшое расстояние, появление дополнительных и катанальных пластинок (род *Orbigyana*, ср. юра, байос, бат).

Далее происходит значительное сближение задних окулярных пластинок, продолжающих контактировать с перипроктом, к заднему краю панциря (роды *Pugorhysis* и *Pugomalus*, байос-келловей).

Следующая стадия характеризуется отрывом задних окулярных пластинок от перипрокта и постепенным перемещением их к передней части апикального поля (роды *Collyrites*, бат-титон, валанжин; *Pro-*



holaster, титон).

По-видимому, во второй половине поздней юры появляется своеобразный тип апикального поля со сросшимися задними генитальными и боковыми окулярными пластинками - отклонение от основного пути эволюции (род *Tetraromania*, джизвауший до баррена).

На рубеже юры и мела из разорванного апикального поля коллиритид возникло сомкнутое удлинненное поле, вначале с сильно вытянутыми задними окулярными пластинками (род *Echolaster*, берриас).

Сокращение размеров задних окулярных пластинок привело к формированию удлинненного апикального поля *Holaster*. Этот тип прослеживается, как правило, не претерпевая значительных изменений, в линиях развития холастерид (н. мел-ныне) и стегастерид (в. мел). Правда, встречаются и некоторые отклонения. Так, необычное увеличение числа генитальных пор до восьми известно у сенонского рода *Guettaria* (по две дополнительных генитальных поры имеется на II и IV окулярных пластинках) - уникальный случай полимеризации гонад у морских ежей. Для рода *Paronaster* (в. сантон - н. кампан) характерно отклонение от обычной удлинненной структуры апикального поля: 2-я и 4-я генитальные пластинки соприкасаются друг с другом, и таким образом, его структура напоминает компактную. Тенденция к образованию компактного поля из удлинненного наблюдается и у ряда датско-монских видов рода *Echinocorys*.

В семействе *Purtalesidae*, первые представители которого появились в маастрихте (род *Galeaster*), начинает проявляться тенденция к срастанию пластинок апикального поля, которое начинается со слияния 2-й и 3-й генитальных. Процесс слияния генитальных пластинок завершается в кайнозое, и большинство современных пурталезнид характеризуются монобазальным апикальным полем.

В семействе *Urechinidae* (род *Pomaster*, палеоцен) наблюдается редукция генитальной поры на надрепорите. У современных представителей семейства, например, у рода *Plexechinus*, также происходит срастание некоторых генитальных пластинок.

В отряде *Spatangoida* (по классификации, предложенной Нью [8], семейство *Disasteridae* отнесено к этому отряду) в поздней юре у рода *Disaster* наблюдается разорванное апикальное поле с компактной передней частью; задняя часть состоит из I и V окулярных и 5-й генитальной, которые окружают перипрокт. Такое состояние сохраняется и у последних неоконских представителей этого рода.

Второй тип апикального поля дизастерид характерен для рода

*Tithonia*, у которого происходит слияние II и IV окулярных соответственно с 1-й и 4-й генитальными пластинками. В келловее у *T. gracilior* I и V окулярные и 5-я генитальная пластинки окружают перипрокт. В конце юры и в неокме происходит постепенная редукция 5-й генитальной, отделение I и V окулярных от перипрокта и смещение их вперед [10].

Компактное сомкнутое апикальное поле впервые появляется у берриасских видов рода *Toxaster*, при этом характерно, что IV окулярная пластинка инсертная, т.е. она разделяет 3-ю и 4-ю генитальные, что позволяет предположить, что это апикальное поле является производным апикального поля *Acrolusia* (*Disasteridae*).

Для раннего мела и первой половины позднего мела характерен этмофрактный тип компактного апикального поля с эксертными боковыми окулярными пластинками (*Toxasteridae*, *Hemiasteroidae*, *Microasteridae*). Изменчивость структуры проявляется в том, что у некоторых видов появляется инсертная 4-я окулярная, а мадрепорит, иногда разрастаясь вдоль продольной оси, раздвигает задние генитальные пластинки.

В середине позднего мела появляется новый тип компактного апикального поля - этмолитический, с мадрепоритом, разделяющим задние окулярные пластинки (*Schizasteridae*). Этот тип апикального поля становится доминирующим в кайнозое (начиная с эоцена). Он характерен для перикосмид, спатангид, ловениид.

Другое важное явление - редукция генитальных пор - начинает проявляться со второй половины позднего мела. Так, у представителей рода *Orthaster* (сантон-в.палеоцен) отсутствует пора на 4-й генитальной пластинке. Значительно чаще подвергается редукции генитальная пора на мадрепорите (некоторые цикластериды, спатангиды и другие группы). Такие формы, появляясь в конце мела среди цикластерид, приобретают достаточно широкое распространение в данин-палеоцене, а в эоцене - среди разных семейств. И, наконец, в ряде групп редукция идет еще дальше - остаются лишь две генитальные поры (как правило, на 1-й и 4-й пластинках), например, у некоторых кайнозойских и современных перикосмид и эропсид. По-видимому, самое раннее апикальное поле такого типа возникает у позднепалеоценового рода *Kertaster* [5].

Параллельно с редукцией генитальных пор, а иногда независимо от нее, идет процесс "слияния" генитальных пластинок и образования монобазального апикального поля. Этому процессу среди амфистерин,

подвергается лишь этмолитическое апикальное поле ( у разных семейств, начиная с эоцена).

Интересно, что "слиянию" в разных комбинациях подвергаются разные генитальные пластинки, и из тетрабазального апикального поля формируется трибазальное, дибазальное и монобазальное [Kier, 1974]. Формирование монобазального апикального поля происходит в кайнозое у всех отрядов неправильных морских ежей. Это - одно из ярких проявлений конвергенции в классе Echinoidea.

Основные тенденции в развитии связаны с развитием двусторонней симметрии и олигомеризацией ряда органов (например, гонад) и скелетных элементов. Однако еще не все процессы развития апикального поля достаточно ясны. Так, не всегда понятно, когда происходит редукция отдельных пластинок, а когда - слияние при общем уменьшении их числа.

Хотя в общих чертах очевидно, что значительная часть эволюционных изменений панциря связана с приспособлением спатангоидов к закапывающемуся образу жизни, многие изменения в строении апикального поля нуждаются в функциональной интерпретации.

Амбулакры. У правильных морских ежей - предков спатангацей все пять амбулакральных полей построены одинаково, а в каждом поле дифференциация ножек (и пор) почти не выражена. В эволюции спатангацей наблюдается постепенное изменение структуры амбулакров, обусловленное сменой функций амбулакральных ножек. Это связано с переходом к жизни на рыхлой осадке, иногда - в достаточно сложно построенной норе. В разных частях тела они становятся органами дыхания, захвата пищи, осязания, укрепления стенок вертикального канала и удаления продуктов жизнедеятельности.

Приротовые амбулакральные ножки (но ки филлодиев) превратились в аппарат захвата пищи. Эти крупные и вытянутые ножки обладают уплощенным диском с пальцеобразными выростами. Поверхность диска покрыта клейкой слизью, выделяемой железами на его эпителии, а выросты поддерживаются известковыми спиккулами. Частицы грунта захватываются диском и выростами и направляются в рот.

У наиболее ранних представителей надотряда - среднеюрских коллиритид (роды *Orbigyana*, *Pugorhytis*) характер пор в филлодиях почти не отличается от других частей амбулакральных полей. Пory располагаются триадами, имеется значительное количество окклюзированных пластинок. Здесь было большое количество еще слабо специализированных ножек присасывательного типа, которые осуществляли

сбор пищевых частиц примерно таким путем, как это происходило и у ранних представителей отряда *Cassiduloida* [10].

Следующие стадии рачития филлодиев наблюдаются у позднюрских видов родов *Rugomalus* и *Collyrites*. У этих родов перистом перенестился к переднему краю панциря. Общее количество пластинок и число окклюдированных пластинок уменьшилось, поры стали крупнее. Наблюдаются отличия в строении III поля, где пластинки выше, поры стали крупнее, а количество их уменьшилось.

У рода *Collyropsis* (оксфорд-берриас) и у раннемелового рода *Tetraromania* происходит дальнейшее сокращение числа приротовых пластинок, окклюдированные пластинки исчезают совсем, а крупные поры в каждой серии расположены однорядно. К собственно филлодиальным частям можно отнести около 5 пар пластинок в каждом парном поле, а в III амбулакре - 2-3 пары. Обособлены филлодии еще не совсем четко - уменьшение размеров пор по направлению к периферии оральной стороны происходит постепенно [10].

Весьма сходная картина в строении филлодиев наблюдается у самого раннего барренского представителя холастерид - рода *Eoholaster* [41].

В дальнейшем в течение мела и палеогена у холастерид, стегастерид, користид и урехинид более или менее сохраняется количество пластинок в филлодиях (4-5 пар в каждом из 4-х парных амбулакров); наблюдается увеличение размеров пор, они часто располагаются в хорошо выраженном периподиуме и бывают разделены бугорком, что свидетельствует об усилении соответствующих ножек и увеличении количества пальчатых выростов на их концах.

Развитие адоральных частей амбулакров у спатангондов идет сходным путем. Правда, у самого раннего их рода, относящегося к дизастеридам - *Tithonia*, в меловые филлодии имеют уже олигомерное строение с 2-3 парами низких пластинок в каждом поле, но уменьшение размеров пор к периферии оральной поверхности происходит постепенно. Интересно, что у более поздних изученных мною видов этого рода из титона и баррена наблюдается увеличение числа (в том числе окклюдированных) пластинок до 5-6 пар.

Самые ранние берриасские оксастериды рода *Toxaster* имеют строение филлодиев сходное с одновозрастными холастеридами. Это сходство проследживается в течение мела; кроме увеличения периподиума происходит также смещение пор к адрадиальным швам, так что ряды пор в смежных филлодиях образуют своеобразные арки.

Переход к захвату пищевых частиц путем слизистой адгезии, по-видимому, произошел в поздней юре. В течение мела этот механизм совершенствовался. Это было важным событием в эволюции группы, т.к. дало возможность ее представителям расширить область обитания и освоить более тонкозернистые осадки, вплоть до самых тонких илов, что послужило важной предпосылкой расцвета спатангацей в позднемеловую эпоху - эпоху распространения тонких карбонатных илов на огромных площадях морского дна эпиконтинентальных морей.

В сеноне у спатангоидов наблюдается начало процесса замещения двойных пор в филлодиях единичными - но особенно четко этот процесс проявляется уже у палеоценовых и эоценовых родов спатангоидов. У большинства современных представителей отряда - поры единичные. Эта тенденция слабо намечается и у некоторых сенонских холастерид (напр., *Hemipneustes striatoradiatus* и *Echinocorys acutatus*), у которых одна из каждой пары пор (всегда адапикальная) сильно редуцирована в размере. Однако, настоящие единичные поры у холастероидов свойственны только современным урехинидам и пурталезидам. Впрочем, у большинства пурталезиид в связи с изменением способа питания приротовые амбулакральные ножки атрофируются вовсе. Интересно отметить, что впервые единичные амбулакральные поры у морских ежей появляются в ордовике у рода *Unibothriocidaris* [36]. В конце мела-начале палеогена смена двойных пор в филлодиях на единичные происходит в отряде *Cassiduloida* [28]. Двойные поры сохраняются только в петалоидах, где ножки выполняют функции органов дыхания. Таким образом, мы видим широко развитое явление конвергенции как у близких, так и у очень филогенетически далеких групп.

Если в поздней юре начался процесс олигонеризации структур филлодиев, связанный со специализацией и усилением ограниченного числа приротовых амбулакральных ножек, который продолжался в мелу, то в некоторых случаях количество ножек, располагающихся на низких пластинках, наоборот сильно увеличилось - до 10-12 пар в каждом поле, как например, у современного рода *Астеростом* тип *Archaeopneustes* (т.е. налицо процесс полимеризации этих структур). Это связано, вероятно, с жизнью на поверхности илистых грунтов на глубинах в несколько сот метров, где он приобрел способность поглощать большое количество ила.

Адапикальные части амбулакров. Петалоиды. В адапикальных частях амбулакров у многих спатангацей формируются петалоиды - ле-

пестковидные образования, в которых находятся удлиненные поры. Через эти поры выходят сильно расширенные тонкостенные ножки выполняющие функции органов дыхания. Газообмен осуществляется противотоком жидкости, которая циркулирует по каналам, соответствующим парным порам. В некоторых случаях петалоиды бывают углублены, что способствует созданию в них токов воды и защите ножек с помощью игл, расположенных вдоль петалоидов.

У некоторых кайнозойских схизастерид в сильно углубленных петалондах самок происходит вынашивание молоди. В этих случаях отчетливо выражен половой диморфизм [45].

У среднеюрских и многих позднеюрских коллиритид и дизастерид имеются лентовидные амбулакры с мелкими порами. Совершенно очевидно, что мелкие цилиндрические ножки в адапикальных частях таких амбулакров выполняли, как и у правильных ежей, функции газообмена. Однако, эффективность его была низкой и маловероятно, что ранние коллиритиды (*Orbignyana*, *Rygorhytis*) могли вести закапывающий образ жизни. С этим согласуются и другие примитивные черты этих форм - субцентральный перистом, общая округлая форма панциря, слабо дифференцированная туберкуляция.

В начале поздней юры у рода *Collyrites* дысчатые поры становятся крупнее, но петалоидные части еще не обособлены. В позднем оксфорде появился род *Proacrolusia*, а в титоне род *Proholaster*, у которых развились субпеталоидные амбулакры с удлиненными порами, на низких пластинках.

Раннемеловые холастериды *Echolaster* и *Holaster* (неокомские виды) имеют достаточно примитивные амбулакры, сходные с коллиритидами. В альбе у видов рода *Holaster* формируются петалоиды со щелевидными порами, которые свойственны многим родам позднемеловых холастерид, которые приспособились к закапыванию в осадок. Однако, все холастериды, за исключением раннемелового *Taphraster*, имели поверхностные петалоиды.

Поверхностные петалоиды имеют и раннемеловые спатангоиды - токсастериды. В апте появляются виды *Toxaster* со слабо углубленными петалоидами. Значительно углубленные петалоиды имеются у некоторых альбских представителей рода *Epiaster*.

В позднемеловую эпоху сильно углубленные петалоиды формируются у михрастерид, хениастерид и схизастерид, а в палеогене и неогене - у перикосмид, некоторых бриссид и ловениид, - групп хорошо приспособившихся к закапыванию и активной постройке нор.

III (передний) амбулакр. В приапикальной части III амбулакра формируются амбулакральные ножки, основная функция которых заключается в постройке и укреплении стенок вертикального канала, соединяющего с внешней средой нору, в которой живет морской еж. Эти ножки весьма растяжимы и снабжены кисточковидными окончаниями. Поры, соответствующие этим ножкам, обычно разделены бугорком и окружены глубоким гладким углублением. Кроме того, эти ножки могут участвовать в захвате пищевых детритных частиц, которые передаются более низко расположенными ножками ко рту, обеспечивая, таким образом, смешанное питание - детритом, собранным с поверхности грунта, и частицами толщи осадка, захватываемого приротовыми ножками.

У самых ранних и примитивных средне- и позднеюрских коллиритид III амбулакр по своему строению не отличается от парных. Однако, уже в келловее у рода *Disaster* наблюдаются резкие отличия в его структуре - поры в нем крупные арковидные. Это свидетельствует о существенных морфологических преобразованиях, направленных на приспособление к закапывающемуся образу жизни. Хотя их ограниченность очевидна - другие признаки еще весьма примитивны. Отличия в строении III амбулакра проявляются у большинства меловых и палеогеновых холастерид и спатангоидов, имеющих петалоидные амбулакры. Однако, далеко не всегда это свидетельствует о жизни в глубокой норе с вертикальным каналом. Иногда эти формы (например, некоторые скизастериды) живут на поверхности грунта, а сильно углубленный передний амбулакр является эффективным аппаратом для улавливания сестоны.

Дифференциация амбулакров в приапикальной части панциря происходит далеко не всегда, она отсутствует, например, у позднемелового рода *Isomicraster*, у палеоценового рода *Isaster*, у которых мы видим гомогенные петалоидные во всех 5 полях. Своеобразная дифференциация пор в III амбулакре имеется у раннемелового (преимущественно барренского) рода *Heteraster*. У него происходит чередование сильно удлиненных пор, характерных для петалондов со значительно более мелкими округлыми порами, что может быть показателем определенной функциональной "универсальности" этой структуры. Однако, в эволюции спатангаей этот случай достаточно уникален.

Непарный амбулакр может быть погружен в более или менее глубокий передний желоб. У юрских коллиритид и дизастерид он отсутствует или лишь слабо намечается. Впервые глубокий желоб появляется у титонского рода *Cardiolampas*. В мелу многие холастероиды и спа-

тангоиды имели ясно выраженный передний желоб, а в кайнозое максимального развития он достиг у схизастерид. Согласно Nichols (1959) и Chesher (1963) он выполняет функцию канала для транспортировки пищи ко рту и функцию защиты крупных кисточковидных ножек, таких как, например, у родов *Aegopsis* и *Molra*. Они легко могли бы обкусываться хищниками, если бы не были спрятаны в глубокий желоб и защищены покровом игл. В некоторых семействах спатангоидов степень развития переднего желоба у разных родов бывает различна. "Жизненная форма" с глубоким желобом встречается в самых разных группах.

Субанальные ножки находятся в I и V амбулакрах у заднего края панциря в области амбитуса, непосредственно под перипроктом. Здесь присутствуют 2,3 или большее количество пар эластичных ножек, обладающих кисточковидными окончаниями. Этим ножкам соответствуют крупные поры, отличающиеся по форме и величине от выше и ниже расположенных пор в этих амбулакральных полях. Часто эти ножки находятся внутри кольца субанальной фасциолы. Функция этих ножек связана с удалением экскрементов из норы. Как показал Nichols (1959), наиболее специализированные формы, такие как например современные *Echinocardium cordatum* и *Spatangus purpureus* с помощью этих ножек строят в задней части норы соответственно один или два санитарных канала, куда с помощью этих ножек и субанальных игл удаляются продукты жизнедеятельности.

Появление субанальных ножек относится к ранним этапам эволюции спатангацей. Самые древние формы, у которых обнаружены укрупненные поры в субанальной области панциря - это келловейские представители родов *Disaster* и *Thonia*. У раннемеловых токастерид они еще развиты достаточно слабо. Хорошо выражены субанальные ножки у позднемеловых микрастерид, хемиастерид и других групп, имеющих и другие черты специализации, отражающие их весьма совершенную приспособленность к закапывающемуся образу жизни. Это касается и большинства кайнозойских представителей спатангоидов.

Осязательные амбулакральные ножки "боковых" поверхностей тела. В промежутках между петалоидными частями амбулакров и филлодиями т.е. по бокам панциря и в периферических частях оральной стороны, ножки обычно сильно редуцируются в размерах. Они бывают снабжены нервными клетками и выполняют функцию органов осязания. Им соответствует обычно очень мелкие, иногда почти микроскопические поры. Специализация этих ножек идет параллельно со специализацией других областей амбулакральных полей.



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

Позднее, в раннемеловую эпоху, начинается дифференциация наиболее близких к перистому пластинок - лабрума, стерналиных и эпистерналиных, т.е. тех пластинок, которые закладываются на ранних стадиях онтогенеза. Это, по-видимому, связано с тем, что передвижение периста от центра к переднему краю и перестройка панциря по двустороннесимметричному плану сдвигается в индивидуальном развитии на все более ранние стадии. В двух филогенетических ветвях надотряда, разделившихся еще в юре, с начала мела происходит формирование принципиально отличающихся пластронов: в отряде *Holasteroida* - *меридостерналиный* тип (с лабрумом контактирует одна стерральная пластинка), а в подотряде *Spatangoida* - *амфистерналиный* тип (с лабрумом контактируют две стерральные пластинки). Исходным для обоих типов послужил гапlostерналиный пластрон.

Для раннемеловых холастероидов - холастерид - характерно присутствие примитивного меридостерналиного пластрона с зигзагообразным расположением пластинок; для этого типа было предложено название *диастерналиный* пластрон [22]. В течение раннего мела диастерналиный пластрон не претерпевает сколько-нибудь заметных перестроек. Формы с этим типом пластрона продолжают су-

ществовать в позднем мелу и исчезают в конце палеогена. В некоторых случаях у поздне меловых видов с диастернальным пластроном встречается, как аномалия, гапlostернальная структура - например, у *Echinocorys euxinus* Shim. С начала позднего мела дифференциация диастернального пластрона приводит к формированию м е т а с т е р н а л ь н о г о у холастерид и о р т о с т е р н а л ь н о г о - у стегастерид. Морские ежи с метастернальным пластроном весьма характерны для позднего мела и, по-видимому, полностью вымирают в конце этой эпохи или в палеоцене. Для большинства кайнозойских и всех современных представителей подотряда характерен ортостернальный пластрон. У некоторых поздне меловых форм (*Paronaster*), а также у многих современных урехинид и пурталезинид происходит разрыв пластрона - стернальная пластинка отделена от лабрума пластинками I и V амбулакральных полей.

В отряде *Spatangoida* (у токсастерид) в раннем мелу из гапlostернального пластрона формируется п р о т а м и с т е р н а л ь н ы й, который характеризуется увеличенными размерами стернальных пластинок и, обычно, сильно скошенным швом между ними. Этот тип пластрона характерен для ранних этапов развития (ранний мел и начало позднего мела) ряда семейств (хемиастериды, микроастериды, схизастериды). Интересно отметить, что резко асимметричное развитие стернальных пластинок нередко приводит к тому, что в контакте с лабрумом остается только одна, обычно левая, стернальная пластинка, и возникает в некоторых случаях "п с е в д о м е р и д о с т е р н а л ь н ы й" пластрон - например, у поздне сеноманского рода *Iranias*. Нет сомнения, что это отклонение возникает у типичных "амфистернальных" спатангоидов, о чем свидетельствуют как наблюдения над закономерностью развития амфистернального пластрона, так и набор характерных признаков, свойственный этим формам (компактный вершинный щиток, перипетальная фасциола и пр.).

Типичный путь преобразования амфистернального пластрона приводит к симметричному расположению сильно разросшихся стернальных пластинок, занимающих значительную часть нижней поверхности панциря; следующие за ними эпистернальные пластинки дифференцированы слабо - м е з а м ф и с т е р н а л ь н ы й пластрон, характерный для многих поздне меловых и ряда кайнозойских семейств (некоторые микроастериды, хемиастериды, схизастериды, перикосмиды и др.).

Дальнейшее развитие двусторонней симметрии затрагивает, кроме стернальных, также эпистернальные, а в некоторых случаях и преа-

нальные пластинки. В результате получается структура с почти прямолинейным срединным швом, по обе стороны от которого находятся 3 или 4 пары симметрично расположенных пластинок. Такие пластроны названы Фишером *голаμφистернальными* и *ультрамμφистернальными*. Однако, приведенные этим автором определения и рисунки, с нашей точки зрения, не дают четкого представления о различиях между двумя последними типами пластронов. Эти, наиболее дифференцированные пластроны, характерны для типично кайнотойских семейств, процветающих и в современных морях - спатангид, бриссид, ловениид, интенсивное развитие которых начинается с эоцена. У ряда групп в позднем мелу и, особенно в кайнозое, наблюдается тенденция отрыва стеральных пластинок от лабрума - явление, встречающееся, как было показано, и у холастеронидов.

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

На фоне общей стабилизации структуры пластрона наблюдается явление другого порядка - изменчивость внутри каждого типа, проявляющаяся в конфигурации пластинок, длине лабрума, общей площади стеральных пластинок и т.д. Это явление находится в тесной связи с количеством и характером распределения игл - важных органов локомоции и закапывания, располагающихся на нижней поверхности панциря - в области пластрона и других интерамбулакальных полей.

Наблюдается закономерная смена во времени определенных типов пластронов. Максимальное разнообразие типов характерно для позднемеловой эпохи. В кайнозое их количество сокращается, и у современных спатангонидов присутствует довольно ограниченный набор наиболее

дифференцированных и симметричных пластронов.

Структура пластрона является важным систематическим признаком, определяющим таксоны различного ранга - от подотряда до вида. Для определения таксономической значимости этого признака необходимо учитывать данные филогенетического развития групп, их эволюционный уровень. Известны примеры, когда на ранних этапах эволюции у одного вида наблюдается значительная пластичность в строении пластрона, и внутривидовая изменчивость характеризуется различными типами, каждый из которых в дальнейшем становится стабильным признаком внутри рода или семейства. Явления параллельной эволюции и конвергенции не минуяют и пластрон, что вносит трудности в использование его структуры для целей систематики (см. выше пример с родом *Iranias*). Однако в спорных случаях обычно помогает привлечение других признаков, имеющих определенную коррелятивную связь с тем или иным типом пластрона [22].

**Фасцииолы.** Фасцииолы - важнейшие структурно-морфологические образования, характерные только для спатангаей. Их присутствие или потенции к формированию, проявляющиеся довольно рано в эволюции надотряда (с неокона), могут служить одним из подтверждений его таксономической целостности. В последние десятилетия функциональное значение фасцииол было достаточно детально выяснено в результате работ ряда зоологов, прежде всего - Д.Никольса и Р.Чешера. Показано, что с фасцииолами связаны специализированные иглы-клавулы, покрытые реснитчатым эпителием, создающим токи воды на панцире, и железы, выделяющие слизь. При закапывающемся образе жизни, который свойствен подавляющему большинству спатангаей, многие функции (дыхание, питание, укрепление стенок норы, удаление продуктов жизнедеятельности), в той или иной степени, обеспечиваются деятельностью фасцииол.

Появление различных типов фасцииол четко приурочено к определенным геологическим эпохам и может служить одним из надежных критериев для характеристики эволюционного уровня группы. Так, с появлением в апте форм с перипетальной фасцииолой связано возникновение семейства *Nemias*; в сеномане появляются формы с субанальной фасцииолой - *Micras*; в сеномане или туроне - формы с сочетанием перипетальной и латеральной фасцииол - *Schizas*; в палеогене - формы с сочетанием перипетальной и маргинальной фасцииол - *Pericos*; в эоцене - формы с сочетанием внутренней, субанальной (иногда перипетальной), фасцииол - *Loven* и т.д.

В классификации спатангацей (особенно отряда Spatangoida) типы фасциол принято считать признаком высокого таксономического ранга. Справедливость этого положения вряд ли нужно оспаривать. Однако, на практике мы постоянно сталкиваемся с фактами формального применения этих признаков, и в результате происходит искусственное объединение в рамках одного таксона (обычно семейства) явно гетерогенных группировок. Ошибки такого рода есть и в монографии Т.Мортенсена (1950, 1951), и в сводке *Treatise on invertebrate paleontology* (1966).

Основные причины этого, как мне кажется, связаны со следующими обстоятельствами.

1. Присутствие "промежуточных состояний" - диффузные или не полностью сформированные фасциолы (например, некоторые виды *Periaster* из низов верхнего мела с диффузной латеральной фасциолой).

2. Вторичная утрата фасциол в эволюции некоторых групп (ряд видов позднемелового рода *Isomicraster* утрачивает субанальную фасциолу - в результате род ошибочно относят к семейству *Toxasteridae*, хотя он тесно связан с икрастеридами; у некоторых видов современного рода *Urechinus* редуцируется субанальная фасциола, свойственная урехинидам. Это явление иногда объясняется изменением образа жизни - переходом к эпибентосному существованию.

3. Возникновение необычных по форме и положению фасциол, не укладывающихся в рамки "стандартных" типов (например, множественная фасциола у мезоманского рода *Polydesmaster*; необычная фасциола на оральной стороне у кампанского рода *Turangelaster*, которую можно условно назвать субанальной) [4].

4. Параллельное возникновение одних и тех же типов фасциол в разных филогенетических ветвях (например, сочетание перипетальной и субанальной фасциол у *Cyclasteridae* и *Brissidae*; появление в самом конце мела субанальной фасциолы у *Holasteridae* /?/, *Corystidae* и *Urechinidae*.

При построении системы использование отдельных признаков, даже таких важных как тип фасциол, не может заменить детального морфологического анализа и выявления филогенетических отношений групп.

Полезно напомнить также, что на палеонтологическом материале отсутствие фасциол может быть артефактом, отражающим недостаточно хорошую сохранность исследуемого объекта.

### III. РАЗВИТИЕ СИММЕТРИИ

Процесс эволюции спатангацей связан со сложными преобразованиями симметрии тела. Радially-симметричный панцирь правильного предка постепенно преобразуется в двусторонне-симметричный. Симметризация структур происходит относительно плоскости Ловена, проходящей через III амбулак и 5-й интерамбулак. Эта плоскость сечет под острым углом мадрепоровую плоскость. Мадрепорит и осевой комплекс органов находятся во 2-м интерамбулаке; их положение нарушает радиальную симметрию правильного ежа и долгое время продолжает быть диссимметричной структурой билатерально-симметричного ежа. Началом развития двусторонней симметрии является смещение перипрокта в 5-й интерамбулак. В связи с этим атрофируется 5-я гонада и пора на соответствующей генитальной пластинке (позднее редуцируется и сама пластинка).

Гомологичные изменения происходят в парных структурах, лежащих по обе стороны от плоскости Ловена - соответственно в I и V, II и IV амбулаках; в 1 и 4, 2 и 3 интерамбулаках.

5-й интерамбулак преобразуется в пластрон. Симметрия метастерального, ортостерального и ультрафистерального пластронов становится весьма совершенной, ей подчинено большое количество пластинок - лабрум, стеральные, эпистеральные и преанальные.

Диссимметрия приротовых частей 1 и 4 интерамбулаков у спатангондов в кайнозое сменяется идеальной зеркальной симметрией, а у холастероидов 4 парных интерамбулака становятся меридоплакоидными (у урехинид) и таким образом, тоже достигается симметрия этих структур.

При образовании этмолитического апикального поля (в позднем мелу) мадрепорит смещается в область 5-го интерамбулака, и таким образом ликвидируется диссимметрия, связанная с наличием у большинства морских ежей мадрепоровой плоскости.

Характер метанерии амбулакальных полей иногда резко меняется, т.к. в каждом из парных петалоидов правый и левый ряды становятся асимметричными из-за присутствия ножек (и пор), выполняющих разные функции.

В результате развития двусторонней симметрии у тела обособляется передний и задний концы, а со смещением перистема вперед (иногда он занимает крайнее терминальное положение) ось тела из вертикальной становится горизонтальной. Крайним выражением симметрических преобразований является панцирь пурталезинд, приобретший

бутылкообразную форму (род *Echinospira*). У этих животных происходит как бы расчленение тела в продольном направлении на голову, шейку, туловище и хвост. Хотя настоящей цефализации у морских ежей не происходит никогда, нет сомнения, что в передней части тела этих морских ежей находятся отделенные сгущения нервных клеток, связанных с функционированием ряда важных органов - захвата пищи, размножения, ориентировки в пространстве и т.п.

Наблюдаемые проявления диссимметрии бывают связаны с разными причинами: 1. с петлевым изгибом кишечника и увеличением в связи с этим правой половины панциря, 2. различным строением 1 и 4 интерамбулакальных полей в их адоральных частях; 3. редукцией одной из четырех гонад (и генитальных пор). Эти явления можно рассматривать с точки зрения правизны-левизны. Как правило, имеется лишь один из изомеров; в случае присутствия правого и левого изомеров частота их встречаемости резко различна [32].

#### IV. РАННИЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ НЕПРАВИЛЬНЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ СПАТАНГАЦЕЙ

Спатангацеи - рано обособившаяся группа неправильных морских ежей, поэтому интересно рассмотреть общие предпосылки их происхождения. На рубеже палеозоя и мезозоя класс морских ежей был на грани вымирания. Этот рубеж был преодолен единственным родом *Miocidaris* из отряда *Cidaroida*. В мезозое морским ежам пришлось фактически заново осваивать жизненное пространство океанического дна, и они успешно справились с этой задачей. В позднем триасе и ранней юре началась бурная радиация правильных (эндоциклических) морских ежей с жестким панцирем и с фиксированным числом рядов в амбулакальных и интерамбулакальных полях. Она была обусловлена, во-первых, развитием мощного челюстного аппарата, позволяющего эффективно захватывать животную и растительную пищу; во-вторых, - дифференциацией игл; в-третьих, - специализацией амбулакальных ножек и увеличением их числа путем формирования сложных амбулакальных пластинок; последние две особенности обеспечили эффективность локомоции, защиты и дыхания.

Они были обитателями поверхности твердого субстрата и питались главным образом прикрепленными ко дну животными и водорослями, то-есть они были, как и современные правильные морские ежи, типичными представителями пастбищной цепи питания. Экосистемы, в том числе и морские, как правило, включают также и детритную цепь,

по которой идет значительная часть энергии. Освоение детритной цепи для группы бентосных животных открывает широкие эволюционные перспективы. Известно также, что изъятие части запасов в детритной цепи ускоряет круговорот вещества во всей экосистеме, что в свою очередь, увеличивает ее продуктивность.

Появление в ранней юре неправильных морских ежей как раз и было связано с освоением ими рыхлых грунтов и переходом к детритофагии. Это событие можно считать одним из важнейших в истории развития класса морских ежей.

Неправильные морские ежи - обычно закапывающиеся формы, поглощающие в процессе питания большие объемы грунта. Физиология пищеварения у них должна была сильно измениться, т.к. пищевая ценность поглощаемых ими продуктов на несколько порядков ниже, чем у правильных морских ежей. Вместе с тем не следует преувеличивать размеры физиологического барьера между неправильными и правильными морскими ежами, так как среди последних известны всеядные формы, которые питаются преимущественно растительной или животной пищей, могут при определенных условиях питаться и детритом.

Именно среди таких полифагов, по-видимому, и следует искать предков неправильных морских ежей. Переход от *Regularia* к *Irregularia* сопровождался не только физиологическими, но и глубокими морфологическими перестройками. Можно говорить об изменении плана строения у наиболее специализированных неправильных морских ежей, к которым принадлежат спатангацеи. Из радиально симметричных животных с вертикальной осью тела они превратились в двустороннесимметричных с осью тела, ориентированной параллельно субстрату [47].

Точно реконструировать картину перехода от правильных морских ежей к неправильным представляется затруднительным, так как он недостаточно документирован находками ископаемых. Однако, можно построить эволюционный ряд раннеюрских форм, который достаточно правдоподобно показывает механизм морфологических преобразований, происходивших в эту эпоху (Jesionek-Szymańska, 1970, 1978; Kier, 1982; Smith, 1984).

По современным представлениям, *Irregularia* представляют собой монофилетическую группу. Предковой формой для нее признается раннеюрский род *Eoelasma* с алмазовидными (в поперечном сечении) зубами. Этот тип зубов и производный от него - клиновидный, считается синапоморфным для всех неправильных морских ежей; он присутс-



твует хотя бы на ранних стадиях у всех представителей, кроме *Spatangacea* (= *Atelostomata*). Полная утрата челюстного аппарата последней группой является более поздней синапоморфией. Алмазовидный тип зубов возник путем педоморфоза из желобчатого типа. Он имел функциональное преимущество как самозатачивающаяся структура у маленького (не более 1 см в диаметре) по всем признакам еще правильного морского ежа, каким был *Eodiadema*.

Можно предположить, что этот род был оппортунистической формой, т.е. обитал на поверхности смешанных грунтов и был всеядным.

Несколько важных изменений произошло у появившегося с синеморе *"Plesiochinus" hawkinsi*. Панцирь стал уплощенным, что было важно для жизни на рыхлом осадке. Это обеспечило большую устойчивость течением, т.к. присасывательные амбулакральные ножки, свойственные ему, не могут нормально функционировать на рыхлом субстрате, а также привело к контакту с дном большего числа игл; это способствовало более эффективной локомоции. Произошли изменения в туберкуляции и в покрове игл. Вместо одного крупного туберкула на пластинке появилось от трех до пяти малых туберкулов и игл. На абсорбальной поверхности еще не было густого и однородного покрова игл. Все амбулакральные ножки, как и у *Eodiadema*, вероятно, оставались присасывательными. *"P." hawkinsi* поэтому не смог по-настоящему адаптироваться к инфантному образу жизни и жил на поверхности грунта или частично погружаясь в осадок и покрывая себя сверху частицами грунта и другими предметами, находящимися на дне - кусками водорослей битой ракушкой и пр., подобно тому, как это делают некоторые современные виды правильных морских ежей с короткими абсорбальными иглами [16,27]. *"P." hawkinsi* имел еще вполне развитый челюстной аппарат и эндоциклический перипрокт. Маловероятно, что он мог питаться исключительно путем заглатывания осадка, и по-видимому, нуждался в диете с высоким содержанием органического вещества.

От *"P." hawkinsi* можно вывести два различных направления эволюции. Первое направление - через род *Pygaster* связано с пигастероидно-голектипоидной ветвью (отряд *Holactypoida*), для него было характерно сохранение центрального перистона с челюстным аппаратом, наружных жабр, быстрое смещение перипрокта на край панциря. Голектипоиды в течение длительного времени продолжали питаться смешанной пищей и жить на довольно грубых осадках (на поверхности субстрата или частично погружаясь в осадок).

Второе направление - кассидулоидно-спатангоидное, выводится через род *Eogalerorugus* (тоар).

Род *Eogalerorugus* представляет следующий шаг в эволюции. Он утратил челюстной аппарат, по крайней мере во взрослом состоянии, и перистом у него стал меньше. Морфология амбулакральных пор свидетельствует о том, что ножки стали дифференцироваться - на верхней поверхности они, по-видимому, стали тонкостенными, приспособленными для газообмена; оральные ножки остались присасывательными, но вблизи перистона они располагались более густо и выполняли функцию сбора пищевого детрита. Вероятно, *Eogalerorugus* был достаточно приспособлен к эндобентосному существованию в грубозернистом осадке. Однако, перипрокт у этого рода все еще находился внутри апикального поля, на вершине панциря. Обилие экскрементов у питающегося детритом и жившего в грунте животного создавало неблагоприятную ситуацию для дыхательных амбулакральных ножек. С этим обстоятельством были связаны последующие быстрые эволюционные изменения.

У рода *Galerorugus* (тоар-оксфорд) перипрокт располагается внутри апикального поля, хотя отчетливо видна тенденция к его смещению в 5-й интеррадиус и генитальная пора на 5-й пластинке редуцирована. У него хорошо развита задняя борозда, в которую открывался перипрокт, что надежно обеспечивало удаление экскрементов от дыхательной поверхности. Свидетельством хорошей приспособленности к закапыванию и поступательному движению внутри осадка III амбулакром вперед может служить билатерально симметрично расположенные туберкулы оральной поверхности, к которым прикреплялись локомоторные иглы.

Род *Galerorugus* считается самым древним и примитивным представителем отряда *Cassiduloida*. Эволюционный уровень родов *Eogalerorugus*-*Galerorugus* можно, по-видимому, считать исходным и для линии, давшей начало *Spatangacea*. Наиболее древние представители надотряда относятся к подсемейству *Pygorhytinae* семейства *Collyritidae*. Род *Orbignyana* (байос-бат) - родоначальник этой группы. Этот род имеет чрезвычайное сходство с примитивными галеропигидами (*Galerorugus*) и нуклеолитидами (*Nucleolites*) из отряда *Cassiduloida* [10]. Оно проявляется в округлых очертаниях панциря, субцентральной позиции перистона, расширенных филлодиях с триадным расположением амбулакральных пор, верхнем положении перипрокта.

Самое существенное отличие *Orbignyana* от этих родов - разор-

ванное апикальное поле. Этот признак - самая ранняя синапоморфия, определившая развитие в яре двух семейств Collyritidae и Disasteridae, давших начало двум отрядам спатангацей Holasteroidea и Spatangoida.

Особенности эволюции этих семейств были рассмотрены мною в ряде работ [2,9,10].

#### V. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ НАДОТРЯДА SPATANGACEA

Рассмотрим основные этапы развития спатангацей, начиная со времени появления, т.е. со средней юры. Выводы по этапности развития надотряда сделаны с учетом мирового материала, но следует отметить, что большинство имеющихся данных касаются Северного полушария, а наиболее отчетливо и последовательно эти изменения можно проследить на материалах из двух палеозоогеографических областей: Европейской (с двумя провинциями - Средне- и Южноевропейской) и Средиземноморской. На исследованной территории большинство районов, где представлены позднемеловые и палеоценовые фауны морских ежей относятся к Европейской области (Прикарпатье, Донбасс, Крым, Кавказ, Мангышлак, Зап.Туркмения); к Средиземноморской - лишь восточная часть Средней Азии. Для отдельных эпох юры и раннего мела границы этих областей несколько отличаются [10,28,30,34,38].

Этап понимается как отрезок времени, характеризующийся определенной стадией развития, эволюционным уровнем группы, появлением или преобладанием (расцветом) семейств и родов, которым свойственны характерные черты в организации, отражающие этот эволюционный уровень.

В развитии спатангацей можно выделить юрский, "раннемеловой", "среднемеловой", раннепалеогеновый (датско-палеоценовый) и "кэннозойский" (эоценово-четвертичный) этапы.

Ю р с к и й э т а п начинается со средней юры (байоса), когда появляются первые представители надотряда, и продолжается до конца юры. У неправильных ежей, и спатангацей в том числе, на этом этапе происходит формирование экзоцикличности и перемещение перипронта в 5-й интерамбулакр, начинается перестройка тела по двустороннесимметричному плану.

Надотряд Spatangacea представлен двумя семействами, являющимися родоначальниками отрядов Holasteroidea и Spatangoida, и 12 родами (8 вымирают в яре, 2 - в самом начале мела, 2 доживают до ко-

нца неокрома). Характерные черты юрских спатангоидов - разорванное апикальное поле (обычно с дополнительными и катенальными пластинками), протостернальный или гаплостернальный пластрон, полное отсутствие фасциол, центральный или передний перистом.

"Р а н н е м е л о в о й" э т а п начинается с берриаса и продолжается до баррена включительно. Надотряд представлен 4 семействами и 14 родами (10 новых). Два новых семейства, *Holasteridae* и *Toxasteridae*, относящиеся соответственно к стрядам *Holasteroidea* и *Spatangoida*, характеризуются принципиально новой чертой - сомкнутым апикальным полем. Дизастериды и коллиритиды с разорванным апикальным полем угасают в течение этого этапа (? один род доживает до альба). Токсастериды характеризуются гаплостернальным или протамфистернальным пластроном, этмофрактным апикальным полем; холастериды - гаплостернальным или диастернальным пластроном, удлинённым апикальным полем, фасциолы отсутствуют, кроме появляющейся впервые в истории надотряда анальной фасциолы у рода *Tetraromania*.

"С р е д н е м е л о в о й" э т а п начинается с апта и продолжается до раннего турона. Надотряд представлен 6 семействами (3 новых, одно из которых появляется в сеномане и представлено одним родом *Guettaria*) и 22 родами (18 новых). Вымирает последний род коллиритид (альб). Холастериды характеризуются диастернальным пластроном и появлением первой маргинальной фасциолы (*Guettaria*, *Cardiaster*). Спатангоиды характеризуются протамфистернальным пластроном, развитием углублённых петалоидов, появлением перипетальной фасциолы (у хемиастерид, с апта) и субанальной фасциолы (у микроастерид, с сеномана). Широко представлены формы без фасциол.

"П о з д н е м е л о в о й" э т а п начинается в позднем туроне и продолжается до конца маастрихта. Он характеризуется развитием обширных морских трансгрессий и широким распространением тонких известковых осадков, что явилось важной предпосылкой для небывалого до этого времени расцвета многих групп неправильных морских ежей, прежде всего - спатангацей. Конец маастрихта знаменуется довольно сильной регрессией и вымиранием ряда семейств, большинства родов и подавляющего числа видов неправильных морских ежей.

Спатангацей представлены 11 семействами (7 новых) и 48 родами (35 новых). К концу этапа вымирает 2 семейства и 32 рода. Характерна широкая адаптивная радиация групп, связанная главным образом, с выработкой приспособлений к закапывающемуся образу жизни

(предпосылки - эволюционный уровень спатангоидов к началу этапа и наличие благоприятных условий - широкое распространение карбонатных илов). Большинство представителей надотряда характеризуется наличием различных типов фасциол - субанальной (микрастериды и роды *Galeaster*, *Basseaster*), перипетальной (хемиастериды, палеостоматиды, соналиастериды), маргинальной (стегастериды); впервые появляются формы с сочетанием перипетальной и субанальной фасциол (цикластериды) и с сочетанием перипетальной и латероанальной фасциол (схизастериды). У большинства спатангоидов развит пластрон мезакфистерального типа; у холастероидов, наряду с диастеральным, появляются ортостеральный и метастеральный пластроны. Для первого отряда характерен этмофрактный тип апикального поля, но впервые появляется и этмолитическое (*Linthia* - с сенона); для второго отряда - удлиненное апикальное поле. В сеноне появляется тенденция к редукции генитальных пор (*Orthaster*, *Cyclaster* с 3 генитальными порами). К концу маастрихта вымирает большинство характерных меловых родов отряда *Holasteroidea*; в самом конце маастрихта появляются весьма своеобразные представители этого отряда - роды *Basseaster* и *Galeaster*, которые по ряду признаков (субанальная фасциола, меридоплакоидные интерамбулакры и др.) тяготеют к современным абиссальным семействам *Urechinidae* и *Pourtalesidae*. Необходимо отметить вымирание в маастрикте микрастерид, весьма специализированных представителей отряда *Spatangoida*, группы весьма распространенной и в значительной мере определяющей облик позднемеловой фауны морских ежей.

"Р а н н е п а л е о г е н о в ы й" (датско-палеоценовый) этап. С начала датского века отмечается трансгрессия моря, правда не столь обширная, как в позднемеловую эпоху. В областях, где были развиты карбонатные, обычно мелководные, фации (органогенно-обломочные известняки, песчанистые известняки) также были довольно обильны неправильные морские ежи. Монский век характеризовался общей регрессией, значительным сокращением областей обитания морских ежей. В ряде районов (Крым, некоторые районы Кавказа, Мангышлак, Зап.Туркмения) монские отложения завершают собой единый датско-монский цикл осадконакопления и также неплохо охарактеризованы фауной морских ежей, весьма сходной с датской, но с исчезновением ряда датских и появлением некоторых типично монских видов. Рубеж между монсом и танетом почти повсеместно характеризуется перерывом в осадконакоплении, а трансгрессия танетского моря значи-

нуется, в основном, накоплением терригенных, реже терригенно-карбонатных осадков. Позднепалеоценовые морские ежи известны из ограниченного числа районов, наиболее достоверные в отношении стратиграфической датировки и наиболее богатые видами комплексы позднепалеоценовых (танетских) морских ежей известны на территории Крыма, Абхазии, Дагестана, Мангышлака. Эти комплексы по родовому составу близки к датско-нижнепалеоценовым, но характеризуются появлением немногочисленных новых родов и, по-видимому, почти полной сменой видового состава. В целом для датско-палеоценовых фаун неправильных морских ежей характерно сильное обеднение систематического состава по сравнению с поздним мелом, существование небольшого числа позднемеловых родов (представленных иными, чем в позднем мелу, видами), существование ряда специфических датско-палеоценовых родов, некоторые из которых появились в самом конце маастрихта, появлением первых немногочисленных, но очень характерных, представителей типично кайнозойских групп, расцвет которых падает уже на следующий этап.

Надотряд представлен 10 семействами (2 новых, 3 появились в самом конце мела - маастрихта), 29 родами (16 новых, 17 выкирают в датском веке и палеоцене); ряд родов - эндемичные, имеющие узко провинциальное распространение. Для холастероидов характерны - дистастеральный и ортостеральный пластроны (отсутствует метастеральный), меридоплакидное строение интерамбулакров (у урехинид) и слияние передних генитальных пластинок (Galeaster), ? отсутствие форм с маргинальной фасциолой. Для представителей отряда *Spatangoida* характерно преобладание форм с мезамфистеральным пластроном; значительное распространение форм с этмолитическим апикальным полем (схизастериды, соналиастериды, перикосмиды), наряду с существованием форм с этмофрактным полем. Почти все спатангацеи обладают фасциолами, кроме редких холастерид, и новой своеобразной типично кайнозойской группы (*Isaster*). Впервые появляются роды с сочетанием перипетальной и маргинальной фасциол. Широко представлены формы с 3 и 2 (*Kertaster*, *Brightonia*) генитальными порами. Очень характерно распространение в дании-палеоцене и исчезновение к концу палеоцена родов, которые можно считать предками современных абиссальных урехинид (*Garumnaster*, *Pomaster*) и пурталезинид (*Galeaster*) и батинального рода *Isopatagus* (*Isaster*).

"К а й н о з о й с к и й" (эоценово-четвертичный) э т а п начинается с раннего эоцена, но наиболее ярко черты этого этапа про-

являются со среднего эоцена, когда отмечаются обширные трансгрессии и отложение на больших территориях карбонатных илов и органических (нуммулитовых) известняков. Можно сказать, что с эоцена все группы неправильных морских ежей характеризуются "кайнозойским обликом". С этого времени известно большинство семейств современных неправильных морских ежей и многие современные роды.

Надотряд *Spatangacea* представлен 16 семействами (8 новых, 3 известны только по современной фауне - калиниды, астеростоматиды, эропсиды; урехиниды на этом этапе представлены единственным родом *Chelonechinus* из миоцена, а пурталезиниды и изастериды неизвестны совсем - можно предположить, что последние три группы уже в эоцене перешли к существованию на больших глубинах и потому отсутствуют в ископаемом материале); 159 родами (152 новых). На этом этапе представители отряда *Holasteroidea* являются реликтовой группой (всего 18 родов, из которых 15 являются современными батинальными и абиссальными формами), характеризуются ортостермальным пластроном, удлинением апикальным полем, сильно измененным у многих абиссальных форм (редукция генитальных пор до двух, слияние генитальных пластинок, отрыв задних окулярных пластинок и т.д.), субанальной и редко маргинальной фасциолы, весьма необычной бутылкообразной формой панциря у пурталезинид. Этот этап можно считать эпохой расцвета отряда *Spatangoida* (появляется 6 новых семейств, а в других пяти почти полностью обновляется родовой состав). Представители этого отряда характеризуются фасциолами всех типов (впервые появляется внутренняя фасциола), большинство имеет этмолитическое апикальное поле, у ряда групп наблюдается редукция генитальных пор до двух и образование монобазального поля; широко представлены формы с пластроном ультрамистермального типа; появляются и получают широкое развитие формы с сильно дифференцированными первичными иглами. Все эти особенности отражают разнообразные приспособления к закапывающемуся образу жизни и связаны с освоением различных грунтов (в том числе и грубых, песчаных) и различных глубин моря.

На основании проанализированного выше материала можно отчетливо видеть, что на рубеже мезозоя и кайнозоя происходит резкая смена (масштаб изменений гораздо более значительный, чем на любом рубеже между предшествующими этапами) в группах неправильных морских ежей (в том числе спатангацев), которая проявляется ступенчато:

- 1) на рубеже маастрихтского и датского веков возникает боль-

шинство мезозойских (поздне меловых) групп (всего вымирает 2 семейства, т.е. 25% и 32 рода, т.е. 64%); вымирание и угасание подотрядов, семейств и родов происходит постепенно, начиная с позднего мелового периода; более резкой представляется смена видового состава, который, по-видимому, полностью обновляется на этом рубеже;

2) датско-палеоценовые фауны образуют самостоятельный, очень характерный, "промежуточный" комплекс с небольшим количеством поздне меловых элементов (выскачка в видообразовании в некоторых поздне меловых родах, как например *Echinocorys*, преобладание этих видов в некоторых разрезах датского яруса, нередко приводило к ложному представлению о "меловом" облике датских фаун морских ежей), со своеобразными родами, свойственными только датскому и палеоценовому векам, и небольшим количеством типично кайнозойских родов, появившихся в это время (иногда в самом конце маастрихта) и давших начало группам, основное развитие которых происходит в эоцене и позднее; к этому времени относится также распространение родов, давших, по-видимому, начало некоторым современным глубоководным семействам спатангоидов;

3) начало эоцена характеризуется исчезновением почти всех сохранившихся меловых реликтов и знаменуется появлением (всего в эоцене появилось 4 семейства и 68 родов) и расцветом новых типично кайнозойских групп.

#### VI. ПРОИСХОЖДЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ГРУПП СОВРЕМЕННЫХ ГЛУБОКОВОДНЫХ СПАТАНГАЦЕЙ

Среди современных глубоководных морских ежей доминирующее положение занимает отряд *Holasteroidea*. Эта группа была широко распространена в мелководных эпиконтинентальных морях мелового периода и включала разнообразных по морфологии (и примитивных и весьма специализированных) представителей. Динамика разнообразия холастероидов (на родовом уровне) в разные века мелового периода примерно соответствовала таковой отряда *Spatangoida* (ис.1). На рубеже мела и палеогена картина резко изменилась. После обычного для подавляющего числа групп значительного сокращения таксономического разнообразия в палеоцене обоих отрядов, с эоцена началось бурное развитие отряда *Spatangoida*. Холастероиды же, начиная с эоцена, почти полностью отсутствуют в мелководных отложениях (за исключением некоторых регионов Южного полушария - Австралии и Новой Зеландии).

В шельфовой зоне современных морей их также почти нет, но в



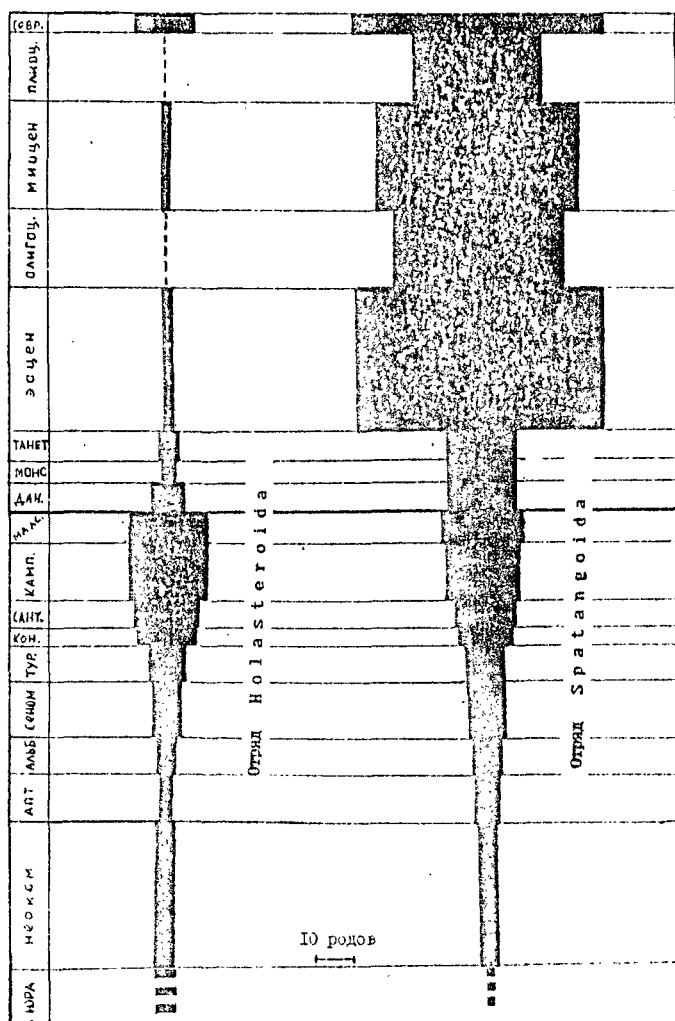


Рис. 1. Диаграмма изменения количества родов надотряда Spatangoida в меловом периоде и в кайнозое

фауне батииали и абиссали они представлены достаточно широко - 4 семейства и 13 родов, и отличаются довольно большим разнообразием жизненных форм (Миронов, 1974). При этом заметную роль в глубоководной фауне играют 2 семейства: Urechinidae и Pourtalesidae. К пурталезидам относится самый глубоководный морской ёж *Pourtalesia heptneri* (глуб. 7340 м, желоб Банда). Семейство Calymnidae представлено одним видом *Calymne relicta*, имеющим ограниченное распространение в Сев.Атлантике (ископаемые представители неизвестны), а семейство Corystidae - единственным батииальным видом - *Stereo - pneustes relictus* - в Индо-Вост-Пацифике.

История последнего семейства начинается в палеоценовых морях Австралии и Новой Зеландии; в ископаемой летописи представители трех его родов встречаются вплоть до нижнего миоцена. Характерной и очень своеобразной чертой этого семейства является наличие в пластроне непарной ростральной пластинки. Все его представители имеют субанальную фасциолу.

Где же корни абиссальных урехинид и пурталезид?

Сведения об ископаемых глубоководных бентосных макроскопических животных крайне скудны. Основные причины этого следующие:

1. редкость, если не почти полное отсутствие достоверных глубоководных отложений на современных континентах; 2. отсутствие до-незозойских отложений в осадочном чехле современных океанов; 3. малая вероятность попадания глубоководных макроостатков в керны при глубоководном бурении, из-за малого диаметра буровых инструментов и из-за сильной разреженности донного населения абиссали.

И, наконец, по-видимому, самая главная причина: 4. повышение растворимости карбонатных скелетов по мере увеличения глубины. Они совсем не могут захороняться ниже уровня компенсации карбонатов, который в современных океанах находится на глубине от 3500 до 5000 метров. А в более древние эпохи, в частности в позднем мелу, он находился примерно на 1000 м выше (Шопф, 1982). А если учесть чрезвычайно низкие скорости осадконакопления: то понятно, что мы находим в тралах, поднятых с абиссальных и ультраабиссальных глубин только живых животных, а точнее тех, которые были живыми несколько часов назад, но там практически не бывает фоссильных и суб-фоссильных остатков организмов с карбонатным скелетом.

Из сказанного следует, что при выяснении вопросов генезиса глубоководной фауны мы можем пользоваться только косвенными данными и сравнения возможно, главным образом, с шельфовыми фаунами

прошлых геологических эпох.

Впрочем, это сравнение все-таки достаточно правомочно и продуктивно, если учесть, что наиболее вероятен путь происхождения глубоководной фауны от мелководной, но не наоборот, хотя обратное влияние тоже несомненно имеет место. Второй момент - как показывают современные палеоокеанологические данные, абиссальные глубины мезозоя, в частности позднего мела с его теплым климатом, были неблагоприятны для существования донной фауны, вертикальная циркуляция была слабой, на глубинах господствовали условия стагнации и углекислого и сероводородного заражения (Шопф, 1982).

Хотя с нашей точки зрения, это не исключает локального существования абиссальной фауны.

Изучение разнообразных современных и ископаемых холастеронидов и некоторых других групп показывает, что в эволюции наблюдается комбинирование признаков, при этом наиболее четко ограниченным по комбинации признаков таксоном является род. Очень характерна мозаичная эволюция - неравномерные темпы преобразования морфологических структур в разных линиях развития, в результате чего на определенном этапе мы встречаем формы с различным сочетанием "примитивных" и "прогрессивных" черт. Например, современный *Stereorneustes* имеет ортостернальный пластрон и субанальную фасциолу, но у него все интерамбулакры амфиплакоидные, как у меловых холастерид, тогда как меридоплакоидность всех интерамбулакров, свойственная современным урехинидам, известна уже у ряда палеоценовых родов.

Мозаичный характер эволюции тесно переплетается с явлениями параллелизма. Некоторые признаки, возникающие параллельно, четко адаптивны. Например, общее упрощение структуры амбулакров - редукция петалоидов и возникновение единичных амбулакральных пор - связано с переходом к жизни на больших глубинах, где в связи с низкой температурой и высоким гидростатическим давлением сильно меняются физиологические функции, в частности функции дыхания. Это происходит во всех группах глубоководных холастеронидов (и других морских ежей) за исключением рода *Stereorneustes*, который, кстати, является самым мелководным из них. Упрощение морфо-функциональной организации очевидно было в большинстве случаев следствием широкого распространения педоморфоза в эволюции этих групп.

Указанные явления затрудняют разграничение линий развития отдельных групп, которые в иерархической системе традиционно расс-

матриваются как семейства.

При поиске предков определенных групп (в данном случае урехинид и пурталезинид) важно выявление общих тенденций развития таксона (в данном случае - отряда) и констатация времени первого появления новых черт организации (апоморфий), не свойственных более ранним этапам эволюции.

Рассмотрим основные тенденции в эволюции холастеронидов.

Позднемиоценовые представители отряда характеризовались следующими чертами, отражающими эволюционный уровень группы в целом: диастернальным, метастернальным и ортостернальным пластроном, отсутствием фасциол или только маргинальной фасциолой, амфиплакоидными парными интерамбулакрами (в некоторых случаях 1-й и 4-й интерамбулакры были меридоплакоидными), обычным удлинненным апикальным полем с 4 генитальными порами. Некоторые роды с этими чертами пережили рубеж мела и палеогена и продолжали существовать в палеоцене.

К этому же рубежу (самый конец маастрихта - палеоцен) относится появление ряда новых родов, многие черты которых свойственны кайнозойским, в том числе и современным представителям отряда. Эти роды распространены в Европейской палеогеографической области, но особенно хорошо представлены в ее восточной части (Дагестан, Мангышлак, Зап.Туркмения).

Роды *Basseaster* (даний), *Garumnaster* (даний-монс), *Pomaster* (в.палеоцен) характеризуются отсутствием передней борозды, горизонтально ориентированным перистоном, ортостернальным пластроном, меридоплакоидными 1, 2, 3 и 4 интерамбулакрами, субанальной фасциолой. Эти черты позволяют, с нашей точки зрения, считать эти роды наиболее древними представителями семейства *Urechinidae* [5, 19, 20].

Для рода *Galeaster*, развитие которого прослежено с конца маастрихта до позднего палеоцена, характерны следующие черты: хорошо выраженная у амбигуса передняя борозда, вертикально ориентированная плоскость перистона, меридоплакоидные 1 и 4 интерамбулакры, субанальная фасциола, слившиеся воедино 2 и 3 генитальные пластинки. У более поздних видов этого рода постепенно развивается разорванное апикальное поле, наблюдается тенденция к слиянию боковых окулярных пластинок с задними генитальными (формирование монобазального поля), к разрыву пластрона, а также 1 и 4 интерамбулакров, т.е. развитию пурталезинидных признаков. На основании этого род был отнесен к семейству *Pourtalesidae* [3, 19, 20].

Надо отметить, что темпы эволюции пурталезинид были более вы-

сокини, чем урехинид. Многие современные пурталезиниды крайне специализированы по сравнению с ископаемыми. Они имеют бутылкообразную форму, воронковидный ротовой аппарат, хорошо развитые приротовые иглы и веслообразные иглы пластрона. Они приобрели способность захватывать пищу не амбулакральными ножками, а приротовыми иглами и, по-видимому, способность довольно быстро передвигаться в полужидком слое донного осадка, благодаря своей обтекаемой форме и развитым локомоторным иглам.

Такое изменение жизненной стратегии очень важно в условиях крайней бедности абиссальных глубин пищевыми ресурсами.

Современные урехиниды имеют большое сходство с их ископаемыми предками. Они отличаются рядом черт, свидетельствующих об упрощении организации (круглый, субцентральный перистом, отсутствие передней борозды, иногда редукция субанальной фасциолы). Они сохранили способ питания приротовыми амбулакральными ножками, некоторые формы, вероятно, перешли к эпибентосному существованию. Их организация свидетельствует о более пассивном образе жизни по сравнению с пурталезинидами.

В связи с рассматриваемыми вопросами происхождения глубоководных групп, следует упомянуть еще один батинальный род *Isopatagus* (*Spatangoida*, *Isasteridae*) с единственным видом *I. obovatus*, обитающим в районе Малайского архипелага. Он интересен, во-первых, своим чрезвычайным сходством с палеоценовым родом *Isaster* (их, по-видимому, вообще следует объединить в один род). Во-вторых, эта группа также исчезла из палеонтологической летописи в конце палеоцена вплоть до современной эпохи.

Эти два рода можно отнести к так называемой "эхинокорисной" жизненной форме. Ее основные черты - отсутствие передней борозды, маргинальный или инфрамаргинальный перипрокт, поверхностные амбулакры, довольно слабая дифференциация покрова игл, отсутствие фасциол (или тенденция к их редукции). Эта жизненная форма - одна из самых "универсальных" в надотряде *Spatangacea*, она встречается в разных группах, начиная с юры и, по-видимому, связана с эпибентосным существованием видов, которые к ней относятся (среди глубоководных обитателей к ней можно отнести род *Urechinus*).

Современная глубоководная фауна иглокожих - образование сложное, в ней мы встречаем разновозрастные группы, основные трансформации которых происходили в кайнозое [37,43]. Выше было показано, что от появления ряда семейств и некоторых родов спатангаей, яв-

ляющихся в настоящее время обитателями глубоководных зон, приурочено к рубежу мела и палеогена. Смена мезозойской биоты на кайнозойскую была многоступенчатой. Эта смена была связана не только с вымиранием одних и появлением других групп, но в существенной мере с перераспределением групп и жизненных форм в разных зонах океана, появлением новых жизненных форм [28,30,33].

Началом формирования современных фаунистических комплексов абиссали послужило, вероятно, интенсивное заселение сублиторальных и батинальных животными абиссальных глубин в послезоценовое время, в период становления кайнозойской системы циркуляции вод в океане [43].

#### VII. ПЕРЕХОДНЫЕ ГРУППЫ В ЭВОЛЮЦИИ СПАТАНГАЦЕЙ И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

Принципиальная важность открытия переходных групп и необходимость их детального изучения очевидны. Являясь связующими звеньями между таксонами высокого ранга, они служат документальным подтверждением филогенетической связи между ними, и в большей или меньшей степени, могут свидетельствовать о характере эволюционных переходов от одних форм к другим. По этим причинам переходные группы издавна привлекали внимание многих палеонтологов. Так например, значение этих групп хорошо показано в работе Л.П.Татарина (1976).

В последние годы вновь получили распространение идеи макрогенеза, сальтационизма, согласно которым образование таксонов высокого ранга происходит путем резких изменений типа макромутаций Р.Гольдшмидта, а также типогенеза О.Шиндевольфа и т.п. (см., напр., Ивановский, 1976).

Принятие названных выше воззрений, отрицание градуалистического принципа эволюции, освобождает от необходимости поиска переходных групп и дает большую свободу в выборе предка рассматриваемого таксона, в построении филогенетических схем. Более того, известны случаи, когда формы, которые ранее трактовались как переходные, позднее лишались этого статуса исследователями, приходившими к общему заключению о принципиальной невозможности существования переходных групп.

Под влиянием этих идей была, по-видимому, написана и статья американского палеонтолога П.Кира "Быстрая эволюция у морских ежей" (Kier, 1984), который высказал в ней следующее суждение:

"Внезапное появление первых неправильных морских ежей, а также первых представителей клипеастероидов, их быстрая диверсификация показывает, что скорость эволюции была значительно более высокой, чем предполагалось ранее. Механизмы, определившие эти быстрые изменения, неясны, но эволюционные шаги должны были быть очень крупными. Если каждый случай видообразования сопровождался бы лишь небольшим морфологическим изменением, тогда мы должны были бы встретить множество промежуточных видов. Ископаемая летопись неправильных морских ежей - превосходна. Даже если быстрая эволюция и могла иметь место в периферических изолированных популяциях, то где-то в мире мы должны были бы найти эти промежуточные виды. Я считаю, что отсутствие большого числа переходных видов объясняется не тем, что они не сохранились, как ископаемые, но тем, что они никогда не существовали..."

Данное заключение П.Кира, очевидно, связано не с недостатком информации, а с определенным предпочтением концепции макрогенеза в интерпретации эволюционного процесса.

Неравномерность темпов эволюции в разные эпохи существования группы не вызывает сомнений. Однако, наблюдаемая неравномерность не противоречит и принципу постепенности развития. Эта точка зрения высказывалась в последние годы многими авторами, в том числе, например, в ряде очерков, опубликованных в двухтомнике "Современная палеонтология" (Раутиан, 1988, Шишкин, 1988).

Существование переходных групп между таксонами высокого ранга у морских ежей и их роль в эволюции можно продемонстрировать на нескольких примерах.

Рассмотрим, в частности, переходные группы между правильными и неправильными морскими ежами. Современные и большинство вымерших неправильных морских ежей резко отличаются от правильных отчетливо выраженной двусторонней симметрией, специализацией ряда органов; ю самым существенным признаком неправильных ежей считается экзоциклическое апикальное поле с перипроктом, смещенным в область 5-го интерамбулакра. Как было показано выше, неправильные морские ежи являются монофилетической группой, рано разделившейся на несколько самостоятельных эволюционных ветвей [10, 47].

У ранних юрских групп неправильных морских ежей имеется настоящее эндоциклическое апикальное поле с перипроктом, со всех сторон окруженным его пластинками. У ряда родов, таких как *Eugaster*, *Galeropus*, *Orbignyana*, стоящих у истоков развития отрядов:

Pygasteroidea, Cassiduloida и надотряда Spatangacea, мы видим разные стадии развития экзоцикличности. Каждому из них свойственно ограниченное число апоморфий, характерных для этих отрядов. Вместе с тем, у них много примитивных плезиоморфных черт, унаследованных от правильных морских ежей. Время появления новых апоморфий (передний перистом, петалоидные амбулакры и др.), даже если они вполне идентичны, у этих групп обычно не совпадает; то же происходит и с утратой плезиоморфных признаков. Мы видим здесь результат мозаичной эволюции - гетеробатмию, которая особенно наглядно проявляется в эволюции переходных групп. Другая важная особенность, которая проявилась в эволюции этих ранних групп неправильных морских ежей - окончательное освобождение перипрокта из апикального поля, то есть достижение настоящей экзоцикличности, что произошло уже в нескольких обособившихся филетических ветвях.

Второй пример перехода между группами, характеризующимися разным эволюционным уровнем, относится к надотряду Spatangacea. В юре спатангацей были представлены только так называемыми дизастеридными формами с разорванным апикальным полем, в котором задние (I и V) окулярные пластинки отодвинуты к заднему краю панциря. В начале раннего мела появились холастериды и токсастериды с сомкнутым апикальным полем (черта, свойственная в дальнейшем подавляющему большинству групп меловых и кайнозойских спатангоидов) [40].

Тенденция к сближению задних окулярных пластинок с передней частью апикального поля наметилась в поздней юре, но особенно четко она начала осуществляться с позднего оксфорда, когда появился род *Proacrolusia*. Из титона Туниса известен род *Proholaster* с сильно сближенными передней и задней частями апикального поля. Оба эти рода относятся к семейству Collyritidae [10].

В берриасе появился род *Eoholaster*, который относится уже к Holasteridae [41]. Задние окулярные пластинки у этого рода, по крайней мере одна из них, уже контактирует с передней частью апикального поля. Указанные роды я рассматриваю как переходные между коллиритидами и холастеридами.

Проявление гетеробатмии мы видим у этих переходных родов. Так, у более ранних - юрских *Proacrolusia* и *Proholaster* имеются субпеталоидные амбулакры (признак, в общем, несвойственный коллиритидам, а характерный для меловых спатангоидов), а у берриасского рода *Eoholaster* амбулакры имеют очень примитивное лентовидное строение. Все три рода имеют также примитивный гаплостеральный



пластрон (у типичных холастерид он меридостернальный). По-существу единственным апоморфным признаком *Echolaster*, позволяющим относить его к холастеридам, является контакт задних окулярных с передней частью апикального поля.

И, наконец, третий пример относится к меловым группам. Фасциолы у морских ежей-спатангоидов являются важными функциональными образованиями. Присутствие фасциол определенных типов - признак высокого таксономического ранга [31].

У семейства *Hemiasasteridae*, известного с апта, присутствует только перипетальная фасциола, а семейству *Schizasteridae*, появившемуся в позднем мелу, свойственно сочетание перипетальной и латеральной (или латероанальной) фасциол.

У вида из турона Алжира, который я условно отнес к роду *Pariaster*, на некоторых экземплярах была обнаружена неполностью сформировавшаяся ветвь диффузной латеральной фасциолы. Эту форму, по-видимому, можно считать переходной между названными семействами.

В заключение я хотел бы подчеркнуть следующее. Переходный характер указанных групп подтверждается их распространением во времени (это не просто морфологические ряды, взятые из одного временного "среза", скажем, из современной фауны). В развитии рассмотренных групп, как это видно из первого и второго примеров, наблюдаются черты, свойственные переходным группам, отмечавшиеся рядом исследователей; это - прежде всего - мозаичный характер эволюции и параллелизм.

В приведенных примерах я включил в число переходных групп не только формы, входящие в состав предкового таксона, как это было условно сделано Л.П.Татариновым, но и родоначальные формы таксона-потомка. Это позволяет в ряде случаев более детально охарактеризовать процесс перехода от предков к потомкам в единой филогенетической линии.

Переходные группы встречаются относительно редко, и это, как неоднократно отмечалось, является не только следствием особенностей эволюции, но и неполноты ископаемой летописи, пробелы которой, однако, продолжают заполняться. Это видно, в частности, и из анализа работ по ископаемым морским ежам, опубликованным в последние три десятилетия.

### VIII. ЭВОЛЮЦИОННЫЙ УРОВЕНЬ СПАТАНГАЦЕЙ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ВОЗРАСТА

Как было показано, в процессе эволюции спатангацей хорошо прослеживаются направленные необратимые изменения морфологических структур. Появление новых признаков, отсутствующих в предшествующие эпохи, определяет эволюционный уровень развития группы.

Хорошая изученность многих групп дает возможность достаточно точно определять время появления этих признаков. Первое появление каждого такого признака можно считать событием, которое является надежным стратиграфическим маркером. Так, у холастероидов гапlostернальный пластрон появляется в келловее, диастернальный - в валанжине, ортостернальный и метастернальный - в туроне, разорванный ортостернальный - в сантоне, меридоплакоидные 1-4 интерамбулакты - в самом конце маастрихта и т.д. [28]. Можно привести аналогичные примеры по таким группам признаков как апикальное поле, фасциолы, амбулакты и др. (см. раздел II).

Существенным событием в берриасе было появление в отложениях, соответствующих зоне *Tirnovella occitanica*, форм с сокнутым апикальным полем - меловых семейств холастерид и токсастерид. В юре, как известно, были распространены только формы с разорванным апикальным полем - коллиритиды и дизастериды. Это обстоятельство может служить подтверждением того, что берриасский ярус надо относить к мелу, а не к юре, как считают некоторые исследователи [38].

Интересно отметить первое появление в маастрихте холастероидов *Giraliaster*, *Basseaster*, *Galeaster* с субанальной фасциолой (признаком, характерным для палеоценовых и более поздних представителей триады). Эти роды относятся к разным семействам. Возможно, они связаны родством. Но даже если этот признак появился у них параллельно, то такой синхронный параллелизм усиливает значимость этого явления для стратиграфии. Синхронный параллелизм мы видим в различных, но близких эволюционных линиях спатангацей. У групп более далеких нередко встречается явление гетерохронного параллелизма. Так, диастернальный пластрон возникает у холастерид в валанжине, а у коллиритид - в барреме. Маргинальная фасциола у холастерид возникает в туроне, а у перикосмид - в палеоцене и т.д. Естественно, такие явления надо тщательно изучать и принимать во внимание, чтобы избежать стратиграфических ошибок.

Указанные особенности показывают, что определение геологичес-

кого возраста иногда возможно без точного таксономического определения и по фрагментарным остаткам панцирей спатангаей.

Касаясь вопросов стратиграфического значения спатангаей, необходимо подчеркнуть большую важность изучения для этих целей эволюционных рядов позднемеловых и палеоценовых родов *Micraster*, *Infulaster* - *Hagenowia*, *Pseudogibbaster* и др. (Пославская, 1958; Nichols, 1959; Smith, 1984; Москвин, 1989). Четкая направленность эволюционных изменений в этих рядах в отдельных случаях (но не всегда) объясняется изменениями среды, преимущественно состава осадка, и изменением образа жизни этих форм, в частности глубиной их закапывания в осадок.

#### IX. СИСТЕМА НАДОТРЯДА SPATANGACEA

SPATANGACEA - предложенное здесь типифицированное название для группы бесчелюстных морских ежей (*Atelostomata*) в понимании A. Smith (1984). Действительно, это единственная группа морских ежей, лишенная аристотелева фонаря на всех стадиях индивидуального развития. Отряд *Cassiduloida* выведен из ее состава, т.к. на ранних стадиях развития его представители имеют челюстной аппарат, сходство которого с таковым отряда *Clupeasteroida*, позволяет считать их родственными группами и объединять в единый надотряд *Neognathostomata*.

Надотряд *Spatangacea* объединяет отряд *Holasteroida*, характеризующийся удлинением апикальным полем и меридостеральным пластроном, и отряд *Spatangoida* с компактным апикальным полем и амфистеральным пластроном. Состав каждого из этих отрядов в общих чертах соответствует тому, как понимались эти группы авторами *Treatise on invertebrate paleontology* (1966). Однако, имеется и ряд значительных несоответствий. Они связаны с отличиями во взглядах на пути эволюции ряда групп и их родственные связи [6, 8, 9, 10, 11, 19, 22, 28, 41].

Семейство *Collyritidae* отнесено к отряду *Holasteroida*, а семейство *Disasteridae* - к отряду *Spatangoida*. Каждое из этих двух семейств подразделено на ряд подсемейств [10].

Семейство *Somaliasteridae* перенесено из отряда *Holasteroida* в отряд *Spatangoida* [10, 22].

Роды *Cyclaster*, *Brissopneustes*, *Diplodatus*, *Protobrissus*, *Plesiaster* и *Pseudogibbaster* рассматриваются в рамках семейства *Cyclasteridae*, а не *Brissidae* [5, 28].

Бериасский вид *Toxaster laffittei*, считавшийся А.Деврие родоначальником рода *Toxaster* и всего эволюционного ствола меловых спатангоидов, отнесен к роду *Eoholaster* Solov'jev, 1989 (сем. *Holasteridae*), и рассматривается мною как переходная форма между коллиритидами и холастеридами.

Роды *Isaster* (палеоцен) и современный *Isopatagus* выведены из состава семейства *Toxasteridae*; для них образовано самостоятельное семейство *Isasteridae* [28].

Роды *Basseaster*, *Garumnaster* и *Pomaster* отнесены к семейству *Urechinidae*, как самые ранние его представители, а род *Galeaster* - к семейству *Pourtalesidae* [5, 43] (см. также раздел VI).

Ниже приведена полностью система надотряда.

Надотряд SPATANGACEA Claus, 1876

[= ATELOSTOMATA Zittel, pars, nom. transl Solov'jev  
(ex SPATANGOIDA Claus, 1876)]

Отряд HOLASTEROIDA Durham et Melville, 1957

Семейство Collyritidae d'Orbigny, 1854. Подсемейство Pygorhytinae Lambert, 1909: *Pygorhytis* Pomel, 1883, байос-келловей; *Cyclo-lampas* Pomel, 1883, оксфорд-титон; *Grasia* Michelin, 1854, оксфорд; *Orbignyana* Ebray, 1860, байос-бат. Подсемейство Collyritinae d'Orbigny, 1854: *Collyrites* Des Moulins, 1835, бат-титон; *Pygomalus* Pomel, 1883, синемюр-н. келловей. Подсемейство Collyropsinae Solov'jev, 1966: *Collyropsis* Gauthier, 1896, ?келловей-берриас; *Cardiolampas* Pomel, 1883, титон; *Corthya* Pomel, 1883, неокон; *Tetraromania* Solov'jev, 1971, ?в. юра-н. мел (баррем, ?альб). Подсемейство Proholasterinae Solov'jev, 1966: *Proholaster* Gauthier, 1896. Семейство Holasteridae Pictet, 1857: *Holaster* Agassiz, 1836, валанжин-эоцен; *Aurelianaster* Lambert et Thiery, 1925, турон; *Cardiaster* Forbes, 1850, сеноман-сенон ?третичн.; *Cardiotaxis* Lambert, 1917, турон-сенон; *Cibaster* Pomel, 1883, сантон-сенон; *Echinocorys* Leske, 1778, сеноман-палеоцен; *Entomaster* Gauthier, 1888, сенон; *Eoholaster* Solov'jev, 1989, берриас; *Ganbirratia* Gauthier, 1903, датий; *Hemipneustes* Agassiz, 1836, сенон-маастрихт; *Jeronia* Seunes, 1888, датий; *Labrotaxis* Casey, 1960, альб-сеноман; *Mesaoudia* Lambert, 1917, сеноман; *Offaster* Desor, 1858, сантон-кампан; *Opisopneustes* Gauthier, 1889, сенон; *Paronaster* Airaghi, 1906, мел; *Pseudananchys* Pomel, 1883, альб-сеноман; *Pseudholaster* Pomel, 1883, ант-сенон; *Scagliaster* Munier-Chalmas, 1891, в. мел; *Sternotaxis* Lambert, 1893, турон-сенон; *Taphraster* Pomel, 1883, неокон; ? *Titana-*

ster Szorenyi, 1929, эоцен; ? Toxopatus Pomel, 1883, миоцен; Zumoffenia Fourtau, 1912, сеноман. Семейство Stegasteridae: Stegaster Pomel, 1883, сенон; Guettaria Gauthier, 1903, сеноман-сенон; Hagenowia Duncan, 1889, сanton-кампан; Infulaster Desor, 1858, турон-коньяк; Lampadaster Cotteau, 1889, сенон; Lampadocorys Pomel, 1883, сеноман-сенон; Pseudoffaster Lambert, 1924, сanton-маастрихт; Rispolia, кампан-маастрихт; Tholaster Seunes, 1890, маастрихт. Семейство Corystidae Foster et Philip, 1978: Corystus Pomel, 1883, в.эоцен-н.миоцен; Cardabia Foster et Philip, 1978, палеоцен; Huttonechinus Foster et Philip, 1978, олигоцен. Stereopneustes de Meijere, 1902, совр.; Семейство Urechinidae Duncan, 1889: Urechinus A. Agassiz, 1879, совр.; Chelonechinus Bather, 1934, миоцен; Basseaster Lambert, 1936, маастрихт-даний; Garumnaster Lambert, 1907, датский; Pilematechinus A. Agassiz, 1904, совр.; Plexechinus A. Agassiz, 1896, совр.; Pomaster Bajarunus, 1949, в.палеоцен; Семейство Calymnidae Mortensen, 1907: Calymne Thomson, 1877, совр. Семейство Pourtalesidae A. Agassiz, 1881: Pourtalesia A. Agassiz, 1881, совр.; Ceratophysa Pomel, 1883, совр.; Cystocrepis Mortensen, 1907, совр.; Echinocrepis A. Agassiz, 1879, совр.; Echinostira Mortensen, 1907, совр.; Galeaster Seunes, 1889, маастрихт-в.палеоцен; Helgocystis Mortensen, 1907, совр.; Spatagocystis A. Agassiz, 1879. Uncertain families: Sternopatus de Meijere, 1902, совр.; Giraliaster Foster et Philip, 1978.

#### Отряд Spatangoida Claus, 1876

Семейство Disasteridae Gras, 1848. Подсемейство Disasterinae Gras, 1848: Disaster Agassiz, 1836, келловей-готерив. Подсемейство Tithoninae Solovjev, 1966: Tithonia Pomel, 1883, бар-неоком; Metaporinus Agassiz, 1884, оксфорд; Daliaster Pomel, 1883, валанжин; Acrolusia Lambert, 1920, неоком. Семейство Toxasteridae Lambert, 1920: Toxaster L. Agassiz, 1840, баррем-сеноман; Aphelaster Lambert, 1920, готерив; Epiaster d'Orbigny, 1853, баррем-сеноман; Heteraster d'Orbigny, 1853, баррем. Семейство Hemiasteridae Clark, 1917: Hemiaster (Hemiaster) Agassiz, 1847, ант-эоцен; H. (Bolbaster) Pomel, 1869, маастрихт-палеоцен; H. (Gregoryaster) Lambert et Thiery, 1924, сеноман-ныне; H. (Leymeriaster) Lambert et Thiery, 1924, сеноман-сенон; H. (Trachyaster) Pomel, 1869, палеоцен-плиоцен; Cheopsia Fourtau, 1908, эоцен; Crucibrissus Lambert, 1920, эоцен; Distefanaster Checchia-Rispoli, 1902, эоцен; Ditrema Munier-Chalmas, 1885, эоцен-плиоцен; Douvillaster Lambert, 1917, ант-турон; Hernandezaster Sanchez Roldan,

1949, олигоцен; Heterolampas Cotteau, 1862, сенон; Holcorpeustes Cotteau, 1889, эоцен; Hupsopatagus (Hupsopatagus) Pomel, 1869, эоцен-слигоцен; H. (Leopneustes) Cotteau, 1885, эоцен-олигоцен; Isopetalum Lambert, 1911, олигоцен; Macraster Roemer, 1888, апт-сеноман; Opissaster Pomel, 1883, эоцен-плиоцен; Palhemiaster Lambert, 1916, апт-сеноман; Polydromaster Lambert, 1920, сеноман Psephoaster McNamara, 1987; в. эоцен-н. миоцен; 1920, сеноман; Sarsiaaster Mortensen, 1950, современный; Vomeraster Lambert, 1920, сенон; Washitaster Lambert, 1927, альб. Семейство Palaeostomatidae Loven, 1867: Palaeostoma Loven, 1872; Coraster Cotteau, 1886, в. кампан-в. палеоцен; Homoeaster Pomel, 1883, маастрихт-н. палеоцен; Lambertiaster Gauthier, 1892, сенон; Leiostomaster Lambert, 1920, сенон; Orthaster Moskvina, 1982, в. кампан-в. палеоцен. Семейство Somaliasteridae Wagner et Durham, 1966: Somaliaster Hawkins, 1935, сенон; Brighonia Kier, 1957, палеоцен; Iraniaster Cotteau et Gauthier, 1895; Leviech'nus Kier, 1957, палеоцен. Семейство Schizasteridae Lambert, 1905: Schizaster (Schizaster) L. Agassiz, 1836, эоцен-ныне; S. (Hypselaster) Clark, 1917-совр.; S. (Paraster) Pomel, 1869, эоцен-ныне; S. (Tripylaster) Mortensen, 1907, совр.; Abatus Troschel, 1851, совр.; Agassizia (Agassizia) Agassiz et Desor, 1847, эоцен-ныне; A. (Anisaster) Pomel, 1886, эоцен-олигоцен; Amphipneustes Koehler, 1900, совр.; Brisaster Gray, 1855, палеоцен-ныне; Caribbaster Kier, 1984, эоцен; Diploporaster Mortensen, 1950, совр.; Faorina Gray, 1851, совр.; Hemifaorina Jeannel et Martin, 1937, в. миоцен; Hemigymania Arnaud, 1898, датский; Linthia (Linthia) Desor, 1853, сенон-плиоцен; Linthia (Lutetiaster) Lambert, 1920, эоцен-миоцен; Moira (Moira) A. Agassiz, 1872, совр.; Moira (Moiropsis) A. Agassiz, 1881, миоцен-ныне; Neopraster Markov, 1990, палеоцен; Parabrisus Bittner, 1880, эоцен; Periaaster d'Orbigny, 1853, сеноман-эоцен; Peribrissus Pomel, 1869, миоцен; Prenaster (Prenaster) Desor, 1853, эоцен; P. (Protenaster) Pomel, 1883, совр.; P. (Saviniaster) Lambert, 1911, эоцен; Proraster Lambert, 1895, сеноман-сенон; Pseudobrissus Lambert, 1905, миоцен; Pseudolinthia Markov, 1990, датский; Schizocosmus Markov, 1990, совр.; Schizopneustes Thiery, 1907, датский; Tripilus Philippi, 1845, совр. Семейство Pericosmidae Lambert, 1905: Pericosmus (Pericosmus), L. Agassiz, 1847, эоцен-ныне; P. (Lambertona) Sanchez Roig, эоцен; P. (Victoriaster) Lambert, 1920, миоцен; Kertaster Bajarunas, 1934, палеоцен.

Семейство Aeropsidae Lambert, 1996: Aeropsis Mortensen, 1907, совр.; Aceste W. Thomson, 1877, совр. Семейство Micrasteridae Lambert, 1920: Micraster L. Agassiz, 1836, сеноман - н. маастрихт;

Gibbaster Gauthier, 1887, сантон-кампан; Isomicraster Lambert, 1901, турон-маастрихт. Семейство Cyclasteridae Poslavskaja, 1964: Cyclaster Cotteau, 1856, сенон-ныне; Brissopneustes Cotteau, 1886, кампан-эоцен; Diplodetus (Diplodetus) Schluter, 1900, сантон-эоцен; D. (Proto-brissus) Lambert, 1907, сантон-даний; Plesiaster Pomel, 1883, сантон-кампан; Pseudogibbaster Moskvina, 1983, палеоцен. Семейство Brissidae Gray, 1855: Brissus Gray, 1825, эоцен-ныне; Aguajoaster Sanchez Roig, 1952, эоцен; Anabryssus Mortensen, 1950, совр.; Anametalia Mortensen, 1950, совр.; Arcaechinus Kier, 1957, н эоцен; Brissopatagus Cotteau, 1863, эоцен; Brissopsis L. Agassiz, 1847, эоцен-ныне; Cionobryssus A. Agassiz, 1879; Eupatagus (Eupatagus) L. Agassiz, эоцен-ныне; E. (Gymnopatagus) Doderlein, 1901, эоцен-ныне; Fernandezaster Sanchez Roig, 1952, эоцен; Fourtaunia Lambert, 1902, эоцен-олигоцен; Gillechinus Fell, 1964, в. эоцен; Gualtieria (Gualtieria) Agassiz, 1847, эоцен-олигоцен; G. (Blaviaster) Lambert, 1920, эоцен; G. (Granobryssoides) Lambert, 1920, миоцен; Herreraster Sanchez Roig, 1951, олигоцен; Hikelaster Lambert et Thiery, 1920, миоцен; Idiobryssus Clark, 1939, совр.; Lajanaster Sanchez Roig, 1926, олигоцен-миоцен; Lissospatangus Mortensen, 1950, совр.; Macropneustes (Macropneustes) L. Agassiz, 1847, эоцен-ныне; M. (Deakia) Pavay, 1875, эоцен; Mariania Airaghi, 1901, олигоцен-миоцен; Mauritana-ster Lambert, 1920, третичн.; Megapneustes Gauthier, 1898, эоцен; Meoma (Meoma) Gray, 1851, совр.; M. (Plehotenia) H. L. Clark, 1917, совр.; M. (Schizobryssus) Pomel, 1869, эоцен; Metalia Gray, 1855, ?эоцен-ныне; Migliorina Checchia-Rispoli, 1942, эоцен; Neopneustes Duncan, 1889, совр.; Pharaonaster (Pharaonaster) Lambert, 1920, эоцен; P. (Thebaster) Checchia-Rispoli, 1941, эоцен; Plagiobryssus (Plagiobryssus) Pomel, 1883, совр.; P. (Rhabdobryssus) Cotteau, 1889, совр.; Plesiopatagus Pomel, 1883, эоцен; Radiobryssus Fourtau, 1913, миоцен; Rhynobryssus A. Agassiz, 1872, совр.; Rojasia Sanchez Roig, 1951, эоцен; Spatangobryssus Clark, 1923, совр.; Spatangomorpha Boehm, 1882, миоцен-плиоцен; Stomatopus Cotteau, 1888, эоцен; Trachypatagus Pomel, 1869, эоцен-миоцен; Unifascia Cooke, 1959, эоцен. Семейство Spatangidae Gray, 1825: Spatangus (Spatangus) Gray, 1825, эоцен-ныне; S. (Granopatagus) Lambert, 1914, эоцен-ныне; S. (Phymapatagus) Lambert, 1910, эоцен-миоцен; S. (Platysparus) Pomel, 1883, эоцен-миоцен; Aelospatangus Koch, 1885, эоцен-миоцен; Hemimaretia Mortensen, 1950, совр.; Laevipatagus Noetling, 1885, эоцен; Maretia Gray, 1855, эоцен-ныне; Nacospatangus (Nacospatangus) A. Agassiz, 1873, совр.; N. (Pseudomaretia) Koghlér, 1914, совр.; Paramaretia Mortensen, 1950, совр.; Semipetalon Szorenyi, 1963, в. эоцен. Семей-

ство Loveniidae Lambert, 1905: Lovenia (Lovenia) Desor, 1847, совр.; L. (Vasconaster) Lambert, 1915, эоцен-ныне; Breynia Desor, 1847, олигоцен-ныне; Chuniola Gagel, 1903, миоцен; Rhinocardium Gray, 1825, олигоцен-ныне; Homolampas A. Agassiz, 1874, совр.; Pseudolovenia Agassiz et Clark, 1907, совр.; Verbeekia Fritsch, 1877, эоцен. Семейство Asterostomatidae Pictet, 1857: Asterostoma Agassiz, 1847, эоцен; Antillaster Lambert, 1909, эоцен-миоцен; Argopatagus A. Agassiz, 1879, совр.; Brissolampas Pomel, 1883, миоцен; Brissomorpha Laube, 1871, миоцен; Cleistechinus Loriol, 1882, миоцен; Delopatagus Koehler, 1907, совр.; Elipneustes Koehler, 1914, совр.; Genicopatagus A. Agassiz, 1879, совр.; Heterobrissus Manzoni et Mazzetti, 1877, миоцен-ныне; Linopneustes A. Agassiz, 1881, совр.; Megapetalus Clark, 1929, миоцен; Moronaster Sanchez Roig, 1952, эоцен; Palaeobrissus A. Agassiz, 1883, совр.; Palaeropus Loven, 1872, совр.; Paleopneustes A. Agassiz, 1873, третичн.-совр.; Paleotrema Koehler, 1914, совр.; Peripatagus Koehler, 1895, совр.; Platybrissus (Platybrissus) Grube, 1865, миоцен-ныне; P. (Eurypatagus) Mortensen, 1948, третичн.-ныне; Plesiozonus de Meijere, 1902, совр.; Prosostoma Pomel, 1883, миоцен; Pycnolampas Agassiz et Clark, 1907, совр.; Pygospatagus Cotteau, 1811, эоцен. Scrippsechinus Allison, Durham, Minz, 1967. Семейство Isasteridae Soloviev, 1980: Isaster Desor, 1858, палеоцен; Isopatagus Mortensen, 1948, совр. Incertae familiae: Barnumia Cooke, 1953, ? кампан; Cestobrissus Lambert, 1912, эоцен; Cottreaucorys Lambert, 1920, маастрихт; Enichaster Loriol, 1882, олигоцен; Gonzalezaster Sanchez Roig, 1952, в. эоцен; Homoepetalus Arnold et Clark, 1934, третичн.; Vazzettia Lambert et Thierry, 1915, миоцен; Niponaster Lambert, 1920, в. мел; Nadobrissus Lambert, 1920, миоцен; Royasendia Airaghi, 1901, в. эоцен; Turanglaster Soloviev et Melikov, 1963, кампан.

#### ВЫВОДЫ

1. Разработана проблема путей и закономерностей эволюции морских ежей надотряда Spatangacea, основанная на детальных морфологических исследованиях ископаемых представителей группы, преимущественно в диапазоне от средней юры до палеоцена, и изучении морфологии, онтогенеза и экологии ряда современных видов.

2. Прослежены прогрессивные эволюционные изменения морфологических структур, имеющих важное функциональное значение - апикального поля, амбулакров, пластрона, фасциол. Выявлены процессы олигомеризации и специализации, обусловленные дифференциацией органов



захвата пищи, дыхания, удаления продуктов жизнедеятельности, локомоции в связи с переходом к закапывающемуся образу жизни и детритофагии.

3. Рассмотрены особенности развития симметрии панциря и отдельных его частей, метамерии амбулакральных полей и явлений диссимметрии.

4. Анализ современных данных о ранней эволюции неправильных морских ежей подтверждает представление о том, что они являются монофилетической группой. Показано, что спатангаеи ответвились от эволюционного ствола неправильных морских ежей в средней юре. Ранняя синапоморфия спатангаей - разорванное апикальное поле - основное отличие от галеропигид, группы, развивавшейся параллельно и давшей начало отряду *Cassiduloida*.

5. В историческом развитии надотряда *Spatangacea* выделены следующие этапы: 1. юрский. 2. "раннемеловой", 3. "среднемеловой", 4. "позднемеловой", 5. раннепалеогеновый, 6. "кайнозойский" (эоцен-новочетвертичный). Каждый из этих этапов характеризуется эволюционным уровнем группы, появлением или доминированием определенных семейств и родов, динамикой их разнообразия.

6. Подробно исследованы развитие и смена спатангаей на рубеже мезозоя и кайнозоя. Значительное вымирание семейств и родов и почти полная смена видовых комплексов произошла на границе маастрихта и дания. Промежуточный объединенный комплекс характерен для палеоцена, где появилось еще относительно небольшое количество кайнозойских родов и семейств. К концу палеоцена вымерла основная масса меловых реликтов. Начало эоцена ознаменовалось появлением подавляющего большинства собственно кайнозойских семейств и многих современных родов спатангаей.

7. Рассмотрена проблема происхождения современных глубоководных групп холастероидов. Первые представители семейств *Urechinidae* и *Pourtalesiidae* появились в самом конце мела и начале палеогена в относительно мелководных бассейнах. Почти полное исчезновение их из ископаемой летописи, начиная с эоцена, свидетельствует об их переходе в эти эпохи к существованию на больших глубинах. Начало формирования современных фаунистических комплексов абиссали относится, вероятно, к послеоценовому времени - периоду становления кайнозойской системы циркуляции вод в океане.

8. Рассмотрены особенности эволюции переходных групп между ранними спатангаеями и их "правильными" предками, между коллири-

тидами и холастеридами, между хемиастеридами и схизастеридами. Выявлены основные черты, свойственные развитию этих групп - мозаичный характер эволюции и наличие параллелизмов.

9. Установлены направленные необратимые изменения в ходе эволюции спатангаей, которые проявляются в возникновении новых признаков, отсутствующих в предшествующие эпохи. Эти признаки определяют эволюционный уровень группы. Первое появление каждого такого признака рассматривается как событие, являющееся надежным стратиграфическим маркером. От ранга таксона, эволюцию которого мы рассматривали, зависит детальность стратиграфического расчленения.

10. Внесены существенные изменения в систему надотряда *Spatangacea*, связанные с новыми представлениями об эволюции групп и их филогенетических связях.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Паразит *Canceripustula* поселяется у позднемюрского морского ежа // Палеонтол. журн., 1961, N4, с.115-119.

2. Особенности развития некоторых ранних групп неправильных морских ежей // Бюлл. МОИП, отд.геол., 1963,38(2), с.161.

3. Образ жизни неправильных морских ежей и возможности его выяснения на основе морфофункционального анализа // Бюлл.МОИП, отд.геол.,1964, т.39(5), с.148-149.

4. Новый род морских ежей *Turanglaster* из верхнего мела Туркмении и Азербайджана // Палеонт.журн.,1963, N1, с.105-110 (соавтор О.Г.Меликов).

5. *Echinoidea*. Морские ежи. Систематическая часть (отряд *Spatangoida*) // Основы палеонтологии. Иглокожие, гемихордовые, погонофоры, щетинкочелюстные. М., Недра,1964, с.174-189 (соавтор Н.А.Пославская).

6. Класс *Echinoidea*. Морские ежи. Систематическая часть (Отряд *Cassiduloida*) // Основы палеонтологии. Иглокожие, гемихордовые, погонофоры, щетинкочелюстные. М., "Недра", 1964, с.171-174 (соавтор О.И.Шмидт).

7. Палеонтологический словарь (*Echinodermata*, *Eleutherozoa*) // М., "Наука", 1965, 615 с.

8. Морфология и эволюция коллиритид и дизастерид и систематика морских ежей отряда *Spatangoida* // Тезисы XII сессии Всес. палеонтол. об-ва. Л., 1966, с.44-45.

9. Морфология и эволюция дизастеридных морских ежей и систе-

матика *Spatangoida* // Тр. XII сессии Всес. палеонтол. об-ва, Л., "Наука", 1968, с. 108-115.

10. Позднекрейдовские и раннемеловые дизастеридные морские ежи СССР // Тр. ПИН АН СССР, 1971, т. 131, 124 с.

11. Некоторые вопросы систематики морских ежей спатангоидов // Первый Всес. colloquium по иглокожим, тезисы докл., М., 1971 (Палеонтологический ин-т АН СССР, Научный совет АН СССР по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов"), с. 31-32.

12. Закономерности в филогенезе неправильных морских ежей // Бюлл. МОИП, отд. геол., 1972, т. 47(5), с. 175-176.

13. Этапность в развитии неправильных морских ежей и их смена на рубеже мезозоя и кайнозоя // Совещание по теме "Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя", тезисы докл. и методические материалы. М., 1972. (Научн. совет АН СССР по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов", МОИП), с. 29-39 (соавторы М.М. Москвин и Л.Г. Эндельман).

14. Особенности распространения меловых морских ежей в Северо-Западной Африке // Научная конф. по проблеме "Стратиграфия и палеонтология мезозоя и кайнозоя Северо-Западной Африки". М., 1972, с. 29-31 (соавторы М.М. Москвин и Л.Г. Эндельман).

15. Палеобиографические особенности позднемеловой фауны Северной Африки // Научн. конф. по проблеме "Стратиграфия и палеонтология мезозоя и кайнозоя Северо-Западной Африки", М. 6, 1972, с. 37-41 (соавторы Д.П. Найдин, М.М. Москвин, Н.Я. Бланк, В.Н. Шиманский, Л.Г. Эндельман).

16. О некоторых результатах изучения морских ежей Японского моря // Бюлл. МОИП, отд. геол., 1973, т. 48 (3), с. 159-160.

17. Тип Echinodermata. Иглокожие // Руководство по учебной геологической практике в Крыму, т. 1, М., 1973, "Недра", с. 162-166.

18. О личиночной стадии в онтогенезе морских ежей // Планктон и органический мир пелагиали, тезисы докл. XIX сессии Всес. палеонтол. об-ва, Л., 1973, с. 30-31 (соавтор Г.А. Крючкова).

19. Закономерности эволюции морских ежей подотряда *Meridosternina* и происхождение глубоководных семейств *Urechinidae* и *Pourtalesiidae* // Материалы Советско-Японского симпозиума. "Биология морских моллюсков и иглокожих", Владивосток, 1974, с. 147-149.

20. Evolutionary features of the suborder Meridosternina (Echinoidea) and origin of the deep-water families Urechinidae and Pourtalesidae // The Biology of Marine Molluscs and Echinoderms. Abstracts of papers to be delivered at Soviet-Japanese Symposium on Marine Biology. Vladivostok, 1974, p. 60.

21. О личиночной стадии морских ежей // Палеонтол. журн., 1975, N4, с. 63-71 (соавтор Г.А.Крючкова).

22. Развитие и систематическое значение пластронов у морских ежей-спатангоидов // Систематика, эволюция, биология и распространения современных и вымерших иглокожих. Л., 1977, с. 62-66.

23. О донной фауне глубоководных желобов западной части Тихого океана // Бюлл. МОИП, отд. геол., 1978, т. 53(3), с. 148-149 (соавтор А.Н.Миронов).

24. О некоторых вопросах этапности развития органического мира // Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М., 1978, "Наука", с. 5-16 (соавтор В.Н.Шиманский).

25. Эволюция апикального поля у морских ежей спатангоидов // Материалы IV Всес. коллоквиума п. иглокожих. Тбилиси, 1979 (Тбилисский гос. университет, Научный совет АН СССР по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов"), с. 185-190.

26. Некоторые особенности крупных перестроек биосферы в фанерозое // Палеонтология и эволюция биосферы. Тез. докл. XXV сессии Всес. палеонтол. об-ва, Л., 1979, с. 52-53 (соавторы В.Н.Шиманский и В.В.Друщиц).

27. О морских ежах коралловых рифов // Палеонтология. Материалы научн. заседаний секции палеонтологии МОИП за 1977-78 г.г., М., "Наука" 1980, с. 93-94.

28. Класс Echinoidea. Морские ежи // Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. Мшанки, членистоногие, иглокожие. М., 1980, "Наука", с. 116-167 (соавторы М.М.Москвин и Л.Г.Эндельман).

29. Мозаичная эволюция и спорные вопросы систематики морских ежей // Бюлл.МОИП, отд. геол., 1982, т. 55(3), с. 119.

30. Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира // М., "Наука", 1982, 40 с (соавтор В.Н.Шиманский).

31. Развитие и систематическое значение фасциол у морских ежей спатангоидов // Сравнительная морфология, эволюция и расп-

ространные современных и вымерших иглокожих. Тезисы V Всес. симпозиума по иглокожим, Львов, 1983, с.65-66.

32. Симметрия морских ежей спатангоидов // Бюлл. МОИП, отд.геол., 1983, т.58(4), с.134.

33. Особенности перестроек биосферы в фанерозое // Палеонтология и эволюция биосферы. Труды XXV сессии Всес. палеонтол. об-ва, Л., "Наука", 1983, с.78-87 (соавторы В.В.Друщиц и В.Н.Шиманский).

34. Берриаски этап в развитии морских ежей // Сравнительная морфология, эволюция и распространение современных и вымерших иглокожих. Тезисы V Всес. симпозиума по иглокожим, Львов, 1983, с.38-40 (соавтор С.В.Лобачева).

35. Морские ежи (Echinoidea) // Справочник по систематике ископаемых организмов (таксоны отрядов и высших групп). М., "Наука", 1984, с.101-104.

36. Особенности организации ордовикских морских ежей // Бюлл. МОИП, отд.геол., 1986, т.61(4), с.151.

37. История формирования глубоководной фауны иглокожих // Важнейшие биотические события в истории Земли. Тезисы докладов XXXIII сессии Всес. палеонтол. об-ва, Таллинн, 1986, с.64-65 (соавтор А.Н.Миронов).

38. Эволюция и филогения раннемеловых морских ежей-спатангоидов // Проблемы систематики и филогении иглокожих. Тезисы докладов VI Всес. симпозиума по иглокожим. Таллинн, 1987, с.83-84 (соавтор С.В.Лобачева).

39. О магnezизации скелета морских ежей // Проблемы систематики и филогении иглокожих. Тезисы докладов VI Всес. симпозиума по иглокожим. Таллинн, 1987, с.26-29 (соавтор Л.А.Дорофеева).

40. Переходные группы в эволюции морских ежей // Филогенетические аспекты палеонтологии. Тезисы докл. XXXV сессии Всес. палеонтол. об-ва, Л., 1989, с.51.

41. Новый род морских ежей *Echolaster* (Spatangoida, Holasteridae) из берриаса // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989, с.148-155.

42. О высших таксонах иглокожих // Систематика и филогения беспозвоночных. М., "Наука", 1990, с.132-146.

43. История формирования глубоководной фауны иглокожих // Важнейшие биотические события в истории Земли. Тр. XXXIII сессии Всес. палеонтол. об-ва. Таллинн, 1991, с.135-142 (соавтор А.Н.Миро-

нов).

44. Морски ежи-скизастериды на рубеже мела и палеогена // Бюлл. МОИП, отд. геол., 1992, т. 67, N3, с. 133 (соавтор А.В. Марков).

45. О половом диморфизме морских ежей // Бюлл. МОИП, отд. геол., 1992, т. 67, N3, с. 112-113 (соавтор Л.Г. Эндельман).

46. Изменение морской биоты на рубеже мезозоя и кайнозоя // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы, 1993, вып. 1, М. "Недра" (соавторы Л.А. Вискова, А.В. Марков, В.Н. Шиманский, Е.Б. Наймарк).

47. Особенности эволюции морских ежей при переходе от Regularia к Irregularia // Бюлл. МОИП, отд. геол., 1993, т. 68, N1, с. 133.

*Г. С. Левин*

*МГГУ 36.82.51 от 100*