

РГБ ОА

- 7 ИЮНЬ 1993 РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ПАЛЕОНОТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

---

*На правах рукописи*

СОЛОВЬЕВ Андрей Николаевич

УДК 575.86 : 593.954 + 563.954

**ЭВОЛЮЦИЯ МОРСКИХ ЕЖЕЙ  
НАДОТРЯДА 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. » Октября 1993 г.  
в 14 час. на заседании специализированного ученого совета  
Д.002.47.01 при Палеонтологическом институте РАН (Москва,  
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. » Ноября . . 1993 г.

Отзывы, заверенные печатью учреждения, в двух экземплярах  
просим направлять по адресу: 117647, Москва, Профсоюзная  
ул., 123, Палеонтологический институт РАН, ученому  
секретарю.

Ученый секретарь специализированного совета

Е. Л. Дмитриева.

*E. Dmitrieva*

## ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Морские ежи надсемейства *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 *Poortalesiidae* 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 спатангаций имеют узкое стратиграфическое и широкое географическое распространение, что позволяет использовать их для расчленения и корреляции неозойских 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 палеоценца (включая датский ярус), поскольку в конце мела исчезли такие важные группы, как аммониты, белемниты и иноцерамы.

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. Спатангаций представляют интересный материал и для освещения 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 спатангациям, остается 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 целостной 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 корсских 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 истрологических 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 спатангей к закапывающему образу жизни.

Выдвинут ряд новых положений, касающихся развития двусторонней симметрии, явлений диссимметрии и метамерии амбулакральных полей спатангей.

Показано значение изучения переходных групп для освещения вопросов происхождения неправильных ежей и закономерностей эволюции спатангей; 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 спатангей в стратиграфических построениях.

Материал. В основу работы положены результаты морфологического изучения юрских, келовых, палеогеновых спатангей, собранных автором во время экспедиционных исследований в Крыму, на Кавказе, в Донецком крае, на побережье Мангышлак, 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 сотрудниками НИЛЗарубежгеологии. В разные годы мною изучались материалы, как с территории нашей страны, так и из некоторых западноевропейских местонахождений, хранящиеся в Московском университете, ЦИНГ" 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 спатангидов *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 спатангид.

В диссертации учтены данные по морфологии, эволюции, систематике и стратиграфическому распространению спатангид, 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.Коскина, А.Н.Миронова, А.В.Маркова, Р.М.Kier, G.Ernst, W.Jeśionek-Szymańska, St.Maczynska, G.Philip, R.Foster, K.Namara, A.Smith.

Апробация работы. Отдельные части и положения работы диссертации на 11 заседаниях секции палеонтологии Московского общества испытателей природы (1962-1993 г.г.), на XII, XIV, XXV, XXXII 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, Боржоми, Львов, Таллинн), на Советско-Японском симпозиуме "Биология морских коллюсков 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.

Публикаций. По теме диссертации опубликовано 47 работ, в их числе 3 монографии (две в соавторстве) и разделы по отрядам *Spatangoidea* 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.Будину, 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.Крючковой, З.В.Крячковой, Е.И.Кузьминичевой, В.Б.Кушлиной, Г.П.Леонову, С.Е.Лобачевой, Г.А.Логиновой, В.П.Макридину, А.В.Маркову, О.Г.Меликову, А.Н.Миронову, И.А.Михайловой, С.Мончинской, М.М.Москвину, Д.В.Наумову, 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.И.Шиманскому, В.Шиманской, Н.В.Шиманской, О.И.Шнайдт, Л.Г.Эндельману, Б.Т.Янину, которые в разное время оказывали мне помощь и поддержку в моей работе.

## I. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОРСКИХ ЕЖЕЙ НАДОТРЯДА SPATANGACEA

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

**Морфология.** Спатангиды характеризуются удлиненно-овальным, яйцевидным, сердцевидным, иногда бутылковидным панцирем. Перистом передний. Перилукт от супрамаргинального до инфрамаргинального. Апикальное поле удлиненное или компактное (этмофрактное или стмолитическое), редко монобазальное, иногда разорванное, от четырех до двух генитальных пор. Амбулакры лентовидные, чаще - петалоидные, с дыхательными ножками; петалоиды могут быть значительно углублены. В непарном (5-м) интерамбулакре 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 расположеными мелкими гранулами, к которым прикрепляются видоизмененные иглы - клавулы. 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 яиц 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 "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].

Плутоус спатангоянд - наиболее сложно построенная личинка по сравнению с другими современными группами, у которых изучен онтогенез. Она обладает пятью или шестью парами рук и непарным аборальным 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 спатангаций, приводящая в процессе эволюции к исключительному разнообразию формы панциря и отдельных его структур, обусловлена максимальным разногабаритием 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 спатангаций 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 приготовленными амбулакральными кожками происходит путем слизистой адгезии. Этот способ питания иногда дополняется сестонофагией. Жизнь в тол-

ще грунта обеспечивается высокое специализированными акулакральными ножками и иглами, выполняющими функции захвата пищи, грызания, закапывания, локомоции и удаления продуктов жизнедеятельности. Некоторые спатангацы вторично перешли к эпибентосному существованию.

Как и другие группы морских ежей, спатангацы обитают преимущественно в водах с нормальной океанической соленостью, но известны случаи достаточно долгого существования псевдопопуляций некоторых видов в районах с сильным опреснением. Например, *Echinocardium flaveescens* и *Brissopsis 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 спатангацы 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 *Pourtalezia 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 *Holasteroida* характеризуется удлиненным 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 катапикальных пластинок (род *Orbignyanus*, ср.юра, байос, бат).

Далее происходит значительное смещение задних окулярных пластинок, продолжающих контактировать с перипроктом, к заднему краю панциря (роды *Rugoglyptis* и *Rugomalus*, 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 *Tetrapromania*, датирующий до баррема).

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

Сокращение размеров задних окулярных пластинок привело к формированию удлиненного апикального поля *Holaster*. Этот тип прослеживается, как правило, не претерпевая значительных изменений, в линиях развития холастерида (и.мел-ныне) и стегастерида (в.мел). Правда, встречаются 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 - и.кампан) характерно отклонение от обычной удлиненной 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 удлиненного наблюдается и у ряда датско-монских видов рода *Echinocorys*.

В семействе *Pou-talesiidae*, 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 пурталезийид 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 *Spatangoidea* (по классификации, предложенной ню [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 дистастирида 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. praeconvexa* I и V окулярные и 5-я генитальная пластинки окружают перипрокт. В конце юры и в неокоме 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 бегриасских 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 эндофрактный тип компактного апикального поля с эксертными боковыми окулярными пластинками (*Toxasteridae*, *Hemasteridae*, *Micrasteridae*). 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 - энтолитический, с мадрепоритом, разделяющим сидние окулярные пластинки (*Schizasteridae*). Этот тип апикального поля становится доминирующим в кайнозое (начиная с эоценена). Он характерен для перикосид, спатангид, ловениид.

Другое важное явление - редукция генитальных пор - начинает проявляться со второй половины позднего мела. Так, у представителей рода *Orthaster* (санктон-в.палеоцен) отсутствует пора на 4-й генитальной пластинке. Значительно чаще подвергается редукции генитальная пора на мадрепорите (некоторые циклостериды, спатангиды и другие группы). Такие формы, появляясь в конце мела среди циклостерид, приобретают достаточно широкое распространение в даний-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 перикосид 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 конобакального апикального поля. Этому процессу среди амфистерни-

подвергается лишь этнолитическое апикальное поле (у разных семейств, начиная с юрена).

Интересно, что "слиянию" в разных комбинациях подвергаются разные генитальные пластинки, и из тетрабазального апикального поля формируется трибазальное, дигазальное 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 очевидно, 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 спатангидов к закапывающемуся образу жизни, многие изменения в строении апикального поля нуждаются в функциональной интерпретации.

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

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

У наиболее ранних представителей надотряда - среднеюрских коллиритид (роды *Orbignyana*, *Pygorhytis*) характер пор в филодиях почти не отличается от других частей амбулакральных полей. Поры располагаются триадами, имеется значительное количество окклюдированных 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 разгнития филодиев наблюдаются у позднеюрских видов родов *Pygmalius* и *Collyrites*. У этих родов перистой 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 *Collygopsis* (оксфорд-берриас) и у ранненелового рода *Tetragomania* происходит дальнейшее сокращение числа приротовых пластинок, окклюдированные пластинки исчезают совсем, а крупные поры в каждой серии расположены однорядно. К собственно филодиальным частям можно отнести около 5 пар пластинок в каждом парном поле, а в III анбулакре - 2-3 пары. Обособлены филодии еще не совсем четко - уменьшение размеров пор по направлению к периферии оральной стороны происходит постепенно [10].

Весьма сходная картина в строении филодиев наблюдается у самого раннего барремского 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 филодиях (4-5 пар в каждом из 4-х парных анбулакров); наблюдается увеличение размеров пор, они часто располагаются в хорошо выраженной периподиуне и бывают разделены бугорком, что свидетельствует об усилении соответствующих ножек и увеличении количества пальчатых выростов на их "онцах".

Развитие адоральных частей анбулакров у спатангидов идет сходным путем. Правда, у самого раннего их рода, относящегося к дизастиридам - *Tithonia*, в келловее филодии 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 иного видов этого рода из титона и баррема наблюдается увеличение числа (в том числе окклюдированных) пластинок до 5-6 пар.

Самые ранние берриасские оксастериды рода *Toxaster* имеют строение филодиев сходное с одновозрастными холастеридаами. Это сходство прослеживается в течение мела; кроме увеличения периподиунев присходит также смещение пор к адрадиальным швам, так что ряды пор в смежных филодиях 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 спатангей в позднекеловую эпоху - эпоху распространения тонких карбонатных илов на огромных площадях морского дна эпиконтинентальных морей.

В сеноне у спатангейдов наблюдается начало процесса замещения двойных пор в филодиях единичными - но особенно четко этот процесс проявляется уже у палеоценовых и эоценовых родов спатангейдов. У большинства современных представителей отряда - поры единичные. Эта тенденция слабо намечается и у некоторых сенонских холастерида (напр., *Hemipneustes striatoradiatus* и *Echinocorys scutatus*), у которых одна из каждой пары пор (всегда адапикальная) сильно редуцирована в размере. Однако, настоящие единичные поры у холастериоидов свойственны только современным урехицидам и пурталезиидам. Впрочем, у большинства пурталезиид в связи с изменением способа питания приrotовые 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 филодиях на единичные происходит в отряде *Cassiduloidea* [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 филодиев, связанный со специализацией и усилением ограниченного числа приrotовых 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 тида *Archaeopneustes* (т.е. налицо процесс полимеризации этих структур). Это связано, вероятно, с жизнью на поверхности иллистых 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 спатангей формируются петалоиды - ле-

пестковидные образования, в которых находятся удлиненные поры. Через эти поры выходят сильно расширенные тонкостенные ножки выполняющие функции органов дыхания. Газообмен осуществляется противотоками 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 петалоидах 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*, *Pygorhytis*) могли вести закапывающийся 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* дыхательные 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 *Eoholaster* 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 сплатангоиды - тоxастериды. В аптэ 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 микрастериid, хениастериid и схизастериid, а в палеогене и неогене - у перикосмид, некоторых бриссид и ловениид, - групп хорошо приспособившихся к закапыванию и активной постройке норы.

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 расположенным ножкам ко рту, обеспечивая, таким образом, смешанное питание - детритом, собранным с поверхности грунта, и частицами толщи осадка, захватываемого приrotовыми ножками.

У самых ранних и примитивных средне- и позднеюрских коллиритид III амбулакр .о своему строению не отличается от парных. Однако, уже в келловее у рода *Disaster* наблюдаются резкие различия 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 бесъшинства чешуевых и палеогеновых холастерида и спатангидов, имеющих петалоидные амбулакры. Однако, далеко не всегда это свидетельствует о жизни в глубокой норе с вертикальным каналом. Иногда эти формы (например, некоторые склизастериды) живут "самой поверхности грунта, а сильно углубленный передний амбулакр является эффективным аппаратом для улавливания сестона.

Дифференциация амбулакров в приапикальной части панциря проходит 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 (прежде всего барремского) 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 спатангид этот случай достаточно уникален.

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

тантгоиды имели ясно выраженный передний желоб, а в кайнозое максимального развития он достиг у схизастерид. Согласно Nichols (1959) и Cheshire (1963) он выполняет функцию канала для транспортировки пищи ко рту и функцию защиты крупных кисточковидных ножек, таких как, например, у родов *Aegorais* и *Moira*. Они легко могли бы обкусываться хищниками, если бы не были спрятаны в глубокий желоб, и защищены покровом игл. В некоторых семействах спатантгоидов 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 анбитуса, 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 спатантгацей. Самые древние формы, у которых обнаружены укрупненные поры в субанальной области панциря - это келловейские представители родов *Disaster* и *"thonia*. У ранненемеловых токсастерид они еще развиты достаточно слабо. Хорошо выражены субанальные ножки у поздненемеловых 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 спатантгоидов.

Осязательные амбулакральные ножки "боковых" поверхностей тела. В промежутках между лептокоидными частями амбулакров и филодилями 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. Их соответствуют 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 гомологичных пластинок других интерамбулакральных полей. Формирование пластрона происходит постепенно, в течение длительного исторического развития отряда. Основной причиной изменения 5-го интерамбулакра несомненно явилось перемещение 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 дистастерид это достигается путем более или менее равномерного удлинения многих пластинок - из протостернального пластрона, представляющего по существу первичную неизмененную структуру, формируется гастростернальный пластрон.

Позднее, в раннемеловую эпоху, начинается дифференциация наиболее близких к перистому пластинок - лабруна, стернальных и эпистернальных, т.е. тех пластинок, которые закладываются на ранних стадиях онтогенеза. Это, по-видимому, связано с тем, что передвижение перистома от центра к переднему краю и перестройка панциря по двустороннесимметричному плану смешается 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* - меридостернальный тип (с лабруном контактирует одна стернальная пластинка), а в подотряде *Spatangoidea* - амфистернальный тип (с лабруном контактируют две стернальные пластинки). Исходным для обоих типов послужил гаплостернальный пластрон.

Для раннемеловых холастериоидов - холастерид - характерно присутствие примитивного меридостернального пластрона с зигзагообразным расположением пластинок; для этого типа было предложено название дистернальный пластрон [22]. В течение раннего мела диастернальный 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 поздненеловых видов с диастернальным пластроном встречается, как аномалия, гаплостернальная структура - например, у *Echinocorys euxinus* Shim. С начала позднего мела дифференциация диастернального пластрона приводит к формированию и эстестернального у холастерид и ортостернального - у стегастерид. Морские ежи с иэстестернальным 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 поздненеловых форм (*Paronaster*), а также у многих современных урехинид и пурталезиид происходит разрыв пластрона - стернальная пластинка отделена от лабрума пластинками I и V акбулакральных полей.

В отряде *Spatangoidea* (у токсастерид) в раннем мелу из гаплостернального пластрона формируется протаистернальный, 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 (хениастериды, микрастериды, 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 "псевдомеридостернальный" пластрон - например, у позднесенонского рода *Iraniaster*. 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, перилетальная фасциола и пр.).

Типичный путь преобразования амфистернального пластрона приводит к симметричному расположению сильно разросшихся стернальных пластинок, занимающих значительную часть нижней поверхности ланцюра; следующие за ними эпистернальные пластинки дифференцированы слабо - и эстестернальный пластрон, характерный для многих поздненеловых и ряда кайнозойских семейств (некоторые микрастериды, хениастериды, схизастериды, перикосмиды и др.).

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

кальные 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 называны Фишером г о л а м ф и с т е р н а л ь н ы и и у л т р а м ф и с т е р н а л ь н ы и . 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 в современных морях - спантангид, бриссид, ловениид, интенсивное развитие которых начинается с эоценена. У ряда групп в позднем мелу и, особенно в кайнозое, наблюдается тенденция отрыва стernalных пластинок от лабруна - явление, встречающееся, как было показано, и у холастериодов.

Таким образом, в развитии пластрона спатангидов 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 переключения 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 спатангоидов субцентральный перистом нередко находится в сочетании с весьма дифференцированным ультрамфистернальным 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 стernalных пластинок и т.д. Это явление находится в тесной связи с количеством и характером распределения игл - важных органов локализации и закапывания, располагающихся на нижней поверхности панциря - в области пластрона и других интерамбулакральных полей.

Наблюдается закономерная смена во времени определенных типов пластронов. Максимальное разнообразие типов характерно для позднемеловой эпохи. В кайнозое их количество сокращается, и у современных спатангоидов 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 пластиичность 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 минуют и пластрон, что вносит трудности в использование его структуры для целей систематики (см. выше пример с родом *Ianiaster*). Однако в спорных случаях обычно помогает привлечение других признаков, имеющих определенную коррелятивную связь с тем или иным типом пластрона [22].

**Фасциолы.** Фасциолы - важнейшие структурно-морфологические образования, характерные только для спатангацей. 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 фасциол было достаточно детально выяснено в результате работ ряда зоологов, прежде всего - Д. Никольса и Р. Чешера. Показано, что с фасциолами связаны специализированные иглы-claveулы, покрытые расщепленным эпителием, создающим токи воды на панцире, и железы, выделяющие слизь. При закапывающемся образе жизни, который свойствен подавляющему большинству спатангацей, многие функции (дыхание, питание, укрепление стенок норы, удаление продуктов жизнедеятельности), в той или иной степени, обеспечиваются деятельностью фасциол.

Появление различных типов фасциол четко приурочено к определенным геологическим эпохам и может служить одним из надежных критериев для характеристики эволюционного уровня группы. Так, с появлением в артеформ с перипетальной фасциолой связано возникновение семейства *Nemasteridae*; в сеномане появляются формы с субанальной фасциолой - *Micrasteridae*; в сеномане или туроне - формы с сочетанием перипетальной и лагеральной фасциол - *Schizasteridae*; в палеогене - формы с сочетанием перипетальной и маргинальной фасциол - *Pericosmidae*; в эоцене - формы с сочетанием внутренней, субанальной (иногда перипетальной), фасциол - *Loveniidae* и т.д.

В классификации спатангаций (особенно отряда *Spatangoidea*) типы фасциол принять считать признаком высокого таксономического ранга. Справедливость этого положения вряд ли нужно оспаривать. Однако, на практике мы постоянно сталкиваемся с фактами формально-го применения этих признаков, и в результате происходит искусст-венное объединение в рамках одного таксона (обычно семейства) яв-но гетерогенных группировок. Ошибки такого рода есть и в иконогра-фии Т.Мортенсена (1950, 1951), и в сводке *Treatise on invertebrate paleontology* (1966).

Основные причины этого, как мне кажется, связаны со следующи-ми обстоятельствами.

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

2. Вторичная утрата фасциол в эволюции некоторых групп (ряд видов позднемелового рода *Isomicraster* утрачивает субанальную фас-циолу - в результате род ошибочно относят к семейству *Toxasteridae*, хотя он тесно связан с икрастериидами; у некоторых видов современного рода *Urechinus* редуцируется субанальная фасцио-ла, свойственная урехинидам). Это явление иногда объясняется измен-ением образа жизни - переходом к эпипентосному существованию.

3. Возникновение необычных по форме и расположению фасциол, не укладывающихся в рамки "стандартных" типов (например, иноножестен-ная фасциола у сеноманского рода *Polydesmaster*; необычная фасциола на боральной стороне у кампанского рода *Turanglaster*, которую только условно можно назвать субанальной) [4].

4. Параллельное возникновение одинаковых типов фасциол в разных филогенетических ветвях (например, сочетание перипетальной и субанальной фасциол у *Cyclasteridae* и *Brissidae*; появление в са-мом конце мела субанальной фасциолы у *Holasteridae* /?/, *Corystidae* и *Urechinidae*.

При построении системы использование отдельных признаков, да-же таких важных как тип фасциол, не может заменить детального мор-фологического 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 спатангей связан со сложными преобразованиями симметрии тела. Радиально-симметричный панцирь правильного ежа постепенно преобразуется в двусторонне-симметричный. Симметризация структур происходит относительно плоскости Ловена, проходящей через III амбулакр и 5-й интерамбулакр. Эта плоскость сечет под острым углом надрепоровую плоскость. Надрепорит и осевой комплекс органов находятся во 2-м интерамбулакре; их положение нарушает радиальную симметрию правильного ежа и долгое время продолжает быть диссимметрической структурой билатерально-симметричного ежа. Началом развития двусторонней симметрии является смещение перипрокта в 5-й интерамбулакр. В связи с этим атрофируется 5-я гонада и пора на соответствующей генитальной пластинке (позднее регулируется и сана пластинка).

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

5-й интерамбулакр преобразуется в пластрон. Симметрия метастернального, ортостернального и ультрамистернального пластронов становится весьма совершенной, ей подчинено большое количество пластинок - лабруи, стернальные, эпистернальные и преанальные.

Диссимметрия приротовых частей 1 и 4 интерамбулакров у спатандоидов в кайонозе сменяется идеальной зеркальной симметрией, а у холастериоидов 4 парных интерамбулакра становятся меридиоплакоидными (у урехинид) и таким образом, тоже достигается симметрия этих структур.

При образовании энтомологического апикального поля (в позднем келле) надрепорит смещается в область 5-го интерамбулакра, и таким образом ликвидируется диссимметрия, связанная с наличием у большинства морских ежей надрепоровой плоскости.

Характер метамерии амбулакральных 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 перистома вперед (иногда он занимает крайнее терминальное положение) ось тела из вертикальной становится горизонтальной. Крайним выражением симметрических преобразований является панцирь пурталезиид, приобретший

бутылкообразную форму (род *Echinosigra*). 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 отдельные сгущения нервных клеток, связанных с функционированием ряда важных органов - захвата пищи, размножения, ориентировки в пространстве и т.п.

Наблюдаемые проявления диссимметрии бывают связаны с различными причинами: 1. с петлевидным изгибом кишечника и увеличением в связи с этим правой половины панциря, 2. различным строением 1 и 4 интерамбулакральных полей в их адоральных частях; 3. редукцией одной из четырех гонад (и генитальных пор). Эти явления можно рассматривать с точки зрения правизмы-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 ПРОИСХОДЛЕНИЕ СПАТАНГАЦЕЙ

Спатангаци - 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 амбулакральных и интерамбулакральных полях. Оне была обусловлена, во-первых, развитием мощного челюстного аппарата, позволяющего эффективно захватывать животную и растительную пищу; во-вторых, - дифференциацией игл; в-третьих, - специализацией амбулакральных ножек и увеличением их числа путем формирования сложных амбулакральных 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 пастьбищной 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 иных 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 иных 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, питаясь 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 спатангиды. 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 *Eoijadema* с алмазовидными (в поперечном сечении) зубами. Этот тип зубов и производный от него - клиновидный, считаются синапоморфиями для всех неправильных морских ежей; он присутствует

твует хотя бы на ранних стадиях у всех представителей, кроме *Spatangacea* (= *Atelostomata*). Полная потеря челюстного аппарата последней группой является более поздней синапоморфией. Алмазовидный тип зубов возник путем педоморфоза из желобчатого типа. Он имел функциональное преимущество к т.к. самозатачивающаяся структура у нальянского (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 синемуре "*Plesiechinus*" *hawkinsi*. Панцирь стал уплощенным, что было важно для жизни на рыхлом осадке. Это обеспечило большую устойчивость течениям, 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 аборальной 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 инфаунному 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 ракушей и пр., подобно тому, как это делают некоторые современные виды правильных морских ежей с короткими аборальными 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 *Rugaster* связано с пигментоидно-голектипоидной ветвью (отряд *Holotypoidea*), для него было характерно сохранение центрального перистома с челюстным аппаратом, наружных жабр, быстрое смешение 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-спатангойдное, выводится через род *Eogaleropygus* (тоар).

Род *Eogaleropygus* 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 перистома они располагались более густо и выполняли функцию сбора пищевого дэтрита. Вероятно, *Eogaleropygus* 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 дэтритом и живущего в грунте животного создавало неблагоприятную ситуацию для дыхательных амбулакральных ножек. С этим обстоятельством были связаны последующие быстрые эволюционные изменения.

У рода *Galeropygus* (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 бороэда, 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 *Galeropygus* считается самым древним и примитивным представителем отряда *Cassiduloidea*. Эволюционный уровень родов *Eogaleropygus*-*Galeropygus* 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 (*Galeropygus*) и нуклеолитидами (*Nucleolites*) из отряда *Cassiduloidea* [10]. Оно проявляется в округлых очертаниях панциря, субцентральном положении перистома, расширенных филлодиях с триадным расположением амбулакральных пор, верхнем положении перипрота.

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

ванное апикальное поле. Этот признак - самая ранняя синапоморфия, определившая развитие в юре двух семейств Collyritidae и Disasteridae, давших начало двум отрядам спатангаций Holasteroida и Spatangoidea.

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

## V. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ НАДОТРЯДА SPATANGACEA

Рассмотрим основные этапы развития спатангаций, 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 позднекемеловые 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 спатангаций можно выделить юрский, "раннемеловой", "среднекемеловой", раннепалеогеновый (датско-палеоценовый) и "кайнозойский" (эоценово-четвертичный) этапы.

Юрский этап начинается со средней юры (байоса), когда появляются первые представители надотряда, и продолжается до конца юры. У неправильных ежей, и спатангаций в том числе, на этом этапе происходит формирование экзоцикличности и перемещение перипрокта в 5-й интерамбулакр, начинается перестройка тела по двустороннесимметричному плану.

Надотряд *Spatangacea* представлен двумя семействами, являющимися родоначальниками отрядов *Holasteroida* и *Spatangoidea*, к 12 родам (8 вымирают в юре, 2 - в самом начале мела, 2 доживают до конца мела).

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

"Ранне меловой" этап начинается с берриаса и продолжается до баррема включительно. Надотряд представлен 4 семействами и 14 родами (10 новых). Два новых семейства, Holasteridae и Toxasteridae, относящиеся соответственно к отрядам Holasteroida и Spatangoidea, характеризуются принципиально новой чертой - скрытым апикальным полем. Диастериды и коллиритиды с разорванным апикальным полем угасают в течение этого этапа (? один род доживает до альба). Токсастериды характеризуются гаплостернальным или протамфистернальным пластроном, эндофактным апикальным полем; холастериды - гаплостернальным или диастернальным пластроном, удлиненным апикальным полем, фасциолы отсутствуют, кроме появляющейся впервые в истории надотряда анальной фасциолы у рода *Tetrapromanis*.

"Средне меловой" этап 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*). Спатангойды характеризуются протамфистернальным пластроном, развитием углубленных петалоидов, появлением перипептальной фасциолы (у хемиастерид, с апта) и субанальной фасциолы (у микрастерид, с сеномана). Широко представлены формы без фасциол.

"Поздне меловой" этап 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 - спатангаций. Конец маастрихта знаменуется довольно сильной регрессией и вымиранием ряда семейств, большинства родов и подавляющего числа видов неправильных морских ежей.

Спатангации 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 наличием благоприятных условий - широкое распространение карбонатных илов). Большинство представителей надотряда характеризуется наличием различных типов фасциол - субанальной (микрастериды и роды *Galeaster*, *Basseaster*), перипетальной (хемиастериды, палеостоматиды, сомалиастериды), маргинальной (стегастериды); впервые появляются формы с сочетанием перипетальной и субанальной фасциол (цикластериды) и с сочетанием перипетальной и латероанальной фасциол (схиастериды). У большинства спатангоидов развит пластрон незамфистерального типа; у холастериодов, наряду с диастеральным, появляются ортостеральный и метастеральный пластроны. Для первого отряда характерен этмофрактный тип апикального поля, но впервые появляется и этнолитическое (*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 *Holasteroida*; 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 *Pourtalesiidae*. Необходимо отметить вымирание в маастрихте микрастериid, весьма специализированных представителей отряда *Spatangoidea*, группы весьма распространенной и в значительной мере определяющей облик позднемеловой фауны морских ежей.

"Ранне палеогеновый" (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, фауны (органогенно-обломочные известняки, песчанистые известняки) также были довольно сильны неправильные морские ежи. Монсский век характеризовался общей регрессией, значительным сокращением областей обитания морских ежей. В ряде районов (Крым, некоторые районы Кавказа, Мангышлак, Зап.Туркмения) монсские отложения завершают собой единый датско-монсский цикл осадконакопления и также неплохо охарактеризованы фауной морских ежей, весьма склонной с датской, но с исчезновением ряда датских и появлением некоторых типично монских видов. Рубеж между монсом и танегом почти повсеместно характеризуется перерывом в осадконакоплении, а трансгрессия танегского моря знамен-

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 (тагетских) морских ежей известны на территории Крыма, Абхазии, Дагестана, Мангышлака. Эти комплексы по родовому составу близки к датско-кайнепалеоценовым, 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 келоном, 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 каастрихта, 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 - каастрихте), 29 родами (16 новых, 17 вымирают в датском веке и палеоцене); ряд родов - эндемичные, имеющие узко провинциальное распространение. Для холастериодов характерны - дистернальный и ортостернальный пластроны (отсутствует метастернальный), меридоплакоидное строение интеракбулакров (у урехинид) и слияние передних генитальных пластинок (*Galeaster*), ? отсутствие форм с маргинальной фасциолой. Для представителей отряда *Spatangoidea* характерно преобладание форм с мезантистернальным пластроном; значительное распространение форм с этиолитическими апикальными полем (схиастериды, сомалиастериды, перикосмиды), наряду с существованием форм с этиофрактными полем. Почти все спатангиды 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 даний-палеоцене и исчезновение к концу палеоценена родов, которые можно считать предками современных абиссальных урехинид (*Garumnastrer*, *Pomaster*) и пуртазиид (*Galeaster*) и батиального рода *Isopatagus* (*Isaster*).

"Кайнозойский" (зооценово-четвертичный) этап начинается с раннего зоцена, но наиболее ярко черты этого этапа про-

являются со среднего эоцена, когда отмечаются обширные трансгресии и отложение на больших территориях карбонатных илов и органогенных (кумулитовых) известняков. Можно сказать, что с эоценом 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 - калининиды, астеростоматиды, эропсиды; урехиниды на этом этапе представлены единственным родом *Chelonechinus* из миоцена, а пурталезиниды и изастерииды 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 *Holasteroida* являются реликтовой группой (всего 18 родов, из которых 15 являются современными батиальными и абиссальными формами), характеризуются ортостернальным пластроном, удлиненным 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 фасциолами, весьма необычной бутылкообразной формой панциря у пурталезинид. Этот этап можно считать эпохой расцвета отряда *Spatangoidea* (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 имеют этнолитическое апикальное поле, у ряда групп наблюдается редукция генитальных пор до двух и образование ионобазального поля; широко представлены формы с пластроном ультрамифстернального 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, песчанистых) 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 любой рубеже между предшествующими этапами) в группах неправильных морских ежей (в том числе спатангаций), которая проявляется ступенчато:

- 1) на рубеже наастрикского и датского веков вымирает боль-

шинство мезозойских (позднемеловых) групп (всего вымирает 2 семейства, т.е. 25% и 32 рода, т.е. 64%); вымирание и угасание подотрядов, семейств и родов происходит градуально, начиная с позднего сенона; 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 позднемеловых элементов (вспышка в видообразовании в некоторых позднемеловых родах, как например *Echinocorys*, преобладание этих видов в некоторых разрезах датского яруса, нередко приводило к ложному представлению о "меловой" 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 настрикта) 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 спатангидов;

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 *Holasteroida*. Эта группа была широко распространена в мелководных эпиконтинентальных морях мелового периода и включала разнообразных по морфологии (и примитивных и весьма специализированных) представителей. Динамика разнообразия холастериондов (на родовом уровне) в разные века мелового периода примерно соответствовала таковой отряда *Spatangoidea* (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 эоценом началось бурное развитие отряда *Spatangoidea*. Холастериоиды же, начиная с эоценена, 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

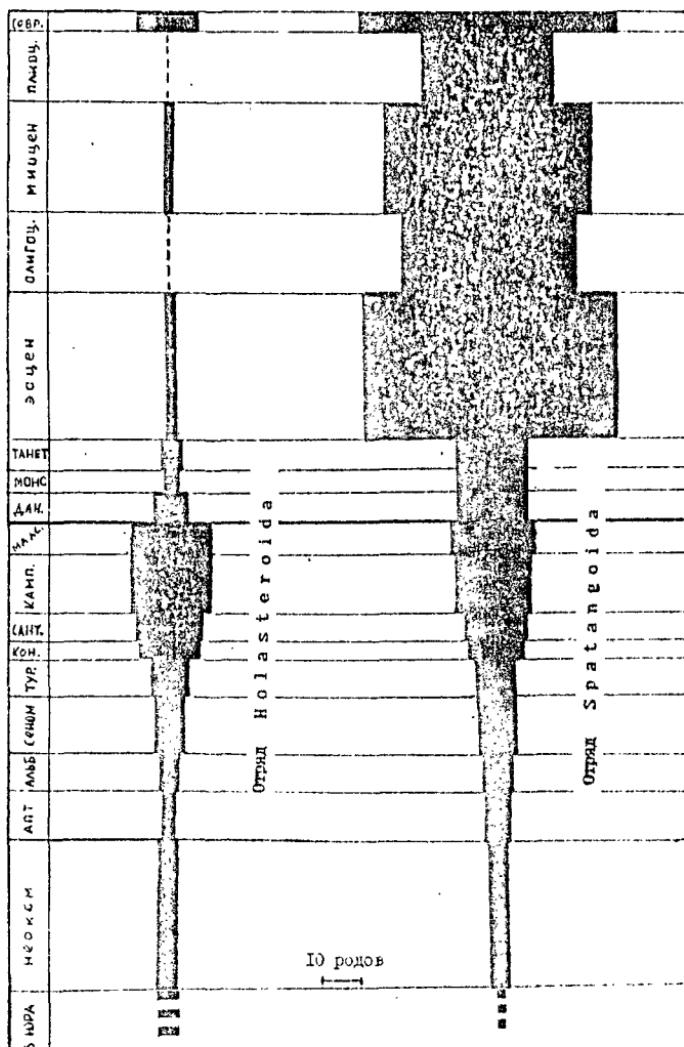


Рис. 1. Диаграмма изменения количества родов  
надотряда *Spatangacea* в меловом периоде и в кайнозое

фауне батиали 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 *Pourtalesiidae*. К пурталезиидам относится самый глубоководный морской еж *Pourtalezia 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 батиальным видом - *Stereopneustes 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 фасцию.

Где же корни абиссальных урехинид и пурталезид?

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

1. редкость, если не почти полное отсутствие достоверных глубоководных отложений на современных континентах; 2. отсутствие до неозойских отложений в седиментном 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 трахах, 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 субфоссильных 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 (Шолф, 1982).

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

Изучение разнообразных современных и ископаемых холастериондов и некоторых других групп показывает, что в эволюции наблюдается комбинирование признаков, при этом наиболее четко ограниченным по комбинации признаков таксоном является род. Весьма 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 *Stereopneustes* имеет ортостернальный пластрон и субанальную фасциолу, но у него все интерамбулакры амфиплакоидные, как у меловых холастериондов, 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 холастериондов (и других морских ежей) за исключением рода *Stereopneustes*, который, кстати, является самым мелководным из них. Упрощение морфофункциональной 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 пурталезиид) 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.

Позднемеловые представители отряда характеризовались следующими чертами, отражающими эволюционный уровень группы в целом: дистернальным, 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 удлиненным 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 палеосогеографической области, но особенно хорошо представлены в ее восточной части (Дагестан, Мангышлак, Зап.Туркмения).

Роды *Basseaster* (даний), *Garamnaster* (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 амбитуса передняя борозда, вертикально ориентированная плоскость перистона, меридоплакоидные 1 и 4 интерамбулакры, субанальная фасциола, слившаяся 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 пурталезиидных признаков. На основании этого род был отнесен к семейству *Pourtalesiidae* [3, 19, 20].

Надо отметить, что темпы эволюции пурталезиид были более вы-

сокими, чем урехинид. Многие современные пурталезиды крайне специализированы по сравнению с ископаемыми. Они имеют бутилкообразную 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 полу-жидком слове 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 эпифитосному существованию. Их организация свидетельствует о более пассивном образе жизни по сравнению с пурталезидами.

В связи с рассматриваемыми вопросами происхождения глубоководных групп, следует упомянуть еще один батиальный род *Ivorpatagus* (*Spatangoidea*, *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 инфранаргинальный периракт, 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 эпифитосным 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 спатангаций, яв-

ляющихся в настоящее время обитателями глубоководных зон, приурочено к рубежу мела и палеогена. Смена мезозойской биоты на кайнозойскую была многоэтапной. 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 сублиторальными и батиальными животными абиссальных глубин в послезооценовое 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 звенями 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.Татаринова (1976).

В последние годы вновь получили распространение идеи макрогенеза, сальтационизма, согласно которым образование таксонов высокого ранга происходит путем резких изменений типа макромутаций Р.Гольдмидта, а также типогенеза О.Шинdevольфа 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 влияние 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" (Раутян, 1988, Шишkin, 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; то самым существенным признаком неправильных ежей считается экзоклиническое апикальное поле с перипроктом, смещенный в область 5-го интегамбулакра. Как было показано выше, неправильные морские ежи являются ионофилетической 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 *Rugaster*, *Galeropygus*, *Orbignyula*, стоящих у истоков развития отрядов:

*Pygasteroidea*, *Cassiduloidea* 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 — гетеробатнию, 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 спатангаци были представлены только так называемыми дизастериидными 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 сокнутым апикальным полем (чешта, 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 оxforda, 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 холастериидами.

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

пластрон (у типичных холастерида си меридостернальный). По-существу единственным апоморфным признаком *Eoholaster*, позволяющим относить его к холастеридаам, является контакт задних скюлярных 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 *Hemasteridae*, известного с альта, 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 *Periaster*, 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 спатангаций 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 холастериодов гаплостернальный пластрон появляется в келловее, диастернальный - в валанжине, ортостернальный и метастернальный - в туроне, разорванный ортостернальный - в сантоне, меридоплакоидные 1-4 интеранбулакры - в самом конце маастрихта и т.д. [28]. Можно привести аналогичные примеры по таким группам признаков как апикальное поле, фасциолы, анбулакры и др. (см. раздел II).

Существенным событием в берриасе было появление в отложениях, соответствующих зоне *Tirnovella occitanica*, форм с сокнутым апикальным полем - меловых семейств холастериid и токсастериid. В юре, как известно, были распространены только формы с разорванным апикальным полем - коллиритиды и дизастерииды. 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 холастериодов *Girallaster*, *Basseaster*, *Galeaster* с субанальной фасциолой (признаком, характерным для палеоценовых и более поздних представителей отряда). 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 спатангаций. У групп более далеких нередко встречается явление гетерохронного параллелизма. Так, диастернальный пластрон возникает у холастериid в валанжине, а у коллиритид - в барреме. Маргинальная фасциола у холастериid 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 спатангаций.

Касаясь вопросов стратиграфического значения спатангаций, необходимо подчеркнуть большую важность изучения для этих целей эволюционных рядов позднемеловых и палеоценовых родов *Micraster*, *Infularaster* - *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 *Clypeasteroida*, позволяет считать их родственными группами и объединять в единый надотряд *Neognathostomata*.

Надотряд *Spatangacea* объединяет отряд *Holasteroida*, характеризующийся удлиненным апикальным полем и меридостернальным пластроном, и отряд *Spatangoidea* с компактным апикальным полем и акфистернальным 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 различиями 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 *Spatangoidea*. Каждое из этих двух семейств подразделено на ряд подсемейств [10].

Семейство *Somaliasteridae* перенесено из отряда *Holasteroida* в отряд *Spatangoidea* [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* Solovjev, 1989 (сем. *Holasteridae*), и рассматривается иною 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*, *Garomaster* и *Pomaster* отнесены к семейству *Urechinidae*, как самые ранние его представители, а род *Galeaster* — к семейству *Pourtalesiidae* [5, 43] (см. также раздел VI).

Ниже приведена полностью система надотряда.

Надотряд SPATANGACEA Claus, 1876

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

Отряд HOLASTEROIDA Durham et Melville, 1957

Семейство Collyritidae d'Orbigny, 1854. Подсемейство Pygorhytinae Lambert, 1909: Pygorhytis P. mel, 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, синемор-н.келловей. Подсемейство Collyropsinae Solovjev, 1966: Collyropsis Gauthier, 1896, ?келловей-берриас; Cardiolampas Pomel, 1883, титон; Corthyra Pomel, 1883, неоком; Tetraromania Solovjev, 1971, ?в.юра-н.мел (баррем, ?альб). Подсемейство Proholasterinae Solovjev, 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 Solovjev, 1989, берриас; Ganbirratia Gauthier, 1903, даний; Hemipneustes Agassiz, 1836, сенон-маастрихт; Jeronia Seunes, 1888, даний; Labrotaxis Casey, 1960, альб-сеноман; Messacoudia Lambert, 1917, сеноман; Offaster Desor, 1858, сантон-кампан; Opisopneustes Gauthier, 1889, сенон; Paronaster Airaghi, 1906, мел; Pseudananchys Pomel, 1883, альб-сеноман; Pseudoholaster Pomel, 1883, апт-сенон; Scagliaster Munier-Chalmas, 1891, в.мел; Sternotaxis Lambert, 1893, турон-сенон; Taphraster Pomel, 1883, неоком; ? Titana-

ster Szorenyi, 1929, зооцен; ? Toxopatagus Pomel, 1883, миоцен; Zumofenia Fourtau, 1912, сеноман. Семейство Stegasteridae: Stegaster Pomel, 1883, сенон; Guettaria Gauthier, 1903, сеноман-сенон; Hagenowia Duncan, 1889, сантон-кампан; Infulaster Desor, 1858, турон-коньяк; Lampadaster Cotteau, 1889, сенон; Lampadocorys Pomel, 1883, сеноман-сенон; Pseudoffaster Lambert, 1924, сантон-маастрихт; Rispolia, кампан-маастрихт; Tholaster Seunes, 1890, маастрихт. Семейство Corystidae Foster et Philip, 1978: Corystus Pomel, 1883, в.зооцен-н.миоцен; Cardiabia Foster et Philip, 1978, палеоцен; Huttonechinus Foster et Philip, 1978, олигоцен. Stereopneustes de Meijere, 1902, сюр.: Семейство Urechinidae Duncan, 1889: Urechinus A. Agassiz, 1879, сюр; Chelonechinus Bather, 1934, миоцен; Basseaster Lambert, 1936, маастрихт-даний; Garumnaester Lambert, 1907, даний; Pilematechinus A. Agassiz, 1904, сюр.; Plexechinus A. Agassiz, 1896, сюр.; Pomaster Bajarunus, 1949, в.палеоцен; Семейство Calymnidae Mortensen, 1907: Calymne Thomson, 1877, сюр. Семейство Pourtalesidae A. Agassiz, 1881: Pourtalesia A. Agassiz, 1881, сюр.; Ceratophysa Pomel, 1883, сюр.; Cystocrepis Mortensen, 1907, сюр.; Echinocrepis A. Agassiz, 1879, сюр.; Echinosigra Mortensen, 1907, сюр.; Galeaster Seunes, 1889, маастрихт-в.палеоцен; Helcocyrtis Mortensen, 1907, сюр.; Spatagocystis A. Agassiz, 1879. Incertae familiae: Sternopatagus de Meijere, 1902, сюр.; Giraliaster Foster et Philip, 1978.

Отряд Spatangoidea Claus, 1876

Семейство Disasteridae Gras, 1848. Подсемейство Disasterinae Gras, 1848: Disaster Agassiz, 1836, келловей-готерив. Подсемейство Tithoniinae Solovjev, 1966: Tithonia Pomel, 1883, бат-неоком; Metaporinus Agassiz, 1884, оксфорд; Dialyaster 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 Hemasteridae Clark, 1917: Hemaster (Hemaster) Agassiz, 1847, апт-зооцен; H. (Bolbaster) Pomel, 1869, маастрихт-палеоцен; H. (Gregoryaster) Lambert et Thiery, 1924, сеноман-ныне; H. (Leymeriaaster) Lambert et Thiery, 1924, сеноман-сенон; H. (Trachyaster) Pomel, 1869, палеоцен-плиоцен; Cheopsia Fourtau, 1908, зооцен; Crucibrissus Lambert, 1920, зооцен; Distefanaster Checchia-Rispoli, 1902, зооцен; Ditremaster Munier-Chalif, 1885, зооцен-плиоцен; Douvillaster Lambert, 1917, апт-турон; Hernandezaster Sanchez Rieig,

1949, олигоцен; *Heterolampas* Cotteau, 1862, сенон; *Holcoperneustes* Cotteau, 1889, эоцен; *Hypsopatagus* (*Hypsopatagus*) Pomel, 1869, эоцен-эоцен; *H.(Leiopneustes)* Cotteau, 1885, эоцен-олигоцен; *Isopetalum* Lambert, 1911, олигоцен; *Macraster* Roemer, 1888, апт-сеноман; *Opissaster* Pomel, 1883, эоцен-плиоцен; *Palhemaster* Lambert, 1916, апт-сеноман; *Polydaster* Lambert, 1920, сеноман *Psephoaster* McNamara, 1987; в.эоцен-н.миоцен; 1920, сеноман; *Sarsiaster* 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 Somalasteridae Wagner et Durham, 1966: *Somalaster* Hawkins, 1935, сенон; *Brigthonia* Kier, 1957, палеоцен; *Iraniaster* Cotteau et Gauthier, 1895; *Leviechonus* 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; *Diplopaster* Mortensen, 1950, совр.; *Faorina* Gray, 1851, совр.; *Hemifaorina* Jeannet et Martin, 1937, в.миоцен; *Hemigymnia* Arnaud, 1898, даний; *Linthia* (*Linthia*) Desor, 1853, сенон-плиоцен; *Linthia* (*Lutetiaster*) Lambert, 1920, эоцен-миоцен; *Moira* (*Moira*) A. Agassiz, 1872, совр.; *Moira* (*Moiopsis*) A. Agassiz, 1881, миоцен-ныне; *Neopraster* Markov, 1990, палеоцен; *Parabrissus* Bittner, 1880, эоцен; *Periaster* 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, даний; *Schizocosmus* Markov, 1990, совр.; *Schizopneustes* Thiery, 1907, даний; *Triplius* Philippi, 1845, совр. Семейство Pericosmidae Lambert, 1905: *Pericosmus* (*Pericosmus*), L. Agassiz, 1847, эоцен-ныне; *P.(Lambertonia)* Sanchez Roig, эоцен; *P.(Victoriaster)* Lambert, 1920, миоцен; *Kertaster* Bajarunas, 1934, палеоцен.

Семейство Aeropsidae Lambert, 1896: *Aeropsis* Mortensen, 1907, совр.; *Aeste* 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 Poslayskaja, 1964: Cyclaster Cotteau, 1856, сенон-ныне; Brissopneustes Cotteau, 1886, кампан-эоцен; Diplodetus (Diplodetus) Schlüter, 1900, сантон-эоцен; D. (Protobrissus) 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; Anabrissus Mortensen, 1950, совр.; Anametalia Mortensen, 1950, совр.; Arcaechinus Kier, 1957, в эоцен; Brissopatagus Cotteau, 1863, эоцен; Brissopsis L. Agassiz, 1847, эоцен-ныне; Cionobrissus 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. (Granobrissoides) Lambert, 1920, миоцен; Herreraster Sanchez Roig, 1951, олигоцен; Hikelaster Lambert et Thiery, 1920, миоцен; Idiobrissus 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; Mauritanaster Lambert, 1920 третичн.; Megapneustes Gauthier, 1898, эоцен; Meoma (Meoma) Gray, 1851, совр.; M. (Plethotenia) H. L. Clark, 1917, совр.; M. (Schizobrissus) 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; Plagiobrissus (Plagiobrissus) Pomel, 1883, совр.; P. (Rhabdobrissus) Cotteau, 1889, совр.; Plesiopatagus Pomel, 1883, эоцен; Radiobrissus Fourtau, 1913, миоцен; Rhynobrissus A. Agassiz, 1872, совр.; Rojasia Sanchez Roig, 1951, эоцен; Spatangobrissus Clark, 1923, совр.; Spatangomorpha Boehm, 1882, миоцен-плиоцен; Stomatoporus Cotteau, 1888, эоцен; Trachypatagus Pomel, 1869, эоцен-миоцен; Unifascia Cooke, 1959, эоцен. Семейство Spatangiidae Gray, 1825: Spatangus (Spatangus) Gray, 1825, эоцен-ныне; S. (Granopatagus) Lambert, 1914, эоцен-ныне; S. (Phymapatagus) Lambert, 1910, эоцен-миоцен; S. (Platyspatagus) Pomel, 1883, эоцен-миоцен; Acelospatangus 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) Kochler, 1914, совр.; Paramaretia Mortensen, 1950, совр.; Semipetalon Szorenyi, 1963, в.эоцен. Семейство

ство Loveniidae Lambert, 1905: *Lovenia* (*Lovenia*) Desor, 1847, совр.; *L.* (*Vasconaster*) Lambert, 1915, эоцен-ныне; *Breynia* Desor, 1847, олигоцен-ныне; *Chuniola* Gagel, 1903, миоцен; *F. hinocardium* 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* Pommel, 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; *Palaecobrissus* A. Agassiz, 1883, совр.; *Palaecopus* Loven, 1872, совр.; *Paleopneustes* A. Agassiz, 1873, третичн.-совр.; *Paleotrema* Koehler, 1914, совр.; *Peripatagus* Koehler, 1895, совр.; *Platybrissus* (*Platytrissus*) Grube, 1865, миоцен-ныне; *P.* (*Euryapatagus*) Mortensen, 1948, третичн.-ныне; *Plesiozonus* de Meijere, 1902, совр.; *Prosostoma* Pommel, 1883, миоцен; *Rycnolampas* Agassiz et Clark, 1907, совр.; *Pygospatangus* Cotteau, 1841, 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; *Homoperitalus* Arnold et Clark, 1934, третичн.; *Vazzettia* Lambert et Thiery, 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. Проследены прогрессивные эволюционные изменения морфологических структур, имеющих важное функциональное значение - апикального поля, анбулакров, 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 спатангации ответвились от эволюционного ствола неправильных морских ежей в средней юре. Ранняя синапоморфия спатангаций - 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 спатангаций на рубеже мезозоя и кайнозоя. Значительное вымирание семейств и родов и почти полная смена видовых комплексов произошла на границе маастрихта и дания. Промежуточный обедненный 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 спатангаций.

7. Рассмотрена проблема происхождения современных глубоководных групп холастериондов. 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 послесоценовому времени - периоду становления кайнозойской системы циркуляции вод в океане.

8. Рассмотрены особенности эволюции переходных групп между ранними спатангациями 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 спатангаций, 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 рассматриваем, 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* носела у позднеюрского 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 морффункционального 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 *Spatangoidea*) // Основы палеонтологии. Иглокожие, гемихордовые, погонофоры, щетинкочелюстные. М., Недра,1964, с.174-189 (соавтор Н.А.Пославская).
6. Класс *Echinoidea* . Морские ежи. Систематическая часть (Отряд *Cassiduloidea*) //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 система морских ежей отряда *Spatangoidea* // 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. Позднеэоценовые и раннемеловые дизастириды морские ежи СССР // Тр. ПИН АН СССР, 1971, т. 131, 124 с.

11. Некоторые вопросы систематики морских ежей спатангOIDов // Первый Всес. конгресс 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 *Pourtaleesiidae* // 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 Pourkeaesiidae // The Biology of Marin 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 распространение 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 по иглокожим. Тбилиси, 1979 (Тбилисский гос. университет, Научный совет АН ССР по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов"), с.185-190.

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

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-

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

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

33. Особенности перестроек биосфера 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. Берриасский 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. палеонт. об-ва, Таллинн, 1986, с.64-65 (савтор А.Н.Миронов).

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

39. О магнезиальности 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. палеонто. об-ва, Л., 1989, с.51.

41. Новый род морских ежей *Echolaster* (*Spatangoidea*, *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", 1987, 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.Миронов).

нов).

44. Морски ежи-схизастериды на рубеже мела и палеогена // Бюлл. МОИП, отд.геол., 1992, т.67, №3, с.133 (соавтор А.В.Марков).
45. О половом диморфизме морских ежей // Бюлл. МОИП, отд.геол., 1992, т.67, №3, с.112-113 (соавтор Л.Г.Эндельман).
46. Изменение морской биоты на рубеже мезозоя и кайнозоя // Экосистемные перестройки и эволюция биосфера, 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 *Regulacia* к *Irregularia* // Бюлл. МОИП, отд.геол., 1993, т.67, №1, с.133.

*заслуживал*

МИГУ ЗООДОМ 100