

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ  
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ  
«ПУТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ  
ЖИВОТНЫХ И РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ»

РАЗВИТИЕ И СМЕНА  
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ  
НА РУБЕЖЕ  
МЕЗОЗОЯ И КАЙНОЗОЯ

МШАНКИ, ЧЛЕНИСТОНОГИЕ, ИГЛОКОЖИЕ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1980 г.

**Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя.** М.: Наука, 1980 г.

Первая сводка по развитию мшанок, остракод, насекомых, морских звезд и морских ежей на рубеже мезозоя и кайнозоя. Для каждой группы указаны характерные комплексы семейств, родов, в ряде случаев и видов, известных с конца мела по эоцен включительно, дан анализ исторического развития групп.

Книга рассчитана на геологов и биологов, изучающих историю развития органического мира в целом.

Табл. 14, рис. 4, библи. 228 назв.

Редакционная коллегия:

*В.В. Меннер* (главный редактор),  
*М.М. Москвин, Д.П. Найдин,*  
*А.Н. Соловьев* (ответственный редактор),  
*В.Н. Шиманский* (ответственный редактор)

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемая монография является очередной в серии работ, посвященных проблеме "Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя", выполняемых по линии Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов", под руководством академика В.В.Меннера. К настоящему времени опубликованы новые данные о фауне (1975), сводка о развитии флор на границе мезозоя и кайнозоя (1977), книга о позвоночных (1978).

В настоящую книгу включены материалы по мшанкам, членистоногим и иглокожим. Тип членистоногих представлен лишь двумя очерками — по остракодам, имеющим большое значение для стратиграфии, и по огромному классу насекомых, мало популярному среди геологов, но игравшему значительную роль в развитии биосферы. Есть большой очерк по морским ежам — группе, постоянно фигурирующей при обсуждении вопросов о границе мезозоя и кайнозоя, и по морским звездам — группе незаслуженно забытой геологами, но, видимо, представляющей известный интерес для решения некоторых вопросов стратиграфии.

Как и в предыдущих выпусках, редколлегия стремилась к тому, чтобы очерки были написаны по единому плану. Несмотря на это, они различаются по детальности рассмотрения материала. В одних случаях анализ изменений, произошедших в группах на интересующем нас рубеже, оказалось возможным дать на уровне семейств и родов (часть мшанок), в других — ограничиться только семейственным уровнем (насекомые).

Различия подхода объясняются, во-первых, числом таксонов в группе, во-вторых, степенью изученности материала. Так, для мшанок отряда Cyclostomata приводятся достаточно подробные сведения, а для отрядов криптостомат и хейлостомат пришлось ограничиться только обзором на уровне семейств.

Особенности строения, образ жизни и условия захоронения разных групп насекомых являются причиной того, что полнота их сборов обычно уступает другим группам беспозвоночных. Автор раздела о насекомых использовал даже необработанные коллекции, хранящиеся в палеонтологическом институте АН СССР. Эти материалы позволили в ряде случаев пополнить литературные данные о распространении семейств, указать на присутствие в разных регионах групп, которые ранее там не отмечались. В этом разделе пришлось ограничиться анализом на семейственном уровне, так как приведение огромного списка родов, представители которых известны в ископаемом состоянии, при неполноте наших данных о действительном количестве видов в этих родах и их распространении вряд ли было бы интересно для широкого круга читателей.

Разделы по двум группам иглокожих — морским звездам и морским ежам включают подробные сведения о развитии отрядов, семейств и родов на рубеже мела и палеогена. Довольно большое место уделено также анализу видовых комплексов. В очерке по морским ежам отражены наиболее характерные и интересные черты морфологических закономерностей эволюции представителей класса.

Анализ материалов настоящего тома показывает, что развитие разных групп в конце мезозоя — начале кайнозоя шло различными путями. Так, для мшанок характерна довольно значительная смена таксонов разного ранга, хотя говорить о крупном вымирании группы в целом вряд ли возможно. Особенностью насекомых является сильное изменение состава не в конце, а в середине мела. Позднемеловая фауна насекомых по сути имеет уже кайнозойский облик.

В развитии класса морских ежей намечается два интересных рубежа — первый между маастрихтом и дачием, связанный со значительным вымиранием меловых групп, второй — между палеоценом и эоценом, когда появилось значительное число собственно кайнозойских групп. Весьма важной представляется картина полной смены видового состава морских ежей в начале датского века (правда, авторы в этом случае оперировали только данными по территории СССР).

Редакторы искренне благодарны за просмотр рукописи и сделанные замечания Т.Н. Бельской, Л.А. Невеской, А.А. Шевыреву, Р.В. Горюновой, А.Г. Пономаренко.

В.Н. Шиманский, А.Н. Соловьев

## ТИП BRYOZOA. МШАНКИ

Мшанки — древняя и многочисленная группа водных беспозвоночных организмов. Они были широко представлены в морях геологического прошлого Земли и отличаются значительным разнообразием в настоящее время. В выработке организации этих колониальных, преимущественно морских животных, ведущим экологическим моментом, как отметил Н.А. Ливанов (1963), был переход к пассивному питанию при неподвижном образе жизни. С последним связано и развитие пассивных средств защиты — наружного покрова, обызвестченного у большинства мшанок. Обусловленная прикрепленным образом жизни упрощенная организация зооидов и небольшие размеры колоний мшанок позволяют им занимать самые крохотные ниши в сложных морских биоценозах и использовать минимальные пищевые ресурсы, извлекаемые из тока воды благодаря деятельности хорошо развитого щупальцевого аппарата. Особенно богата мшанками зона сублиторали.

Высокая приспособительная особенность мшанок связана с выработкой у них, кроме полового, бесполого способа размножения — путем почкования, который при благоприятных условиях приводит к быстрому росту колоний. Следует добавить и сильно выраженную у мшанок способность к регенерации полипидов, дегенерирующих как в течение естественного жизненного процесса, так и в результате воздействия неблагоприятных сезонных или случайных факторов. Другой важный момент состоит в том, что приспособительная особенность мшанок зависит не столько от сложности развития отдельных особей, составляющих зоарий, сколько от степени интеграции последнего. Она усиливается за счет подавления самостоятельности особей, соединенных в одно колониальное целое, как механически, благодаря общности стенок зооидов, так и обменом веществ через общий целом. В возрастании интеграции значительную роль играет еще одна замечательная особенность мшанок — морфофункциональный полиморфизм зооидов, благодаря которому заметно ослабляется индивидуальность отдельных зооидов и увеличивается их зависимость от жизнедеятельности всей колонии. Наряду с этим полиморфизм увеличивает разнообразие структуры зоариев, отличающихся удивительным богатством форм. Очевидно, определенный уровень организации мшанок выработался очень рано и, отличаясь относительной консервативностью, он обеспечил существование различных групп этого типа на протяжении нескольких десятков или сотен миллионов лет.

По принятой в последнее время большинством палеонтологов и бриозологов системе (Ryland, 1970; Морозова, Вискова, 1977) тип мшанок состоит из трех классов — *Stenolaemata*, *Gymnolaemata* и *Phylactolaemata*. Первые два объединяют морских мшанок, третий — пресноводных. В состав *Stenolaemata* входят пять отрядов: *Cystoporata*, *Cryptostomata*, *Phabdomesonata* и *Trepotomata*, время распространения которых ограничено палеозойской эрой (за исключением отдельных видов *Trepotomata*, вымерших в триасе), и *Cyclostomata*, представители которого известны с ордовика по настоящее время. Три отряда — *Eenestrata* (ордовик-пермь), *Stenostomata* (ордовик — ныне) и *Cheilostomata*

(юра - ныне) составляют класс Gymnolaemata. На рубеже мезозоя и кайнозоя существовали мшанки трех отрядов - Cyclostomata, Stenostomata и Cheilostomata.

Наиболее полные сведения имеются о мшанках меловых и палеогеновых бассейнов Западной Европы и палеогеновых бассейнов Северной Америки (Orbigny, 1851-1854; Hagenow, 1851; Busk, 1859; Marsson, 1887; Gregory, 1899-1909; Levinsen, 1909, 1925; Ganu, Bassler, 1920, 1922, 1923, 1926 и др.; Voigt, 1949, 1951, 1953, 1957, 1964, 1967a, 1972, 1973 и др.; Darteville, 1933; Berthelsen, 1962; Larwood, 1962; Cheetham, 1963, 1966, 1971; Maryńska, 1969; Brood, 1972; Flor, 1972; Pouyet, 1973; Buge, Reguant, 1975; Labracherie, 1975; Ney, 1976, и многие др.). На территории Европейской и Азиатской частей СССР мшанки мела и палеогена, несмотря на широкое их распространение, изучены еще очень слабо (Эйхвальд, 1850-1854; Лагузен, 1873; Фавр, 1903; Мокринский, 1916; Смирнова, 1958; Фефанова, 1960, 1965; Фогт, 1962; Voigt, 1967b; Вискова, Эндельман, 1971; Вискова 1972a,б; Фаворская, 1975, 1976). Еще мало известны мшанки из меловых отложений Северной и Южной Америки (Canu, 1911; Shaw, 1967; Frey, Larwood, 1971; Turner, 1975), определявшиеся ранее как меловые мшанки из формации Винсентаун штата Нью-Джерси (Canu, Bassler, 1933) несомненно, являются палеоценовыми (Voigt, 1964, 1972; Фаворская, 1976). Небольшое число циклостомат и хейлостомат описано из верхнего мела и палеогена Африки (Lang, 1908; Canu, 1922; Labracherie, Sigal, 1975; Brood, 1976a) и Индии (Stoliczka, 1872), из палеогена Австралии и Новой Зеландии (Waters, 1887; Brown, 1952, 1957; Cheetham, 1972; Wass, 1975).

В последние 10-15 лет вышли в свет многочисленные статьи и монографии, посвященные как ревизии отдельных крупных или мелких таксонов отрядов Cyclostomata, Stenostomata и Cheilostomata; так и различным вопросам их морфологии, системы, филогении, экологии, стратиграфического распространения и этапности развития. Однако анализ всех известных работ позволяет пока выявить самые общие направления в развитии мшанок на рубеже мезозоя и кайнозоя. Здесь можно только отметить, что расселение мшанковой фауны в позднем мелу происходило, по мнению Тернера (Turner, 1974), из Западно-Европейского центра.

Недостаточная степень разработки системы внутри отрядов (особенно это относится к циклостоматам) затрудняет выяснение общей картины развития мшанок. Исследователи все еще далеки от единства взглядов на объем подотрядов, семейств и тем более родов, общее число которых, возможно, несколько завышено. Автор старался учесть все новые данные по разным группам мшанок, опубликованные во многих статьях и монографиях после выхода в свет тома "Treatise on invertebrate paleontology" (Bassler, 1953) - единственной сводной работы по мшанкам на настоящее время. Внесенные изменения касаются главным образом объема принимаемых в работе семейств отряда Cyclostomata, а также времени геологического распространения родов и семейств мшанок отрядов Cyclostomata, Stenostomata и Cheilostomata, что нашло отражение в таблицах 1-6.

## ОТРЯД CYCLOSTOMATA

В настоящее время известно более 280 родов ископаемых и современных циклостомат. Они входят в состав 37 семейств 8 подотрядов. Появившись в раннем ордовике, циклостоматы очевидно из-за слабой интеграции колоний не играли значительной роли в морях палеозоя; они были представлены 15 родами из 6 семейств, при этом большая часть этих родов вымерла уже к концу девона - началу карбона (Bassler, 1953; Brood, 1975, 1976b; Морозова, Вискова, 1977). Из всех палеозойских циклостомат только Diastoporidae, колонии которых состояли из мономорфных трубчатых зооидов с простой стен-

кой, оказались настолько устойчивыми, что не только пережили рубеж палеозойской и мезозойской эр, но и явились исходными для всех молодых ветвей отряда Cyclostomata.

В триасе примитивные Tubuliporina дали начало новой крупной группе циклостомат – подотряду Cerioporina. У первых двух родов этого подотряда – Heteropora и Ceriopora (семейство Heteroporidae) произошло качественное изменение структуры зоария. Оно связано с возникновением двойной стенки зооида, разделенной гипостегияльной целомической полостью, и с развитием полиморфизма зооидов – появились выводковые камеры и гетерозооиды, служившие для соединения зооидов и укрепления колонии в целом. Очевидно, восстановление оптимальных условий жизни в морях средней юры, в которых циклостоматы оказались единственными мшанками с известковым скелетом (Ryland, 1970), вызвало интенсивное формообразование.

Чрезвычайно разнообразные комбинации примитивного и сложного типов колоннальной организации циклостомат создавали новые пути для приспособления к различным условиям жизни на дне моря. В среднеюрских бассейнах появились Salpingina (семейства Eleidae, Melicerititidae и Semiceidae), Dactylethrata (семейство Clausidae) и Cancellata (семейство Cytididae). Исходными формами для Salpingina, очевидно, были Tubuliporina, для Dactylethrata и Cancellata – Cerioporina (Вискова, 1972а). Однако К. Бруд (Brood, 1976в) считает, что Cancellata произошли также от Tubuliporina. Каждый из этих подотрядов характеризуется определенным типом полиморфизма, формой и характером почкования зооидов и гетерозооидов. Большое число новых семейств сформировалось и в древнейшем подотряде Tubuliporina – Multisparsidae, Spiroporidae, Entalophoridae, Oncousoeciidae, Theonoidae, Fascigeridae, Frondiporidae и Idmoneidae; два семейства – Cavidae и Leiosoeciidae – возникли в подотряде Cerioporina (табл. 2).

Значительная адаптивная радиация циклостомат с последующим планетарным расселением (очевидно, из бассейнов Западной Европы) продолжалась в поздней юре и на протяжении всего мелового периода, когда, за исключением кампанского и маастрихтского веков, они были господствующей группой среди мшанок (Voigt, 1972).

В морях раннего мела возникла еще одна ветвь циклостомат – подотряд Rectangulata (семейство Lichenoporidae), по структуре стенок зооида близкий к Cerioporina, но с новым типом гетерозооидов (альвеолы и централизованная выводковая камера) и отличным от дериопорин характером почкования. Новые семейства появились в составе Tubuliporina – Tubuliporidae, Filisparsidae и Celluliporidae (табл. 2). Последнее вымерло в первой половине позднего мела. Почти одновременно, или в самом конце раннего мела, вымерли немногочисленные Multisparsidae. Подотряд Cancellata в раннем мелу пополнился тремя очень характерными семействами – Petaloporidae, Crisinidae и Horneridae (табл. 2).

В самом начале позднего мела сформировался последний подотряд циклостомат – Articulata<sup>1</sup> (семейство Crisiidae), ветви зоариев которого разделены на сегменты хитиновыми сочленениями. Возможно, что они произошли от Tubuliporina, к которым близки по структуре стенок зооидов (Brood, 1976b). С появлением в позднем мелу семейств Tervidae, Corymboporidae, Siphonotyphlidae, Sulcocavidae и Crassidiscoporidae (табл. 2) завершилось формирование

<sup>1</sup> До последнего времени (Bassler, 1953; Феофанова, 1960; Ryland, 1970) считалось, что этот подотряд появился в палеозое, откуда известен его единственный род *Phacelopora* (из ордовика). Однако в отложениях более древних, чем верхний мел, до сих пор нигде не обнаружено ни одного фрагмента Articulata. Поэтому вполне можно согласиться с мнением К. Бруда (Brood, 1976b), что *Phacelopora* относится не к артикулатам (и может быть вообще не к циклостоматам), а к какой-то другой группе палеозойских мшанок.

отряда Cyclostomata. До самого конца позднего мела продолжали развиваться 28 из 30 семейств, которые возникли в разные века триаса, юры и мела (а Diastoporidae - в ордовике). Родовой состав в ряде семейств на протяжении всей позднемеловой эпохи оставался либо относительно неизменным (Oncosoueciidae, Tubuliporidae, Tervidae, Cavidae, Clausidae), либо несколько сокращался (Eleidae, Melicerititidae, Spiroporidae, Frondiporidae). В большинстве семейств многообразие форм постепенно (Diastoporidae, Entalophoridae, Fascigeridae, Heteroporidae и др.) или резко (Theonoidae, Cytitidae, Lichenoporidae и др.) возрастало, достигнув своего пика в маастрихтском веке, в котором возникло свыше 30 новых родов и одно малочисленное семейство Crassidiscoporidae (табл. 2 и 3).

Многие роды кампана и маастрихта были общими (табл. 3) и отличались определенной специфичностью. Свободно ветвистые зоарии Petaloporidae, изящные Crisinae, разветвленные или дисковидные с выступающими пиннулами Cytididae, лентовидные Siphoniotyphlidae, стебельчато-дисковидные Fascigeridae, грибовидные Corymboporidae и другие своеобразные по структуре колонии циклостомат, очевидно, могли развиваться только в спокойных, несколько удаленных от берега участках морского дна. Освоение циклостоматами свободных экологических ниш на различных глубинах шельфа происходило и на протяжении всех предшествующих кампану веков (отсутствие крышечек в терминально расположенных отверстиях зооидов позволяет предполагать, что циклостоматы не обитали выше уровня отлива). Однако расширение ареалов их обитания на относительно больших глубинах в бассейнах кампана и маастрихта было связано, по-видимому, не только с обширными трансгрессиями, но и с быстрым развитием более высоко организованных мшанок отряда Cheilostomata, появившихся в поздней юре и достигших уже к началу кампана огромного систематического разнообразия и численного преимущества над циклостоматами (Voigt, 1972). Поэтому значительную радиацию циклостомат в маастрихте, очевидно, можно рассматривать и как результат освоения ими новых адаптивных зон, в связи с вытеснением их хейлостоматами. Среди удивительного разнообразия форм особенно интересно появление стебельчато-дисковидного зоария рода *Crassodiscopora* Brood, 1972, у которого зооиды открывались только на нижней поверхности диска, тогда как у всех известных колоний такого типа устья группируются на верхней или боковых его сторонах.

Расширение адаптационных возможностей позднемеловых циклостомат происходило за счет развития полиморфизма и многообразия комбинаций зооидов и гетерозооидов в колониях, контролируемых особенностями почкования. Это - разного типа фасцикли: поперечные (*Crisina*, *Reteporidea*) или радиальные, среди которых различаются однорядные (*Radiopora*), двурядные (*Stellocavea*) и трехрядные (*Discotubigera*); пиннулы у *Truncatulipora* или *Supercyrtis*; лишенные устьев кенозооции у *Siphoniotyphlus* или система поровых каналов в утолщенных стенках *Sulcocava* и т.д. Все эти и другие морфологические преобразования циклостомат носили, по-видимому, характер узкой специализации.

В конце маастрихтского века вымерло около 60 типично меловых родов циклостомат (табл. 3) и прекратили свое существование небольшие семейства Siphoniotyphlidae и Sulcocavidae. Заметно сократился родовой состав в

Таблица 1

Количество родов	Кампан	Маастрихт	Даней	Монс	Танет	Ипр	Лютег	Баргон	Олигоцен
Общее	120	147	95	68	66	66	67	72	70
Новые	16	31	8	3	1	1	1	6	1
Вымершие	4	60	30	3	1	1	1	13	2



Таблица 2 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Cytididae</i> Orbigny	▨	■	■	■	■	■	■	■	■					
* <i>Crisinidae</i> Orbigny	▨	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨
* <i>Harneridae</i> Gregory	▨	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨
<i>Siphoniotyphlidae</i> Voigt		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Sulcacavidae</i> Viskova			■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
* <i>Crassodiscoporidae</i> Brood								■	■	■	■	■	■	▨
Подотряд <i>Rectangulata</i>								■	■	■	■	■	■	■
* <i>Lichenoporidae</i> Smitt	▨	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨
Подотряд <i>Articulata</i>														
<i>Crisiidae</i> Johnston		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨

На всех таблицах распространения семейств выдержан следующий масштаб [10 родов]

\* На этой и всех последующих таблицах стратиграфического распространения семейств, родов и видов отмечены звездочкой таксоны, которые существуют до настоящего времени.

семействах Theonoidae, Heteroporidae, Melicerititidae, Petaloporidae, Cytididae и Lichenoporidae. Из родов, широко распространенных в поздне меловых бассейнах Европы, Азии и Африки (на территории СССР это районы Брянской, Курской и Белгородской областей, Крыма, Донбасса, Поволжья, Прикаспия, Южного Урала и п-ва Мангышлак) и исчезнувших в конце маастрихта, следует отметить *Reticrisina*, *Rhipidopora*, *Multifascigera*, *Canalipora*, *Ditaxia*, *Meliceritites*, *Foricula*, *Petalopora*, *Homoeosolen*, *Siphoniotyphlus*, *Clinopora*, *Sulcacava* и ряд других. Большая группа родов, возникшая в маастрихтском веке и вымершая в конце его, возможно, характерна только для маастрихтских бассейнов Западной Европы. Это очень своеобразные *Conotubigera*, *Lopholepis*, *Pennipora*, *Spirofascigera*, *Pergensella*, *Actinotaxia* и др. Однако не исключено, что их представители будут обнаружены в регионах, еще недостаточно изученных в частности на территории СССР, где удалось пока установить только один маастрихтский род *Vimulicavea*, известный также из Западной Европы (маастрихт Закаспия; Voigt, 1967b; Вискова, Эндельман, 1971). В целом из числа родов цикломат, вымерших в конце маастрихтского века, более 85% падает на роды, появившиеся и успешно развивавшиеся в позднем мелу, при этом почти 34% приходится на роды, возникшие только в маастрихте и отличавшиеся определенной специфичностью.

В бассейны дания перешло более половины мезозойских родов цикломат, однако значительная часть их вымерла в течение первой половины кайнозоя (табл. 3). Уже к концу датского века исчез род *Clausa* и подотряд *Dactyletrhata* завершил свое существование; вымерли последние роды семейств *Eleidae*, *Petaloporidae* и *Cytididae*<sup>1</sup>. Из родов, доживавших в бассейнах дания Европы и Азии, наиболее характерными являются роды, процветавшие в морях позднего мела: *Serietubigera*, *Defranciopora*, *Corymbopora*, *Marssoniella*, *Brachysoecia*, *Radiopora*, *Discotubigera*, *Fascigera* и др. (табл. 3); представители таких родов,

<sup>1</sup> Относимый ранее к *Cytididae* современный род *Hypocytis* Ortmann, 1890 (Basler, 1953), несомненно, принадлежит семейству *Crassodiscoporidae* Brood, 1972 и, очевидно, является потомком рода *Crassodiscopora*, появившегося в маастрихте.

Таблица 3

Стратиграфическое распространение родов Cyclostomata в кампане - эоцене

Род	Верхний мел		Э	Палео-цен			Эоцен		
	Кампан	Маастрихт		Даний	Монс	Танет	Ипр	Люгет	Бартон
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
<b>Spiroporidae</b>									
<i>Spirethalophora</i> Voigt									
<i>Spiropora</i> Lamouroux									
<b>Diastoporidae</b>									
<i>Retelea</i> Orbigny									
<i>Reticrisina</i> Gregory									
<i>Triplosoecia</i> Brood									
* <i>Berenicea</i> Lamouroux									
* <i>Stomatopora</i> Broon									
* <i>Stomatoporina</i> Balavoine									
* <i>Diastopora</i> Lamouroux									
* <i>Reticulipora</i> Orbigny									
* <i>Plagioecia</i> Canu									
* <i>Liriopora</i> Mac Gillivrey									
* <i>Desmeplagioecia</i> Canu et Bassler									
* <i>Tubigerina</i> Canu									
* <i>Diaperoecia</i> Canu									
* <i>Diplosolen</i> Canu									
<i>Discosparsa</i> Orbigny									
<i>Serpentipora</i> Brood									
* <i>Stathmepora</i> Canu et Bassler									
<b>Entalophoridae</b>									
<i>Umbrellina</i> Reuss									
<i>Rhipidopora</i> Marsson									
<i>Pustulopora</i> Blainville									
<i>Clipenia</i> Michelin									
* <i>Entalophora</i> Lamouroux									
* <i>Mesenteripora</i> Blainville									
<i>Fasciporina</i> Orbigny									
<i>Hammia</i> Gregory									
<b>Oncousoeciidae</b>									
<i>Radicipora</i> Quenstedt									
* <i>Oncousoecia</i> Canu									
* <i>Proboscina</i> Oudouin									
* <i>Microecia</i> Canu									
<b>Theonoidae</b>									
<i>Semifascipora</i> Orbigny									
<i>Serietubigera</i> Orbigny									
<i>Theonoa</i> Lamouroux									
* <i>Actinopora</i> Orbigny									
* <i>Coronopora</i> Gray									
<i>Semitubigera</i> Orbigny									
<i>Conotubigera</i> Orbigny									
<i>Lopholepis</i> Hagenow									
<i>Patenaria</i> Hamm									
<i>Locularia</i> Hamm									
<i>Discotubigera</i> Orbigny									

Таблица 3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Fascigeridae								
<i>Multifascigera</i> Orbigny								
<i>Reptofascigera</i> Orbigny								
* <i>Fasciculipora</i> Orbigny								
* <i>Radiofascigera</i> Orbigny								
<i>Discofascigera</i> Orbigny								
* <i>Filifascigera</i> Orbigny								
<i>Fascigera</i> Voigt								
Fron diporidae								
<i>Apsendesia</i> Lamouroux								
* <i>Fron dipora</i> Link								
Idmoneidae								
<i>Spiridmonea</i> Henning								
<i>Crisisina</i> Orbigny								
* <i>Idmonea</i> Lamouroux								
* <i>Idmidronea</i> Canu et Bassler								
<i>Cerioporella</i> Levinsen								
<i>Coronidmonea</i> Voigt								
* <i>Idmoneoides</i> Kluge								
<i>Lagonoecia</i> Canu et Bassler								
Tubuliporidae								
* <i>Tubulipora</i> Lamarck								
<i>Semiclausia</i> Orbigny								
<i>Decurella</i> Mongereau et Buge								
Filisparsidae								
<i>Apatotervia</i> Voigt								
* <i>Filisparsa</i> Orbigny								
* <i>Nevia nopora</i> Borg								
Tervidae								
* <i>Tervia</i> Jullien								
<i>Prosthenoecia</i> Canu								
Heteroporidae								
<i>Canalipora</i> Hagenow								
<i>Filicava</i> Orbigny								
<i>Silenopora</i> Brood								
<i>Sparsicytis</i> Filliozat								
<i>Grammascosoecia</i> Canu et Bassler								
<i>Globulipora</i> Peron								
<i>Defranciopora</i> Hamm								
<i>Ceripora</i> Goldfuss								
* <i>Heteropora</i> Blainville								
<i>Multicrescis</i> Orbigny								
* <i>Multicavea</i> Orbigny								
<i>Reptomulticava</i> Orbigny								
<i>Pennipora</i> Hamm								
<i>Biflabellaria</i> Pergens								
<i>Tuberculipora</i> Pergens et Meunier								
<i>Paratretocycloecia</i> Buge et Balavoine								
<i>Partretocycloecia</i> Canu								
<i>Tretocycloecia</i> Canu								
Cavidae								
<i>Zonopora</i> Orbigny								
Leiosoeciidae								
<i>Pachyteichopora</i> Voigt								
<i>Ditaxia</i> Hagenow								

Таблица 3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Leiosoecia</i> Canu et Bassler								
<i>Parleiosoecia</i> Canu et Bassler								
Corymboporidae								
<i>Corymbopora</i> Michelin								
<i>Marssoniella</i> Levinsen								
* <i>Fungella</i> Hagenow								
Eleidae								
<i>Brachysoecia</i> Canu et Bassler								
Semiceidae								
<i>Semicea</i> Orbigny								
<i>Ceidmonea</i> Pergens								
<i>Filicea</i> Orbigny								
* <i>Bisidmonea</i> Orbigny								
Melicerititidae								
<i>Meliceritites</i> Roemer								
<i>Foricula</i> Orbigny								
<i>Reptelea</i> Orbigny								
<i>Meliceritella</i> Levinsen								
Clausidae								
<i>Cryptoglena</i> Marsson								
<i>Reptoclausia</i> Orbigny								
<i>Clausia</i> Orbigny								
Petaloporidae								
<i>Filicavea</i> Orbigny								
<i>Grammanotosoecia</i> Canu et Bassler								
<i>Petalopora</i> Lonsdale								
<i>Sparsicavea</i> Orbigny								
<i>Cavarinella</i> Marsson								
<i>Coelocochlea</i> Hagenow								
<i>Diplopetalopora</i> Brood								
Cytididae								
<i>Truncatulipora</i> Bassler								
<i>Cytis</i> Orbigny								
<i>Homoeosolen</i> Lonsdale								
<i>Discotruncatulipora</i> Flor								
<i>Supercytis</i> Orbigny								
<i>Discocytis</i> Orbigny								
<i>Bicavea</i> Orbigny								
<i>Desmepora</i> Lonsdale								
<i>Cyrtopora</i> Hagenow								
<i>Spirofascigera</i> Hamm								
<i>Pergensella</i> Gregory								
<i>Plethopora</i> Hagenow								
<i>Plethoporella</i> Canu et Bassler								
<i>Carinifer</i> Hamm								
<i>Camerapora</i> Meunier et Pergens								
<i>Osculipora</i> Orbigny								
<i>Neoretenoa</i> Viskova								
<i>Voightiellina</i> Viskova								
Crisinidae								
<i>Filicrisina</i> Orbigny								
<i>Multicrisina</i> Orbigny								
<i>Hemicellaria</i> Orbigny								
<i>Pseudotervia</i> Brood								
<i>Heterocrisina</i> Gabb et Horn								
* <i>Crisina</i> Orbigny								
* <i>Temysonia</i> Busk								
<i>Reteporidaea</i> Orbigny								
<i>Erkosonea</i> Canu et Bassler								
<i>Pleuronea</i> Canu et Bassler								

Таблица 3 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Lekythionia</i> Canu et Bassler								
<i>Tretonea</i> Canu et Bassler								
Horneridae								
<i>Eohornera</i> Brood								
<i>Retecava</i> Orbigny								
<i>Stigmatoechos</i> Marsson								
* <i>Hornera</i> Lamouroux								
<i>Phormopora</i> Marsson								
<i>Crassohornera</i> Waters								
Siphoniotyphlidae								
<i>Clinopora</i> Marsson								
<i>Siphoniotyphlus</i> Lonsdale								
<i>Kyarnbyella</i> Brood								
Sulcocavidae								
<i>Sulcocava</i> Orbigny								
Crassodiscoporidae								
<i>Crassodiscopora</i> Brood								
Lichenoporidae								
<i>Trochiliopora</i> Gregory								
<i>Radiopora</i> Orbigny								
* <i>Lichenopora</i> Defrance								
<i>Tholopora</i> Gregory								
* <i>Disporella</i> Gray								
<i>Infundibulipora</i> Brood								
<i>Pyricavea</i> Orbigny								
<i>Actinotaxia</i> Hamm								
<i>Bimulticavea</i> Orbigny								
<i>Stellocavea</i> Orbigny								
<i>Cuvilliera</i> Pfender								
Crisiidae								
<i>Clavisparsa</i> Orbigny								
<i>Unicrisia</i> Orbigny								
* <i>Crisia</i> Lamouroux								
* <i>Crisulipora</i> Robertson								
* <i>Crisidia</i> Milne-Edwards								
<i>Crisiona</i> Canu et Bassler								
* <i>Bicrisia</i> Orbigny								

как *Filicea*, *Cavarinella*, *Deşmepora*, *Cyrtopora*, *Hemicellaria*, которые исчезли из ряда бассейнов Западной Европы, по мнению Е. Фогта (Фогт, 1963; Voigt, 1967a, 1972), еще в конце маастрихта, доживали, по-видимому, в датских бассейнах Крыма и Мангышлака (Вискова, Эндельман, 1971; Вискова, 1972), а рода *Phormopora* - в датском бассейне Швеции (Brood, 1972).

В датском веке появилось восемь новых родов (табл. 3). Из них 3 вымерли, очевидно, в конце века; в олигоцене исчезла *Erkosonea*, в миоцене - *Crisiona* и в плейстоцене - *Pleuronea*; и только 2 рода - *Stathmepora* и *Idmoneoides* - доживают доныне.

В монском веке вымерли еще 3 позднемиоценовых рода и перестало существовать семейство *Melicerititidae*. Из трех родов, возникших в этом веке, 1 исчез в лютетском веке, а *Parretrocycloecia* и *Tretocycloecia* вымерли соответственно в олигоцене и миоцене. В танете исчезла позднемиоценовая *Crisisina*, а появившаяся в это время *Lekythionia* просуществовала до конца эоцена.

Из 8 новых родов, возникших в разные века эоценовой эпохи, к концу ее вымерли 6, *Crassohornera* исчезла в миоцене, и только *Bicrisia* обитает в современных морях. К концу эоцена вымерли последние роды семейств *Spirorogidae* и *Leiosoeceidae* (табл. 3).

Таким образом, в течение палеоцена (включая датий) - эоцена вымерли 7 семейств (табл. 2) и еще около 50 родов *Cyclostomata*, а из 20 родов,

появившихся в этот промежуток времени, только 3 встречаются в рецентных морях.

В табл. 1 сведены данные по количеству родов, существовавших, появившихся и вымерших в отдельные века конца мезозойской и начала кайнозойской эр. В целом значительная часть циклостомат была представлена в начале кайнозоя двумя группами транзитных родов, особенно широко распространенных в морских бассейнах в течение кампан-бартонского веков. Первую составляли роды, возникшие в разные века мезозоя, предшествующие кампанскому, но прекратившие свое существование или в конце эоцена (*Rhadicipora*, *Semitubigera*, *Clipenia*, *Fasciporina* и др.) или в миоцене (*Ceripora*, *Multicrescis*, *Reptomulticava*, *Tholopora*, *Theonora*, *Discofascigera*, *Discosparsa*); к этой группе можно отнести появившуюся в кампане *Infundibulipora*, а также *Reteporidae* и *Zonopora*, возникших в маастрихте и вымерших в миоцене (табл. 3).

Около 40 родов относятся ко второй группе. Они также появились в основном до кампана, но продолжают существовать в настоящее время, хотя и в значительно сокращенном объеме. Именно эта группа родов, составлявшая 23,5% от 170 родов, известных из кампан-бартона, определила состав кайнозойских циклостомат. Интересно отметить, что большая часть из них возникла значительно ранее позднего мела: 2 рода - *Berenicea* и *Stomatopora* появились еще в ордовике, 1 - *Heteropora* - в триасе, 12 - *Stomatopora*, *Diastopora*, *Reticulipora*, *Plagioecia*, *Entalophora*, *Mesenteripora*, *Oncosoeecia*, *Proboscina*, *Microecia*, *Fasciculipora*, *Idmonea*, *Bisidmonea* - в юре, 9 - *Liripora*, *Tubigerina*, *Diaperoecia*, *Actinopora*, *Radiofascigera*, *Froncipora*, *Filisparsa*, *Crisina*, *Lichenopora* - в раннем мелу, 15 - *Desmeplagioecia*, *Diplosolen*, *Coronopora*, *Filifascigera*, *Tubulipora*, *Nevianopora*, *Tervia*, *Multicavea*, *Tennysonia*, *Disporella*, *Crisia*, *Crisulipora*, *Homera*, *Idmidronea*, *Fungella* - в позднем мелу, при этом только два последних рода возникли в кампане (табл. 3).

Исходя из систематического состава второй группы родов, можно утверждать, что морфологически примитивный тип колониальной организации (с простой стенкой зооида) обладал относительно большой жизнестойкостью - почти 80% родов относится к этому типу. Структура их зоариев несколько усложнена слабым, но постоянно проявляющимся полиморфизмом - в основном это кенозооиды с их опорной функцией и выводковые камеры типа гонозооида.

Сложный тип (с двойной стенкой зооида) представлен всего 8 родами. В их колониях развиты различные типы гетерозооидов, а выводковые камеры представлены либо гонозооидами (*Homera*), либо гоноцистами (*Lichenopora*, *Heteropora*). Следует заметить, что образование выводковых камер у циклостомат сыграло, очевидно, значительную роль не только в их эволюции, но и в расселении: развивавшиеся в них целагические личинки, благодаря определенной продолжительности самостоятельной жизни, могли переноситься течениями на большие расстояния и при благоприятных условиях давать начало новым колониям.

Из выше изложенного ясно, что в кайнозое циклостоматы испытали угасание, наиболее заметное в дании и бартоне. После внезапного вымирания в конце маастрихтского века целого ряда процветающих в позднем мелу родов начался эволюционный упадок этого отряда мшанок, и в настоящее время, за небольшим исключением, он представлен реликтами мезозойских морей, входящими в состав 18 семейств.

#### ОТРЯД STENOSTOMATA

Находки ископаемых ктеностомат (обычно в виде отпечатков и следов сверлений) очень редки, т.к. их колонии лишены известкового скелета. За последние 15 лет в меловых отложениях СССР, ФРГ, Нидерландов и Англии были установлены несколько новых родов и новых видов современных родов не только в подотряде *Stolonifera* (известного с палеозоя), но и в подотрядах *Paludicellea* и *Vesicularina*, которые вместе с подотрядом *Capnosa* считались до сих пор современными. Однако, несмотря на длительную историю существо-

Таблица 4

Стратиграфическое распространение семейств мшанок отряда Stenostomata в конце мезозоя - палеогене

Семейства	Нижний мел (апт - альб)	Верхний мел						?	Палеоцен			Эоцен	
		Сеноман	Турон	Коньяк	Сантон	Кампан	Маастрихт		Даней	Монс	Танет		
													Ипр
												Олигоцен	
Подотряд Stolonifera													
*Immergentiidae Silen													
*Terebriporidae Orbigny													
*Valkeriidae Bassler													
Подотряд Paludicellea													
*Arachnidiidae Hincks													
Подотряд Vesicularina													
*Vesiculariidae Hincks													

вания этого отряда (первые ктеностоматы, очевидно, появились в морях раннего ордовика), пока известно всего 55 родов, принадлежавших 23 семействам: 3 семейства являются палеозойскими, 15 - современными, из остальных 5, продолжающих существовать в настоящее время, Immergentiidae появились в девоне, Terebriporidae - в триасе, Arachnidiidae - в раннем мелу, Valkeriidae (к которым условно отнесен ископаемый позднемеловой род *Foraripora* Voigt et Soule, 1973) и Vesiculariidae - в позднем мелу (табл. 4). Вымерших родов насчитывается всего 11 и еще 5 современных родов имеют ископаемых представителей (Bassler, 1953; Ключе, 1962; Фогт, 1962; Jebram, 1973; Voigt and Soule, 1973; Морозова, Вискова, 1977). Пробелы в геологической летописи ктеностомат остаются настолько значительными, что говорить об особенностях эволюции этого отряда не представляется возможным.

#### ОТРЯД ХЕЙЛОСТОМАТА

В этом отряде мшанок насчитывается более 650 ископаемых и современных родов, объединяемых в 106 семейств, из которых только 19 являются вымершими (Bassler, 1953; Ключе, 1962; Larwood, Medd, Owen, Tawener-Smith, 1967; Voigt, 1967a, b, 1972; Морозова, Вискова, 1977 и др.). Мшанки 87 семейств обитают в современных морских бассейнах и только 17 из них не имели своих представителей в морях геологического прошлого. Все семейства входят в состав трех подотрядов - Anasca, Cribrimorpha и Ascophora.

Первые Anasca появились в поздней юре (оксфорд Англии), откуда известен единственный род *Pyriporopsis* Pahowsky, 1973, условно отнесенный в настоящем очерке к семейству Electridae. Их происхождение связывают с Stenostomata, к которым примитивные анаски близки по строению зооидов (Silén, 1942). В раннем мелу хейлостоматы были представлены только подотрядом Anasca, в составе которого было всего 3 семейства (табл. 6). Другие два подотряда сформировались в начале позднего мела, при этом Cribrimorpha часто рассматриваются как переходные от Anasca к Ascophora.

Колонии хейлостомат отличаются высокой степенью интеграции. Это связано с глубокими качественными изменениями в структуре зооидов, которые привели к четкой дифференцировке их стенок и развитию в них сложной системы поровых камер, а также к значительному морфофункциональному полиморфизму. Последний характеризуется не только разнообразием форм проявления (авикуляррии, вибраккуляррии, овщеллы, кензооиды), но и различным положением в зоариях (адвентивные или викарлирующие авикуляррии, фронтальные

или дорзальные вибракюлярии, эндозоидальные или гиперстомиальные овщеллы и т.д.).

Различия в особенностях структуры фронтальной стенки зооида определили три основные направления в эволюции отряда, которые выявились уже в начале поздне меловой эпохи. Подотряд *Anasca* характеризуется развитием колоний с необязывственной (в виде мембраны) или частично обязывственной фронтальной стенкой зооида. У мшанок подотряда *Cribrimorpha* над фронтальной мембраной зооида образован защитный покров из дуговидно изогнутых и более или менее сросшихся шипов. Мшанки подотряда *Ascophora* характеризуют третью линию развития отряда. У них фронтальная стенка зооида не только обязывственна, но и отличается сложной структурой. По мере развития отряда структура зоариев в отдельных его группах претерпевала изменения, направленные в целом на усиление колониальности. При этом уровень интеграции хейлостомат, по наблюдениям Р. Бордмана и А. Читэма (Boardman, Cheetham, 1973), обычно коррелирует с общим числом семейств этого отряда, развивавшихся в определенные отрезки геологического времени. В разных филогенетических ветвях отряда минимальные и максимальные уровни интеграции проявляются во времени достаточно сходно. Так, организация колоний у *Anasca*, *Cribrimorpha* и *Ascophora*, процветающих в современных морях, выше, чем у их представителей, развивавшихся в конце мела, а у последних – выше, чем у форм, появившихся в начале поздне меловой эпохи.

Однако кривиморфные хейлостоматы, по-видимому, отличались более низкой интеграцией своих колоний и, возможно, поэтому большинство из семейств оказались недолговечными. Из 11 семейств подотряда *Cribrimorpha*, появившихся в позднем мелу, 6 вымерли еще в первой половине эпохи, не получив значительного развития; в кампане вымерли немногочисленные *Thoracoporidae*, а в маастрихте – *Rhacheoporidae* (табл. 6). Возможно, что часть родов кривиморфных хейлостомат, развивавшихся в бассейнах кампана и маастрихта, как на территории Зап. Европы, так и в районах среднеазиатской части СССР, отличалась узкой морфологической специализацией. В большей степени это относится к семейству *Pelmatoporidae* (Voigt, 1972). Оно насчитывает около 30 родов, из них почти 20 вымерли к концу мела. Среди последних следует отметить *Aelopora* Lang, *Laginopora* Lang, *Disteginopora* Orbigny, *Ubahgsia* (Julien), *Kelestoma* Marsson, *Ichnopora* Lang, *Pahydera* Marsson, *Stichocados* Marsson, *Leptocheilopora* Lang и др. (Larwood, 1962; Voigt, 1972). В течение палеогена пельматопориды испытали значительное угасание. Существование появившихся в дании двух новых родов – *Haplocephalopora* Lang и *Diacanthopora* Lang – ограничено датским или датским и монским веками (Voigt, 1972). В настоящее время продолжают существовать только 2 меловых рода пельматопорид. Заметное сокращение числа родов в конце мела и в палеогене произошло еще в 2 семействах подотряда *Cribrimorpha* – у *Andrioporidae*, совсем исчезнувших в конце эоцена, и *Cribrilinidae*. Но последние, хотя и в сокращенном объеме, продолжают обитать в современных морях (около 10 родов, из них 2 – меловые).

Что касается мшанок подотрядов *Anasca* и *Ascophora*, развивавшихся в направлении морфофизиологического прогресса, то сама высокая организация обес-

Таблица 5

Количество семейств	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Люрет	Бартон	Олигоцен
Общее	29	34	36	35	36	43	54	59	58
Новые	7	7	5	-	1	8	11	5	5
Вымершие	-	3	1	-	1	-	-	-	1

печила им высокие темпы эволюции. Они были обильно представлены в различных поздне меловых и палеогеновых бассейнах Зап. Европы, Европейской и Азиатской частей СССР (Крым, Донбасс, Поволжье, Прикаспий, Закаспий), Северной, Центральной и Южной Америки, Африки, Азии, Австралии и Новой Зеландии, в которых, начиная с кампана, занимали доминирующее положение среди мшанок. Здесь следует заметить, что в Сев. Америке первые анаски обнаружены только в сантоне, а первые кривиморфы и аскофоры - в кампана (Shaw, 1967).

В маастрихтском веке у *Anasca* насчитывалось уже 14 семейств, число и родовое разнообразие которых постепенно возрастало в течение всех веков позднего мела (табл. 6). Среди них особенного расцвета достигли *Onychocellidae*, *Membraniporidae*, *Microporidae*, *Lunulitidae* и многие др. Кроме отдельных родов, вымерших в конце маастрихтского века (*Hoplitoaechmella* Voigt, *Woodipora* Jullien, *Treptopora* Voigt, *Cheethamia* Shaw и др.), большинство родов всех меловых семейств *Anasca* продолжали развиваться в кайнозое, значительно обновив свой видовой состав; однако некоторые из меловых родов (*Pithodella* Marsson, *Fruirionella* Canu et Bassler, *Stamenocella* Canu et Bassler, *Puncturiella* Levinsen и др.), очевидно, вымерли на разных уровнях палеогена и неогена.

В дании появились 2 новых семейства *Anasca*, а в разные века эоцена возникло еще 11. С появлением в конце эоценовой эпохи семейства *Cupuladriidae* мшанки подотряда *Anasca* достигли максимального уровня интеграции (Boardman, Cheetham, 1973), после чего их развитие несколько стабилизировалось. За исключением двух небольших семейств - *Coscinopleuridae*, последний представитель которого, очевидно, вымер в конце палеоцена (Фаворская, 1976), и *Vicorniferidae*, по-видимому, вымерших в среднем миоцене, все семейства этого подотряда, появившиеся в мелу и палеогене, продолжают процветать в современных морях.

В подотряде *Ascophora* заметное увеличение числа родов и семейств произошло в кампанский и маастрихтский века, в которых возникло 11 новых семейств, а общее число их к концу мела равнялось 16 (табл. 6). Среди них - наиболее типичные семейства подотряда - *Micronellidae*, *Hippoporinidae*, *Schizoporellidae* и др. Особенно многочисленными стали *Porinidae* с родами *Porina* Orbigny, *Beisselina* Canu, *Beisselinopsis* Voigt, *Pachythecella* Canu et Bassler, *Columnotheca* Marsson и др. Своеобразное развитие получили некоторые роды *Orbituliporidae* - *Hagenowinella* Canu, *Lateroflustraria* Orbigny, *Stichopora* Hagenow; определенной специфичностью отличались также *Bubnoffiella* Voigt, *Bathystomella* Marsson, *Pseudobeisselina* Wieseман и ряд других родов (Voigt, 1972).

В конце маастрихта многие специфичные роды, а также два специфичных малочисленных семейства - *Dysnoetoporidae* и *Nephroporidae* - прекратили свое существование. В даний перешло 14 семейств *Ascophora*. Из них к концу этого века вымерло всего одно - *Platyglenidae*; редкие представители *Fusicellariidae* дожили до миоцена. У большинства поздне меловых родов аскофор, перешедших в даний, заметно обновился видовой состав; кроме того, в датском веке появились новые роды - *Acanthionella* Canu et Bassler, *Crassicella* Berthelsen, *Ochetosellina* Canu et Bassler, *Pavobeisselina* Voigt, *Gastropella* Canu et Bassler (Voigt, 1972); некоторые роды, перешедшие из маастрихта, постепенно исчезли в течение палеогена - *Semiescharinella* Orbigny, *Psilosecos* Canu et Bassler, *Cryptostomella* Bassler и др. В палеоцене *Ascophora* пополнились 4 новыми семействами (3 появились в датском веке, 1 - в танетском), из которых *Kleidionellidae*, состоявшие из 2 родов, вымерли в олигоцене (табл. 6). Дивергенция аскофор, продолжавшаяся и в эоцене, особенно в ипрском и лютетском веках, завершилась формированием в эту эпоху еще 13 новых семейств с большим числом родов и видов. Все эти семейства, а также 12 меловых и 3 палеоценовых, процветают в настоящее время.

Несмотря на вымирание в конце маастрихта целой группы родов хейлостомат, что было наиболее резко выражено у кривиморфных мшанок, завершение



Таблица 6 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
*Scrupariidae Busk														
*Scrupocellariidae Levinsen														
*Farciminariidae Levinsen														
*Calpensiidae Canu et Bassler														
*Steginoporellidae Bassler														
*Arachnópussidae Jullien														
*Beaniidae Canu et Bassler														
Skyloniidae Sandberg														
*Cupuladriidae Lagaaij														
*Aeteidae Smith														
Cothurnicellidae Bassler														
Подотряд Cribrimorpha														
Otoporidae Lang														
Stenoporidae Lang														
Calpidoporidae Lang														
Disheloporidae Lang														
Andrioporidae Lang														
Thoracoporidae Lang														
*Pelmatoporidae Lang														
Taractoporidae Lang														
Miagroporidae Lang														
Rhacheoporidae Lang														
*Cribrilinidae Hincks														
Подотряд Ascophora														
*Hippotheididae Levinsen														
Fusicellariidae Orbigny														
*Porinidae Orbigny														
*Cheiloporinidae Bassler														



поздне меловой эпохи и переход в кайнозой у Cheilostomata сопровождался возрастанием их морфологического и экологического разнообразия. Только число семейств, развивавшихся в бартоне, увеличилось вдвое по сравнению с кампанским веком.

Выше приведена таблица (табл. 5), в которой указано количество семейств хейлостомат, существовавших, появившихся и вымерших в разные века конца мезозойской и начала кайнозойской эр.

Широкую радиацию хейлостомат, начавшуюся с середины позднего мела, можно связывать как с высокой их организацией, так и с наличием благоприятных и разнообразных условий для существования. С другой стороны, вымирание большей группы родов мшанок отряда Cyclostomata (о чем было сказано выше), освободивших заметные пространства с различными экологическими нишами, очевидно, обеспечило дальнейшую быструю эволюцию хейлостомат и их доминирующее положение среди других мшанок в кайнозое.

\* \* \*

В развитии мшанок двух отрядов (Cyclostomata и Cheilostomata) в конце мезозоя и начале кайнозоя выявились следующие особенности:

1. В конце поздне меловой эпохи циклостоматы пережили расцвет, наибольший за всю историю отряда; хейлостоматы в результате быстрого эволюционного развития, связанного с более высоким по сравнению с циклостоматами уровнем организации колоний, достигли к этому времени огромного морфологического разнообразия и численного преимущества над циклостоматами.

2. В кампанский и маастрихтский века у циклостомат появилось большое число специфичных, относительно глубоководных родов. Их возникновение, по-видимому, объясняется экологической дифференцировкой циклостомат, вызванной как широкой радиацией хейлостомат, так и появлением новых экологических ниш в результате происходивших в это время обширных трансгрессий. Возникновение в это же время целого ряда специфичных родов у хейлостомат, очевидно, также было связано с их адаптацией к новым биотопам.

3. В конце маастрихтского века в обоих отрядах внезапно вымерли специфичные семейства, а также отличавшиеся определенной специфичностью роды. В состав исчезнувших вошли почти половина родов циклостомат и большинство крибриморфных хейлостомат, процветавших в морях позднего мела.

4. В бассейны палеогена перешло достаточно большое число родов и семейств циклостомат и хейлостомат. Однако Cyclostomata в течение палеогена испытали значительное угасание. Оно привело к вымиранию еще целого ряда семейств и многих родов, мезозойских и появившихся в палеогене, а также к резкому сокращению объемов тех транзитных семейств и родов, которые продолжают существовать в современных морях. Эволюционный упадок Cyclostomata сопровождался взрывом эволюционной активности Cheilostomata, который, несомненно, был связан с новым этапом их расселения в освободившиеся экологические ниши.

Таким образом, общий ход развития двух отрядов мшанок на рубеже мезозоя и кайнозоя позволяет считать, что в конце маастрихтского века произошли резкие и значительные изменения условий существования, которые, очевидно, предопределили угасание Cyclostomata и эволюционный расцвет Cheilostomata в кайнозое. Эти изменения касались не только глубин морских бассейнов, но и состава служившего пищей микропланктона, газового, солевого, температурного и гидродинамического режимов, характера и механического состава осадков, микрорельефа дна и многих других абиотических и биотических факторов, от которых зависело расселение личинок и развитие колоний мшанок. Выдержать эти изменения смогли только те немногие роды циклостомат, которые, испытав на себе действие стабилизирующей формы естественного отбора, выработали в своих колониях устойчивые структуры, а также то основное большинство поздне меловых хейлостомат, развитие которых шло в направлении морфологического прогресса.

## ТИП ARTHROPODA. ЧЛЕНИСТОНОГИЕ

Огромный тип членистоногих исключительно интересен для исследователей любых вопросов исторического развития органического мира, так как он объединяет самые разные группы - от относительно примитивных до очень специализированных и высокоорганизованных; группы, быстро достигшие расцвета и столь же быстро вымершие, или, наоборот, развивавшиеся с начала палеозоя до наших дней группы; приспособленные к самым разным условиям обитания. К сожалению, как работы по систематике членистоногих, так и состояние изученности многих крупных групп нельзя считать достаточно завершенными. Приходится ограничиться только самыми общими сведениями о развитии классов членистоногих на интересующем нас отрезке времени, взяв соответствующие сведения из томов "Основ палеонтологии".

В классе Diplopoda из десяти отрядов два известны с мела, а четыре с палеогена (балтийский янтарь) до настоящего времени. Класс Chilopoda известен с мела (один род) и несколько родов с палеогена (балтийский янтарь). Из большого класса Merostomata только одно семейство просуществовало с триаса до мела и одно существует с миоцена до настоящего времени. Среди Scorpionomorpha только два существуют с карбона до настоящего времени. Несколько семейств появилось в палеогене и существуют ныне, есть семейства, известные только в настоящее время. Никакой смены ни на отрядном, ни на семейственном уровне на рубеже мела и палеогена отметить нельзя.

Наиболее удивительные данные можно привести по классу Solifugomorpha, существующему с карбона до настоящего времени, причем из каменноугольных отложений известны остатки представителей одного семейства, а 10 семейств живут в настоящее время. В большом классе Acaromorpha четыре семейства известны с девона до настоящего времени, а более десяти - с палеогена. В очень интересном классе Arachnida из девяти отрядов пять характерны только для карбона, два существуют с карбона и два с перми до настоящего времени. Имеется значительное число вымерших семейств в разных отрядах, некоторые группы стали известны с палеогена, но вымирания в конце мела, видимо, не было.

Более полные и интересные материалы имеются по ракообразным и насекомым, но подробнее об этих классах сказано ниже.

**КЛАСС CRUSTACEA. РАКООБРАЗНЫЕ**

Класс ракообразных - наиболее крупный из всех классов водных членистоногих, возникший в раннем палеозое и продолжающий процветать в современное время. Систематика класса является предметом дискуссий.

В "Основах палеонтологии" класс ракообразных разделен на подклассы: Gnathostraca, Maxillopoda, Cephalocarida, Ostracoda, Malacostraca. Первый из них известен с девона и существует ныне, однако из трех его отрядов один (Liprostraca) описан только из палеозоя, второй (Anostraca) существует эоценом и только отряд Phyllopoda известен с раннего палеозоя до настоящего

времени. Иногда эти таксоны рассматривают в качестве надотрядов. В таком случае подотряды филлопод (*Notostraca*, *Acercostraca*, *Kazechastraca*, *Conchostraca*) рассматриваются в качестве отрядов.

Весьма интересной оказывается позднемезозойская и кайнозойская история *Gnathostraca*, из которых она, впрочем, более или менее хорошо известна только для щитней (*Notostraca*)\* и двустворчатых листоногих ракообразных (*Conchostraca*). В палеозое и триасе остатки щитней встречаются довольно равномерно и представлены формами очень близкими, практически не отличимыми от ныне живущих. В юре остатки неизвестны и вновь появляются в нижнем мелу, почти исключительно в отложениях, где найден комплекс остатков насекомых, характеризующий, по-видимому, биоту, переходную между ранне- и позднемеловой. В этих же отложениях найдены и остатки *Apostraca*. В более молодых отложениях остатки щитней не найдены, хотя эта группа весьма обычна в настоящее время. Такую особенность распространения можно объяснить только тем, что большую часть мезозоя и кайнозой щитни обитали в водоемах, остатки которых почти не сохраняются в геологической летописи. Действительно, сейчас щитни обитают почти исключительно в небольших временных водоемах — таких, как лужи талой воды или лужи на такырах. Трудно предположить, что древние щитни, морфологически почти не отличимые от современных, имели существенно иные экологические требования. Более вероятно предположение, что биота древних водоемов, даже крупных и длительно существовавших, чем-то сходна с биотой современных временных водоемов. Скорее всего это было низкое разнообразие компонентов ценозов, малое число трофических уровней. В частности, в палеозое практически отсутствовали водные насекомые. В юре в водоемах появляются многочисленные насекомые, и из отложений крупных водоемов исчезают остатки щитней. Вновь они появляются на границе раннего и позднего мела, когда исчезают мезозойские водные насекомые. С формированием в позднем мелу фактически кайнозойской фауны насекомых щитни вновь вытесняются из крупных водоемов и их остатки больше не встречаются вплоть до настоящего времени.

Сходную картину можно наблюдать и для конхострак. Остатки конхострак многочисленны в палеозое и триасе, в отложениях юрских водоемов они немногочисленны, во всяком случае там, где многочисленны остатки насекомых. В раннем мелу они становятся одним из важнейших компонентов биоты крупных озер. Особенно они многочисленны в раннем мелу Центральной Азии, где их экологическое значение сравнимо с таковым водных насекомых. Они встречались в водоемах в огромном числе, многие конхостраки в это время были в несколько раз крупнее, чем в любое другое. В позднем мелу число и разнообразие конхострак резко сокращается, исчезают крупные формы, особенно характерные для раннемеловых озер. Остатки кайнозойских конхострак найдены только в палеоцене Монголии, в более молодых отложениях они неизвестны. Ныне конхостраки довольно многочисленны и разнообразны, но встречаются почти исключительно во временных или солонатоводных водоемах.

Изучение конхострак затруднено отсутствием для них общепринятой системы. Системы Н.И. Новожилова в "Основах палеонтологии" (1960) и Тэша в "Treatise on invertebrate paleontology" (Tasch, 1969) не имеют почти ничего общего, так что формально изложить историю конхострак в позднем мелу и начале палеогена невозможно. Приняв с некоторыми изменениями систему Н.И. Новожилова и основываясь на работах Е.К. Трусовой по меловым и палеогеновым конхостракам Монголии и Забайкалья (1980), историю конхострак можно изложить следующим образом. Из 6 существующих ныне семейств 3 не известны после триаса, 1 — после раннего мела, 1 — после позднего мела и 1 — после палеоцена. Из существовавших в раннем мелу 7 семейств, ныне неизвестных, 4 не известны после раннего мела, 2 — после позднего мела и 1 — после палеоцена. Из известных в раннем мелу 10 семейств в позднем

<sup>1</sup> Текст по *Notostraca* и *Conchostraca* составлен А.Г. Пономаренко.

сохраняется лишь 5 и в палеоцене 2. Новых семейств в это время не появляется. Из маастрихта известно 3 семейства с 3 родами и 6 видами, два семейства и 1 род сохраняются в палеоцене, появляется 1 новый род с 3 эндемичными видами.

Анализ имеющихся, еще немногочисленных данных позволяет сделать следующие выводы.

1. Систематический состав щитней мало менялся в ходе всей их известной истории; разнообразие конхострак сильно сократилось в триасе, затем увеличилось в раннем мелу, вновь сильно сократилось в позднем. После палеоцена остатки конхострак исчезают из геологической летописи, остатки щитней не известны после конца раннего мела, хотя они продолжают существовать в современных водоемах. 2. Между маастрихтом и палеоценом отсутствуют существенные изменения систематического состава конхострак. 3. Экологическое значение конхострак резко уменьшается после раннего мела, в позднем мелу и палеоцене оно невелико, после палеоцена остатки конхострак в водоемах, осадки которых сохраняются в геологической летописи, не известны. По-видимому, с этого времени конхостраки сохраняются только в небольших, главным образом временных водоемах.

Из трех отрядов подкласса Maxilloroda ископаемые формы установлены только для одного - Cirripedia, известного с силура. Только одно семейство характерно для мела и одно существует с позднего мела до наших дней. Остальные появились в силуре, триасе, поздней юре.

Подкласс Cephalocarida объединяет два отряда - один существовавший в каменноугольном периоде и один - современный.

Самым большим подклассом является Malacostraca, включающий 13 отрядов, из которых пять возникло в палеозое и продолжает существовать ныне, два появились в триасе и юре и также существуют, часть - современные. Один известен с третичного времени. На отрядном уровне никаких событий в подклассе на рубеже мезозоя и кайнозоя не происходило. Видимо, такой же вывод можно сделать и о развитии группы на семейственном уровне. Вымирает в мелу только два семейства, 23 - переживают этот рубеж (из них 11 возникло в юре и 7 в мелу).

Даже такой краткий обзор класса заставляет нас сомневаться в наличии резких изменений в этой большой группе на рубеже мезозоя и кайнозоя как на отрядном, так и на семейственном уровне. К сожалению, мы ничего не можем сказать о развитии на родовом и видовом уровнях. В подклассе остракод, очерк по которым приведен ниже, на этих уровнях особенно резких изменений также не произошло.

## ПОДКЛАСС OSTRACODA

Ракообразные подкласса остракод являются группой, широко распространенной как в палеозое, так и в мезозое и кайнозое. По принятой в "Основах палеонтологии" классификации подкласс включает три отряда Palaeoscopida, Rodoscopida, Mydoscopida. Из них первый известен только из палеозоя, два существуют с кембрия до настоящего времени. На рубеже мезозоя и кайнозоя остракоды были распространены повсеместно как в морских, так и в континентальных водоемах. Объем отрядов и значение их для решения проблем стратиграфии резко различны. Отряд Mydoscopida представлен на интересующем нас рубеже двумя семействами - Cyprinidae Baird и Polycopidae Sars, из которых первое известно с ордовика, а второе с девона; оба продолжают существовать в современных морях. В первом из указанных семейств один род (*Cypridina* Milne-Edwards, 1840) существует с ордовика до настоящего времени, во втором семействе также имеется один род, известный с девона (*Polycope* Sars, 1865) и представленный в современных бассейнах. К сожалению, видовой состав этих родов не вполне выяснен, и использовать данный материал для суждения об истории отряда на рубеже мезозоя и кайнозоя не представляется возможным.

Отряд Podocoripida на рубеже мезозоя и кайнозоя представлен двумя подотрядами (Platycoripina и Podocoripina), четырьмя надсемействами и рядом семейств, значительным числом родов и видов, в ряде случаев достаточно широко распространенных географически и представляющих существенный интерес для решения вопросов стратиграфии, палеогеографии и т.д.

Первый подотряд платикопин включает семейство Cytherellidae Sars, появившееся в юре и существующее поныне; за очень редкими исключениями это обитатели морских бассейнов. На рубеже мезозоя и кайнозоя семейство было представлено родами *Cytherella* Jones и *Cytherelloides* Alexander, существующими, как и само семейство, с юры до настоящего времени.

Второй подотряд подокопин значительно крупнее; его представители известны как из морских, так и континентальных отложений. Из морских отложений интересующего нас промежутка времени известны представители подсемейства Bairdiacea, появившегося еще в ордовике, и Cytheracea, существующего с перми. В отложениях пресноводных и солоноватоводных бассейнов преобладают ципридии (Cypridacea), также впервые появившиеся в перми.

Значение этих групп далеко не равноценно. Из бердидий существовало одно семейство Bairdiidae Sars и два рода - *Bairdia* и *Bythocypris*. Оба появились в палеозое и продолжают существовать ныне; для каких-либо выводов об изменении остракод на рубеже мезозоя и кайнозоя они не представляют интереса. Ципридии также представлены небольшим количеством семейств, родов и видов, но большинство групп не характерны для морских бассейнов, анализ обитателей которых имеет первостепенное значение для рассматриваемой проблемы.

Поэтому при рассмотрении остракод пограничных отложений мезозоя и кайнозоя основное внимание должно быть уделено надсемейству Cytheracea.

В отношении классификации надсемейства Cytheracea существуют значительные расхождения. Отражением крайних позиций являются классификации, приводимые в "Основах палеонтологии" (Кашеварова и др., 1960) и "Treatise on invertebrate paleontology" (Howe and Sylvester-Bradley, 1961). Эти различия вызваны прежде всего разным подходом к оценке систематических признаков.

В данной работе в основном использована классификация надсемейства Cytheracea, приведенная в "Treatise on invertebrate paleontology", при этом приняты во внимание данные, появившиеся после ее опубликования (1961).

Филогения большинства семейств, входящих в состав надсемейства Cytheracea, в настоящее время изучена еще очень слабо. Даже для наиболее хорошо исследованного и имеющего большое стратиграфическое значение семейства Trachyleberididae Sylvester-Bradley не разработана общая схема филогенетических связей входящих в его состав родов.

Наиболее подробная схема, составленная Ж. Хазелем, учитывает родственные связи подсемейств, входящих в состав семейств Trachyleberididae Sylvester-Bradley и Hemicytheridae Puri (Hazel, 1967). Сведения по распространению семейств и родов остракод, приводимые в настоящем очерке, основаны на изучении коллекций с территории СССР и литературных данных. Для анализа распространения меловых и палеогеновых остракод в пределах Западной Европы и Европейской части СССР использованы работы Ж. Деро (табл. 7), В. Апостолеску, Ф. Асколи, Б. Делтел, О. Дюкассе, П. Кайе, А. Кея, Р. Марлие, Э. Петженюк, В. Покорного, Э. Трибеля и Х. Мальца, Ч. Хаскинса, Э. Херрига, Я. Шехуры, В.Г. Шереметы (Apostolescu, 1955, 1956; Ascoli, 1969; Deltel, 1962-1963; Deroo, 1966; Ducasse, 1962-1963, 1967; Haskins, 1968-1971; Herrig, 1967; Kaye, 1963, 1964; Keij, 1957; Marliere, 1958; Pietrzenuik, 1969; Szczechura, 1965; Triebel and Malz, 1969; Шеремета, 1969).

Были просмотрены коллекции по верхнемеловым и нижнепалеогеновым отложениям Западной Сибири, Тургайского прогиба, Крыма, Украины (Лузановка), Туркмении (в районе среднего течения р. Амударья, из Бадхыза, Копетдага, Гяурс-Дага), Мангышлака. Удалось синонимизировать многие виды, а в ряде случаев пересмотреть их родовую принадлежность.

Таблица 7

Схема расчленения верхнемеловых - нижнепалеогеновых отложений Голландии по остракодам (Deroo, 1966)

Система	Ярус	Зоны по различным группам фауны	Местные стратиграфические подразделения	"Зоны" по остракодам	Характерные виды остракодов	
Палеогеновая	Монский		Calcaire de Mons	<i>Tringlimus</i> (7)	<i>Echinocythereis</i> ? <i>tenuiomata</i> <i>Alatacythere cerrusa</i>	
			Serie intermediaire	<i>Gytheretta</i> (6)	<i>Paracytheretta montensis</i> , <i>Mosaeleberis canaliculata</i> , <i>Krithe montensis</i>	
	Датский	<i>Globigerina daubjergensis</i>	Tuffau glauconieux-Tuffau de Ciplu	<i>Gytherelloidea</i>	<i>Opimocythere pustulosa</i> , <i>Curfsina geleensis</i> <i>Alatacythere herlensis</i>	
			Hard ground	5		
Меловая	Маастрихтский	<i>Belemnella casimirovensis</i> <i>Belemnitella</i> ex gr. <i>junior</i>	Tuffau de Maastricht	D	"ПОДЗОНЫ" 4	<i>Anticythereis euglipha</i> , <i>Brachycythere plicatula</i> <i>Mauritsina macrophthalmoidea</i>
				C		<i>Veenidea reniformis</i> , <i>Limburgina?</i> <i>koninckiana</i> <i>Kikliocythere favrodiana</i>
			Calcaire de Kunrade	B		<i>Veenia pulchella</i> , <i>Veenidea limburgensis</i> , <i>V. fortior</i> <i>Kingmania hagenowi</i> , <i>Mosaeleberis macrophthalma</i>
			Graie grossiere	A		<i>Golcocythere northensis</i> , <i>Mosaeleberis macrophthalma</i> , <i>Physocythere slavantensis</i> , <i>P. saccata</i>
			Graie tigre	3	<i>Spinoleberis pseudoeximia</i> , <i>Neocythere northensis</i> , <i>Phacorhabdotus fillicosta forma A</i> , <i>Paijenborchella marssoni marssoni</i>	
		<i>Belemnella occidentalis</i> <i>Belemnella lanceolata</i>	Graie grise Hard ground			
	Кампанский		<i>Belemnitella langei</i>		2	<i>Bythocythere laevis</i> , <i>Monoceratina pedatella</i> , <i>Mosaeleberis lerichei</i> , <i>Amphicythereira slenakensis</i>
			<i>Belemnitella mucronata</i>	Graie blanche	1	<i>Phacorhabdotus fillicosta forma A</i> , <i>Bythocythere bonnemai</i> , <i>B. longispina</i> , <i>Mosaeleberis rutoti</i>

В меловом и палеогеновом периодах в основном существовали одни и те же космополитные семейства *Bythocytheridae*, *Cytherideidae*, *Cytheruridae*, *Cytheretidae*; *Trachyleberididae*, *Brachycytheridae*, *Loxoconchidae*, *Schizocytheridae*. Правда, известно семейство *Progonocytheridae*, вымершее на рубеже двух эр, и два семейства (*Hemicytheridae* и *Leguminocytheridae*), появившееся в середине палеогена (табл. 8). Таким образом, анализ материалов по появлению и вымиранию самих семейств ничего не дает для решения вопроса о рубеже мела и палеогена. Более интересные данные получаются при рассмотрении изменений родового состава в некоторых семействах (табл. 9).

Так, в семействе трахилеберирид в конце маастрихта вымирают четыре рода: *Cythereis* Jones, *Imhotepia* Gründel, *Kikliocythere* Howe et Laurencich, *Mauritsina* Deroo. Два последних являются представителями подсемейства *Mauritsinae*, широко распространенного в позднем мелу. Кроме того, перестала существовать группа форм, условно отнесенных нами вслед за Ж. Деро (Deroo, 1966) к роду *Orionina*. Однако с начала маастрихта в семействе появились новые роды *Dumontina*, Deroo, *Leniocythere* Howe, *Certiella* Pokomy, *Occultocythereis* Howe. Два последних получили массовое развитие в раннем и среднем палеогене. Интересно, что из числа вымерших в конце маастрихта два (*Mauritsina* и *Orionina*) также появились только в начале этого века. В конце маастрихта вымерли роды *Kalyptovalva* Howe et Laurencich и *Veenidea* Deroo из семейства *Cytherideidae*, *Monoceratina* Roth из семейства *Bythocytheridae*, а также *Golccocythere* Gründel и *Protobuntonia* из семейства *Cytheretidae*. С начала датского века появляются *Trachyleberis* Brady и *Echinocythereis* Puri из трахилебрид, *Aulocytheridea* Howe из *Cytherideidae*, *Saida* Homibrook из *Cytheruridae*.

Три первые принадлежат к родам, весьма характерным для палеогена. К данию же относится появление группы видов рода *Opimocythere* Hazel из семейства *Brachycytheridae*. Как можно судить по отдельным находкам, род появился уже в маастрихте, но достаточно точно его история известна только с дания, когда он приобретает стратиграфическое значение. В связи с этим следует сказать об этом роде несколько подробнее. Типовым видом рода является *O. browni* Hazel, происходящий из формации Брайтсет Сев. Америки, отвечающей по времени образования данию-монсу. Из тех же отложений Ж. Хазелем, установившим род (Hazel, 1968), были описаны два других вида *O. verrucosa* Hazel и *O. elonga* Hazel. Последние очень близки к европейским *O. pustulosiformis* (Scheremeta) и *O. pustulosa* (Marliere). Второй из них в монское время широко расселился на территории Зап. Европы, Европейской части СССР, Мангышлака. Все названные виды, часто называемые "группой" *O. browni* или "комплексом", несомненно имеют стратиграфическое значение.

В конце дания вымерло всего три рода: *Spinoleberis* Deroo и *Veenia* Butler et Jones из трахилеберирид и *Neocythere* Martens из прогоноцитерид. Первый из них существовал с позднего мела, а второй известен не только в позднем, но и раннем мелу. Значительно более сильные изменения произошли в конце монса, когда вымерло восемь родов разных семейств, а именно *Curfsina* Deroo, *Limburgina* Deroo, *Mosaeleberis* Deroo, *Dumontina* Deroo из трахилеберирид, *Asciocythere* Swain из цитеридейд, *Orthrotacythere* Alexander из цитеруририд, *Amphicytherura* Butler et Jones из шизоцитерид.

Следующее изменение состава цитерацей наступило в конце монса, когда исчезли последние представители "древних" цитерацей — род *Orthonotacythere*, существовавший с юрского времени (семейство *Cytheruridae*), а также типичные для мела роды трахилеберирид: *Curfsina*, *Limburgina*, *Mosaeleberis*. Исчез также род *Amphicytherura* семейства *Schizocytheridae*. Отмечается интенсивное видообразование у трахилеберирид рода *Hermanites*, широко распространенного в ряде областей в кайнозойское время.

В конце палеоцена в основном продолжали существовать роды и многие виды остракод, появившиеся ранее. Из новых элементов отмечается появление родов *Neocyprideis* и *Monsmirabilia* из семейства *Cytherideidae*.

Таблица 8

Стратиграфическое распространение семейств остракод подотряда Podocorina в конце мезозоя - палеогене

Семейства	Нижний мел (апт - альб)	Верхний мел						?	Палеоцен		Эоцен			Олигоцен
		Сеноман	Турон	Коньяк	Сантан	Кампан	Маастрихт		Дануй	Монс	Тачет	Ипр	Лангет	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Надсемейство Cytheracea														
Progonocytheridae Sylvester-Bradley	///													
Vythocytheridae Sars	///													///
Cytherideidae Sars	///													
Cytheruridae G.W. Müller	///													
Cytherettidae Triebel	///													
Trachyleberididae Sylvester-Bradley	///													
Brachyocytheridae Puri	///													
Loxaconchidae Sars	///													
Schizocytheridae Howe	///													
Hemicytheridae Puri	///													///
Leguminocytheridae Howe	///													///
Надсемейство Bairdiacea														
Bairdiidae Sars	///													///
Надсемейство Cypridacea <sup>1)</sup>														
Pontocyprididae G.W. Müller	///													
Paracyprididae Sars	///													

<sup>1)</sup> В морских отложениях

Начало эоцена знаменовалось появлением новых родов семейства трахилеберидид (*Hazelina*), шизоцитерид (*Schizocythere*).

С начала эоцена известны первые достоверные представители рода *Pokornyella* из семейства Hemicytheridae Puri, занимающего значительное место в составе кайнозойских ассоциаций остракод. Появилось также семейство легуминоцитерид, представленное родом *Leguminocythereis*, широкоразвитым в эоцене и олигоцене.

В составе семейства Cytherideidae наблюдается некоторое увеличение числа родов и значительное увеличение количества видов.

Большинство родов, входящих в состав цитераей позднего мела и раннего палеогена являются космополитами.

Относительно ограниченные ареалы можно указать для родов трахилебери-дид *Mauritsina* (Западная Европа - Западная Сибирь), *Imhotepia* (Западная Европа), *Mosaeleberis* (Западная Европа, юг СССР, Западная Сибирь).

Подводя итог всему сказанному, приходится сделать вывод, что изменение родового состава остракод надсемейства цитераций, да и подотряда подокопин в целом на рубеже мезозоя и кайнозоя нельзя назвать резким. В конце мела и в начале палеогена последовательно исчезает ряд родов в разных семействах, но одновременно происходит и появление новых, так что объем семейств иногда практически не меняется (табл. 8). Из девяти семейств цитераций, известных в позднем мелу и перешедших в даний, в трех в маастрихте произошло появление новых родов, в пяти изменений по сравнению с кампаном не происходило и только у одного заметно сократился объем. На рубеже маастрихта и дания некоторое уменьшение числа родов произошло в пяти семействах, но в двух было увеличение, а в двух изменений не происходило. В конце дания и начале монса изменений в объемах семейств почти не происходило. Небольшие изменения были в конце монса-начале танета. Только с эоцена, как уже было сказано, появляются не только новые роды, но и семейства (правда, одно из них, возможно, возникло несколько раньше).

Представляет интерес и анализ некоторых видовых комплексов рассматриваемой нами группы<sup>1</sup>.

Наиболее обильные комплексы остракод известны из маастрихта и нижнего палеогена Лимбурга и монских отложений Бельгии. Они детально изучены и описаны Ж. Деро и Р. Марлие (Deroo, 1966, Marliere, 1958). Этими авторами было впервые предложено дробное расчленение рассматриваемых отложений по остракодам (табл. 7). Р. Марлие монские отложения подразделил на три части: 1. Слои с *Cytherelloidea* (туфы сипли). 2. Слои с *Cytherella* (промежуточные слои) и 3. Слои с *Tringlimus* (известняки Монса). Ж. Деро были расчленены маастрихтские и кампанские отложения Голландии. Слои, выделяемые по остракодам, Ж. Деро предлагает рассматривать в качестве зон.

Для маастрихтских отложений Маастрихта Ж. Деро приводит список остракод надсемейства Cytheracea, состоящий из 163 видов (см. табл. 7). В вышележащих отложениях, "hard ground", залегающих на маастрихте с перерывом и относимых Ж. Деро к датскому ярусу, содержится 53 маастрихтских вида. Эти формы Ж. Деро считает переотложенными.

Наряду с "переотложенными" видами, не встречающимися выше слоев "hard ground", в этом горизонте появляется впервые новый комплекс остракод, состоящий из шестнадцати видов, который полностью переходит в вышележащие глауконитовые туфы, сопоставляемые Ж. Деро с туфами Сипли. Большая часть видов этого комплекса распространена и в известняках Монса. Ж. Деро относит слои "hard ground" и глауконитовые туфы (зона *Cytherelloidea*) к одной - пятой "зоне" по остракодам. Нижняя граница этой "зоны" фиксируется отчетливо как по массовому исчезновению большей части маастрихтских видов, так и по появлению новых форм.

Граница между слоями "hard ground" и глауконитовыми туфами отмечается исчезновением переотложенных маастрихтских видов без появления новых элементов. Верхняя граница пятой "зоны" проводится по появлению в разрезе новых видов, также охарактеризована граница шестой и седьмой "зон".

В составе сенонских комплексов остракод Голландии процент эндемичных видов очень невелик. Однородные по видовому составу комплексы широко распространены в верхнемеловых отложениях Англии, Польши, ГДР, Европейской части СССР, Западной Сибири, Закаспия. Эти комплексы описаны П. Кайе, Я. Шехурой, Э. Херригом, М.И. Мандельштамом, М.А. Решетниковой и П.С. Лю-

<sup>1</sup> Автору представляется целесообразным остановиться достаточно подробно на комплексах остракод из разных регионов СССР. Данные в списках по местонахождениям не всегда совпадают со списками табл. 10, отражающей распространение видов в целом.

бимовой, И.А. Хохловой (Kaye, 1964; Szczechura, 1965; Herrig, 1967; Любимова и др., 1960; Глазунова и др., 1960; Мандельштам, 1949). Большой специфичностью отличаются комплексы остракод нижнего палеогена. Нижнепалеогеновые отложения Бельгии, Голландии, Польши, юга европейской части СССР и Мангышлака имеют ряд общих видов остракод. Нижнепалеогеновые комплексы остракод азиатской части СССР несколько отличаются от европейских по систематическому составу.

В СССР наиболее хорошо изучены верхнемеловые остракоды Западной Сибири и Тургайского прогиба. Здесь в отложениях ганькинской свиты, относимых по фораминиферам В.Т. Балахматовой (Глазунова и др., 1960) к маастрихту, выявлен довольно обильный (около 60 видов) и разнообразный по видовому составу комплекс остракод. В составе этого комплекса, наряду с эндемичными видами, значительное место занимают виды широкого географического распространения. К ним относятся *Bairdia subdeltoidea* (Münster), *Cytherella subovata* Jones et Hinde, *Argilloceia harrisiana* (Jones), *Monoceratina montuosa* (Jones et Hinde), *Bythocythere longispina* (Deroo), *Pterygocythere alatoides* (Bonnama), *Spinicythereis acutiloba* (Marsson), *Spinoleberis tuberosa* (Jones et Hinde), *Cythereis ornaticornis* (Reuss), *C. hallembaensis* Deroo, *Eucytherura tumida* Bonnama, *Amphicytherura aculeata* Bonnama, *Veenia bidentifera* (van Veen), *Neocythere concentrica* (Reuss), *Physocythere virginea* (Jones), *Occultocythereis formosa* Szczechura и ряд других видов.

Несмотря на то что было просмотрено большое количество разрезов в Западно-Сибирской низменности и Северной части Тургайского прогиба, наметить расчленение маастрихтских отложений по остракодам или проследить "зоны", предлагаемые Деро, не удалось.

Пограничные слои мела и палеогена в непрерывных разрезах наиболее полно охарактеризованы остракодами в юго-западной части Тургайского прогиба. По данным И.М. Айзенштат и Л.Х. Казимировой, в 100 км западнее пос. Тургай рядом скважин вскрыты непрерывные разрезы маастрихтских-нижнепалеоценовых отложений (Айзенштат и др., 1971).

Отложения верхнего маастрихта отнесены по фораминиферам к зоне *Spiroplectamina kasanzevi*; датского яруса - к зоне *Anomalina praeacuta*, а нижнего палеоцена - к зоне *Cibicides lectus*. Зоны *Spiroplectamina kasanzevi* и *Anomalina praeacuta* были предложены Э.Н. Кисельман: первая - для маастрихтских, вторая - для датских отложений Западно-Сибирской низменности (Субботина и др., 1944). Зона *Cibicides lectus* была выделена в нижнепалеоценовых отложениях центральной части Тургайского прогиба И.М. Айзенштат (Айзенштат, 1964).

В верхнем маастрихте, зоне *Spiroplectamina kasanzevi*, был обнаружен комплекс, в составе которого преобладают обычные для маастрихта виды: *Monoceratina pedata* (Marsson), *Mauritsina notabilis* (Liepin), *Spinoleberis kunradensis* Deroo, *Veenia bidentifera* (van Veen) и др.

Остракоды, обнаруженные по данным скважин в зоне *Anomalina acuta* датского яруса и в пограничном слое с зоной *Cibicides lectus* нижнего палеоцена, очень близки между собой. По-видимому, это один комплекс остракод: *Bairdia jonesi* Mandelstam, *Cytherella rudis* Mandelstam, *Cytherelloidea accurata* Chochlova, *Bythocythere umbonella* (Bosquet), *Neocythere concentrica* (Reuss) *Physocythere mosaensis* (Deroo), *Aulocytheridea gracilis* Scheremeta, *Ceithrocytheridea bosqueti* van Veen, *Schuleridea* ex gr. *maculata* (Apostolescu), *Eucythere* ex gr. *vexilla* Mandelstam, *Curfsina peregra* (Mandelstam), *Cythereis adictiota* Pokomy, *Mosaeleberis ajatensis* (Chochlova), *M. interrupta* (Bosquet), *Oertliella* ex gr. *alveoloalata* (Scharapova), *Occultocythereis formosa* Szczechura, *Spinoleberis tuberosa* (Jones et Hinde), *Cytheretta aequa* Chochlova, *Cytheropteron tetrum* Mandelstam, *Orthonotacythere austra* Liepin, *O. sibirica* Liepin.

В составе комплекса заметно преобладают маастрихтские виды. Исключением составляют *Bairdia jonesi* Mandelstam, *Aulocytheridea gracilis* Scheremeta, *Schuleridea* ex gr. *maculata* (Apostolescu), *Oertliella* ex gr. *alveoloalata* (Schara-

рова) — виды общие или близкие к широко распространенным в палеоцене и эоцене.

Список остракод из отложений датского яруса может быть дополнен видами, обнаруженными в аналогах зоны *Anomalina praeacuta* в районе Маны-Сая в Актюбинском Предуралье (сборы В.И. Гладковой). Здесь обнаружены следующие виды: *Cytherelloidea accurata* Chochlova, *Pontocyprilla eocaenica* Mandelstam, *Krithe nobilisa* Rosieva, *Echinocythereis subulosa* Nikolaeva, *Oerthella alveolalata* (Scharapova), *Veenia pulchella* (Bosquet), *Spinicythereis acutiloba* (Marsson), *Paracytheretta reticosa* Triebel. В этом комплексе наряду с меловыми элементами значительное место занимают виды, составляющие обычно большой удельный вес в палеоценовых комплексах остракод юга СССР (*Krithe nobilisa* Rosieva, *Echinocythereis subulosa* Nikolaeva, *Paracytheretta reticosa* Triebel, *Oerthella alveolalata* Scharapova). Комплекс остракод, обычно встречающийся в зоне *Cibicides lectus* в центральных и восточных частях Тургайского прогиба (пос. Ак-Шал, пос. Амангельды и др.), представлен следующими видами: *Cytherella eavisiata* Chochlova\*, *C. riparia* Mandelstam\*, *Bairdia simplicatilis* (Mandelstam et Lubimova)\*, *Bythocypris biloculata* (van Veen), *Argilloecia adunca* Mandelstam, *Krithe nobilisa* Rosieva, *Aulocytheridea* sp.1, *Phacorhabdotus* sp.1, *Spinicythereis acutiloba* (Marsson), *Echinocythereis subulosa* Nikolaeva, *Trachyleberis hadjibulakensis* (Mandelstam), *Oerthella alveolalata* (Scharapova), *Pterygocythereis tuberculata* va Veen, *Loxoconcha oblonga* Mandelstam\*, *Orthonotacythere nodosa* Liepin\*.

По сравнению с комплексом остракод зоны *Anomalina praeacuta* этот комплекс содержит значительно меньшее количество верхнемеловых видов<sup>1</sup>. В состав приведенного комплекса в основном входят виды, распространенные в палеоценовых отложениях юга СССР. Сравнение комплексов остракод из этих отложений будет приведено ниже.

В процессе работы были просмотрены и определены остракоды из некоторых разрезов верхнего мела — нижнего палеогена Мангышлака (разрезы Байсарлы, Усак, Багда).

Комплексы остракод, обнаруженные в кампанских и маастрихтских известняках Мангышлака, относительно бедны.

Представление о маастрихтском комплексе остракод Мангышлака можно получить по разрезам в северо-западной и юго-восточной частях урочища Байсарлы и разрезу у колодца Усак. Отсюда определены: *Bairdia acuticauda* van Veen, *Cytherella subreniformis* Jones et Hinde, *C. obovata* Jones et Hinde, *C. contracta* van Veen, *Cytherelloidea obliquirugata* (Jones et Hinde), *C. cf. granulosa* (Jones), *C. stricta* Jones et Hinde, *Monoceratina pedata laevoides* (Bonnema), *Asciocythere preciosa* (van Veen), *Krithe kritheformis* (Bonnema), *K. bonnema* Deroo, *Spinicythereis acutiloba* (Marsson), *Amphicytherura aculeata* Bonnema, *Xestoleberis pergensis* van Veen.

Как видно из приведенного списка, рассматриваемый комплекс не содержит ни новых, ни эндемичных видов. Все перечисленные формы широко распространены в верхнем сеноне Западной Европы.

Вышележащие известняки датского яруса содержат очень незначительное количество остракод. Наиболее полно охарактеризован остракодами разрез в юго-восточной части урочища Байсарлы.

В "нижней бескремневой пачке известняков" остракоды представлены следующими видами: *Bairdia* sp., *Cytherella subreniformis* Jones et Hinde, *Argilloecia* sp., *Veenia bidentifera* (van Veen).

В "известняках с кремневыми конкрециями" были встречены исключительно цитереллиды: *Cytherella riparia* Mandelstam, *C. obovata* Jones et Hinde, *Cytherelloidea granulosa* (Jones et Hinde).

<sup>1</sup> Виды, распространенные в верхнемеловых отложениях, отмечены в приведенном списке знаком\*.

Заметное изменение систематического состава остракод отмечается в "верхней бескремневой пачке". Кроме видов *Bairdia simplicatilis* (Mandelstam et Lubimova) и *Cytherella obovata* Jones et Hinde, присутствовавших и в нижележащих отложениях, здесь появляются: *Pontocypris hebes* Mandelstam, *Aulocytheridea criptopustulata* Scheremeta, *Echinocythereis subulosa* Nikolaeva, *Opimocythere pustulosa* (Marliere), *Paracytheretta nerva* (Apostolescu), *P. montensis* (Marliere). Вид *Pontocypris hebes* Mandelstam широко распространен в эоценовых отложениях Средней Азии. Вид *Aulocytheridea criptopustulata* Scheremeta известен из лузановских слоев Украины, *Echinocythereis subulosa* Nikolaeva - вид, широко распространенный в палеоценовых отложениях юга СССР. Остальные виды: *Opimocythere pustulosa* (Marliere), *Paracytheretta montensis* (Marliere) и *P. nerva* (Apostolescu) распространены в инкерманских отложениях Крыма и палеоцене Западной Европы; причем первый из них в глауконитовых туфах Голландии и туфах Сипли Бельгии, а два последних в вышележащих "промежуточных слоях" ("зона" *Cytheretta*) и известняках Монса.

Остракодовые зоны Марлие и Деро здесь не прослеживаются, так же, как и в верхнемеловых отложениях.

Более подробно изучены остракоды из пограничных слоев мезозоя и кайнозоя Крыма, которые определялись как по скважинам, так и по естественным обнажениям. В верхнемеловых отложениях Крыма находки остракод исключительно редки. Верхнемеловые остракоды были обнаружены в верхнем кампане на горе Беш-Кош и в маастрихтских отложениях в разрезе у села Староселье. В верхнем маастрихте (зона *Abathomphalus mayaroensis*) были встречены: *Bairdia jonesi* Mandelstam, *B. subdeltoidea* (Münster), *Cytherella riparia* Mandelstam, *C. subreniformis* Jones et Hinde, *C. contracta* van Veen, *Schuleridea* sp., *Krithe kritheformis* (van Veen), *Dumontina* sp., *Brachycythere plena* (Alexander), *Xestoleberis* ex gr. *pergensis*

В датских отложениях остракоды были встречены только в их нижней части, представленной рыхлыми глауконитовыми песчаниками в разрезе у села Староселье и известковистыми алевролитами в Бахчисарайской скважине № 3. В плотных известняках и мергелях, в основном составляющих датские отложения, остракоды не были обнаружены.

Остракоды, встреченные в нижней части датских отложений, представлены следующими видами: *Bairdia subdeltoidea* Münster, *B.* ex gr. *simplicatilis* (Mandelstam et Lubimova), *Cytherella* sp., *C. mirusa* Rosieva, *Cytherelloidea* ex gr. *inhonora* Chochlova, *Mosaeleberis* sp.

За исключением *Cytherella mirusa* Rosieva, вида широко распространенного в палеогеновых отложениях СССР, остальные виды известны из маастрихта СССР и Западной Европы.

В инкерманских отложениях, сопоставляемых с монскими, остракоды были встречены в разрезах по р. Кача и Бахчисарайских скважинах №№ 1, 3. Комплекс остракод из этих отложений представлен следующими видами: *Bairdia* ex gr. *simplicatilis* (Mandelstam et Lubimova), *B. montensis* Marliere, *Asciocythere geulensis* (Deroo), *Schuleridea maculata* (Apostolescu), *Krithe montensis* Deroo, *Oertliella alveoloalata nostrata* (Rosieva), *Opimocythere pustulosa* (Marliere), *O. pustulosiformis* Scheremeta, *Kingmania opima* Szczechura, *Mosaeleberis canaliculata* (Apostolescu), *Paracytheretta montensis* (Marliere), *Xestoleberis* sp., *X.* ex gr. *supplanta* van Veen, *Uroleberis mazoviensis* Szczechura, *U. angulata* (Scheremeta). Обращает на себя внимание более разнообразный, чем в датском ярусе, систематический состав и преобладание цитерацей. Относительно распространения перечисленных видов в других регионах можно привести следующие данные: *Bairdia simplicatilis* (Mandelstam) - вид, известный из маастрихта, *Asciocythere geulensis* (Deroo) описан Ж. Деро из датского яруса, *Krithe montensis* Deroo - из известняков Монса, *Xestoleberis supplanta* van Veen - из маастрихта Лимбург-а (Deroo, 1966). *Oertliella alveoloalata* (Scharapova) - вид, широко распространенный в палеоценовых, а его подвид *O. alveoloabata nostrata* (Rosieva) - в нижне- и среднеэоценовых отложениях юга СССР. *Mosaeleberis canaliculata* (Apostolescu) описан В. Апостолеску из танета Парижского бассейна (Apostolescu).

Таблица 9

Стратиграфическое распространение родов Cytheraceae в кампане - эоцене

Род	Верхний мел		?	Палеоцен		Эоцен		
	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Лютег	Бартон
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Trachyleberididae								
<i>Cythereis</i> Jones								
<i>Imhotepia</i> Gründel								
<i>Kikliocythere</i> Howe et Laurencich								
<i>Spinoleberis</i> Deroo								
<i>Veenia</i> Butler et Jones								
<i>Curfsina</i> Deroo								
<i>Limburgina</i> Deroo								
<i>Mosseleberis</i> Deroo								
<i>Hermanites</i> Puri								
<i>Spinicythereis</i> Pokorny								
<i>Phacorhabdotus</i> Howe et Laurencich								
<i>Orionina</i> ? Puri								
<i>Mauritsina</i> Deroo								
<i>Dumontina</i> Deroo								
<i>Leniocythere</i> Howe								
<i>Oertliella</i> Pokorny								
<i>Occultocythereis</i> Howe								
<i>Trachyleberis</i> Brady								
<i>Echinocythereis</i> Puri								
<i>Actinocythereis</i> Apostolescu								
<i>Hazelina</i> Moos								
<i>Diebelina</i> Pietrzenuik								
Hemicytheridae								
<i>Hemicythere</i> Sars								
<i>Caudites</i> Coryell et Fields								
<i>Muellerina</i> Bassiouni								
<i>Pokomyella</i> Oertli								
<i>Uramuellerina</i> Bassiouni								
<i>Tongacythere</i> Hazeler Holden								
Leguminocytheridae								
<i>Leguminocythereis</i> Howe								
Cytherideidae								
<i>Schuleridea</i> Swartz et Swain								
<i>Clithrocytheridea</i> Stephenson								
<i>Kriihe</i> Brady, Grosskey et Robertson								
<i>Cytheridea</i> Bosquet								
<i>Kalyptoalva</i> Howe et Laurencich								
<i>Veenidea</i> Deroo								
<i>Eucythere</i> Brady								
<i>Asciocythere</i> Swain								
<i>Aulocytheridea</i> Howe								
<i>Monsmirabilia</i> Apostolescu								
<i>Neocyprideis</i> Apostolescu								
<i>Haplocytheridea</i> Stephenson								
<i>Cushmanidea</i> Blake								
<i>Sphenocytheridea</i> Keij								
Cytheruridae								
<i>Orthonotacythere</i> Alexander								
<i>Cytheropteron</i> Sars								

Таблица 9 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Eucytherura</i> Müller								
<i>Paracytheridea</i> Müller								
<i>Hemicytherura</i> Elofson								
<i>Saida</i> Homibrook								
<i>Eocytheropteron</i> Alexander								
Loxoconchidae								
<i>Loxoconcha</i> Sars								
<i>Cytheromorpha</i> Hirschmann								
Schizocytheridae								
<i>Amphicytherura</i> Butler et Jones								
<i>Paijenborchella</i> Kingma								
<i>Schizocythere</i> Triebel								
Bythocytheridae								
<i>Monoceratina</i> Roth								
<i>Bythocythere</i> Sars								
Progonocytheridae								
<i>Neocythere</i> Mertens								
<i>Physocythere</i> Mertens								
Cytherettidae								
<i>Golcoythere</i> Gründel								
<i>Cytheretta</i> Müller								
<i>Protobuntonia</i> Grekoff								
<i>Paracytheretta</i> Triebel								
Brachycytheridae								
<i>Alatacythere</i> Murray et Hussay								
<i>Pterygocythere</i> Hill								
<i>Brachycythere</i> Alexander								
<i>Pterygocythereis</i> Blake								
<i>Opimocythere</i> Hazel								
<i>Kingmania</i> Keij								

Таблица 10

Стратиграфическое распространение видов остракод в кампане - танете

Стратиграфическое распространение					Вид	Географическое распространение
Мел		?	Палеоцен			
Кампан	Мастрихт	Даний	Монс	Танет		
1	2	3	4	5	6	7
					<i>Bairdia supplanata</i> Veen	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Cytherella contracta</i> Veen	Зап. Европа, Мангышлак, Крым
					<i>Cytherelloidea obliquinigata</i> (Jones et Hinde)	Зап. Европа, Мангышлак
					<i>C. granulosa</i> (Jones)	Зап. Европа, Мангышлак, Зап. Сибирь
					<i>Argilloecia harrisiana</i> (Jones)	Зап. Европа, Днепр-Дон. впад., Зап. Сибирь
					<i>Monoceratina montuosa</i> (Jones et Hinde)	Зап. Европа, Зап. Сибирь, Тург. низм., Закаспий
					<i>M. pedata</i> (Marsson)	Зап. Европа, Зап. Сибирь, Закаспий

Таблица 10 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
					<i>Bythocythere longispina</i> Deroo	Зап. Европа, Зап. Сибирь
					<i>Physocythere virginea</i> (Jones)	Мангышлак, Зап. Европа, Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>Kriihe bonnema</i> Deroo	Зап. Европа, Мангышлак
					<i>Cythereis hallembaensis</i> Deroo	Зап. Европа, Зап. Сибирь, Тург. низм., Закаспий
					<i>Cythereis omatissima</i> (Reuss)	Зап. Европа, Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>C. adictyota</i> Pokorny	Зап. Европа, Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>C. gibbera</i> Ohmert	Зап. Европа, Зап. Сибирь
					<i>Phacorhabdotus fillicosta</i> (Marsson)	Мангышлак, Зап. Европа, Зап. Сибирь
					<i>Brachyocythere sphenoides</i> (Reuss)	Зап. Европа, Закаспий
					<i>Pterygocythere alatoides</i> (Bonnema)	Зап. Европа, Зап. Сибирь, Закаспий
					<i>Kriihe kriiheformis</i> (van Veen)	Зап. Европа, Мангышлак, Крым
					<i>Bairdia subdeltoidea</i> (Münster)	Зап. Европа, Крым
					<i>Cytherella obovata</i> Jones et Hinde	Зап. Европа, Мангышлак, Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>Pontocypris bosquetiana</i> (Jones et Hinde)	Зап. Европа, Тург. низм.
					<i>Spinicythereis acutoloba</i> (Marsson)	Зап. Европа, Закаспий, Тург. низм.
					<i>Bairdia simplicatilis</i> (Mandelstam et Lübmova)	Мангышлак, Зап. Сибирь, Тург. низм., Крым
					<i>Cytherella subreniformis</i> Jones et Hinde	Зап. Европа, Мангышлак, Зап. Сибирь, Крым, Тург. низм.
					<i>Bairdia jonesi</i> Mandelstam	Мангышлак, Тург. низм., Крым
					<i>Bairdia acuticauda</i> van Veen	Зап. Европа, Мангышлак, Закаспий
					<i>Cytherelloidea descripta</i> Chochlova	Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>Argilloecia transitiva</i> Mandelstam	Зап. Сибирь
					<i>A. graphica</i> Mandelstam et Lübmova	Зап. Сибирь
					<i>Bythocythere strangulata</i> (Bosquet)	Зап. Европа, Зап. Сибирь
					<i>Asciocythere interstincte</i> (Mandelstam)	Зап. Сибирь, Тург. низм., Закаспий
					<i>Clithrocytheridea schweyeri</i> Liepin	Зап. Сибирь
					<i>Eucythere reclinis</i> Mandelstam et Lübmova	Зап. Сибирь
					<i>Kriihe curvidorsalis</i> Mandelstam	Зап. Сибирь
					<i>K. simplex</i> (Jones et Hinde)	Зап. Европа, Сев. Кавказ, Зап. Сибирь, Украина, Поволжье, Тург. низм.
					<i>Veenidea kunradensis</i> Deroo	Зап. Европа, Зап. Сибирь
					<i>Limburgina ponderosa</i> (Mandelstam)	Зап. Сибирь
					<i>Mauritsina hieroglyphica</i> (Bosquet)	Зап. Европа, Закаспий
					<i>M. notabilis</i> (Liepin)	Зап. Сибирь
					<i>Orionina (?) sagittata</i> (Bosquet)	Зап. Европа, Зап. Сибирь
					<i>Spinoleberis kunradensis</i> Deroo	Зап. Европа, Зап. Сибирь
					<i>Veenia bidentifera</i> (van Veen)	Зап. Европа, Зап. Сибирь, Тург. низм.

Таблица 10 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
					<i>Brachycythere ferganica</i> Mandelstam	Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>Golcocythere subtetragona</i> (Bosquet)	Зап. Европа, Зап. Сибирь
					<i>Golcocythere kwiatkowskae</i> (Mandelstam)	Зап. Сибирь
					<i>G. northensis</i> (Deroo)	Зап. Европа, Зап. Сибирь, Закаспий
					<i>Amphicytherura aculeata</i> (Bon-nema)	Зап. Европа, Зап. Сибирь, Тург. низм., Мангышлак
					<i>Loxococoncha digna</i> Mandelstam	Зап. Сибирь
					<i>L. gabbia</i> Mandelstam	Зап. Сибирь
					<i>L. inpondis</i> Mandelstam	Зап. Сибирь
					<i>L. propulsa</i> Mandelstam	Зап. Сибирь
					<i>Orthonotacythere parva</i> Liepin	Зап. Сибирь
					<i>O. infrequens</i> Mandelstam	Зап. Сибирь
					<i>Paijenborchella marssoni</i> Triebel	Зап. Европа, Зап. Сибирь
					<i>Xestoleberis pergensi</i> van Veen	Зап. Европа, Мангышлак
					<i>X. utensis</i> Mandelstam	Зап. Сибирь
					<i>X. vendibilis</i> Mandelstam	Зап. Сибирь
					<i>X. triangularis</i> Mandelstam	Зап. Сибирь
					<i>X. saratoensis</i> Mandelstam	Зап. Сибирь
					<i>Bythocythere umbonella</i> (Bosquet)	Зап. Европа, Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>Cytherelloidea accurata</i> Chochlova	Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>C. inhonora</i> Chochlova	Зап. Сибирь, Крым
					<i>Neocythere concentrica</i> (Reuss)	Зап. Европа, Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>Physocythere mosaensis</i> Deroo	Зап. Европа, Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>Clithrocytheridea bosqueti</i> (van Veen)	Зап. Европа, Тург. низм.
					<i>Curfsina peregra</i> (Mandelstam)	Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>Mosaeleberis ajatensis</i> (Chochlova)	Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>Occultocythereis fomsa</i> Szczechura	Зап. Европа, Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>Spinoleberis tuberosa</i> (Jones et Hinde)	Зап. Европа, Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>Venia pulchella</i> (Bosquet)	Зап. Европа, Тург. низм.
					<i>Brachycythere plena</i> Alexander	Крым, Тург. низм.
					<i>Pterygocythere alata</i> (Bosquet)	Зап. Европа, Зап. Сибирь
					<i>Cytheretta aequa</i> Chochlova	Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>Eucytherura tumida</i> Bonnema	Зап. Европа, Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>Orthonotacythere sibirica</i> Liepin	Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>Bythocypris biloculata</i> (Veen)	Зап. Европа, Сев. Кавказ, Тург. низм.
					<i>Dumontina puncturata</i> (Bosquet)	Зап. Европа, Украина
					<i>Limburgina calciporacea</i> Deroo	Зап. Сибирь, Зап. Европа
					<i>Mosaeleberis interrupta</i> (Bosquet)	Зап. Европа, Тург. низм., Украина
					<i>Occultocythereis morata</i> Szczechura	Зап. Сибирь, Зап. Европа
					<i>Spinicythereis semiplana</i> (Szczechura)	Зап. Европа, Украина
					<i>Trachyleberis horridula</i> (Bosquet)	Зап. Европа, Украина
					<i>Venia foersterianoidea</i> (van Veen)	Зап. Европа, Украина
					<i>Pterygocythereis pallensa</i> Mandelstam	Зап. Сибирь, Зап. Европа

Таблица 10 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
					<i>Orthonotacythere austra</i> Liepin	Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>Loxococoncha oblonga</i> Mandelstam	Зап. Сибирь, Тург. низм.
					<i>Amphicytherura limburgensis</i> Howe et Laurencich	Зап. Европа, Украина
					<i>Sigillum minuta</i> (Triebel)	Мангышлак
					<i>Paracytheridea bosqueti</i> (van Veen)	Зап. Европа, Украина
					<i>Hermanites multifora</i> (Szczechura)	Зап. Европа, Украина, Закаспий
					<i>Pterygocythereis tuberculata</i> van Veen	Зап. Европа, Тург. низм., Закаспий
					<i>Xestoleberis supplanata</i> van Veen	Зап. Европа, Крым
					<i>Argilloecia bajaranasi</i> Mandelstam	Мангышлак
					<i>Aulocytheridea gracilis</i> Szczechura	Тург. низм., Зап. Европа
					<i>Asciocythere geulensis</i> (Deroo)	Зап. Европа, Крым
					<i>Opimocythere pustulosa</i> (Marliere)	Зап. Европа, Мангышлак, Крым, Украина
					<i>Schuleridea maculata</i> (Apostolescu)	Зап. Европа, Крым, Украина
					<i>Echinocythereis subulosa</i> Nikolaeva	Тург. низм., Мангышлак, Закаспий, Крым
					<i>Oerthliella alveoloalata</i> (Scharapova)	Тург. низм., Крым, Закаспий
					<i>Trachyleberis aculeata</i> (Bosquet)	Зап. Европа, Мангышлак
					<i>Paracytheretta reticosa</i> Triebel	Тург. низм., Зап. Европа, Крым
					<i>Pontocypris hebes</i> Mandelstam	Мангышлак
					<i>Trachyleberis hadjibulakensis</i> Mandelstam	Мангышлак, Тург. низм.
					<i>Bairdia montensis</i> Marliere	Зап. Европа, Крым
					<i>B. hemicyclica</i> Scheremeta	Украина
					<i>Aulocytheridea criptopustulata</i> Scheremeta	Украина, Мангышлак
					<i>Clithrocytheridea lusanovensis</i> Scheremeta	Украина
					<i>Hermanites tricostata</i> (Marliere)	Зап. Европа, Украина
					<i>Oerthliella alveoloalata nostrata</i> (Rosieva)	Крым
					<i>Kingmania opima</i> Szczechura	Крым, Зап. Европа,
					<i>Opimocythere pustulosiformis</i> (Scheremeta)	Украина
					<i>Pterygocythereis ordospinosa</i> Scheremeta	Украина
					<i>Paracytheretta montensis</i> (Marliere)	Зап. Европа, Крым, Украина, Мангышлак
					<i>Eucytherura apostolescui</i> Scheremeta	Украина
					<i>Uroleberis mazoviensis</i> Szczechura	Зап. Европа, Крым
					<i>U. angulata</i> (Scheremeta)	Украина
					<i>Krithe montensis</i> Deroo	Зап. Европа, Мангышлак
					<i>K. nobilisa</i> Rosieva	Тург. низм., Закаспий
					<i>Actinocythereis teiskotensis</i> Apostolescu	Африка, Крым
					<i>Hermanites dorsocarinata</i> (Marliere)	Зап. Европа, Украина, Крым
					<i>H. porosa</i> (Mandelstam)	Закаспий, Крым
					<i>Mosacleberis canaliculata</i> (Apostolescu)	Зап. Европа, Крым, Украина

Таблица 10 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
					<i>Paracytheretta nerva</i> (Apostolescu)	Зап. Европа, Крым, Украина
					<i>Loxoconcha lenticularis</i> Mandelstam	Фергана, Крым
					<i>Paracypris prima</i> Mandelstam	Крым
					<i>Spinicythereis acutiloba deviatiss</i> Mandelstam	Закаспий, Крым
					<i>Trachyleberis nebulosa</i> (Bosquet)	Крым
					<i>Loxoconcha tumefacta</i> Scheremeta	Крым
					<i>Argilloecia paleocenica</i> Mandelstam	Закаспий
					<i>A. ampulloidea</i> Mandelstam	Закаспий
					<i>Pontocyprilla eocenica</i> Mandelstam	Мангышлак
					<i>Kriihe ukrainica</i> Mandelstam	Закаспий
					<i>Cytheretta grande</i> Rosieva	Закаспий
					<i>Eocytheropteron sphaeroidale</i> Mandelstam	Закаспий
					<i>Paijenborchella tricostata</i> (Lienenklaus)	Закаспий

lescu, 1956); *Bairdia montensis* Marliere, *Opimocythere pustulosa* (Marliere) и *Paracytheretta montensis* (Marliere) установлены Р. Марлие из известняков Монса (Marliere, 1958). Виды *Opimocythere pustulosiformis* (Scheremeta) и *Uroleberis angulata* (Scheremeta) описаны В.Г. Шереметой: первый — из нижнего палеоцена г. Смела, второй из лузановских слоев с. Лузановка Украинской ССР (Шеремета, 1969). *Uroleberis mazoviensis* Szzechura описан Я. Шехурой из палеоцена Польши (Szzechura, 1965).

Таким образом, в составе комплекса остракод инкерманского яруса присутствуют как верхнемеловые и датские формы, так и палеоценовые виды. Наиболее молодым элементом в составе комплекса является подвид *Oertliella alveolalata nostrata* (Rosieva).

Остракоды верхнего палеоцена более разнообразны по систематическому составу, количеству видов, встречаемых в качинских отложениях, почти вдвое превышает количество инкерманских видов остракод.

Качинская ассоциация остракод в целом представлена следующими видами: *Cytherella mirusa* Rosieva, *Cytherelloidea hieroglyphica* (Bosquet), *C. pustulosa* Apostolescu, *Argilloecia* ex gr. *bajarunasi* Mandelstam, *Paracypris prima* Mandelstam, *Pontocyprilla* sp. I, *Schuleridea maculata* Apostolescu, *Kriihe montensis* Deroo, *Aulocytheridea* sp. I, *Actinocythereis teiskotensis* Apostolescu, *Echinocythereis subulosa* Nikolaeva, *Hermanites dorsocarinata* (Marliere), *Hermanites porosa* (Mandelstam), *Oertliella alveolalata* (Scharapova), *T.* ex gr. *hebulosa* (Bosquet), *Spinicythereis acutiloba* (Marsson), *Phacorhabdotus* sp. I, *Pterygocythereis tuberculata* (van Veen), *Loxoconcha tumefacta* Scheremeta, *L. lenticularis* Mandelstam, *Eocytheropteron* sp., *Paracytheridea* ex gr. *bosqueti* van Veen, *Xestoleberis* ex gr. *supplanta* van Veen, *Bythocythere* sp. Для этой ассоциации характерно смешение как меловых, датских и монских элементов, так и более поздних эоценовых видов. Ряд видов, таких, как *Cytherella mirusa* Rosieva, *Schuleridea maculata*, *Kriihe montensis* Deroo, *Oertliella alveolalata* (Scharapova), *Xestoleberis supplanta* van Veen перешли из нижележащих датских и инкерманских отложений. Виды *Spinicythereis acutiloba* (Marsson), *Paracytheridea bosqueti* van Veen, *Pterygocythereis tuberculata* (van Veen), *Hermanites dorsocarinata* (Marliere), *Paracytheretta reticosa* Triebel известны по работам М. Деро, П. Кайе, Р. Марлие, Я. Шехуры из маастрихтских датских и монских отложений Западной Европы (Kaye, 1964; Deroo, 1966; Marliere, 1958; Szzechura, 1965). Вид *Cytherelloidea pustulosa* (Apostolescu) описан из танета Франции (Apostolescu, 1956).

*Cytherelloidea hieroglyphica* (Bosquet) и *Trachyleberis nebulosa* (Bosquet) известны из лютетского яруса Парижского бассейна (Apostolescu, 1955). Некоторые виды распространены в палеоценовых и эоценовых отложениях Средней Азии. К таким относятся: *Argilloecia bajaranasi* Mandelstam, описанная М.И. Мандельштамом из датского яруса Мангьшлака, *Loxococoncha lenticularis* Mandelstam; распространенная в палеоценовых – эоценовых отложениях Средней Азии (Мандельштам, 1959, 1963); *Hermanites porosa* (Mandelstam), описанный М.И. Мандельштамом из палеоцена Мангьшлака (Мандельштам, 1949), *Echinocythereis subulosa* Nikolaeva, *Aulogytheridea* sp. 1, *Phacothabdotus* sp. 1 являются характерными видами для нижнепалеоценовых отложений Тургайского прогиба. Ряд видов: *Paracypris prima* (Mandelstam), *Loxococoncha tumefacta* Scheremeta являются местными.

Рассматривая комплексы остракод раннего палеогена, нельзя не остановиться на своеобразной ассоциации остракод лузановских слоев Северной Украины, подробно описанной В.Г. Шереметой (Шеремета, 1969). На основании определения остракод В.Г. Шеремета относит лузановские слои к монскому ярусу. При составлении данного очерка с целью сравнения нижнепалеогеновых комплексов остракод юга СССР были просмотрены и остракоды лузановских слоев с. Лузановка.

Здесь были определены следующие виды: *Bairdia hemicyclica* Scheremeta, *Bairdia* sp., *Cytherella* sp., *Pontocypris marlieri* (Scheremeta), *Paracypris* sp., *P. prima* Mandelstam, *Bythocythere* sp., *Clithrocytheridea lusanovensis* Scheremeta, *Asciocythere geulensis* (Deroo), *Schuleridea maculata* (Apostolescu), *Schuleridea* sp., *Paracytheridea* ex gr. *bosqueti* (van Veen), *Aulocytheridea criptopustulata* Scheremeta, *Kriithe montensis* Deroo, *Dumontina puncturata* (Bosquet), *Echinocythereis subulosa* Nikolaeva, *Hermanites tricostata* (Marliere), *H.* ex gr. *tricostata* (Marliere), *H.* ex gr. *cribrata* (Apostolescu), *H. multifora* (Szczuchura), *H. dorsocarinata* (Marliere), *H. subornatella* (Deroo), *H. hemisculpta* (Scheremeta), *H. porosa* (Mandelstam), *Mosaeleberis interrupta* (Bosquet), *M. canaliculata* (Apostolescu), *Mosaeleberis* sp., *Occultocythereis formosa* (Szczuchura), *Opimocythere pustulosa* (Marliere), *O. pustulosiformis* (Scheremeta), *Spinicythereis semiplana* (Szczuchura), *Trachyleberis horridula* (Bosquet), *Veenia foersteriana* (Bosquet), *Pterygocythereis ordospinosa* Scheremeta, *P.* ex gr. *cirrusa* (Deroo), *P. tuberculata* (van Veen), *Paracytheretta nerva* (Apostolescu), *P. montensis* (Marliere), *Amphicytherura limburgensis* Howe et Laurencich, *Eucytherura apostolescui* Scheremeta, *Eocytheropteron* ex gr. *convexum* Scheremeta, *Uroleberis angulata* (Scheremeta).

Приведенный комплекс остракод представляет собой наиболее обильную и многообразную ассоциацию нижнепалеогеновых остракод юга СССР. В количественном отношении в составе комплекса преобладают трахилеберииды и среди них представители рода *Hermanites*.

В отношении стратиграфического распространения входящих в состав комплекса видов можно сказать, что комплекс является смешанным. Здесь присутствуют верхнемеловые виды, такие, как *Dumontina puncturata* (Bosquet), *Hermanites subornatella* (Deroo), *Veenia foersteriana* (Bosquet), *Amphicytherura limburgensis* Howe et Laurencich; виды, известные из дания-палеоцена Польши: *Hermanites multifora* Szczuchura, *Occultocythereis formosa* Szczuchura, *Spinicythereis semiplana* (Szczuchura); виды, описанные из глауконитовых туфов Голландии и туфов Сипли Бельгии: *Asciocythere geulensis* (Deroo), *Opimocythere pustulosa* (Marliere); виды, распространенные в известняках Монса Бельгии: *Hermanites dorsocarinata* (Marliere), *H. tricostata* (Marliere), *Paracytheretta montensis* (Marliere), *Kriithe montensis* (Deroo); ряд видов, обычно распространенных в монских (инкерманских) и танетских (качинских) отложениях. К ним относятся *Mosaeleberis canaliculata* (Apostolescu), *Paracytheretta nerva* (Apostolescu), *Schuleridea maculata* (Apostolescu).

Для решения вопроса о возрасте лузановского комплекса остракод, очевидно, существенное значение может иметь присутствие видов-космополитов. К таким относятся *Opimocythere pustulosa* Marliere, *Echinocythereis subulosa* Nikolaeva, первый из которых характерен для туфов Сипли, монских отложений

Мангышлака, инкерманских отложений Крыма, второй — для тех же отложений Крыма и Мангышлака, а также для нижнего палеоцена Тургайского прогиба и верхнего палеоцена Средней Азии. Суммируя все данные о стратиграфическом распространении остракод лузановского комплекса, очевидно трудно возражать против отнесения лузановских слоев к монсу.

Нижнепалеогеновые комплексы остракод в целом достаточно четко позволяют сопоставлять отложения монского яруса Крыма, Украины, Мангышлака, Тургайского прогиба и Юго-Восточного Устюрта между собой, а также с монскими отложениями Бельгии и Голландии.

В Средней Азии остракоды в основном известны из верхнепалеоценовых отложений (Мандельштам, 1959; Розьева, 1960). Автором данного раздела были рассмотрены остракоды из палеоцена Бадхыза, Восточного Копетдага и Гяурс-Дага.

В бухарских слоях Бадхыза, относимых на основании определения фораминифер и моллюсков к танетскому ярусу (Солун и др., 1961), определены следующие виды остракод: *Cytherella* sp., *Clithrocytheridea* sp., *Schuleridea* sp., *Krithe ukrainica* Mandelstam, *Echinocythereis subulosa* Nikolaeva, *Hermanites paijenborchiana* Keij., *H. ex gr. suzakensis* (Mandelstam), *Cytheretta grande* Mandelstam, *Eocytheropteron* sp.

Ближний комплекс остракод определен из зарминской свиты Восточного Копетдага: *Cytherella* sp., *Macrocypris* sp., *Krithe ukrainica* Mandelstam, *Echinocythereis subulosa* Nikolaeva, *Cytheretta seissa* Mandelstam, *Eocytheropteron sphaeroidale* Mandelstam. Комплекс остракод маньшской свиты Гяурс-Дага, также относимый к верхнему палеоцену, более разнообразен. Здесь присутствуют: *Bairdia aspicatula* Rosieva, *Argilloecia paleocenica* Rosieva, *A. ampulloida* Mandelstam, *Krithe nobilisa* Rosieva, *Oertliella alveoloalata* (Scharapova), *Pterygocythereis tuberculata* (van Veen), *Paijenborchella tricostata* (Lienenklaus), *Cytheretta grande* Mandelstam.

Таким образом, комплексы остракод верхнего палеоцена Бадхыза, Копетдага и Гяурс-Дага представлены небольшим количеством видов, среди которых встречается ряд эндемичных. Однако присутствуют и виды широкого географического распространения. К ним относятся *Hermanites paijenborchiana* Keij., установленный А. Кеем в эоценовых отложениях Бельгии (Keij, 1957); *Pterygocythereis tuberculata* (van Veen) — вид, перешедший из меловых отложений и широко распространенный в нижнем палеоцене Западной Европы и Европейской части СССР; *Paijenborchella tricostata* (Lienenklaus) — вид, известный из эоцена и олигоцена Западной Европы и эоцена Средней Азии, а также виды *Echinocythereis subulosa* Nikolaeva и *Oertliella alveoloalata* (Scharapova), распространение которых рассматривалось выше.

К видам широкого географического распространения следует отнести и *Eocytheropteron sphaeroidale* Mandelstam, являющийся обязательным компонентом эоценовых комплексов остракод Средней Азии.

В рассматриваемых позднепалеоценовых комплексах остракод обращает на себя внимание незначительное количество верхнемеловых форм и присутствие видов, получивших широкое распространение в эоцене.

Подводя итог всему сказанному, можно сделать вывод, что в конце маастрихта отмечается исчезновение большей части позднемеловых видов (табл. 10). Правда, ряд видов продолжает свое существование и в более позднее время. Все же в течение датского, монского и танетского веков количество меловых форм в видовых ассоциациях последовательно сокращается. Появление новых видов происходило в датском, монском, танетском веках.

## КЛАСС INSECTA. НАСЕКОМЫЕ

Геологическая история насекомых недостаточно изучена прежде всего из-за относительной редкости ископаемых остатков. Большинство представителей класса — мелкие наземные животные, часто ведущие скрытый образ жизни, что сильно снижает вероятность захоронения. Относительно немногие живут

в пресных водоемах, и лишь единичные виды - в морях (на литорали и очень редко - на поверхностной пленке морской воды). Меловые и палеоценовые насекомые еще недавно были почти неизвестны; основные материалы по ним получены в последние 15-20 лет и обработаны лишь частично. Сводка данных по меловым и раннепалеогеновым насекомым дана нами в специальной работе (Жерихин, 1976). Ниже нами учтены и некоторые новые материалы, прежде всего богатые коллекции из апта Монголии (Бон-Цаган), сеномана Магаданской области (Обещающий, Аркагала) и новых месторождений ископаемых смол в Сибири.

Основное внимание в настоящем очерке уделяется времени вымирания характерных для мезозоя и появления характерных для кайнозоя таксонов, которое далеко не совпадает с формальной границей эр (табл. 11). Основным перелом в эволюции насекомых приходится скорее на конец раннего мела, т.е. на принимаемую большинством ботаников границу мезофита и кайнофита. Этот недавно установленный факт (Жерихин, Сукачева, 1973; Родендорф, Жерихин, 1974) имеет принципиальное значение, поскольку именно растения и насекомые играют важнейшую роль в биоценозах суши.

Класс насекомых принимается нами в таком же объеме, как в большинстве современных работ, т.е. без включения в него бессяжковых, ногохвосток и двухвосток. Класс разделяется на подклассы Apterygota и Pterygota. Геологическая история первого из них известна плохо, поэтому мы ограничиваемся рассмотрением истории крылатых насекомых (Pterygota). Система Pterygota и номенклатура крупных таксонов недавно были существенно переработаны (Историческое развитие класса насекомых, 1980). Здесь мы во избежание затруднений при восприятии текста используем традиционную систему, согласно которой в составе Pterygota различаются инфраклассы Palaeoptera и Neoptera.

## ИНФРАКЛАСС ПАЛАЕОРТЕРА. ДРЕВНЕКРЫЛЫЕ

Инфракласс был богато представлен в палеозое; в мезозое и кайнозое из шести отрядов сохранилось только два.

### ОТРЯД ЕРНЕМЕРОПТЕРА. ПОДЕНКИ

В ископаемом состоянии встречаются как личинки, так и имаго, иногда в массе. Мягкие покровы поденок плохо выдерживают транспортировку, поэтому виды, развивающиеся в речках и ручьях, почти не попадают в захоронения; судя по современной фауне, число таких видов очень значительно. Некоторое представление о формах, обычно выпадающих из палеонтологической летописи, дают остатки в ископаемых смолах, но в них встречаются главным образом наиболее мелкие поденки. Отряд разделяется на два подотряда, один из которых вымер в палеозое, второй же, Plecoptera, существует с перми доныне. В состав подотряда входит десять надсемейств (Чернова, 1970), шесть из которых известны из меловых и раннепалеогеновых фаун. Надсемейство Hexagenitoidea полностью вымерло. Оно объединяет два семейства, из которых Aenigmephermeridae известны только из юры, а Hexagenitidae включают один позднеюрский и два раннемеловых рода. В раннем мелу Hexagenitidae были еще обильны и широко распространены (неоком Украины, Северной Африки, Забайкалья, Монголии, Китая, Кореи; известно не менее пяти видов двух родов, частью еще не описанных). В отложениях моложе неокома остатки гексагенитид не найдены.

Из семи современных семейств Ephemeroidea в ископаемом состоянии известны Ephermeridae (из эоцена), Polymitarcidae (неописанный вид из олигоцена Приморья), Behningiidae и Palingeniidae (из юры).

Надсемейство Neptagenioidea включает два семейства. Вымершие Epeoromimidae с единственным родом *Epeoromimus* Tshem, известны из юры (несколь-

ко видов) и апта-альба (один вид) Сибири. По-видимому, меловые элеоромимиды в отличие от юрских населяли не стоячие, а текучие водоемы, чем и объясняется редкость их остатков. Древнейшие представители рецентного семейства *Heptageniidae* описаны из эоценового балтийского янтара и принадлежат к современным подсемействам и отчасти — к современным родам.

К надсемейству *Siphonuroidea* относится семь семейств, одно из которых в ископаемом состоянии не обнаружено. Обширное современное семейство *Leptophlebiidae* известно с юры, где оно представлено особым вымершим подсемейством *Mesonetinae*. Это подсемейство продолжало существовать и в мелу (два вида общего с юрой рода *Mesoneta* Br., Redtb. et Ganglb. в апте-альбе Забайкалья и несколько видов *Cretoneta* Tshern. в сеноманских и коньяк-сантонских смолах Таймыра). Юрские *Mesonetinae* развивались, по-видимому, в стоячих водоемах, а позднее, как и *Ereogomimidae*, оказались вытесненными в текучие воды. В сантоне одновременно с последними *Mesonetinae* существовали и *Leptophlebiinae* (не описаны). Несколько родов, в том числе современных, известно из балтийского янтара. Семейство *Siphonuridae*, появившееся в юре, в мелу, по-видимому, уже было всеветно распространено: остатки сифлонуриды найдены в мелу Австралии (валанжин-апт) и Забайкалья (апт-альб). Большинство эоценовых родов *Siphonuridae* вымерло, но все они близки к рецентным. Указания на находки в нижнем мелу *Baetidae* сомнительны. Один неописанный остаток найден в балтийском янтаре; известны также неогеновые представители этого семейства. Семейства *Isonychiidae*, *Ametropodidae* и *Metretopodidae* известны с эоцена (балтийский янтарь), где последнее представлено двумя рецентными, а два других — одним вымершим родом каждое.

*Ephemerelloidea* принадлежат три семейства, из которых в ископаемом состоянии найдены только *Ephemerellidae*. К нему, возможно, относится юрский род *Turfanella* Dem.; из мела эфемереллиды неизвестны, а из кайнозоя описан один эоценовый вид рецентного рода *Timpanoga* Needh. Монотипическое надсемейство *Neophemeroidea* в ископаемом состоянии известно только из олигоцена.

Раннемеловые поденки заметно отличались от кайнозойских и были более сходны с юрскими; в первую очередь на это указывает широкое распространение *Hexagenitoidea*. В позднем мелу мы уже не встречаем вымерших семейств, но такая мезозойская группа, как *Mesonetinae*, просуществовала по меньшей мере до середины сенона. Эоценовые поденки мало отличались от современных: около половины эоценовых родов существует и сейчас, а среди вымерших нет ни одного действительно своеобразного. В истории поденок, как и многих других водных насекомых, по-видимому, происходило постепенное вытеснение многих менее продвинутых групп из стоячих водоемов в текучие; с точки зрения тафономии это означает переход в условия инфраций и тем самым — исчезновение из палеонтологической летописи иногда задолго до окончательного вымирания.

## ОТРЯД ODONATA. СТРЕКОЗЫ

Ископаемые остатки личинок и имаго часты в континентальных, а иногда и в прибрежно-морских отложениях. Многие стрекозы, особенно из разнокрылых, прекрасно летают и часто удаляются далеко от мест вышлода, поэтому остатки имаго обнаруживаются далеко не только в осадках тех водоемов, в которых развивались личинки. Трупы стрекоз и их фрагменты, по-видимому, сравнительно хорошо переносят транспортировку течениями. В ископаемых смолах стрекозы из-за крупных размеров почти не встречаются. Древнейшие представители отряда известны из карбона.

Нами использована система отряда, предложенная Ф. Фрэзером (Fraser, 1957), с некоторыми изменениями и дополнениями. В состав отряда входит семь подотрядов, четыре из которых вымерли еще в палеозое или раннем мезозое.

Подотряд *Anisozygoptera* очень характерен для мезозоя. Мезозойские *Anisozygoptera* были всеветно распространены и развивались, несомненно, в очень различных типах водоемов, в том числе и стоячих. В современной фауне существует единственное реликтовое семейство *Eriophlebiidae*.

Надсемейство *Heterophlebioidea* включает пять семейств, четыре из которых известны только из юры, а *Liassophlebiidae* существовали как в юрское, так и в раннемеловое время (неоком Северной Африки и Забайкалья, апт-альб Сибири). Из шести юрских семейств *Tarsophlebioidea* в раннем мелу продолжали существовать по меньшей мере два — *Tarsophlebiidae* и *Karatawiidae*, из которых вторые дожили до апт-альбского времени. Точно не определенные личинки *Anisozygoptera* (*Samarura* spp.) найдены в апте Монголии и апте-альбе Забайкалья. В неокоме *Anisozygoptera* встречаются много реже, чем в юре, и представлены главным образом остатками имаго, причем относящихся ко многим видам; по-видимому, в это время сохранились в основном реофильные представители подотряда, еще очень многочисленные, но уже редко попадавшие в захоронения из-за своих экологических особенностей. После раннего мела они совершенно исчезают из палеонтологической летописи.

Древнейшие представители подотряда равнокрылых стрекоз (*Zygoptera*) известны из лейаса (не описаны). В подотряде установлено пять надсемейств, из которых *Oreopteroidea* известны только из поздней юры, а *Hemiphlebioidea* — только из современной фауны. Юрские равнокрылые стрекозы редки и сильно отличаются от более поздних; раннемеловые *Zygoptera* пока вообще не обнаружены, если не считать непроверенного указания личинок из нижнего мела Австралии. В позднем мелу они известны, хотя по объему материал по верхнемеловым стрекозам значительно меньше, чем по юрским и нижнемеловым. В палеогене *Zygoptera* обычны и являются доминирующей группой стрекоз; в неогене их роль вновь падает.

Из шести семейств надсемейства *Coenagrionoidea* в ископаемом состоянии известны три; еще одно неописанное вымершее семейство представлено одним видом в туроне Казахстана. Семейство *Megapodagrionidae* известно начиная с эоцена и очень богато представлено в олигоцене, а впоследствии становится более редким; его палеогеновые представители принадлежат к нескольким вымершим родам. Древнейшая находка *Platysnemidae*, редких в ископаемом состоянии, сделана в эоценовом балтийском янтаре. Вымершее семейство *Sieblosiidae* включает два или три олигоценых вида. Современное семейство *Coenagrionidae* в палеонтологической летописи появляется лишь в олигоцене.

Надсемейство *Lestoidea* включает три семейства, из которых *Chlorolestidae* в ископаемом состоянии не найдены, *Perilestidae* известны только из эоцена (один вымерший род) и из современной фауны. Богато представленное ныне семейство *Lestidae* известно с олигоцена.

Надсемейство *Calopterygoidea* — единственное современное надсемейство *Zygoptera*, существовавшее уже в юре (вымершее семейство *Steleopteridae*). Из девяти семейств одно известно только из юры и два — только из современной фауны. Небольшое примитивное семейство *Pseudolestidae* существовало уже в позднем мелу (несколько родов из маастрихта-дания Приамурья) и, наряду с *Megapodagrionidae*, являлось, по-видимому, наиболее распространенной палеогеновой группой равнокрылых стрекоз. Из эоцена описано три рода, один из которых — *Phenacolestes* Cock. — продолжал существовать в олигоцене и, возможно, в миоцене. Эоценовые роды близки к позднемеловым и не имеют близких родственников в современной фауне. Современные семейства *Amphipterygidae* и *Polythoridae* в ископаемом состоянии известны лишь из эоцена (три вымерших рода). К этим двум семействам близки также вымершие эоценовые *Zacallitidae*. Семейство *Epallagidae* известно с эоцена (один вымерший род) и представлено двумя родами в олигоцене, но не обнаружено в неогене, хотя и доживает донныне. Наконец, к *Agrionidae* относится вымерший эоценовый род и около двадцати рецентных, из которых *Agrion* L. известен и в ископаемом состоянии (с олигоцена).

Подотряд разнокрылых стрекоз (Anisoptera) является доминирующей группой в современной фауне и известен с юры. В его состав входят два надсемейства.

Надсемейство Aeshnoidea объединяет семь описанных семейств (в том числе два чисто юрских) и одно неописанное семейство с двумя видами из сеномана-турона Казахстана и Западной Сибири, близкое к Aeshnidae. Вымершее семейство Aeschnidiidae представлено рядом видов в юре и раннем мелу; наиболее поздний его представитель, *Aeschnidiella* G. Zal., описан из апта Поволжья. Современные семейства Petalurgidae и Gomphidae впервые появляются в юре, но в мелу и в кайнозое представлены небогато. Наиболее древние представители Aeshnidae найдены в неокоме Забайкалья и МНР, но долгое время эта группа оставалась редкой. Даже в эоцене Aeshnidae еще редки, и лишь в олигоцене число их находок заметно возрастает. В настоящее время семейство является самым крупным среди Aeshnoidea. Реофильные Cordulegastridae в ископаемом состоянии не найдены, а близкие к ним по некоторым признакам вымершие Nemeroscopidae известны из неокома Забайкалья и МНР и апта МНР.

Надсемейство Libelluloidea состоит из двух семейств, Corduliidae и Libellulidae, очень богато представленными в современной фауне. Древнейшие остатки его представителей — неописанные личинки из палеоцена Приморья, по-видимому, принадлежащие Libellulidae. Несколько эоценовых видов было отнесено к Corduliidae, но их действительное систематическое положение неясно. Даже в олигоцене Libelluloidea еще немногочисленны, тогда как из миоценовых отложений известно множество их остатков; только в это время разнообразие их становится, по-видимому, сравнимым с современным.

Таким образом, геологическая история стрекоз известна довольно хорошо. Раннемеловые фауны в основном сходны с юрскими (обилие Aeschnidiidae, разнообразие Anisozygoptera, малая роль Zygoptera). Иначе выглядят фауны позднего мела; разнообразие Zygoptera и Anisoptera заметно возросло, по-видимому, уже в туроне, остатки Anisozygoptera совершенно исчезают, даже вымершие позднемеловые семейства обнаруживают отчетливую близость к современному, а маастрихт-датская фауна Приамурья с ее разнообразием Pseudolestidae имеет совершенно палеогеновый облик. Для палеогена характерно доминирование Zygoptera, в первую очередь примитивных Calopterygoidea и Megapodagrionidae, при редкости Anisoptera и отсутствии продвинутых групп внутри обоих подотрядов, а также почти полное отсутствие рецентных родов, что для насекомых необычно. В миоцене состав фауны стрекоз приобретает действительно близкий к современному характер.

## ИНФРАКЛАСС НЕОПТЕРА. НОВОКРЫЛЫЕ

Разделяется на три когорты

### КОГОРТА POLYNEOPTERA

Древний комплекс отрядов, существующий с карбона. Согласно системе, предложенной А.Г. Шаровым (1968), разделяется на четыре надотряда. Надотряд Blattoptera объединяет пять отрядов, из которых Zoptera в ископаемом состоянии не найдены. Надотряд Dermapterida нами не рассматривается, поскольку из двух входящих в него отрядов Protelytroptera известны только из палеозоя, а палеонтологические данные по уховерткам (Dermaptera) скудны. К Plecoptera принадлежат три отряда, из которых геологическая история Embioptera известна очень плохо; два других отряда рассмотрены ниже. К Orthoptera относятся обсуждаемые далее Orthoptera и Phasmatodea.

## ОТРЯД BLATTODEA. ТАРАКАНОВЫЕ

В ископаемом состоянии довольно обычны, особенно в палеозойских и мезозойских отложениях. Древнейшие остатки известны из карбона. Система отряда недостаточно разработана; предложен ряд сильно отличающихся классификационных схем, причем наиболее разработанные из них не учитывают вымерших форм. Мы принимаем здесь для кайнозойских тараканов систему Ф. Мак-Китрика (McKittrick, 1964), а для вымерших групп — схему В.Н. Вишняковой (1980). Удовлетворительного деления на подотряды пока не предложено.

Известно не менее 10 вымерших семейств таракановых, из которых в поздней юре и в мелу существовали, по-видимому, только Mesoblattinidae и Poroblattinidae. Семейство Mesoblattinidae очень богато и разнообразно представлено как в юре, так и в неокме; в большинстве неокмских местонахождений мезоблаттиниды еще являются наиболее разнообразной и численно доминирующей группой тараканов (большинство остатков не описано), в сеномане единичны, а из более молодых отложений неизвестны. Poroblattinidae также очень богато представлены как в юре, так и в раннем мелу и сохранились в начале позднего мела (несколько неописанных видов в туроне-коньяке), но, по-видимому, вымерли задолго до его конца.

Представители Polyphagidae впервые появляются в неокме Забайкалья, известны из позднего мела и палеогена и из современной фауны. Древнейшие остатки Blattidae найдены в нижнем мелу Забайкалья и Монголии. Несколько неописанных родов найдено в верхнем мелу; возможно, что сюда же относится *Stantoniella* Handl. из кампана Северной Америки. Ряд Blattidae известен из кайнозоя, в том числе современный род *Periplaneta* Burm. из эоцена (балтийский янтарь). Крупнейшее современное семейство тараканов, Blattellidae, впервые появляется в туроне. Целый ряд видов описан из эоценового балтийского янтаря, в котором эта группа уже занимает свое современное доминирующее положение. Семейство Blaberidae в ископаемом состоянии известно начиная с эоцена.

Общий ход изменений фауны таракановых рисуется следующим образом. В раннем мелу еще преобладают типично мезозойские Mesoblattinidae и Poroblattinidae, разнообразные и широко распространенные, но наряду с ними уже появляются представители некоторых продвинутых семейств (Polyphagidae, Blattidae), неизвестных из юры. Последние находки тараканов мезозойского облика (Poroblattinidae) сделаны в сеноне, но в это время уже преобладают представители современных семейств, в том числе и несколько неизвестных из раннего мела и в частности крупнейшего из кайнозойских семейств таракановых — Blattellidae. Таким образом, фауна тараканов приобрела сходный с кайнозойским облик задолго до конца мела. Можно спорить, пожалуй, лишь о том, когда именно произошли наиболее важные изменения: в начале неокма (появление некоторых современных семейств, резко отличающихся от более древних тараканов прежде всего редуцией яйцеклада) или в конце раннего-начале позднего мела, когда эти семейства приобретают главенствующую роль. Мы склонны считать это второе изменение более существенным.

## ОТРЯД MANTODEA. БОГОМОЛОВЫЕ

Ископаемые остатки встречаются редко, что связано, вероятно, со сравнительно малой подвижностью этих подстерегающих хищников и их обитанием в ряде случаев вдали от водоемов. Система отряда разработана недостаточно. Обычно используется классификация, разработанная Э. Джильо-Тосом (Giglio-Tos, 1919, 1927), но многие авторы рассматривают ту или иную часть установленных им подсемейств как самостоятельные семейства.

Древнейшие остатки богомолы найдены в неокме Забайкалья и принадлежат представителю примитивного семейства Chaeteessidae, ныне сохранившегося как реликт в фауне Южной Америки. К этому же семейству относятся богомолы из апта Монголии, турона Казахстана, эоценового балтийского ян-

таря и олигоцена США. Другое появившееся уже в мелу семейство — Mantoididae — ныне также существует только в Южной Америке и является реликтовой примитивной группой; оно обнаружено в сантонских и кампан-маастрихтских смолах Таймыра. Более продвинутые богомолы известны только из неогена.

#### ОТРЯД ISOPTERA. ТЕРМИТЫ

Ископаемые остатки в общем нередки, но принадлежат почти исключительно крылатым особям; это объясняется тем, что в захоронения термиты попадают практически только во время расселительного полета (роения), но зато в это время вероятность захоронения довольно велика. Древнейшие остатки термитов найдены в неокоме Забайкалья и принадлежат представителю вымершего монотипического семейства Anabotermitidae, выделенного в подотряд Anabotermitina. Для второго подотряда, Termitina, мы принимаем систему А. Эмерсона (Emerson, 1965), согласно которой их насчитывается шесть семейств, причем Serritermitidae в ископаемом состоянии неизвестны, а наиболее продвинутое семейство Termitidae найдено только в неогене и современной фауне.

Наиболее архаичным среди Termitina считается обычно семейство Mastotermitidae, достоверно известное с эоцена и в современной фауне представленное единственным австралийским видом. Предполагаемый представитель Mastotermitidae найден в нижнем сеномане Франции, неописанный остаток обнаружен в сеномане Магаданской области.

Во многих отношениях очень примитивно и семейство Hodotermitidae, которое в прошлом также было представлено явно богаче, чем ныне. К нему относится *Cretatermes* Em. из альба-сеномана Канады и, возможно, неописанный вид из сантона Таймыра. Из эоцена описано два рода подсемейства Termopsinae (балтийский янтарь), из которых *Architermopsis* Rosen обнаружен и в рецентной фауне.

Из семейства Kalotermitidae наиболее древними, возможно, следует считать два вида современного рода *Kalotermes* Hag. из ископаемых смол Бирмы (ранний палеоген или, возможно, мел). Несколько видов описано из эоцена Европы, в основном из балтийского янтаря, где калотермиды представлены вымершим подсемейством Electrotermitinae. Последнее из рассматриваемых семейств, Rhinotermitidae, известно с эоцена (три вида двух родов, один из которых современный).

Резюмируя сказанное, надо отметить, что раннемеловые термиты очень редки и своеобразны, а поздне меловые уже сравнительно обильны, принадлежат к рецентным семействам и широко распространены: они известны из Канады, из Франции, с Таймыра, с Северо-Востока СССР и, возможно, из Бирмы. Возможно, какие-то группы термитов сформировались в самом конце мела, но в общем раннепалеогеновые Isoptera мало отличаются от меловых. Среди них преобладают представители примитивных семейств, и в первую очередь Hodotermitidae, которые известны и из позднего мела.

#### ОТРЯД GRYLLOBLATTIDA

Очень обширная, но в основном вымершая группа, включающая более 70 семейств, преимущественно палеозойских и раннемезозойских. Уже в юре Grylloblattida играли очень скромную роль. К этому отряду был отнесен в качестве представителя особого семейства род *Lygobius* Mitch. из нижнего неокома Канады. В современной фауне отряд представлен единственным реликтовым семейством Grylloblattidae.

#### ОТРЯД PLECOPTERA. ВЕСНЯНКИ

В ископаемом состоянии встречаются как имаго, так и личинки. Остатки веснянок очень обильны в юрских отложениях, но начиная с мальма становятся все более редкими и в кайнозойе почти исчезают. Однако это не означает

вымирания группы, поскольку в настоящее время веснянки – всеветно распространённый отряд, включающий около 1,5 тысяч видов. По-видимому, они являются одним из наиболее ярких примеров группы, в процессе эволюции вытесненной в условия инфрафаций (современные виды развиваются в основном в быстро текущих ручьях и речках) и в результате почти исчезнувшей из палеонтологической летописи. Древнейшие остатки найдены в перми.

Согласно принимаемой нами системе И. Иллиса (Illies, 1962, 1965), веснянки группируются в три подотряда. Наиболее примитивен подотряд *Archiperlaria*, включающий два семейства, сохранившихся как реликты в фауне Южного полушария; одно из них, *Eustheniidae*, известно в ископаемом состоянии (пермь и триас).

К подотряду *Filipalpia* относится восемь современных семейств, группируемых в надсемейства *Austroperloidea* и *Taeniopterygoidea*. Из четырех семейств *Austroperloidea* в ископаемом состоянии известно пока лишь самое продвинутое – *Gripopterygidae* (один род из нижнего мела Австралии). Из четырех же семейств *Taeniopterygoidea* в ископаемом состоянии неизвестны только *Carpidae*. Наиболее примитивное семейство *Taeniopterygidae* было богато представлено в юре, но к концу юры почти исчезает из палеонтологической летописи. Один вид найден в апте-альбе Забайкалья, но в этом случае мы имеем дело, по-видимому, с осадками горного подпружного озера, т.е. со специфической, обычно выпадающей из захоронений фацией. Три вида двух современных родов описаны также из эоцена (балтийский янтарь). Древнейшие остатки *Leuctridae* найдены в неокоме Забайкалья; четыре вида рецентного рода *Leuctra* Steph. описаны из балтийского янтара. Наиболее продвинутое семейство *Nemouridae* обнаружено в балтийском янтаре (два рецентных рода); впрочем, А.Г. Шаров (1962) относил к нему и ряд юрских родов, которые мы здесь, следуя И. Иллису (Illies, 1965), причисляем к *Taeniopterygidae* и *Perlidae*; по мнению А.П. Расницына (1980) они относятся к особым вымершим семействам. Личинки ближе не определенных *Filipalpia* найдены также в пепловых туфах нижнего мела в Средне-Гобийском аймаке МНР.

Подотряд *Setipalpia* Иллис также разделяет на две группы, одну из которых он называет *Systellognatha*, а другой не дает названия. Мы будем рассматривать их как надсемейства *Perloidea* и *Pteronarcioidea*. К более примитивной группе *Pteronarcioidea* относится единственное семейство, в ископаемом состоянии неизвестное. К *Perloidea* принадлежит пять семейств, два из которых вымерли еще в перми, а одно (*Chloroperlidae*) не найдено в ископаемом состоянии. Семейство *Perlidae* обнаружено в юре (*Sinoperla* Ping) и в балтийском янтаре, а *Perlodidae* – только в балтийском янтаре (два рецентных рода).

Основные события в истории этого древнего отряда произошли, по-видимому, задолго до конца мезозоя: современные подотряды и некоторые семейства сформировались еще в перми, значительная часть рецентных семейств существовала уже в юре; процесс вытеснения веснянок из крупных стоячих водоемов в условиях инфрафаций в основном происходил в юре и завершился в раннем мелу, где мы в последний раз в палеонтологической летописи сталкиваемся с личинками веснянок, уже немногочисленными. Для позднего мела и кайнозоя известны лишь единичные находки имаго, да и то в основном в смолах, т.е. в особых условиях захоронения. Следует подчеркнуть чрезвычайное сходство эоценовых веснянок с рецентными: среди семи родов, известных из балтийского янтара, нет ни одного вымершего.

## ОТРЯД ОРТНОПТЕРА. ПРЯМОКРЫЛЫЕ

Ископаемые остатки встречаются часто, особенно изолированные крылья; в смолах из-за крупных размеров редки. Древнейшие представители отряда известны из карбона. Нами принята система А.Г. Шарова (1968) с некоторыми номенклатурными изменениями. Согласно этой системе, отряд разделяется на два подотряда.

Более древний подотряд *Ensifera* включает три надсемейства. Древнейшее из них, *Oedischioidea*, возникнув в карбоне, просуществовало до раннего мела (неоком) включительно. Из девяти семейств до раннего мела дожили два: *Vitimiidae*, известные из триаса и неокома, и *Elcanidae*, разнообразно представленные в юре и включающие несколько родов из нижнего мела Забайкалья и МНР.

К надсемейству *Tettigonioidae* принадлежат архаичное пермотриасовое семейство *Tettavidae* и кузнечиковые (*Tettigoniidae*), древнейшие представители которых обнаружены в дании Гренландии (*Arctolocusta* Zeun.). В эоцене они уже довольно разнообразны и представлены по меньшей мере пятью подсемействами, из которых *Pseudotettigoniinae* полностью вымерли; только в одном случае известен представитель несомненно рецентного рода.

К *Grylloidea* относится семь семейств, из которых *Schizodactylidae* не найдены в ископаемом состоянии, а продвинутые и филогенетически молодые *Gryllotalpidae* и *Oecanthidae* известны только с олигоцена. Крупнейшим мезозойским семейством этой группы были *Haglidae*, являвшиеся экологическим аналогом современных кузнечиков. Из триаса описано 8 родов, из юры — 21, тогда как в современной фауне семейство представлено двумя реликтовыми родами и тремя видами. В раннем мелу *Haglidae* были еще многочисленны и разнообразны: они известны в большом количестве из неокома Казахстана, Забайкалья, Якутии, МНР, апта Якутии, апта-альба Забайкалья. При этом они явно составляют значительное большинство прямокрылых, а в ряде местонахождений другие представители отряда вообще не найдены; таким образом до конца раннего мела *Haglidae* доминируют среди прямокрылых. Но уже в богатой туронской фауне Кызыл-Жара они не обнаружены, а из сеномана известен единственный неописанный остаток из Магаданской области.

Другое важное мезозойское семейство *Grylloidea* — полностью вымершие *Phasmomimidae*, бывшие весьма обильными и разнообразными в юре и раннем мелу (большая часть материала не описана). В нижнемеловых местонахождениях они занимают по числу остатков второе место после *Haglidae* и еще сохраняются в начале позднего мела (*Palaeopteron* Rice из альба-сеномана Канады и неописанные виды из сеномана Магаданской области), но уже в туроне не встречаются. Измененным и, по-видимому, поздним дериватом *Haglidae* являются *Gryllacrididae*, известные с маастрихта (*Zeuneroptera* Shar.).

Наиболее богатое видами в современной фауне семейство *Grylloidea* — сверчки (*Gryllidae*) — известно с триаса. Из мела пока описано два рода — напоминающий юрских сверчков *Baissogryllus* Shar. из неокома и значительно более продвинутый, близкий к кайнозойским представителям семейства *Proecanthus* Shar. из турона; неописанные сверчки из апта Монголии уже близки к *Proecanthus*.

Подотряд *Caelifera*, известный начиная с триаса, в настоящее время по объему значительно превышает *Ensifera*. Он разделяется на четыре надсемейства, из которых *Pneumogoeida* в ископаемом состоянии не найдены.

Древнейшим и, вероятно, исходным надсемейством подотряда являются *Eumastacoidea* с тремя семействами, из которых *Locustavidae* известны лишь из триаса. Вымершие *Locustopseidae* известны из триаса и были богато представлены в юре: наиболее поздние их остатки известны из турона Казахстана. Современное семейство *Eumastacidae* редко встречается в ископаемом состоянии, возможно из-за тенденции к редукции крыльев и потере способности к полету. Известны лишь единичные их находки из верхней юры, олигоцена и неогена.

Надсемейство *Tettigoidae* насчитывает в своем составе три семейства, из которых в ископаемом состоянии известны два — *Tettigidae* и *Tridactylidae*, впервые обнаруживающиеся в неокоме; в более молодых отложениях пока обнаружены только *Tettigidae* (в том числе два рода, один из которых современный, в эоцене), которые и ныне много обычнее, чем *Tridactylidae*.

Надсемейство саранчевых (*Acridoidea*) — самая молодая из крупных групп прямокрылых, в настоящее время переживающая свой расцвет. Оно разделяет-

ся на три семейства, из которых в ископаемом состоянии известны в основном Acrididae. Древнейшие остатки, очень редкие и неопределимые из-за плохой сохранности, происходят из эоцена; только в миоцене остатки саранчевых становятся сколько-нибудь многочисленными.

В целом о истории прямокрылых следует сказать следующее. До конца раннего мела фауна прямокрылых сохраняла типично мезозойский облик с резким преобладанием Haglidae и Phasmomimidae и ничтожной ролью Caelifera. Уже в туроне состав фауны резко меняется, Haglidae практически исчезают, из вымерших семейств сохраняются только Locustopseidae. Представители некоторых новых групп отмечаются в неокоме, но это только те группы, которые в молодых фаунах играют небольшую роль. Сверчки кайнозойского типа были обильны уже в туроне; наиболее характерные для кайнозоя кузнечиковые и саранчевые возникли, вероятно, не ранее начала позднего мела, причем первые многочисленны уже в раннем палеогене, а вторые достигли заметного разнообразия не ранее конца олигоцена.

#### ОТРЯД PHASMATODEA. ПАЛОЧНИКИ

Ископаемые остатки сравнительно часто встречаются в мезозойских отложениях, что, по-видимому, связано с большей подвижностью мезозойских палочников, обладавших вполне развитыми крыльями. В более молодых отложениях почти не встречаются. Древнейшие остатки найдены в триасе. Группируются в два надсемейства: Acroplanoidea и Phasmatoidea. Первое из них было богато представлено в триасе и юре (четыре семейства) и сохранялось также в мелу (известные только из мела Cretophasmatidae из неокома и турона). В послетуронских отложениях совершенно неизвестны, в современной фауне отсутствуют.

К надсемейству Phasmatoidea относятся три семейства, из которых вымершие Prochresmodidae, по-видимому, еще охотно и сравнительно хорошо летавшие, в значительном количестве известны из триаса и юры и сохранились в неокоме. Современные семейства Phasmatidae и Phyllidae известны по единичным остаткам начиная с эоцена.

Учитывая, что мезозойские Phasmatodea встречаются в захоронениях довольно часто, а палочники современного типа почти не обнаруживаются в отложениях кайнозоя, когда они заведомо существовали, можно думать, что смена систематического состава Phasmatodea произошла в конце раннего-начале позднего мела; последние палочники мезозойского облика найдены в туроне.

#### КОГОРТА PARANEOPTERA

Объединяет три надотряда. К надотряду хоботных (Rhynchota) относятся близко родственные отряды равнокрылых и полужесткокрылых, к Psocopteroidea четыре отряда, из которых Mallophaga и Rhynchophthiraptera в ископаемом состоянии не найдены, вши (Anoplura) известны по единичным находкам из эоцена и антропогена, и только геологическая история сеноедов известна сравнительно хорошо. Наконец, надотряд Thysanopteroidea включает единственный отряд трипсов.

#### ОТРЯД НОМОПТЕРА. РАВНОКРЫЛЫЕ

Ископаемые остатки равнокрылых, особенно цикадовых, довольно обычны в захоронениях. Мелкие равнокрылые, такие, как гли, червецы, алейроиды, встречаются главным образом в смолах, где особенно обычны остатки глей. Древнейшие представители отряда известны из палеозоя. Нами используется деление отряда на два подотряда и ряд инфраотрядов, предложенное Е.Э. Беккер-Мигдисовой (1973), с некоторыми изменениями.

Подотряд цикадовых (*Auchenorrhyncha*) разделяется на три инфраотряда. Первый из этих инфраотрядов, *Cicadomorpha*, объединяет два надсемейства. Вымершее надсемейство *Palaeontinoidea* делится на три семейства, из числа которых одно найдено только в перми и триасе. Семейство *Mesogereonidae* включает один род с пятью видами из триаса и, согласно Дж. Эвансу (Evans, 1956), *Hylaeoneura* Lam. et Sev. из апта-альба Бельгии. Наиболее обширное семейство *Palaeontinidae* включает свыше 20 описанных и ряд неописанных родов из триаса и юры и очень характерно для мезозоя; его представители еще обычны в неокоме Забайкалья, Монголии и Китая. Наиболее поздние остатки *Palaeontinidae* найдены в апте-альбе Забайкалья.

Надсемейство *Cicadoidea* включает три семейства, из которых *Prosbolidae* неизвестны позднее лейаса. Семейство *Tettigarctidae*, ныне представленное единственным реликтовым австралийским родом, процветало в мезозое. Ряд родов, в том числе неописанных, известен из юры, неокома и сенона, но в позднем мелу число *Tettigarctidae*, по-видимому, уже сократилось; единичные остатки представителей одного или двух вымерших родов известны из эоцена. Самое молодое в инфраотряде семейство певчих цикад (*Cicadidae*) впервые появляется в палеонтологической летописи в сеномане и известно также из палеоцена, эоцена, олигоцена и неогена, причем древнейшая находка рецентного рода относится к эоцену.

Инфраотряд *Cicadellomorpha* включает два очень обширных надсемейства: *Cicadelloidea* и *Cercopoidea*. К первому из них относится пять семейств, из которых *Scutinopteridae* вымерли в триасе, *Aetalionidae* известны с олигоцена, а *Hylcidae* не найдены в ископаемом состоянии. Неизвестны также достоверные ископаемые находки *Membracidae*. Богатое видами современное семейство *Cicadellidae* известно с юры; к нему принадлежат неописанные меловые роды (неоком Забайкалья, апт Монголии, сеноман Магаданской области, турон Казахстана, сантон Таймыра), *Jascopus* Ham. и *Mesojassoides* Oman из позднего сенона Северной Америки, *Maleojassus* Zeun. из маастрихта Шотландии и ряд кайнозойских видов. Систематическое положение большинства раннепалеогеновых видов недостаточно выяснено; они были отнесены к различным современным родам, что требует проверки. Ископаемые остатки *Viturnitidae* известны из лейаса и из турона Казахстана; в настоящее время это — бедная видами реликтовая группа. К *Eugymelidae* отнесен один род из триаса, неописанные остатки из неокома Забайкалья и турона-коньяка Казахстана и около 20 рецентных родов.

К *Cercopoidea* принадлежит пять семейств, из которых *Clastopteridae* известны с олигоцена, а *Machaerotidae* в ископаемом состоянии не найдены. Наиболее архаичное, полностью вымершее семейство *Eoscarterellidae* известно из триаса и (неописанный материал) из неокома Забайкалья. Самостоятельность другого вымершего семейства, *Procercopidae*, не вполне доказана; некоторые авторы (Evans, 1956) объединяют его с *Cercopidae*. *Procercopidae* были богато представлены в юре; ряд неописанных остатков найден в неокоме Забайкалья. Позднее *Procercopidae*, видимо, становятся более редкими, но все же присутствуют и в поздне меловых местонахождениях (сеноман Магаданской области и, возможно, турон Казахстана). Наиболее поздний остаток, с некоторым сомнением отнесенный к *Procercopidae*, найден в палеоцене Приморья. Обширное современное семейство пенниц (*Cercopidae*) существует по меньшей мере с триаса, но в триасе и юре его представители редки. В мелу они делаются много более обычными. Ряд неописанных пенниц, сходных частью с юрскими, а частью уже с более молодыми, найден в неокоме Забайкалья и апте Монголии. Впоследствии пенницы становятся одной из самых обычных в захоронениях группы цикадовых. К ним относится большинство известных поздне меловых цикад (сеноман Магаданской области, турон Казахстана, кампан Канады, сенон-даний Приморья и Приамурья) и очень большое число кайнозойских видов, пока еще недостаточно изученных.

Инфраотряд *Fulgoroomorpha* объединяет 18 описанных семейств, в том числе пермских и триасовых *Mundidae* и *Pereboriidae* и три семейства, не найденных

в ископаемом состоянии. Из мела (неоком Забайкалья) по единственному остатку известно еще одно, пока неопианное вымершее семейство. Другая вымершая группа, Fulgoridiidae, богато представлена в юре и еще довольно обычна в неоконе, но не найдена в более молодых отложениях.

Богатое видами современное семейство Cixiidae впервые появляется в перми и впоследствии в течение всего мезозоя и кайнозоя остается весьма разнообразным. Триасовые и юрские виды в основном принадлежат к вымершему подсемейству Mesocixiinae, в последний раз обнаруживающемуся в неоконе. Но наряду с ним из неокона известны и более продвинутые циксииды, в том числе рецентный род *Cixius* Latr. Позднемеловые Cixiidae найдены в сеномане Магаданской области, туроне Казахстана и сантоне Таймыра. Ряд видов известен из палеоценовых, эоценовых и более молодых отложений; они отнесены как к вымершим, так и к ныне живущим родам.

В некоторых позднемеловых и раннепалеогеновых фаунах, существовавших, по-видимому, в условиях субтропического климата, обильно представлены богатые ныне видами в теплых районах Ricaniidae и Flatidae. Первое из этих семейств приведено для лейаса по одному неполному и весьма сомнительному остатку. Единичные и также несколько сомнительные остатки найдены в неоконе (оба семейства). Несомненные Flatidae обнаружены в небольшом числе в туроне Казахстана и в маастрихте-дании Приамурья; Ricaniidae в тех же маастрихт-датских отложениях встречаются в массе. Представители обоих семейств известны также из палеоцена, эоцена и более молодых фаун.

История других Fulgoromorpha известна слабо. Ископаемые остатки богатого ныне видами семейства Lophopidae известны лишь из лейаса и неокона, Tropiduchidae и Asanloniidae — только из неокона, Eurybrachidae — из турона Казахстана, Achilidae — из эоценового балтийского янтаря. Остатки всех этих цикадок единичны, хотя в современной фауне многие из перечисленных семейств широко распространены (особенно в теплых районах) и разнообразны. Древнейшие остатки Delphacidae найдены в неоконе и апте-альбе Забайкалья; один вид обнаружен в туроне, один в раннепалеогеновых или меловых смолах Бирмы, несколько видов в палеогене-неогене, в том числе в эоцене США. Обширное современное семейство Issidae известно с лейаса и включает несколько неопианных родов из неокона Забайкалья, сантона Таймыра и маастрихта-дании Приамурья, вымерший род *Issites* Haupt из эоцена ГДР и некоторые более молодые виды. Наконец, Dictyopharidae представлены двумя неопианными видами в неоконе Забайкалья и туроне Казахстана, несколькими неогеновыми видами и рядом современных.

Подотряд Sternorrhyncha объединяет преимущественно мелких равнокрылых, в ископаемом состоянии встречающихся главным образом в смолах, и разделяется на четыре инфраотряд. Геологическая история листоблошек (Psyllomorpha) известна недостаточно, а о меловых представителях этого инфраотряда нет вообще никаких данных. Немногочисленны также остатки белокрылок (Aleyrodomorpha), разделяемых на четыре-пять семейств. Древнейшие известные белокрылки (два рода) описаны из неокона Ливана, сильно отличаются от современных и заслуживают выделения по меньшей мере в особое семейство. Другие остатки белокрылок, значительно более сходных с рецентными, описаны из раннепалеогенового или мелового бирмита и эоценового балтийского янтаря, но изучены еще очень слабо (Schlee, 1970). Плохо изучены и ископаемые червецы (Coccomorpha), хотя в последние годы получен значительный, еще не обработанный материал из сеномана Закавказья, сеномана и сантона Таймыра. Пока из мела описан только один вид вымершего рода *Electrococcus* Beardsley из современного семейства Margarodidae (кампан Канады); то же семейство, а также Ortheziidae известны из эоценового балтийского янтаря.

Лучше других Sternorrhyncha известна история глей (Aphidomorpha). Этот инфраотряд включает два надсемейства, причем ископаемые представители более примитивного из них, Adelgoidea, очень немногочисленны. Из трех входящих в него семейств Adelgidae известны из позднего мела Аляски (сомнительное, требующее проверки указание), плиоцена и современной фауны, Phyl-

loxeridae из эоцена США и современной фауны и вымершие Elekrphididae — из верхнего мела, эоцена и олигоцена.

К надсемейству Aphidoidea относится ряд семейств, из которых Chaitrophidae не включают ни одного несомненного ископаемого представителя, Greenideidae в ископаемом состоянии известны только из олигоцена или нижнего миоцена, а Lachnidae — из миоцена и плиоцена. Донеогеновые находки Aphididae сомнительны. Несколько вымерших семейств описано из триаса, юры и мела. Своеобразное монотипическое семейство Oviparosiphidae найдено в апте Монголии. Четыре вымерших семейства обнаружено в поздне меловых смолах Таймыра и Канады; все они ближе к кайнозойским глям, чем к вымершим юрским и раннемеловым семействам. Наиболее примитивны среди меловых семейств Palaeoaphididae (неоком Забайкалья, апт Монголии, два рода в кампане Канады и один в сантоне Таймыра). Canadaphididae также известны из сантона Таймыра и кампана Канады. Tajmyraphididae обычны и богато представлены в поздне меловых смолах Таймыра. Shaposhnikovidae известны по одному виду из сантона Таймыра.

Семейство Mindaridae достоверно известно начиная с эоцена (три вида современного рода *Mindarus* Koch в балтийском янтаре). Одна сомнительная находка сделана в сантоне Таймыра. К эоцену приурочены и древнейшие известные находки современных семейств Phloeomyzidae (один очень обособленный род) и Anoeciidae (один род).

Семейство Callaphididae, иногда разделяемое на несколько, богато представлено уже в мальме Казахстана (несколько неописанных родов) и найдено также в сантоне Таймыра (два рода) и в кампане Канады (один род). В палеогене оно было, по-видимому, самой многочисленной группой глей: описано свыше 25 видов 12 родов из балтийского янтара и один род с несколькими видами из эоцена Дании и олигоцена США. В настоящее время Callaphididae довольно многочисленны, но все же уступают по объему таким семействам, как Pemphigidae, Lachnidae, Anoeciidae и особенно Aphididae.

Семейство Pemphigidae включает немного ископаемых форм, возможно потому, что гли этого семейства живут в основном скрыто, в галлах или на корнях растений. Два рода обнаружены в сантонских смолах Таймыра (возможно, что в это время Pemphigidae еще не были скрытноживущими), один несколько сомнительный род — в балтийском янтаре. Галлы пемфигид известны из неогена.

Третий подотряд равнокрылых, Coleorrhyncha, представлен единственным, ныне реликтовым семейством Peloridiidae. Известен только один вымерший вид из неокома Забайкалья.

В целом история равнокрылых известна сравнительно хорошо. Раннемеловая фауна Номортега во многом напоминает юрские. В неокоме еще широко распространены и обильны Palaeontinidae, Fulgoridiidae, Mesocixiinae, архаичные Cercopidae, многочисленны Procercopidae, а большинство появляющихся молодых групп играет незначительную роль. Неокомские гли, возможно, существенно отличаются от юрских, но последние слишком плохо известны, чтобы это можно было утверждать уверенно. Апт-альбские равнокрылые известны еще плохо: среди них имеются представители как переходящих в верхний мел, так и типичных для раннего мела групп, а также такие древние реликты, как Mesogereonidae. В сеномане-туроне преобладают хотя и древние, но богато представленные и в кайнозое семейства (Cercopidae, Cicadellidae, Cixiidae), а почти все вымершие семейства цикад (кроме доживших до палеоцена Procercopidae, самостоятельность которых вызывает некоторые сомнения) уже совершенно отсутствуют. Появляются некоторые новые важные семейства, например Cicadidae. Сходный облик сохраняет, по-видимому, и сеноманская фауна. Маастрихт-датская фауна цагайанской свиты Приамурья, маастрихтская фауна острова Малл в Шотландии и датская фауна Соболевки в Приморье не обнаруживает никаких отличий от палеогеновых, но сильно отличаются друг от друга: первая из них соответствует термофильным палеоценовым и эоценовым фаунам США, ГДР, Дании, Англии, а две другие — более холодолюбивым па-

леоценовым и эоценовым фаунам Канады и Приморья. Сильнее, чем *Auchenorhyncha*, менялись, по-видимому, тли: из позднего мела известно несколько вымерших семейств этой группы. К сожалению, тли маастрихта, датского века и палеоцена пока неизвестны, поэтому нельзя сказать, как соотносится с границей мезозоя и кайнозоя исчезновение тех семейств, которые дожили по меньшей мере до кампана. Существенно, однако, что общий характер доминирования у тлей (значительное число *Callaphididae*) уже в сеноне приближается к палеогеновому. Кроме того, и в палеогене тли еще значительно отличались от современных: в частности: это одна из очень немногих групп насекомых, в составе которой известно вымершее палеогеновое семейство (*Elektraphididae*), притом общее с поздним мелом.

#### ОТРЯД НЕТЕРОПТЕРА. ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫЕ, ИЛИ КЛОПЫ.

Ископаемые остатки клопов, как водных, так и наземных, встречаются довольно часто; по не вполне понятным причинам, они довольно редки в смолах. Древнейшие представители отряда известны из триаса. Мы принимаем классификационную схему Ю.А. Попова (1971) для отряда в целом и для инфраотряда *Neromorpha*, систему П. Штыса (*Štys*, 1964) для *Pentatomorpha* и для остальных групп используем рекомендации И.М. Кержнера.

Отряд разделяется на шесть инфраотрядов, из которых *Pteroposimicomorpha*, особенно характерные для триаса и лейаса, полностью вымерли; наиболее поздние их остатки найдены в апте Монголии (Бон-Цаган).

Инфраотряд *Neromorpha* разделяется на пять надсемейств, из которых литоральные *Gelastocoroidea* в ископаемом состоянии почти не встречаются. Представители других надсемейств ведут водный образ жизни и в ископаемом состоянии нередки. Надсемейство *Nepoidea* включает два современных семейства — *Nepidae* и *Belostomatidae*, известных с юры. Меловые и палеогеновые *Nepoidea* известны плохо; *Belostomatidae* обнаружены в неокоме Забайкалья.

К надсемейству *Corixioidea* также относится два семейства, причем вымершие *Shurabellidae* известны только из лейаса. Обширное современное семейство *Corixidae* впервые появляется также в лейасе. Для мезозоя весьма характерно вымершее подсемейство *Archaeocorixinae*, известное из мальма и неокома, где представлено довольно богато, и дожившее до конца позднего мела (*Mesosigara* V. Pop. из маастрихта-дания Приамурья). Сохранившиеся ныне как реликт *Diaprepocorinae* также известны из мальма и из неокома. Наиболее крупное из современных подсемейств, *Corixinae*, впервые появляется в неокоме (неописанный род из Монголии) и известно также из палеоцена и более молодых отложений, но пока не найдено в верхнем мелу.

Надсемейство *Naucoroidea* состоит из единственного семейства *Naucoridae*, впервые появляющегося в триасе. Довольно много представителей этого семейства известно из юры. В неокоме известны представители двух вымерших триб подсемейства *Naucorinae*, причем одна из них, *Aidiini*, известна и из мальма. Позднемеловые *Naucoridae* немногочисленны и пока не изучены; довольно редки остатки этих клопов и в кайнозойских отложениях, несмотря на то, что ныне семейство представлено довольно богато.

Из пяти семейств надсемейства *Notonectoidea* в ископаемом состоянии найдены три, причем вымершие *Scaphocoridae* известны пока лишь из мальма. Другое монотипическое вымершее семейство, *Mesotrephidae*, описано из турона Казахстана. Гладыши (*Notonectidae*), крупнейшее современное семейство этой группы, известны с юры; из мела описаны представители вымершего подсемейства *Clypostemmatinae* (неоком Забайкалья), самостоятельность которого вызывает сомнения; в неокоме Монголии обнаружен неописанный вид рецентного подсемейства *Anisopinae*. Другое рецентное подсемейство, *Notonectinae*, известно из мальма, но пока не найдено ни в мелу, ни даже в нижнем палеогене (до олигоцена).

Представители инфраотряда Gerromorpha обитают либо по берегам водоемов, либо на поверхностной пленке воды; их ископаемые остатки встречаются редко. В состав инфраотряда входит два надсемейства. Из трех семейств надсемейства Leptopodoidea в ископаемом состоянии пока обнаружены только Saldidae (средняя юра Забайкалья, неоком Забайкалья и Монголии, апт Монголии, эоценовый балтийский янтарь, олигоцен и неоген Европы и Америки). К Gerroidea относится семь современных семейств, из которых в ископаемом состоянии известны четыре (Gerridae и Hydrometridae начиная с эоцена, Veliidae и Hebiidae только с олигоцена). Мезозойские Gerroidea не могут быть включены ни в одно из современных семейств; описано два рода (*Karanabis* В.-М. из мальма Казахстана и *Oryctopterus* А.Расп. из неокома Забайкалья и апта Монголии). Неясно, могут ли они быть объединены в одно семейство, но, во всяком случае, эти роды ближе друг к другу, чем к каким-либо кайнозойским Gerroidea.

К инфраотряду Dipsocogomorpha относится два небольших и, по-видимому, реликтовых современных семейства. История их известна плохо: Dipsocoridae найдены в балтийском янтаре и в олигоцене-миоцене Мексики, а Enicoscephalidae — в раннепалеогеновых или меловых смолах Бирмы (бирмит), где представлены несколькими видами.

В состав обширного инфраотряда Cimicomorpha входит три надсемейства. Из трех семейств надсемейства Miroidea в ископаемом состоянии найдены слепняки (Miridae) и кружевницы (Tingidae). Древнейшие слепняки, относящиеся к рецентному подсемейству Mirinae, описаны из юры; ряд остатков этих клопов обнаружен в неокоме Забайкалья, в альбе-сеномане, сеномане и сантоне Таймыра, сеномане Магаданской области, палеоцене Приморья, раннепалеогеновом янтаре Сахалина. Ряд видов известен из эоцена и из более молодых отложений. Кружевницы, представленные в современной фауне богато, но все же менее многочисленные, чем слепняки, моложе последних: древнейшие остатки кружевниц (неописанный род примитивного рецентного подсемейства Cantacaderinae) найдены в апте Монголии (Бон-Цаган). Они же найдены в значительном числе в туроне Казахстана. К этому же подсемейству относятся все известные эоценовые кружевницы (три рода, в том числе один вымерший, из балтийского янтара); более продвинутое подсемейство Tinginae известно начиная с олигоцена. Существенно отметить, что все кружевницы связаны с покрытосеменными.

К надсемейству Cimicoidea относится пять семейств, из которых в ископаемом состоянии известны по немногочисленным находкам Anthocoridae (сантон Таймыра, кампан Канады, несколько находок в кайнозое) и Nabidae (начиная с эоценового балтийского янтара). Мало известны также ископаемые представители надсемейства Reduvidae. Достоверные ископаемые находки известны только для хищников (Reduviidae), обнаруженных в нижнем мелу Монголии и в кайнозое.

Из пяти надсемейств обширного инфраотряда Pentatomomorpha в ископаемом состоянии обнаружены четыре, причем Piesmatoidea известны лишь начиная с олигоцена.

К надсемейству Aradoidea относится единственное семейство Aradidae. Древнейший неописанный остаток аридады найден в сеномане Магаданской области. В сантоне Таймыра найден очень своеобразный представитель Aradoidea, систематическое положение которого не вполне ясно. Несколько видов рецентных родов описано из балтийского янтара и из неогена.

В надсемейство Coreoidea входит девять семейств; в ископаемом состоянии достоверно известны пять из них, причем Pyrrhocoridae и Rhopalidae только начиная с олигоцена. Из балтийского янтара указывались также представители семейства Berytidae, но это указание нуждается в проверке. Из остальных семейств наиболее богато представлены в ископаемом состоянии Lygaeidae, впервые появляющиеся в лейасе (не описаны), достигающие значительного разнообразия, по-видимому, уже в мальме и остающиеся очень разнообразной группой до настоящего времени. Ряд остатков Lygaeidae, в основном еще не описанных, известен из неокома Западной Сибири, Забайкалья, МНР и КНР,

из палеоцена Приморья и др.; многочисленны эоценовые и более молодые лигиды, но систематическое положение большинства описанных видов точно не установлено. Несколько реже встречаются, по-видимому, ископаемые краевики (Coreidae). Древнейшие остатки краевиков найдены в мальме Казахстана. В неокоме они найдены в Забайкалье, где сильно уступают лигидам по числу остатков, но довольно разнообразны. Краевики известны также из апта-альба Забайкалья, сеномана Магаданской области, турона Казахстана, маастрихта США, маастрихта-дания Приамурья, палеоцена Приморья, эоцена Европы и Приамурья и из более поздних отложений.

К надсемейству Pentatomoidea относится 11 семейств. Одно из них (Mesopentacoridae) известно лишь из мальма. В ископаемом состоянии достоверно известны четыре рецентных семейства, но очень вероятно, что и представители некоторых других современных семейств имеются даже среди уже описанных вымерших форм. Древнейшие неописанные остатки щитников (Pentatomidae) найдены в мальме Казахстана. Щитники присутствуют в неокоме Забайкалья, апте Монголии, сеномане Магаданской области, туроне Казахстана, палеоцене Приморья и почти во всех более молодых фаунах, где вообще обнаружены остатки наземных клопов. Древнейшие остатки Cydnidae найдены в мальме Казахстана. Из нижнего мела они пока неизвестны, но в большом количестве найдены в сеномане Магаданской области. В кайнозойских отложениях остатки этих клопов очень распространены. Несомненные представители семейств Acanthosomatidae и Scutelleridae известны пока только начиная с эоцена, но не исключено, что в действительности они возникли раньше.

В целом клопы оказываются, насколько можно судить, довольно медленно эволюционировавшей группой насекомых. Обособленной выглядит только ранне-мезозойская фауна клопов (триасово-лейасовая), состоявшая в основном из Progonosimicidae. Уже в ее составе присутствуют отдельные рецентные семейства, а в мальме они определенно преобладают. Крупных отличий раннемеловой фауны от позднеюрской не отмечается. В конце раннего мела появляется важное современное семейство кружевниц, связанное с покрытосеменными и неизвестное из более древних отложений.

До конца позднего мела (маастрихт-даний) сохранилось характерное для мезозоя вымершее подсемейство Archaeocorixinae (Corixidae), не перешедшее в кайнозой. Произошли ли близ границы мезозоя и кайнозоя какие-либо изменения, кроме вымирания археориксин, неясно; возможно, в это время сформировались некоторые семейства пентатомойдов. Впоследствии в течение палеогена продолжается увеличение числа Pentatomoidea, появляются продвинутые ветви внутри Tingidae и других семейств, но в целом направления эволюции отряда в это время остаются теми же, что и в позднем мелу.

## ОТРЯД PSOCOPTERA. СЕНОЕДЫ.

Ископаемые остатки довольно редки из-за небольших размеров и скрытого образа жизни; только в ископаемых смолах они встречаются сравнительно часто. Древнейшие представители отряда известны из перми. Мы используем систему отряда Ч. Смитерса (Smithers, 1967), но с заменой "групп" в его системе на надсемейства и соответствующей переменной названий. Для ряда вымерших семейств (в основном палеозойских) точное положение в системе не установлено; очевидно, они образуют особые группировки. Из числа этих семейств для нас представляют интерес Archipsyllidae, возникшие в перми и дожившие до раннего мела (два вида в неокоме Забайкалья). По-видимому, архипсиллиды были наиболее многочисленной и характерной группой мезозойских сеноедов.

Подотряд Trogiomorpha разделяется на два надсемейства. К Lepidopsocoidea относится три семейства, из которых в долейстоценовых отложениях известны только Trogiidae. Представители этого семейства обнаружены в сеномане и сантоне Таймыра и в эоценовом балтийском янтаре. В мелу и палеогене

преобладают представители вымершего подсемейства *Empheriinae* (неописанный род из сеномана, один род из сантона, два — из эоцена), но и современные *Trogiinae* в сантоне уже существовали. Из двух семейств надсемейства *Psyllipsocoidea* в ископаемом состоянии найдены только *Psyllipsocidae*, известные начиная с сантона.

Подотряд *Trocotomorpha* также включает два надсемейства. Из двух семейств *Amphientomoidea* в ископаемом состоянии найдены только *Amphientomidae*, которые в прошлом были, по-видимому, более обширной группой, чем ныне, и известны начиная с мальма (неописанный род из Казахстана). Один вымерший род описан из сантона, два вымерших и один рецентный известны из эоцевого балтийского янтара. К надсемейству *Liposceloidea* принадлежат три семейства: *Liposcelidae* (в ископаемом состоянии — в дании Пакистана и в балтийском янтаре), *Pachytroctidae* (в ископаемом состоянии — в раннепалеогеновых или меловых смолах Бирмы) и *Sphaeropsocidae* (в ископаемом состоянии — в балтийском янтаре). Часть вымершие представители этих семейств отнесены к ныне живущим родам. Примитивный неописанный род *Sphaeropsocidae* или близкого к ним вымершего семейства найден также в сеномане Таймыра.

К подотряду *Psocomorpha*, который, по-видимому, достиг своего расцвета лишь в кайнозое, относят четыре надсемейства. Из трех семейств *Eripsocoidea* в ископаемом состоянии известны только *Eripsocidae* (один неописанный вид в палеоцене Сахалина и один вид современного рода в балтийском янтаре). Из четырех семейств надсемейства *Caecilioidea* ископаемые представители известны среди *Caeciliidae* и *Amphipsocidae*. Оба с эоцена, где первое представлено двумя родами (один вымерший), а второе — одним рецентным родом. Из десяти семейств надсемейства *Nomilopsocoidea* в ископаемом состоянии найдены шесть, причем *Peripsocidae* только в олигоцене—миоцене. Семейства *Pseudo-caeciliidae*, *Trichopsocidae*, *Archipsocidae* и *Philotarsidae* известны начиная с эоцена; где представлены как вымершими, так и современными родами, а *Elipsocidae* и *Lachesillidae* — начиная с сантона; первое из этих семейств найдено и в балтийском янтаре. Наконец, из четырех семейств *Psocoidea* в до-олигоценовых отложениях найдены только *Psocidae* (два рецентных рода с несколькими видами в балтийском янтаре).

В целом сведения по геологической истории сеноедов пока еще недостаточно полны. Наиболее характерным мезозойским семейством отряда были, очевидно, *Archipsyllidae*, дожившие по меньшей мере до неокома. Поскольку позднемеловые сеноеды известны сравнительно хорошо, есть серьезные основания считать, что в поздний мел это семейство не перешло. Отдельные современные семейства существовали уже в мальме. Позднемеловая фауна состоит полностью или почти полностью из представителей современных семейств, но в основном из *Trogiomorpha* и *Trocotomorpha*, а не представителей крупнейшего современного подотряда *Psocomorpha*; известно одно вымершее подсемейство (*Empheriinae*). Однако и в палеогене *Psocomorpha* еще далеко не достигают современного уровня разнообразия, сохраняются вымершие подсемейства (в том числе и *Empheriinae*); т.е. указанные особенности характерны не только для позднего мела, но и для палеоцен—эоцена.

#### ОТРЯД. THYSANOPTERA. ТРИПСЫ

В ископаемом состоянии довольно редки, хотя в очень тонкозернистых отложениях встречаются иногда в значительном количестве; постоянно присутствуют в фаунах ископаемых смол. Древнейшие несомненные остатки трипсов известны из юры. Нами принимается деление отряда на подотряды *Lophioneurina* и *Thripina*.

Древнейшие трипсы образуют подотряд *Lophioneurina* с единственным обширным семейством *Lophioneuridae*. Эти насекомые известны начиная с перми и обнаруживаются в триасовых, юрских, нижнемеловых и верхнемеловых отложениях; наиболее молодые их остатки известны из сантона Таймыра.

К подотряду Thripina принадлежат инфраотряды Thripomorpha и Phloeothripomorpha. Более древний инфраотряд Thripomorpha включает три надсемейства и одно вымершее юрское семейство неясного систематического положения. К наиболее примитивному надсемейству Aeolothripoidea относятся Aeolothripidae и, вероятно, позднеюрские Karataothripidae. Aeolothripidae найдены в сантоне Таймыра, но пока не обнаружены в раннемеловых фаунах. Ряд видов известен из эоцена, олигоцена и миоцена, хотя в настоящее время эолотрипиды — довольно небольшое по объему семейство. Значительная часть кайнозойских видов относится к вымершим родам, а в эоцене известно даже вымершее подсемейство Palaeothripinae, общее с поздним мелом. Монотипическое надсемейство Merothripoidea в ископаемом состоянии известно из балтийского янтара.

Надсемейство Thripoidea состоит из семейств Heterothripidae и Thripidae. Первое из них, по-видимому, было очень богато представлено в мелу и палеогене; неописанные его представители обнаружены также в верхней юре. В настоящее время описано несколько вымерших семейств из нижнего мела Ливана, которые при принятом здесь широком понимании семейств должны быть включены в Heterothripidae в качестве особых подсемейств и триб. Они же присутствуют в неокме Забайкалья, апте Закавказья, альбе-сеномане и верхнем сеномане Таймыра, сантоне Таймыра; в сантоне найдены и Heterothripidae современного типа. Своеобразные вымершие трибы гетеротрипид известны и из палеогена. По меньшей мере одна из них (Hemithripini) дожила до начала неогена. Самое обширное современное семейство отряда, Thripidae, впервые появляется в позднем мелу (сантон Таймыра), когда оно, по-видимому, очень многочисленно, а в палеогене уже оказывается самой крупной группой трипсов.

Инфраотряд Phloeothripomorpha включает единственное семейство Phloeothripidae, известное начиная с эоцена.

В целом история отряда известна еще недостаточно. Юрские трипсы плохо изучены и, по-видимому, почти все относятся к вымершим семействам. Раннемеловые трипсы представлены исключительно вымершими ветвями Heterothripidae и подотрядом Lophioneurina. Значительная роль принадлежит Heterothripidae и в позднем мелу, но здесь наряду с ними встречаются Aeolothripidae и первые немногочисленные Thripidae. В палеогене последнее семейство занимает доминирующее положение, но еще сохраняется разнообразие эолотрипидов и гетеротрипид, частично представленных высоко специализированными вымершими ветвями. Lophioneuridae в позднем мелу сохраняются, но очень немногочисленны. Впервые появляются в небольшом количестве Tubulifera. Несколько можно судить, эволюция этого отряда в мелу и кайнозое проходила быстрее, чем у большинства других насекомых; однако очень резких границ в его истории не обнаруживается, и в общем фауны трипсов выглядят достаточно преемственными.

## КОГОРТА OLIGONEOPTERA

Объединяет четыре надотряда. К надотряду Coleopteridea относятся близко родственные отряды жуков и веерокрылых, причем геологическая история последних почти неизвестна (описан один вид из эоцена). К сетчатокрылообразным (Neuropteridea) принадлежат отряды Glosselytrodea (вымерли в юре), Megaloptera (существуют с палеозоя, геологическая история известна плохо, немногочисленные известные мезозойские и кайнозойские вымершие виды принадлежат к современным семействам), Raphidioptera и Neuroptera. Надотряд Mecopteridea включает пять отрядов — Mecoptera, Trichoptera, Lepidoptera, Diptera и Aphaniptera. Геологическая история последнего отряда почти неизвестна: имеется лишь несколько остатков очень своеобразных раннемеловых насекомых из Австралии, Забайкалья и Монголии, предположительно относимых к нему, и два вида одного рецентного рода в балтийском янтаре. Наконец, к Hymenopteridea относится единственный отряд Hymenoptera.

Ископаемые остатки жуков встречаются часто, но в ряде случаев с трудом определимы или неопределимы из-за своей фрагментарности. Древнейшие остатки известны из перми. Мы принимаем для отряда систему Р. Кроусона (Crawson, 1955) с учетом последующих изменений. Отряд разделяется на четыре подотряда, причем подотряд *Muxophaga* в ископаемом состоянии неизвестен.

Подотряд *Archostemata* распадается на четыре группы семейств. К одной из них принадлежат пермские *Tsherkardocoleidae* и *Obotocoleidae* и, по-видимому, альб-сеноманские *Labradogocoleidae*; к другой — несколько пермских и раннемезозойских семейств (*Rhombocoleidae* и др.) и неописанный жук неясного систематического положения из альба Приморья, наиболее близкий к *Tricoleidae*. К третьей группе относятся вымершие *Schizophoridae* и *Catiniidae* и современные *Micromalthidae*, в ископаемом состоянии найденные в олигоцене-миоцене. Оба упомянутых вымерших семейства богато представлены в триасе и юре; недостаточно сохранившиеся остатки *Catiniidae* или *Schizophoridae* найдены в неокоме Забайкалья и альбе-сеномане Канады. Наконец, к четвертой группе относятся два палеозойских семейства, мезозойские *Ademosynidae*, дожившие по меньшей мере до неокома (*Sphaerosyne* Popom. из Забайкалья), а также *Cupedidae* — единственное из мезозойских семейств архостемат, сохранившееся в послесеноманское время и дожившее доныне. В фаунах триаса и юры им принадлежала очень существенная роль, постепенно уменьшавшаяся. В маальме и неокоме они еще довольно обильны и представлены рядом родов; в позднем мелу число родов падает, причем только один род (*Notocupes* Popom.), известный из позднего мела, впоследствии вымер (самый молодой его представитель найден в маастрихте-дании Приамурья). Другие позднемеловые купеди принадлежат к рецентным родам *Omma* Newm. и *Tetraphalerus* Waterh. Современная триба *Cupedini* из мела неизвестна и впервые обнаруживается в эоцене.

Подотряд *Aderphaga* разделяется на две крупные группы — "*Hydraderphaga*" (водных) и "*Geaderphaga*" (наземных). К "*Hydraderphaga*" принадлежит 10 семейств, в том числе три неизвестных в ископаемом состоянии. Ископаемые остатки *Hugrobiidae* и *Halipidae* очень немногочисленны и недостоверны. Два вымерших семейства (*Triaplidae* и *Parahugrobiidae*) известны только из триаса и юры. Вымершие *Coptoclavidae* и *Liadytidae* характерны для юры и продолжили существовать в раннем мелу (*Necronectes* Popom. в неокоме Алжира, *Coptoclava* Ping в неокоме Забайкалья, МНР и КНР и апте МНР, *Liadytes* Popom. в апте-альбе Забайкалья), но из верхнего мела совершенно неизвестны. В туроне найден древнейший остаток представителя самого крупного современного семейства "*Hydraderphaga*" — *Dytiscidae* (*Cretodytes* Popom.). В верхнем мелу, палеоцене и эоцене остатки *Dytiscidae* встречаются в небольшом количестве и лишь с олигоцена становятся обычными. Единственное юрское семейство "*Hydraderphaga*", перешедшее в поздний мел и дожившее доныне — вертячки (*Gyrinidae*). Вертячки из неокома близки к позднеюрским, а верхнемеловые (*Cretotortor* Popom. из турона Казахстана и маастрихта-дании Приамурья) сходны с современными.

К "*Geaderphaga*" относится три семейства, в том числе неизвестные в ископаемом состоянии *Rhysodidae*. Для мезозойских фаун особенно характерны *Trachypacheidae*, относящиеся к вымершему подсемейству *Eodromeinae*: многочисленные их остатки известны из юры и нижнего мела (неоком МНР, неоком и апт-альб Забайкалья), но совершенно не встречаются в верхнемеловых отложениях. Остатки представителей реликтового рецентного подсемейства *Trachypacheinae* в ничтожном количестве известны из кайнозоя. Очень богатое видами семейство жужелиц (*Carabidae*), включающее почти все современные виды "*Geaderphaga*", также было богато представлено уже в юре. Юрские и раннемеловые жужелицы принадлежат к особому подсемейству *Protogabinae*, вымершему, по-видимому, в конце раннего-начале позднего мела. В туроне их остатки уже не встречаются, зато найдены представители современных подсемейств *Nargalinae* и, возможно, *Carabinae*. Очень многочисленны жужелицы в кайнозойских отложениях; уже в эоцене были представлены все основные группы жужелиц и ряд рецентных родов.

Наиболее крупный подотряд жуков — Polyphaga — разделяется на 18 надсемейств, группируемых в несколько "серий". Все надсемейства найдены в ископаемом состоянии, но геологическая история многих из них еще очень слабо известна.

"Серия" Staphyliniformia образована надсемействами Staphylinioidea, Hydrophiloidea, Histeroidea, причем ископаемые представители последнего изучены плохо и достоверно известны только из кайнозоя (с эоцена).

К надсемейству Hydrophiloidea относится 5 семейств по схеме Р. Кроусона; нами принята менее дробная система, по которой число семейств равно трем. Одно из них (Georyssidae) включает, помимо современных, два сомнительных вида из палеогена и неогена. Семейство Hydraenidae известно с юры; один род описан из апта-альба Забайкалья, несколько видов неясного систематического положения — из олигоцена и неогена. Древнейшие представители водлобов (Hydrophilidae) обнаружены в юре; несколько вымерших родов известно из мела (неоком и апт-альб Забайкалья, турон Казахстана). Ряд вымерших видов, в основном отнесенных к рецентным родам, описан из кайнозоя.

Надсемейство Staphylinioidea включает 10 семейств, из которых в ископаемом состоянии известно семь, причем история Leiodidae и Scaphidiidae почти неизвестна (древнейшие их остатки найдены в балтийском янтаре). Мертвоеды (Silphidae) обнаружены в доггере (?) Забайкалья, но пока не найдены в меловых и лишь в очень небольшом числе обнаружены в палеогеновых отложениях. Крупнейшее в надсемействе семейство Staphylinidae известно с юры. Неописанные остатки обнаружены в неокоме и апте-альбе Забайкалья и Монголии, сеномане Магаданской области, сантоне Таймыра и кампане Канады, причем уже в апте-альбе найдены остатки точно не определенных, но явно более продвинутых по сравнению с юрскими, форм, а в сантоне — один вид продвинутого подсемейства Aleocharinae. Ряд видов известен из кайнозойских отложений; значительная часть их, по-видимому, относится к рецентным родам. Сравнительно молодым дериватом стафилинов являются ошупники (Pselaphidae); известные в ископаемом состоянии с эоцена. Семейства Ptilidae и Scydmaenidae известны начиная с верхнего мела (первое — из сантона Таймыра, второе — из кампана Канады).

К "серии" Eucinetiformia относится надсемейство Eucinetioidea с тремя семействами, причем Clambidae в ископаемом состоянии указаны лишь из балтийского янтара. Остатки Eucinetidae (не описаны) найдены в мальме Казахстана и неокоме Забайкалья, где не слишком редки, но в более молодых отложениях встречены лишь единично в олигоцене; вероятно, уже к позднему мелу это семейство сильно сократилось в объеме. Древнейший известный остаток Helodidae (не описан) найден в сантоне Таймыра; в палеогеновых ископаемых смолах и реже в других захоронениях Helodidae встречаются иногда в значительном числе.

"Серия" Scarabaeiformia включает два надсемейства. Ископаемые остатки представителей надсемейства Dascilloidea найдены в апте Закавказья и в очень небольшом числе — в кайнозойских отложениях. Обширное надсемейство Scarabaeoidea включает семь семейств, но несомненные ископаемые представители известны лишь для пяти, причем Passalidae, Trogidae и Geotrupidae только с олигоцена. Рогачи (Lucanidae) впервые обнаруживаются в эоцене (балтийский янтаре); не исключено, что к этому семейству относится известный по единственному неполному остатку неописанный вид из турона Казахстана, но он может принадлежать и к Passalidae. Древнейшие пластинчатоусые (Scarabaeidae) найдены в мальме; ряд видов нескольких родов обнаружен в неокоме Забайкалья и Китая и в туроне Казахстана. По-видимому, все мезозойские Scarabaeidae принадлежали к примитивным ветвям, экологически связанным с разлагающимися органическими веществами, причем среди них едва ли были специализированные копрофаги. В палеоцене и эоцене некоторые современные роды, связанные с пометом позвоночных, уже существовали. Из эоцена описан род *Eophyllocenus* Наврт, отнесенный к продвинутому растительноядному подсемейству хрущей (Melolonthinae), но расцвет хрущей, вероятно, относится уже к неогену.

К обширной "серии" *Elatrifomia* принадлежит шесть надсемейств; геологическая история трех из них — *Burhoidea*, *Heteroceroidea* и *Santharidea* — известна еще совершенно недостаточно. Древнейшие остатки представителей этих надсемейств известны из эоцена.

К надсемейству *Buprestoidea* относится единственное, но очень богатое видами семейство златок (*Buprestidae*). Древнейшие остатки златок найдены в небольшом количестве в мальме; столь же редки они и в неокме. Уже в апте *Buprestidae*, по-видимому, делаются более многочисленными. В апте Монголии, сеномане Магаданской области, туроне Казахстана и маастрихте-дании Приамурья они встречены в большом количестве. Очень обильно представлены златки в кайнозойских фаунах. Среди вымерших родов златок (даже мезозойских) пока не найдено каких-либо сильно отличающихся от рецентных, а палеогеновые виды в подавляющем большинстве случаев относятся к ныне живущим или очень близким к ним родам.

К надсемейству *Artematoidea* относятся три современных семейства, из которых в ископаемом состоянии пока достоверно известны лишь *Artematopidae* (два вымерших рода в балтийском янтаре). Весьма обычны *Artematoidea* в юре и нижнем мелу (меловые обнаружены в неокме Забайкалья и Алжира), где они представлены, по-видимому, рядом родов одного или даже нескольких вымерших семейств; к сожалению, ни один вид из мезозоя пока не описан. В верхнемеловых отложениях *Artematoidea* не обнаружены.

Надсемейство *Elateroidea* включает семь семейств, из которых в ископаемом состоянии найдены пять. Одно (*Praelateriidae*) известно лишь из лейаса. Обширное семейство шелконов (*Elateridae*) — едва ли не древнейшее из ныне живущих семейств *Polyphaga*: древнейшие (неописанные) шелконы обнаружены в триасе. Большинство мезозойских представителей семейства принадлежит к вымершему подсемейству *Protagurpinae*, просуществовавшему до эоцена; но уже в мальме существовали и представители некоторых современных подсемейств (неописанные виды *Agurpinae*, *Diminae*, *Negastriinae* и *Cardiophorinae* из Казахстана) хотя они обнаруживаются в небольшом числе. В неокме представители рецентных подсемейств, по-видимому, уже преобладали (по крайней мере, в Сибирской биогеографической области). Не позднее турона роль *Protagurpinae* снизилась и в Индо-Европейской области. Много шелконов описано из кайнозойских отложений, в частности из эоценовых; почти все они принадлежат либо к рецентным, либо к мало своеобразным вымершим родам. Исключение составляет монотипический эоценовый род *Tetraraphes* Yabl.-Khnz. — наиболее поздний представитель *Protagurpinae*. Небольшое реликтовое современное семейство *Segerphytidae* сильно обособлено и, по-видимому, является довольно древним. Остатки церофитид найдены в неокме Забайкалья, сеномане и сантоне Таймыра, но до сих пор не обнаружены в кайнозойских отложениях. Из мела (неоком Забайкалья и сеноман Таймыра и Магаданской области) известны и древнейшие представители семейства *Throsidae*, но оно включает и ряд видов из палеогена, отнесенных к нескольким рецентным родам. Наконец, *Eucnemidae* в ископаемом состоянии известны начиная с эоцена.

История надсемейств *Dermestoidea* и *Bostrychoidea*, объединяемых в "серию" *Bostrychiformia*, известна плохо.

Огромная по объему "серия" *Cucujiformia* состоит из пяти надсемейств. Ископаемые представители *Lymexylopoidea* известны с эоцена. Надсемейство *Clergoidea* разделяется на восемь семейств, из которых в ископаемом состоянии обнаружены шесть. Представители семейства *Cleridae* известны начиная с эоцена (балтийский янтарь). Семейство *Acanthocnemidae* включает один монотипический современный род и вымерший род *Acanthocnemoides* Zher. из альба-сеномана Таймыра. Не исключено, что к нему же относятся и плохо сохранившиеся неописанные жуки из турона Казахстана; однако, для них с тем же основанием можно предположить и принадлежность к *Melyridae*. Древнейший несомненный представитель этого последнего семейства (не описан) найден в сантоне Таймыра. Предполагаемые представители *Trogositidae* и *Peltidae* имеются среди неописанных меловых жуков (первые — в неокме Забайкалья, вторые —

в туроне Казахстана). Peltidae и Trogositidae известны также в составе эоценовых и более молодых фаун; из эоценового балтийского янтаря указаны без описания также Lophocateridae, нигде более в ископаемом состоянии не найденные.

Надсемейство Cucujoidea состоит из 63 современных семейств, распределяемых в две "секции" "Clavicomia" и "Heteromera". Из 30 семейств "Clavicomia" в ископаемом состоянии известно 15. Большинство из них пока не найдено в отложениях древнее эоценовых (Rhizophagidae, Passandriidae, Cucujidae, Silvaniidae, Erotylidae, Phalacridae, Cisidae, Corylophidae). В неокме найден самый древний из известных представителей семейства Nitidulidae (*Meligethiella* L. Medv.), но какие-либо другие нитидулиды из мела пока не указывались; ряд видов, в основном недостаточно изученных, описан из кайнозоя, в том числе из эоцена. К "Clavicomia", по-видимому, относится позднеюрский род *Parandrexia* Mart., близкий к современному реликтовому семейству Protocucujidae, но другие ископаемые представители протокукуид неизвестны. Представители семейства Lathridiidae обнаружены в апте Закавказья (не описаны), сантоне Таймыра (*Succinimontia* Zher.) и в некоторых кайнозойских местонахождениях, в основном в смолах. Древнейшие известные остатки Cerylonidae и Cryptophagidae обнаружены в сантоне Таймыра; там же найден один недостаточно сохранившийся остаток жука, принадлежащего, вероятно, к Coccinellidae или Endomychidae. Представители этих четырех семейств известны также из эоцена и (кроме Cerylonidae) из более молодых отложений, но изучены очень слабо. Насколько сейчас известно, среди меловых и палеогеновых "Clavicomia" нет каких-либо форм, резко отличных от рецентных.

Из 33 современных семейств "секции" Heteromera в ископаемом состоянии найдено 17; семейство Praemordellidae, описанное из мальма, возможно, должно быть синонимизировано с Mordellidae. Семейство Pythidae известно лишь начиная с олигоцена, причем только по сомнительным остаткам. Целый ряд семейств впервые появляется в палеонтологической летописи в эоцене (Mycetophagidae, Lagriidae, Salpingidae, Mycteridae, Pyrochroidae, Meloidae, Oedemeridae, Adeidae, Tenebrionidae). Представители семейств Rhipiphoridae и Anthicidae описаны из раннепалеогенового или мелового бирмита, из эоценового балтийского янтаря и из более молодых отложений. Значительное число "Heteromera" найдено в мальме Казахстана, но они пока почти не изучены; установлено присутствие представителей современных семейств пыльцеедов (Alleculidae) (*Jurallecula* L. Medv.) и, возможно, шипоносок (Mordellidae) (*Praemordella* Ščeg.-Bar.). Другие ископаемые пыльцееды пока известны лишь из кайнозоя (в том числе из эоцена), тогда как шипоноски представлены несколькими неописанными родами и в сантоне Таймыра. Древнейший представитель Scartidae (*Scartiomita* L. Medv.) найден в неокме Забайкалья; Scartidae известны также из сантона Таймыра и из кайнозойских фаун, в частности из балтийского янтаря. Семейство Melandryidae представлено двумя родами, близкими к ныне живущим, в сантоне Таймыра и рядом видов, в основном недостаточно изученных, в кайнозойских фаунах. С сантона же известны и представители Colydiidae (не вполне достоверный остаток найден в сеномане Азербайджана).

Надсемейство Chrysomeloidea состоит из трех семейств. Древнейшие его представители, отнесенные к особому вымершему подсемейству Protoscelidinae семейства Chrysomelidae, описаны из мальма; неописанные представители этой же группы найдены в неокме Забайкалья, но в верхнемеловых отложениях они совершенно отсутствуют, и есть все основания относить вымирание протосцелидин к концу раннего мела. Предположительно эта группа считается трофически связанной с беннеттитами или саговниками; в таком случае ее вымирание логично связывать с вымиранием кормовых растений. Богата эоценовая фауна листоедов, в которой присутствуют представители ряда современных подсемейств, триб и родов; один из найденных в балтийском янтаре видов неотличим от нынеживущей *Colasposoma metallica* Lap. Усачи (Cerambycidae), возможно, являются уклоняющимися потомками Protoscelidinae или близких к ним форм, перешедшими к ксилофагии. А.Г.Пономаренко (1977) предположительно относит к усачам один неописанный вид из неокмы Забайкалья,

но это определение сомнительно; предположительно и отнесение к усачам не-описанного вида из палеоцена Приморья. Несомненные усачи обнаружены только в эоцене; они принадлежат к современным и вымершим родам нескольких, в том числе и довольно продвинутых подсемейств (*Aseminae*, *Lepturinae*, *Cerambycinae*, *Lamiinae*). Семейство зерновок (*Bruchidae*) — поздний дериват листоедов; древнейшие их остатки обнаружены в олигоцене. Эоценовый "*Bruchus*" *anilis* Scudd. едва ли относится к этому семейству.

Надсемейство *Curculionoidea* включает 12 семейств, из которых в ископаемом состоянии известны девять, причем *Urodontidae* и *Platypodidae* — только с олигоцена. Для мезозоя характерно вымершее семейство *Eobelidae*, появившееся в триасе и просуществовавшее по меньшей мере до апта (Бон-Лаган) включительно; вероятна его связь с саговниками или беннеттитами. Вымирание эобелид произошло, по-видимому, в конце раннего мела. Близкие к ним *Oxycorynidae* известны из олигоцена США и эоцена Европы. В неокоме обнаружены первые представители современных семейств *Attelabidae* и *Curculionidae*. *Attelabidae*, помимо неокома, найдены в апте Монголии, в туроне Казахстана и в кайнозойских отложениях различного возраста, причем известные кайнозойские виды провизорно отнесены к ныне живущим родам. Ископаемые остатки *Curculionidae*, по-видимому, нередки в верхнемеловых отложениях (сеноман Магаданской области, турон Казахстана, маастрихт Северной и Южной Америки) и очень обильны во многих кайнозойских местонахождениях различных возрастов. В эоцене (а вероятно, и раньше) существовало уже большинство современных подсемейств, вплоть до очень продвинутых. Древнейшие ложнослонники (*Anthribidae*), мало отличающиеся от рецентных, описаны из эоцена. Продвинутом дериватом *Curculionidae* являются короеды (*Scolytidae*). Ходы на древесине, приписываемые короедам, описаны из неокома, но их трудно счесть убедительным доказательством существования этого семейства в раннем мелу. Род *Cryphalites* Cock. описан из раннепалеогеновых или меловых смол Бирмы. Ряд видов описан из эоцена; все они принадлежат к наиболее примитивным современным трибам короедов. Продвинутые ветви, такие, как *Scolytini* или *Iprini*, из палеогена неизвестны.

Как видно из сказанного, история жуков изучена еще очень неполно, несмотря на наличие богатых коллекционных материалов.

Для мезозоя характерно значительное разнообразие *Archostemata*, постепенно уменьшающееся; в раннемеловое время они еще были довольно разнообразны, причем сохранялись не только все наиболее крупные позднеюрские группы, но и такие древние реликты, как *Tricoleidae* и *Labradorocoleidae*. Довольно разнообразны *Aderphaga*, среди которых наиболее характерны *Coptoclaividae*, *Liadytidae*, *Trachypacheidae* (*Eodromeinae*) и *Protogabinae* из *Carabidae*. Все эти семейства сохранились и в раннем мелу, причем по крайней мере некоторые из них (а возможно, и все) дожили до его конца. *Dytiscidae* и продвинутые жукелиши отсутствуют. Среди *Polyphaga* в позднем мезозое, по-видимому, уже существовали все или почти все рецентные надсемейства. Характерными особенностями юрских и раннемеловых фаун *Polyphaga* можно считать обилие форм, близких к *Artematoroidea* и представленных, скорее всего, вымершими семействами, присутствие *Eobelidae*, значительное число специфических вымерших ветвей внутри нынеживущих семейств (*Protagrupinae* среди щелкунов, *Protoscelidinae* среди листоедов, вероятно, также особые подсемейства среди водолюбов и пластинчатоусых), отсутствие многих важных продвинутых групп (высших пластинчатоусых, усачей и др.). Известные сейчас раннемеловые фауны в общем сходны с юрскими; кажущееся сокращение числа представителей некоторых юрских групп может быть связанным с биогеографическими различиями между Индо-Европейской областью, где известны основные юрские фауны, и Сибирской, откуда происходят основные материалы по раннемеловым насекомым. Но появление в неокоме некоторых новых групп, первоначально в небольшом числе, почти несомненно: важнейшей из них можно считать *Curculionidae*, предположительно связываемых с первыми покрытосеменными.

Поздне меловые фауны жуков резко отличаются от более древних. В них сильно сокращается число Archostemata, представленных исключительно Cupedidae, дожившими доныне; однако в составе этого семейства сохраняется такая древняя ветвь, как Notoscupedini. Совершенно исчезают перечисленные выше мезозойские Aderhaga, зато появляются (не позднее турона) первые плавунцы и продвинутые жужелицы. Из захоронений исчезают Artematoroidea, Eobelidae, Protoscelidinae и из перечислявшихся выше примитивных вымерших групп внутри Polyphaga сохраняются, по-видимому, только сокращающиеся в объеме Protagrypinae из шелкунов. Значительное место занимают Curculionidae и Vuprestidae, появляются продвинутые стафилины и, вероятно, ряд других групп. Но некоторые важные современные семейства (например, усачи) не найдены.

Сравнительно хорошо известные жуки раннего палеогена в основном сходны с современными, хотя некоторые богатые видами семейства в это время, по-видимому, еще не достигли расцвета. Мезозойские реликты играют в фауне ничтожную роль (Protagrypinae). Возможно, что на границе мезозоя и кайнозоя имели место некоторые изменения состава жуков. Так, сокращение числа Cerophytidae приходится на интервал между сантоном и эоценом, вымирание Notoscupedini — на интервал между маастрихтом-данием и эоценом; вполне вероятно, что в это время появляются некоторые новые семейства. Однако в целом эти изменения имеют второстепенный характер (не говоря уже о том, что их точное время не установлено), и различия между поздне меловыми и палеогеновыми фаунами не превышают различий между палеогеновыми и неогеновыми, значительно уступая по масштабу различиям между фаунами раннего и позднего мела.

#### ОТРЯД RAPHIDIPTERA. ВЕРБЛЮДКИ

В ископаемом состоянии встречаются довольно редко, но в некоторых местонахождениях обычны. Древнейшие, несколько сомнительные остатки известны из перми. Описано семь семейств, в том числе два палеозойских. Три вымерших мезозойских семейства во многом сходны и, по-видимому, ближе друг к другу, чем к рецентным семействам. Mesoraphidiidae известны из мальма и неокома, Baissopteridae пока только из неокома, а несколько уклоняющееся семейство Alloraphidiidae включает один вид из альба-сеномана Канады. В верхнеюрских и нижнемеловых отложениях остатки верблюдов встречаются сравнительно часто. Каких-либо форм, близких к рецентным, в них не обнаружено.

Современное семейство Inocelliidae существовало уже в позднем мелу (неописанный вид из турона Казахстана) и представлено видами современных родов также в фаунах палеогена (в том числе эоцена). Другое современное семейство, Raphidiidae, в ископаемом состоянии известно лишь начиная с эоцена. В верхнемеловых и палеогеновых отложениях остатки верблюдов встречаются реже, чем в более древних; из неогена они пока совершенно неизвестны.

Таким образом, раннемеловые верблюды явно сходны с юрскими, а поздне меловые — с кайнозойскими, причем никаких групп, общих для раннего и позднего мела, среди них нет.

#### ОТРЯД NEUROPTERA. СЕТЧАТОКРЫЛЫЕ

Ископаемые остатки встречаются довольно часто, особенно в мезозойских отложениях. Древнейшие представители отряда известны из перми. Отряд разделяется на пять надсемейств (Withycombe, 1925), причем ископаемые представители очень архаичного реликтового надсемейства Ithonoidea известны лишь из палеозоя.

Надсемейство Coniopterygoidea включает единственное семейство Coniopterygoidea, древнейшие представители которого известны из юры. Относящиеся

к нему сетчатокрылые встречаются также в сеномане и сантоне Таймыра, в балтийском янтаре и олигоцене-миоцене Мексики.

К надсемейству *Osmyloidea* в принимаемом здесь объеме относится около десятка семейств, в том числе два или три вымерших (*Osmylitidae*, *Mesopolystoechotidae* и, возможно, *Osmylopsychopsidae*), известных только из домеловых отложений. Несомненные ископаемые представители *Dilaridae* и *Mantispidae* неизвестны. Небольшое современное семейство *Polystoechotidae* в ископаемом состоянии найдено только в неокоме Забайкалья, *Neurorthidae* — только в эоценовом балтийском янтаре. Древнейший из известных остатков *Osmylidae* найден в сеномане Магаданской области, а древнейшие остатки *Sisyridae* и *Berothidae* — в сантоне Таймыра; представители всех этих семейств в небольшом количестве найдены также в кайнозое, в основном в балтийском янтаре. К осмилоидам, возможно, близок и *Palaeoleon* Rice из альба-сеномана Канады.

Надсемейство *Немеробиоидеа* объединяет девять семейств, в том числе два палеозойских. Из мезозоя известно четыре вымерших семейства — *Prohemerobiidae*, *Kalligrammatidae*, *Brongniartellidae* и *Mesochrysopidae*. Все они известны из юры и продолжали существовать в раннем мелу, причем играли заметную роль в раннемеловых фаунах (кроме *Prohemerobiidae*). Из верхнего мела *Brongniartellidae* и *Mesochrysopidae* совершенно неизвестны, а *Prohemerobiidae* и *Kalligrammatidae* встречаются единично (первые — в туроне Казахстана, вторые — в маастрихте-дании Западной Сибири). *Psychopsidae* известны начиная с триаса и были, по-видимому, разнообразны в юре и раннем мелу, а в позднемеловое время становятся еще более многочисленными. В палеогене они вновь становятся более редкими, а позднее превращаются в малочисленную реликтовую группу. Это — единственное из числа богато представленных в мезозое семейств, которое не потеряло своего значения в позднемеловое время; примечательно, однако, что именно оно дожило доныне. Древнейший (неописанный) представитель семейства *Немеробиоидеа* найден в сеномане Магаданской области (один остаток сетчатокрылого, сходного с современными *Немеробиоидеа*, найден в неокоме Забайкалья, но достаточных оснований для его отнесения к этому семейству нет). Несколько видов *Немеробиоидеа* известно из эоцена. Древнейшие *Chrysopidae* найдены в палеоцене Приморья. Как *Немеробиоидеа*, так и *Chrysopidae* довольно редки в доолигоценых отложениях, лишь в неогене они, по-видимому, достигают современного уровня разнообразия.

К надсемейству *Мугмелеонтоидеа* принадлежит семь семейств, из которых в ископаемом состоянии известно шесть, в том числе вымершие *Solenoptilidae* — только из юры. В это число не включено неописанное вымершее семейство из неокома Забайкалья. Древнейшим семейством *Мугмелеонтоидеа* были, очевидно, вымершие *Nymphitidae*, впервые появившиеся в дейесе. Они богато представлены в юре и найдены также в неокоме Забайкалья и (наиболее поздние) в туроне Казахстана. Древнейший известный остаток представителя *Ascalaphidae* (несколько сомнительный из-за неполной сохранности) найден в туроне Казахстана; известно также несколько кайнозойских аскалафид. Другие рецентные семейства *Мугмелеонтоидеа* известны пока только из кайнозоя: *Nymphidae* из эоценового балтийского янтара, *Nemopteridae* из олигоцена, *Mugmелеontidae* лишь начиная с аквитана.

Юрские и раннемеловые фауны сетчатокрылых были во многом сходны и в основном состояли из представителей вымерших семейств. В позднем мелу эти семейства либо вообще не найдены, либо представлены скудно. Единственная древняя группа, которая в позднемеловое время не сократилась в объеме, а напротив, стала едва ли не крупнейшей среди сетчатокрылых — *Psychopsidae*, хотя отдельные реликтовые представители мезозойских семейств встречаются даже в маастрихте-дании (*Kalligrammatidae*). Появляются некоторые ранее неизвестные семейства (*Osmylidae*, *Sisyridae*, *Berothidae*, *Немеробиоидеа*, возможно, *Ascallaphidae*). В палеогене общий облик фауны сетчатокрылых, по-видимому, во многом сходен вначале с позднемеловым и лишь к концу палеогена постепенно меняется, приближаясь к современному.

## ОТРЯД МЕСОПТЕРА. СКОРПИОННИЦЫ

В ископаемом состоянии встречаются (кроме кайнозойских отложений) довольно часто. Древнейшие остатки известны из перми. Отряд разделяется на три подотряда.

Подотряд *Protomesoptera* включает ряд вымерших палеозойских форм и два реликтовых рецентных семейства; одно из них, *Megepeidae*, в ископаемом состоянии обнаружено только в триасе, другое (*Eomegepeidae*) – в палеогене Приморья и США.

В составе подотряда *Eumesoptera* различают 14–15 семейств, шесть из которых вымерли еще в палеозое и раннем мезозое. Два небольших современных семейства – *Boreidae* и *Arteropanorpidae* – не найдены в ископаемом состоянии. Наиболее распространенной мезозойской группой скорпионниц были, по-видимому, *Orthophlebiidae*, очень близкие к современным *Panorpidae* и иногда с трудом от них отличимые. Они обильны в фаунах триаса и юры и в меньшем количестве обнаружены в раннемеловых фаунах; из верхнего меланесомненные остатки *Orthophlebiidae* неизвестны, но возможно, что к этому семейству относится *Austropanorpha Riek* из олигоцена (?) Австралии. Мезозойские представители *Panorpidae* с трудом отличимы от *Orthophlebiidae* и, возможно, присутствуют уже в фаунах мальма, а в неокоме, несомненно, уже существовали. В небольшом количестве они известны из верхнего мела (где другие скорпионницы пока не обнаружены), а именно из дания Приморья и, возможно, из турона Казахстана. Небольшое близкое к ним семейство *Panoprodidae* в ископаемом состоянии обнаружено лишь в эоцене. Два архаичных семейства, эндемичных ныне для южного полушария, *Nannochoristidae* и *Choristidae*, в ископаемом состоянии обнаружены в Австралии (первые – в перми и нижнем мелу, вторые в нижнем мелу и палеогене).

Особую ветвь внутри *Eumesoptera* образуют мезозойские *Neorthophlebiidae* и происходящие от них рецентные *Bittacidae*. *Neorthophlebiidae*, наряду с *Orthophlebiidae*, были одним из крупнейших мезозойских семейств отряда; они известны из триаса, многочисленны в юре и обнаружены (неописанные остатки) в неокоме Забайкалья. *Bittacidae* появились в юре, сравнительно многочисленны в неокоме Забайкалья, представлены одним неописанным видом в сеномане Магаданской области и известны из кайнозойских отложений (палеоцен Приморья, три рода, в том числе два вымерших, в эоцене Европы и США, несколько видов из олигоцена и неогена).

Вымерший подотряд *Paratrichoptera* включает семь описанных семейств; древнейшие его представители найдены в перми, а в триасе и лейасе он представлен довольно богато. Уже в мальме *Paratrichoptera*, по-видимому, заметно сокращаются в объеме. Наиболее молодой представитель подотряда, принадлежащий к особому неописанному семейству, найден в неокоме Забайкалья.

В целом скорпионницы в мезозое были явно более многочисленны и разнообразны, чем позднее. Возможно, что некоторое сокращение объема отряда произошло уже в неокоме и, во всяком случае, в позднем мелу *Mesoptera* уже делаются сравнительно малочисленными. В раннемеловое время, по-видимому, не появляется каких-либо новых групп, и основные современные семейства сформировались раньше, не позднее поздней юры. Однако, в раннем мелу сохраняются характерные мезозойские группы – *Orthophlebiidae*, *Neorthophlebiidae* и в небольшом числе – *Paratrichoptera*. В позднемеловое время эти мезозойские группы (кроме, может быть, *Orthophlebiidae*) исчезают, и фауна скорпионниц становится сходна с кайнозойской.

## ОТРЯД ТРИХОПТЕРА. РУЧЕЙНИКИ

В ископаемом состоянии встречаются довольно часто, представлены в основном остатками имаго, а целлюлошупиковые – также домикками личинок. Отряд разделяется на три подотряда, один из которых вымер еще в палеозое.

Подотряд кольчатощупиковых (*Annulipalpia*) состоит из 16 семейств, в том числе шести вымерших и одного неизвестного в ископаемом состоянии. Три семейства из числа вымерших свойственны только перми и раннему мезозою. Наиболее массовыми мезозойскими ручейниками были, по-видимому, *Nesgotauliidae*, в большом количестве встречающиеся в триасовых и юрских отложениях; наиболее поздние остатки некротаулиид известны из апта-альба Забайкалья. В поздний мел это семейство, по-видимому, не перешло. Другое вымершее семейство, *Vitimotauliidae*, пока известно лишь из мела (неоком Забайкалья и Монголии, где они очень обычны, и альб-сеноман Приамурья). Среди современных семейств самым древним оказываются *Philopotamidae*, возникшие еще в триасе. Пока не обнаружены остатки юрских и раннемеловых филопотамид; в верхнем мелу они найдены в туроне Казахстана, сантоне Таймыра, маастрихте-дании Приамурья и, возможно, в коньяке-сантоне США. Несколько видов (в основном рецентных родов) известно из кайнозоя. Древнейшие *Hydroptilidae* обнаружены в сантоне Таймыра, несколько видов известно из эоцена. Другие современные семейства кольчатощупиковых пока не обнаружены в отложениях древнее эоценовых. Два из них (*Psychomyiidae* и особенно *Polycentropodidae*) играли очень важную роль в фаунах эоцена и, возможно, олигоцена и лишь позднее несколько сократились в объеме.

Более продвинутый подотряд цельнощупиковых (*Integripalpia*) сформировался только в юре. Из 27 относящихся к нему семейств в ископаемом состоянии известны 12, в том числе два полностью вымерших - юрские *Dysoneuridae* и юрско-раннемеловые *Baissaferidae*. Из числа современных семейств в раннемеловых фаунах известны только *Phryganeidae* (обособленный монотипический род *Baissophryganoides* Suk. из неокома Забайкалья). Остатки фриганейд обнаружены также в маастрихте-дании Приамурья и в значительном числе - в палеогене и неогене. Семейство *Leptoceridae* впервые обнаруживается в сантоне Таймыра, небогато представлено в балтийском янтаре, а с олигоцена делается более разнообразным. В сантоне найдены и древнейшие остатки *Sericostomatidae*, известных также из балтийского янтара. *Odonotoceratidae* описаны из раннепалеогенового или мелового бирмита и из эоценового балтийского янтара. Остальные семейства цельнощупиковых известны пока только из кайнозоя, в основном начиная с эоцена (*Calamoceratidae*, *Mollanidae*, *Goeridae*, *Lepidostomatidae*, *Brachycentridae*, *Helicopsychidae*, *Beraeidae*), и только крупнейшее по объему современное семейство отряда, *Limnephilidae*, совершенно неизвестно из доолигоценовых отложений и, по-видимому, становится многочисленным не ранее аквитана.

Особую область изучения составляют ископаемые домики личинок цельнощупиковых. Точное определение систематической принадлежности (хотя бы на уровне семейства) только на основе строения домика обычно невозможно, что заставляет использовать для классификации ископаемых домиков формальные роды (Вялов, Сукачева, 1976). Таких формальных родов выделено девять, причем *Indusia* и *Molindusia* пока известны лишь из олигоцена.

Несмотря на небольшое число остатков имаго цельнощупиковых, домики часто встречаются в отложениях неокома (правда, по-видимому, первоначально только на территории Сибирской области); из юры находки домиков неизвестны. В неокоме известны в основном виды формального рода *Terrindusia* Vial., впоследствии становящегося очень редким в захоронениях; в настоящее время домики типа *Terrindusia* строят многие ручейники, но в основном из числа обитателей ручьев и быстро текущих рек; у таких домиков мало шансов попасть в захоронения из-за разрушения течением при переносе. Реже в неокоме встречаются *Secrindusia*, *Ostracindusia* и *Pelindusia*; очень редки и представлены только очень конструктивно несовершенными постройками *Folindusia*. К концу раннего мела число *Terrindusia* уменьшается, появляются конструктивно совершенные *Folindusia*, общее количество которых заметно возрастает. В альб-сеномане известен своеобразный формальный род *Conchindusia* Vial., не имеющий современных аналогов. В позднем мелу явно преобладают (как и в кайнозое) *Folindusia*, и в позднем сеноне впервые по-

являются *Acrindusia*, достигающие значительного разнообразия к концу олигоцена—началу миоцена.

Мезозойская фауна ручейников сильно отличается от кайнозойской. Основу мезозойских фаун составляют *Necrotauliidae*, в неокоме Сибири доминируют *Vitimotauliidae*. Существенные перемены происходят в начале мела, где появляются и приобретают значительное разнообразие домикостроящие целношупиковые. Систематический состав ручейников неокома и состав домиков этого возраста не сходны и с более поздними; раннемеловая фауна выглядит своеобразной и обособленной. Трудно решить, какую смену состава ручейников следует считать более важной — близ нижней или близ верхней границы нижнего мела. В составе поздне меловых фаун известны только ныне живущие семейства, причем значительная роль принадлежит целношупиковым; поздне меловые домики не имеют принципиальных отличий от кайнозойских. Правда, наиболее многочисленны в известных фаунах позднего мела семейства, занимающие ныне сравнительно скромное место; но и в палеогене доминирование сильно отличается от современного и лишь в начале неогена устанавливается доминирование современного типа. На рубеже мезозоя и кайнозоя могло произойти, самое большое, перераспределение роли некоторых семейств.

#### ОТРЯД LEPIDOPTERA. ЧЕШУЕКРЫЛЫЕ, ИЛИ БАБОЧКИ

Ископаемые остатки встречаются довольно редко. Древнейшие находки бабочек сделаны в верхнемеловых отложениях. Согласно принимаемой нами классификации И. Коммона (Common, 1970), отряд разделяется на четыре подотряда.

Наиболее примитивный подотряд *Zeugloptera* включает единственное семейство *Micropterygidae*; ископаемые остатки микроптеригид обнаружены в аптальбе Забайкалья и Ливана, сеномане Франции, сантоне Таймыра и в эоценовом балтийском янтаре. Другой примитивный подотряд, *Dasynurpha*, состоит из пяти реликтовых современных семейств, из которых в ископаемом состоянии пока найдены два: *Mnesarchaeidae* (сантон Таймыра) и *Egiocraniidae* (раннепалеогеновые или меловые смолы Бирмы, эоценовый балтийский янтарь); возможно, что представителям *Dasynurpha* принадлежат также мины на листьях покрытосеменных из сеномана—турона Европы, Казахстана и США.

К подотряду *Monotrysia* относятся три надсемейства, из которых *Nepialoidea* известны только из кайнозоя. Надсемейство *Nepticuloidea* включает два семейства; в ископаемом состоянии известны только мины (начиная с турона), приписываемые представителям *Nepticulidae*. Из четырех семейств надсемейства *Incurvarioidea* в ископаемом состоянии известны только *Incurvariidae* (апт Ливана и два вымерших рода подсемейств *Incurvariinae* и *Adelinae* в балтийском янтаре).

Наиболее обширный подотряд бабочек — *Ditrysia* — включает 18 надсемейств, из которых в ископаемом состоянии найдены 13. При этом пять надсемейств (*Cossoidea*, *Zygaenoidea*, *Hesperioidea*, *Papilionoidea*, *Geometroidea*) известны начиная с олигоцена, а два — *Notodontoidea* и *Sphingoidea* — только с неогена. Надсемейство *Tineoidea* существовало уже в позднем мелу (неописанный остаток, возможно, принадлежащий *Tineidae*, из коньяка и голова гусеницы неясного систематического положения из кампанских смол Канады). Из семи входящих в него семейств в ископаемом состоянии обнаружены *Psychidae*, *Lyonetidae* и *Tineidae* (достоверно начиная с эоцена, где они представлены мало своеобразными вымершими родами); из эоцена и неогена описаны также мины, приписываемые *Gracillariidae*. Из семи семейств надсемейства *Noctuoidea* в ископаемом состоянии найдены *Arctiidae*, *Noctuidae* и *Amatidae*, в основном в олигоцене и неогене; эоценовые находки *Noctuidae* и *Arctiidae* нуждаются в подтверждении. Остальные четыре надсемейства *Ditrysia* достоверно известны начиная с эоцена.

Вероятно, обособление отряда чешуекрылых произошло в самом конце мезозоя, возможно — в конце раннего мела. Древнейшие несомненные остатки

бабочки найдены в апте-альбе Ливана и Забайкалья и принадлежат представителям примитивных подотрядов *Zeugloptera* и *Monotrysis*. Среди поздне меловых бабочек известны уже представители всех четырех подотрядов. Это показывает, что эволюция бабочек шла в позднем мелу очень быстро, и к концу сенона они, вероятно, уже достигли значительного разнообразия. Конечно, многие современные семейства в мелу еще не возникли, но и палеогеновая фауна была еще значительно беднее современной. Поэтому принципиальных отличий между фаунами позднего мела и палеогена нет, хотя появление каких-либо новых семейств может оказаться приуроченным к границе мезозоя и кайнозоя.

## ОТРЯД ДИПТЕРА. ДВУКРЫЛЫЕ

В ископаемом состоянии довольно обычны; особенно многочисленны в ископаемых смолах, где зачастую оказываются самыми массовыми насекомыми. Древнейшие остатки найдены в триасе. По принимаемой нами системе Б.Б. Роллендорфа (1964) отряд разделяется на два подотряда, причем подотряд *Archidiptera* включает несколько вымерших семейств из лейаса и одно реликтовое современное семейство. Значительно обширнее подотряд *Eudiptera*, разделяемый на 12 инфраотрядов, из которых в ископаемом состоянии известны пять.

В инфраотряде *Tipulomorpha* выделено 12 надсемейств; два известны только из современной фауны, одно — из лейаса и современной фауны и четыре — только в юре, в основном в лейасе. К надсемейству *Tipuloidea* относится восемь семейств, в том числе известные пока лишь из юры *Architipulidae*. Другое семейство — *Eolimnobiidae* — известно из лейаса и из неокома Забайкалья. Остальные шесть представлены в современной фауне. Три из них (*Tipulidae*, *Tanyderidae* и *Ptychopteridae*) пока известны только начиная с эоцена. *Trichoceridae* найдены в неокоме и апте-альбе Забайкалья и в эоценовом балтийском янтаре, а *Cylindrotomidae* — в маастрихте Шотландии и (сомнительные) в эоцене. Наибольшее число как современных, так и вымерших видов принадлежит к семейству *Limoniidae*, существующему по меньшей мере с мальма. Остатки лимонид довольно обычны в мелу (неоком Забайкалья и Якутии, апт-альб Забайкалья Магаданской области, сеноман и сантон Таймыра) и очень распространены в отложениях всех ярусов палеогена и неогена. Так, из эоцена описано более 80 видов из 34 родов (в основном ныне живущих).

В составе надсемейства *Chironomoidea* описано пять семейств, в том числе два позднеюрских, и имеется еще одно неописанное семейство из неокома Забайкалья (возможно, оно же представлено в сантоне Таймыра). Древнейшие остатки звонцов (*Chironomidae*) найдены в мальме; немногочисленные представители этого семейства обнаружены также в неокоме Забайкалья и апте Ливана. Чаще они встречаются в апте-альбе Забайкалья. Среди раннемеловых звонцов известны представители рецентных подсемейств *Podonominae* (Ливан), *Tanyrodinae* и *Aphroteniinae* (Забайкалье), причем последние представлены вымершей трибой *Electroteniini*, известной и из верхнего мела (альб-сеноман, верхний сеноман и сантон Таймыра). В этих же поздне меловых фаунах, а также в кампане Канады найдены представители современных подсемейств *Orthoclaidiinae* (в массе), *Tanyrodinae* (реже), *Podonominae*, *Diamesinae* и *Chironominae* (единично в сантоне Таймыра). Почти полное отсутствие *Chironominae* резко отличает поздне меловые фауны от современной; однако они очень малочисленны и в палеогене (во всяком случае, в эоцене). Мокрецы (*Ceratopogonidae*) найдены в апте Ливана, сеномане Закавказья, сеномане и сантоне Таймыра, кампане Канады и в кайнозойских фаунах. Из числа меловых мокрецов пока исследованы только сантонские и кампанские: они очень близки к рецентным и в ряде случаев принадлежат даже к ныне живущим родам, в том числе к обширному роду *Culicoides* Latr., питающемуся кровью гомойотермных позвоночных. Древнейший остаток мошки (*Simuliidae*) найден в апте-альбе

Забайкалья; несколько видов описано из эоцена (балтийский янтарь). Указание мошек из неокома Австралии очень сомнительно.

К надсемейству Culicoidea относятся два семейства. Из них Chaoboridae очень характерны для юры и нижнего мела Сибирской области и прилегающих районов, где представлены, по-видимому, значительным числом видов (в основном неописанных) вымершего подсемейства Chironomarteriinae; в сеномане Таймыра и Магаданской области они встречаются единично. Современное подсемейство Chaoborinae — небольшая реликтовая группа — найдено в апте-альбе Забайкалья и в палеогене Европы, Сахалина и США. Настоящие комары (Culicidae) известны с эоцена, причем по очень небольшому числу находок и лишь в неогене, по-видимому, становятся более обычными.

К надсемейству Psychodoidea относятся три семейства. Реликтовая группа Nematopidae в ископаемом состоянии пока найдена только в балтийском янтаре и в верхнем олигоцене Доминиканской республики. Ископаемые Psychodidae найдены в юре Сибири, в альбе-сеномане, сеномане и сантоне Таймыра, в кампане Канады и в кайнозойских отложениях, причем в эоцене среди них еще преобладали, как и в мелу, примитивные подсемейства Trichomyiinae и Sycosacinae. Москиты (Phlebotomidae) в ископаемом состоянии обнаружены в апте Ливана, эоцене Европы и олигоцене-миоцене Мексики. Почти неизвестна история надсемейства Dixoidea, состоящего из юрских вымерших Dixomimidae и современных Dixidae (в ископаемом состоянии известны с эоцена).

К инфраотряду Bibionomorpha отнесено 10 надсемейств, в том числе четыре известных только из юры и современное надсемейство Volitophiloidea, известное только из кайнозоя (достоверно с олигоцена).

К надсемейству Mucetophiloidea относится 17 семейств, в том числе четыре небольших вымерших семейства, известных лишь из юры. Другие три вымерших семейства известны из юры и мела (Fungivoritidae, Pleciofungivoridae, Pleciomimidae), причем из них только последнее дерешло в поздний мел (сеноман Таймыра); в сеноманских фаунах даже оно полностью отсутствует. Из 10 рецентных семейств шесть пока известны лишь из кайнозоя (Lygistogrhinidae, Ditomyiidae, Diadocidiidae, Mucetobiidae начиная с эоцена, Allactoneuridae и Manotidae — с олигоцена). Macroceratidae обнаружены в раннепалеогеновом или меловом бирмите и в значительном числе в палеогене. Из докайнозойских отложений достоверно известны пока представители только трех ныне живущих семейств — Keroplatidae (сеноман Магаданской области), обычных также в палеогене, Mucetophilidae (неоком и апт-альб Забайкалья, сеноман Магаданской области, сеноман, сантон и маастрихт Таймыра, кампан Канады), очень обычных и в более молодых фаунах и донныне остающихся крупнейшей группой надсемейства, и Sciaridae (единично в сантоне Таймыра и кампане Канады) — филогенетически самого молодого семейства Mucetophiloidea, приобретающего значительное разнообразие только к эоценовому времени.

Надсемейство галлиц (Cecidomyioidea) состоит из трех семейств. Его представители обнаружены в апте Ливана и кампане Канады, но сведений о их положении внутри надсемейства нет. В поздне меловых фаунах Сибири (альб-сеноман, верхний сеноман и сантон Таймыра) представлено лишь наиболее примитивное семейство Lestremiidae, тогда как более продвинутое Heteropezidae и Cecidomyiidae пока известны только из кайнозоя (начиная с эоцена; лишь один вид Cecidomyiidae описан из бирмита, возраст которого неясен и может быть как раннепалеогеновым, так и меловым).

Надсемейство Bibionoidea включает семь семейств, в том числе три известных лишь из юры. Hesperinidae в ископаемом состоянии обнаружены только в олигоцене. Вымершее семейство Protopleciidae богато представлено в юре и сохранилось в раннем мелу (апт-альб Забайкалья). Современное семейство Penthetriidae впервые появляется в неокоме (неописанный материал из Забайкалья) и играло важную роль в фаунах позднего мела и раннего палеогена (в частности, они обильны в сеномане Магаданской области), а впоследствии сократилось в объеме. По-видимому, упадок Penthetriidae был связан с их

постепенным вытеснением более прогрессивной группой – *Bibionidae*, впервые появившимися в эоцене.

Из пяти семейств *Scatopsoidea* два в ископаемом состоянии не найдены, одно известно только из юры, одно (неописанное) – только из сеномана Таймыра. Крупнейшее семейство – *Scatopsidae*, впервые появляется в неокоме (неописанный вид из Забайкалья) и обычно как в поздне меловых (сеноман, сантон и маастрихт Таймыра, кампан Канады), так и в кайнозойских фаунах.

К *Anisopodoidea* относится восемь семейств, в том числе три юрских и одно неизвестное в ископаемом состоянии. Неописанное вымершее семейство найдено в апте Закавказья. Рецентное семейство *Olbiogastridae* известно из юры (начиная с лейаса) и из нижнего мела (неоком Монголии, апт-альб Забайкалья), а в более молодых отложениях не найдено; в настоящее время оно является несомненным реликтом. *Anisopodidae* впервые встречаются в палеонтологической летописи в кампане Канады и найдены также в ряде кайнозойских местонахождений.

Инфраотряд *Asilomorpha* состоит из шести надсемейств, из которых *Eg-moschaetoidea* известны лишь из юры.

Надсемейство *Tabanoidea* объединяет семь семейств, в том числе два не найденных пока в ископаемом состоянии и одно известное только из юры. Вымершее семейство *Rhagionempididae* известно из мальма Казахстана и нижнего сеномана Закавказья. Два рецентных семейства – *Rhagionidae* и *Nemestrinidae* – встречаются уже в отложениях мальма. Первое из них представлено рядом видов как в меловых, так и в палеогеновых фаунах (неоком и апт-альб Забайкалья и Монголии, сеноман Закавказья и Магаданской области, сеноман и сантон Таймыра, эоценовый балтийский янтарь, ряд олигоценых местонахождений), второе же после мальма найдено в ископаемом состоянии только в олигоцене США и, по-видимому, сократилось в объеме уже в мелу. Слепни (*Tabanidae*) известны из кайнозоя (начиная с эоцена).

К надсемейству *Stratiomyioidea* относится 11 семейств, из которых в ископаемом состоянии неизвестно одно, а три вымерших семейства обнаружены пока только в юре. Представители еще нескольких неописанных вымерших семейств найдены в альбе-сеномане и верхнем сеномане Таймыра; в альбе-сеномане найдено также общее с верхней юрой вымершее семейство *Eomyiidae*. В послесеноманских фаунах *Stratiomyioidea* представлены только ныне живущими семействами; некоторые из них известны и в составе более древних фаун (*Xylophagidae* и *Stratiomyiidae* в неокоме Забайкалья), другие впервые появляются в палеонтологической летописи в верхнем мелу (*Solvidae* в сантоне Таймыра). *Acroceridae* обнаружены в верхней юре и кайнозое (эоцен, олигоцен), но из мела пока не указывались. Ископаемые остатки *Xylomyiidae* и *Rachiceridae* пока известны только из кайнозоя (первых – из олигодена, вторых – из эоцена). Наиболее богато представлены в меловых и кайнозойских фаунах *Stratiomyiidae*.

Из шести семейств *Asiloidea* два не найдены в ископаемом состоянии, одно известно лишь из юры. В мелу пока не найдено никаких остатков *Asiloidea*, если не считать одного вида *Therevidae* из раннепалеогенового или мелового бирмита.

К надсемейству *Bombylioidea* относится четыре семейства, два из которых известны начиная с олигодена, а одно – *Bombyliidae* – с эоцена (балтийский янтарь), и только *Cyrtosiidae* обнаружены в мелу (сантон Таймыра). Даже палеогеновые *Bombylioidea* довольно сильно отличаются от рецентных: из эоцена известны только вымершие роды, а в олигоцене они составляют больше половины общего числа родов.

К надсемейству *Empidoidea* относятся три семейства, в том числе неизвестные в ископаемом состоянии *Hilarimorphidae*. Древнейшие *Empididae* найдены в мальме; два рода, относящихся к рецентным подсемействам, описано из апта Ливана, один неописанный остаток найден в апте-альбе Забайкалья, несколько – в апте Монголии. В позднем мелу (сеноман Азербайджана и Магаданской области, сеноман, сантон, кампан и маастрихт Таймыра, кампан

Канады, турон-сенон Аляски) Empididae обильны и разнообразны, причем представлены современными подсемействами и по крайней мере в некоторых случаях — близкими к современным родам. Dolichopodidae впервые появляются в сантоне Таймыра. Начиная с палеогена они делаются многочисленными и разнообразными.

К инфраотряду Phogomorpha относятся три надсемейства, из которых в ископаемом состоянии известны только Phogoidea (современное семейство Phoridae в сеномане и сантоне Таймыра, кампане Канады, палеогене и неогене Европы, Азии и Америки).

Самый обширный современный инфраотряд двукрылых — Myiomorpha — разделяется на 19 надсемейств, из которых в ископаемом состоянии известны 17. Это сравнительно молодая группа, первые представители которой известны из нижнего мела. Раннемеловые Myiomorpha принадлежат к надсемейству Platypezoidea, включающему три семейства. В современной фауне это — небольшая реликтовая группа, наиболее богатым видами семейством которой являются Platypezidae. Это же семейство богаче всего представлено и в ископаемом состоянии (неописанный материал из неокома и апта-альба Забайкалья, апта Монголии, сеномана Магаданской области, сеномана и сантона Таймыра, кампана Канады, палеоцена Приморья, несколько видов из эоцена и олигоцена). Несколько менее распространены ископаемые Sciadoceridae (сеноман и сантон Таймыра, кампана Канады, палеоцен Приморья, балтийский янтарь). К семейству Ironomyiidae относится один неописанный вид из сеномана Таймыра, *Cretonomyia* McAlr. из кампана Канады и один современный вид с о. Тасмания.

К надсемейству Syrphoidea относятся два семейства. Одно из них (Pirunculidae) указано из кампана Канады и известно из балтийского янтаря, из олигоцена и из современной фауны. Второе, Syrphidae, известно с кампана (один неописанный род с Таймыра), богато представлено (в основном вымершими родами) в эоцене; начиная с олигоцена фауна Syrphidae на родовом уровне сходна с современной.

Из мела известны еще два надсемейства Myiomorpha — Chloropoidea с единственным семейством Chloropidae и Sarcophagoidea (семейство Calliphoridae). Оба принадлежат к числу наиболее продвинутых ветвей инфраотряда; первое из них найдено в кампане, второе — в маастрихте Канады. Остальные 13 надсемейств пока известны только из кайнозоя; почти все они представлены уже в эоценовых фаунах. Но многие крупные современные группы в раннем палеогене были еще немногочисленны или совершенно отсутствовали (Trypetoidea, Drosophiloidea, Anthomyioidea, Muscoidea, Sarcophagoidea, Tachinoimorpha).

Раннемеловые фауны двукрылых по многом сходны с юрскими. Основную роль в них играют Tipulomorpha, Bibionomorpha и отчасти Asilomorpha, причем сохраняются многие вымершие семейства, характерные для юры. Некоторые из них доживают до апта-альба и даже до сеномана. Одновременно в неокоме отмечается первое появление групп, которым предстоит впоследствии занять в фаунах очень важное место (Mycetophilidae, Penthetriidae, Myiomorpha).

Позднемеловые двукрылые сильно отличаются от более древних. Представителей вымерших семейств среди них немного, причем в большинстве случаев эти семейства эндемичны для позднего мела. Только в сеномане в небольшом количестве отмечены некоторые юрско-раннемеловые реликты, например Chigonomopterinae. Впервые проявляются Phogomorpha и многие семейства Tipulomorpha, Bibionomorpha и Asilomorpha; очень быстро растет число Myiomorpha, которые в раннем мелу были представлены единственным семейством Platypezidae. Начиная с сеномана обнаруживаются сначала другие семейства Platypezoidea (Sciadoceridae, Ironomyiidae), а затем и другие группы мийоморф (Syrphoidea, Chloropoidea и Sarcophagoidea в кампане). По-видимому, к концу позднего мела мийоморфы уже достигли значительного разнообразия. Вместе с тем многие важные кайнозойские семейства и надсемейства двукрылых в позднем мелу еще не сформировались.

Палеогеновая фауна характеризуется постепенным появлением новых групп, прежде всего среди *Mutomorpha*, и интенсивной дивергенцией внутри некоторых семейств и надсемейств. Общее направление изменения фаун внутри кайнозоя остается, в общем, тем же, что и в позднем мелу и провести резкую границу между позднемеловыми и кайнозойскими фаунами едва ли возможно.

## ОТРЯД НУМЕНОПТЕРА. ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫЕ

В ископаемом состоянии нередки, особенно часто встречаются в ископаемых смолах. Древнейшие остатки перепончатокрылых известны из триаса. Отряд разделяется на два подотряда — *Symphyta* и *Arocrita*. Нами использована система отряда, предложенная А.П. Расницыным (1980).

В составе более примитивного подотряда сидячебрюхих (*Symphyta*) выделяется три инфраотряда. Древнейший из них, *Xyelomorpha*, включает единственное надсемейство *Xyeloidea* с одним семейством *Xyelidae*, появившимся еще в триасе. В юре и раннем мелу *Xyelidae* довольно обильны (в мальме и раннем мелу, по-видимому, только в Сибирской области), а в более молодых отложениях редки и известны только из сеномана Магаданской области и из нескольких олигоценовых и миоценовых местонахождений. К инфраотряду *Tenthredinomorpha* также принадлежит одно надсемейство *Tenthredinoidea*, включающее 7–8 семейств. Одно из них не найдено в ископаемом состоянии, два известны только начиная с олигоцена. Вымершее семейство *Xyelotomidae* известно из юры и раннего мела (самая поздняя находка — в апте-альбе Забайкалья). Вымершее семейство *Electrotomidae* включает единственный вид из балтийского янтаря. *Tenthredinidae* наиболее крупное в надсемействе, известно начиная с апта (Монголия) и очень богато представлено в позднем мелу (сеноман Магаданской области) и палеогене. Древнейший представитель *Cimbicidae* описан из эоцена США.

Инфраотряд *Siricomorpha* состоит из трех надсемейств. К *Megalodontoidea* принадлежит четыре семейства, одно из которых не найдено в ископаемом состоянии, одно (*Paraphylliidae*) известно из юры и раннего мела, одно (*Xuelydidae*) — из юры и сеномана Магаданской области, а одно (*Pamphiliidae*) представлено в юре Сибири, в олигоцене и в современной фауне. Плохо известна и история монотипического надсемейства *Cerphoidea*. Древнейший представитель *Cerphidae* найден в неокоме Забайкалья; несколько видов известно из апта Монголии, сеномана Магаданской области и из кайнозоя. Надсемейство *Sirioidea* объединяет шесть семейств; два из них известны лишь из юры, *Mymiciidae* — из юры и из эоцена, но пока не найдено в мелу. Семейство *Anaxyelidae* включает несколько юрских родов, два рода из неокома, один или два из апта МНР, один из сеномана Магаданской области и один ныне живущий. *Xiphhydridae* известны из апта Монголии и из современной фауны. Рогохвосты (*Siricidae*) впервые появились в юре. Юрские и неокомские роды относятся к вымершим подсемействам, палеогеновые близки к современным; позднемеловые *Siricidae* пока неизвестны.

Подотряд стебельчатобрюхих (*Arocrita*) включает четыре инфраотряда. Самый примитивный *Stephanomorpha*, состоит из двух надсемейств: *Ogussoidea* с двумя семействами (юрские и раннемеловые *Parogyssidae* и современные *Ogussidae*, в ископаемом состоянии найденные лишь в сеномане Таймыра) и *Stephanoidea* с тремя семействами (юрские *Karatavidae* и *Ephialtitidae*, из которых последние дожили до апта, и современные *Stephanidae*, в ископаемом состоянии известны с эоцена).

Инфраотряд *Evaniomorpha* включает два надсемейства. Первое — *Ceraphropoidea* состоит из семи семейств. Три (*Ichneumonimidae* из неокома и апта Забайкалья и Монголии и сеномана Магаданской области, *Maimetshidae* из сантона Таймыра, *Stigmaphronidae* из апта Монголии, сеномана и сантона Таймыра и верхнего мела Аляски) полностью вымерли. Современное семейство *Megalyridae* появляется в юре, где представлено вымершим подсемейством

Cleistogastrinae, сохранившимся и в раннем мелу (неоком и апт-альб Забайкалья и Монголии). Из сеномана Азербайджана описан один род современного подсемейства Dinapsidinae, к тому же подсемейству относится вымерший род *Prodinapsis* Brues из балтийского янтаря. Trigonalidae, редкие в современной фауне, известны из апта Монголии, сеномана Таймыра и Магаданской области, бирмита, палеоцена Приморья и аквитана ФРГ. Богатое видами современное семейство Megaspilidae известно начиная с апта (Монголия), а другое обширное рецентное семейство, Ceraphronidae, лишь с эоцена (балтийский янтарь).

Надсемейство Evaniodea состоит из четырех семейств, причем Praeaulacidae известны лишь из юры. Другое вымершее семейство, Cretevaniidae, известно из апта Монголии и сеномана и сантона Таймыра). Реликтовое рецентное семейство Aulacidae известно из неокома Забайкалья, неокома и апта Монголии, сеномана, сантона и маастрихта Таймыра, бирмита, палеоцена Приморья, балтийского янтаря и олигоцена Европы и США.

Инфраотряд Ichneumonomorpha состоит из пяти надсемейств. К Ichneumonoidea относятся современные семейства Ichneumonidae и Braconidae. Ихневмониды обнаружены в неокоме Забайкалья и Монголии (два рода, относящихся, по-видимому, к особому вымершему подсемейству), в апте Монголии, сеномане Магаданской области, сеномане и сантоне Таймыра и во многих кайнозойских местонахождениях, причем все посленеокомские виды относятся, по-видимому, к ныне живущим или близким к ним подсемействам. Бракониды известны из альба-сеномана, сантона и маастрихта Таймыра, сеномана Магаданской области, кампана Канады и из ряда кайнозойских местонахождений; поздне меловые виды относятся частью к современным родам.

Надсемейство Proctotrupoidea включает четыре семейства, в том числе вымерших Mesoserphidae, последние представители которых найдены в апте Монголии и сеномане Магаданской области. Heloridae известны в ископаемом состоянии с неокома. В неокоме найдены и древнейшие остатки представителей современных семейств Pelecinidae и Proctotrupidae. В верхнем мелу проктотрупиды пока не обнаружены, а в кайнозойских фаунах встречаются редко.

Надсемейство Diaprioidea состоит из семи семейств, одно из которых в ископаемом состоянии не обнаружено. Древнейшие остатки диаприоидов найдены в неокоме и принадлежат Serphitidae; характерным для меловых фаун и известным из сеномана и сантона Таймыра и кампана Канады, где они представлены как вымершим подсемейством Serphitinae, так и современным Mutaommatinae. Из раннего мела пока известны лишь Serphitinae, из кайнозоя — только Mutaommatinae. Другое семейство диаприоидов, Scelionidae, найдено в апте Монголии. В более молодых фаунах они очень обычны и разнообразны, судя по многочисленным находкам в сеномане Франции и Закавказья, альба-сеномане, верхнем сеномане, коньяке и сантоне Таймыра, туроне Якутии и в кампане Канады. Значительное разнообразие сцелионид сохраняется и в палеогене, где они продолжают оставаться самой массовой группой Diaprioidea; только к концу олигоцена или даже в миоцене они уступают свое положение самому крупному современному семейству — Diapriidae. Древнейшие представители Diapriidae найдены в верхнем мелу Магаданской области, Таймыра и Канады; в эоцене Diapriidae были немногочисленны. Небольшое примитивное современное семейство Austroniidae в ископаемом состоянии найдено в сеномане и сантоне Таймыра (*Trupochalcis* Kozl.). Mymaridae также появляются в позднем мелу (сантон Таймыра, кампан Канады), где очень немногочисленны; известны они и из кайнозоя. Platygastriidae — наиболее продвинутое семейство Diaprioidea, и единственное семейство этой группы, известное только из кайнозоя (начиная с палеоцена).

Надсемейство Cynipoidea объединяет три семейства, одно из которых известно с эоцена. Современное семейство Ibalidae представлено одним видом в сантоне Таймыра и одним в олигоцене. Семейство Cynipidae, связанное исключительно с покрытосеменными, впервые появляется в сеномане Магаданской области. Другие ископаемые Cynipidae обнаружены в сантоне Таймыра, кампане Канады, маастрихте Таймыра и в кайнозойских отложениях.

Надсемейство Chalcidoidea образовано восемью семействами, из которых одно известно начиная с олигоцена, а одно вообще не найдено в ископаемом состоянии. Семейство Eulophidae — единственная группа хальцидоидов, сравнительно богато представленная в мелу (верхний мел Аляски, сантон Таймыра, кампан Канады), причем к концу мела они постепенно становятся, по-видимому, более многочисленными. Другие обнаруженные в мелу семейства — Trichogrammatidae (кампан Канады) и Trogmidae (смолы неуточненного возраста с Таймыра). Семейства Pteromalidae, Eurytomidae и Encyrtidae известны лишь начиная с эоцена.

Инфраотряд Vesptomorpha, наиболее продвинутый среди перепончатокрылых и во многих отношениях представляющий собой самую прогрессивную группу насекомых вообще, разделяется на восемь надсемейств, из которых Bethyloplumidea вымерли в юре.

Надсемейство Bethyloidea включает восемь семейств; в ископаемом состоянии известно пять. Embolemitidae в ископаемом состоянии встречены только в балтийском янтаре, остальные четыре известны начиная с мела (Dryinidae в неокоме Забайкалья, апте Монголии, сеномане Магаданской области, сеномане и сантоне Таймыра и в кайнозойских фаунах, Scolebythidae в сантоне Таймыра, раннепалеогеновом или меловом бирмите и в кайнозое; возможно, они же присутствуют в апте Монголии; Chrysididae в апте Монголии, сеномане и сантоне Таймыра, кампане Канады и в кайнозое).

К надсемейству Pompiloidea относятся два семейства, из которых одно в ископаемом состоянии не найдено, а второе (Pompilidae) известно с неокома (Забайкалье).

Надсемейство Sphecoidea включает современное семейство Sphecidae, а также, возможно, вымершее неокомское семейство Baissodidae (три рода из неокома Забайкалья). Древнейшие представители Sphecidae найдены в неокоме (несколько родов из Забайкалья и Европы). В позднем мелу и в кайнозое семейство представлено богато. Из апта Монголии известны остатки многочисленных Sphecoidea, но их систематическое положение не вполне ясно.

Надсемейство Apoidea включает единственное семейство пчел (Apoidea), известное с эоцена; в эоцене пчелы редки, в олигоцене более обычны, и лишь в миоцене приобретают, по-видимому, обилие и разнообразие, сравнимое с современным.

Надсемейство Scolioidea состоит из восьми семейств, из которых в ископаемом состоянии известны пять. По-видимому, к Scolioidea относится также вымершее семейство Falsiformicidae из сеномана и сантона Таймыра. Из современных семейств в мелу пока найдены только Scoliidae (апт Монголии и сеноман Магаданской области) и Mutillidae (сеноман-турон Западной Сибири). Остальные семейства известны лишь из кайнозоя, причем многие указания требуют проверки.

Надсемейство Vesproidea разделяется на три семейства, два из которых известны только из кайнозоя (Eumenidae начиная с палеоцена, Vespidae с эоцена). В мелу найдены Masaridae, представленные в апте Монголии и в туроне Казахстана примитивным современным подсемейством Eurapagiinae.

К надсемейству муравьев (Formicoidea) относятся два семейства — Formicidae и Myrmecidae. Древнейшие остатки Formicidae найдены в сеномане Таймыра и Магаданской области. Представители того же семейства обнаружены в туроне Казахстана, туроне-коньяке США и сантоне Таймыра и относятся к вымершему подсемейству Sphecomyrminae, неизвестному из кайнозоя. В туроне найдены и первые Myrmecidae, относящиеся к современному подсемейству Roperinae. В палеоцене и эоцене оба семейства муравьев в большинстве местонахождений сравнительно малочисленны, только в балтийском янтаре они очень обильны и разнообразны. При этом в балтийской фауне численно резко доминируют Formicidae. В олигоцене и неогене муравьи многочисленны практически во всех местонахождениях, где найдены наземные насекомые; с неогена устанавливается доминирование Myrmecidae, характерное для современной фауны.

В целом история перепончатокрылых рисуется следующим образом. Уже в поздней юре значительного разнообразия достигли *Arocrita*, представленные в основном примитивными *Stephanomorpha* и *Evaniomorpha*. Вместе с ними продолжали существовать многочисленные архаичные *Symphyla*. В раннем мелу, по-видимому, сохранялись все основные юрские семейства перепончатокрылых, но значение их, особенно примитивных *Arocrita*, сильно снизилось; появились многочисленные новые группы *Ichneumonomorpha* и *Vesporomorpha*; в юре оба эти инфраотряда представлены скудно. Большая часть этих раннемеловых *Arocrita* относится к своеобразным вымершим семействам, не перешедшим в поздний мел. В целом из-за преобладания архаичных *Symphyla* и сохранения большинства юрских групп *Arocrita* раннемеловая (по крайней мере неокомская) фауна перепончатокрылых еще сохраняет мезозойский облик, но различия между юрой и неокомом по составу *Hymenoptera* значительно сильнее, чем по большинству других насекомых.

Позднемеловые перепончатокрылые резко отличаются от более древних. Большинство вымерших семейств, известных из позднего мела, либо специфично для него и неизвестно из более древних фаун, либо появляется в конце раннего мела (не ранее апта). Основную роль играют представители современных семейств (некоторые из них также появляются в апте). Некоторые таксоны ранга семейства или подсемейства, довольно распространенные в позднем мелу, впоследствии совершенно исчезают; таковы, например, *Stigmaphronidae*, *Cretevaniidae*, *Serphitinae*, *Sphesomygmina*. Возможно, что вымирание некоторых из них совпало с границей мела и палеогена, хотя недостаточная изученность фаун маастрихта-палеоцена ни в одном случае не позволяет утверждать этого с уверенностью. Во всяком случае, сокращение объема этих групп началось задолго до конца мела и ощущается уже в сantonе-кампане. Вместе с тем, для позднего мела характерна редкость муравьев и отсутствие пчел. Эти же особенности сохраняют фауны палеоцена и раннего и среднего эоцена.

В неокоме энтомофауны в основных чертах были сходны с юрскими и имели типично мезозойский облик. Лишь в некоторых отрядах (прежде всего, среди перепончатокрылых и ручейников, в меньшей степени среди стрекоз, веснянок и др.) произошли довольно крупные изменения: появление ряда новых семейств, сокращение объема некоторых многочисленных в юре групп. Эти изменения сравнимы с происходившими внутри юры. Тот же характер имели и фауны апта.

Совершенно особый характер имеют фауны альба и, по-видимому, позднего апта и раннего сеномана. Значительная часть мезозойских семейств обнаруживается в них в последний раз, причем их вымирание не удастся связать с вытеснением другими, более прогрессивными ветвями насекомых или других животных. Своеобразнейшей чертой апт-альбских фаун является кратковременное появление в них ряда древних реликтов (табл. 11), известных, кроме того, из раннемезозойских или пермских фаун (*Epeoromimidae*, *Leptophlebiidae* — *Mesonetinae*, *Mesogereonidae*, *Necrotauliidae*, *Labradorocoleidae*, ромбоколеоиды, *Liadytidae*). Нам представляется, что этот этап связан с резкой биоценотической перестройкой в результате распространения покрытосеменных и быстрого вытеснения мезофитных сообществ кайнофитными. В ходе распада ранее существовавших экосистем кратковременное преимущество вследствие исчезновения доминантов получали некоторые слабо связанные с ценозами реликтовые группы.

Начиная по крайней мере с позднего сеномана фауны насекомых приобретают по существу кайнозойский облик. Весь поздний мел вместе с кайнозоом может быть противопоставлен по характеру энтомофаун юре и раннему мелу, и наиболее крупной границей в данном случае следует считать приблизительно границу раннего и позднего мела, что в общем совпадает с основной перестройкой среди растений. В позднем мелу еще отмечается ряд вымерших семейств, причем почти все они специфичны для него и, по-видимому, представляют собой короткоживущие, эфемерные в эволюционном плане группы, складывавшиеся в первоначально неустойчивых раннекайнофитных биоценозах. Исчезновение



Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
<i>*Megapodagrionidae Tillyard</i>																
<i>*Platycnemididae Jacobson et Blanché</i>																
<i>Sieblosiidae Handlirsch</i>																
<i>*Coenagrionidae Kirby</i>																
<i>*Perilestidae Fraser</i>																
<i>*Chlorolestidae Fraser</i>																
<i>*Lestidae Calvert</i>																
<i>Zacallitidae Fraser</i>																
<i>*Pseudolestidae Fraser<sup>2</sup></i>																
<i>*Amphipterygidae Tillyard</i>																
<i>*Polythoridae Brues</i>																
<i>*Epallagidae Needham</i>																
<i>*Agrionidae Leach</i>																
<i>*Petaluridae Needham</i>																
<i>*Gomphidae Selys</i>																
<i>Aeschnitidae Handlirsch</i>																
<i>fam. nov. (Aeshnoidea)</i>																
<i>*Aeshnidae Leach</i>																
<i>Hemeriscopidae Pritykina</i>																
<i>*Ompoë Blattodea</i>																
<i>Mesoblattinidae Handlirsch</i>																
<i>Poroblattinidae Handlirsch</i>																
<i>*Polyphagidae Saussure</i>																
<i>*Blattidae Latreille<sup>2</sup></i>																
<i>*Blattellidae Karny</i>																
<i>*Blaberidae Saussure</i>																
<i>*Ompoë Mantodea</i>																
<i>*Chaeteesidae Handlirsch</i>																
<i>*Mantoididae Giglio-Tos</i>																

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>*Отряд Isoptera</i>															
<i>Anabotermitidae Zherichin</i>	////														
<i>*Mastotermitidae Desneux</i>			---									---		---	////
<i>*Hodotermitidae Desneux</i>		---				?								---	////
<i>*Kalotermitidae Desneux<sup>1</sup></i>												---		---	////
<i>*Rhinotermitidae Froggatt</i>														---	////
<i>*Отряд Dermaptera</i>															
<i>*Pygidicranidae Verhoeff</i>														---	
<i>*Labiduridae Dumeril<sup>1</sup></i>												---		---	////
<i>? fam. nov. (Labiduroidea)</i>	////														
<i>Forficulidae Latreille</i>												---	?	---	////
<i>*Отряд Grylloblattodea</i>															
<i>Lygobiidae Mitchell</i>	////														
<i>*Отряд Embiodea</i>															
<i>*Embiidae Burmeister</i>														---	
<i>*Clothodidae Enderlein</i>															////
<i>Burmitembiidae Ross<sup>1</sup></i>												---			
<i>*Отряд Plecoptera</i>															
<i>*Gripopterygidae Enderlein?</i>		---													
<i>*Taeniopterygidae Klapalek</i>		---												---	
<i>*Leuctridae Klapalek</i>	////													---	////
<i>*Nemouridae Selys</i>														---	
<i>*Perlidae Latreille</i>														---	
<i>*Perlodidae Klapalek</i>														---	
<i>*Отряд Orthoptera</i>															
<i>Vitimiidae Sharov</i>	////														
<i>Elcanidae Handlirsch</i>	////	---													
<i>*Tettigoniidae Krauss</i>									---			---		---	////

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>*Haglidae Handlirsch</i>	///	■	■												///
<i>Phasmomimidae Sharov</i>	///	■	■												
<i>*Gryllacrididae Stål</i>								■							///
<i>*Gryllidae Laicharting</i>	///	■	■	■									■	■	///
<i>*Decanthidae Saussure</i>															???
<i>*Gryllotalpidae Leach</i>															///
<i>Locustopseidae Handlirsch</i>				■											
<i>*Eumastacidae Burr</i>															///
<i>*Acrididae Latreille</i>													■	■	///
<i>*Tetrigidae Rambour</i>	///												■	■	°
<i>*Tridactylidae Saussure</i>	///														???
<i>*Ompxø Phasmatodea</i>															
<i>Cretophasmatidae Sharov</i>	///			■											
<i>Prochresmodidae Vishniakova</i>	///														
<i>*Phasmatidae Leach</i>														■	///
<i>*Phyllidae Brunner</i>														■	
<i>*Ompxø Homoptera</i>															
<i>Mesogereonidae Tillyard</i>	---	?													
<i>Palaeontinidae Handlirsch</i>	///	■													
<i>*Tettigarctidae Distant</i>	///	■		■				■						■	
<i>*Cicadidae Latreille</i>			■	■							■		■		///
<i>*Biturritidae Evans</i>				■											
<i>*Cicadellidae Latreille</i>	///	■	■	■	■	■	■	■			■		■	■	///
<i>Eoscarterellidae Evans</i>	///														///
<i>*Eurymelidae Amyot et Serville</i>	///			■	■										
<i>Procercopidae Handlirsch</i>	///	■	■	■							■				
<i>*Cercopidae Leach<sup>2</sup></i>	///	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	///
<i>*Clastopteridae Dohrn</i>															///
<i>Fulguridiidae Handlirsch</i>	///														

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>fam. nov. (Fulgoridea)</i>	////														
* <i>Cixiidae Spinola</i>	////	■	■	■	■	■					■	■	■	■	■
* <i>Ricanidae Amyot et Serville</i>	??			■					■	■		■	■	■	
* <i>Flatidae Spinola</i> <sup>2</sup>	??			■					■			■	■		■
* <i>Lophopidae Stål</i>	////														
* <i>Trapiduchidae Stål</i>	////														
* <i>Acanaloniidae Dohrn</i>	////														
* <i>Eurybrachidae Stål</i>				■											
* <i>Achilidae Stål</i>														■	
* <i>Delphacidae Leach</i> <sup>1</sup>	////	■		■							■		■		■
* <i>Issidae Spinola</i> <sup>2</sup>	////					■			■				■		■
* <i>Dictyopharidae Spinola</i>	////			■											
* <i>Fulgoridae Latreille</i> <sup>2</sup>									?				■	■	■
* <i>Aphalaridae Löw</i>														■	■
* <i>Psyllidae Latreille</i>															■
<i>Bernaeidae Zherichin</i>		■													
* <i>Aleyrodidae Newmann</i> <sup>1</sup>											?			■	
<i>Elektraphididae Steffan</i>						■								■	■
* <i>Phylloxeridae Koch</i>														■	
* <i>Adelgidae Börner</i>				?											??
<i>Oviparosiphidae Shaposhnikov</i>		■													
<i>Canadaphididae Richards</i>						■	■								
<i>Palaeoaphididae Richards</i>	////	■				■	■								
<i>Shaposhnikovidae Kononova</i>						■									
<i>Tajmyraphididae Kononova</i>			■		■	■									
* <i>Mindaridae Tullgren</i>						■	?							■	■
* <i>Thelaxidae Börner</i>						■								■	
* <i>Phloeomyzidae Börner</i>														■	■
* <i>Anoeciidae Tullgren</i>														■	

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>*Aphididae Latreille</i>						?						?			
<i>*Greenideidae Wilson</i>															???
<i>*Callaphididae Koch</i>	///	■				■	■					■	■	■	///
<i>*Pemphigidae Koch</i>						■								■	///
<i>*Margarodidae Newstead</i>							■							■	///
<i>*Ortheziidae Amyot et Serville</i>														■	
<i>*Peloridiidae Breddin</i>	///														
<i>*Отряд Heteroptera</i>															
<i>Progonocimicidae Handlirsch</i>		■													
<i>*Nepidae Latreille</i>														■	///
<i>*Belostomatidae Lea</i>	///											■			
<i>*Corixidae Leach<sup>2</sup></i>	///	■							■					■	///
<i>*Naucoridae Fallen</i>	///	■							■						///
<i>Mesotrephidae Y. Popov</i>				■											
<i>*Notonectidae Latreille</i>	///	■													///
<i>*Saldidae Costa</i>	///	■												■	
<i>*Veliidae Amyot et Serville</i>															///
<i>fam. nov. (Gerroidea)</i>	///	■													
<i>*Gerridae Leach</i>														■	///
<i>*Hydrometridae Billbergh</i>												■			
<i>*Dipsocoridae Dohrn</i>														■	
<i>*Enicocephalidae Stål</i>												■			
<i>*Miridae Hahn<sup>3</sup></i>	///	■					■			■				■	///
<i>*Tingidae Laporte</i>		■		■										■	///
<i>*Anthocoridae Amyot et Serville</i>							■	■							
<i>*Nabidae Costa</i>														■	///
<i>*Reduviidae Latreille</i>		■												■	///
<i>*Phymatidae Laporte</i>															///
<i>*Aradidae Brauer</i>		■												■	///

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
*Pyrrhocoridae Fieber																?
*Lygaeidae Schiller	///	■	■								■		■	■		///
*Berytidae Fieber														?		///
*Coreidae Latreille <sup>2</sup>	///	■	■	■							■		■	■		///
*Rhopalidae Dall																///
*Acanthosomatidae Stål																///
*Pentatomidae Leach	///	■	■	■							■		■	■		///
*Scutelleridae Leach													■	■		///
*Cydnidae Billberg			■	■							■		■	■		///
*Ompod Psocoptera																
Archipsyllidae Handlirsch	///															
*Trogidae Enderlein				■			■								■	
*Psyllipsocidae Kolbe <sup>1</sup>							■								■	
*Amphientomidae Enderlein							■								■	
*Liposcelidae Enderlein <sup>1</sup>									■						■	
*Pachytroctidae Enderlein													■	■		
*Sphaeropsocidae Menon				?											■	
*Epipsocidae Pearman													■		■	
*Caeciliidae Kolbe															■	///
*Amphipsocidae Pearman															■	
*Lachesillidae Pearman							■								■	
*Pseudocaeciliidae Pearman															■	
*Trichopsocidae Pearman															■	
*Archipsocidae Enderlein															■	
*Philotarsidae Pearman															■	
*Elipsocidae Pearman															■	
*Psocidae Latreille															■	///
*Ompod Thysanoptera																
Lophioneuridae Tillyard		■	■				■									

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
*Aeolothripidae Haliday						█									█	▨
Palaeothripidae Rohdendorf													█			
*Merothripidae Hood														█		
*Heterothripidae Bagnall (s.lato)	▨	█	█	█		█					█		█	█	█	▨
*Thripidae Leach						█					█			█	█	▨
*Phloeothripidae Haliday														█	??	
*Отряд Coleoptera																
Labradorocoleidae Ponomarenko		█														
?Tricoleidae Ponomarenko		█														
?Catiniidae Ponomarenko	??	█														
Ademosynidae Ponomarenko	▨															
*Cupedidae Latreille <sup>2</sup>	▨	█	█	█				█	█							▨
*Haliplidae Brullé		?														
Coptoclavidae Ponomarenko	▨	█														
Liadytidae Ponomarenko		█														
*Dytiscidae Leach					█					█	█		?	█	█	▨
*Gyrinidae Latreille <sup>2</sup>	▨	█							█							
*Trachypacheidae Leconte	▨	█														
*Carabidae Latreille	▨	█			█			█	█				█	█	█	▨
*Hydraenidae Mulsant		█														
*Hydrophilidae Latreille (s.lato)	▨	█	█	█										█	█	▨
*Georyssidae Castelnau													?			
*Histeridae Gyllenhal														█	█	▨
*Leiodidae Leach														█	█	▨
*Scaphidiidae Latreille														█	█	▨
*Silphidae Latreille													?			▨
*Staphylinidae Latreille	▨	█	█	█			█	█	█		█		█	█	█	▨

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
*Pselaphidae Latreille														█	█
*Ptiliidae Heer						█								█	█
*Scydmaenidae Leach							█							█	█
*Clambidae Thomson														█	█
*Eucinetidae Lacordaire	█														
*Helodidae Leconte						█						█		█	█
*Dascillidae Guérin			?											█	█
*Lucanidae Latreille				?										█	█
*Trogidae Kolbe														█	█
*Scarabaeidae Laicharting(s.Lato)	█	█	█	█									█	█	█
*Byrrhidae Latreille	█													█	█
*Elmidae Westwood														█	█
*Chelonariidae Lacordaire														█	█
*Psephenidae Lacordaire														█	█
*Ptilodactylidae Lacordaire														█	█
*Limnichidae Erichson														█	█
*Dryopidae Leach													█	█	█
*Fam. (Artematopidea)	█	█												█	█
*Buprestidae Leach <sup>1,2</sup>	█	█	█	█					█			█		█	█
*Cerophytidae Latreille	█						█							█	█
*Elateridae Leach	█	█	█	█					█			█		█	█
*Throscidae Laporte <sup>3</sup>	█													█	█
*Eucnemidae Latreille												█		█	█
*Lycidae Lacordaire														█	█
*Cantharidae Heyden, Reitter et Weise														█	█
*Lampyridae Leach														█	█
*Nosodendridae Erichson													█	█	█
*Bermestidae Latreille <sup>1</sup>										?				█	█

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
*Bostrychidae Latreille																
*Ptilinidae Latreille																
*Anobiidae Schuckert																
*Acanthocnemidae Crowson				?												
*Melyridae Leach																
*Trogositidae Leach	?															
*Peltidae Latreille																
*Cleridae Latreille																
*Lophocateridae Leconte																
*Lymezylonidae Leach																
*Nilidulidae Latreille																
*Rhizophagidae Redtenbacher																
*Passandridae Erichson																
*Cucujidae Latreille																
*Silvanidae Lacordaire																
*Cryptophagidae Erichson																
*Erotylidae Leach																
*Phalacridae Leach																
*Cisidae Leach																
*Corylophidae Leconte																
*Endomychidae Leach																
*Coccinellidae Latreille																
*Cerylonidae Erichson																
*Lathridiidae Redtenbacher <sup>3</sup>																
*Mycetophagidae Leach																
*Colydiidae Erichson				?												
*Pythidae Solsky																
*Salpingidae Leach																
*Mycteridae Costa																

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
<i>*Lagriidae Latreille</i>																
<i>*Pyrochroidae Latreille</i>																
<i>*Meloidae Gyllenhal</i>														?		
<i>*Oedemeridae Latreille</i>														?		
<i>*Aderidae Mulsant</i>																
<i>*Tenebrionidae Latreille</i>														?		
<i>*Alleculidae Mulsant</i>																
<i>*Rhipiphoridae Costa'</i>																
<i>*Melandryidae Leach</i>																
<i>*Mordellidae Latreille</i>																
<i>*Scaphiidae Mulsant</i>																
<i>*Anthicidae Latreille'</i>																
<i>*Crysomelidae Latreille</i>																
<i>*Cerambycidae Latreille</i>																
<i>*Bruchidae Latreille</i>																
<i>Ebelidae L. Arnoldi</i>																
<i>*Oxycorynidae Schönherr</i>																
<i>*Anthribidae Billbergh</i>																
<i>*Urodonidae Thomson</i>																
<i>*Atelabidae Billbergh</i>																
<i>*Curculionidae Latreille<sup>2</sup></i>																
<i>*Scolytidae Latreille'</i>																

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
*Отряд Strepsiptera															
*Mengeidae Pierce															
*Отряд Megaloptera															
*Corydalidae Leach	///														
*Sialidae Leach															
*Отряд Raphidioptera															
Mesoraphidiidae Martynov	///														
Baissopteridae O. Martynova	///														
Alloraphidiidae Carpenter															
*Inocelliidae Navás					?										
*Raphidiidae Latreille															
*Отряд Neuroptera															
*Coniopterygidae Burmeister															
*Neuroptidae Banks															
*Polystoechotidae Handlirsch	??														
*Sisyridae Handlirsch															
*Osmyliidae Leach															
*Berothidae Handlirsch															
Prohemerobiidae Handlirsch															
Kalligrammatidae Handlirsch	///														
Brugniartellidae O. Martynova	///														
Mesochrysopidae Handlirsch	///														
*Psychopidae Handlirsch	///														
*Hemerobiidae Latreille	??														
*Chrysopidae Hagen															
Nymphitidae Handlirsch	///														
*Nymphidae Brauer															
fam. nov. (Myrmeleonloidea)	///														
*Nemopteridae Burmeister															

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14		
* <i>Ascalaphidae</i> Lefroy				?											
* <i>Umpod</i> Mecoptera															
* <i>Eumeropidae</i> Cockerell															
* <i>Nannochoristidae</i> Esben-Petersen															
* <i>Choristidae</i> Esben-Petersen															
<i>Orthophlebiidae</i> Handlirsch															
* <i>Panorpidae</i> Latreille															
* <i>Panorpididae</i> Handlirsch															
<i>Nearthophlebiidae</i> Handlirsch															
* <i>Bitiacidae</i> Handlirsch															
<i>fam. nov. (Paratrichoptera)</i>															
* <i>Umpod</i> Trichoptera															
<i>Necrotauliidae</i> Handlirsch															
* <i>Philopodamidae</i> Stephens															
* <i>Stenopsychidae</i> Martynov															
* <i>Rhyacophilidae</i> Westwood															
* <i>Glossosomatidae</i> Wallengren															
* <i>Hydroptilidae</i> Stephens															
* <i>Polycentropodidae</i> Ulmer															
* <i>Psychomyiidae</i> Curtis															
* <i>Hydropsychidae</i> Curtis															
<i>Vilimatauliidae</i> Sunatsheva															
<i>Baissoferidae</i> Sunatsheva															
* <i>Phryganeidae</i> Latreille															
* <i>Limnephilidae</i> Kolenati															
* <i>Leptoceridae</i> Leach															
* <i>Calamoceratidae</i> Ulmer															
* <i>Odontoceratidae</i> Wallengren															

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
*Molannidae Wallengren														■	
*Goeridae Ulmer														■	
*Lepidosomatidae Ulmer														■	
*Brachycentridae Ulmer														■	
*Helicopsychidae Ulmer														■	
*Beraeidae Wallengren														■	▨
*Sericostomatidae Stephens						■								■	
*Омфалъ Lepidoptera															
*Micropterygidae Herrich-Schäffer	■					■								■	
*Eriocraniidae Rebel'			?	?								■			
*Mnesarchaeidae Meyrick						?									
*Hepialidae Latreille															▨
*Nepitculidae Spuler				?									?	■	
*Incurvariidae Spuler	■													■	
*Heliozelidae Heinemann et Wocke														■	
*Cossidae Leach															▨
*Tortricidae Latreille														■	▨
*Tineidae Schrank					■		?							■	▨
*Psychidae Boisduval														■	??
*Lyonelidae Stainton														■	
*Phyllocnistidae Herrich-Schäffer												■			
*Gracillariidae Wocke															??
*Yponomeutidae Stephens													■	■	
*Heliodinidae Meyrick														■	
*Coleophoridae Hübner														■	
*Decophoridae Coles														■	
*Scythrididae Spuler														?	
*Ethmiidae Walsh															??
*Gelechiidae Stainton														■	

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
*Elachistidae Spuler														?	
*Zygaenidae Latreille															
*Thyrididae Herrich-Schäffer															
*Pyralidae Latreille															
*Hesperiidae Latreille															
*Papilionidae Laicharzing															
*Pteridae Boisduval															
*Nymphalidae Boisduval															
*Libytheidae Boisduval															
*Amatidae Janes															
*Noctuidae Schrank														?	?
Отряд Diptera															
Eolimnobiidae Rohdendorf															
*Trichoceridae Edwards															?
*Limoniidae Hendel															
*Tipulidae Latreille															
*Tanyderidae Osten-Sacken															
*Ptychopteridae Osten-Sacken															
*Cylindrotomidae Osten-Sacken															
*Chironomidae Macquart <sup>3</sup>															
*Ceratopogonidae Snuse <sup>3</sup>															
fam. nov. (Chironomoidea)															
*Simuliidae Newmann															
*Dixidae van der Wulp															
*Chaoboridae Hendel															
*Culicidae Meigen															
*Nemopalpidae Edwards															

Таблица 11 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
<i>*Psychodidae</i> Newmann <sup>1</sup>		■	■		■	■	■	■						■	■	▨
<i>*Phlebotomidae</i> Rondani		■	■													
<i>Fungivoritidae</i> Rohdendorf	▨	■	■													
<i>Plecofungivoritidae</i> Rohdendorf	▨	■	■													
<i>Pleciomimidae</i> Rohdendorf			■													
<i>*Lygistorrhinidae</i> Hendel														■	■	
<i>*Keroplatidae</i> Rondani <sup>1</sup>			■											■	■	▨
<i>*Macroceridae</i> Rondani													■	■	■	
<i>*Ditomyiidae</i> Keilin														■	■	
<i>*Diadocidiidae</i> Winnertz														?		
<i>*Mycetobiidae</i> Winnertz														■	■	
<i>*Mycetophilidae</i> Newmann <sup>3</sup>	▨	■	■			■	■				■		■	■	■	▨
<i>*Sciaridae</i> Billbergh <sup>3</sup>						■	■				■			■	■	▨
<i>*Bolitophiliidae</i> Winnertz														?		
<i>*Lestremiidae</i> Rondani <sup>3</sup>			■			■	■	?						■	■	
<i>*Heteropezidae</i> Kertész														■	■	
<i>*Cecidomyiidae</i> Newmann <sup>1</sup>														■	■	▨
<i>Protopleciidae</i> Rohdendorf		■	■													
<i>*Pentheiriidae</i> Rohdendorf	?		■												■	▨
<i>*Bibionidae</i> Newmann														■	■	▨
<i>*Hesperinidae</i> Hendel															■	▨
<i>*Scatopsidae</i> Newmann	▨		■			■	■				■			■	■	▨
<i>fam. nov. (Anisopodoidea)</i>			■													
<i>*Oligogastridae</i> Hennig	▨		■													
<i>*Antsopodidae</i> Knaß								?						■	■	▨
<i>Rhagionempididae</i> Rohdendorf	▨		■													

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
*Rhagionidae Latreille	///	■	■												■	///
*Nemestrinidae Macquart		?														///
*Tabanidae Latreille															■	///
*Xylophagidae Fallén	///		■												■	///
*Rachiceridae Williston															■	
*Xylomyiidae Verrall																///
*Solvidae Enderlein							■									
*Stratiomyidae Latreille	///	■	■				■							■	■	///
*Acroceridae Leach															■	
*Therevidae Newmann'												■		■	■	///
*Mydidae Latreille																///
*Asilidae Latreille													■	■	■	///
*Cyrtosidae Becker							■								■	///
*Bombyliidae Latreille														■	■	///
*Systropodidae Brauer																///
Eomyiidae Rohdendorf			?													
*Empididae Latreille <sup>4,3</sup>	///	■	■			■	■				■			■	■	///
*Dolichopodidae Latreille							■				■			■	■	///
Fam. nov. (Asilomorpha)			■												■	
*Phoridae Newmann <sup>3</sup>							■				■			■	■	///
*Sciadoceridae Mc Alpine							■									
*Ironomyiidae Mc Alpine								■								
*Platypesidae Fallén	///		■				■								■	///
*Syrphidae Latreille								■					■	■	■	///
*Pipunculidae Zetterstedt									■					■	■	///
*Conopidae Latreille														■	■	///

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
*Platystomazidae Schiner															///
*Otitidae Westwood														■	///
*Psilidae Walker														■	---
*Micropezidae Lőr														■	---
*Cypselosomalidae Hennig														■	---
*Diopsidae Billbergh														■	///
*Anthomyzidae Lioy														■	---
*Helomyzidae Westwood													■	■	///
*Sciomyzidae Fallén													?	■	///
*Sepsidae Walker														■	---
*Sapromyzidae Robineau-Desvoidy														■	///
*Lanchoeidae Rondani														■	///
*Piophilidae Macquart														■	---
*Sphaeroceridae Macquart														?	///
*Agromyzidae Fallén														■	///
*Milichiidae Schiner														■	---
*Cryptochaetidae Hendel														■	---
*Drosophilidae Rondani														■	///
*Ephydriidae Zetterstedt														■	///
*Chloropidae Rondani								?	---	---	---	---	---	■	///
*Scatophagidae Robineau-Desvoidy														■	---
*Anthomyiidae Rondani														?	///
*Muscidae Laicharting														■	---
*Fanniidae Malloch														■	---
*Calliphoridae Westwood								?	---	---	---	---	---	■	---
Eophlebomyiidae Cockerell														■	---
*Glossinidae Townsend															///
*Умрэд Aphaniptera															
Saurophthiridae Rohdendorf	///														

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Fam. nov.</i>															
* <i>Etenophthalmidae</i> Becker															
*Отряд Hymenoptera															
* <i>Xyelidae</i> Newmann	▨														
<i>Xyelotomidae</i> A. Rasnitsyn	=?														
<i>Electrolomidae</i> A. Rasnitsyn															
* <i>Blasticotomidae</i> Thomson															
* <i>Argidae</i> Konow															
* <i>Tenthredinidae</i> Latreille															
* <i>Cimbicidae</i> Leach															
<i>Xyelididae</i> A. Rasnitsyn															
<i>Parapamphiliidae</i> A. Rasnitsyn															
* <i>Pamphiliidae</i> Cameron															
* <i>Cephiidae</i> Newman															
<i>Myrmicidae</i> Maa															
* <i>Anaxyelidae</i> Martynov	▨														
* <i>Xiphodriidae</i> Leach															
* <i>Siricidae</i> Leach	▨														
<i>Paroryssidae</i> Martynov															
* <i>Orussidae</i> Newman															
<i>Ephialtitidae</i> Handlirsch	▨														
* <i>Stephanidae</i> Leach															
<i>Maimetshidae</i> A. Rasnitsyn															
<i>Stigmaphronidae</i> Kozlov															
* <i>Megalgridae</i> Schletterer															
* <i>Trigonalidae</i> Cresson															
<i>Jchneumonomimidae</i> A. Rasnitsyn	▨														
* <i>Ceruphronidae</i> Asmead															
* <i>Megaspilidae</i> Ashmead															

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
*Aulacidae Schuckert	///														
Cretovanidae A.Rasnitsyn															
*Evaniidae Latreille															
*Ichneumonidae Latreille	///														
*Braconidae Burmeister															
Mesoserphidae Kozlov															
*Heloridae Förster	///														
*Pelecniidae Haliday <sup>3</sup>	///														
*Proctotrupidae Latreille	///														
*Diapriidae Haliday <sup>3</sup>															
*Scelionidae Haliday <sup>3</sup>															
*Serphitidae Brues	///														
*Mymaridae Ashmead <sup>3</sup>															
*Austroiniidae Kozlov															
*Platygasteridae Westwood <sup>3</sup>															
*Jbalidae Thomson															
*Cynipidae Latreille															
*Figitidae Hartmann															
*Eulophidae Westwood															
*Chalcididae Spinola															
*Agaonidae Billbergh															
*Trichogrammatidae Förster															

Таблица 11 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
* <i>Eurytomidae</i> Walker																
* <i>Torymidae</i> Walker																
* <i>Pteromalidae</i> Walker																
* <i>Encyrtidae</i> Walker																
* <i>Scolebythidae</i> Evans																
* <i>Embolemidae</i> Förster																
* <i>Dryinidae</i> Haliday																
* <i>Belgidae</i> Haliday				?												
* <i>Chrysididae</i> Leach																
* <i>Pompilidae</i> Latreille																
* <i>Sphecidae</i> Latreille																
* <i>Apidae</i> Latreille																
<i>Falsiformicidae</i> A. Rasnitsyn																
* <i>Mutillidae</i> Latreille																
* <i>Scoliidae</i> Latreille																?
* <i>Sapygidae</i> Latreille																?
* <i>Tiphidae</i> Leach																
* <i>Masaridae</i> Latreille																
* <i>Eumenidae</i> Leach																
* <i>Vespidae</i> Latreille																
* <i>Formicidae</i> Latreille <sup>3</sup>																
* <i>Mymmicidae</i> Lepeletier <sup>3</sup>																

Примечание к табл. 11.

1. Находки в бирмите условно отнесены в таблице к верхнему палеоцену; их возраст определяется в интервале поздний мел-эоцен.

2. Находки из цагайских отложений Приамурья отнесены к данию, хотя некоторыми авторами для них допускается маастрихтский возраст.

Примечание к таблице 11 (окончание)

3. Находки из сахалинского янтара отнесены к верхнему палеоцену, хотя для них не исключен раннепалеоценовый и даже датский возраст.

4. В таблице указаны также семейства, известные в неокоме, так как это важно для правильного понимания исторического развития класса в меле-палеогене.

---

в конце раннего мела значительного числа ранее существовавших семейств (по-видимому, приблизительно половины) далеко не сразу было компенсировано появлением новых; поэтому общий облик поздне меловых фаун довольно своеобразен. Они представляют собой не смесь мезозойских и кайнозойских элементов, как можно было бы ожидать при постепенном переходе от одного типа фаун к другому, а более или менее обедненный вариант кайнозойских фаун, и по сравнению с последними характеризуется в основном негативными особенностями — отсутствием ряда характерных для кайнозои групп. Наиболее обеднены, по-видимому, фауны сеномана-турона; далее происходит довольно быстрое, но в общем достаточно плавное обогащение фауны за счет развития новых групп. В основном этот процесс заканчивается, по-видимому, в эоцене, когда экосистемы кайнофитного типа достигают относительной стабильности, и скорость эволюции многих наземных организмов падает до незначительного и, по-видимому, почти постоянного уровня.

Сколько-нибудь принципиальных изменений на границе мела и палеогена насекомые, по-видимому, не претерпели. К сожалению, о насекомых маастрихта, дания и палеогена пока известно слишком мало, чтобы выделить те второстепенные изменения их состава, которые, возможно, имели место в это время. Так, к самому концу мела — самому началу палеогена может быть приурочено вымирание некоторых архаичных семейств поздне меловых тлей, полное исчезновение *Corixidae* — *Archaeocorixinae*, *Cupedidae* — *Notocupedini*, *Kalligrammatidae* и, может быть, некоторых других мезозойских реликтов, появление некоторых новых семейств в различных отрядах. Изменения такого масштаба происходили в поздне меловое время постоянно, и нет оснований считать, что различия по фауне насекомых между концом мела и началом палеогена превышают различия между разными веками позднего мела.

## ТИП ECHINODERMATA. ИГЛОКОЖИЕ

Иглокожие – тип животных, максимальное разнообразие которых относится к палеозою. По классификации, принятой в "Treatise on invertebrate paleontology", в палеозое существовало 20 классов иглокожих. В палеозое большинство этих классов угасло, и границу с мезозоем пересекают представители лишь пяти из них, которые продолжают существовать и ныне. Это – морские лилии, морские звезды, офиуры, морские ежи и голотурии.

Данные по развитию на рубеже мезозоя и кайнозоя морских звезд и морских ежей представлены в отдельных очерках. По морским лилиям, офиурам и голотуриям такие очерки подготовить не удалось, прежде всего из-за чрезвычайно слабой изученности групп в интересующем нас возрастном диапазоне на территории СССР, а для последних двух классов – полной неизученности. Для офиур и голотурий картину изменений на границе мела и палеогена практически представить невозможно ввиду вообще крайней фрагментарности и скудости материалов.

Из морских лилий для мезозоя и кайнозоя характерен подкласс Articulata. Последние представители единственного (из трех палеозойских) подкласса Inadunata вымерли в триасе. По данным, представленным в "Основах палеонтологии" (Яковлев, 1964) среди 29 семейств артикулят наблюдается следующая картина вымирания: в среднем триасе вымирают 2 семейства, в средней юре – одно, в поздней юре – три, в раннем мелу – четыре и в позднем мелу – семь. Границу мезозоя и кайнозоя пересекают 10 семейств. Таким образом, вымирание на этом таксономическом уровне выглядит довольно внушительно – вымирает 41% существовавших тогда семейств. Однако обновления фаун на семейственном уровне не происходит – в кайнозое возникло всего одно новое семейство, и то – в неогене. К сожалению, на родовом уровне картину изменений на рубеже мезозоя и кайнозоя показать затруднительно, поскольку посвященный морским лилиям том "Treatise on invertebrate paleontology" вышел из печати уже после того, как была полностью закончена настоящая сводка.

### КЛАСС STELLEROIDEA. СТЕЛЛЕРОИДЕИ

#### ПОДКЛАСС ASTEROIDEA. МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ

Находки ископаемых морских звезд довольно редки и чаще всего представлены разрозненными скелетными элементами, так как скелет астероидей по-смертно легко распадается на отдельные таблички. Остатки верхнемеловых астероидей описывались еще в прошлом веке (Forbes, 1848; Sladen, 1891, 1893 и др.). Позднее морские звезды верхнего мела Западной Европы, особенно многочисленные в маастрихте, описывались В.К. Спенсером (Spencer, 1913), А.Г. Мюллером (Müller, 1953, 1956, 1960, 1963), Г.В. Расмуссенем (Rasmussen, 1945, 1950), Г. Сивертс-Дорек (Sieverts-Doreck, 1958), М.Г. Шульцем и В. Вайтшатом (Schulz, Weitschat, 1971, 1975) и другими исследовате-

лями. Находки верхнемеловых астероидей упоминались также из Африки, Северной Америки, Новой Зеландии (Durham, Roberts, 1948; Fell, 1956; Jux, 1957; Spencer, Wright, 1966; Blake, 1973). Известны датские астероидеи в Западной Европе (преимущественно в Дании) (Rasmussen, 1950, 1972) и редкие находки из последатских отложений Европы, Гренландии и Африки (Ливии) (Rasmussen, 1951, 1966, 1972). Единичные астероидеи отмечаются в третичных отложениях Сев. Америки (Durham, Roberts, 1948; Spencer, Wright, 1966).

С территории СССР из писчего мела (турон-сантон) Подолии В.А. Гиндой (1969, 1971) упоминаются разрозненные таблички гониастерид. Астероидеи из маастрихта и дания, а также последатских отложений СССР не описывались.

За последние годы выяснилось, что в морских отложениях маастрихта (особенно в писчем мелу и мелоподобных мергелях) остатки астероидей широко распространены (Крым, Донбасс, Мангышлак и прилегающий Западный чинк Устюрта) (Беляева, 1974; Belyaeva, 1974). Астероидеи дания найдены в Крыму и на Мангышлаке; а из монса, танета, ипра и лютетского яруса — на Мангышлаке. Имеющаяся в распоряжении автора (Палеонтологический институт АН СССР) коллекция меловых и палеогеновых астероидей СССР включает несколько тысяч отдельных табличек и несколько целых состоящих из ряда табличек экземпляров из сборов автора, а также А.С. Алексеева, А.Н. Соловьева, Л.Г. Эндельмана и др. В датско-монских отложениях находки более редки, чем в маастрихте, а палеогеновые отложения крайне бедны астероидеями.

Подкласс *Asterioidea* класса *Stelleroidea*, известный с ордовика донныне, включает два надотряда<sup>1</sup>, 12 отрядов, не менее 48 семейств и более 400 родов. Хотя в меловом и палеогеновом периодах существовали представители обоих надотрядов, 10 отрядов, не менее 18 семейств и 60 родов, из отложений этого возраста известны находки лишь из 9 отрядов, 11 семейств и 49 родов.

Надотряд *Platyasteracea* McKnight (ордовик — ныне) объединяет три отряда: *Calycinida* McKnight (поздний ордовик — ранний карбон), *Platyasterida* Spencer (средний ордовик — ныне) и *Paxillosida* Perrier (ранний ордовик — ныне).

Надотряд *Valvatacea* McKnight (ордовик — ныне) включает 9 отрядов: *Valvatida* Perrier (юра-ныне), *Pustulosida* Spencer (ранний ордовик — палеоген), *Tumulosida* Spencer et Wright (средняя юра-ныне), *Forcipulatida* Perrier (ранний ордовик-ныне), *Spinulosida* Perrier (юра-ныне), *Zorocallida* Downey (средний девон-ныне), *Notomyotida* Ludwig (мел-ныне), *Euclasteroidea* McKnight (= *Brisingida* Fisher) (олигоцен-ныне) и *Uractinida* Spencer et Wright (ордовик-ранняя юра).

Наиболее часты в мелу и палеогене Европы, Азии, Америки и Африки остатки вальватид из семейства *Goniasteridae*, что, по-видимому, определяется не только их реальным распространением, но и особенностями морфологии: массивным скелетом, состоящим из двойного ряда крупных маргинальных табличек, идущих по краю диска и рук, многочисленных скелетных элементов, покрывающих диск с оральной и аборальной сторон, элементов амбулакральной системы и ротового аппарата. Скелет вальватид обычно хорошо сохраняется в ископаемом состоянии, но после смерти животного он распадался на отдельные элементы. Известна также одна находка из семейства *Ophidiasteridae* в верхнем мелу Зап. Европы.

Более редки находки пустулозид, представленные разрозненными табличками скелета форм из семейства *Stauranderasteridae* из верхнемеловых и палеогеновых отложений Европы, Азии, Северной Америки и Африки.

Тумулозиды (семейство *Sphaerasteridae*) представлены редкими находками из меловых и датских отложений Европы. Из спинулозид известны лишь единичные находки *Echinasteridae* из верхнего мела и палеогена Европы и Америки. Отдельные таблички форципулатид (*Asteriidae*) были найдены в верхне-

<sup>1</sup> Здесь принята классификация Д. Мак Найта (Mc Knight, 1975). По более ранней классификации (Spencer, Wright, 1966), принятой "Treatise on invertebrate paleontology" — пять отрядов: *Platyasterida*, *Paxillosida*, *Valvatida*, *Forcipulatida* и *Spinulosida*.

меловых и палеогеновых отложениях Европы и Азии. Единичные находки зоркаллид (*Calliasterellidae*) известны из верхнего мела Европы. Нотомиотиды (*Benthopectinidae*) существуют с раннего мела доныне, хотя их находки известны лишь из нижнего мела Европы, палеогена Северной Америки и современных морей. Эукластероиды (*Brisingidae*) по-видимому, встречены в Олигоцене Северной Америки.

Ни один из отрядов морских звезд не вымирает в конце мела и не появляется в начале палеогена. Первые находки нотомиотид известны из нижнего мела, эукластероид — из олигоцена.

Из 18 семейств морских звезд, существовавших в мелу и палеогене, 15 представлены родами, жившими в эти периоды (из них три рода из трех семейств — *Odontaster*, *Solaster* и *Tylaster* — известны по юрским и современным находкам) и три семейства представлены только юрскими и современными родами, но не представлены меловыми и палеогеновыми родами. Из этих 18 семейств одно существует с триаса доныне (*Astropectinidae*), 9 — с юры доныне (*Goniasteridae*, *Odontasteridae*, *Sphaerasteridae*, *Solasteridae*, *Poraniidae*, *Asterinidae*, *Valvasteridae*, *Zoroasteridae* и *Asteriidae*), одно семейство — с юры до олигоцена (*Stauranderasteridae*), три известны с раннего мела доныне (*Luidiidae*, *Chaetasteridae* и *Benthopectinidae*), два — с позднего мела доныне (*Echinasteridae* и *Ophidiasteridae*), одно семейство — с девона до маастрихта (*Calliasterellidae* с родом *Arthraster*, единственным, доживающим до позднего мела, известным с турона по маастрихт) и одно — с олигоцена доныне (*Brisingidae*). Таким образом, только одно семейство оканчивает существование в конце мела (маастрихте). В начале же палеогена не появилось ни одного нового семейства (табл. 12).

Из минимум 57 родов, существовавших в мелу и палеогене, мы можем судить о распространении 54-х, из которых 51 род представлен меловыми и палеогеновыми находками и представители трех родов были найдены только в юре и современных морях (таблица 13 дает представление лишь о 38 родах, распространенных с кампана по эоцен, не охватывая остальные 19, существовавшие в докампанское или послезооценовое время). 20 или 21 из 54 родов существовали с юры, раннего мела или начала позднего мела до конца палеогена или позже и не характеризуют границу мела и палеогена (*Luidia*, *Lophidiaster*, *Benthopecten*, *Stauranderaster*, *Odontaster*, *Linckia*, *Tosia*, *Sphaeriodiscus*, *Hippasteria*, *Paragonaster*, *Pycinaster*, *Calliderma*, *Ophryaster*, *Teichaster*, *Solaster*, *Ceramaster*, *Henricia*, *Asterias*, *Tylaster*, и, возможно, *Metopaster*<sup>1</sup>). 17 родов не доживают до маастрихта (*Hadrandaster*, *Chariaster*, *Sladenia*, *Spenceria*, *Spenceraster*, *Cenomanaster*, *Comptonia*, *Crateraster*, *Mastaster*, *Forbesiaster*, *Pachyaster*, *Noviaster*, *Tylasteria*, *Chaetasterina*, *Protothyraaster*, *Lambertella* и *Cupulaster*, причем два или три из них вымерли в кампане (*Hadrandaster*, *Crateraster*, и, возможно, *Sucia*<sup>2</sup>). От одного до трех родов существовало до маастрихта включительно (*Arthraster* и, возможно, *Aspidaster*<sup>3</sup> и *Sucia*<sup>2</sup>). Представители двух или трех позднемеловых родов дожили до дания (*Valetaster*, *Chomataster* и, возможно, *Aspidaster*<sup>3</sup>). Четыре меловых рода дожили до конца палеоцена или эоцена (*Pentasteria*, *Coulonia*, *Recurvaster* и *Phocidaster*). Четыре рода известны с эоцена (*Calliaster*, *Echinaster*, *Rumanaster* и *Pseudarchaster*) и три — с олигоцена (*Mistia*, *Nehalemia* и *Brisingidae* genus indet.).

<sup>1</sup> В.К. Спенсер и К.В. Райт (Spencer, Wright, 1966) указывают его распространение с сеномана по миоцен, но, возможно, третичные находки относятся к одному из современных родов — *Pentagonaster* или *Tosia*.

<sup>2</sup> Род *Sucia* найден в верхнем мелу Северной Америки, в серии Нанаимо (Blake, 1973), которую Елецкий (Yeletzky, 1967), датирует сантоном-кампаном.

<sup>3</sup> Объем родов *Stauranderaster* и *Aspidaster* точно не известен, поэтому мы не можем с достоверностью сказать, распространен ли род *Aspidaster* до маастрихта или до дания. Спенсер и Райт (Spencer, Wright, 1966) указывают его распространение со средней юры по даний.



Таблица 12 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
*Valvasteridae Viguiet														
Отряд Zorocallida														
Calliasterellidae Schöndorf														
*Zoroasteridae Staden														
Отряд Forcipulatida														
*Asteriidae Gray														
Отряд Euclasteroidea														
Brisingiidae Sars														

Представляет интерес остановиться подробнее на характеристике комплексов астероидей по периодам.

В раннем мелу существовали астероидей из 9 отрядов, 16 семейств и около 30 родов. Однако известны немногочисленные находки всего 21 вида из 17 родов (остальные роды, существовавшие с юры, нижнемеловыми находками не представлены), 7 семейств и 6 отрядов, из Западной Европы, Северной Америки и СССР (Крым). Только три вида из известных в раннем мелу продолжают существовать и в сеномане.

В сеномане существовали представители не менее 30 родов из 16 или 17 семейств тех же 9 отрядов, однако находки морских звезд в сеноманских отложениях немногочисленны и представлены примерно 18 видами из 14 родов и четырех семейств, только из Европы (Англия, ФРГ, Франция, Дания). С территории СССР находок нет.

Больше всего астероидей описано из сеномана Англии (Spencer, 1913). Из "верхних зеленых песчаников" (нижний сеноман, зона *Pecten asper*) Англии указаны *Calliderma smithiae* (Forbes), *Metopaster parkinsoni* (Forbes), *Phocidaster grandis* Spencer и *Pycinaster humilis* Spencer.

В "сеноманских песках" Девона найдены *Lophidiaster ornatus* Spencer и *Mastaster villersensis* Mercier, а в нижнем сеномане Уилтшира - *Phocidaster grandis* Spencer и *Tylasteria jurensis* (Goldfuss). В "мелу и хлоритовых мергелях" (зона *Schloenbachia varians*) среднего сеномана Дорсета, Кембриджа и Линкольншира отмечались *Metopaster thoracifer* (Geinitz), *Pycinaster humilis* Spencer, *Calliderma smithiae* (Forbes), *Mastaster villersensis* Mercier, *Spenceraster radiatus* (Spencer), *S. rugosus* (Spencer), *Stauranderaster coronatus* (Forbes) и *Lophidiaster ornatus* Spencer. Из зоны *Holaster subglobosus* (верхний сеноман) юго-восточной Англии (Кент, Серрей, Сассекс, Хэмпшир) указаны *Calliderma smithiae* (Forbes), *C. latum* (Forbes), *Crateraster quinqueloba* (Goldfuss), *Pycinaster humilis* Spencer, *Stauranderaster coronatus* (Forbes).

В нижнем сеномане ФРГ (Эссен, Вестфалия) в зоне *Pecten asper* были найдены *Calliderma smithiae* (Forbes), *Pycinaster humilis* Spencer и *Phocidaster grandis* Spencer. В верхнем сеномане Саксонии (зона *Holaster subglobosus* "нижнего плэнера") - *Metopaster thoracifer*, *Calliderma smithiae*, *Pycinaster humilis*, *Stauranderaster coronatus*, *Aspidaster bulbiferus* (Forbes) и *Hadranderaster simplex* (Gein.) (Spencer, 1913).

В сеномане Северной Франции найден *Stauranderaster* cf. *decoratus* Gein. и *Valettaster ocellatus* (Forbes), в нижнем сеномане западной части Парижского бассейна (Вийе) - *Mastaster villersensis*. В среднем сеномане департамента Эндр и Луара - *Pentasteria (Archastropecten)* sp. В департаменте Сарта (Центральная Франция) - *Cenomaster cenomanensis* (Merc.).

В сеномане Дании (Гамингхюгель) — *Metopaster thoracifer* (Gein.) и *Stauranderaster decoratus* Gein.

Туронский комплекс астероидей сходен с сеноманским: 10 видов переходят из сеномана (из них два раннемеловых); новых видов появляется 15.

В туроне существовало свыше 33 родов астероидей, из 16 или 17 семейств (неясно начало времени существования сем. Ophidiasteridae), тех же что и в сеномане; их находки чуть более многочисленны, чем в сеномане, и представлены 25 видами из 15 или 16 родов и 6 семейств с территории Европы (Англия, Франция, Дания и Вольно-Подольская плита в СССР), Азии (Мангышлак в СССР) и Северной Америки (США).

Как и в сеномане, больше всего астероидей отмечалось в туроне Англии ("средний писчий мел", "Middle Chalk"). В зоне *Terebratulina gracilis* (= *Chlidonophora subgracilis*) юго-западной Англии (Девоншир, Дорсетшир) Спенсер (Spencer, 1913) указывает *Lophidiaster ornatus* Spencer, *Arthraster dixonii* Forbes, *Calliderma smithiae* (Forbes), *Crateraster quinqueloba* (Goldfuss), *Hadranderaster simplex* (Geinitz), *Metopaster parkinsoni* (Forbes), *M. uncatu* (Forbes), *Pycinaster humilis* Spencer, *Aspidaster bulbiferus* (Forbes), *Stauranderaster coronatus* (Forbes). В той же зоне юго-восточной Англии (Кент, Серрей, Сассекс, Хэмпшир). *Arthraster dixonii* Forbes, *Calliderma smithiae* (Forbes), *Crateraster quinqueloba* (Goldfuss), *Hadranderaster simplex* (Geinitz), *Metopaster parkinsoni* (Forbes), *M. quadratus* Spencer, *Pycinaster humilis* Spencer, *Stauranderaster coronatus* (Forbes) и *Valettaster argus* Spencer. В северо-западной Англии (Норфолк, Йоркшир, Линкольншир) в зоне *T. gracilis* указываются *Calliderma smithiae* (Forbes), *Metopaster parkinsoni* (Forbes), *Aspidaster bulbiferus* (Forbes) и *Stauranderaster coronatus* (Forbes).

В зоне *Rhynchonella cuvieri* (верхний турон) в юго-западной Англии (Девоншир, Дорсетшир) отмечались *Arthraster dixonii* Forbes, *Calliderma smithiae* (Forbes), *Crateraster quinqueloba* (Goldfuss), *Metopaster thoracifer* (Geinitz), *Pycinaster humilis* Spencer, *Stauranderaster boysi* (Forbes), *St. coronatus* (Forbes), *Aspidaster bulbiferus* (Forbes) и *Valettaster argus* Spencer. В той же зоне в юго-восточной Англии (Кент, Серрей, Сассекс и Хэмпшир) были найдены *Arthraster dixonii* Forbes, *Calliderma smithiae* (Forbes), *Crateraster quinqueloba* (Goldfuss), *Metopaster thoracifer* (Geinitz), *Pycinaster humilis* Spencer, *Hadranderaster coronatus* (Forbes), и *Valettaster argus* Spencer. В северо-восточной Англии (Норфолк, Йоркшир, Линкольншир) — *Calliderma smithiae* (Forbes) и *Crateraster quinqueloba* (Goldfuss). В более высоких горизонтах верхнего турона (зона *Holaster planus*) в юго-западной Англии (Девон, Дорсет) отмечен несколько иной комплекс видов: *Arthraster cristatus* Spencer, *Calliderma smithiae* (Forbes), *Crateraster quinqueloba* (Goldfuss), *Metopaster parkinsoni* (Forbes), *M. uncatu* (Forbes), *M. hunteri* (Forbes), *M. compactus* (Forbes), *Pycinaster humilis* Spencer, *Aspidaster bulbiferus* (Forbes), *Valettaster argus* Spencer и *Lophidiaster ornatus* Spencer. В юго-восточной Англии (Кент, Серрей, Сассекс, Хэмпшир) в этой зоне найдены: *Calliderma smithiae* (Forbes), *Crateraster quinqueloba* (Goldfuss), *Lophidiaster ornatus* Spencer, *Metopaster parkinsoni* (Forbes), *M. uncatu* (Forbes), *Pycinaster humilis* Spencer, *Aspidaster bulbiferus* (Forbes) и *Valettaster argus* Spencer. На о-ве Уайт найдена *Calliderma smithiae* (Forbes). В северо-восточной Англии в зоне *H. planus* отмечались *Calliderma smithiae* (Forbes), *Crateraster quinqueloba* (Goldfuss), *Metopaster parkinsoni* (Forbes), *Pycinaster humilis* Spencer, *Lophidiaster ornatus* Spencer, *Stauranderaster coronatus* (Forbes), *Valettaster argus* Spencer.

Во Франции (Нормандия) в зоне *H. planus* отмечались остатки *Calliderma smithiae* (Forbes), *Crateraster quinqueloba* (Goldfuss), *Cr. obtusus* Spencer, *Metopaster parkinsoni* (Forbes), *Pycinaster humilis* Spencer, *Aspidaster bulbiferus* (Forbes), *Stauranderaster gibbosus* Spencer.

В Дании (Арнагер) в верхнем туроне отмечался *Metopaster thoracifer* (Geinitz) (Rasmussen, 1950).

В Северной Америке (США) в Монтане в "сланцах Колорадо", датированных туроном-началом сенона (Шухерт, 1955), описан *Lophidiaster montanus* (Doug-

las), а в Калифорнии в формации Чико (турон) — *Lophidiaster matilijaensis* (Durham et Roberts) и *Henricia* (?) *venturana* Durham et Roberts.

В СССР в верхнем туроне Вольно-Подольской плиты указывается *Metopaster* cf. *parkinsoni* (Forbes) и "*Pentagonaster*" aff. *megalopax* Sladen (Гинда, 1969, 1971). В турон-коньякских отложениях Мангышлака (Суллу-Капы) найдены *Metopaster* cf. *thoracifer* (Geinitz) и *Ophryaster* sp.

В коньякское время существовало не менее 16 семейств (как в сеномане и в туроне) и 30-33 рода, однако находками представлены всего 23 вида из 11 родов и 4-х семейств, из которых всего один вид и род — из Азии (СССР, Туаркыр), остальные из Западной Европы. Больше всего астероидей отмечалось в коньякских отложениях Англии (Spencer, 1913).

В нижнем и низах верхнего коньяка<sup>1</sup> в юго-западной (Дорсет и Девон) и юго-восточной (Сассекс, Кент, Серрей и Хэмпшир) Англии В.К. Спенсер (Spencer, 1913) указывает *Calliderma smithiae* (Forbes), *Crateraster quinqueloba* (Goldfuss), *Metopaster parkinsoni* (Forbes), *M. uncatus* (Forbes), *Pycinaster humilis* Spencer, *Stauranderaster boysi* (Forbes), *St. coronatus* (Forbes), *St. pistilliferus* Forbes, *Aspidaster bulbiferus* (Forbes), *Valettaster ocellatus* (Forbes), *V. argus* Spencer, *Lophidiaster ornatus* Spencer.

В верхнем коньяке<sup>2</sup> в юго-восточной Англии (Кент, Сассекс, Хэмпшир и о-в Уайт) отмечались *Calliderma smithiae* (Forbes), *Crateraster quinqueloba* (Goldfuss), *Metopaster parkinsoni* (Forbes), *M. uncatus* (Forbes), *M. exculptus* Spencer, *M. hunteri* (Forbes), *Pycinaster angustatus* (Forbes), *Aspidaster bulbiferus* (Forbes), *Stauranderaster boysi* (Forbes), *St. gibbosus* Spencer, *St. pistilliferus* (Forbes), *St. coronatus* (Forbes), *Valettaster argus* Spencer, *V. ocellatus* (Forbes), *Arthraster cristatus* Spencer. В коньяке Кента найден *Chomataster marginatus* (Sladen); в верхнем коньяке Серрея (зона *M. coranguinum*) — *Ophryaster lunatus* Woodward. В верхнем коньяке Уилтшира (юго-западная Англия) — *Metopaster exculptus* Spencer. В верхнем коньяке (зона *M. coranguinum*) северо-восточной Англии в Йоркшире найден *Ophryaster magnus* Spencer в Норфолке — *Oph. lunatus* Woodward.

Во Франции верхнеконьякские морские звезды отмечаются в верхнем коньяке в Нормандии: *Calliderma smithiae* (Forbes), *Crateraster quinqueloba* (Goldfuss), *Metopaster parkinsoni* (Forbes), *M. exculptus* Spencer, *M. uncatus* (Forbes), *M. quadratus* Spencer, *M. hunteri* (Forbes), *Pycinaster angustatus* (Forbes), *Stauranderaster boysi* (Forbes), *St. pistilliferus* Forbes, *Aspidaster bulbiferus* (Forbes), *Valettaster argus* Spencer, *V. ocellatus* (Forbes), и *Arthraster cristatus* Spencer.

В СССР единственная находка, по-видимому, коньякской астероидей — *Recurvaster* cf. *radiatus* Spencer из Туркмении (Туаркыр).

Два коньякских вида существует с раннего мела, 6 — с сеномана, 7 — с турона и 8 — новых. Большая часть видов переходит в более поздние отложения.

В сантонском веке существовало не менее 17 семейств и 37 родов астероидей, из которых известны находки 24 видов из 18 родов и 6 семейств. Среди них всего три вида из трех родов и одного семейства из СССР, 16 видов из девяти родов из Западной Европы (Англия, Франция, ГДР и ФРГ), девять видов из семи родов из Африки (Египет) и один — из Северной Америки.

Как и в коньякских отложениях, больше всего астероидей отмечалось в сантоне Англии (Кент, Сассекс, Хэмпшир и Йоркшир), несколько меньше — во Франции (Сев. Франция и окрестности Парижа, деп. Вандом) и ФРГ (Вестфалия, Гольштейн). В слоях с *Marsupites* и *Uintacrinus* (верхний сантон) Западной Европы отмечались следующие виды (Spencer, 1913): *Lophidiaster*

<sup>1</sup> Спенсер (Spencer, 1913) характеризует эти отложения как "зону *Micraster cortestudinarium* + нижняя четверть зоны *M. coranguinum*."

<sup>2</sup> Спенсер (Spencer, 1913) называет эти отложения "верхними 3/4 зоны *M. coranguinum*."

*ornatus* Spencer, *Arthraster cristatus* Spencer, *Metopaster parkinsoni* (Forbes), *M. quadratus* Spencer, *M. uncatatus* (Forbes), *M. thoracifer* (Geinitz), *Pycinaster angustatus* (Forbes), *Calliderma smithiae* (Forbes), *Crateraster quinqueloba* (Goldfuss), *Valettaster argus* (Forbes), *Stauranderaster pistilliferus* Forbes, *St. gibbosus* Spencer, *St. senonensis* (Valette), *Aspidaster bulbiferus* (Forbes) и *Hadranderaster simplex* (Geinitz).

В СССР известны сантонские астероиды с Мангышлака — *Recurvaster radiatus* Spencer и *Teichaster* sp. — и с Вольно-Подольской плиты — *Metopaster* cf. *parkinsoni* (Forbes) (Гинда, 1969).

Из Африки (Египет, горный массив Абу-Рош близ Каира) описан своеобразный комплекс видов: *Forbesiaster gaensis* Jux, *F. wrighti* Loriol, *Recurvaster lorioli* Jux, *Spenceria teilhardi* Loriol, *Pachiaster aegyptiacus* Loriol, *Chariaster elegans* Loriol, *Comptonia schlumbergeri* Loriol, *C. fourteaui* Loriol, *Sladenia fourteaui* (Loriol) (Jux, 1957).

В остинском мелу (коньяк-сантон) США (Техас) найден *Crateraster maccheri* (Adkins) (Durham, Roberts, 1948).

Комплекс видов практически совпадает с коньякским. В западной Европе впервые появляется в сантоне всего один новый вид *Stauranderaster senonensis* (Valette), живший до маастрихта. Семь африканских видов (и пять родов), характерных только для сантона, не встречены больше нигде и, возможно, являются эндемиками.

Из 17 семейств и не менее 34 родов, существовавших в кампане, в ископаемом состоянии встречено около 45 видов из 18 родов и четырех семейств. Число известных видов и многочисленность находок больше чем в любом из нижележащих ярусов верхнего мела. Кампанские астероиды найдены в отложениях Западной Европы, Азии (СССР), Новой Зеландии и, возможно, Северной Америки (США).

Наиболее многочисленные комплексы видов известны из кампана Англии и ФРГ. В Англии в нижнем кампане (зоны *Actinocamax quadratus* и *Offaster pilula*) в Девоне, Дорсете, Уилтшире, Хэмпшире, Сассексе и Йоркшире указываются *Calliderma smithiae* Forbes, *Crateraster quinqueloba* Goldfuss, *Cr. quinqueloba* var. *depressus* Spencer, *Metopaster parkinsoni* (Forbes), *M. exculptus* Spencer, *M. rugatus* (Forbes), *M. uncatatus* (Forbes), *M. quadratus* Spencer, *M. decipiens* Spencer, *M. hunteri* (Forbes), *M. steinforthi* Wright, *Recurvaster blackmorei* Rasmussen, *Pycinaster magnificus* Spencer, *Chomataster rectus* Schulz et Weitschat, *Lophidiaster pygmaeus* von Hagenov, *Hadranderaster simplex* Geinitz, *H. perforatus* (Geinitz), *Stauranderaster gibbosus* Spencer, *St. pistilliferus* Forbes, *St. boysi* Forbes, *St. senonensis* Valette, *Aspidaster bulbiferus* Forbes, *Valettaster argus* Spencer, *V. ocellatus* Forbes (Spencer, 1913; Schulz, Weitschat, 1975).

В более высоких горизонтах нижнего кампана ("переходные слои" и "нижний мукронатовый мел" по Спенсеру, зона *Isomicraster gibbus*) в Дорсете, на о-ве Уайт и в Норфолке встречены следующие виды: *Metopaster parkinsoni* (Forbes), *M. uncatatus* (Forbes), *M. decipiens* Spencer, *M. hunteri* (Forbes), *Calliderma smithiae* Forbes, *Crateraster quinqueloba* Goldfuss, *Teichaster favosus* Spencer, *Pycinaster magnificus* Spencer, *Chomataster rectus* Schulz et Weitschat, *Ophryaster oligoplax* Sladen, *Hadranderaster simplex* Geinitz, *Stauranderaster senonensis* Valette и *Valettaster argus* Spencer (Spencer, 1913; Schulz, Weitschat, 1975).

В верхнем кампане Англии ("средний мукронатовый мел", зона *Trachyscapites siniger* и *Bostrychoceras polyplacum*) в Норфолке ("Вейбурнский мел", Шерингэм, Норвич) отмечались *Calliderma smithiae* Forb., *Chomataster praecursor* Spencer, *Ch. rectus* Schulz et Weitschat, *Ch. alseni* Schulz et Weitschat, *Metopaster* cf. *quadratus* Spencer, *M. icenicus* Wright, *M. undulatus* var. *rugosa* Spencer, *Pycinaster magnificus* Spencer, *P. crassus* Spencer, *Ophryaster oligoplax* Sladen и *Lophidiaster pygmaeus* von Hagenov, а в "Бистонском мелу" Норфолка (верхи верхнего кампана) — *Chomataster spenceri* Rasmussen. В "среднем мукронатовом мелу" в Стадленде (графство Дорсет) отмечались *Metopaster parkinsoni* (Forbes), *M. undulatus* Spencer, *Teichaster favosus* Spencer, *Calliderma smithiae* Forbes, *Crateraster quinqueloba* Goldfuss и *Chomataster studlandensis*

Schulz et Weitschat. Кроме того в кампане Англии указывается *Sphaeriodiscus bourgueti* (Perrier) (Spencer and Wright, 1966).

Богатый комплекс видов описан из кампана ФРГ, в Шлезвиг-Гольштейне (Легердорф и Кромсмор) и Нижней Саксонии (Хеммор) (Schulz, Weitschat, 1971, 1975). В нижнем кампане отмечались: *Metopaster parkinsoni* Forbes, *M. polyplacus* Schulz et Weitschat, *M. uncatu*s (Forbes), *M. rugatus* (Forbes), *M. cf. quadratus* Spencer, *M. cf. decipiens* Spencer, *M. cf. undulatus* Spencer, *M. steinforthi* Wright, *Recurvaster cf. blackmorei* Rasmussen, *Chomataster ornatus* Schulz et Weitschat, *Ch. rectus* Schulz et Weitschat, *Pycinaster angustatus* Forbes, *P. magnificus* Spencer, *Ceramaster* sp., *Calliderma smithiae* Forbes, *Stauranderaster dorecki* Schulz et Weitschat, *St. ? senonensis* Valette. В верхнем кампане ФРГ — *Metopaster praetumidus* Schulz et Weitschat, *M. cf. undulatus* Spencer, *Recurvaster cf. radiatus* (Spencer), *Chomataster studlandensis* Schulz et Weitschat, *Ch. alseni* Schulz et Weitschat и *Aspidaster cf. bulbiferus* Forbes. Кроме того из кампана Легердорфа указывается *Tosia laevis* (Br.-Nielsen) (Schulz, Weitschat, 1971).

Во Франции в нижнем кампане (зона *O. pilula*) в департаменте Йонн указывается *Metopaster parkinsoni*, *Pycinaster magnificus*, *Stauranderaster senonensis* и *Aspidaster bulbiferus*, а в Северной Франции (близ Бове, департамент Уаза) кроме вышеназванных видов, еще *Calliderma smithiae*, *Crateraster quinqueloba*, *Stauranderaster boysi* Forbes и *Valettaster ocellatus* Forbes. В более высоких горизонтах нижнего кампана Франции, соответствующих "нижнему мукронатовому мелу" Англии, указываются *Crateraster quinqueloba* Goldfuss, *Metopaster uncatu*s Forbes, *M. hunteri* (Forbes), *Pycinaster magnificus* Spencer, *Stauranderaster pistilliferus* Forbes, *Aspidaster bulbiferus* Forbes и *Valettaster argus* Spencer. В верхнем кампане Медона, близ Парижа ("средний мукронатовый мел") найден *Chomataster praecursor* Spencer (Spencer, 1913).

В северо-восточной Швеции в "обломочном мелу" (нижний кампан, соответствующий зоне *A. quadratus*) отмечен *Metopaster uncatu*s Forbes, *M. cristagalli* Spencer, *M. parkinsoni calcar* Spencer, *Pycinaster* sp. и *Lophidiaster* sp., а в зеленых песчаниках Кепинге (верхний кампан, "средний мукронатовый мел", зона *Trachyscapites spiniger*) — *Chomataster praecursor*.

В сеноне Новой Зеландии найдена *Hippasteria antiqua* Fell (1972).

В США (Теннесси) в формации Риплей (кампан-маастрихт) описан *Metopaster tennesseeensis* Wade. В верхнем мелу (серия Нанаимо в штате Вашингтон) — *Sucia suavis* Blake (возможно, кампанского возраста).

В СССР кампанские астероидеи известны на п-ове Мангышлаке (долина Ханга-Баба, балка Акшаул, мыс Тюб-Караган): *Chomataster* sp., *Pycinaster magnificus*, *Teichaster favosus* Spencer, *Recurvaster radiatus* (Spencer), *Crateraster cf. quinqueloba*, *Tosia cf. laevis* (Br.-Nielsen), *Metopaster* sp., *Stauranderaster senonensis* и *Aspidaster bulbiferus*.

Комплекс кампанских видов сходен с сантонским и маастрихтским. В раннем кампане продолжает существовать много сантонских видов (12). В кампане появляется шесть характерных для маастрихта видов: *Teichaster favosus* Spencer, *Ophryaster oligoplax* Sladen, *Tosia laevis* Br.-Nielsen, *Metopaster undulatus* Spencer, *Pycinaster crassus* Spencer, *Lophidiaster pygmaeus* Hagenov. Фауна астероидей в кампане многочисленнее, чем в сантоне, но не столь богата, как в маастрихте.

В маастрихте существовало не менее 32 родов из 16 семейств, из которых находками представлены 29 видов из 15 или 16 родов и 6 или 7 семейств (не ясно к какому ярусу относится находка позднемеловой офидиастериды *Linckia Nardo* из Англии).

Отложения маастрихта содержат наиболее богатую фауну морских звезд, преимущественно вальватид (гониастерид), а также пустулозид (стаурандерастерид). Морские звезды типично сенонского облика в маастрихте испытали максимальный расцвет. Из 29 видов, существовавших в маастрихте, подавляющее большинство найдено в Европе, около 10 видов — в Азии, 2 вида — в Северной Америке, 3 — в Новой Зеландии. Находки были сделаны в Голландии,

Англии, ГДР, ФРГ, Франции, Бельгии, Швеции, в Советском Союзе — в Крыму, Донбассе и на Мангышлаке (включая Зап. Чинк Устюрта).

Наиболее богаты комплексы маастрихта Дании (Rasmussen, 1945, 1950). В нижнем маастрихте Дании (Аальборг, береговые обрывы мыса Мен): *Metopaster tumidus* Spencer, *M. undulatus* Spencer, *Recurvaster radiatus* Spencer, *Teichaster favosus* Spencer, *Chomataster acules* Spencer, *Ch. spenceri* Rasmussen, *Ch. wrighti* Rasmussen, *Ophryaster magnus* Spencer, *Stauranderaster mixtus* Br.-Nielsen, *Valettaster ocellatus* (Forbes), *Lophidiaster pygmaeus* Hagenow, *Asterias* sp. (табл. 17).

В верхнем маастрихте Дании (Ерслев в Ютландии, "белый мел" мыса Стевн на о-ве Зеландия): *Metopaster poulseni* Br.-Nielsen, *M. undulatus* Spencer, *Recurvaster radiatus* Spencer, *Tosia laevis* (Br.-Nielsen), *Pycinaster crassus* Spencer, *Chomataster acules* Spencer, *Ch. wrighti* Rasmussen, *Stauranderaster mixtus* Br.-Nielsen, *Valettaster ocellatus* (Forbes), *Lophidiaster pygmaeus* Spencer. В.К. Спенсер и К.В. Райт (Spencer, Wright, 1966) указывают в маастрихте Дании *Ceramaster? dividuus* (Rasmussen). Г.В. Расмуссен распространение этого вида ограничивает верхним данием (Rasmussen, 1950).

Для нижнего маастрихта наиболее характерны *Metopaster tumidus*, *Chomataster spenceri* и *Ophryaster magnus*, для верхнего — *Metopaster poulseni*, *Tosia laevis* и *Pycinaster crassus*. Расмуссен выделил в маастрихте две зоны по астероидеям: зона *Metopaster tumidus* — нижний маастрихт, и зона *M. poulseni* верхний маастрихт.

В ГДР на о-ве Рюген (близ Засница) в маастрихте были найдены: *Metopaster tumidus*, *M. undulatus*, *M. poulseni*, *M. aff. poulseni*, *Recurvaster radiatus*, *Teichaster favosus*, *Pycinaster rasmusseni* Müller, *Chomataster acules*, *Ch. spenceri*, *Ophryaster magnus* Spencer, *Stauranderaster? dorecki* Schulz et Weitschat, *Valettaster ocellatus* (Forbes), *Lophidiaster pygmaeus* и 6 видов *Asterias* (*Asterias* sp. a, b, c, d, e, f) (Müller, 1953, 1956, 1960; Schulz, Weitschat, 1971). В.К. Спенсер (Spencer, 1913) также указывает *Arthraster cristatus* Spencer.

В ФРГ из верхов нижнего — низов верхнего маастрихта Хеммора (Ниж. Саксония) описаны *Metopaster tumidus* (низы верхнего маастрихта), *M. poulseni* Br.-Nielsen, *Recurvaster gibber* Schulz et Weitschat, *Chomataster acules*, *Ch. wrighti*, *Ch. spenceri* Rasmussen и *Ch. sp. aff. acules*. С границы верхнего и нижнего маастрихта Кромсмора (Гольштейн) — *Metopaster tumidus* (Schulz, Weitschat, 1975).

В Англии в "верхнем мукронатовом мелу" Тримингема (Норфолк) найдены *Metopaster tumidus* Spencer, *M. undulatus*, *Recurvaster radiatus*, *Chomataster acules*, *Ch. aff. acules* (в нижнем маастрихте), *Ch. spenceri* Rasmussen, *Pycinaster crassus*, *Ophryaster oligoplax*, *Teichaster favosus*, *Aspidaster bulbiferus*, *Stauranderaster senonensis*, *Valettaster ocellatus*, *Lophidiaster pygmaeus* (Spencer, 1913; Wright, 1940; Rasmussen, 1950; Schulz, Weitschat, 1975).

В верхнем маастрихте Бельгии, в "верхнем мукронатовом мелу" по Спенсеру (зона *Scaphites constrictus*) (отмечены *Lophidiaster pygmaeus*, *Metopaster tumidus*<sup>1</sup>), *Pycinaster crassus*, *Teichaster favosus*, *Chomataster acules*, *Aspidaster bulbiferus* и *Stauranderaster senonensis* (Spencer, 1913).

В верхней части зеленых песчаников Кёпинге в Швеции, соответствующих "верхнему мукронатовому мелу" (зона *Sc. constrictus*, маастрихт), — *Chomataster spenceri* Rasmussen.

Из предположительного маастрихта Северной Америки указываются *Metopaster tennesseensis* Wade (формация Риплей, в Теннесси, датируемая кампаном-маастрихтом) и *M. browni* Weller (песчаники формации Фокс-Хилл, в Вайоминге) (Durham, Roberts, 1948). Также возможно, что *Sucia suavis* Blake, найденная в верхнем мелу группы Нанаимо в штате Вашингтон, относится к маастрихту.

<sup>1</sup> Возможно, под названием *Metopaster tumidus* подразумеваются маргиналии *M. poulseni*. Последний из этих двух весьма сходных видов был описан лишь в 1943 г.

В СССР наиболее многочисленные находки ископаемых морских звезд были сделаны в маастрихте Мангышлака: *Metopaster tumidus*, *M. poulsenii*, *M. spenceri*, *Metopaster* sp., *Recurvaster radiatus*, *Pycinaster crassus*, *Chomaster acules*, *Teichaster favosus*, *Ophryaster magnus*, *Stauranderaster* cf. *senonensis*, *Asterias* sp. (Белыева, 1974; Беляева, 1974). В Крыму в ряде местонахождений найдены разрозненные маргиналии *Metopaster* sp., *Teichaster* sp., *Pycinaster* sp., *Chomaster acules*, *Ophryaster* sp. и *Lophidiaster* sp. Из нижнего маастрихта Северного Донбасса определены *Teichaster* sp., *Chomataster acules* и *Pycinaster* sp.

Маастрихтская фауна астероидей отличается большим видовым разнообразием. Скелетные элементы маастрихтских морских звезд крупные и массивные. Многочисленные местонахождения часто обладают массовыми скоплениями табличек. 13 видов переходят из кампана, около 20 специфичны для маастрихта, два-три переходят в даний.

В датском веке существовало не менее 16 семейств и 31 рода астероидей (несколько меньше, чем в маастрихте), из них находками представлены около 30 видов всего из 9 родов и 4 семейств. По сравнению с маастрихтом, в дании начинается спад как в видовом, родовом и семейственном многообразии, так и в частоте и массовости находок.

Морские звезды найдены в датских отложениях Дании (стратотипический разрез), Бельгии, Австрии, Швеции, Гренландии, Польши и СССР - в Крыму и на Мангышлаке. Известно около 30 датских видов из Европы, не менее семи из СССР и один - из Северной Америки.

Для нас наиболее интересны комплексы датских морских звезд Дании. Расмуссен (Rasmussen, 1950) делит даний на три подъяруса: нижний, средний и верхний. В нижнем дании (береговые обрывы мыса Стевн на о-ве Зеландия, и другие местонахождения) известен следующий комплекс морских звезд: *Metopaster kagstrupensis* Br.-Nielsen, *M. spenceri* Br.-Nielsen, *M. planus* Br.-Nielsen и *Teichaster anchylus* Br.-Nielsen. В среднем дании (Факсе, Рейструп, Дамхус Аа): *Metopaster elevatus* Br.-Nielsen, *M. planus* Br.-Nielsen, *M. maculatus* Br.-Nielsen, *Ceramaster granulatus* Rasmussen, *Recurvaster mammillatus* Gabb, *Teichaster retiformis* (Spencer), *Pycinaster danicus* Br.-Nielsen, *Chomaster acules* Spencer, *Stauranderaster pyramidalis* Spencer, *St. miliaris* Br.-Nielsen, *St. speculum* Br.-Nielsen, *Lophidiaster punctatus* Br.-Nielsen, *Valettaster ocellatus* (Forbes). В верхнем дании (Копенгаген<sup>1</sup>), Сальтхольм, Треллэе, Херфольге, Аргерсборггаард, мыс Бредstrup, Менстед, Вормарк) - *Metopaster planus* Br.-Nielsen, *M. carinatus* Br.-Nielsen, *Ceramaster dividius* (Rasmussen), *Recurvaster mammillatus* Gabb, *R. communis* Br.-Nielsen, *Teichaster retiformis*, *Pycinaster danicus* Br.-Nielsen, *P. cornutus* Rasmussen, *P. rosenkrantzi* Br.-Nielsen, *Chomataster acules*, *Stauranderaster miliaris*, *St. speculum*, *Lophidiaster postornatus* Rasmussen, *L. punctatus* Br.-Nielsen, *Valettaster ocellatus*, *V. granulatus* Br.-Nielsen.

Г.В. Расмуссен (Rasmussen, 1950) установил в датском ярусе Дании три зоны, охарактеризованные морскими звездами. В самых низах дания, в "известняках с церитиумами" (зона А по Одуму) астероидей не известны; зона *Metopaster kagstrupensis*, *M. spenceri* и *Teichaster anchylus* отвечает верхней части нижнего дания (зона В по Одуму, с *Tylocidaris oedumi* и *T. abildgaardii*); зона *Metopaster elevatus* соответствует среднему данию (зона С по Одуму, с *T. brunniichi*); зона *Ceramaster dividius*, *Pycinaster cornutus*, *P. rosenkrantzi* и *Astropecten postornatus* соответствует верхнему данию (зона D, с *T. vexillifera*).

В Западной Гренландии (полуостров Нугссуак) в нижнедатских отложениях в формации Канглия, морские звезды не найдены. В верхнем дании, в формации Агатдал (местонахождения Туррителлаклофт, Агатдал, Маррейт Китдлит) вместе с морскими лилиями и офиурами были найдены морские звезды *Lophidiaster postornatus* Rasmussen, *Teichaster retiformis* (Spencer) и *Ceramaster obtu-*

<sup>1</sup> А.Л. Яншин (1953) отнес "копенгагенские мергели" к танетскому ярусу палеоцена, в то же время считая монс аналогом датского яруса; М. Жинью (1950) - к монскому ярусу; Д.П. Найдин (1972) - к верхнему данию.

sus Rasmussen. Два из этих видов – общие с верхнедатскими видами Дании (Rasmussen, 1972).

В датских отложениях Южной Швеции (карьеры Клагсхамна и Лимнхамна на берегу пролива Эресунн, к югу от Мальмё) были найдены морские звезды того же комплекса, что и в Дании (Rasmussen, 1972).

В датских отложениях Бельгии встречены *Metopaster kagstrupensis* Br.-Nielsen, *M. spenceri* Br.-Nielsen, *M. carinatus* Br.-Nielsen, *Stauranderaster milliaris* Br.-Nielsen, *Valettaster granulatus* Br.-Nielsen, *Chomataster acules* Spencer (Rasmussen, 1972).

В дании Австрии, близ Вены, были найдены остатки *Metopaster* sp.; под Хайдхофом (к северу от Вены) – *Lophidiaster punctatus* и *Teichaster retiformis* (Rasmussen, 1972).

Из предположительно датских (а возможно, и верхнемаастрихтских) отложений Центральной Польши (буровые скважины Пулавы) указывались остатки *Astropecten* sp., *Chomataster* sp. cf. *acules*, *Teichaster* sp. (Maryanska, Popiel-Barczyk, 1969). В предположительно дании Боричева в Центральной Польше известны находки маргиналий *Astropecten* cf. *postornatus*, *Chomataster?* sp. и *Teichaster?* sp. (Rasmussen, 1972).

В Северной Америке [Нью-Джерси, Винчен-таунский известняк, который, по мнению Г.В. Расмуссена (Rasmussen, 1950), – датского возраста, а другими исследователями относится то к палеоцену (Шухерт, 1957), то к эоцену (Durham, Roberts, 1948)] найдены *Recurvaster mammillatus* Gabb и остатки астероидей, фигурирующие под названием *Pentaceros asperulus* Clark (Durham, Roberts, 1948). Расмуссен (Rasmussen, 1950) подчеркивает сходство винчен-таунских астероидей с датскими видами Дании.

В СССР разрозненные маргиналии морских звезд найдены в дании Восточного Крыма (г. Айлякма-Кая, г. Бурундук-Кая, р. Бельбек): *Lophidiaster postornatus*, *L. cf. punctatus*, *Recurvaster* sp., *Teichaster retiformis*, *T. cf. anchylus*, *Chomataster* sp., *Pycinaster* cf. *cornutus* Rasmussen. На Мангышлаке и Зап. Чинке Устюрта (местонахождения Суллу-Капы, овраг Кендерли, Бурлю, р-н кладбища Табаната, восточный склон г. Тузбаир, р-н колодца Усак) датско-монская толща мелоподобных известняков обычно не расчленяется. Остатки (преимущественно разрозненные скелетные элементы) морских звезд из нижней части толщи, относящейся, видимо, к датскому ярусу, принадлежат астропектинидам (*Lophidiaster postornatus*, *L. cf. punctatus*), гоннастеридам (*Teichaster*, *Chomataster* cf. *acules*, *Hippasteria* cf. *tuberculata* (Forbes), *Metopaster*, *Phocidaster*, *Pycinaster*) и стаурандерастеридам (*Stauranderaster*).

По видовому составу датский комплекс существенно отличается от маастрихтского, по родовому же – почти не отличается, хотя среди датских астероидей значительно увеличивается число астропектинид (которых в маастрихте было очень мало), а типичных для маастрихта представителей рода *Metopaster* становится гораздо меньше. Расмуссен (Rasmussen, 1950) указывает в датском ярусе Дании несколько видов *Metopaster*, тогда как на Мангышлаке и в Крыму *Metopaster* в дании почти не представлен (имеются единичные находки, видимо, одного вида). Возможно, в датском ярусе доживают последние представители этого рода, и хотя В.К. Спенсер и К.В. Райт (Spencer, Wright, 1966) указывают его распространение до миоцена, однако находки его в последатском палеогене не известны, да и объем этого рода точно не определен. Основную часть датских астероидей, как и более поздних палеоценовых, составляют астропектиниды (*Lophidiaster*), роды *Teichaster* и *Recurvaster*; также попадаются редкие таблички *Stauranderaster* и *Phocidaster*. Последний род, указанный В.К. Спенсером (Spencer, 1913) и Райтами (Wright, Wright, 1940) из альба и сеномана Англии, но пока не встреченный в сеноне, как будто бы появляется в датско-монских отложениях Мангышлака.

В монсе, по-видимому, существовали те же семейства и роды (за исключением двух или трех, возможно, закончивших существование в дании), что и в дании, однако достоверных монских находок крайне мало: они представлены единичными изолированными маргиналиями пяти-семи видов и родов и трех семейств из Европы (Бельгия, Швеция и, возможно, Дания) и Азии (СССР).

Для нас наиболее интересными были бы астероиды из стратотипического разреза г. Монса в Бельгии. В "грубых известняках" Монса (*Montian Calcaire grossier de Mons*), описанных Корне и Бриаром в 1865 г., остатки иглокожих не отмечались, и породы эти не переизучались много лет. Однако Расмуссен (Rasmussen, 1972) обнаружил в маленьком образце из Монса (в Брюссельском музее) несколько маргиналий *Teichaster* sp. и *Astropecten* sp. (последняя находка, по-видимому, относится к роду *Lophidiaster*).

В Дании монским отложениям соответствует геерский ярус, представленный Леллингской формацией (зеландские зеленые песчаники и мергели). Астероиды встречаются в базальных конгломератах над кровлей датских отложений в районе Копенгагена (Сване-моллен, Вестре Газверк) и в Ютландии (Хваллесе). Они принадлежат к датским видам (*Ceramaster dividuus* (Rasmussen), *Pycinaster cornutus* Rasmussen) и являются, видимо, переотложенными (так же, как и другая верхнедатская фауна).

В самом геерском ярусе формации Леллинге морских звезд не найдено. Отметим, что остатки криноидей из местонахождений Эгсмарка и Басбалле близ Эбельтофта, где базальные конгломераты над кровлей дания не вскрыты, принадлежат датским видам. По-видимому, датские виды иглокожих дожили до геерского (монского) века.

В Южной Швеции палеоценовые отложения известны в Клагсхамне и нескольких других местах. Они представлены базальным конгломератом, лежащим на датских известняках и несколькими метрами глауконитовых песчаников и мергелей геерского яруса, где встречены переотложенные остатки датских видов астероидов (как и в Дании).

В СССР отложениям монского яруса соответствует инкерманский ярус в Крыму, где достоверных находок морских звезд пока нет.

На Мангышлаке и в разрезах Западного Чинка Устюрта (район кладбища Табаната, Бурлю, Восточный Байсарлы, овраг Кендерли) к монсу относится верхняя часть нерасчлененной датско-монской толщи органогенно-обломочных известняков. Остатки морских звезд, гораздо худшей сохранности, чем в маастрихте, по внешнему облику очень похожи на таковые из нижней части толщи, относящейся к данию. Те и другие скорее близки к вышенайденным палеоценовым, чем к маастрихтским. Это астропектиниды (*Lophidiaster postornatus*), стаурандерастериды *Stauranderaster* и гониастериды *Recurvaster* cf. *mammillatus*, *Teichaster*, *Phocidaster*, *Pycinaster*, *Metopaster* и *Hippasteria*.

В танете существовали те же семейства и роды, что и в монсе, представленные редкими находками из Европы (Австрия), Северной Америки (США) и Азии (СССР) — восемь — десять видов из шести родов и трех семейств.

В стратотипическом разрезе мыса Танет в Англии морские звезды не известны. Нет их и в Дании (Кертеминдская формация, предположительно, ланденский ярус). В Австрии, в верхнем палеоцене (ланденский ярус, зона *Globigerina velascoensis*) А. Розенкрантцем в р-не Кройсбаха были найдены маргиналии *Lophidiaster haunsbergensis* Rasmussen, *L. inversus* Rasmussen, *L. aff. pugmaeus* Spencer и *Teichaster lamberti* Valette (Rasmussen, 1972).

В США в известняках Винсентаун (Нью-Джерси), возможно, относящихся к ланденскому ярусу<sup>1</sup> (Шухерт, 1957) найден *Recurvaster mammillatus* Gabb и др. (Gabb, 1876).

В СССР разрозненные маргиналии, видимо, из танета, были найдены в разрезах Западного Чинка Устюрта (район кладбища Табаната, овраг Кендерли, г. Актау): *Stauranderaster* sp., *Recurvaster* cf. *mammillatus*, *Ceramaster* sp., *Teichaster* sp. и *Phocidaster* sp. Последний род выше танета не встречен.

В эоцене существовало не менее 16 семейств и 32 родов (хотя одновременно в каждом веке — не более 30 из 32-х), однако находки известны лишь из 12 родов и пяти семейств. В эоцене вымирает три рода: *Coulonia* и *Pentasteria* (в ипре) и *Recurvaster*. С эоцена известно три ныне живущих рода: *Echinaster* (с ипрского века), *Calliaster* и *Pseudarchaster* (с позднего эоцена).

<sup>1</sup> Расмуссен (Rasmussen, 1950) относит эти породы к данию.

Из румынского эоцена известен новый род *Rumanaster* (с единственным видом) неизвестной систематической принадлежности. Астероидеи найдены в эоцене Европы, Азии, Сев. Америки, Африки и Нов. Зеландии.

В ипрское время существовало не менее 16 семейств и 30 родов астероидей, в том числе появился один новый род *Echinaster* M. et Tr.

Редкие находки ипрских морских звезд из пяти или шести родов и видов и трех семейств известны из Европы и Азии (СССР).

В стратотипическом разрезе в Бельгии (г. Ипр) остатков астероидей не найдено. В Дании ипрский ярус представлен формациями Туфф-Клей и Мо-Клей, причем в первой иглокожие не найдены. Во второй, представленной морскими диатомовыми осадками, глинами и туфами в Сев. Ютландии, в р-не пролива Лим-фьорд обнаружено несколько отпечатков *Coulonia colei* (Forbes) и *Echinaster jacobsoni* Rasmussen (Rasmussen, 1972). Вышележащая формация Рёзнес следует за формацией Туфф-Клей без перерыва в осадконакоплении и представлена тонкозернистыми темнокрасными глинами с редкими криноидеями *Isseliocrinus subbasaltiformis*. На востоке п-ова Ютландия, близ Фредерикки, в нижней части формации Рёзнес найдены *Teichaster stokesi* (Forbes).

В Англии нижний эоцен представлен Олдхевенскими и Бэксхотскими слоями, Бэгсхотскими песками и "нижними Брэкшлемскими слоями". "Лондонские глины" в районе Лондона подразделяются английскими геологами на базальный слой и пачки 1-5 и сопоставляются с формацией Рёзнес Дании (Rasmussen, 1972). В окрестностях Лондона в пачках 2-3 найдены *Lophidiaster concavus* Rasm., в пачке 2 - *Teichaster stokesi* (Forbes), в пачке 5 - *Coulonia colei*. На о-ве Шеппи в средней и верхней частях "лондонских глин", соответствующих пачкам 4-5 найдены *C. colei*, *Hippasteria tuberculata* (Forb.), *Teichaster stokesi* (Rasmussen, 1972). Из "нижних Брэкшлемских слоев" заливов Брэкшлем и Вайтклифф (Сассекс) отмечались находки неопределимых маргиналий. *Pentasteria* (*Archastropecten*) указывается в ипрском ярусе Европы (Spencer, Wright, 1966).

В Нижней Галилее, у г. Нефа (Израиль) в сланцах нижнего эоцена была найдена рука морской звезды из семейства астропектинад, отнесенная М. Авнимелехом (Avnimelech, 1961) к роду *Astropecten* (видимо, *Lophidiaster* sp.).

В СССР в ипрских глинах Южного Казахстана (скважина близ колодца Аяк-Кудук) найдены отпечатки *Coulonia colei*.

С ипра появляется один новый род *Echinaster* (живущий доныне). Выше ипрского яруса уже не встречаются два рода астропектинад: *Coulonia* и *Pentasteria* (подрод *Archastropecten*). Возможно, они вымерли.

В среднем эоцене существовали те же 16 семейств, что и в нижнем эоцене, и не менее 28 родов (*Coulonia* и *Pentasteria*, известные в ипре, с лютетского яруса уже не встречаются). Из них находками представлены лишь три-четыре рода из трех-четырех семейств, из Европы, Африки и Азии.

В лютетских отложениях Парижского бассейна были найдены *Teichaster lamberti* Valette, *Lophidiaster beirichi* Linstow, *Pycinaster grignonensis* Valette, *Stauranderaster serrata* Rasmussen (Rasmussen, 1966). В Бельгии (окрестности Брюсселя) из верхнелютетских отложений указывается *S. serrata* (Rasmussen, 1966). Находки табличек того же вида были сделаны в Сев. Африке, в Ливии, в верхнелютетских отложениях (Rasmussen, 1966).

В СССР в эоценовых известняках, видимо, лютетских (сопоставляющихся с симферопольским ярусом Крыма) редкие маргиналии *Lophidiaster* sp., *Teichaster* sp. и других гониастерид найдены на Мангышлаке, в разрезах Зап. Чинка Устюрта (в районах кладбища Табаната, оврага Кендерли, колодца Усак).

В позднем эоцене существовали те же шестнадцать семейств и 30 родов; в том числе впервые с верхнего эоцена известны два ныне живущих рода *Pseudarchaster* Sladen и *Calliaster* Gray. Единичными находками представлены четыре-семь родов из четырех-двух семейств.

В Англии в бартонских слоях близ Бартона в Хэмпшире найдены были маргиналии *Lophidiaster granulatus* и *L. crispatus* Linstow (Rasmussen, 1972). В ФРГ и ГДР разрозненные маргиналии отмечались из эоценовых отложений Хаммера, Гётцройтера и Роллграбена в Баварии (Rasmussen, 1972). В эоце-

не Румынии найдены терминальные и маргинальные таблички *Rumanaster uhligi* Popescu-Voitesti 1911 (Spencer, Wright, 1966). Из верхнего эоцена Испании описана гониастерида *Teichaster poritoides* (Des Moulins) (Almirall, 1976).

В верхнем эоцене Сев. Америки в формации Джексон (Джорджия, Галф Коаст) найдены неопределенные таблички астероидей, а в эоцене Южной Каролины - остатки *Asterias* sp. (Durham, Roberts, 1948). В верхнем эоцене Нов. Зеландии указываются *Pseudarchaster* и *Calliaster* (Spencer, Wright, 1966). В Сев. Африке (Ливия), в нерасчлененных верхнеэоценовых-олигоценовых отложениях Киренаика встречен *Stauranderaster laevis* (Des Moulins).

В СССР бартонские астероидей не найдены,

В олигоцене в дополнение к 16 ранее существовавшим семействам появляется новое семейство *Brisingidae*, представленное остатками астероидей из нижнего олигоцена Сев. Америки. В олигоцене периоде существовало не менее 30 родов (из них три новых появляются в раннем олигоцене: *Mistia* Blake из бентопектирид, *Nehalemia* Blake из гониастерид и неизвестный род из бризингид; два эоценовых рода - *Recurvaster* и *Rumanaster* - выше эоцена не встречены). Олигоценые астероидей найдены в Европе, Африке и Сев. Америке, представлены находками из шести родов и пяти семейств.

Обобщение разрозненных данных об астероидеях конца мела-палеогена показывает, что в их развитии заметные изменения произошли на рубеже маастрихта и дании. В маастрихте вымирает одно семейство (*Calliasterellidae*), в дании - ни одного. Астероидей в маастрихте, где они, видимо, испытали расцвет, - типично сенонского облика. Датские астероидей сохраняют лишь некоторые особенности, характерные для позднемиловых (сенонских). Хотя в дании Европы и существовал наиболее типичный для сенона род *Metopaster*, находки его более редки и малочисленны и таблички мельче, чем в маастрихте. В датских отложениях СССР находок *Metopaster* почти нет. В дании встречаются также типичные верхнемеловые роды *Chomataster*, *Phocidaster*, *Valettaster*, вымершие в палеоцене, но тоже значительно реже, чем в маастрихте. Из маастрихта в даний переходят достоверно лишь два вида. Большую роль в дании начинают играть астропектиниды (*Lophidiaster*), а из гониастерид *Teichaster* и *Ceramaster* наиболее типичные и для последатского палеогена в маастрихте прекращают существование два-три рода (*Arthraster* и, возможно, *Sucia* и ? *Aspidaster*), то же можно сказать и о дании (*Chomataster*, *Valettaster*).

Сведения о последатских астероидеях значительно более скудны, чем о верхнемеловых и датских. Все это роды, известные в верхнем мелу или ниже - *Lophidiaster*, *Coulonia*, *Pentasteria*, *Stauranderaster*, *Teichaster*, *Recurvaster*, *Ceramaster*, *Hippasteria*, *Pycinaster*, *Phocidaster*, *Asterias* - за исключением *Echinaster*, *Pseudarchaster* и *Calliaster*, появляющихся в эоцене.

В современных фаунах известно не менее 30 семейств и 322 родов. Из них десять семейств и четыре рода известны из юры (*Astropectinidae*, *Sphaerasteridae*, *Odontasteridae* с родом *Odontaster*, *Goniasteridae* с *Paragonaster*, *Solasteridae* с *Solaster*, *Poraniidae*, *Asterinidae*, *Valvasteridae*, *Zoroasteridae* и *Asteriidae* с *Asterias*); четыре семейства и два рода - с нижнего мела (*Chaetasteridae*, *Echinasteridae* и *Benthopectinidae* с родом *Benthopecten* и *Luidiidae* с *Luidia*); одно семейство и семь родов - с верхнего мела (*Sphaeriodiscus*, *Hippasteria*, *Ceramaster*, *Tosia* и *Calliderma* из гониастерид; *Ophidiasteridae* с родом *Linckia*; *Henricia* из эхинастерид); один род - с ипрского яруса (*Echinaster* из эхинастерид); два рода - с верхнего эоцена (*Calliaster* и *Pseudarchaster* из гониастерид; одно семейство - с олигоцена (*Brisingidae*) и одно семейство и шесть родов - с неогена (*Archasteridae* с *Archaster*; *Mediaster* и *Nymphaster* из гониастерид; *Certonardoa* из офидиастерид; *Lophaster* из солястерид и *Astropecten* из астропектирид).

Время возникновения остальных современных 13 семейств и 300 родов неизвестно, так как ископаемого материала по ним нет. Вероятно, в дальнейшем выявится тождественность части ископаемых и современных родов и станет ясней происхождение некоторых современных родов и семейств; среди новых сборов меловых и палеогеновых астероидей обнаружатся представители

Таблица 13

Стратиграфическое распространение родов морских звезд в кампане - эоцене

Род	В. мел		?	Палеоцен		Эоцен		
	Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет	Ипр	Люгет	Бартон
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Luidiidae								
*Luidia Forbes								
Astropectinidae								
Coulonia Loriol								
Lophidiaster Spencer								
Pentasteria Valette								
Benthopectinidae								
*Benthopecten Verrill								
Stauranderasteridae								
Stauranderaster Spencer								
Aspidaster Loriol								
Hadranderaster Spencer								
Sphaerasteridae								
Valettaster Lambert								
Odontasteridae								
*Odontaster Verrill								
Goniasteridae								
*Ceramaster Verrill								
Metopaster Sladen								
Recurvaster Br.-Nielsen								
*Sphaeriodiscus Fisher								
*Tosia Gray								
*Hippasteria Gray								
*Pseudarchaster Sladen								
*Paragonaster Sladen								
Sucia Blake								
Pycinaster Spencer								
Phocidaster Spencer								
Crateraster Spencer								
Calliderma Gray								
Chomataster Spencer								
Ophryaster Spencer								
Teichaster Spencer								
*Calliaster Gray								
Ophidasteridae								
*Linckia Nardo								
Solasteridae								
*Solaster Forbes								
Poraniidae								
*Tylaster Dan. et Koren								
Echinasteridae								
*Henricia Gray								
*Echinaster Müller et Troschel								
Calliasterellidae								
Arthraster Forbes								
Asteriidae								
*Asterias Linne								
Incertae sedis								
Rumanaster Popescu-Voitesti								

Таблица 14

Стратиграфическое распространение видов морских звезд в кампане - танете

Стратиграфическое распространение					Вид	Географическое распространение
В. мел		Палеоцен				
Кампан	Мастрихт	Дания	Монс	Танет		
1	2	3	4	5	6	7
					I. Paxillosida	
					<i>Lophidiaster ornatus</i> Spencer	Зап. Европа
					<i>Lophidiaster pygmaeus</i> von Hagenow	Зап. Европа
					<i>Lophidiaster</i> sp.	Крым, Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Lophidiaster punctatus</i> Br.-Nielsen	Зап. Европа, Крым
					<i>Lophidiaster</i> cf. <i>punctatus</i> Br.-Nielsen	Крым, Мангышлак
					<i>Lophidiaster postornatus</i> Rasmussen	Мангышлак, Крым, Зап. Европа, Гренландия
					<i>Lophidiaster inversus</i> Rasmussen	Зап. Европа
					<i>Lophidiaster haunsbergensis</i> Rasmussen	Зап. Европа
					<i>Lophidiaster</i> aff. <i>pygmaeus</i> Spenc.	Зап. Европа
					II. Pustulosida	
					<i>Stauranderaster pistilliferus</i> Forbes	Зап. Европа
					<i>Stauranderaster boysii</i> (Forbes)	Зап. Европа
					<i>Stauranderaster gibbosus</i> Spencer	Зап. Европа
					<i>Stauranderaster dorecki</i> Schulz et Weitschat	Зап. Европа
					<i>Stauranderaster senonensis</i> (Valette)	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Stauranderaster mixtus</i> Br.-Nielsen	Зап. Европа
					<i>Stauranderaster miliaris</i> Br.-Nielsen	Зап. Европа
					<i>Stauranderaster pyramidalis</i> Spencer	Зап. Европа
					<i>Stauranderaster speculum</i> Br.-Nielsen	Зап. Европа
					<i>Stauranderaster</i> sp.	Мангышлак
					<i>Aspidaster bulbiferus</i> (Forbes)	Зап. Европа, Мангышлак
					<i>Hadranderaster perforatus</i> (Geinitz)	Зап. Европа
					<i>Hadranderaster simplex</i> (Geinitz)	Зап. Европа
					III. Tumulosida	
					<i>Valettaster argus</i> Spencer	Зап. Европа
					<i>Valettaster ocellatus</i> (Forbes)	Зап. Европа
					<i>Valettaster granulatus</i> Br.-Nielsen	Зап. Европа
					IV. Valvatida	
					<i>Ceramaster</i> sp. (Schulz und Weitschat, 1971)	Зап. Европа
					<i>Ceramaster dividuus</i> (Rasm.)	Зап. Европа
					<i>Ceramaster granulatus</i> (Rasm.)	Зап. Европа
					<i>Ceramaster obtusus</i> Rasm.	Гренландия
					<i>Ceramaster</i> sp.	Мангышлак
					<i>Metopaster decipiens</i> (Spenc.)	Зап. Европа
					<i>Metopaster exculptus</i> Spenc.	Зап. Европа
					<i>Metopaster polyplacus</i> Schulz et Weitschat	Зап. Европа
					<i>Metopaster praetumidus</i> Schulz et Weitschat	Зап. Европа
					<i>Metopaster rugatus</i> (Forbes)	Зап. Европа
					<i>Metopaster stainforthi</i> Wright et Wright	Зап. Европа

Таблица 14 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
					<i>Metopaster quadratus</i> Spenc.	Зап. Европа
					<i>Metopaster uncatu</i> s (Forbes)	Зап. Европа
					<i>Metopaster cristagalli</i> (Spenc.)	Зап. Европа
					<i>Metopaster parkinsoni</i> (Forbes)	Зап. Европа
					<i>Metopaster tennesseensis</i> Wade	Сев. Америка
					<i>Metopaster hunteri</i> (Forbes)	Зап. Европа
					<i>Metopaster icenicus</i> Wright et Wright	Зап. Европа
					<i>Metopaster tumidus</i> Spenc.	Зап. Европа, Мангыш- шлак
					<i>Metopaster undulatus</i> Spenc.	Зап. Европа
					<i>Metopaster angulatus</i> Br.-Nielsen	Зап. Европа
					<i>Metopaster browni</i> Weller	Зап. Европа
					<i>Metopaster poulsen</i> i Br.-Nielsen	Зап. Европа, Мангыш- шлак
					<i>Metopaster aff. spenceri</i> (Br.-Nielsen)	Мангышшлак
					<i>Metopaster spenceri</i> (Br.-Nielsen)	Зап. Европа
					<i>Metopaster kagstrupensis</i> Br.-Nielsen	Зап. Европа
					<i>Metopaster planus</i> (Br.-Nielsen)	Зап. Европа
					<i>Metopaster elevatus</i> Br.-Nielsen	Зап. Европа
					<i>Metopaster carinatus</i> (Br.-Nielsen)	Зап. Европа
					<i>Metopaster maculatus</i> (Br.-Nielsen)	Зап. Европа
					<i>Metopaster sp.</i>	Мангышшлак
					<i>Recurvaster blackmorei</i> Rasmussen	Зап. Европа
					<i>Recurvaster radiatus</i> (Spencer)	Зап. Европа, Мангыш- шлак
					<i>Recurvaster gibber</i> Schulz et Weitschat	Зап. Европа
					<i>Recurvaster communis</i> Br.-Nielsen	Зап. Европа
					<i>Recurvaster mammilatus</i> Gabb	Сев. Америка, Зап. Ев- ропа, Мангышшлак
					<i>Sphaeriodiscus bourgueti</i> Perrier	Зап. Европа
					<i>Tosia laevis</i> (Br.-Nielsen)	Зап. Европа, Мангыш- шлак
					<i>Hippasteria (Hippasteria) antiqua</i> Fell	Нов. Зеландия
					<i>Hippasteria (Hippasteria) cf. tuberculata</i> (Forbes)	Мангышшлак, Зап. Ев- ропа
					<i>Sucia suavis</i> Blake	Сев. Америка
					<i>Pycinaster angustatus</i> (Forbes)	Зап. Европа
					<i>Pycinaster magnificus</i> Spencer	Зап. Европа, Мангыш- шлак
					<i>Pycinaster crassus</i> Spencer	Зап. Европа, Мангыш- шлак
					<i>Pycinaster sp.</i>	Донбасс
					<i>Pycinaster rasmussen</i> i Muller	Зап. Европа, Мангыш- шлак
					<i>Pycinaster danicus</i> Br.-Nielsen	Зап. Европа
					<i>Pycinaster cornutus</i> Rasmussen	Зап. Европа, Мангыш- шлак
					<i>Pycinaster rosenkrantzi</i> Br.-Nielsen	Зап. Европа
					<i>Pycinaster sp.</i>	Мангышшлак
					<i>Phocidaster sp. nov.</i>	Мангышшлак
					<i>Calliderma smithiae</i> (Forbes)	Зап. Европа
					<i>Chomataster ornatus</i> Schulz et Weitschat	Зап. Европа
					<i>Chomataster rectus</i> Schulz et Weitschat	Зап. Европа
					<i>Chomataster spenceri</i> Rasmussen	Зап. Европа

Таблица 14 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
	—				<i>Chomataster alseni</i> Schulz et Weitschat	Зап. Европа
	—				<i>Chomataster praecursor</i> Spencer	Зап. Европа, Мангыш- шлак
	—				<i>Chomataster studlendensis</i> Schulz et Weitschat	Зап. Европа
	—				<i>Chomataster</i> n. sp. aff. <i>acules</i> Spencer (Schulz et Weitschat, 1975)	Зап. Европа Мангышшлак (K <sub>2</sub> m <sub>1</sub> ), Крым (K <sub>2</sub> cp <sub>2</sub> )
	—				<i>Chomataster wrighti</i> Rasmussen	Зап. Европа
	—				<i>Chomataster acules</i> Spencer	Зап. Европа, Мангы- шлак, Крым, Донбасс
	—				<i>Crateraster quinqueloba</i> (Goldfuss)	Зап. Европа
	—				<i>Ophryaster lunatus</i> (Woodward)	Зап. Европа
	—				<i>Ophryaster oligoplax</i> (Sladen)	Зап. Европа
	—				<i>Ophryaster magnus</i> Spencer	Зап. Европа, Мангы- шлак, Крым
	—				<i>Ophryaster</i> sp.	Мангышшлак
	—				<i>Teichaster favosus</i> Spencer	Мангышшлак, Крым, Донбасс, Зап. Европа
	—				<i>Teichaster anchylus</i> Br.-Niels.	Крым, Зап. Европа
	—				<i>Teichaster</i> sp.	Мангышшлак, Крым, Донбасс, Зап. Европа
	—				<i>Teichaster retiformis</i> (Spencer)	Крым, Зап. Европа, Гренландия
	—				<i>Teichaster lamberti</i> Valette	Зап. Европа
	—				V. Zorocallida	
	—				<i>Arthraster cristatus</i> Spencer	Зап. Европа
	—				VI. Forcipulatida	
	—				<i>Asterias</i> sp.	Зап. Европа, Мангы- шлак (K <sub>2</sub> m-P <sub>1</sub> d); Сев. Америка (P)

современных родов или их предков; выяснятся филогенетические связи уже известных ископаемых и современных родов и семейств; окажется возможным установить основные этапы формирования современной фауны астероидей. Можно предположить, что формирование большей части современных родов совпадет с началом кайнозоя, эоценом и миоценом — как это произошло с другими группами организмов, например, морскими ежами.

### КЛАСС ECHINOIDEA. МОРСКИЕ ЕЖИ

Для освещения проблемы развития фауны на рубеже мезозоя и кайнозоя обильный и интересный материал доставляет класс морских ежей, представители которого были широко распространены в меловых и палеогеновых бассейнах.

Разнообразие и обилие остатков морских ежей в породах верхнего мела обуславливает их значение для стратиграфии этого отдела, еще большую роль они играют в расчленении и корреляции датских и палеоценовых отложений.

В настоящем очерке сделана попытка обобщить данные по развитию морских ежей на рубеже мезозоя и кайнозоя с учетом мирового материала на таксономических уровнях отрядном, семейственном и родовом. Следует отметить, что большая часть имеющихся сведений касается северного полушария, а наиболее полно и достоверно картину развития удается проследить на материале из двух палеооогеографических областей: Европейской и Средиземноморской.

В пределах СССР большинство районов, где представлены фауны морских ежей рассматриваемого стратиграфического диапозона, относится к Европей-

ской области (Прикарпатье, Донбасс, Крым, Кавказ, Мангышлак, Зап. Туркмения), к Средиземноморской области принадлежит лишь восточная часть Средней Азии.

На видовом уровне авторы сочли возможным привести данные, относящиеся, главным образом, к территории нашей страны. Помимо естественной большей доступности этих данных, здесь сыграло роль и объективно существующее преимущество отечественного материала. Во многих районах Крыма, Кавказа и Закаспийской области можно видеть прекрасные, почти непрерывные разрезы пограничных слоев мела и палеогена, богато охарактеризованные фауной морских ежей. Особый интерес имеет верхнепалеоценовый комплекс, с такой полнотой и разнообразием не представленный, по-видимому, в других странах.

В очерке использована классификация морских ежей, до отрядов включительно, в основных чертах соответствующая системе, предложенной в "Treatise on invertebrate paleontology" (Durham, 1966a). В эту систему внесены некоторые изменения, касающиеся, главным образом, неправильных ежей. Не останавливаясь здесь на обосновании таких изменений, ниже мы приводим принятую классификацию. По отношению к систематике более низких таксонов (например, понимания объемов некоторых семейств и родов) соответствующие оговорки сделаны при описании отдельных отрядов<sup>1</sup>?

### СИСТЕМА МОРСКИХ ЕЖЕЙ

(по Durham, 1966, с некоторыми изменениями)

#### Класс Echinoidea

##### Правильные морские ежи

Подкласс Perischoechnoidea (ордовик - совр.)

Отряд Bothriocidaroida (ср. - в. ордовик)

Отряд Palaechinoidea (силур - пермь)

Отряд Echinocystitoida (ордовик - пермь)

Отряд Cidaroida (в. силур; в. девон - совр.)

Подкласс Euechinoidea (в. триас - совр.)

Надотряд Diadematacea (в. триас - совр.)

Отряд Echinothurioida (в. юра - совр.)

Отряд Diadematoidea (юра - совр.)

Отряд Pedinoidea (в. триас - совр.)

Надотряд Echinacea (в. триас - совр.)

Отряд Plesiocidaroida (в. триас)

Отряд Salenioida (? в. триас, юра - совр.)

Отряд Hemicidaroida (в. триас - в. мел, маастрихт)

Отряд Phymosomatoida (юра - совр.)

Отряд Arbacioida (ср. юра, бат - совр.)

Отряд Temnopleuroidea (юра - совр.)

Отряд Echinoida (? в. мел, сеноман; палеоцен - совр.)

Incertae superord.

Отряд Orthopsida (юра - в. мел, маастрихт)

##### Неправильные морские ежи

Надотряд Gnathostomata (юра - совр.)

Отряд Hololectypoida (юра - совр.)

Отряд Clypeasteroida (? в. мел, маастрихт, палеоцен - совр.)

Надотряд Atelostomata (юра - совр.)

Отряд Cassiduloida (юра - совр.)

Отряд Spatangoida (ср. юра - совр.)

<sup>1</sup> Отметим, что объем рассматриваемых семейств в диапазоне их распространения от верхов сенона (кампана-маастрихта) до эоцена включительно показан в таблицах стратиграфического распространения семейств и родов, приведенных в конце очерка.

Для понимания характера изменений, произошедших в фаунах морских ежей на рубеже мезозоя и кайнозоя, необходимо сравнить этот рубеж с другими и, прежде всего, — с рубежом между палеозоем и мезозоем. Поэтому вначале очень кратко мы остановимся на общих основных чертах развития класса Echinoidea, начиная со времени его появления.

История класса морских ежей начинается в ордовике. В палеозое существовали 4 отряда: Bothriocidaroida (ограничен в своем распространении ордовиком), Echinocystitoida, Palaechinoida и Cidaroida. Они объединяются в подкласс Fagischoechinoidea, для которого характерны следующие основные черты: эндоциклическое апикальное поле, отсутствие наружных жабр, амбулакры, построенные из двух или многих рядов пластинок, интерамбулакры, состоящие из одного или многих рядов пластинок, наличие челюстного аппарата с желобчатыми зубами; многие из них имели черепитчатое расположение пластинок в панцире. Палеозойские морские ежи были малочисленной группой — известно всего 8 семейств и 43 рода. При этом ряд родов был представлен очень немногими или единичными видами с весьма локальным распространением.

Наибольшего расцвета они достигли в карбоне, когда существовало 7 семейств и 21 род (основная масса приходится на первую половину карбона). В перми происходит угасание перисхоэхиноидей — вымирают последние представители отрядов Palaechinoida и Echinocystitoida и семейства Archaeocidaridae отряда Cidaroida. Всего из перми известно 5 семейств с 5 родами и 7 видами; из верхней перми — 2 или 3 рода.

Границу перми и триаса пересекает одно, очень малочисленное семейство последнего отряда — Miocidaridae, появившееся в перми (по некоторым, не очень достоверным данным, — в раннем карбоне) и просуществовавшее до юры. Это семейство, представленное семью родами (1 род в перми, 6 родов в триасе и 2 рода в юре) является единственным "связующим звеном" между палеозойскими и мезозойскими морскими ежами. Являются ли миоцидариды родоначальниками всех мезозойских групп — вопрос спорный.

Развитие собственно мезозойских групп морских ежей начинается в позднем триасе. Появившееся в это время семейство Cidaridae продолжает историю развития отряда Cidaroida — единственного палеозойского отряда, пересекшего рубеж с мезозоем и продолжающего существовать в современных морях.

В позднем триасе появляются первые представители подкласса Euechinoidea, для которого характерно, прежде всего, фиксированное количество рядов пластинок в короне — по 2 ряда в каждом амбулакральном и по 2 ряда в каждом интерамбулакральном полях. Большинство эуэхиноидей имеют жесткий панцирь. Первичными характерными структурами являются также наружные жабры, эндоциклическое апикальное поле, желобчатые или килеватые зубы в челюстном аппарате, сложные амбулакральные пластинки. Следует отметить, что послепалеозойским цидароидам свойственны также основные черты эуэхиноидей — жесткий панцирь и двурядная структура амбулакральных и интерамбулакральных полей.

Позднетриасовые морские ежи были исключительно эндоциклическими (правильными) формами. Всего из верхнего триаса известно 5 отрядов (и еще один недостоверен), 6 семейств (и одно недостоверно) и 12–16 родов.

Бурное развитие класса начинается с юры. В этом периоде появляется еще 8 (или 9) отрядов. Только два отряда мезокайнозойских морских ежей — Echinoida и Clypeasteroida — возникают позднее. Весьма существенным событием явилось появление в юре экзоциклических (неправильных) ежей.

Развитие правильных морских ежей шло по двум основным путям. Эволюция, в общем консервативной группы, цидароидов была связана, главным образом, с модификациями мощных локомоторных игл. Эволюция диадематаций и эхинаей определялась развитием наружных перистомальных жабр и сложных амбулакральных пластинок. Правильные ежи в основной массе являются обитателями поверхности грунта и лишь некоторые из них стали сверлильщиками и обитателями нор. Появление неправильных форм было связано с освоением новой для морских ежей экологической ниши — рыхлых грунтов и переходом к

закапывающемуся образу жизни. Среди неправильных ежей мы встречаем большое разнообразие адаптивных типов. Отличаясь высокими темпами эволюции, именно они определяли основной облик эхиноидных фаун на разных этапах развития. Широкое распространение, массовая встречаемость в геологических разрезах обусловили их значение как одной из важнейших групп для стратиграфии мезокайнозоя.

Таким образом, рубежи между эрами в развитии класса Echinoidea проявились весьма различно. Несмотря на значительное разнообразие палеозойских морских ежей, они, как указывалось, почти всегда (пожалуй, за исключением первой половины карбона) были малочисленны и не играли существенной роли в морских биоценозах. К концу перми вымерли практически все палеозойские группы, и завершился палеозойский цикл развития класса.

Эпохи раннего и среднего триаса были критическими для морских ежей — они, по-существу, разделяли время вымирания последних палеозойских и появления первых мезозойских групп.

Мезозойский цикл начался в конце триаса—начале юры, когда морские ежи прочно завоевали свое место в биоценозах и стали одной из основных групп бентосной фауны. По-существу, можно говорить о начале с этого времени мезокайнозойского цикла, поскольку основные тенденции развития большинства отрядов, оформившиеся в юре, продолжают и в кайнозое, а смена групп на рубеже мезозоя и кайнозоя, которую мы продемонстрируем ниже, проходила на более низких таксономических уровнях и была по масштабу несравнима с палеозой—мезозойским рубежом.

## ПРАВИЛЬНЫЕ МОРСКИЕ ЕЖИ

Система ископаемых правильных морских ежей разработана значительно хуже, чем неправильных. В классификации правильных ежей большое значение имеет строение аристотелева фонаря, который в ископаемом состоянии встречается довольно редко (особенно вместе с панцирем). Многие роды и виды ископаемых правильных ежей, главным образом, цидароидов, описаны только по иглам. Этапность их развития и смена на рубежах не вырисовываются столь четко, как для неправильных ежей, и могут быть охарактеризованы обычно не столько изменением их облика, характерных черт, сколько количественными данными по появлению и вымиранию таксонов главным образом родового и, в меньшей степени, семейственного рангов.

На территории СССР ископаемые правильные морские ежи интересующего нас стратиграфического интервала изучены недостаточно.

### ОТРЯД CIDAROIDA

Отряд Cidaroida — самая древняя (поздний силур — ныне) и наиболее консервативная группа правильных морских ежей. Современные представители этого отряда являются обитателями различных зон моря от литорали до абиссали (до 4000 м); большинство видов живут на глубинах, не превышающих 500 м. Цидароиды, как правило, обитают на твердом субстрате, по которому медленно передвигаются с помощью игл.

В мезозое отряд представлен 4 семействами. Два из них вымерло еще до позднего мела, два других — дожили до современности. Немногочисленное семейство Psychocidaridae появилось в ранней юре. Три относящихся к нему рода известны из юры Европы. Нижнемеловые представители этого семейства пока не встречены, а в позднем мелу появляются еще два рода. Род *Tylocidaridaris* (сеноман—нижний эоцен) широко представлен в верхнемеловых и особенно в датско—палеоценовых отложениях многих стран Северной Европы. Несмотря на то, что виды этого рода описаны преимущественно по иглам, на их распространении основывается зональное деление датских отложений Дании и Швеции,

Таблица 15

Стратиграфическое распространение семейств морских ежей в конце мезозоя - палеогене

Семейства	Нижний мел (алт - альб)	Верхний мел						?	Палеоцен		Эоцен		Олигоцен	
		Сеноман	Турон	Коньяк	Сантапон	Каптан	Мастрихт		Дания	Монс	Танет	Ипр		Лютет
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Отряд <i>Cidaroida</i>														
* <i>Cidaridae</i> Gray	///	■	■	■	■	■	■				■	■	■	///
* <i>Psychocidaridae</i> Ikeda	- - -	■	■	■	■	■	■							///
Отряд <i>Echinothurioida</i>														
* <i>Echinothuriidae</i> Thomson	- - -	■	■	■	■	■	■							
Отряд <i>Diadematoidea</i>														
* <i>Diadematiidae</i> Gray	- - -	■	■	■	■	■	■							
* <i>Aspidodiadematiidae</i> Duncan	- - -	■	■	■	■	■	■							
Отряд <i>Pedinoida</i>														
<i>Pedinidae</i> Pomel	///	■	■	■	■	■	■				■	■	■	
Отряд <i>Salenioida</i>														
<i>Acrosaleniidae</i> Gregory	- - -	■	■	■	■	■	■							
* <i>Saleniidae</i> L. Agassiz	///	■	■	■	■	■	■							///
Отряд <i>Hemicidaroida</i>														
<i>Hemicidaridae</i> Wright	///	■	■	■	■	■	■							
<i>Pseudodiadematiidae</i> Pomel	///	■	■	■	■	■	■							
Отряд <i>Phymosomatoida</i>														
* <i>Phymosomatidae</i> Pomel	///	■	■	■	■	■	■				■	■	■	///
* <i>Stomechinidae</i> Pomel	///	■	■	■	■	■	■							
Отряд <i>Arhacioidea</i>														
* <i>Arhaciidae</i> Gray	///	■	■	■	■	■	■				■	■	■	///
Отряд <i>Temnopleuroidea</i>														
<i>Glyphocyphidae</i> Duncan	///	■	■	■	■	■	■				■	■	■	
* <i>Temnopleuridae</i> A. Agassiz	///	■	■	■	■	■	■				■	■	■	///
* <i>Taxopneustidae</i> Trachel	- - -	■	■	■	■	■	■							///
Отряд <i>Echinoidea</i>														
* <i>Echinidae</i> Gray	- - -	■	■	■	■	■	■							
* <i>Echinometridae</i> Gray	- - -	■	■	■	■	■	■							///

Таблица 15 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
*Parasalenidae Mortensen														
Отряд Orthopsida														
Orthopsidae Duncan	////	————	————	————	————	————	————							
Отряд Holoctypoida														
Подотряд Holoctypina														
Pygasteridae Lambert	////	————												
Holoctypidae Lambert	////	————	————	————	————	————	————							
Anorthopygidae Wagner et Durham	////	————												
Discoiidae Lambert	////	————	————	————	————	————	————							
Подотряд Echinoneina														
Globataridae Lambert	////	————	————	————	————	————	————	————	————	————	————	————	————	
Conalidae Lambert	////	————	————	————	————	————	————							
Galeritidae Gray					————	————	————							
Neoglobataridae Endelman								————	————	————	————	————	————	
*Echinoneidae L. Agassiz et Desor												————	////	
Подотряд Conoclypina														
Conoclypidae Zittel											————	————	————	////
Oligopygidae Duncan											————	————	————	
Отряд Clypeasteroidea														
Подотряд Laganina														
*Fibulariidae Gray										————	————	————	————	////
*Laganidae A. Agassiz											————	————	————	////
Neolaganidae Durham											————	————	————	////
Подотряд Scutellina														
Protoscutellidae Durham											————	————	————	
Eoscutellidae Durham											————	————	————	
Подотряд Clypeasterina														
*Clypeasteridae L. Agassiz													————	////
Отряд Cassiduloidea														
Clypeidae Lambert	////	————												

Таблица 15 (окончание)

<i>f</i>	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Archiacidae</i> Colteau et Triger		■												
<i>Nucleolittidae</i> L. Agassiz et Desor	▨	■	■	■	■	■	■	■	■	■				
* <i>Echinolampadidae</i> Gray		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨
<i>Clypeolampadidae</i> Kier		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Faujasidae</i> Lambert		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
* <i>Cassidulidae</i> L. Agassiz et Desor		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨
* <i>Plialampadidae</i> Kier		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨
* <i>Neolampadidae</i> Lambert		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨
Отряд <i>Spatangoida</i>														
Подотряд <i>Meridosternina</i>														
* <i>Holasteridae</i> Pictet	▨	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨
<i>Stegasteridae</i> Lambert		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
* <i>Urechinidae</i> Duncan		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
* <i>Pourtalesitidae</i> A. Agassiz		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Подотряд <i>Amphisternina</i>														
<i>Toxasteridae</i> Lambert	▨	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
* <i>Isasteridae</i> Soloujev		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
* <i>Hemiasteridae</i> Clark	▨	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨
<i>Samaliasteridae</i> Wagner et Durham		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Corasteridae</i> Lambert		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
* <i>Pertcosmidae</i> Lambert		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨
* <i>Schizasteridae</i> Lambert		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨
<i>Micrasteridae</i> Lambert		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
* <i>Cyclasteridae</i> Poslavskaia		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨
* <i>Brissidae</i> Gray		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨
* <i>Spatangidae</i> Gray		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨
* <i>Lovenidae</i> Lambert		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨
* <i>Asterostomatidae</i> Pictet		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	▨

причем эти зоны прослеживаются и в других регионах. В частности, в нашей стране соответствующие виды рода *Tylocidaris* известны в Крыму (Горбач, Фаворская, Шмидт, 1974) и на Мангышлаке (Москвин, Эндельман, 1972). Вторым родом — *Sardocidaris* — представлен только в туроне Сев. Африки и в миоцене Италии. Единственный современный род *Psychocidaris* обитает в акваториях северной части Тихого океана.

Более представительны в мезокайнозойские морские ежи семейства Cidaridae, появившиеся в позднем триасе. Они подразделяются на 6 подсемейств, два из которых развиты с эоцена, но особенно обильны в современных морях. Четыре подсемейства (одно — с позднего триаса, три — с юры) относительно богато представлены в мезозое, причем большинство родов имеют довольно широкое распространение, а некоторые из них даже доживают до современности.

В настоящее время Cidaroida переживают расцвет, особенно семейство цидарид (30 родов из 31, известных в отряде). По количеству современных видов цидариды занимают первое место среди правильных морских ежей и составляют 15% от общего числа видов класса (Kier, 1974)<sup>1</sup>.

В прошлой истории цидаридов наибольшее родовое разнообразие наблюдается в юре — 13 родов. В позднем мелу известно только 9 родов. Границу маастрихт-даний пересекли 7 родов, причем в датском ярусе известны остатки только двух родов — *Temnocidaris* и *Tylocidaris*. Первый из них вымирает к концу дания, последние представители второго рода известны в нижнем эоцене. Из 5 других родов, пока не встреченных в дат-палеоцене, 4 рода — *Rhabdocidaris*, *Stereocidaris*, *Prionocidaris*, *Cyathocidaris* — отмечены в эоцене, а пятый — *Sardocidaris* — в миоцене. В начале эоцена родовой состав цидаридов обновляется наполовину: появилось 4 новых рода, а в позднем эоцене — еще один род. Таким образом, рубеж палеоцен-эоцен в развитии цидаридов проявился более отчетливо, чем рубеж маастрихт-даний, на котором произошло лишь уменьшение разнообразия родов (рис. 1, табл. 16).

## НАДОТРИД DIADEMATACEA

Надотряд объединяет три отряда: Echinothurioida, Diadematoida и Pedinoida (табл. 15). Отряд Echinothurioida включает лишь одно семейство. Все современные эхинотурииды, за исключением рода *Asthenosoma*, — глубоководные формы. Вероятно, глубоководными были и многие ископаемые представители отряда, чем, по-видимому, и объясняется их слабая представленность в геологической летописи. В ископаемом состоянии достоверно известны род *Pelanechinus* — из верхней юры Англии и *Echinothuria* — из сенона Англии. Современные роды *Asthenosoma* и *Araeosoma*, по-видимому, появились уже в сеноне. Первый из них указан из верхнего сенона Дании, второй — из верхнего сенона и датского яруса Дании (Ravn, 1928); *Araeosoma* известна также из сенона Франции и плиоцена Новой Зеландии. Однако родовая принадлежность ископаемых представителей этих родов из-за фрагментарности материала пока недостаточно достоверна. В современной эхиофауне эхинотурииды представлены 9 родами и 46 видами, составляющими 5% от общего числа нынеживущих видов. Можно предположить, что если юрские, меловые (включая датские) эхинотурииды частично еще обитали в шельфовых зонах (редкие остатки их дошли до нас), то позже все они переселились в глубоководные зоны моря.

Из 4-х семейств, входящих в состав отряда Diadematoida, два имеют и ископаемых представителей: Diadematidae (с ранней юры) и Aspidodiadematidae (со средней юры) (табл. 15). Два других, семейства Lissodiadematidae и Misorugiidae, имеют только современных представителей. Нынеживущие Diadematidae (8 родов), в отличие от большинства диадематаций, обитающих на больших глубинах, приурочены в основном к литоральной и сублиторальной зонам

<sup>1</sup> Некоторые цифры процентного содержания видов далее в тексте приводятся по цитированной работе уже без ссылок на нее.

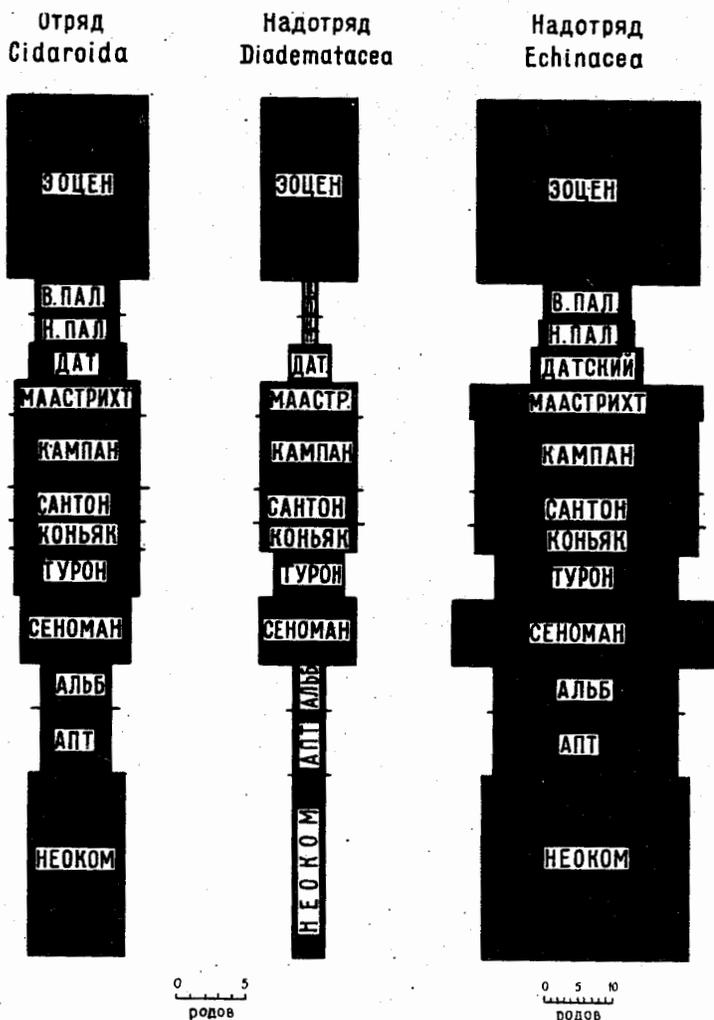


Рис. 1. Диаграмма изменения количества родов правильных морских ежей в мелу, палеоцене и эоцене

тропических и субтропических морей. Некоторые из них (*Diadema*, *Echinothrix*) — обитатели коралловых рифов. Диадематойды испытывали расцвет в юре (6 родов) и достигли максимума видового разнообразия в ранней и средней юре (11% от всех ранне-среднеюрских видов морских ежей). В дальнейшем они постепенно угасали. Последние мезозойские диадематойды (три рода) вымерли в конце маастрихта (табл. 16). В кайнозойских отложениях из диадематойдов известны только род *Kierechinus* (нижний эоцен Сомали) и род *Centrostephanus* (? миоцен, плиоцен — ныне). В современной эхиофауне отряд представлен 12 родами; количество видов составляет лишь 2% от общего числа видов морских ежей.

Наибольшее развитие отряда Pedinoida, представленного одним семейством, приходится на юру (10 родов, 53% видов в раннеюрское время). В маастрихте существовал единственный угасающий род *Micropedina*, который более широко был распространен в сеномане (Европа, Сев. Африка, Индия). В датско-палеоценовых отложениях представители отряда не обнаружены. В эоцене происходит обновление родового состава — появляются, но к концу эоцена и вымирают, 5 новых родов.

Рассматривая Diadematacea в целом, следует отметить, что их расцвет (15 родов) приурочен к юрскому периоду, а некоторое угасание — к раннему мелу. В начале позднего мела родовой состав значительно обновляется: из

7 родов, существовавших в сеномане, 6 новых и только один перешедший из альба, когда существовало всего два рода. Количество родов не изменяется до конца маастрихта. Датско-палеоценовый этап характеризуется резким обеднением фауны диадематей: только из отложений датского яруса известны находки редких представителей двух родов, возникших в начале позднего мела. Новая "вспышка" в развитии, по количеству родов сравнимая с сеноманской, произошла в эоцене, когда полностью обновился состав известных в ископаемом состоянии родов диадематей (рис. 1).

## НАДОТРЯД ECHINACEA

Надотряд включает 4 отряда (*Salenioida*, *Hemicidaroida*, *Phymosomatoida* и *Arbascioida*), обладающих стиродонтным челюстным аппаратом, и два (*Temporeuroida* и *Echinoida*) — имеющих камародонтный аристотелев фонарь.

Развитие отряда *Salenioida* начинается достоверно в раннеюрское, а возможно, и в поздне триасовое время (семейство *Acrosaleniidae*). В поздней юре систематический состав салениоидных ежей заметно обновился. Появилось семейство *Saleniidae* с двумя родами, а в семействе *Acrosaleniidae*, наряду с продолжающим развитие родом *Acrosalenia*, возникло, три новых рода. Последнее семейство, немногочисленное в раннем мелу, испытало некоторый расцвет в поздне меловую эпоху (в сеноне), а в конце маастрихта вымерло. В семействе *Saleniidae* развитие подсемейства *Hyposaleniinae* приходится преимущественно на позднюю юру — сеноман. Исключение составляет род *Hyposalenia*, распространенный от поздней юры до раннего палеоцена включительно. Второе подсемейство *Saleniinae* хорошо представлено в поздне сенонских-датских морях. Наиболее богат в видовом отношении космополитический род *Salenia*, обладающий широким ареалом распространения и продолжительным существованием: от раннего мела до ныне. Заметим, что к этому роду мы относим и виды рода *Salenidia* (Москвин, Эндельман, 1972), считая его, вслед за К. Райтом (Wright, 1967) синонимом рода *Salenia*.

Отряд *Salenioida* максимально развит в поздней юре, когда существовало 6 родов, половина из них вымерла в эту эпоху. В дальнейшем наблюдается постепенное угасание с незначительной вспышкой в сеномане, откуда известно также 6 родов из 10, существовавших в течение всего позднего мела, родов. Вымирание на границе маастрихт-даний составило почти 50%. Из трех родов, обитавших в датско-палеоценовое время, только один продолжает существовать до настоящего времени. Максимум видового разнообразия приходится на бат, когда салениоиды составили 13% от всего числа морских ежей, а затем их количество заметно уменьшилось (до 3%) в раннем мелу и возросло — до 5-6% — в позднем мелу. Немногочисленны виды этого рода и в кайнозое, а в настоящее время известно всего 13 видов.

Вымерший отряд *Hemicidaroida* — важная группа среди ископаемых морских ежей. Гемидидароиды появились в позднем триасе (?), или в ранней юре. От тоара до сеномана или составляли 20-30% от живущих в то время морских ежей. В юре существовало максимальное количество родов — 18. В послепюрское время это число постепенно уменьшается и резко сокращается на границе сеномана-турона — с 13 до 4-х. Последние роды вымирают в конце маастрихта.

Отряд *Phymosomatoida* появляется в ранней юре. Оба семейства отряда — *Phymosomatidae* и *Stomechinidae* — доживают до ныне. В течение юры в отряде насчитывалось 14 родов. По количеству видов с байоса по келловой физоматоиды составляли 13% от всех морских ежей того же временного интервала. В раннем мелу и в начале позднего мела известно 10 родов. Наибольшего разнообразия отряд достиг в сеноне (14-17% всех известных тогда видов). В маастрихте существовало максимальное количество родов — 18; 60% из них вымерло к началу датского века. Обновление родового состава на 70% про-

изошло в эоцене; все роды, кроме одного, вымерли или в эоцене или в конце олигоцена. В современной эхинофауне отряд представлен двумя видами двух родов (*Glyptocidaris* и *Stomopneustes*).

Рассмотренные эхинацеи не редки в ископаемом состоянии и наиболее обильны в мезозое. Ископаемые морские ежи трех других отрядов *Echinacea* — *Arbacioida*, *Temnopleuroida* и *Echinoida* — довольно редки в мезозое, а максимум их развития приходится на кайнозой.

Первые представители отряда *Arbacioida* появились в средней юре — 4 рода, из которых только один — *Codiopsis* — пережил средне-позднеюрский рубеж. В поздней юре к нему присоединились еще 4 рода, два из которых к концу периода вымерли. Позднеюрское время отличается максимальным видовым разнообразием — 6% от всех эхиноидей. В раннем и позднем мелу арбациоиды представлены в незначительном и приблизительно равном количестве. Они испытывают слабую "вспышку" лишь в сеномане (5 родов). Маастрихт-датский рубеж пересекают, по-видимому, всего два рода, причем один из них, упоминавшийся выше космополитический род *Codiopsis*, до сих пор не известен в датско-палеоценовых отложениях. Несколько увеличиваясь в количестве в эоцене (до 4-х родов, два из которых новые, а три рода вымирающие в это время), арбациоиды редки в олигоцене и плиоцене. В современной эхинофауне они представлены 8 родами и 25 видами.

Отряд *Temnopleuroida*, включающий три семейства — *Glyphocyphidae*, *Temnopleuridae* и *Toxopneustidae*, имеет корни в мезозое. В составе первого семейства род *Glyptodiadema* появился в плинсбахе и развит только в ранней юре. Два рода известны из мела (до сеномана). Основное же развитие семейства *Glyphocyphidae* получило в эоцене, когда возникло, но в течение этой же эпохи и вымерло, 7 родов. Два других семейства имеют редких представителей в нижнем и верхнем мелу, но более обычны, начиная с эоцена и особенно в плиоцене и ныне. В ископаемом состоянии были развиты именно плиоценовые темноплеуроиды — 7% от общего числа видов. Современные *Temnopleuroida* в количественном отношении могут быть сравнимы с цидароидами, а именно — 31 род и 14% видов от общего числа всех нынеживущих морских ежей.

В маастрихте существовал, по-видимому, только один род из отряда *Temnopleuroida*; датско-палеоценовых представителей отряда почти не известно. Из палеоцена (?) США указывается лишь род *Gagara*, занимающий неопределенное семейственное положение внутри отряда. С эоцена родовой состав отряда обновляется на 100% (если не учитывать палеоценовых (?) *Gagara*) — появляются 11-12 (?) родов, 8 из которых вымирают на этом этапе развития.

Морские ежи отряда *Echinoida* представлены в ископаемом состоянии слабо. Наиболее древний род неопределенного семейственного положения, *Spaniocyphus*, характерен для валанжина Европы. Два рода известны из верхнего мела Малой Азии и Европы (*Trochoechinus* из сеномана и *Psammechinus*). В палеогене зафиксированы остатки *Echinometra* (палеоцен Индии, олигоцен Кубы) и *Diplosalenia* (эоцен Европы). Родовое разнообразие *Echinoida* увеличивается от неогена (12 родов) к современной эпохе (25 родов). По количеству видов максимум эхиноидов приходится на неоген — 10% от всего состава морских ежей, ныне их только 7%.

Изменения родового состава вблизи рубежа мезозоя и кайнозоя для всех *Echinacea* в целом аналогичны таковым у *Diadematacea*. Наибольшее число родов было в сеномане (39 родов). В туроне и сеноне количество их несколько уменьшается, но остается почти неизменным в сеноне (в коньяке-кампане — 33 рода, в маастрихте — 34 рода). В датско-палеоценовое время количество родов сократилось в три раза. Увеличение (до 31 рода) и заметное обновление (на 62%) эхинацей произошло в эоцене (см. рис. 1). В современной эхинофауне морские ежи надотряда *Echinacea* — процветающие.

## ОТРЯД ORTHOPSIDA

В конце маастрихта вымерла небольшая группа морских ежей — семейство Orthopsidae. Т. Мортенсенем (Mortensen, 1942) для этого семейства был создан подотряд Orthopsina в составе отряда Camarodonta. В американском "Treatise on invertebrate paleontology" авторы соответствующего раздела (Fell, Pawson, 1966) подняли ранг этого таксона до отрядного, однако принадлежность его к надотряду оставлена неопределенной.

В составе единственного семейства Orthopsidae (домер-маастрихт) насчитывается 6 родов. Четыре из них встречаются только в юрских отложениях, один — только в нижнемеловых. Распространенный повсеместно шестой род — *Orthopsis* — впервые появляется в средней юре (бате) и затем примерно с равными количествами видов представлен в подразделениях юры и мела вплоть до конца маастрихта. Чаще всего он встречается в сеномане и сеноне.

\* \* \*

На территории СССР правильные морские ежи приурочены в основном к южным, в меньшей степени к западным ее частям. Их остатки гораздо многочисленнее и разнообразнее в мезозое, чем в кайнозое. В отдельных горизонтах верхней юры центральных районов Русской платформы, Донбасса, Крыма, Кавказа и Закаспия чаще всего встречаются иглы цидароидов, относящиеся к родам *Plegiocidaris* и *Rhabdocidaris*. Наиболее богат комплекс правильных ежей из известняков верхнего оксфорда Крыма, включающий отдельные виды из отрядов Cidaroida, Pedinoida, Salenioida, Hemicidaroida и Arbacioida.

Несколько разнообразнее систематический состав раннемеловых правильных морских ежей, остатки которых часто встречаются в неоме Крыма. Отсюда известно около 50 видов (табл. 17), относящихся к более чем 20 родам, 9 семействам 6 отрядов — Cidaroida, Hemicidaroida, Phymosomatoida, Salenioida, Arbacioida и Orthopsida; наиболее полно представлены морские ежи первых трех отрядов. Значительно обедненный комплекс, включающий единичные роды в основном цидароидов и гемидидароидов, известен из нижнего мела Кавказа и Закаспия.

Систематическое разнообразие позднемеловых правильных морских ежей, известных с территории СССР, не велико. Это, вероятно, обусловлено неблагоприятными фаціальными условиями для их обитания, а также недостаточной изученностью рассматриваемой группы. Она представлена ограниченным количеством родов и семейств в основном трех отрядов — Cidaroida, Salenioida и Phymosomatoida. В составе первого отряда это преимущественно роды *Stereocidaris*, *Balanocidaris*, *Cidaris* s.l. из семейства Cidaridae и реже род *Tylocidaris* (Psychocidaridae). В отряде Salenioida довольно обильны остатки, часто хорошей сохранности, одного рода *Salenia* (Saleniidae). Из отряда Phymosomatoida обычны виды родов *Phymosoma*, *Gauthieria* и *Rachiosoma*, относящихся к одному семейству Phymosomatidae.

Остатки правильных морских ежей в основном приурочены к сеноману, верхнему турону и верхнему сенону (преимущественно к маастрихту). Немногие виды известны в сеномане Донбасса [*Balanocidaris sorigneti* Des., "*Cidaritis*" *vesiculosa* (Goldf.)], юго-западных отрогов Гиссарского хребта (*Salenia pentagonalis* Schmidt, *S. fraasi* Cott.), Таджикской депрессии [*Salenia petalifera* (Desmar.), *Phymosoma cenanensis* (Cott.)].

Позднегуронские формы более многочисленны и несколько разнообразнее. Из верхнего турона Донбасса, Вольно-Подольской плиты, Крыма, Мангышлака и Средней Азии указываются представители родов *Stereocidaris*, *Tylocidaris*, *Salenia*, *Gauthieria* и *Phymosoma*. Такие виды, как *Tylocidaris clavigera* (König.), *Salenia granulorum* Forbes, *Gauthieria radiata* (Sor.), *Phymosoma regulare* (Ag.), являются общими и весьма характерными для верхнего турона отдельных регионов СССР и Зап. Европы. Остатки правильных ежей мало известны в нижнем сеноне; имеются лишь указания на находки редких игл цидароидов из коньяка и сантона Донбасса и Вольно-Подольи.

Немногочисленные остатки правильных морских ежей отмечаются в кампане Донбасса, Вольно-Подольи и Мангышлака. Их число заметно увеличивается

в маастрихте этих же областей, а также и некоторых других районов юга СССР. Наиболее обильным комплексом характеризуется маастрихт Мангышлака. Заметная роль в нем принадлежит представителям родов *Salenia* (*S. sigillata* Schlüt., *S. geometrica* Ag., *S. anthophora* (Müller) и др.), *Phymosoma* (*Ph. corollate* (Ag.), *Ph. elongatum* (Cott.) и др.), в меньшей степени цидароидам, встречающимся, как правило, в виде игл и реже фрагментов панцирей. В составе этого комплекса много видов, общих с позднеэоценовыми правильными морскими ежами Зап. Европы. В маастрихте Армении обнаружен единственный представитель отряда Orthopsida — *Orthopsis miliaris* (Archiac).

По имеющимся материалам с территории СССР, очевидно, можно говорить о резкой смене видового состава правильных морских ежей на рубеже маастрихтского и датского веков. Из более чем 20 видов, известных из кампана и маастрихта, только два вида [*"Cidaris" faujasi* Des., *Phymosoma granulosum* (Goldf.)] отмечены и в отложениях датского яруса.

Датские и нижнепалеоценовые правильные морские ежи обнаружены пока только в Крыму и в Закаспии (преимущественно на Мангышлаке). Их сообщество несколько обеднено по количеству родов и видов по сравнению с маастрихтским комплексом, и включает виды родов *Tylocidaris*, *Salenia*, *Phymosoma* и *Rachiosoma* (табл. 17). Некоторые из них занимают аналогичное положение в разрезах Бельгии, Дании и Швеции. Большое значение приобретают представители рода *Tylocidaris*, по которым возможно более дробное расчленение разрезов датского и монского ярусов Крыма и Закаспия и корреляция их со стратотипами. Следует отметить единство датско-нижнепалеоценового комплекса правильных морских ежей, т.к. отдельные виды [встреченные на Мангышлаке *Hyposalenia heliophora* Des., *Salenia minima* (Cott.), *Phymosoma* cf. *corneti* (Cott.)] характеризуют обычно как верхнедатскую, так и неразрывно с ней связанную монскую часть разреза.

Для более высоких горизонтов палеогена и для неогена СССР сведения о правильных морских ежах весьма ограничены. Из верхнего палеоцена Мангышлака по иглам описано три вида цидароидов (табл. 17). В эоцене Армении обнаружены два вида (*Polyplacidia amenica* Poretzkaja, *Leiopedina tallavignesi* Cott.), а в миоцене Зап. Украины несколько видов родов *Arbacina*, *Prionechinus*, *Schizechinus* и *Psammechinus*.

## НЕПРАВИЛЬНЫЕ МОРСКИЕ ЕЖИ

### НАДОТРЯД GNATHOSTOMATA

#### ОТРЯД HOLESTUROIDA

Отряд Holesturoida — группа неправильных морских ежей, в наибольшей степени сохранившая радиально-симметричное строение и ряд других черт, свойственных правильным морским ежам.

Большинство голектипоидов характеризуются центральным, довольно крупным перистомом, компактным апикальным полем, амбулакральными пластинками, соединенными в группы из трех элементов — "триады", состоящие из двух простых пластинок и заключенной между ними полупластинки (в связи с этим на нижней поверхности панциря часто развито трехрядное расположение амбулакральных пор), наличием килеватых зубов в челюстном аппарате.

Голектипоиды — самые древние среди неправильных морских ежей. Первые представители известны уже в ранней юре (синемюре); их расцвет приходится на меловой период (табл. 15, 16); в течение палеогена и неогена происходит постепенное угасание; до современности доживают только два рода, *Echinoneus* и *Micropetalon*.

Об образе жизни современных Holesturoida имеется довольно мало данных. Известно, что это теплолюбивые формы, обитатели в основном литорали, жи-

вущие в прибрежной зоне, часто под камнями или среди кораллов. Некоторые виды, как например *Echinoneus cyclostomus* Leske, могут проникать на глубину до 120 м. Род *Echinoneus* распространен в тропических водах, *Micropetalon* обитает только в районе Гавайских островов и в Южно-Китайском море, на глубинах 40–70 м. Большинство ископаемых голектипоидов приурочено к тонким, известковым, известково-глинистым, иногда песчаным осадкам. Они, очевидно, вели малоподвижный образ жизни на поверхности осадка или частично погружаясь в него.

В настоящем очерке за основу взята классификация отряда, предложенная в "Treatise on invertebrate paleontology" (Wagner, Durham, 1966) с тремя изменениями. Семейство Pygasteridae нами, вслед за Т. Мортенсеном (Mortensen, 1948), сохранено в составе подотряда Holecypina. В "Treatise..." принята точка зрения палеонтологов Д. Дарема и Р. Мелвилла (Durham, Melville, 1957), выделивших семейство в самостоятельный отряд Pygasteroidea, отнеся его к надотряду Diadematacea подкласса Euechinoidea (т.е. он рассматривается среди правильных морских ежей). Иначе понимается объем подотряда Echinoneina и семейств в него входящих (Эндельман, 1980а). В подотряд, в дополнение к Echinoneidae, Conulidae и Galeritidae, включены еще семейства Globatoridae Lambert и Neoglobatoridae Endelman. К первому из них могут быть отнесены роды *Globator*, *Pygopyrina* и *Paleoechinoneus*, а ко второму — *Neoglobator* и *Galeraster*. Семейство Conulidae ограничено родом *Conulus*, а к Echinoneidae отнесены современные *Echinoneus* и *Micropetalon*, а также выделенный относительно недавно род *Duperieria* (Roman, 1968). Семейство Oligopygidae понимается в объеме, предложенном П. Киром (Kier, 1967). В той же работе семейство Oligopygoidea возведено в ранг отряда Oligopygoidea, в состав которого входит одно семейство с двумя родами: *Oligopygus* и *Haimea*. Столь высокий ранг этого таксона не совсем соответствует морфологическому отличию олигопигид от остальных голектипоидов.

Первые представители отряда Holecypoida, относящиеся к Pygasteridae и Holecypidae, появляются в ранней юре: род *Plesiechinus* — в синемюре, а *Holecypus* — в плинсбахе. Морские ежи обоих семейств имеют ряд общих и характерных черт: 4 или 5 генитальных пластинок, крупный перистом с жаберными вырезами, развитые челюстной аппарат и перигнатический пояс. Однако, если у пигастерид перипрокт — верхний, контактирующий с апикальным полем [а наиболее древний вид *Plesiechinus hawkinsi* Jesionek-Szymańska даже обладал эндоциклическим апикальным полем с пятой неперфорированной генитальной пластинкой (Jesionek-Szymańska, 1970)], то у голектипид перипрокт теряет контакт с апикальным полем и смещается к краю панциря или даже на его нижнюю поверхность.

В апикальном поле у голектипид на месте сместившейся вместе с перипроктом и редуцировавшейся пятой генитальной пластинки появляется новая пластинка, обычно лишенная генитальной поры. У ряда меловых родов эта пластинка прободена порой и поэтому тоже называется генитальной, но, как показала В. Есенек-Шиманская (Jesionek-Szymańska, 1968), она не гомологична пятой генитальной пластинке правильных и примитивных экзоциклических неправильных морских ежей.

У пигастерид имеются простые амбулакральные пластинки и практически однорядное расположение пар пор в амбулакрах, в то время как у голектипид наблюдается уже тенденция к формированию "триад" (весьма характерных для более поздних голектипоидов) на нижней поверхности панциря.

В поздней юре появляется семейство Globatoridae, представленное единственным родом *Pygopyrina*, который несет новые черты, в значительной степени свойственные многим меловым голектипоидам: отсутствие челюстного аппарата, косою перистом без жаберных вырезов, типичные "триады" в амбулакрах на нижней поверхности с трехрядным расположением пар пор и развитыми полупластинками, апикальное поле с четырьмя генитальными пластинками.

Границу юры и мела пересекают все три юрских семейства: Holecypidae, Globatoridae и Pygasteridae. Однако из трех родов пигастерид переживает

юрско-меловой рубеж только *Pygaster*, но в нижнем мелу он не встречается, один его вид известен лишь из сеномана. Первые два семейства, по сравнению с юрским этапом, увеличиваются в объеме за счет появления новых родов и приобретают главенствующее положение. С готерива появляются *Discoididae* — весьма специализированное семейство, представленное в начале своего развития одним родом *Discoides*.

В неокоме голектипоиды приобретают ряд новых черт организации. Преобладают формы с нижним перипроктom, реже с краевым (с верхним — отсутствуют). В апикальном поле большинства голектипоидов имеется пятая перфорированная генитальная пластинка. Происходит дальнейшее усложнение амбулакров: "триады" развиты уже и на верхней поверхности (*Discholectypus*, *Globalator*). Характерным является появление панцирей (*Discoides*) с развитыми внутренними перегородками; слабо выраженные они имеются и у *Holectypus*. На этом этапе отряд представлен 4 семействами (одно новое) и 9 родами (6 новых).

В течение следующего этапа, начинающегося с аптского века, отряд *Holectypoida* отличается наибольшим систематическим разнообразием. Он представлен 6 семействами (два новых, одно из которых вымирает в конце сеномана) и 16 родами, из них 7 новых (табл. 15, 16). К концу сеномана вымирают *Pygasteridae*: широко распространенный в отложениях этого возраста Европы *Pygaster truncatus* Ag. является последним представителем семейства. Количество родов в семействе *Holectypidae* (4) остается неизменным; в его составе род *Discholectypus* вымирает в альбе, а в сеномане появляется род *Coptodiscus*. В семействе *Globaloridae* к двум родам, существовавшим прежде, в сеномане (?) добавляется род *Paleoechinoneus*. В полном объеме представлены *Discoididae* (4 рода, три из них — новые). С апта начинается развитие семейства *Conulidae*, а несколько позже — в альбе — появляется еще одно семейство *Aporthorygidae*.

В строении голектипоидов, по сравнению с предыдущим этапом, не происходит значительных изменений. В качестве отличительных признаков можно отметить следующие: сокращение форм с жаберными вырезами, наличие у ряда форм хорошо выраженного косога перистомы, расцвет родов (6) с пятью генитальными порами. Чрезвычайно характерно строение амбулакров у *Discoididae*: "триады", построенные из одной простой пластинки и двух полупластинок, приурочены к нижней (*Discoides*), а иногда и к верхней (*Camero-galerus*) поверхности панциря.

Существенно новые черты обнаруживаются у монотипического семейства *Aporthorygidae*, существовавшего только в альбе и сеномане. Виды этого семейства обладают косым (верхним по положению) перипроктom и этмолитическим апикальным полем; такое строение апикального поля у морских ежей наблюдается впервые.

Для этапа, начинающегося с турона и заканчивающегося в маастрихте, наиболее характерными являются *Conulidae* (род *Conulus*) и *Galeritidae* (род *Galerites*), а также *Globaloridae* (род *Globalator*). Эти три рода, обладающие широким ареалом распространения, определяют облик позднемеловых голектипоидов. Семейства *Holectypidae* и *Discoididae* почти исчезают в начале этапа, лишь единичные виды доживают до конца маастрихта.

Для голектипоидов данного этапа характерно отсутствие форм с верхним перипроктom; преобладают формы с компактным апикальным полем с 4 генитальными пластинками, с четкими типичными "триадами" в амбулакрах и четко выраженным трехрядным расположением пар пор на нижней поверхности *Conulus*. Наряду с этим существуют *Galeritidae* (? верхний коньяк—? сантон, кампан-маастрихт) с нижним перипроктom, исключительно простыми амбулаторными пластинками и апикальным полем, в котором иногда присутствует пятая неперфорированная генитальная пластинка. Достоверных сведений о наличии челюстного аппарата у рассматриваемых голектипоидов не имеется. Он явно отсутствовал у *Galerites*, не обнаружен и у *Conulus*, у которого сохранился только очень рудиментарный перигнатический пояс.

Рубеж маастрихтского и датского веков ознаменовался наиболее существенной перестройкой в развитии отряда. Из 5 семейств и 11 родов, существовавших до конца маастрихта, этот рубеж не переходят представители 4-х семейств, *Holectypidae*, *Discoididae*, *Conulidae* и *Galeritidae*, и 10 родов, т.е. полностью вымирает подотряд *Holectypina* и в значительной степени подотряд *Echinoneina*. Переживает критический для голектипоидов маастрихт-датский рубеж только род *Globator* из семейства *Globatoridae*.

Датский век и палеоцен характеризуются резким обеднением систематического состава *Holectypoida* (табл. 15, 16). Отряд представлен двумя семействами; в составе семейства *Globatoridae* существовал только род *Globator*; в новом семействе, *Neoglobatoridae*, — только новый род *Neoglobator*. Род *Neoglobator*, в отличие от *Globator*, встречается значительно чаще и является характерным, определяющим облик голектипоидов на рассматриваемом этапе их развития. Он несет новые, отличительные черты — поперечно скошенный перистом; тетрабазальное, трапециевидное по форме, апикальное поле с некоктактирующими друг с другом задними глазными пластинками; "триады" развиты лишь на нижней поверхности панциря, где трехрядное расположение пор выражено не четко (Эндельман, 1969, 1980а). Представители *Neoglobator*, как, очевидно, и рода *Globator*, лишены аристотелева фонаря и перигнатического пояса.

Новый, резко отличный этап в развитии голектипоидов начинается с эоцена. В это время отряд представлен 4 семействами (три новых) и 9 родами (7 новых) (табл. 15, 16). Заканчивающее в конце эоцена свое развитие семейство *Neoglobatoridae* представлено двумя родами: *Neoglobator*, вымирающим в конце раннего эоцена, и *Galeraster*, существовавшим в течение всего эоцена.

Большое значение в течение этапа, начавшегося в эоцене, принадлежит новым семействам *Oligopygidae* (средний-верхний эоцен) и *Conoclypidae* (эоцен-миоцен). Первое представлено родами *Oligopygus* и *Haimea*, широко распространенными в Вест-Индии, Юж. Америке и С.-З. Африке. *Conoclypidae* (*Conoclypus* и *Oviclypeus*) встречаются преимущественно в Средиземноморье. Оба семейства обычно объединяются в подотряд *Conoclypina*, представителям которого присущи монобазальное апикальное поле с четырьмя генитальными порами; петалоидные амбулакры с сопряженными порами; хорошо развитый челюстной аппарат и интеррадиально расположенные аурикулы. Родственные связи этих семейств недостаточно выяснены. Кир (Kier, 1967, стр. 43) отметил определенное сходство *Oligopygidae* с *Clypeasteroida*, а *Conoclypidae* — с *Cassiduloida*. Однако это настолько отличные группы, что упомянутый выше американский исследователь выделил первое семейство в самостоятельный отряд и допускал возможность такого же изменения таксономического ранга для *Conoclypidae*.

Единственное доживающее до ныне немногочисленное семейство *Echinoneidae* существует со среднего эоцена. Оно представлено тремя родами: среднеэоценовым *Duperieria* и двумя современными — *Micropetalon* и *Echinoneus*, последний род известен с олигоцена. Эти формы по морфологии сходны с позднемеловыми и особенно с датско-палеоценовыми представителями отряда. Некоторые черты строения, свойственные последним, получили у рассматриваемых форм более четкое выражение. Так, *Duperieria* характеризуется немного косым инфрамаргинальным перипроктом и косым перистомом. Строение апикального поля и амбулакров сходно с наблюдаемым у рода *Neoglobator*, от которого *Duperieria* отличается четко выраженным однорядным расположением пар пор на нижней поверхности.

Кайнозойские *Echinoneidae*, скорее всего, были бесчелюстные морские ежи. Возможно, они обладали челюстным аппаратом только на ранних стадиях онтогенеза, как это известно у молодых экземпляров рода *Echinoneus*. Кроме того, этот род, по облику близкий к остальным *Echinoneidae*, отличается прежде всего монобазальным апикальным полем с четырьмя генитальными порами, т.е. признаком, характерным для подавляющего большинства кайнозойских го-

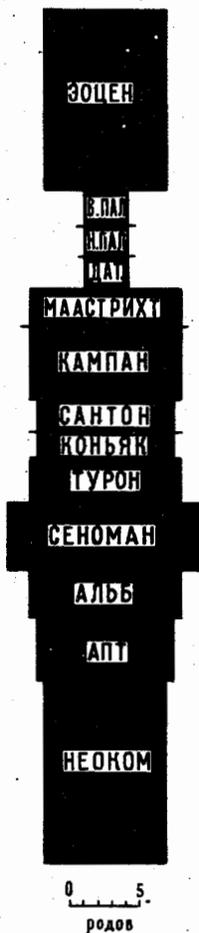


Рис. 2. Диаграмма изменения количества родов *Holoctypoida* в мелу, палеоцене и эоцене

лектипоидов. Другие, иногда крайне выраженные черты строения: крупные, близкие по размерам, перистом и инфрамаргинальный перипрокт, их скошенность в разных направлениях и некоторые другие —, очевидно, унаследованы от более древних голектипоидов.

Анализируя развитие отряда *Holoctypoida* во времени, можно наметить определенные тенденции, которые нередко проявлялись параллельно в разных семействах отряда. Челюстной аппарат, хорошо развитый у юрских голектипоидов, начиная с мела постепенно редуцировался и снова возникает лишь у некоторых эоценовых представителей отряда. Апикальное поле изменялось от почти эндоциклического (ранняя юра) до компактного — сначала с пятью (юра-мел), потом с четырьмя генитальными (мел-эоцен) порами, и до монобазального с четырьмя генитальными порами (эоцен-ныне). В эволюции амбулакров четкой последовательности не наблюдается, но ощущается тенденция к изменению от простых первичных пластинок (юра) к более сложным, с большим количеством полупластинок (мел), и снова к постепенному уменьшению числа полупластинок (палеоген-ныне).

Наиболее существенные изменения в отряде совпадают с рубежами юра-мел, мел-палеоген (точнее, маастрихт-даний), палеоцен-эоцен и палеоген-неоген. Возникнув в ранней юре, эта группа затем дважды испытывала расцвет. Наибольшее таксономическое разнообразие приходится на поздний мел (первая эпоха расцвета) и эоцен (вторая эпоха расцвета). Резкое обеднение фауны голектипоидов произошло в датско-палеоценовый этап (рис. 2). Начиная с олигоцена, отряд постепенно угасает — в современной эхинофауне известно лишь три вида двух очень близких между собой родов.

\* \* \*

На территории СССР отряд *Holoctypoida* представлен далеко не в полном объеме.

Юра и нижний мел бедны остатками голектипоидов. Очень редкие находки *Pygaster* известны из нижнекелловейских отложений Гиссарского хребта. Чаще в келловее многих районов СССР (Русская платформа, Крым, Сев. Кавказ, Закаспий) встречаются единичные виды рода *Holoctypus*. Несколько обогащается родовой состав нижнемеловых голектипоидов: это *Holoctypus*, *Coenholoectypus*, *Discoides* и *Globator*, представленные также немногочисленными видами. Они обычны в готерив-барреме Крыма и Кавказа.

В карбонатных и отчасти в терригенных отложениях верхнего мела голектипоиды наиболее разнообразны. Это представители 5 семейств и 8 родов, некоторые из них обильны как по количеству видов, так и по количеству экземпляров. Немногочисленные остатки морских ежей *Pygaster*, *Holoctypus*, *Coenholoectypus*, *Discoides*, *Camerogalerus* (по одному-двум видам каждого рода) указываются из сеномана и турона Кавказа. Нечастые находки *Discoides* (два вида) известны из одновозрастных отложений других областей СССР — Крыма и Закаспия. Род *Globator* обнаружен в сеномане и туроне Донбасса, в сеномане Грузии, маастрихте Армении. Он также мало разнообразен по числу видов.

Наиболее распространены в верхнемеловых отложениях юга СССР роды *Conulus* (в сеномане-маастрихте) и *Galerites* (в кампане-маастрихте). Известно около 25 видов *Conulus* и 10 видов *Galerites* из верхнего мела Донбасса, Крыма, Кавказа, Закаспия, реже Средней Азии. Наиболее богат ви-

дами комплекс маастрихтских голектипоидов (табл. 17). Некоторые из них (*Conulus magnificus* (Orb.), *C. raulini* Orb., *Galerites vulgaris* Leske и др.) широко распространены в разновозрастных образованиях Северной и Средней Европы. В целом комплекс верхнесенонских голектипоидов, встречаемых на территории СССР, близок к среднеевропейскому. Очень редко отмечается проникновение южных видов, характерных для средиземноморской ассоциации морских ежей.

На границе маастрихтского и датского ярусов состав голектипоидов существенно изменяется и обновляется. *Conulidae* и *Galeritidae*, обильные в отложениях древнее датского яруса, в последнем исчезают и сменяются представителями семейства *Neoglobatoridae*. Комплекс датско-палеоценовых голектипоидов исключительно составляют виды рода *Neoglobator* (Эндельман, 1980а, 1980б); наиболее полно видами этого рода охарактеризованы отложения датского яруса и палеоцена на Мангышлаке и в Крыму, некоторые виды известны из Закавказья и Прикаспия. Часть видов этого комплекса, описанные ранее под иными родовыми наименованиями (*Globator ravnii* Br.-Niels., *Pseudopyrina subovalis* Ravn, Ps.; *mountainvillensis* Sorign., *Pyrina houzeaui* Cott.) встречается в разновозрастных отложениях Дании, Бельгии и Франции, в том числе и в стратотипах дания и монса.

Еще реже этот же род встречается в нижнем эоцене Крыма, совместно с более многочисленными экземплярами рода *Conoclypus*. В нуммулитовых известняках лютетского яруса Крыма и Мангышлака обычными компонентами эхинофауны являются *C. conoideus* (Leske) и *C. burlensis* Bajajunas.

Таким образом, материалы с территории СССР подтверждают общие закономерности в развитии отряда *Holectypoida*. Существенные изменения, проявляющиеся прежде всего на видовом уровне, происходят на рубежах сеномантурон, маастрихт-даний, танет-ипр. Комплексы маастрихтских и датско-палеоценовых голектипоидов наиболее богаты и наиболее резко отличны друг от друга не только по видовому, но и родовому составу. Кроме того, в таком обилии они не встречены пока в отложениях этого возраста других стран. Комплекс эоценовых голектипоидов, наоборот, более беден по сравнению с известным за пределами нашей страны.

## ОТРЯД CLYPEASTEROIDA

Клипеастероиды, или плоские морские ежи — одна из самых специализированных групп челюстных неправильных морских ежей. Они появились, по-видимому, в палеоцене, а их быстрая экологическая экспансия в эоцене была обусловлена существенно новыми чертами организации, позволившими им перейти к необычному для морских ежей образу жизни и освоить новые биотипы.

Наиболее характерными чертами морфологии клипеастероидов являются: уплощенный панцирь, внутренний скелет в виде поддержек или колонн, занимающих у некоторых форм значительную часть внутренней полости панциря, система амбулакральных пищевых желобков, развитых на оральной поверхности.

Современные клипеастероиды обитают преимущественно в сублиторальной и литоральной зонах моря, хотя отдельные представители проникают до глубин свыше 2000 м. Они всегда связаны с рыхлыми, нередко — грубыми песчаными грунтами и ведут пассивный малоподвижный образ жизни на поверхности субстрата, или закопавшись в него.

По способу питания большинство клипеастероидов, по-видимому, сестонофаги, улавливающие взвешенные пищевые частицы из толщи воды; эффективность процесса питания обеспечивается токами воды, создаваемыми реснитчатым эпителием в пищевых желобках. Они могут жить на крайне бедных органикой грунтах, но в условиях повышенной подвижности воды, постоянно приносящей новые порции органической взвеси.

Имеются данные о высокой продуктивности некоторых современных представителей отряда и их способности выдерживать значительные колебания температуры и солености (Соколова, Кузнецов, 1960).

Особенности образа жизни позволили плоским морским ежам завоевать широкие пространства океанического дна. В современных морях они несомненно являются процветающей группой.

В очерке принята система отряда, разработанная Дж. Даремом (Durham, 1955; 1966). В этой системе отряд разделен на 4 подотряда: Laganina, Rotulina, Clypeasterina и Scutellina и 16 семейств.

Клипеастероиды связаны своим происхождением, по-видимому, с отрядом Holecysteroidea, возможно – с меловым семейством Discoididae, у которого, как отмечалось выше, проявилась тенденция к формированию внутреннего скелета.

Клипеастероидов можно считать специфической кайнозойской группой. Указания на распространение трех родов этого отряда: *Fibularia*, *Echinocyamus* и *Scutellina* в сеноне (Goldfuss, 1826–1844; Engel, 1976), скорее всего, являются недоразумением; на это указывает, в частности, П. Кир (Kier, 1974). По-видимому, наиболее древним, и единственным палеоценовым, родом, следует считать *Togocyamus* (семейство Fibulariidae), два вида которого описаны из палеоцена Зап. Африки (Oppenheim, 1915;) Roman et Gorodiski, 1959) (табл. 16). Fibulariidae характеризуются рядом примитивных признаков: слабо выраженными петалоидами и пищевыми желобками (иногда – их полным отсутствием), а также отсутствием или слабым развитием внутреннего скелета (только в виде радиальных перегородок).

С эоцена (главным образом, среднего и верхнего) начинается интенсивное развитие отряда. В эоцене, кроме фибулариид, появляется 5 новых семейств: Laganidae, Neolaganidae, Protoscutellidae, Eoscutellidae и Clypeasteridae, относящиеся к трем подотрядам и представленные в эоцене 25 родами (табл. 15, 16). В это время получают развитие основные морфологические особенности клипеастероидов: петалоидные амбулакры, внутренний скелет; происходит усложнение системы пищевых желобков.

Максимального систематического разнообразия отряд достигает в миоцене (13 семейств и 36 родов), однако по относительному числу видов максимум приходится на конец плиоцена, когда они составляли 37% от общего числа видов класса, известных в это время. В современной фауне клипеастероиды представлены 10 семействами и 24 родами, а их виды составляют 14% от общего числа видов морских ежей (Kier, 1974).

Наиболее древние клипеастероиды на территории СССР известны из среднего эоцена Ферганы [*Eoscutum alexati* (Cottreau)]. Более широко они представлены в миоцене Подолии (роды *Fibularia*, *Clypeaster*, *Parascutella*) и Закавказья (*Clypeaster*) – виды Средиземноморской области.

В миоцене и плиоцене Сахалина и Камчатки известны богатые фауны, представленные *Pseudoastrodapsis*, *Kewia*, *Faassia* и другими родами, характерными для Тихоокеанской палеозоогеографической области.

Появление отряда Clypeasteroidea – одна из важных и характерных черт рубежа мезозоя и кайнозоя. Возникновение таксонов отрядного ранга для рассматриваемого интервала времени – событие достаточно редкое. Интересно, что широкая экологическая экспансия этой своеобразной группы начинается в эоцене, что совпадает с началом кайнозойского расцвета многих других групп. С эоцена именно они, в значительной мере, определяют кайнозойский облик фаун морских ежей.

## НАДОТРЯД ATELOSTOMATA

### ОТРЯД CASSIDULOIDA

Отряд Cassiduloida объединяет неправильных морских ежей, наиболее характерными признаками которых является наличие филлодиев в амбулакральных полях и интерамбулакральных приротовых бугров, в совокупности образующих флосцелль. От других неправильных морских ежей кассидулоиды отличаются, помимо развития флосцелли, отсутствием у взрослых форм челюстного аппарата, фасциол и специализированного пластрона.

Условия жизни этих животных изучены пока еще мало. Современные виды встречаются преимущественно в теплых морях на относительно мелководных (от первых метров и долей метра до 250–300 м) песчаных участках морского дна, в пределах которых они могут образовывать значительные скопления. Имеются лишь немногие указания на извлечение единичных экземпляров с глубин свыше тысячи (*Neolampas rostellata* A. Agassiz) и даже полутора тысяч метров (*Echinolampas rangii* Desmoulins). По-видимому, все ныне живущие особи закапываются в грунт до дистальных концов петалоидов, и это обеспечивает им устойчивость в условиях подвижной воды. Способностью к частичному закапыванию обладали, очевидно, и ископаемые кассидулоиды, за исключением, быть может, самых ранних юрских видов. Известно около 800 ископаемых и нынеживущих видов отряда.

В настоящем очерке с небольшими изменениями принята классификация П.М. Кира (Kier, 1962, 1966), который рассматривает в составе отряда десять семейств: *Galeropygidae*, *Nucleolitidae*, *Echinolampadidae*, *Faujasidae*, *Clupeidae*, *Archiaciidae*, *Cassidulidae*, *Clupeolampadidae*, *Pliolampadidae* и *Apatopygidae*, включающих в совокупности 59 родов. Кроме того, девять родов, преимущественно недостаточно охарактеризованных, не отнесены ни к одному из этих семейств.

Следуя за Ламбером и Тьерри (Lambert, Thiery, 1909–1925) и Мортенсеном (Mortensen, 1948) мы оставляем в отряде *Cassiduloidea* также семейство *Neolampadidae*, преобразованное в "Treatise on invertebrate paleontology" в самостоятельный отряд (Durham, Wagner, 1966). По ряду признаков роды *Oolopygus* и *Studeria* отнесены к семейству *Cassidulidae*, и род *Ochetes* переведен в семейство *Nucleolitidae*. Такая перестановка увеличивает, на наш взгляд, четкость характеристики этих двух семейств. Сохранен род *Echinanthus* в семействе *Pliolampadidae*, представляющий несомненный интерес для рассматриваемого этапа развития морских ежей. Помимо новых данных по систематике, работы Кира содержат много важных сведений о морфологии, эволюции и распространении кассидулоидов. Ряд этих сведений использован при составлении предлагаемого очерка.

Первые представители отряда, относящиеся к роду *Galeropygus* семейства *Galeropygidae*, известны с конца ранней юры (тоарский век). Судя по дошедшим до нас материалам, это еще относительно малочисленные морские ежи, не игравшие заметной роли в сообществах обитателей морского дна. В средней юре начинается быстрое развитие группы, и уже в байосе появляются два новых семейства *Nucleolitidae* и *Clupeidae*, представленные тремя родами. В батский век к ним добавляется один новый род в семействе *Clupeidae*.

Ранне- и среднеюрские кассидулоиды обладали многими примитивными чертами строения. Для них характерны преимущественно округлые очертания панцирей и очень высокое положение перипрокта, нередко соприкасающегося с апикальным полем. Последнее имеет только тетрабазальную структуру, и 4 генитальных поры, часто включает дополнительные и катенальные пластинки. Петалоидные части амбулакальных полей открытые, обычно очень длинные, достигающие края панциря, что может свидетельствовать о жизни на поверхности грунта или об очень незначительном погружении в осадок. Филлодии узкие, длинные, несут большое количество двойных пор, расположенных в три (пигуридный тип) или две (нуклеолитидный тип) серии в каждой половине амбулакра.

Начало поздней юры не вносит больших изменений в состав отряда, — продолжают существовать те же три семейства, включающие 6 родов. В дальнейшем, к кимериджскому веку семейство *Galeropygidae* заканчивает свое существование, сильно сокращаются в количестве родов (до одного) *Clupeidae*, и одновременно возрастает значение семейства *Nucleolitidae*, достигающего своего расцвета в раннем мелу и сеномане. Строение панцирей за это время существенно не изменяется. Можно отметить лишь некоторую тенденцию к их удлинению и увеличению пространства ниже петалей на верхней поверхности (за счет укорочения петалей или увеличения высоты панцирей). У лузитанских

видов наблюдаются более расширенные лировидные филлодии пигуридного типа, несущие меньшее число двойных пор.

Те же тенденции сохраняются и в раннем мелу, в начале которого появляются новое семейство Archiaciidae, один новый род в семействе Clypeidae и четыре новых рода в семействе Nucleolitidae. По-прежнему характерно только тетрабазальное апикальное поле с 4 генитальными порами, но, по-видимому, в нем полностью отсутствуют дополнительные и катенальные пластинки. Все амбулакральные пластинки несут двойные поры и никогда не наблюдается буккальных пор. Часто присутствует кривой перистом, длинная ось которого ориентирована от 2 интерамбулакра к V амбулакру.

Значительно более ярко проявляет себя рубеж между ранним и поздним мелом (табл. 15). В сеномане появляются четыре новых семейства Echinolampadidae, Clypeolampadidae, Faujasidae, Cassidulidae, и к туронскому веку исчезают последние представители семейств Clypeidae и Archiaciidae. Из числа новых семейств Clypeolampadidae и Faujasidae являются почти исключительно позднемеловыми, а два остальных продолжают свое существование до современности.

На этом рубеже впервые появляются буккальные поры, и на амбулакральных пластинках за пределами петалоидов двойные поры заменяются единичными. Такие изменения в морфологии, очевидно, связаны с приспособлением к частичному закапыванию в грунт. Начиная с турона, эти признаки становятся господствующими почти во всех группах кассидулоидов. Исключение представляет только семейство Nucleolitidae, берущее начало еще в средней юре и сохраняющее двойные поры вплоть до своего угасания в раннем палеоцене.

В туронский век в апикальном поле, по-прежнему сохраняющем только тетрабазальное строение, у некоторых видов впервые наблюдается утрата одной генитальной поры. В это время происходит заметное обеднение состава и из известных в сеномане 7 семейств и 18 родов остается только 5 семейств, представленных 10 родами. (Нужно отметить, что приведенные сведения относятся преимущественно к позднему турону, так как о морских ежах нижнего подъяруса мы знаем значительно меньше).

Те же семейства, преобладающая часть которых (4 семейства из 5-ти) начинает свое развитие в сеномане, определяют состав отряда в течение всего сенона. Новым элементом оказывается лишь семейство Pliolampadidae, первый представитель которого – род *Zuffardia* – появляется в кампане. Сильнее обновляется родовой состав – из верхнего сенона известно уже 12 новых родов.

С сантонского века начинается расцвет семейства Faujasidae, по количеству родов (7) занимающему первое место в верхнем сеноне. У морских ежей этого и некоторых других семейств проявляется тенденция к образованию более коротких закрытых петалоидов, к расширению лировидных филлодий и уменьшению в них количества пор в каждой внутренней серии. Постепенно увеличиваются притовые интерамбулакральные бугры и они достигают максимального развития в маастрихте.

Важным событием в сенонской истории рассматриваемых морских ежей следует считать появление у некоторых кампанских и маастрихтских представителей семейств Clypeolampadidae, Pliolampadidae и Faujasidae монобазального апикального поля. Оно впервые отмечено у видов рода *Zuffardia* и *Termieria* из верхнего сенона Северной Африки, рода *Domestinus* из маастрихта Сев. Америки и рода *Clypeolampas*, известных из кампанских и маастрихтских отложений Европы и Индии. После сенона этот признак становится доминирующим в морфологии всех групп кассидулоидов. Функциональное значение такой перестройки структуры апикального поля и причины, обусловившие столь резкое ее проявление, неясны.

Границу маастрихта и датского века не переходят такие характерные меловые семейства, как Clypeolampadidae и Faujasidae и почти все роды, входящие в состав семейства Nucleolitidae. По-видимому, еще более резко проявляется этот рубеж на видовом уровне (табл. 17).

Датский ярус отличается значительным обеднением состава: вместо 6 семейств и 17 родов, установленных в кампане и маастрихте, здесь известны только два семейства *Cassidulidae* и *Nucleolitidae*, представленные всего 5 родами. Из них *Cassidulus*, *Studeria* и *Hypsopygaster* появляются впервые, а род *Oolopygus* переходит из сенона. "Проходящие" семейства *Echinolampadidae* и *Pliolampadidae*, берущие начало в позднем сеноне и широко распространенные в кайнозое, в отложениях датского яруса пока нигде не отмечены. Не отмечено и обильно представленное в маастрихте семейство *Faujasidae*, единственный послесенонский род и вид которого указывается из верхнего эоцена Австралии.

Резкие изменения в сообществах морских ежей проявились на рубеже мела и палеогена в исчезновении ряда групп, а не в появлении новых элементов. Ни одно новое семейство не сменяет прекративших свое существование, и лишь немногие новые роды появляются в составе сохранившихся семейств.

Выше уже отмечалось, что подавляющая часть послемаастрихтских кассидулоидов характеризуется монобазальным апикальным полем. Подчеркивая резкость и быстротечность перестройки апикальной системы Кир (Kier, 1962) указывает, что ни у одного послемелового вида во взрослом состоянии нет тетрабазального апикального поля. Последнее утверждение американского палеонтолога кажется излишне категоричным. Переходящие в датский век и ранний палеоцен "меловые" роды *Oolopygus* и *Plagiochasma* сохраняют в это время тетрабазальное апикальное поле. Такое же строение последнего можно наблюдать на отдельных экземплярах, относящихся к впервые появившимся в датском веке родам *Studeria* и *Hypsopygaster*. Приведенные примеры свидетельствуют о большей постепенности в развитии этого важного признака, однако в целом подмеченные Киrom параллелизм и в геологических масштабах кратковременность перестройки не вызывают сомнений (рис. 3).

Монский век по сообществу морских ежей мало чем отличается от датского. Сохраняются те же 5 родов, причем два из них — *Oolopygus* и *Plagiochasma*, берущие начало в мелу, по-видимому, полностью заканчивают свое развитие. Новым элементом явился род *Echinanthus*, относящийся к семейству *Pliolampadidae*, с этого времени и до миоцена играющий заметную роль в комплексах кассидулоидов. Ранний палеоцен, также как и датский век может быть охарактеризован, таким образом, как этап значительного обеднения систематического состава этой группы морских ежей.

В поздний палеоцен переходят только роды, возникшие не ранее датского века (*Cassidulus*, *Hypsopygaster*, *Studeria*, *Echinanthus*) и в это время проявляются новые роды, принадлежащие семействам *Echinolampadidae*, *Pliolampadidae* и *Cassidulidae*. Некоторые из них (*Neocatopygus*, *Eurhodia*, *Pseudopygaulus*) известны в серии Раникот Индии, другие — *Plesiolampas* и *Rhyncholampas* — распространены более широко. В частности, *Plesiolampas michelini* (Cotteau) указывается из танетских отложений Южной Франции и Сев. Испании, а *P. saharae* Bather из палеоцена Центральной Африки.

Рассматривая особенности развития кассидулоидов в палеоцене, необходимо отметить недостаточную освещенность в литературных источниках стратиграфии этого отдела палеогеновой системы и распределения в нем морских ежей. Сказанное касается, в первую очередь, таких районов, как Индия и Северная Африка. Можно напомнить также, что в старых работах (до 1874 г.) палеоценовые отложения не отделялись от эоцена.

Последняя оговорка относится, естественно, и к характеристике эоцена, для которого указывается особое обилие морских ежей отряда *Cassiduloidea*. Основную роль в эоцене играют три семейства, представленные и в современной фауне морей: *Echinolampadidae*, *Cassidulidae* и *Pliolampadidae*, особенно последнее из них, в составе которого появляются 5 новых родов. Возникает новое семейство *Neolampadidae* с единственным родом *Pisolampas* из верхнего эоцена Австралии и исчезает *Australanthus* — последний, также австралийский представитель семейства *Faujasidae*.

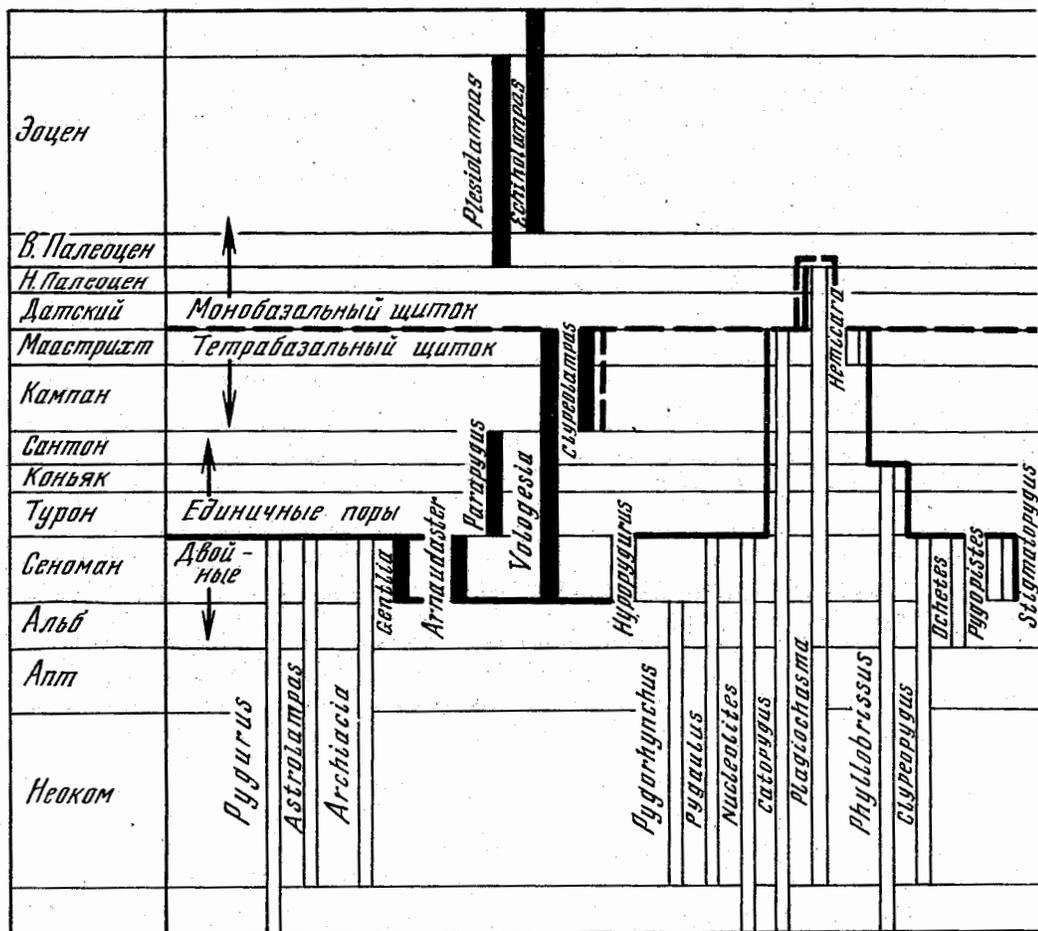


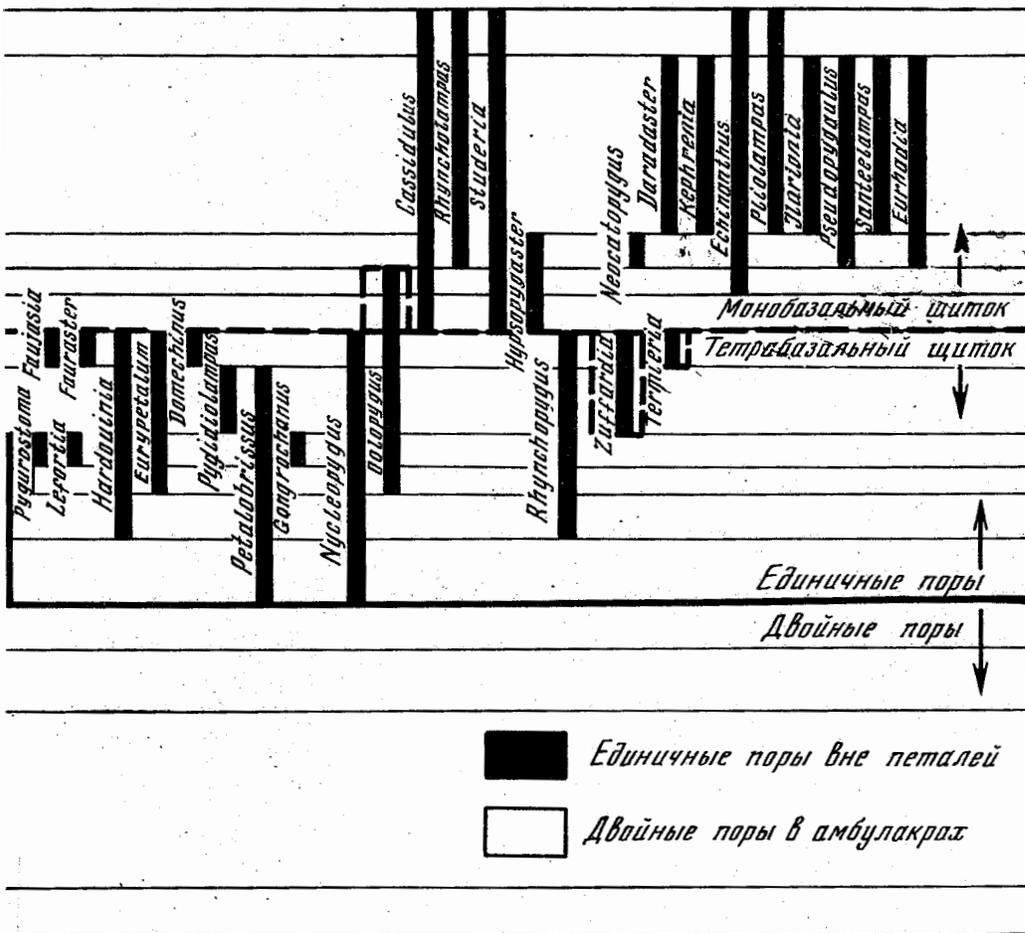
Рис. 3. Смена родового состава морских ежей отряда Cassiduloida в мелу и палеогене

Можно видеть, что на высоком таксономическом уровне этот этап развития не выделяется особенно ярко (появляется всего одно, очень малочисленное семейство). Обилие кассидулоидов, дающее П. Киру основание говорить о великой эоценовой экспансии этих морских ежей, проявляется, очевидно, в количестве видов. По своей морфологии это уже типичные кайнозойские представители отряда, всегда обладающие монобазальным апикальным полем, буккальными порами и единичными порами за пределами петалоидных частей амбулакров. У многих видов широко распространенных родов *Rhyncholampas*, *Cassidulus*, *Echinolampas* и др. развиваются неравные поровые зоны в петлях.

В послеоценовой истории сохраняются те же четыре семейства, но численность их резко сокращается в олигоцене и, после некоторого увеличения в миоцене, снова убывает в плиоценовую эпоху. В современных морях обитает всего около 20 видов кассидулоидов, что свидетельствует о значительном упадке, переживаемом этой группой животных. Для сравнения укажем, что из третичных отложений известно более 500 видов.

В эволюции отряда Cassiduloida существует несколько рубежей, ясно, а подчас и резко проявляющихся в смене состава и возникновения новых морфологических признаков. Наиболее ярко выступают два таких рубежа. Первый из них приурочен к сеноману и отмечен появлением буккальных пор и единичных пор на амбулакальных пластинках за пределами петалей, второй ознаменовался преобразованием строения апикального поля в конце сенона,

Сравнивая положение этих важных рубежей в развитии кассидулоидов, можно увидеть в нем определенные черты сходства. Новые признаки (единичные



поры, монобазальное апикальное поле) появляются в моменты относительного расцвета отряда (сеноман, маастрихт), первоначально лишь в некоторых, преимущественно малочисленных семействах. После этого происходит заметное, а по-видимому, даже резкое обеднение состава (ранний турон, датский век) и в последующие этапы, начинающиеся с позднего турона и позднего палеоцена, новые элементы морфологии становятся господствующими. Таким образом, в этом отношении наблюдается некоторое подобие между сеноманом и маастрихтом, нижним туроном и датским (быть может, и монским) ярусом, верхним туроном и танетским ярусом (см. рис. 4 а). (Отметим еще раз, что нижнетуронские морские ежи известны мало, это свидетельствует, скорее всего, о малочисленности сообществ).

Проявляются ли здесь какие-либо общие закономерности, или совпадение случайно, и какова действительная роль изменений в это время внешних условий — сказать трудно. Трудно также говорить о большей или меньшей резкости таких рубежей, так как само понятие "резкость" применительно к подобным явлениям имеет лишь относительное значение. "Цена" отдельных частных перестроек в ходе эволюции может сильно меняться.

Приобретение единичных пор на амбулакральных пластинках и монобазального апикального поля, несомненно, явились важнейшими событиями в развитии кассидулоидов. Несомненно также, что в геологических масштабах времени эти события произошли довольно быстро. Однако, не следует упускать из вида, что от первого появления признака до завоевания им господствующего значения каждый раз проходило все же не менее 8-10 млн. лет.



Рис. 4. Диаграмма изменения количества родов отрядов *Cassiduloidea* (а) и *Spatangoida* (б, в) в мелу, палеоцене и эоцене

Такие и подобные им изменения наиболее наглядно можно представить графически. На прилагаемой диаграмме сделана попытка показать положение этапов перестройки в меловой и палеогеновой истории кассидулоидов. При этом не удается избежать некоторого упрощения, создающего впечатление большей резкости рубежей. Дело в том, что для зарубежных территорий мы почти не располагаем сведениями о появлении или исчезновении признаков внутри отдельных ярусов и поэтому вынуждены привязывать все такие изменения к их границам.

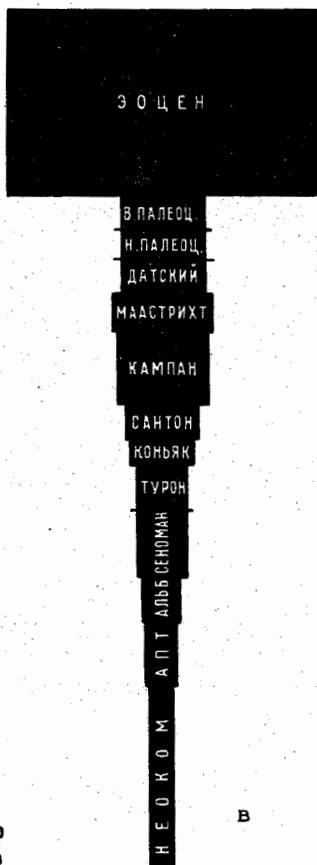
В последующей истории развития отряда наибольшим расцветом выделяется эоценовая эпоха, не принеся, однако, заметных изменений морфологии и существенного обновления состава на высоких таксономических уровнях. Выше уже указывалось, что после эоцена и особенно после миоцена происходит сильное обеднение этой группы морских ежей.

Помимо отмеченной ранее приуроченности кассидулоидов к теплым морям, в их географическом распространении можно подметить существование определенных зоогеографических различий. Они были незначительны, во всяком случае на родовом уровне, в юре, когда имелось всего два чисто европейских рода, один, встреченный только в Африке и на Мадагаскаре и 7, распространенных более широко. В раннем мелу все известные 11 родов отмечены в Европе и лишь два из них ограничены этим континентом.

Провинциальные различия отчетливее проявляются в позднемеловую эпоху. Более богатый и разнообразный состав в это время довольно закономерно распределяется между отдельными частями света. Имеется около 10 родов, не выходящих за пределы Европы, 6 ограничены только Африкой, 2 — только

Подотряд  
Meridosternina

Подотряд  
Amphisternina



0 10  
редов

Северной Америкой и 2 известны из различных районов Азии. Наряду с ними существует не менее 8-9 родов, обладающих очень широким географическим распространением. Создается впечатление, что в сеноне (и особенно в позднем) эти отличия возрастают.

Для датского века и раннего палеоцена, характеризующихся, как мы видели, значительным обеднением комплексов кассидулоидов, говорить о каких-либо провинциальных отличиях трудно. Сохраняющийся в отложениях этого возраста *Oolopygus* известен только в Европе, род *Plagiochasma* указывается также в Египте и США, *Cassidulus*, *Studeria* и *Echinanthus* отмечены на весьма обширных территориях в Европе, Африке, Индии и Северной Америке.

Почти все новые элементы, появившиеся в составе отряда в позднем палеоцене, относятся к родам, имеющим очень широкое распространение. Исключение представляет род *Neocatopygus*, установленный только в Южной Индии. В эоценовых сообществах явно преобладают космополитичные роды.

На территории СССР позднемиоценовые и палеогеновые кассидулоиды, как и другие группы ископаемых морских ежей, приурочены почти исключительно к западным и южным ее частям, где их остатки распространены очень неравномерно, явно тяготея к мелководным фациям.

В сеномане Копетдага найден *Catopygus columbarius* Lamb. и этот вид отмечается также в восточной части Средней Азии вместе с *Pygaulus pulvinatus* Agassiz и *Nucleolites angustior* Peron et Gauthier. В породах нижнего турона морские ежи отряда *Cassiduloidea* пока не встречены; в верхнем подъяруссе турона Крыма, Кавказа и Закаспийской области имеется только довольно широко распространенный *Catopygus obtusus* Desor. Несколько более разнообраз-

разен состав кассидулоидов верхнего тулона и коньяка Таджикской депрессии, где присутствуют *Petalobrissus markovi* (Faas), *Parapygus bucharensis* (Schmidt), *Pygaulus faasi* Schmidt, *Pygaulus aksuensis* Schmidt. Представители рода *Petalobrissus*, относящиеся, скорее всего, к новым видам, отмечены здесь и в более высоких слоях сенона.

Наибольшим разнообразием кассидулоидов отличается маастрихтский ярус и, особенно, его верхняя часть, что может быть связано с широким распространением мелководных фаций в этот регрессивный этап меловой истории. В отложениях этого возраста в Крыму, Донбассе, на Сев. Кавказе, Мангышлаке, Туаркыре и др. районах довольно обычны *Catopygus* (*C. suborbicularis* Bosquet, *C. conformis* Desor, *C. loevis* Agassiz, *C. subcircularis* Smiser и др.), *Oolopygus* (*O. pyriformis* Leske, *O. jandrainensis* Smiser и др.), *Rhynchopygus* (*R. donetzensis* Faas, *R. macari* Smiser), *Plagiochasma* sp. Восточнее, в Кызыл-Кумах, Таджикской депрессии и Фергане были встречены *Nucleopygus scrobiculatus* Goldf., *Hardouinia ferganensis* (Faas), *Hardouinia* sp. nov., *Domechinus* sp. nov., наряду с теми же *Rhynchopygus macari* (Кызылжумы) и *Catopygus fenestratus* Agass. (Таджикская депрессия).

Датские и раннепалеоценовые кассидулоиды наиболее полно представлены на Мангышлаке, Туаркыре и соседних с ними территориях. Развитие здесь мелководных органогенно-детритовых отложений обуславливает местами значительные скопления остатков этих морских ежей. Состав их существенно отличается от подстилающих слоев маастрихта. В породах датского яруса мы не находим таких родов, как *Catopygus*, *Rhynchopygus*, *Nucleopygus*, *Hardouinia* и др., занимающих видное место в меловых сообществах кассидулоидов. Очень редко встречаются панцири *Oolopygus*, относящиеся, скорее всего, к новому виду. В самых нижних, пограничных с датским ярусом горизонтах палеоцена местами довольно обильны остатки *Plagiochasma analis* Agass.

Новыми элементами в датском комплексе являются первые представители родов *Cassidulus*, *Studeria* и *Hypsopygaster*, в нижнем палеоцене к ним добавляется род *Echinanthus* (имеются требующие дополнительной проверки указания на находки в Крыму фрагментов панцирей последнего рода в породах датского яруса). В целом, по составу кассидулоидов, как и других групп морских ежей, нижний палеоцен очень тесно связан с датским ярусом.

Верхний палеоцен, заключающий часто обильных и разнообразных по составу морских ежей, беден остатками кассидулоидов. Причины этого кроются, очевидно, в преобладании мало благоприятных для данной группы фациальных условий. Здесь сохраняются те же роды: *Cassidulus*, *Hypsopygaster* и *Echinanthus*, представленные немногими новыми видами.

В отличие от многих стран мира, где в эоцене отмечается наибольшее обилие морских ежей отряда *Cassiduloida*, территория Советского Союза доставляет пока лишь очень ограниченный коллекционный материал. Из отложений этого возраста Крыма и Мангышлака известны *Echinolampas subcylindricus* Desor, *Pliolampas ungosensis* Schmidt и несколько видов *Echinanthus*.

В пространственном распространении кассидулоидов у нас в стране, начиная с сенона, можно подметить определенные провинциальные различия. Они проявляются в своеобразии комплексов морских ежей, свойственных восточной части Средней Азии (Фергана, Таджикская депрессия и ее обрамление). В этих районах присутствуют роды, известные из Африки и Америки и не отмеченные в Европе — *Petalobrissus*, *Hardouinia*, *Domechinus*, роды очень широкого географического распространения — *Catopygus*, *Nucleopygus*, *Parapygus* и, по-видимому, полностью отсутствует такой типичный "европейский" род, как *Oolopygus*. В более западных районах СССР комплексы сенонских кассидулоидов вполне сходны с известными из соответствующих отложений Западной Европы.

Ограниченность материала не позволяет судить о наличии подобных различий в досенонский этап развития. По той же причине мы лишены возможности сделать это и для более поздних этапов.

Фактические данные, имеющиеся для территории Советского Союза, также как и для большинства других стран мира, свидетельствуют о больших изме-

нениях в сообществах кассидулоидов, происшедших после маастрихта. На смену обильным и разнообразным по систематическому составу ассоциациям в датский век приходит значительно обедненный комплекс, отличный, как от типичного сенонского, так и от появляющегося позднее в эоцене. О причинах, вызвавших такие изменения можно, в лучшем случае, только догадываться. Самостоятельный интерес представляет более доступное для нас рассмотрение того, как происходит эта смена и как формируется новый комплекс.

Он включает всего 5 или 6 родов, в числе которых *Oolopygus*, берущий начало в сеноне, является одним из последних представителей отряда с тетрабазальным апикальным полем. Несколько неожиданным кажется присутствие в комплексе рода *Plagiochasma*, возникающего еще в раннем мелу и сохраняющего, не только тетрабазальное строение апикального поля, но и такой архаический признак, как двойные поры в филлодиях. По основным свойствам эти морские ежи мало отличаются от своих меловых предков.

Остальные три рода впервые появляются в середине (*Cassidulus*, *Studeria*) или в самом конце датского века (*Hypsopygaster*). Род *Cassidulus*, представленный здесь всего одним видом *C. elongatus* Orb., играет весьма заметную роль в третичной и современной фауне морских ежей. Для него характерны только монобазальная структура апикальной системы, наравные поровые зоны в петалоидах, хорошо развитая флосцелла — признаки, свойственные большинству кайнозойских кассидулоидов.

Почти столь же широкое распространение вплоть до современности имеет род *Studeria*, в составе которого известно около 20 видов. В датских отложениях он представлен двумя сменяющими один другого видами — *St. crassa* (Stolicz.) и *St. faberi* (Ravn). Интересной особенностью этих датских видов является изменчивость строения апикального поля. Наряду с вполне типичной монобазальной структурой последнего наблюдаются случаи явственного обособления от центрального диска левой задней генитальной пластинки. Возникает, таким образом, апикальное поле как бы промежуточного строения. Судя по литературным данным, более поздним, собственно кайнозойским представителям рода свойственно только монобазальное апикальное поле.

Сходную неустойчивость строения апикальной системы удается наблюдать у видов рода *Hypsopygaster*. На полуострове Мангышлак, где пока только известны эти морские ежи, установлено три вида, появляющиеся в интервале от самых верхних горизонтов датского яруса до верхнего палеоцена. Они различаются между собою, главным образом, формой панциря, но у двух более ранних — *H. ungosensis* Bajaj и *Hypsopygaster* sp. nov. 1, по-видимому, всегда имеется монобазальное апикальное поле, в то время как у верхнепалеоценового *Hypsopygaster* sp. nov. 2 наблюдается как монобазальная, так и достаточно типичная тетрабазальная структура.

Род *Echinanthus*, возникающий в конце датского века или в самом начале палеоцена, обладает устойчивыми признаками, характерными для третичных представителей отряда.

Напомним, что датский век и палеоцен были временем становления новой структуры апикального аппарата. Можно полагать, что в эти "переходные" этапы возникающие признаки не обладали еще полной устойчивостью. Закрепление их требовало, скорее всего, значительных промежутков времени, и сам процесс таких преобразований совершался достаточно постепенно. В прошлой истории кассидулоидов нечто подобное мы наблюдаем в появлении буккальных пор и единичных пор во внепеталоидных частях амбулакров.

## ОТРЯД SPATANGOIDA

К отряду *Spatangoida* относятся бесчелюстные морские ежи, которые в процессе эволюции стали группой, наиболее приспособленной к закапывающемуся образу жизни. Основные особенности организации большинства спатан-

гоидов связаны с обеспечением жизненных функций в условиях обитания в толще грунта (респираторные амбулакральные ножки в петалоидах), закапывания и передвижения внутри осадка (специализированные иглы в области пластрона и парных интерамбулакров), создания сложной системы циркуляции воды в норе и удаления посторонних частиц (дифференцированные области панциря с реснитчатым эпителием, ограниченные фасциолами) и др.

Спатаngoиды характеризуются максимальным для морских ежей развитием двусторонней симметрии.

Современные спатаngoиды живут в различных зонах моря — от литорали до абиссали, а некоторые редкие виды, относящиеся к семейству Pourtalesiidae, проникают и в верхнюю часть ультраабиссали — до глубин свыше 6,5 тыс. метров. Представители этого семейства являются самыми глубоководными морскими ежами.

Все спатаngoиды — обитатели рыхлых грунтов, от крупнозернистых песков мелководья до тонких илов глубоководных зон. Они, как указывалось, живут в толще осадка, закапываясь на глубину до 15–18 см [*Echinocardium cordatum* (Pennant)] и являются детритофагами. Частицы детрита захватываются и направляются в рот протротовыми амбулакральными ножками. В некоторых случаях дополнительным источником питания является органическая взвесь, которая улавливается ресничками эпителия и амбулакральными ножками переднего амбулакра и склеивается слизью в пищевой комок, который затем направляется вниз к перистому.

Наиболее обильны и разнообразны спатаngoиды тропической и субтропической областей, но отдельные виды живут даже в самых холодных водах Арктики и Антарктики.

Большинство спатаngoидов — стеногалинные животные, переносящие лишь небольшие отклонения от нормальной океанической солености.

У спатаngoидов, пожалуй наиболее ярко среди морских ежей, проявляются тенденции закономерных направленных эволюционных изменений, хорошо отражающихся в морфологии панциря. Благодаря этому, каждый этап исторического развития отряда может быть достаточно четко охарактеризован не только совокупностью существовавших в это время таксонов, но также — характерным обликом, эволюционным уровнем группы, отличающимся как от предшествующего, так и от последующего этапов.

В систематике отряда для диагностики таксонов высокого ранга (от подотряда до рода) используются многие признаки, но первостепенное значение имеют строение пластрона и апикального поля, присутствие фасциол различных типов.

Для отряда Spatangoida принята система Т. Мортенсена (Mortensen, 1950, 1951) с некоторыми изменениями (Пославская, Соловьев, 1964; Соловьев, 1971) и с учетом новых данных, касающихся объема и состава некоторых семейств, представленных в "Treatise on invertebrate paleontology" (Wagner, Durham, 1966; Fisher, 1966). Установленное в этом издании Вагнером и Даремом семейство Somaliasteridae, включено в подотряд Amphisternina<sup>1</sup>. Отряд подразделен на два подотряда — Meridosternina и Amphisternina. В составе подотрядов рассматриваются семейства, представители которых встречаются в стратиграфическом интервале от начала позднего мела до эоцена включительно. В этом интервале распространено большинство семейств отряда — за исклю-

<sup>1</sup> Американские авторы включили это семейство в отряд Holasteroida (в основном соответствующий подотряду Meridosternina Мортенсена) на основании присутствия у них "меридостерального" пластрона, который, с нашей точки зрения, является производным амфистерального. По-видимому, сомалиастериды представляют собой боковую ветвь эволюции амфистеральных спатаngoидов, скорее всего — хемиастерид. В пользу этого свидетельствует ряд признаков, прежде всего — компактный вершинный щиток и перипетальная фасциола.

чением коллиритид и дизастерид, окончивших свое существование в раннемеловую эпоху, а также калимнид и эропсид, известных только по современным представителям. Роды *Coraster*, *Homoeaster* и *Ornithaster* предлагается рассматривать в составе самостоятельного семейства *Corasteridae* Lambert. Для датско-палеоценового рода *Isaster* и очень близкого современного рода *Isopatagus* предложено новое семейство *Isasteridae*<sup>1</sup>.

Первые представители спатангоидов появляются, по некоторым данным, в ранний юре, но достоверными и достаточно обильными являются их находки в средней юре. Ранняя эволюция спатангоидов, так же как и представителей других отрядов неправильных морских ежей, была связана с формированием экзоцикличности — постепенным смещением перипрокта из апикального поля и редукцией 5-й гонады, а позднее — и 5-й генитальной пластинки. Характерными особенностями юрских спатангоидов, представленных двумя семействами: *Collyritidae* (подотряд *Meridosternina*) и *Disasteridae* (подотряд *Amphisternina*) является разорванное апикальное поле, протостермальное или гапlostермальное пластрон, центральный или смещенный к переднему краю перистом, лентовидные непеталоидные амбулакры, полное отсутствие фасциол и ряд других примитивных черт. Первый этап в развитии отряда заканчивается в конце юрского периода — в титоне. На этом этапе указанные два семейства представлены 12 родами, восемь из которых вымирают в юре, два в самом начале мела, а два доживают до конца неокома.

С берриаса начинается "раннемеловой" этап развития отряда. Оба юрские семейства продолжают существовать, но занимают явно подчиненное положение, постепенно угасают и полностью вымирают в альбе. Представители коллиритид и дизастерид на этом этапе приобретают некоторые черты, свойственные "настоящим" меловым спатангоидам — у некоторых родов формируется диастермальное<sup>2</sup> и протамфистермальное пластрон, а у рода *Tetragomaria* появляется первая в истории отряда фасциола (анальная).

Новой и очень существенной особенностью этого этапа является появление в обоих подотрядах форм с сомкнутым апикальным полем: в подотряде *Meridosternina* — первых *Holasteridae*, а в подотряде *Amphisternina* — первых *Toxasteridae*. Для представителей *Meridosternina* на этом этапе характерны удлиненная апикальная система, гапlostермальное, а чаще — диастермальное пластрон; для *Amphisternina* — компактная этмофрактная апикальная система, гапlostермальное и протамфистермальное пластрон. И у холастерид, и у токсастерид формируются петалоидные (обычно поверхностные) амбулакры. Для обоих семейств характерно отсутствие фасциол. На этом этапе отряд представлен 4 семействами (два из них новые) и 14 родами (из них 10 новых).

<sup>1</sup> Семейство *Isasteridae* Solovjev, fam. nov.

Диагноз. Панцирь продольно-овальный, несколько суживающийся сзади, без передней борозды. Перистом поперечно-овальный, несколько удаленный от переднего края. Перипрокт краевой. Апикальное поле этмофрактное, с тремя генитальными порами (отсутствует пора не мадрепорите). Амбулакры петалоидные, гомогенные. Петалоиды поверхностные или слабо углубленные. Пластрон мезамфистермальное. Фасциолы отсутствуют.

Сравнение. Основные отличия от близкого семейства *Toxasteridae* — маргинальное перипрокт, отсутствие передней борозды, 3 генитальных поры.

Состав. 2 рода: *Isaster* Desor, 1858 (датский ярус и палеоцен Западной Европы, Малой Азии, Крыма, Кавказа, Западного Казахстана и Западной Туркмении); *Isopatagus* Mortensen, 1948 (совр., батиаль, Тихий океан, р-н Малайского архипелага).

<sup>2</sup> Название "диастермальное" было предложено А.Н. Соловьевым (1977) для наиболее примитивного типа меридостермального пластрона с чередующимся расположением клиновидных пластинок.

С апта начинается этап развития отряда, условно названный нами средне-меловым. Характерно присутствие форм с диастермальным пластроном у *Meridosternina* и форм с протафистермальным пластроном — у *Amphisternina*; сохраняются типы апикального поля, свойственные предыдущему этапу. Новыми чертами являются фасциолы — маргинальная у меридостернин (с сеномана); перипетальная (с апта), субанальная и латеральная (с сеномана) у амфистернин. Однако преобладают формы без фасциол. Характерно также формирование углубленных петалоидов (например, у рода *Epiaster*). Увеличивается систематическое разнообразие; с апта появляется семейство *Hemiasteroidae*, а с сеномана — семейства *Stegasteridae*, *Micrasteridae* и *Schizasteridae*. Интенсивное развитие последних трех семейств приурочено уже к следующему поздне-меловому этапу. В альбе исчезают последние юрские элементы (коллитритиды). На этом этапе отряд был представлен 6 семействами (4 новых) и 22 родами (18 новых).

С позднего турона начинается собственно поздне-меловой этап, который связан с развитием обширных морских трансгрессий и широким распространением тонких карбонатных осадков, что явилось важной предпосылкой для небывалого до этого времени расцвета спатангоидов. Как мы отметили, ряд элементов, свойственных этому этапу, появляется уже в сеномане, но интенсивное развитие большинства поздне-меловых групп начинается именно с позднего турона (это особенно четко проявляется в Среднеевропейской палеозоо-географической области).

Одной из самых характерных черт поздне-меловых спатангоидов является, прежде всего, преобладание форм с разнообразными фасциолами. Для подотряда *Meridosternina* характерна маргинальная фасциола; у редких представителей подотряда в конце маастрихта появляется субанальная фасциола. В подотряде *Amphisternina* кроме субанальной и перипетальной, распространение получают латероанальная в сочетании с перипетальной (схизастериды) и перипетальная в сочетании с субанальной (цикластериды).

Разнообразие фасциол свидетельствует о весьма совершенной приспособленности большинства поздне-меловых спатангоидов к жизни в толще осадка. Вместе с тем, достаточно широкое распространение получили некоторые роды без фасциол; их представители, по-видимому, жили на поверхности осадка или лишь частично погружаясь в него. Пожалуй, самым характерным первично лишенным фасциол родом был *Echinocorys* — консервативная группа, включающая несколько десятков видов и не претерпевшая за время своего длительного существования (от сеномана до позднего палеоцена) сколько-нибудь существенных морфологических изменений кроме бесконечных модификаций панциря. Известны также случаи редукции фасциол в связи с переходом от закапывающегося образа жизни к вторично эпибентосному существованию (например, — отсутствие фасциолы у рода *Galeola*, произошедшего от рода *Offaster* с маргинальной фасциолой (Ernst, 1971)).

Апикальное поле у основной массы поздне-меловых меридостернин не испытывает принципиальных изменений по сравнению с более ранними. Однако, в середине и, главным образом, в конце позднего мела появляются формы с необычными структурами апикального поля. Так, у рода *Paronaster* мадрепорит контактирует с левой задней генитальной пластинкой, и получается, таким образом "полукомпактная" апикальная система. У рода *Guettaria* наблюдается увеличение количества генитальных пор до восьми (вместо обычных четырех) — добавочные поры присутствуют на боковых глазных пластинках. У чрезвычайно специализированного рода *Hagenowia* происходит частичное (?) слияние генитальных пластинок и редукция генитальных пор до двух (Ernst, Schulz, 1971). Слияние передних генитальных пластинок происходит у рода *Galeaster*, появившегося в маастрихте; у этого же рода наблюдается тенденция к отрыву задних глазных пластинок.

У амфистернин этмофрактный тип апикального поля продолжает оставаться доминирующим, но в сеноне у схизастерид (род *Linthia*) появляется этмолитическое апикальное поле. В это время также начинает проявляться тенденция к редукции генитальных пор до трех (роды *Ornithaster*, *Cyclaster*).

В строении пластрона у поздне меловых меридостернин происходят следующие изменения. Наряду с присутствием диастерального пластрона, появляются два новых, более симметричных типа меридостерального пластрона — метастер-нальный и ортостернальный. У некоторых форм происходит разрыв ортостер-нального пластрона — стернальная пластинка обособляется от лабрума пластин-ками перипластрональных амбулакральных полей (некоторые виды родов *Stegaster* и *Paronaster*).

В разных семействах амфистернин в позднем мелу из протамфистернально-го пластрона формируется мезамфистернальный — происходит увеличение разме-ров стернальных пластинок, занимающих значительную часть нижней поверхнос-ти панциря — пластрон становится весьма симметричным. Так же как у меридо-стернин, в некоторых случаях происходит разрыв пластрона — стернальные пластинки отделяются от лабрума (*Micraster grimmensis* Nietsch, ниж. мааст-рихт).

Своеобразная модификация амфистернального пластрона встречается у не-которых хемистерид и сомалиастерид — резко асимметричное развитие стер-нальных пластинок приводит к тому, что в контакте с лабрумом остается лишь одна стернальная и возникает "псевдомеридостернальная" структура.

Морфология амбулакров у поздне меловых спатангоидов, особенно у амфи-стернин, достигает высокой степени дифференциации. У подавляющего числа родов имелись хорошо выраженные петалоиды, нередко — углубленные (микра-стериды, схизастериды, цикластериды). Кроме того, происходит специализация амбулакральных ножек в приротовой области, где они служат для захвата пи-щи, и в субанальной части панциря, где они обеспечивают постройку санитар-ных каналов. Эти черты, а также значительная дифференциация туберкулов (и игл) свидетельствуют о прекрасной приспособленности многих поздне мело-вых спатангоидов к закапывающемуся образу жизни (Nichols, 1959).

Систематическое разнообразие спатангоидов увеличилось в позднем мелу очень сильно. Отряд на этом этапе развития был представлен 11 семействами из них 6 — вновь появившиеся) и 48 родами (35 новых) (см. табл. 15, 16).

Семейство *Toxasteridae*, весьма характерное для раннего мела, угасает в начале поздне меловой эпохи. Широко распространенными семействами, опреде-ляющими облик поздне меловых фаун эхиноидей, были *Holasteridae*, *Stegasteri-ae*, *Hemiasteridae*, *Corasteridae* и *Micrasteridae*. Семейство *Somaliasteridae* в юеноне (кампан-маастрихт) было представлено единственным родом *Iraniaaster*,ндемичным для некоторых районов Ближнего Востока (Иран, Саудовская Ара-бия) (Kier, 1972). Семейства *Schizasteridae* и *Cyclasteridae*, появившиеся ответственно в начале и середине позднего мела, были распространены в эту эпоху еще относительно мало, и их расцвет начинается с палеоцена. *Urechini-lae* и *Pourtalesiidae*, появившиеся в самом конце позднего мела (маастрихт), также являются характерными уже для следующих этапов развития морских жей.

В позднем мелу четко проявляются провинциальные отличия в фаунах мор-ских ежей, в том числе и спатангоидов. Эти отличия выражались, главным образом, на родовом и видовом уровнях. Взаимоотношения между палеозоогео-графическими областями и провинциями были сложными — существовало взаим-ое проникновение отдельных элементов фаун, степень которого менялась в азные века позднего мела. Тем не менее можно выделить группы родов, ха-актерные для той или другой области. Так, для Среднеевропейской области айболее обильно представленными и характерными были роды *Cardiaster*, *Car-iotaxis*, *Echinocorys*, *Galeola*, *Offaster*, *Paronaster*, *Stegaster*, *Infulaster*, *Ga-easter*, *Micraster*, *Cyclaster*. В Средиземноморской области (Юж. Европа, Сев. африка, Ближний Восток) преобладали представители родов *Aurelianaster*, *Pseu-ananchys*, *Guetteria*, *Rispolia*, *Seunaster*, *Homoeaster*, *Ornithaster*, *Coraster*, *He-iaster*, *Plesiaster*, *Ovulaster*. Наиболее характерными для Средиземноморских ассейнов были хемиастериды. Можно без преувеличения сказать, что обилие огромное видовое разнообразие рода *Hemiaster* s.l. определяло облик поздне-еловых фаун этой области (на территории СССР эти фауны представлены

только на востоке Средней Азии, главным образом — в Таджикской депрессии) В то же самое время, в Средней Европе род *Hemiasper* был представлен иными и немногими видами, игравшими явно подчиненную роль.

На территории СССР в большинстве районов в поздне меловых фаунах спатангоиды представлены типичными средне европейскими комплексами. Однако для южных районов (Кавказ, Копетдаг) характерно проникновение в позднем сенона таких средиземноморских родов, как *Guettaria*, *Coraster*, *Ornithaster*, *Homoeaster*, *Ovulaster* и некоторых других, а также южно европейских видов рода *Echinocorys*.

Среди поздне меловых спатангоидов были и космополитические роды, распространенные в разных палеозоогеографических областях; к ним относятся *Holaster*, *Echinocorys*, *Hemipneustes*, *Isomicraster*, *Hemiasper*.

На Дальнем Востоке нашей страны в верхне меловых отложения присутствуют редкие, и как правило, плохой сохранности, остатки *Echinocorys* и *Hemiasper*.

В конце мела (маастрихт) в отряде Spatangoida произошли существенные изменения, проявившиеся в угасании и вымирании ряда семейств и значительного числа родов. Это коснулось, прежде всего, подотряда Meridosternina. Семейство Holasteridae, достигшее расцвета в кампане, когда оно было представлено 15 родами, несколько сокращается в маастрихте — не более 12 родов, из которых рубеж между маастрихтом и данием пересекают, по-видимому, только 2 рода: *Holaster* и *Echinocorys*. Все меловые роды семейства Stegasteridae (8 родов в кампане и 9 родов в маастрихте), по-видимому, полностью вымирают к концу маастрихта.

В подотряде Amphisternina одним из наиболее важных событий конца мела было вымирание чрезвычайно типичного поздне мелового семейства Micrasteridae. В кампане вымирает род *Gibbaster*, в раннем маастрихте — последние виды родов *Micraster*, *Isomicraster* и *Ovulaster*.

В семействе Hemiasperidae из 8 родов и подродов, существовавших в конце мела, вымирает 2 подрода рода *Hemiasper*: *H. (Gregoryaster)* и *H. (Mecaster)* и 2 рода: *Heterolampas* и *Vomeraster*. В семействе Schizasteridae вымирает один род из четырех, существовавших в конце мела. В семействе Cyclasteridae вымирает один род из четырех — *Plesiaster*. В семействе Somaliasteridae вымирает единственный, характерный для позднего сенона род *Iraniasper* (два другие его рода характерны для палеоцена).

Следует подчеркнуть, что подавляющее большинство родов этих семейств, переживших рубеж маастрихта и дания, появилось в сеноне и их расцвет падает на последующие этапы (даний-палеоцен или эоцен). В этом отношении характерно семейство Corasteridae, все три рода которого появились в сеноне (сантоне и кампане), и все три доживают до конца палеоцена.

Бесма интересными представляются факты вымирания в маастрихте таких крайне специализированных родов, как *Guettaria* и *Hagenowia* — среди меридостернин и *Micraster* — среди амфистернин. В поздне меловую эпоху, характеризовавшуюся, в общем, довольно стабильными условиями, в частности — преобладанием в больших акваториях эпиконтинентальных морей тонких карбонатных кокколито-фораминиферовых илов, получили развитие многие группы спатангоидов. Эволюция некоторых филумов в одной адаптивной зоне, классическим примером которой является развитие рода *Micraster* s. s. от позднего турона до раннего маастрихта, привела к появлению в них узко специализированных форм. При изменении физико-географической обстановки в конце сенона эти формы подверглись элиминации в первую очередь.

К концу маастрихта полностью вымирает два семейства спатангоидов из 10, существовавших в конце мела. При этом, если учесть, что два из них — *Urechinidae* и *Pourtalesiidae* — появились только в маастрихте и интенсивно развивались позднее, то по-существу можно говорить о вымирании на этом рубеже 25% собственно меловых семейств. Из 50 родов и подродов к рубежу маастрихта и дания вымерло 32, т.е. 64% (см. табл. 15, 16).

Что касается вымирания на видовом уровне, то, как указывалось выше, по ряду причин мы ограничились только данными по территории СССР. Из

32 видов спатангоидов, существовавших в маастрихте (примерно половина — в позднем маастрихте), ни один не переходит в даний. Таким образом, на видовом уровне эта граница выглядит особенно резкой (табл. 17).

С датского века начинается этап развития, который мы называем раннепалеогеновым (датско-палеоценовым). Этот этап для спатангоидов характеризуется следующими особенностями.

Подотряд Meridosternina представлен в это время с одной стороны, — редкими и относительно мало специализированными родами холастерид (*Echinocorys*, *Holaster*) с диастермальным пластроном, без фасциол и с обычным удлиненным типом апикального поля. Род *Echinocorys* дает "вспышку" в видообразовании, и ряд его характерных видов нередко количественно преобладает в разрезах дания-палеоцена Среднеевропейской палеозоогеографической области, что, по-видимому, служило одним из главных поводов для высказываний о меловом облике фауны морских ежей датского яруса. У некоторых видов *Echinocorys* наблюдается тенденция к уменьшению размеров апикального поля и изменению его структуры в сторону "компактности". Джабаров (1968) описал вид *E. sumbaricus* даже с настоящей компактной апикальной системой из монса Колетцага. По-видимому, последние представители рода (группа *dioscuriae*) вымирают в позднем палеоцене.

Своеобразные роды холастерид *Ganbirretia* и *Jeronia* были описаны из датского яруса Пиренеев (и пока нигде более не встречены). Обоим родам свойственны примитивные черты — непеталоидные амбулакры с округлыми порами, отсутствие фасциол. Интересно, что у рода *Jeronia* апикальное поле имеет необычную структуру: отсутствует генитальная пора на madreporite, 2-я и 3-я генитальные пластинки, по-видимому, слиты и присутствуют дополнительные пластинки.

С другой стороны, для датского яруса и палеоцена характерно появление и развитие родов, которые отнесены нами к семейству Urechinidae, представленному, в основном, современными глубоководными формами (Пославская, Москвин, 1960; Пославская, Соловьев 1964; Соловьев, 1974). Это роды — *Basseaster*, *Garumnaster* и *Pomaster*. Этим родам свойственны настоящие урехинидные черты: субанальная фасциола, ортостермальный пластрон и меридоплакоидные парные интерамбулакры. Кроме того, у *Basseaster rostratus* Lambert<sup>1</sup> из датского яруса Дагестана в апикальном поле наблюдается отрыв задних глазных пластинок. Для рода *Pomaster* Bajagunas характерно отсутствие генитальной поры на madreporite. Этот род представлен двумя видами: *P. parvus* Bajagunas встречается в нижнем палеоцене (а может быть и в верхних датского яруса) Мангышлака, Крыма и Кавказа и в верхнем палеоцене Мангышлака; *P. lupповi* Bajagunas в верхнем палеоцене Мангышлака. К сожалению, вид *Garumnaster michaleti* Lambert, описанный из датского яруса (гарумния) Франции (Lambert, 1960) недостаточно морфологически охарактеризован. Не исключено, что после лучшего изучения этот род окажется идентичным роду *Pomaster*.

В датском ярусе и палеоцене юга СССР широко представлен род *Galeaster*, появление которого относится к маастрихту<sup>1</sup>.

Этот род характеризуется рядом особенностей (субанальная фасциола, окружающая субанальный ростр, глубокая передняя борозда, почти терминальное положение ориентированного вперед перистома, тенденция к образованию мойо-базального апикального поля и др.), сближающих его с семейством Pourtalesiidae (Пославская, Соловьев, 1964; Соловьев, 1974), которое ранее считалось исключительно современной глубоководной группой. Род *Galeaster* на территории СССР представлен 5 видами: *G. sumbaricus* Posl. (маастрихт), *G. minor* Posl. (низы дания), *G. carinatus* Ravn (даний), *G. dagestanensis* Posl. et Moskv. (даний-ниж. палеоцен), *G. sp. nov.* (верхн. палеоцен).

<sup>1</sup> Этот вид первоначально был описан Ламбером из маастрихта (?) о-ва Мадагаскар.

<sup>2</sup> В Зап. Европе он указывается только из маастрихта Пиренеев (*G. bertrandii* Seunes) и датского яруса Дании (*G. carinatus* Ravn).

Надо сказать, что отнесение родов *Pomaster*, *Garumnaster* и *Basseaster* к семейству *Urechinidae*, по-видимому, не вызывает сомнений так же как и их родство с современными глубоководными родами этого семейства. Более спорным может показаться отнесение рода *Galeaster* к пурталезидам, поскольку современные представители этой группы являются, в основном, чрезвычайно специализированными, "уклонившимися" формами. В связи с этим можно предположить, что *Galeaster* является не непосредственным предком современных пурталезид, а боковой ветвью эволюции, рано отпочковавшейся от основного ствола развития этого семейства.

Современным урехинидам и пурталезидам свойственны преимущественно единичные амбулакральные поры, а не двойные, как у указанных вымерших родов. Но этому признаку, вероятно, нельзя придавать важное систематическое значение, так как он появляется параллельно в разных группах глубоководных (и не только глубоководных) морских ежей.

Очень интересно, что перечисленные роды и, вообще, почти все представители подотряда *Meridosternina* практически исчезают после палеоцена из геологической летописи. Единичные и локально распространенные роды известны из эоцена Австралии (*Duncaniaster*), ?верхнего эоцена Кубы (*Sanchezaster*), эоцена Венгрии (*Titanaster*), миоцена Фиджи, Явы и Барбадоса (*Chelonechinus*), миоцена (? *Toxopatus*). В современной фауне меридостернины представлены исключительно глубоководными (преимущественно абиссальными), достаточно широко распространенными формами, относящимися к 4 семействам и 13 родам.

Все вышесказанное дает основание предположить, что уже в эоцене эти группы были вытеснены из шельфовых зон моря и перешли к существованию в глубоких водах, где и протекала их дальнейшая эволюция.

В подотряде *Amphisternina* в дании-палеоцене получают значительно большее распространение, чем в поздне меловую эпоху, — формы с этмолитическим апикальным полем (схизастериды, сомалиастериды, перикосмиды). Наряду с этим, продолжают существовать и группы с этмофрактным апикальным полем (хемиастериды, цикластериды, изастериды). Усиливается тенденция к редукции генитальных пор, наметившаяся в конце мела. Значительное распространение получают роды с тремя генитальными порами: *Ornithaster*, *Isaster*, *Cyclaster*, *Brissonneustes*. Кроме того, появляются роды (*Kertaster*, *Brightonia*) с двумя генитальными порами.

По-видимому, для всех групп характерно наличие пластрона мезамфистернального типа. За редким исключением (род *Isaster*) все амфистернины обладали фасциолами разных типов. Впервые (в танете) появляются формы с сочетанием перипетальной и маргинальной фасциол — семейство *Pericosmidae* (род *Kertaster*). Строение амбулакров характеризуется большим разнообразием. У многих родов имеются петалоидные амбулакры с углубленными (цикластериды, схизастериды) или почти поверхностными (*Isaster*) петалоидами; иногда с очень неравномерным развитием передних и задних парных петалоидов (некоторые схизастериды). Вместе с тем, у достаточно широко распространенных корастерид амбулакры лентовидные с округлыми порами.

Если рассмотреть отдельные семейства амфистернин, распространенные в датско-палеоценовое время, то картина получается следующая. Среди хемиастерид, представленных 6 родами и подродами, 4 подрода рода *Hemiaster*: *H. (Hemiaster)*, *H. (Bolbaster)*, *H. (Holanthus)* и *H. (Leymeriaster)* перешли сюда из позднего мела; из них *H. (Bolbaster)* вымирает в палеоцене, а три переходят в эоцен. Подрод *H. (Trachyaster)* и род *Holcopneustes* появляются в ?дании или палеоцене и переходят в эоцен.

Три рода корастерид *Coraster*, *Ornithaster* и *Homoeaster* переходят в даний из позднего сенона и все вымирают в конце палеоцена.

Сомалиастериды были представлены двумя родами *Brightonia* и *Leviechinus* (оба из палеоцена Сомали); после палеоцена это семейство неизвестно.

Из 6 родов и подродов схизастерид, представленных в дании-палеоцене, три переходят из мела: *Linthia (Linthia)*, *Parabrissus (Periaster)* и *P. (Prenaster)* — все переходят в эоцен. Два рода *Hemigymnia* и *Schizopneustes* встречены только в датском ярусе Франции.

Среди цикластерид три рода переходят из позднего мела: *Brissopneustes*, *Diplodetus* и *Cyclaster* (с позднего маастрихта); все три рода переходят в эоцен (*Brissopneustes* – по-видимому, только в нижний эоцен). Род *Cyclaster* живет и в современных морях. Род *Isopneustes* характерен для дания и нижнего палеоцена. Род *Protobrissus* широко распространен с дания до верхнего палеоцена СССР и в некоторых горизонтах дания и палеоцена Польши, Болгарии и Франции (Москвин, 1964)<sup>1</sup>.

Семейство Pericosmidae появляется в позднем палеоцене (род *Kertaster*) и далее развивается в палеогене и неогене, доживая доныне. Возможно перикосмидам принадлежат и найденные недавно панцири неважной сохранности из монского яруса Мангышлака.

Семейство Isasteridae, представленное одним родом *Isaster*, появляется в датском ярусе (*I. aquitanicus* Grateloup, Юж. Франция). В СССР присутствуют виды *I. abkhasicus* (Schwetzow) и *I. usakensis* Schmidt в верхнем палеоцене Крыма, Зап. Грузии и Мангышлака. Этот род очень близок, если не вполне тождествен, – современному батильному роду *Isopatagus*.

Отсутствие изастерид в послепалеоценовых отложениях позволяет предположить, что они, подобно урехинидам и пурталезидам, перешли с эоцена к существованию на больших глубинах.

Характер смены фаун морских ежей на границах дания–монса и монса–танета в ряде районов юга СССР наблюдается, по-видимому, лучше, чем на большинстве других территорий Земного шара. Монские отложения здесь обычно завершают единый датско–монский цикл карбонатного осадконакопления. Рубеж между данием и монсом в развитии спатангоидов выражен крайне слабо и, практически – только на видовом уровне; ряд видов являются общими для этих ярусов. Более резкой является граница между монсом и танетом, которая почти повсеместно характеризуется перерывом в осадконакоплении, а с трансгрессией танетского моря связано накопление терригенно–карбонатных осадков.

Наиболее богатый комплекс танетских спатангоидов известен с Мангышлака; в несколько обедненном виде он представлен в Крыму, Зап. Грузии, Азербайджане и Дагестане. Этот комплекс по родовому составу близок к датско–монскому, но характеризуется также появлением немногих новых родов (например, *Kertaster*) и отличным от монского составом видов родов *Echinocorys*, *Pomaster*, *Protobrissus*, *Linthia*, *Isaster*, "*Sanfilippaster*", *Coraster*, *Omithaster*.

Комплексы датских и палеоценовых спатангоидов известны из Средней и Южной Европы, Северной Африки и Индии. Однако их стратиграфическая приуроченность далеко не всегда представляется точно выясненной. Это еще в большей степени относится к другим регионам (Индия, Ближний Восток, Центральная Африка, Сев. Америка), откуда отмечаются палеоценовые спатангоиды. В палеоцене был широко распространен род *Linthia* (Индия, Мадагаскар, Мали и Нигерия, Сев. Америка). В Сев. Америке из палеоцена указываются *Hemiasaster*, *Echinocorys*, *Holaster* (Cooke, 1959). Специфические роды семейства Somalasteridae (*Brightonia*, *Leviechinus*) отмечены для палеоцена Сомали (Kier, 1957).

Заключая характеристику датско–палеоценового этапа развития спатангоидов, надо отметить следующее. Общее число семейств отряда, характерное для конца мела (10), сохраняется на прежнем уровне. На смену двум вымершим в маастрихте семействам (микрастеридам и стегастеридам) приходят два новых – изастериды и перикосмиды. Кроме того, еще раз подчеркнем, что, хотя первые урехиниды и пурталезиниды появились в маастрихте, их с полным основанием можно считать группами, характерными для дания–палеоцена и более поздних этапов.

На рубеже маастрихтского и датского веков произошло значительное обеднение родового состава (рис. 4 б, в). Если из маастрихта известно 46 родов

<sup>1</sup> Данные, появившиеся в литературе в последние годы, показывают, что название *Protobrissus*, по-видимому, должно быть сохранено лишь у вида *P. mortenseni* Lambert из палеоцена Пиренеев. Другие виды, отнесенные к этому роду М.М.Москвиним, заслуживают выделения в самостоятельный род.

и подро́дов, то из дания-палеоцена — всего 29, т.е. количество их уменьшилось примерно на 37%. Из этих 29 родов и подро́дов пересекает рубеж палеоцена и эоцена всего 10, то есть в течение дания-палеоцена вымирает 65% родов и подро́дов — это либо поздне меловые реликты, либо специфические датско-палеоценовые роды (см. табл. 15, 16).

Кроме общего обеднения фауны спатангоидов в датско-палеоценовое время и продолжающегося вымирания поздне меловых групп, большая специфичность этого явно обособленного этапа в развитии морских ежей проявилась также в появлении определенных, может быть на первый взгляд и не очень ярко выраженных кайнозойских черт развития отряда.

С начала эоцена начинается этап развития, который мы называем собственно кайнозойским.

Как указывалось выше, подро́д *Meridosternina*, представленный современными глубоководными группами, почти неизвестен по ископаемым остаткам в промежутке от эоцена до ныне, а единичные находки из эоцена (не более 4 родов) и миоцена (один-два рода) некоторых стран мира, также упомянутые выше (стр. 150), не дают нам сколько-нибудь полного представления об эволюции подро́да. В течение длительных геологических эпох их развитие проходило, в основном, на больших глубинах океана. Интерполяция данных, с одной стороны по современным, с другой — по датско-палеоценовым меридостернинам, по-видимому, позволяет говорить о существовании в эоцене трех семейств этого подро́да — холастерид, урехинид и пурталезиид<sup>1</sup>. Таким образом, переход к жизни на больших глубинах является принципиально новой, проявившейся именно в кайнозое чертой большой группы неправильных морских ежей.

В шельфовых зонах моря с эоцена выступает эпоха нового, еще большего, чем в позднем мелу, расцвета подро́да *Amphisternina*, проявившегося в появлении четырех новых семейств: *Brissidae*, *Spatangidae*, *Loveniidae*, *Asterotomatidae* и весьма значительном обновлении родового состава в других четырех семействах, перешедших в эоцен из палеоцена. Одно семейство *Isasteridae* с двумя родами (один — из дания-палеоцена, другой — современный) из эоцена неизвестно. Всего из эоцена указывается 68 родов и подро́дов амфистернин, из них — 57 (то есть около 87%) — вновь появившиеся (см. рис. 4а, б). Все семейства и многие роды, возникшие в эоцене, распространены и в современных морях (напомним, что с позднего мела и палеоцена дожили до современности лишь единичные роды) (см. табл. 15, 16).

"Кайнозойский облик" амфистернин, оформившийся, в основном, в эоцене, определяется следующими чертами. Представители подро́да характеризуются присутствием всех типов фасциол (впервые появляется внутренняя фасциола — у ловениид). Большинство форм имеют этмолитическое апикальное поле; у ряда групп наблюдается редукция генитальных пор до двух, слияние генитальных пластинок и формирование монобазального апикального поля. Дальнейшее развитие двусторонней симметрии проявляется в формировании у ряда групп голамфистернального и ультрамфистернального пластрона. Среди бриссид, спатангид и ловениид появляются роды с дифференцированными крупными первичными иглами и туберкулами.

Все эти особенности отражают разнообразные (значительно более "универсальные", чем в мезозое) приспособления к закапываемому образу жизни и связаны с освоением различных (в том числе — грубых песчаных) грунтов и глубин моря.

Таким образом, для отряда *Spatangoida* в целом можно говорить о двух основных эпохах расцвета. Первая из них — поздне меловая, заканчивающаяся значительным вымиранием в маастрихте, завершает мезозойский цикл развития отряда. Вторая — начинающаяся в эоцене и продолжающаяся поныне, проявляется в появлении и бурном развитии типично кайнозойских групп. Время меж-

<sup>1</sup> Если правильно отнесение к стегастеридам плохо характеризованного рода *Sanchezaster*, то можно считать, что в эоцене существовало и четвертое семейство *Stegasteridae*.

ду этими эпохами расцвета падает на датско-палеоценовый промежуточный этап развития, характеризующийся значительным таксономическим обеднением и рядом весьма специфических черт, указывающих на определенную самостоятельность и обособленность этого этапа.

\* \* \*

История класса морских ежей в мезозое и кайнозое довольно четко распадается на несколько этапов. Каждый из них характеризуется определенной стадией развития группы. (эволюционным уровнем), появлением или преобладанием (расцветом) семейств и родов, которым свойственны характерные черты организации, отражающие этот эволюционный уровень. Рубежи между этапами проявляются в более или менее значительных изменениях в таксономическом составе групп.

В рамках рассматриваемой проблемы наибольший интерес представляют три таких этапа: поздне меловой – конечный этап мезозойской истории класса, датско-палеоценовый, являющийся по многим чертам промежуточным; и собственно кайнозойский этап, начинающийся в эоцене.

Определенная условность выделения и наименования этих этапов связана, прежде всего, с тем, что рубежи между ними не всегда совпадают с подразделениями геохронологической шкалы. Так, начало поздне мелового этапа в развитии ряда групп неправильных морских ежей относится не к сеноману, а к позднему турону. Рубеж между датским и монским веками, который принимался ранее и некоторыми исследователями принимается и сейчас за границу между мезозойской и кайнозойской эрами, проявляется в развитии морских ежей чрезвычайно слабо и оказывается внутри единого датско-палеоценового этапа. Выделение "кайнозойского" этапа, начиная с эоцена, обусловлено тем, что именно с этого времени появляются новые черты развития групп, свойственные кайнозойским (и современным) представителям класса. Этот последний этап безусловно может быть разделен на ряд самостоятельных стадий развития, рассмотрение которых не входит, однако, в задачу настоящего очерка.

Поздне меловая эпоха характеризовалась интенсивным развитием большинства групп морских ежей, причем расцвет многих из них приходится на поздний сенон (кампан-маастрихт). За время от турона до маастрихта существовало всего 39 семейств и 156 родов неправильных морских ежей, в числе которых 11 семейств и 93 рода появились вновь.

Имеющиеся данные, относящиеся, главным образом, к неправильным морским ежам, свидетельствуют, что в эволюции различных отрядов конец маастрихта и начало датского века явились одним из важнейших рубежей. В маастрихте происходит угасание значительной части групп, к датскому веку полностью вымирают 33% всех семейств и 67% родов, существовавших в позднем мелу. Еще более резко проявляется смена состава на видовом уровне: из более чем 70 видов неправильных ежей, известных на территории СССР, по-видимому, ни один не переходит границу датского яруса.

Для отдельных отрядов эти изменения могут быть представлены следующими цифрами:

В отряде *Holcystypoida* к концу сенона завершают свое развитие 4 из 5 поздне меловых семейств (*Holcystypidae*, *Discoididae*, *Conulidae*, *Galeritidae*) и в датском веке сохраняется только семейство *Echinolepidae*. В маастрихте вымирает 10 родов из 11, встречаемых в отложениях этого яруса. Таким образом, к началу датского века вымирает 80% семейств и 90% родов голектипоидов. По отношению к 7 семействам и 17 родам, известным из всего позднего мела, это составляет соответственно 57% и 59%. Датский век и ранний палеоцен отличаются заметным обеднением отряда. В это время сравнительно редки виды рода *Globator* и несколько более обильны *Neoglobator*. Последний род представлен одним видом и в позднем палеоцене.

В составе отряда *Cassiduloida* полностью угасает семейство *Clypeolampidae* и почти все роды семейства *Faujasidae*. К концу маастрихта вымирают 14 родов, что составляет 87% от 16 родов, существовавших в этот век, и 41% от 34 родов, известных из всего позднего мела. В датский век сохра-

яются только два семейства Nucleolitidae и Cassidulidae, включающие всего 5 родов (представители трех семейств, известных в более ранние и поздние этапы, в отложениях этого возраста пока не обнаружены). По отношению к 5 семействам и 16 родам, существовавшим в маастрихте, это составляет соответственно 40% и 31%. В раннем палеоцене добавляется семейство *Pliolampadidae* с родом *Echinanthus*, не установленное в отложениях датского яруса.

В целом датский век и ранний палеоцен, очень близкие по соотношениям кассидулоидов, также характеризуются существенным обеднением состава. Это обеднение, наряду с появлением нескольких типичных "кайнозойских" родов (*Cassidulus*, *Studeria*, *Echinanthus*), и определяет особенности рассматриваемого рубежа.

В позднем палеоцене происходит некоторое обогащение отряда: вновь представлено семейство *Echinolampadidae* и появляется 5 новых родов, что составляет 55% обновления родового состава.

Для сравнения можно привести цифры, характеризующие другой важный рубеж в развитии кассидулоидов, приуроченный к началу позднего мела. В сенмане существуют 7 семейств, в числе которых 4 (57%) появляются впервые, и 18 родов, из них 8 - новых (44% обновления родового состава). Это указывает, очевидно, на относительный расцвет отряда в сенманский век. К концу его угасают два семейства *Clupeidae* и *Archiacidae* (28%) и 11 родов, составляющих 61% от общего числа существовавших в это время.

В туроне известны 5 семейств и 10 родов, причем преобладающая часть их приурочена, по-видимому, к отложениям верхнего подъяруса. Выше уже высказывалось предположение, что ранний турон характеризовался значительным упадком морских ежей отряда *Cassiduloidea*. По этому признаку именно он может сравниваться с датским веком. Такое сравнение оказывается справедливым, по-видимому, и для голектипоидов. Из нижнего турона достоверно известны лишь два рода этого отряда *Globator* и *Conulus*.

В развитии отряда *Spatangoida* рубеж между маастрихтом и датским ярусом характеризуется, также как и в других группах морских ежей, значительным вымиранием. Из 8 характерных для позднего мела и существовавших в маастрихте семейств вымирают два: *Stegasteridae* и *Micrasteridae*, т.е. 25% всех семейств (отметим, что мы исключили урехинид и пурталезиид, которые хотя и появились в маастрихте, но являются, по существу, настоящими кайнозойскими группами). Из 50 родов и подродов, известных в маастрихте, к рубежу маастрихта и дания вымерло 32, т.е. 64%. Насколько позволяют судить данные по территории СССР и другим известным регионам, на этом рубеже происходит полная смена видового состава.

С начала датского века присутствует значительно обедненный комплекс спатангоидов. Хотя количество семейств существенно не меняется по сравнению с самым концом мела (в датском веке присутствует 9 семейств по сравнению с десятью маастрихтскими), но на родовом уровне обеднение и обновление выглядят достаточно внушительно. Общее число родов и подродов в дании-палеоцене уменьшилось на 37% (в маастрихте существовало 46, в дании - палеоцене - 29, из них 11, т.е. 38% появляются вновь).

В конце палеоцена вымирает 65% всех родов и подродов спатангоидов, которые являлись либо позднемеловыми реликтами, либо специфическими датско-палеоценовыми формами. К этому времени относится почти полное исчезновение из геологической летописи подотряда *Meridosternina*, ряд групп которого угас в конце мела и в дании-палеоцене, а выжившие урехиниды, пурталезииды и редкие холастериды перешли преимущественно к обитанию на больших глубинах океана.

Новый - кайнозойский расцвет отряда (по существу, можно говорить только о подотряде *Amphisternina*) начинается в эоцене, когда появляются 4 новых семейства: *Brissidae*, *Spatangidae*, *Loveniidae*, *Asterostomatidae*, составляющие 50% от всех семейств подотряда, известных из эоцена. Из 68 родов и подродов амфистернин, существовавших в эоцене, - 57 (т.е. 87%) вновь появившиеся.

Эпоха эоцена знаменуется широкой экологической экспансией специфической кайнозойской группы - отряда *Clupeasteroidea* (в эоцене появляется 5 семейств

Таблица 16

Стратиграфическое распространение родов и подроцов морских ежей в кампане - эоцене

Род	В. мел		?	Палеоцен			Эоцен	
	Кампан	Маастрихт		Даней	Монс	Танет	Ипр	Люгер
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Cidaridae								
<i>Sinaecidaris</i> Fourtau	---	---						
<i>Balanocidaris</i> Lambert								
<i>Temnocidaris</i> Cotteau								
<i>Rhabdocidaris</i> Desor			---	---				
* <i>Stereocidaris</i> Pomel					---			
* <i>Prionocidaris</i> A. Agassiz					---			
<i>Cyathocidaris</i> Lambert								
<i>Porocidaris</i> Desor								
* <i>Austrocidaris</i> H.L. Clark							?	
* <i>Goniocidaris</i> ( <i>Goniocidaris</i> ) Desor								
* <i>Hesperocidaris</i> Mortensen							?	
* <i>Eucidaris</i> Pomel								
Psychocidaridae								
<i>Tylocidaris</i> Pomel								
<i>Sardocidaris</i> Lambert			---					
Echinothuriidae								
<i>Echinothuria</i> Woodward								
* <i>Asthenosoma</i> Grube	?							
<i>Araeosoma</i> Mortensen	?		?					
Diadematidae								
<i>Palaeodiadema</i> Pomel								
* <i>Diadema</i> Gray		?						
<i>Kierechinus</i> Philip								
Incertae familiae								
<i>Macrodiadema</i> Lambert								
Pedinidae								
<i>Micropedina</i> Cotteau								
<i>Echinopedina</i> Cotteau								
<i>Lorilepedina</i> Lambert								
<i>Pseudorthopsis</i> Sanchez Roig								
<i>Stenechinus</i> Arnold et H.L. Clark							?	
<i>Leiopedina</i> Cotteau								
Acrosaleniiidae								
<i>Heterosalenia</i> Cotteau								
<i>Polysalenia</i> Mortensen								
Saleniidae								
<i>Trisalenia</i> Lambert								
<i>Hyposalenia</i> Desor								
* <i>Salenia</i> Gray								
<i>Valsalenia</i> Mortensen								
Pseudodiadematidae								
<i>Pedinopsis</i> Cotteau								
<i>Dumblea</i> Cragin		?						
Incertae familiae								
<i>Allomma</i> Pomel		?						

Таблица 16 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Phymosomatidae								
<i>Actinophyma</i> Cotteau et Gauthier								
<i>Hemithylus</i> Arnaud								
<i>Lambertechinus</i> Cossman								
<i>Rachiosoma</i> Pomel								
<i>Gauthieria</i> Lambert								
<i>Phymosoma</i> Haime								
<i>Porosoma</i> Cotteau								
<i>Thylechinus</i> Pomel								
<i>Acanthechinus</i> Duncan et Sladen								
<i>Aeolopneustes</i> Duncan et Sladen								
<i>Euryopneustes</i> Duncan et Sladen								
<i>Narindechinus</i> Lambert								
* <i>Glyptocidaris</i> A. Agassiz								
Stomechinidae								
<i>Echinotiara</i> Pomel								
<i>Phymechinus</i> Desor								
<i>Diplogtagma</i> Schlüter								
<i>Trochalosoma</i> Lambert								
<i>Gomphechinus</i> Pomel								
<i>Triadechinus</i> Arnold et H.L. Clark								
<i>Circopeltis</i> Pomel								
<i>Phymotaxis</i> Lambert et Thiery								
<i>Noetlingaster</i> Vredenburg								
Incertae familiae								
<i>Boletechinus</i> Cooke								
Arbaciidae								
<i>Heteropodia</i> Loriol								
<i>Codiopsis</i> L. Agassiz								
<i>Goniopygus</i> L. Agassiz								
<i>Baueria</i> Noetling								
* <i>Coelopleurus</i> L. Agassiz								
Glyphocyphidae								
<i>Glyphocyphus</i> ( <i>Rhabdopleurus</i> ) Cotteau								
<i>Ambipleurus</i> Lambert								
<i>Arachniopleurus</i> Duncan et Sladen								
<i>Dictyopleurus</i> Duncan et Sladen								
<i>Echinopsis</i> L. Agassiz								
<i>Progonechinus</i> Duncan et Sladen								
<i>Radiocyphus</i> Cotteau								
Temnopleuridae								
<i>Zeuglopleurus</i> Gregory								
* <i>Opechinus</i> Desor								
<i>Paradoxechinus</i> Laube								
<i>Triplacidia</i> Bittner								
<i>Brochopleurus</i> Fourtau								
Toxopneustidae								
<i>Scoliechinus</i> Arnold et H.L. Clark	?	--						
* <i>Lytechinus</i> A. Agassiz							?	
Incertae familiae								
<i>Galaria</i> Duncan			?	?	?			
Echinidae								
* <i>Psammechinus</i> L. Agassiz et Desor								
Echinometridae								
* <i>Echinometra</i> Gray								
Parasaleniiidae								
<i>Diplosalenia</i> Mortensen								
Incertae familiae								
<i>Spaniocyphus</i> Pomel								
<i>Trochoechinus</i> Loriol								

Таблица 16 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Orthopsidae								
<i>Orthopsis</i> Cotteau								
Holectypidae								
<i>Holectypus</i> Desor	---	---						
<i>Coenholectypus</i> Pomel	---	---						
<i>Coptodiscus</i> Cotteau et Gauthier	---	---						
<i>Metholectypus</i> Hawkins	---	---						
Discoididae								
<i>Lanieria</i> Duncan	---	---						
Echinoneidae								
<i>Duperieria</i> Roman							---	
Conulidae								
<i>Conulus</i> Leske								
Galeritidae								
<i>Galerites</i> Lamarck								
Globatoridae								
<i>Paleoechinoneus</i> Grant et Hertlein	---	---						
<i>Globator</i> L. Agassiz								
Neoglobatoridae								
<i>Neoglobator</i> Endelman								
<i>Galeraster</i> Cotteau								
Conoclypidae								
<i>Conoclypus</i> L. Agassiz								
<i>Oviclypeus</i> Dames								
Oligopygidae								
<i>Oligopygus</i> Loriol								
<i>Haimea</i> Michelin								
Incertae familiae								
<i>Mattsechinus</i> Thiery	---	---						
<i>Echinogalerus</i> König	---	---						
<i>Rhopostoma</i> Cooke			---	---	---			
<i>Amblypygus</i> L. Agassiz								
Fibulariidae								
* <i>Fubularia</i> Lamarck	---	---	?	---	---			
<i>Cyamidia</i> Lambert et Thiery								
* <i>Echinocyamus</i> van Phelsum	---	---	?	---	---			
<i>Eoscutum</i> Lambert								
<i>Fibulaster</i> Lambert et Thiery								
<i>Lenicyamidia</i> Brunnschweiler								
<i>Lenita</i> Desor								
<i>Porpitella</i> Pomel								
<i>Scutellina</i> L. Agassiz								
<i>Tarphygygus</i> Arnold et Clark			---	---	---			
<i>Thagastea</i> Pomel								
<i>Togocyamus</i> Oppenheim								
Laganidae								
* <i>Laganum</i> Link								
<i>Fibulina</i> Tomquist								
<i>Sismondia</i> Desor								
Neolaginidae								
<i>Neolaganum</i> Durham								
<i>Cubanaster</i> Sanchez Roig								
<i>Sanchezella</i> Durham								
<i>Weisbordella</i> Durham								
<i>Wythella</i> Durham								
Protoscutellidae								
<i>Protoscutella</i> Stefanini								
<i>Mortonella</i> Pomel								
<i>Periarchus</i> Conrad								

Таблица 16 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Eoscutellidae								
<i>Eoscutella</i> Grant et Hertlein								
Clypeasteridae								
* <i>Clypeaster</i> Lamarck								
Incertae familiae								
<i>Proescutella</i> Pomel								
Nucleolitidae								
<i>Catopygus</i> L. Agassiz								
<i>Hemicara</i> Schlüter								
<i>Plagiochasma</i> Pomel								
Echinolampadidae								
<i>Plesiolampas</i> Duncan et Sladen								
* <i>Echinolampas</i> Gray								
Glypeolampadidae								
<i>Vologesia</i> Cotteau et Gauthier								
<i>Clypeolampas</i> Pomel								
Faujasidae								
<i>Pygidiolampas</i> Clark								
<i>Petalobrissus</i> Lambert								
<i>Hardouinia</i> Haime								
<i>Eurypetalum</i> Kier								
<i>Fauraster</i> Lambert								
<i>Domechinus</i> Kier								
<i>Faujasia</i> Orbigny								
<i>Australanthus</i> Bittner								
Cassidulidae								
<i>Nucleopygus</i> L. Agassiz								
<i>Rhynchopygus</i> Orbigny								
<i>Oolopygus</i> Orbigny								
<i>Hypsopygaster</i> Bajarunas								
* <i>Studeria</i> Duncan								
* <i>Cassidulus</i> Lamarck								
<i>Rhyncholampas</i> A. Agassiz								
Pliolampadidae								
<i>Zuffardia</i> Checchia-Rispoli								
<i>Termiera</i> Lambert								
<i>Echinanthus</i> Breynius								
<i>Pseudopygaulus</i> Coquand								
<i>Eurhodia</i> Haime								
<i>Neocatopygus</i> Duncan et Sladen								
<i>Pliolampas</i> Pomel								
<i>Daradaster</i> Tessier								
<i>Kephrenia</i> Fourtau								
<i>Ilarionia</i> Dames								
<i>Santeelampas</i> Cooke								
Neolampadidae								
<i>Pisolampas</i> Philip								
Holasteridae								
<i>Holaster</i> Agassiz								
<i>Cardiaster</i> Forbes								
<i>Cardiotaxis</i> Lambert								
<i>Cibaster</i> Pomel								
<i>Duncania</i> Lambert								
<i>Echinocorys</i> Leske								
<i>Entomaster</i> Gauthier								
<i>Galeola</i> Klein								
<i>Gambirretia</i> Gauthier								
<i>Hemipneustes</i> Agassiz								
<i>Jeronia</i> Seunes								
<i>Offaster</i> Desor								

Таблица 16 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Opisopneustes</i> Gauthier								
<i>Paronaster</i> Airaghi								
<i>Pseudholaster</i> Pomel								
<i>Scagliaster</i> Munier-Chalmas								
<i>Sternotaxis</i> Lambert								
<i>Titanaster</i> Szörenyi								
<i>Toxopatagus</i> Pomel							-?-	-?-
Stegasteridae								
<i>Stegaster</i> Pomel								
<i>Guettaria</i> Gauthier								
<i>Hagenowia</i> Duncan								
<i>Lampadaster</i> Cotteau								
<i>Lampadocorys</i> Pomel								
<i>Pseudoffaster</i> Lambert								
<i>Rispolia</i> Lambert								
<i>Seunaster</i> Lambert								
<i>Tholaster</i> Seunes								
<i>Sanchezaster</i> Lambert								
Urechinidae								
<i>Basseaster</i> Lambert								
<i>Garumnaster</i> Lambert								
<i>Pomaster</i> Bajarunas								
Pourtalesiidae								
<i>Galeaster</i> Seunes								
Isasteridae								
<i>Isaster</i> Desor								
Hemiasteridae								
<i>Hemiaster</i> ( <i>Hemiaster</i> ) Agassiz								
<i>H.</i> ( <i>Bolbaster</i> ) Pomel								
<i>H.</i> ( <i>Gregoriaster</i> ) Lambert								
* <i>H.</i> ( <i>Holanthus</i> ) Lambert et Thiery								
<i>H.</i> ( <i>Leymeriaster</i> ) Lambert et Thiery								
<i>H.</i> ( <i>Mecaster</i> ) Pomel								
<i>H.</i> ( <i>Trachyaster</i> ) Pomel								
<i>Cheopsia</i> Fourtau								
<i>Crucibrissus</i> Lambert								
<i>Distefanaster</i> Checchia-Rispoli								
<i>Ditremaster</i> Munier-Chalmas								
<i>Heterolampas</i> Cotteau								
<i>Holcopneustes</i> ( <i>Hypsopatagus</i> ) Pomel								
<i>H.</i> ( <i>Leiopneustes</i> ) Cotteau								
<i>Opissaster</i> Pomel								
<i>Vomeraster</i> Lambert								
Corasteridae								
<i>Coraster</i> Cotteau								
<i>Homoeaster</i> Pomel								
<i>Omithaster</i> Cotteau								
Pericosmidae								
* <i>Pericosmus</i> L. Agassiz								
<i>Lambertona</i> Sanchez Roig								
<i>Kertaster</i> Bajarunas								
Somaliasteridae								
<i>Brightonia</i> Kier								
<i>Iraniaster</i> Cotteau et Gauthier								
<i>Leviechinus</i> Kier								
Schizasteridae								
* <i>Schizaster</i> ( <i>Schizaster</i> ) L. Agassiz								
* <i>S.</i> ( <i>Paraster</i> ) Pomel								

Таблица 16 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
* <i>Abatus</i> Troschel			?	---	---	---	---	---
* <i>Agassizia</i> ( <i>Agassizia</i> ) Agassiz et Desor								
<i>A.</i> ( <i>Anisaster</i> ) Pomel								
<i>Hemigymnia</i> Amaud								
<i>Linthia</i> ( <i>Linthia</i> ) Desor								
<i>L.</i> ( <i>Lutetiaster</i> ) Lambert								
* <i>Moiria</i> ( <i>Moiria</i> ) A. Agassiz								
<i>Parabrissus</i> ( <i>Parabrissus</i> ) Bittner								
<i>P.</i> ( <i>Periaster</i> ) Orbigny								
<i>Prenaster</i> ( <i>Prenaster</i> ) Desor								
<i>P.</i> ( <i>Saviniaster</i> ) Lambert								
<i>Proraster</i> Lambert								
<i>Schizopneustes</i> Thiery								
Micrasteridae								
<i>Micraster</i> L. Agassiz								
<i>Gibbaster</i> Gauthier								
<i>Isomicraster</i> Lambert								
<i>Ovulaster</i> Cotteau								
Cyclasteridae								
* <i>Cyclaster</i> Cotteau								
<i>Brissopneustes</i> Cotteau								
<i>Diplodetus</i> Schlüter								
<i>Isopneustes</i> Pomel								
<i>Plesiaster</i> Pomel								
<i>Protobrissus</i> Lambert								
Brissidae								
<i>Brissus</i> Gray								
<i>Aguayoaster</i> Sanchez Roig								
<i>Arcaechinus</i> Kier								
<i>Brissopatagus</i> Cotteau								
* <i>Brissopsis</i> L. Agassiz								
* <i>Cionobrissus</i> A. Agassiz								
* <i>Eupatagus</i> L. Agassiz								
* <i>Gymnopatagus</i> Döderlein								
<i>Fernandezaster</i> Sanchez Roig								
<i>Fourtaunia</i> Lambert								
<i>Gillechinus</i> Fell								
<i>Gualtieria</i> Agassiz								
<i>Blaviaster</i> Lambert								
* <i>Macropneustes</i> L. Agassiz								
<i>Deakia</i> Pavay								
<i>Megapneustes</i> Gauthier								
<i>Schizobrissus</i> Pomel								
* <i>Metalia</i> Gray						---	?	---
<i>Miglionia</i> Checchia-Rispoli								
<i>Pharaonaster</i> Lambert								
<i>Thebaster</i> Checchia-Rispoli								
* <i>Plagiobrissus</i> Pomel								
<i>Rojasia</i> Sanchez Roig								
<i>Stomaporus</i> Cotteau								
<i>Trachypatagus</i> Pomel								
<i>Unifascia</i> Cooke								
Spatangidae								
* <i>Spatangus</i> ( <i>Spatangus</i> ) Gray								
* <i>S.</i> ( <i>Granopatagus</i> ) Lambert								
<i>S.</i> ( <i>Phymapatagus</i> ) Lambert								
<i>S.</i> ( <i>Platyspatus</i> ) Pomel								
<i>Atelospatangus</i> Koch								
<i>Laevipatagus</i> Noetling								

Таблица 16 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
* <i>Mareia</i> Gray								
<i>Semipetalon</i> Szörenyi								
Loveniidae								
* <i>Vasconaster</i> Lambert								
<i>Verbeekia</i> Fritsch								
Asterostomatidae								
<i>Asterostoma</i> Agassiz								
<i>Antillaster</i> Lambert								
<i>Moronaster</i> Sanchez Roig								
<i>Pygospatangus</i> Cotteau								
Incertae familiae								
<i>Bamumia</i> Cooke	?							
<i>Cottreacorys</i> Lambert								
<i>Mokotibaster</i> Lambert								
<i>Nipponaster</i> Lambert	?	?						
<i>Pusillaster</i> Lambert								
<i>Turanglaster</i> Solovjev et Melikov								
<i>Adytaster</i> Lambert								
<i>Cestobrissus</i> Lambert								
<i>Gonzalesaster</i> Sanchez Roig								
<i>Royasendia</i> Airaghi								
<i>Palmeraster</i> Sanchez Roig								

Таблица 17

Распространение видов морских ежей в кампане-танете

Стратиграфическое распространение					Вид	Географическое распространение
В. мел		?	Палеоцен			
Кампан	Маастрихт	Даний	Монс	Танет		
1	2	3	4	5	6	7
					I. <i>Cidaroida</i>	
					<i>Stereocidaris sceptrifera</i> (Mantell)	Вольно-Подолья, Зап. Европа
					<i>Stereocidaris subvesiculosa</i> (Orbigny)	Вольно-Подолья, Мангышлак
					<i>Stereocidaris pistillum</i> (Quenst.)	Ц. Кызылжум, Зап. Европа
					<i>Stereocidaris serrata</i> (Desor)	Вольно-Подолья, Мангышлак, Ц. Кызылжум, Зап. Европа
					<i>Stereocidaris</i> cf. <i>pseudopistillum</i> (Cotteau)	Вольно-Подолья, Зап. Европа
					<i>Tennocidaris</i> cf. <i>magnificum</i> Cotteau	Мангышлак, Зап. Европа
					" <i>Cidaris</i> " <i>faujasi</i> Desor	Донбасс, Зап. Европа
					" <i>Cidaris</i> " <i>bolli</i> Lambert	Вольно-Подолья, Зап. Европа
					" <i>Cidaris</i> " <i>tombecki</i> Desor	Крым, Зап. Европа
					" <i>Cidaris</i> " <i>forschammeri</i> Desor	Мангышлак, Зап. Европа
					" <i>Cidaris</i> " <i>sullukapensis</i> Schmidt	Мангышлак

Таблица 17 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
					" <i>Cidaris</i> " <i>actauensis</i> Schmidt	Мангышлак
					" <i>Cidaris</i> " <i>schatkensis</i> Schmidt	Мангышлак
					<i>Balanocidaris schlueteri</i> Lambert	Донбасс, Зап. Европа
					<i>Tylocidaris oedumi</i> Br.-Nielsen	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Tylocidaris abildgaardi</i> Ravn	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Tylocidaris hardcuini</i> (Desor)	Крым, Зап. Европа
					<i>Tylocidaris rosenkrantzi</i> Brotz.	Крым, Зап. Европа
					<i>Tylocidaris herupensis</i> Wind	Мангышлак, Зап. Европа
					II. Salenioida	
					<i>Salenia obnupta</i> Schlüt.	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Salenia incrustata</i> Cotteau	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Salenia sigillata</i> Schlüt.	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Salenia geometrica</i> Agassiz	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Salenia heberti</i> (Cotteau)	Мангышлак, II. Кызылжум, Зап. Европа
					<i>Salenia maestrichtiensis</i> (Schlüt.)	Мангышлак, II. Кызылжум, Зап. Европа
					<i>Salenia bourgeoisi</i> Cotteau	Закаспий, Ср. Азия, Зап. Европа
					<i>Salenia anthophora</i> (Müller)	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Salenia karakaschi</i> (Weber)	Крым, Мангышлак
					<i>Salenia belgica</i> (Lambert)	Крым, Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Salenia minima</i> (Cotteau)	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Hyosalenia heliophora</i> Desor	Мангышлак, Зап. Европа
					III. Phymosomatoida	
					<i>Phymosoma elongatum</i> (Cotteau)	Вольно-Подолія, Ман- гышлак, Зап. Европа
					<i>Phymosoma corollare</i> (Agassiz)	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Phymosoma</i> cf. <i>pseudoradiatum</i> Schlüt.	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Phymosoma koenigi</i> (Agassiz)	Вольно-Подолія, Донбасс, Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Phymosoma granulorum</i> (Goldf.)	Вольно-Подолія, Донбасс, Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Phymosoma magnificum</i> (Agassiz)	Вольно-Подолія, Зап. Ев- ропа
					<i>Phymosoma</i> cf. <i>cometi</i> (Cotteau)	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Gauthieria wetherelli</i> (Forbes)	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Gauthieria</i> cf. <i>spatulifera</i> (For- bes)	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Gauthieria broeckii</i> Lambert	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Rachiosoma krimica</i> Weber	Крым, Мангышлак, Ср. Азия
					<i>Rachiosoma grossouvrei</i> Lambert	Мангышлак, Зап. Европа
					IV. Orthopsida	
					<i>Orthopsis miliaris</i> (Archiac)	Армения, Зап. Европа
					V. Holecypoida	
					<i>Globator gigantea</i> (Noetl.)	Армения, Иран
					<i>Neoglobator danicus</i> Endelman	Крым, Сев. Кавказ, Ман- гышлак
					<i>Neoglobator subovalis</i> (Ravn)	Крым, Закаспий, Дания
					<i>Neoglobator subcircularis</i> (Ravn)	Крым, Мангышлак, Дания
					<i>Neoglobator ravnii</i> (Br.-Nielsen)	Прикаспий, Мангышлак, Дания
					<i>Neoglobator ovalis</i> (Smiser)	Мангышлак, Бельгия
					<i>Neoglobator houzeaui</i> (Cotteau)	Мангышлак, Нидерланды, Бельгия
					<i>Neoglobator montainvillensis</i> (Salignet)	Мангышлак, Франция

Таблица 17 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
					<i>Neoglobator insolitus</i> Endelman	Мангышлак, Зап. Чинк Устюрта
					<i>Neoglobator panteleevi</i> Endelman	Зап. Грузия, Мангышлак
					<i>Conulus matesovae</i> Posl. et Moskv.	Русская платформа, Сев. Кавказ, Азербайджан, Закаспий
					<i>Conulus campanaeformis</i> Melikov et Endelman	Сев. Кавказ, Азербайджан
					<i>Conulus pentagonalis</i> (Noelt.)	Мангышлак, Иран
					<i>Conulus</i> sp. nov. 1	Сев. Кавказ
					<i>Conulus</i> sp. nov. 2	Мангышлак
					<i>Conulus gigas</i> Cotteau	Армения, Мангышлак, Ц. Копетдаг, Зап. Европа, Иран
					<i>Conulus raulini</i> Orbigny	Мангышлак, Ц. Копетдаг, Зап. Европа
					<i>Conulus magnificus</i> Orbigny	Донбасс, Сев. Кавказ, Азербайджан, Закаспий, Зап. Европа
					<i>Conulus</i> sp. nov. 3	Мангышлак
					<i>Galerites orbicularis</i> (Orbigny)	Сев. Кавказ, Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Galerites wollemanni</i> Lambert	Сев. Кавказ, Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Galerites sulcatoradiatus</i> Goldf.	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Galerites goldfussi</i> Nietsch	Сев. Кавказ, Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Galerites vulgaris</i> Leske	Крым, Сев. Кавказ, Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Galerites sulcatus</i> (Orbigny)	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Galerites roemeri</i> Desor	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Galerites</i> sp. nov.	Мангышлак
					VI. Cassiduloida	
					<i>Catopygus affinis</i> Orbigny	Донбасс, Зап. Европа
					<i>Catopygus loevis</i> Agassiz	Донбасс, Зап. Европа
					<i>Catopygus conformis</i> Desor	Донбасс, Сев. Кавказ, Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Catopygus subcircularis</i> Smiser	Донбасс, Зап. Европа
					<i>Catopygus suborbicularis</i> Bosquet	Донбасс, Зап. Европа
					<i>Catopygus fenestratus</i> Agassiz	Таджикская депрессия, Зап. Европа
					<i>Plagiochasma analis</i> (Agassiz)	Закаспий, Зап. Европа
					<i>Plagiochasma</i> sp. nov.	Закаспий, Зап. Европа
					<i>Hardouinia ferganensis</i> (Faas)	Таджикская депрессия, Фергана
					<i>Hardouinia</i> sp. nov.	Кызылкум
					<i>Domechinus</i> sp. nov.	Кызылкум
					<i>Oolopygus jandrainensis</i> Smiser	Закаспий, Сев. Кавказ, Зап. Европа
					<i>Oolopygus piriformis</i> Leske	Мангышлак, Сев. Кавказ, Зап. Европа
					<i>Oolopygus</i> sp. nov.	Мангышлак, Крым
					<i>Rhynchopygus macari</i> Smiser	Закаспий, Кызылкум, Зап. Европа
					<i>Rhynchopygus donetzensis</i> Faas	Донбасс
					<i>Nucleopygus scrobiculatus</i> Goldf.	Закаспий, Кызылкум, Зап. Европа
					<i>Cassidulus elongatus</i> Orbigny	Мангышлак, Зап. Европа
					<i>Cassidulus bernillei</i> Desor	Закаспий, Зап. Европа
					<i>Cassidulus gliberti</i> Smiser	Закаспий, Зап. Европа

Таблица 17 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
		—			<i>Studeria crassa</i> (Stoliczka)	Закаспий, Сев. Кавказ, Зап. Европа, Индия
			—		<i>Studeria faberi</i> (Ravn)	Закаспий, Зап. Европа (Дания)
		—	—		<i>Hypsopygaster ungosensis</i> Baja- runas	Закаспий
			—		<i>Hypsopygaster</i> sp. nov. 1	Мангышлак
			—		<i>Hypsopygaster</i> sp. nov. 2	Закаспий, Зап. Грузия
			—		<i>Echinanthus carinatus</i> Cotteau	Закаспий, Крым, Зап. Ев- ропа
			—		<i>Echinanthus pouechi</i> Cotteau	Закаспий, Зап. Европа
			—		<i>Echinanthus jacobi</i> Lambert	Крым, Зап. Европа
			—		<i>Echinanthus vamensis</i> Goczev VII. Spatangoida	Закаспий, Болгария
			—		<i>Holaster</i> aff. <i>faxoensis</i> Cotteau	Мангышлак (?), Крым, Дания
		—			<i>Cardiaster granulatus</i> Goldf.	Закаспий, Крым, Дон- басс (?), Зап. Европа
—					<i>Echinocorys marginata</i> Goldf.	Поволжье, Мангышлак, Болгария, Зап. Европа
—					<i>Echinocorys fastigata</i> Lambert	Мангышлак, Бельгия
—					<i>Echinocorys turrita</i> Lambert	Копетдаг, Кавказ, Крым, Мангышлак, Зап. Европа
—					<i>Echinocorys subglobosa</i> Goldf.	Мангышлак, Бельгия
—					<i>Echinocorys ovata</i> Leske	Кавказ, Мангышлак, Юго- славия, Сев. Испания
—					<i>Echinocorys lata</i> Lambert	Мангышлак, Кавказ (?), Бельгия
—		—			<i>Echinocorys conica</i> Agassiz	Мангышлак, Сев. Кавказ, Зап. Европа
—		—			<i>Echinocorys elata</i> Arnaud	Кавказ, Копетдаг, Ю. Франция
—		—			<i>Echinocorys pyramidata</i> Portl.	Мангышлак, Крым, Дон- басс, Поволжье, Зап. Ев- ропа
—		—			<i>Echinocorys fonticola</i> Arnaud	Кавказ, Копетдаг, Зап. Ев- ропа
—		—			<i>Echinocorys tercensis</i> Lambert	Кавказ, Копетдаг, Ю. Фран- ция, Сев. Испания
—		—			<i>Echinocorys belgica</i> Lambert	Мангышлак, Крым, Бель- гия
—		—			<i>Echinocorys lamberti</i> Smiser	Мангышлак, Копетдаг, Бельгия
—		—			<i>Echinocorys ciplyensis</i> Lambert	Мангышлак, Кавказ, Крым, Зап. Украина
—		—			<i>Echinocorys conoidea</i> Goldf.	Мангышлак, Зап. Европа
—		—			<i>Echinocorys amauidi</i> Seunes	Мангышлак, Кавказ (?), Копетдаг, Зап. Европа
—		—			<i>Echinocorys perconica</i> Hagenow	Мангышлак, Копетдаг, Кавказ, Зап. Европа
—		—			<i>Echinocorys tenuituberculata</i> Leymerie	Мангышлак, Ю. Франция
—		—			<i>Echinocorys edhemi</i> Boehm	Кавказ, Копетдаг, Малая Азия
—		—			<i>Echinocorys renngarteni</i> Moskv.	Кавказ, Копетдаг
—		—			<i>Echinocorys pentagonalis</i> Kongiel	Мангышлак, Крым, Польша
—		—			<i>Echinocorys asymmetrica</i> Kongiel	Мангышлак, Крым, Польша
—		—			<i>Echinocorys sulcata</i> Goldf.	Мангышлак, Зап. Европа

Таблица 17 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
					<i>Echinocorys obliqua</i> Ravn	Мангышлак, Прикаспий, Копетдаг, Кавказ, Крым, Дания
					<i>Echinocorys pyrenaica</i> Seunes	Копетдаг, Кавказ, Ю.Франция, Испания
					<i>Echinocorys sulcata</i> Goldf. subsp. nov.	Мангышлак, Кавказ
					<i>Echinocorys sumbarica</i> Djab.	Копетдаг
					<i>Echinocorys dioscuriae</i> Schwet-zov	Мангышлак, Кавказ, Крым
					<i>Offaster pomeli</i> Mun. - Chalm.	Закаспий, Кавказ, Зап. Европа
					<i>Offaster pilula</i> (Lamarck)	Закаспий, Кавказ, Крым, Зап. Европа
					<i>Galeola senonensis</i> (Orbigny)	Донбасс, Кавказ, Копетдаг, Закаспий, Зап. Европа
					<i>Galeola papillosa</i> Klein	Закаспий, Поволжье, Зап. Европа
					<i>Galeola gauthieri</i> Lambert	Закаспий, Кавказ, Зап. Европа
					<i>Hemipneustes striatoradiatus</i> (Leske)	Закаспий, Кавказ, Крым(?), Зап. Европа
					<i>Paronaster cupuliformis</i> Airaghi	Кавказ, Копетдаг, Италия
					<i>Toxopatagus rutoti</i> (Lambert)	Донбасс, Бельгия
					<i>Stegaster chalmasi</i> Seunes	Кавказ, Ю. Франция
					<i>Guettaria rocardi</i> Cotteau	Кавказ, Копетдаг, Мал. Азия, Сев. Африка, Мадагаскар
					<i>Seunaster gillieron</i> (Loriol)	Кавказ, Копетдаг, Зап. Европа
					<i>Seunaster altus</i> (Seunes)	Кавказ, Копетдаг, Ю. Франция
					<i>Seunaster lamberti</i> Charles	Кавказ, Копетдаг, Мал. Азия, Сев. Африка
					<i>Pseudoffaster schmidti</i> Moskv.	Кавказ
					<i>Pseudoffaster caucasicus</i> Dru	Кавказ, Мангышлак, Копетдаг, Испания
					<i>Pseudoffaster renngarteni</i> Schmidt	Кавказ, Мангышлак, Копетдаг
					<i>Rispolia</i> aff. <i>pseudoitalica</i> (Simionescu)	Кавказ, Копетдаг, Румыния
					<i>Basseaster rostratus</i> Lambert	Сев. Кавказ, Мадагаскар
					<i>Pomaster parvus</i> Bajarunas	Мангышлак, Зап. Грузия
					<i>Pomaster lupповi</i> Bajarunas	Мангышлак, Прикаспий, Закавказье, Азербайджан
					<i>Galeaster sumbaricus</i> Posl.	Копетдаг, Кавказ
					<i>Galeaster minor</i> Posl.	Закаспий, Кавказ, Крым
					<i>Galeaster carinatus</i> Ravn	Мангышлак, Прикаспий, Крым, Дания
					<i>Galeaster dagestanensis</i> Posl. et Moskv.	Мангышлак, Крым, Дагестан
					<i>Galeaster</i> sp. nov.	Мангышлак
					<i>Isaster abkhasicus</i> (Schwetzov)	Закавказье, Крым
					<i>Isaster usakensis</i> Schmidt	Мангышлак
					<i>Hemiaster maestrichtensis</i> (Lambert)	Мангышлак, Зап. Туркмения
					<i>Hemiaster prunella</i> Lamarck	Мангышлак, Зап. Туркмения
					<i>Hemiaster inkermanensis</i> Loriol	Закаспий, Прикаспий, Кавказ, Крым

Таблица 17 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
	—				<i>Coraster caucasicus</i> Posl. et Moskv.	Кавказ
	—				<i>Coraster cubanicus</i> Posl. et Moskv.	Кавказ
		—			<i>Coraster vilanovae</i> Cotteau	Копетдаг, Кавказ, Испания
			—		<i>Coraster sphaericus</i> Seunes	Кавказ, Копетдаг, Ю. Франция
				—	<i>Coraster ansaltensis</i> Posl. et Moskv.	Кавказ, Копетдаг (?)
				—	<i>Coraster</i> sp. nov.	Сев. Кавказ
—				—	<i>Homoeaster sokolovi</i> (Posl. et Moskv.)	Кавказ, Копетдаг
	—				<i>Homoeaster tunetanus</i> Pomel	Кавказ, Сев. Африка
		—			<i>Homoeaster abichi</i> (Anth.)	Кавказ
—					<i>Omithaster</i> sp. nov. 1	Мал. Кавказ
	—				<i>Omithaster atapliensis</i> (Lambert)	Кавказ, Копетдаг, Мал. Азия
			—		<i>Omithaster benehamicus</i> (Seunes)	Зап. Грузия
				—	<i>Omithaster munieri</i> (Seunes)	Кавказ, Ю. Франция
				—	<i>Omithaster</i> sp. nov. 2	Кавказ
				—	<i>Omithaster</i> sp. nov. 3	Сев. Кавказ (Дагестан), Мангышлак
				—	<i>Kertaster temiri</i> Bajarunas	Мангышлак
		—			<i>Linthia spiennensis</i> Schlüt.	Мангышлак, Зап. Европа
			—		<i>Linthia favrei</i> Lorient	Крым
				—	<i>Linthia houzeaui</i> Cotteau	Мангышлак, Туаркыр, Копетдаг, Крым, Бельгия
				—	<i>Linthia bajsarensis</i> Bajarunas	Мангышлак, Туаркыр, Копетдаг, Крым (?)
				—	<i>Linthia andrussovi</i> Bajarunas	Мангышлак
		—			<i>Proraster desori</i> (Oedum)	Крым, Дания
				—	" <i>Sanfilippaster</i> " <i>geayeri</i> (Cotteau)	Мангышлак, Зап. Грузия, Мадагаскар
—					<i>Micraster schroederi</i> Stolley	Крым, Кавказ, Закаспий, Зап. Европа
	—				<i>Micraster coravium</i> Posl. et Moskv.	Кавказ, Копетдаг
				—	<i>Micraster brongniarti</i> Hebert	Кавказ, Закаспий, Зап. Европа
				—	<i>Micraster grimmensis</i> Nietsch	Кавказ, Поволжье, Закаспий, Донбасс, Зап. Европа
				—	<i>Gibbaster gibbus</i> (Lamarck)	Закаспий, Поволжье, Кавказ, Крым, Зап. Европа
				—	<i>Isomicraster cipliensis</i> Lambert	Кавказ, Зап. Европа, Таджикистан (?)
				—	<i>Ovulaster zignoanus</i> (Orbigny)	Грузия
		—			<i>Cyclaster integer</i> Seunes	Закаспий, Кавказ, Ю. Франция
				—	<i>Cyclaster danicus</i> (Schlüt.)	Закаспий, ю.-в. Рус. платф., Зап. Европа (Дания)
			—		<i>Cyclaster gindrei</i> Seunes	Кавказ, Закаспий, Зап. Европа
				—	<i>Brissopneustes</i> sp. nov.	Мал. Кавказ
		—			<i>Brissopneustes aturicus</i> (Seunes)	Кавказ, Закаспий, Ю. Франция
				—	<i>Brissopneustes schwetzovi</i> Posl. et Moskv.	Кавказ, Мангышлак
				—	<i>Protobrissus akhajensis</i> (Weber)	Крым, Кавказ, Закаспий
		—			<i>Protobrissus depressus</i> (Kongiel)	Крым, Кавказ, Закаспий, Польша

Таблица 17 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
					<i>Protobrissus tercensis</i> (Cotteau)	Крым, Кавказ, Сев. Болгария, Ю. Франция
					<i>Protobrissus indolensis</i> Posl. et Moskv.	Крым, Кавказ, Мангышлак(?)
					<i>Protobrissus rionensis</i> Moskv.	Зап. Грузия, Мангышлак, Сев. Болгария
					<i>Isopneustes coloniae</i> (Cotteau)	Крым. Ю. Франция, Бельгия

и 25 родов этого отряда), характеризующегося своеобразным образом жизни (сестонофаги), несвойственным другим группам морских ежей и позволившим им успешно освоить новые биотопы — грубые обломочные грунты мелководья.

Приведенные цифры показывают, что изменения, приуроченные к рассматриваемому рубежу между маастрихтом и датским веком, почти в равной степени затрагивают отряды неправильных морских ежей. Менее отчетливо такие изменения проявляются в развитии правильных ежей. Это связано, скорее всего, с недостаточной изученностью часто фрагментарных остатков их, а возможно, и с общими более низкими темпами эволюции.

Как и в других группах, изменение состава происходит здесь не однозначно на различных таксономических уровнях. Из 11 отрядов правильных морских ежей два — *Hemicidaroida* и *Orthopsida* (18%) и из 18 семейств четыре (22%) прекратили существование в конце маастрихта. Более заметные изменения претерпевает родовой состав: из 50 родов, известных в маастрихте, 26, т.е. около 50% заканчивают свое развитие к концу этого века. По отношению к 75 поздне меловым родам можно говорить о вымирании 1/3 правильных морских ежей. Не подлежит сомнению, что еще более резко проявляется смена на видовом уровне, однако имеется все же немногие указания на нахождение одних и тех же видов как в маастрихтских, так и в датских отложениях. Такие указания нуждаются в основательной проверке.

Датско-палеоценовое время и для правильных морских ежей знаменуется значительным обеднением состава. Своеобразие его заключается в "выпадении" многих родов, представители которых известны и из верхнемеловых, и из эоценовых отложений. В составе комплекса большую роль играют роды, обладающие длительным развитием, начиная с раннего мела и даже с поздней юры.

В эоцене снова происходит обновление состава родов почти во всех группах правильных ежей. Из 53 родов, существовавших в это время, 31 или 60% являются новыми.

После маастрихта формируется своеобразный, заметно обедненный по составу комплекс морских ежей, отличный как от поздне мелового, так и от типичного третичного, развивающегося в эоцене.

Этот комплекс включает

а) немногие роды длительного развития, заложившиеся в начале позднего (*Echinocorys*, ?*Proraster*) или даже в раннем мелу (*Globator*, *Hemiaster*, *Holaster*, *Plagiochasma*); б) роды, возникшие в сеноне, частично в конце маастрихта (*Brissopneustes*, *Cyclaster*, *Linthia*, ?*Sanfilippaster*, *Galeaster*, *Coraster*, *Ormithaster*, *Homoeaster*, *Oolopygus*); в) роды, появившиеся впервые в датском веке (*Protobrissus*, ?*Garumnaster*, ?*Isaster*, *Neoglobator*, *Cassidulus*, *Studeria*, *Hypsopygaster*) и в раннем палеоцене (*Echinanthus*). В эоцене этот "промежуточный" комплекс сменяется сообществом морских ежей, большая часть которых относится к группам, распространенным в кайнозое.

Можно полагать, таким образом, что по развитию морских ежей меловой период, а следовательно, и мезозойская эра заканчивается маастрихтом. Датский век относится к новому этапу эволюции этого класса животных, по своему положению и особенностям являющемуся переходным к собственно кайнозойскому, берущему начало в эоцене.

## ЛИТЕРАТУРА

- Айзенштат И.М.* Палеогеновые комплексы фораминифер тургайского прогиба. - Тр. ВСЕГЕИ, 1964. Нов. сер. т. 102, с. 152-161.
- Айзенштат И.М., Казимирова Т.Х., Комарова Н.И.* 1971. Датские отложения на юго-западе Тургайского прогиба. Геология и полезные ископаемые Тургайского прогиба. - Тр. ВСЕГЕИ, 1971. Нов. сер., т. 169, стр. 213-221.
- Беккер-Миддисова Е.Э.* 1973. Система псиломорф (*Psylomorpha*) и положение группы в отряде равнокрылых (*Homoptera*). - В кн.: Вопросы палеонтологии насекомых: Докл. на 24-ом Ежегодном Чтении памяти Н.А. Холодковского (1971). М.: Наука, 1973, с. 90-118.
- Беллева Н.Г.* О морских звездах верхнего мела и палеогена СССР. - В кн.: Биология морских моллюсков и иглокожих: Материалы Сов.-Японского симпозиума. Владивосток, 1974, с. 12-14.
- Вискова Л.А.* Поздне меловые мшанки *Cyclostomata* Поволжья и Крыма. - Тр. ПИН АН СССР, 1972а, т. 132, 96 с.
- Вискова Л.А.* Новые данные о мшанках *Siphoniotryphidae* (*Cyclostomata*) - Палеонтол. журн., 1972б, № 2, с. 64-69.
- Вискова Л.А., Эндельман Л.Г.* Некоторые новые данные о мшанках *Cyclostomata* из пограничных отложений мела-палеогена Мангышлака. - В кн.: Биостратиграфия мезозойских и палеозойских отложений нефтегазоносных областей Средней Азии, Западной Сибири и Русской платформы. М.: 1971, с. 134-141.
- Вишнякова В.Н.* Отряд таракановые - *Blattida*. - В кн.: Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980, (Тр. ПИН АН СССР, т. 175).
- Валов О.С., Сукачева И.Д.* Ископаемые домики личинок ручейников *Insecta Trichoptera* и их значение для стратиграфии. - Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. эксп., 1976, т. 3, с. 169-232.
- Гинда В.А.* О *Crinoidea* и *Asteroidea* из верхнемеловых отложений Вольно-Подольской плиты. - Палеонтол. сб. Львов. ун-та, 1969, т. 6, вып. 2, с. 52-54.
- Гинда В.А.* О меловых иглокожих Вольно-Подольской окраины Восточно-Европейской платформы. - В кн.: Тезисы доклада на Первом Всесоюзном коллоквиуме по иглокожим (апрель 1971). М., 1971, с. 4-5.
- Глазунова А.Е., Балахматова В.Т., Липман Р.Х.* и др. Стратиграфия и фауна меловых отложений Западно-Сибирской низменности. - Тр. ВСЕГЕИ, 1969, Нов. сер. 29, с. 3-346.
- Горбач Л.П., Фаворская Т.А., Шмидт О.И.* Иглы *Tylocidaris* из датских отложений Крыма. - Палеонтол. сб., 1974, № 11, вып. 1, с. 50-53.
- Джабаров Г.Н.* 1968. Новый поздне меловой эхинокорис Средней Азии. - В кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Недра, 1968, вып. 2, ч. 2, с. 288-289.
- Жерихин В.В.* Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов трахейных и хелицерных. - Тр. ПИН АН СССР, 1978, т. 165, 198 с.
- Жерихин В.В., Сукачева И.Д.* О меловых насекомоносных "янтарях" (ретинитах) Севера Сибири. - В кн.: Вопросы палеонтологии насекомых. Докл. на 24-ом Ежегодном Чтении памяти Н.А. Холодковского (1971). Л.: Наука, 1973, с. 3-48.
- Историческое развитие класса насекомых. - Тр. ПИН АН СССР, 1980, т. 175, 268 с.
- Кошеварова Н.П., Мандельштам М.И., Шнейдер Г.Ф.* Надсемейство *Cytheracea*. - В кн.: Основы палеонтологии. Членистоногие. - трилобитообразные и ракообразные. М.: Госгеолтехиздат, 1960, с. 365-411.

- Кляге Г.А. Мшанки северных морей. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 584.
- Лагузен И.И. Описание окаменелостей белого мела Симбирской губернии. СПб, 1873, 59 с.
- Ливанов Н.А. Фороницы, мшанки и брахиоподы. - Тр. о-ва естествоиспыт. при КГУ, 1963, с. 123, кн. II, с. 55-81.
- Любимова П.С., Казьмина Т.А., Решетникова М.А. Остракоды мезозойских и кайнозойских отложений Западно-Сибирской низменности. - Тр. ВНИГРИ, 1960, вып. 160, 374 с.
- Мандельштам М.И. Отряд Ostracoda - В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Верхний мел. М.: Госгеолгиздат, 1949, т. 11, с. 243-255.
- Мандельштам М.И. Остракоды из отложений палеогена Средней Азии. - Тр. ВНИГРИ, 1959, вып. 136, с. 442-543.
- Мокринский В.В. Третичные Вгузоа Мангышлака. - Тр. геол. и минерал. музея им. Петра Великого Академии наук, 1916, т. 11, вып. 3, с. 49-79.
- Морозова И.П., Вискова Л.А. Историческое развитие морских мшанок (Ectoprocta) Палеонтол. журн., 1977, № 4, с. 3-20.
- Москвин М.М. Морские ежи рода *Protobriassus* из датских и палеоценовых отложений СССР. - В кн.: Сборник в честь академика Йовчо Смидловича Йовчева. София, 1964, с. 185-202.
- Москвин М.М., Эндельман Л.Г. Позднепалеоценовые морские ежи Мангышлака и их стратиграфическое значение. - В кн.: Биостратиграфия мезозойских отложений нефтегазоносных областей СССР. М., 1972, с. 3-10.
- Николаева И.А. Эволюция палеоценовых остракод рода *Echinocythereis* - Палеонтол. журн., 1971, № 2, с. 64-77.
- Пономаренко А.Г. Состав и экологическая характеристика мезозойских жесткокрылых. - В кн.: Мезозойские жесткокрылые. М.: Наука, 1976, с. 8-16. (Тр. ПИН АН СССР, т. 161).
- Попов Ю.А. Историческое развитие полужесткокрылых инфраотряда *Neromorpha* (Heteroptera). - Тр. ПИН АН СССР, 1971, т. 129, 230 с.
- Пославская Н.А., Москвин М.М. Морские ежи отряда *Spatangoida* в датских и пограничных с ними отложениях Крыма, Кавказа и Закаспийской области. - В кн.: Граница меловых и третичных отложений. Доклады советских геологов. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 47-82.
- Пославская Н.А., Соловьев А.Н. Класс *Echinoidea* Морские ежи. Систематическая часть (отряд *Spatangoida*) - В кн.: Основы палеонтологии. Иглокожие, гемихордовые... М.: Недра, 1964, с. 174-189.
- Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых. - Тр. ПИН АН СССР, т. 168.
- Родендорф Б.Б. Историческое развитие двукрылых насекомых. - Тр. ПИН АН СССР, 1964, т. 100, 311 с.
- Родендорф Б.Б., Жерихин В.В. Палеонтология и охрана природы. - Природа, 1974, № 5, с. 82-91.
- Розыева Т.Р. Остракоды из отложений палеогена Туркменистана, Ашхабад, 1962. 139 с.
- Смирнова О.П. О некоторых новых и характерных видах мшанок из верхнего мела Южного Урала. - Бюл. МОИП, 1958, отд. геол. т. 33, № 3, с. 111-127.
- Сokolova М.Н., Кузнецов А.П. О характере питания и роли трофического фактора в распределении плоского ежа *Echinagastrius parva* Lam. - Зоол. журн., 1960, 39, вып. 8, с. 1253-1256.
- Соловьев А.Н. Позднеюрские и раннемеловые дизастеридные морские ежи СССР. - Тр. ПИН АН СССР, 1971, т. 131, 124 с.
- Соловьев А.Н. Закономерности эволюции морских ежей подотряда *Meridostemina* и происхождение глубоководных семейств *Urechinidae* и *Poutgalesiidae*. - В кн.: Материалы Советско-Японского симпозиума "Биология морских моллюсков и иглокожих". Владивосток, 1974, с. 147-149.
- Соловьев А.Н. Развитие и систематическое значение пластронов у морских ежей - спатангоидов. - В кн.: Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. Л., 1977, с. 62-66.
- Солун В.И., Травина Т.Ф., Буярова Э.М., Толстикова Н.В. Палеоценовые отложения Бадкхыза. - В кн.: Проблемы нефтегазоносности Средней Азии, 1961, вып. 9. 187 с. - Тр. ВСЕГЕИ. Нов. серия, вып. 52.
- Субботина Н.Н., Алексейчик-Мицкевич Л.С., Барановская О.Ф. и др. 1964. Фораминиферы меловых и палеоценовых отложений Западно-Сибирской низменности. - Тр. ВНИГРИ, 1964, вып. 234, с. 1-45.
- Фаворская Т.А. Первые сведения о мшанках верхнего мела Приамурьинского р-на и Центр. Кызылкумов. - Бюл. МОИП, 1975, отд. геол., 80, № 4, с. 152.
- Фаворская Т.А. Характеристика позднепалеоценовых мшанок (*Cheilostomata*) Мангышлака: Тезисы докл. Четвертый Всесоюзный коллоквиум по ископаемым и современным мшанкам. М., 1976, с. 43-46.

- Файр И.В. Меловые окаменелости Славяносербского уезда Екатеринославской губ. — Харьковский листок (электронпечатная газета, 1903. 85 с.
- Феофанова Ю.М. Тип Врюзоа. Мшанки. Систематическая часть. Отряд Cheilostomata. — В кн.: Основы палеонтологии. Мшанки, Брахиподы, М.; Изд-во АН СССР, 1960, с. 1-112.
- Феофанова Ю.М. Новые мшанки из палеогена Ферганы. — Палеонтол. журн., 1965, № 1, с. 60-72.
- Фойт Э. Верхнемеловые мшанки Европейской части СССР и некоторых сопредельных областей. М.: Изд-во МГУ, 1962, 125 с.
- Фойт Э. К вопросу о стратиграфической самостоятельности датского яруса. — В кн.: Труды XXI Международного геологического конгресса. Вып. 1. Стратиграфия, палеонтология и палеогеография. М.: ИЛ, 1963, с. 146-162.
- Чернова О.А. О системе отряда поденок (Ephemeroptera) современных и ископаемых. — Энтомол. обзор. 1970, вып. 49, с. 124-145.
- Шаров А.Г. Отряд Плескотега. Веснянки. — В кн.: Основы палеонтологии. Членистоногие трахейные и хелицеровые. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 134-138.
- Шаров А.Г. Филогения ортоптероидных насекомых. — Тр. ПИН АН СССР, 1968, т. 118. 217 с.
- Шеремета В. Остракоды палеогена Украины. Львов: Изд-во Львовского ун-та, 1969, 258 с.
- Шмидт О.И., Соловьев А.Н. Класс Echinoidea, Морские ежи. Систематическая часть. Отряд Cassiduloida. — В кн.: Основы палеонтологии, Иглокожие, гемихордовые... М.: Недра, 1964, с. 171-174.
- Шухерт Ч. Палеогеографический атлас Северной Америки. М., ИЛ, 1957.
- Эйхвальд Э. Палеонтология России. СПб, 1850-1854. 572 с.
- Эндельман Л.Г. Поздне меловые и палеоценовые морские ежи отряда Holoctypoida и их стратиграфическое значение. — Бюл. МОИП, Отд. геол. 1969, 44, № 3, стр. 151-152.
- Эндельман Л.Г. К ревизии отряда Holoctypoida (Echinoidea). Бюл. МОИП, Отд. геол., 1980а, 55, вып. 1, с. 93-103.
- Эндельман Л.Г. Новые виды *Neoglobator* (Echinoidea, Holoctypoida) из дания-эоцена юга СССР. — Бюл. МОИП, Отд. геол., 1980б. 55, вып. 3, с. 93-103.
- Alexander C.J. Ostracoda of the genera *Mono-ceratina* and *Orthonotacythere* from the cretaceous of Texas. — J. Paleontol., 1934, 8, N 1, p. 57-67.
- Almirall J., Via L. Exeptional exemplar d'estel-làrid (*Teichastèr poritoides*) trobat a Loeocè de Castelltercol. — Bull. Inst. Catalana hist. natur. Sec. geol., 1976, 40, N 1, p. 5-10.
- Apostolescu V. Description de quelques Ost-racodes du Lutetien du Bassin de Paris. — Cah. geol., 1955, N 28-29, p. 241-279.
- Apostolescu V. Contribution a l'étude des ostracodes de l'éocène inférieur (S.L.) du bassin de Paris. — Inst. franç. pétrole, 1956, p. 1327-1352.
- Ascoli F. First data on the ostracod biostratigraphy of the Poggio and Brendola section (Paleogene, NE Italy). — In: Mémoires du B.R.G.M. Colloque sur l'éocène, Paris, mai 1968. 1969, p. 51-57.
- Avimelech M. Lower eocene starfish remnant from Lower Galilee. — Bull. Res. Council Isr., 1961, Sec. G, 10, N 1-4, p. 5-6.
- Bassler R.S. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part G, Bryozoa. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press. Moore R.C. 1953. 253 p.
- Belyaeva N.G. On the fossil sea-stars of the Upper Cretaceous and Lower Tertiary of the USSR. — In: Biology on Marine Molluscs and Echinoderms: Materials of Soviet-Japanese Symposium. Vladivostok, 1974, p. 10.
- Berthelsen O. Cheilostome Bryozoa in the Danian Deposits of East Denmark. — Geological Survey of Denmark. II Ser., 1962, N 83, p. 1-290.
- Blake D.B. Ossicle morphology of some recent asteroids and description of some west American fossil asteroids. — Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., 1973, 104, p. 1-59.
- Boardman R.S., Cheetham A.H. Degrees of Colony Dominance in Stenolaemate and Gymnolaemate Bryozoa. Animal colonies. Strondsburg: Dowden Hutchinsen Ross. 1973, p. 121-220.
- Brood K. Cyclostomatous Bryozoa from the upper Cretaceous and Danian in Scandinavia. — Acta Univ. stockholm. Stockholm Contris. Geol., 1972, XXVI. 464 p.
- Brood K. Cyclostomatous Bryozoa from the Silurian of Gotland. — Acta Univ. stockholm. Stockholm Contris Geol., 1975, vol. XXVIII, 3, p. 1-119.
- Brood K. Bryozoa from the Paleocene and Maestrichtian of Majunga basin Madagascar. — Geobios, 1976a, N 9, fasc. 4, 393-423.
- Brood K. Wall structure and evolution in cyclostomate. Bryozoa. — Lethaia, 1976b, vol. 9, N 4, p. 377-389.
- Brown D.D. The Tertiary Cheilostomatous Polyzoa of New Zealand. London: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1952. 405 p.
- Brown D.A. Fossil Cheilostomatous Polyzoa from southwest Victoria. — Mem. Geol. Surv. Victoria, 1957, N 20, p. 1-90.

- Buge E.* Bryozoaires. — In: Collignon M. Faune maestrichtienne de la Côte d'Ambratry (Province de Betioky) Madagascar. Paris: Ann. Geol. Surv. Mines (Gouvernement Généra de Madagascar et Dépendances), 1951, XIX, p. 87–88.
- Buge E., Reguant S.* Les bryozoaires oligocènes de la région cantabrique (Province de Santander, Espagne). Etude préliminaire. — Doc. Lab. géol. Fac. sci. Lyon, hors., ser. 3, 1975, fasc. 2, p. 483–495.
- Busk G.* A monograph of the fossil Polyzoa of the Grad. London: Paleontogr. Soc. Mon., 1859. 136 p.
- Canu F.* Iconographie des Bryozoaires fossiles de l'Argentine. II. Cretace. — Ann. Museo Nat. Buenos-Aires, 1911, XXI, p. 215–291.
- Canu F.* Bryozoa in Fossiles Crétacés de la côte orientale. Palaeontologie de Madagascar. — Ann. Paleontol., 1922, II, p. 16–30.
- Canu F., Bassler R.S.* North American early Tertiary Bryozoa. — Smithsonian Inst. U.S. Nat. Mus. Bull., 1920, 106. 879 p.
- Canu F., Bassler R.S.* Studies on the Cyclostomatous Bryozoa. — Proc. U.S. Nat. Mus., 1922, 61, art. 22, p. 1–160. Washington.
- Canu F., Bassler R.S.* North American later Tertiary and Quaternary Bryozoa. — Smithsonian Inst. U.S. Nat. Mus. Bull., 1923, 125. 302 p.
- Canu F., Bassler R.S.* Studies on the Cyclostomatous Bryozoa. — Proc. U.S. Nat. Mus., 1926, 67, art. 21, p. 1–93.
- Canu F., Bassler R.S.* The bryozoan fauna of the Vincentown limesand. — Smithsonian Inst. U.S. Nat. Mus. Bull., 1933, 165. 108 p.
- Cheetham A.H.* Late Eocene zoogeography of the eastern Gulf, Coast region. — Geol. Soc. Amer. Mem., 1963, 191, p. 1–113.
- Cheetham A.H.* Cheilostomatous Polyzoa from the Upper Bracklesham Beds (Eocene) of Sussex. — Brit. Mus. (Natur. Hist.), Bull. Geol., 1966, 13, p. 1–115.
- Cheetham A.H.* Functional morphology and biofacies distribution of Cheilostome Bryozoa in Danian Stage (Paleocene) of southern Scandinavia. — Smithsonian Contribs Paleobiol., 1971, 6, p. 1–87.
- Cheetham A.H.* Cheilostome Bryozoa of late Eocene age from Eua, Tonga. — U.S. Geol. Surv. Prof. Pap., 1972, 640–E, p. 1–26.
- Common J.F.W.* Lepidoptera (moths and butterflies). — In: The Insects of Australia. Melbourne Univ. Press, 1970, 765–866.
- Cooke C.W.* Cenozoic Echinoids of Eastern United States. — Geol. Surv. Prof. Pap., 1959, 321, p. 1–106.
- Crowson R.A.* The natural classification of the families of Coleoptera. London: Lloyd, 1955, p. 1–187.
- Darteville E.* Contributions à l'étude des Bryozoaires fossiles de l'éocène de la Belgique. — Belg. Soc. Roy. Zool. Ann., 1933, 63, p. 55–116.
- Deltel B.* Nouveaux ostracodes de l'éocène et de l'oligocène de l'aquitaine méridionale. — Actes Soc. Linnéenne Bordeaux, 1962–1963, 100, p. 127–221.
- Deroo G.* Cytheracea (Ostracodes) du Maastrichtien de Maastricht (Pays-Bas) et des régions voisines; résultats stratigraphiques et paléontologiques de leur étude. — Meded. geol. sticht., ser. C, 1966, N 2, p. 1–197.
- Ducasse O.* Quelques espèces nouvelles d'ostracodes de l'éocène terminal girondin. — Actes Soc. Linnéenne Bordeaux, 1962–1963, 100, p. 223–248.
- Ducasse O.* Nouveaux ostracodes de l'éocène nordaquitain. — Bordeaux: Imprimerie E. Drouillard, 1967, p. 1–89.
- Durham J.W.* Classification of clypeasteroid echinoids. — Calif. Univ. Publ. Geol. Sci., 1955, 31, p. 73–198.
- Durham J.W.* Echinoids. Classification. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Part U. Echinodermata 3, 1966a, p. 270–295.
- Durham J.W.* Echinoids. Systematic descriptions. Clypeasteroids. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Part U. Echinodermata 3, 1966b, p. 450–460.
- Durham J.W., Melville R.V.* A classification of echinoids. — J. Paleontol., 1957, 31, N 1, p. 242–272.
- Durham J.W., Roberts W.A.* Cretaceous asteroids from California. — J. Paleontol., 1948, 22, N 4, p. 432–439.
- Durham J.W., Wagner C.D.* Echinoids. Systematic descriptions, Neolampadoids. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Part U. Echinodermata 3, 1966, p. 628–630.
- Emerson A.E.* A review of the Mastotermitidae (Isoptera), including a new fossil genus from Brazil. — Amer. Mus. Novit., 1965, 2236, p. 1–46.
- Engel H.* On a new echinid from the Cretaceous of Maastricht: *Scutellina supramarginalis* (Echinoidea, Gnathostomata, Clypeasteroidea, Laganina, Fibulariidae). — Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam, 1976, 5, N 7, p. 55–57.
- Ernst G.* Biostatistische Untersuchungen über die Ontogenie und Phylogenie der *Offaster/Galeola* — Stammesreihe (Echinoidea) aus der nordwesteuropäischen Oberkreide. — Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh., 1971, 139, N 2, S. 169–225.
- Ernst G., Schulz M.-G.* Die Entwicklungsgeschichte der hochspezialisierten Echiniden-Reihe *Infulaster-Hagenowia* in der borealen Oberkreide. — Paläontol. Z., 1971, 45, N 3/4, S. 120–143.

- Evans J.V. Palaeozoic and Mesozoic Hemiptera (Insecta). — Austral. J. Zool., 1956, 4, p. 165–258.
- Fell H.B. New Zealand fossil Asterozoa. 2. *Hippasteria antiqua* n. sp. from the Upper Cretaceous. — Rec. Canterbury Mus., 1956, 7 (1), p. 11–12.
- Fell H.B., Pawson D.L. Echinoids. Systematic descriptions. Echinacea. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Part U. Echinodermata, 1966, 3, 2, p. 367–438.
- Fisher A.G. Echinoids. Systematics descriptions. Spatangoids. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Part U. Echinodermata 3, 1966, p. 543–627.
- Flor F.D. Biometrische Untersuchungen zur Autökologie ober-Kretazischer Bryozoen. — Mitt. Geol. — Paläontol. Inst. Univ. Hamburg, 1972, H. 41, S. 15–128.
- Forbes E. On the Asteriadae found fossil in British Strata. — Mem. Geol. Surv. Gr. Brit., 1848, 11, part 2, 457–482.
- Fraser F.C. A reclassification of the order Odonata, Sydney, 1957, p. 1–133.
- Frey R.W. and Larwood G.P. *Pyripora shawi*; New Bryozoa from the Upper Cretaceous of Kansas (Niobrara Chalk) and Arkansas (Brownstown Marl). Jour. Paleontol., 1971, vol. 45, N 6, p. 969–976.
- Giglio-Tos E. Saggio di una nuova classificazione dei Mantidi. — Bol. Soc. entomol. ital., 1919, 49, p. 50–87.
- Goldfuss A. Petrefacta Germaniae. Abbildungen und Beschreibungen Petrefacten Deutschlands... Theil 1–3 in 2 Bd. Düsseldorf, 1826–1844.
- Gregory J.W. Catalogue of the fossil Bryozoa in the department of geology. The cretaceous Bryozoa, London; Brit. Mus. (Natur. Hist.). 1899–1909, vol. 1, p. 1–457, vol. 2, p. 1–346.
- Hagenow F. Die Bryozoen der Maastrichter Kreidebildung Kassel. 1851, S. 1–111.
- Haskins C.W. Tertiary Ostracoda from the Isle of Wight and Barton, Hampshire, England, Part I. — Rev. micropaléontol., 1968a, 10, N 4, p. 250–260.
- Haskins C.W. Tertiary Ostracoda from the Isle of Wight Hampshire, England, Part II. — Rev. micropaléontol., 1968b, 11, N 1, p. 3–12.
- Haskins C.W. Tertiary Ostracoda from the Isle of Wight and Barton, Hampshire, England, Part III. — Rev. micropaléontol., 1968c, 11, N 3, p. 161–170.
- Haskins C.W. Tertiary ostracoda from the Isle of Wight and Barton, Hampshire and Barton, England, Part IV. — Rev. micropaléontol., 1969, 12, N 3, p. 149–170.
- Haskins C.W. Tertiary Ostracoda from the Isle of Wight and Barton, Hampshire, England, Part V. — Rev. micropaléontol., 1970, 13, N 1, p. 13–29.
- Haskins C.W. Tertiary Ostracoda from the Isle of Wight and Barton, Hampshire, England, Part VI. — Rev. micropaléontol., 1971, 13, N 4, p. 207–221.
- Haskins C.W. Tertiary Ostracoda from the Isle of Wight and Barton, Hampshire, England, Part VII. — Rev. micropaléontol., 1971, 14, N 3, p. 147–156.
- Hazel J.E. Classification and Distribution of the Recent Hemicytheridae and Trachyleberididae (Ostracoda) Off Northeastern North America. — Geol. Surv. Prof. Pap., 1967, 564, p. 1–45.
- Hazel J.E. Ostracodes from the Brighseat Formation (Danian) of Maryland. — J. Paleontol., 1968, 42, N 1, p. 100–142.
- Herrig E. Möglichkeiten einer Feinstratigraphie der höheren Oberkreide in Nordostdeutschland mit Hilfe von Ostracoden. — Ber. Dtsch. Ges. Geol. Wiss., 1967, A12, N 5, S. 557–574.
- Hess H. Die fossilen Astropectiniden (Asteroidea), Neue Beobachtungen und Übersicht über die bekannten Arten. — Schweiz. paleontol. Abh., 1955, 71, N 3, S. 1–113.
- Hess H. Über die Abgrenzung der Astropectiniden-Gattungen *Pentasteria* Valette und *Archastropecten* Hess. — Eclog-geol. helv., 1960, 53, N 1, S. 329–331.
- Howe H.V., Sylvester-Bradley. Superfamily Cytheracea. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology. part Q, Arthropoda 3, 1961, p. 254–358.
- Illies J. Die Unterordnungen, Familien und Gattungen der Plecoptera. — In: Verhandlungen des XI. Internationaler Kongress für Entomologie (Wien, 1960). 1962, 3, S. 263–267.
- Illies J. Phylogeny and zoogeography of Plecoptera. — Ann. Rev. Entomol., 1965, 10, p. 117–140.
- Jebam D. Stolonen-Entwicklung und Systematik bei dem Bryozoa Ctenostomata. — Z. zool. Syst. und Evolutionsforsch., 1973, 11, H. 1, S. 1–48.
- Jesionek-Szymańska W. Irregular echinoids — an insufficiently known group. — Lettahaia, 1968, 1, N 1, p. 50–62.
- Jesionek-Szymańska W. On a new pygasterid (Echinoidea) from the Jurassic (Middle lias) of Nevada, U.S.A. — Acta paleontol. pol., 1970, XV, N 4, p. 411–423.
- Jux U. Zwei neue Seesteme aus der Kreide von Abu Roasch (*Forbesiaster gaenesis* und *Recurvaster lorioli*) und das fazielle Bild des Ägyptischen Santons. — Paläontol. Z., 1957, 31, N 3/4, S. 186–197.
- Kaye P. The ostracod genus *Neocythere* in the Speeton clay. — Palaeontology, 1963, 6, part 2, p. 274–281.
- Kaye P. Revision of british marine cretaceous ostracoda with notes on additional forms. — Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol., 1964, 10, N 2, p. 1–79.
- Keij A.J. Eocene and Oligocene ostracoda of Belgium. — Koninkl. Belg. inst. Naturwetensch. verh., 1957, N 136, p. 1–210.

- Kesling R.V.* Three Permian starfish from Western Australia and their bearing on revision of the Asteroidea. — *Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Michigan*, 1969, 22 (25), p. 361–376.
- Kier P.M.* Tertiary Echinoidea from British Somaliland. — *J. Paleontol.*, 1957, 31, N 5, p. 839–902.
- Kier P.M.* Revision of the cassiduloid echinoids. — *Smithsonian Misc. Coll.*, 1962, 144, N 3, p. 1–262.
- Kier P.M.* Revision of the oligopygoid echinoids. — *Smithsonian Misc. Coll.*, 1967, 152, N 2, p. 1–147.
- Kier P.M.* Tertiary and Mesozoic echinoids of Saudi Arabia. — *Smithsonian Contribs Paleobiol.*, 1972, N 10, p. 1–242.
- Kier P.M.* Evolutionary trends and their functional significance in the post-paleozoic echinoids. — *J. Paleontol.*, 1974, 48, part 11 of 11, suppl. to N 3, p. 1–95.
- Labracherie M.* Sur quelques bryozoaires de l'Éocène inférieur nordaquitain. — *Rev. esp. micropaleontol.*, 1925, 7, N 1, p. 127–164.
- Labracherie M., Sigal J.* Les Bryozoaires cheilostomas des formations Éocène inférieur du site 246 (croisière 25, deep sea drilling project). — *Doc. Lab. géol. Fac. sci. Lyon, hors ser. 3*, 1975, fasc. 2, p. 449–466.
- Lambert J., Thiéry P.* Essai de nomenclature raisonnée des Échinides. Chaumont, 1909–1925. p. 1–607.
- Lang W.D.* Polyzoa and Anthozoa from the Upper Cretaceous Limestones of Need's Camp, Buffalo River. — *Ann. Scuth Afr. Mus.*, 1908, VII, p. 1–11.
- Larwood G.P.* The morphology and sistematics of some cretaceous Cribrimorph Polyzoa (Pelmatoporinae). — *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol.*, 1962, vol. 6, N 1, p. 1–285.
- Larwood G.P.* Preliminary report on Early (pre-cenomanian) Cheilostome Bryozoa. — *Doc. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon*, 1974, MS 3 (fasc. 2), p. 539–545.
- Larwood G.P., Medd A.W., Owen D.E., Tauerer-Smith R.* Bryozoa. — In: *The Fossil Record London: Geol. Soc.*, 1967, p. 379–395.
- Levinsen G.M.R.* Morphological and Systematic Studies on the Cheilostomatous Bryozoa, Kopenhagen, 1909. 431 p.
- Levinsen G.M.R.* Bryozoaer Danske Kridtform. — *Dan. Kong. vidensk. selskabkad. skr.*, 1925, Raekke 8, bd 7, p. 283–445.
- McKittrick F.A.* Evolutionary studies of cockroaches — *Comell Univers. Agr. Exp. Sta. Mem.*, 1964, 389, p. 1–197.
- McKnight D.G.* Classification of somasteroids and asteroids (Asterozoa: Echinodermata). — *J. Roy. Soc. N.Z.*, 1975, 5, N 1, p. 13–19.
- Marlière R.* Ostracodes du Montien de Mons et resultats de leur étude. — *Mém. Belge géol. paléontol. hydrol. (Bruxelles)*, 1958, Mem. 8, N 5, p. 1–53.
- Marrson Th.* Die Bryozoen der weissen Schreibkreide der Insel Rügen. — *Palaeontol. Abh.*, 1887, 4, S. 1–112.
- Maryńska T.* Bryozoa from the Uppermost Maastrichtian and Palaeocene Deposits of the Middle Vistula Gorge near Pulawy. *Prace Mus. ziemi*, 1969, N 14, p. 85–129.
- Maryńska T., Popiel-Barczyk E.* On the Remains of Ophiuroidea from the Uppermost Maastrichtian and Danian Deposits at Nasilow near Pulawy, Poland. — *Prace Mus. ziemi*, 1969, N 14, S. 131–140.
- Mortensen Th.* Handbook of the Echinoderms of the British Isles. Humphrey Milford. Oxford Univ. Press, 1927. 471p.
- Mortensen Th.* A monograph of the Echinoidea, vol. IV, no 1. Holoctypoida, Cassiduloida. Copenhagen: C.A. Reitzel Publ., 1948. 363 p.
- Mortensen Th.* A Monograph of the Echinoidea, vol. V, N 1. Spatangoida I. Copenhagen: C.A. Reitzel Publ., 1950. 432 p.
- Mortensen Th.* A Monograph of the Echinoidea, vol. V, N 2. Spatangoida II. Copenhagen: C.A. Reitzel Publ., 1951, p. 1–593.
- Müller A.H.* Die isolierten Skelettelemente der Asteroidea (Asterozoa) aus der obersten Schreibkreide von Rügen. *Beih. Z. Geol.*, 1953, H. 8, S. 1–66.
- Müller A.H.* Zur genaueren Kenntnis von *Lophidiaster pygmaeus* (Asterozoa) aus der Schreibkreide (Maastricht) von Rügen. — *Geologie*, 1956, 5, S. 642–651.
- Müller A.H.* Zur Kenntnis mesozoischer Asterozoen. — *Abh. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin, Kl. III, Bergbau Hüttenwesen und Montangeol.*, 1960, N 1, S. 272–282.
- Müller A.H.* I. Klasse Stellerioidea (= Asterozoa). — In: *Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. 2: Invertebraten. Teil 3: Arthropoda 2 – Stomochorda*, 1963, S. 399–456.
- Nichols D.* Changes in the chalk heart-urchin *Micraster* interpreted in relation to living forms. — *Phil. Trans. Roy. Soc. London, B*, 1959, N 242, p. 347–437.
- Nye O.* Generic revision and skeletal morphology of some cerioporid cyclostomes (Bryozoa). — *Bull. Amer. Paleontol.*, 1976, 69, N 291, p. 1–222.
- Ohmert W.* Die ostracodengattung *Cythereis* aus der oberkreide Südbayerns: Inagural Diss. Ludwig-Maximilians-Univ. München., 1967, S. 1–192.
- Ohmert W.* Die Ostracodengattung *Golcoocythere* aus der Oberkreide Südbayerns. — *Mitt. Bayer. Staatssaml. Paläontol. und Hist. Geol.*, 1970, H. 10, S. 205–228.
- Oppenheim P.* Die Eocene Invertebraten-Fauna des Klaksteins in Togo. — *Beitr. geol. Erforsch. dtsch. Schutzg.*, 1915, H. 12, S.

- Orbigny A.* Paléontologie Française, Description des animaux invertébrés. Terrain, Crétacé, V. Bryozoaires, 1851–1854, p. 1–1192.
- Pietrzemik E.* Taxonomische und biostratigraphische Untersuchungen an Ostracoden des Eozän im Norden der Deutschen Demokratischen Republik. – Paläontol. Abh., Abt. A, 1969, Paläozool., IV, S. 1–162.
- Pohowsky R.A.* A Jurassic cheilostome from England. Living and Fossil Bryozoa, London: Acad. Press, 1973, p. 447–461.
- Pokomy V.* *Karsteneis* gen. n. (Ostracoda, Crustacea) from the upper, cretaceous of Bohemia. – Časopis mineral. a geol., 1963, roč. 8, 1, p. 39–42.
- Pokomy V.* *Oertliella* and *Spinicythereis*. New Ostracode Genera from the Upper Cretaceous. – Věstn; Ústředn. Úst. geol., 1964, roc. XXXIX, p. 283–284.
- Pouyet S.* Révision systématique des Cellépores (Bryozoa, Cheilostomata) et des espèces fossiles européennes. Analyse de quelques populations à cellépores dans le Néogène du bassin Rhodanien. – Doc. Lab. Geol. Fac. Sci., Lyon, 1973, N 55, p. 1–266.
- Friesner G.* Genera Thysanopterorum. – Bull. Soc. Fouad I<sup>er</sup> entomol., 1949, 33, p. 31–157.
- Rasmussen H.W.* Observations on the Asteroid Fauna of the Danian. – Medd. Dansk. geol. foren., 1945, 10, H. 4, p. 417–426.
- Rasmussen H.W.* Cretaceous Asteroidea and Ophiuroidea, with special reference to the species found in Denmark. – Danmarks geol. undersokn., 1950, ser. 2, p. 1–134.
- Rasmussen H.W.* An Oligocene Asteroid from Denmark. – Medd. Dansk geol. foren., 1951, 11, N 5, p. 588–589.
- Rasmussen H.W.* Astéroïdes du Tertiaire inférieur de Libye (Afrique du Nord). – Ann. paleontol. invertébrés, 1966, 52, fasc. 1, p. 3–15.
- Rasmussen H.W.* Lower Tertiary Crinoidea, Asteroidea and Ophiuroidea from Northern Europe and Greenland. – Kong. Danske vidensk. selskabakad.-biol. skr., 1972, 19, 7, p. 1–83.
- Ravn J. P.J.* De regulaere Echinider i Danmarks Kridtaflejringer. – Mem. Acad. Roy. Sc. et Lettr. Danemark; 1928, ser. 9, 1, N 1, p. 1–63.
- Roman J.* *Duperieria* nov. gen. (Échinide Holecypoidé, Echinonéidé) dans le Lutétien de Biarritz (Basses – Pyrénées). – Bull. Soc. geol. France, 1968, 7 sér. X, p. 120–125.
- Roman J., Gorodiski A.* Echinides eocenes du Sénégal. – Serv. geol. et prospect. Minière, 1959, N 3.
- Ryland J.S.* Bryozoans. Hutchinson Univ. Libr. London: 1970, p. 1–175.
- Schlee D.* Insektenfossilien aus der unteren Kreide. I. Verwandtschaftsforschung an fossilen und rezenten Aleyrodina Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, 1970, 213, S. 1–72.
- Schutz M.G., Weitschat W.* Asteroideen aus der Schreibkreide von Lagerdorf (Holstein) und Hemmoor (N. Niedersachsen). – Mitt. geol. - paläontol. Inst. Univ. Hamburg, 1971, N 40, S. 107–130.
- Schulz M.G., Weitschat W.* Phylogenie und Stratigraphie der Asteroideen der nordwestseutschen Schreibkreide. Teil I. *Metopaster (Recurvaster* – und *Calliderma) Chomataster* – Gruppe. – Mitt. geol.-palaontol. Inst. Univ. Hamburg, 1975, N 44, S. 249–284.
- Shau N.G.* Cheilostomata from Gulfian (Upper Cretaceous) rocks of Southwestern Arkansas. – Journ. Paleontol., 1967, vol. 41, N 6, p. 1393–1432.
- Sieverts-Doreck H.* Über eine bemerkenswerte Seesterplatte aus dem Campan von Lägerdorf (Holstein). – Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, 1958, 27, S. 74–76.
- Silen L.* Origin and development of the Cheilo-ctenostomatons stem of Bryozoa. – Zool. Bidrag Uppsala, 1942, 22, p. 1–59.
- Sissingh W.* Tricostate Trachyleberidinae (Ostracoda) from Neogene-recent deposits of Europe. – Proc. Konink. Nederl. Akad. wetensch. Ser. B, phys. Sci., 1971, 74, N 2, p. 195–205.
- Sladen W.* A monograph on the British fossil Echinodermata from the cretaceous Formations. II, part I. – Palaeontogr. Soc. London, 1891, N 44, p. 1–28.
- Sladen W.P.* A monograph on the British fossil Echinodermata from the cretaceous formations. 2, Asteroidea and Ophiuroidea, part 2. – Palaeontogr. Soc. London, 1893, N 47, p. 29–66.
- Smithers C.N.* A catalogue of the Psocoptera of the World. – Austral. Zool., 1967, 14, p. 1–145.
- Spencer W.K.* The evolution of the cretaceous Asteroidea. – Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. (Containing Pap. Biol. characters), 1913, 204, p. 99–177.
- Spencer W.K., Wright C.W.* Asterozoans. – In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Part U. Echinodermata 3, 1, 1966, p. U4–U107.
- Stoliczka F.* The Cretaceous fauna of Southern India. – Paleontol. indica, 1872, IV, p. 33–68.
- Štys P.* Thaumastellidae – a new family of Pentatomoid Heteroptera. – Časopis Českosl. Společn. Entomol., 1964, 61, p. 238–253.
- Szczuchura J.* Cytheracea (Ostracoda) from the uppermost cretaceous and lowermost tertiary of Poland. – Acta paleontol., 1965, X, N 4, p. 451–564.
- Treatise on invertebrate paleontology. Part U. Echinodermata 3 (Asterozoa–Echinozoa). 1–2. New York: Geol. Soc.

- Amer.: Lawrence: Univ. Kansas Press, 1966, I—XXX, p. 1—695.
- Triebel E., Malz H. Paracytheretta calkeri und ähnliche Arten aus dem Santon.* — Senckenberg. Lethaea, 1969, 50, N 5/6, S. 433—445.
- Turner R.F.* A new upper Cretaceous cribrimorph from North America with calcareous opercula. — Doc. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon, hors, ser. 3, fasc. 2, p. 273—279.
- Voigt E.* Cheilostome Bryozoen aus der Quadratenkreide Nordwestdeutschlands. — Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, 1949, H. 19, S. 1—49.
- Voigt E.* Das Maastricht-Vorkommen von Iltten bei Hannover und seine Fauna mit besonderer Berücksichtigung der Groß-Foraminiferen und Bryozoen. — Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, 1951, 20, S. 15—109.
- Voigt E.* Revision von: Hamm H; Die Bryozoen des Maastrichter Obersenon (1881). — Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, 1953, 22, S. 32—75.
- Voigt E.* Bryozoen aus dem Kreidetuff von St. Symphorien bei Ciplu (Ob. Maastrichtien). — Inst. roy. Sci. natur. Belg., Bull. 1957, 33, N 43, S. 1—48.
- Voigt E.* Bryozoan fauna of Dano-Montian age from Boryszen and Sochaczyn in Central Poland. — Acta paleontol. pol., 1964, 9, S. 419—498.
- Voigt E.* Ökologische und stratigraphische Untersuchungen an Bryozoen der oberen Kreide. — Ber. Dtsch. Ges. Geol. Wiss. A, Geol. Paläontol., 1967a, 12, S. 479—491.
- Voigt E.* Oberkreide Bryozoen aus den asiatischen Gebieten der UdSSR. — Mitt. Geol. Staatsinst., 1967b, H. 36, S. 5—95.
- Voigt E.* Les méthodes d'utilisation stratigraphique des Bryozoaires du Crétacé supérieur. — Mem. B.R.G.M. Fr., 1972, N 77, p. 45—53.
- Voigt E.* Bryozoen aus dem Santon von Gehrden bei Hannover. — Ber. Naturhist. Ges. Hannover, 1973, 117, S. 111—147.
- Voigt E., Soule D.F.* Cretaceous burrowing Bryozoa. — J. Paleontol. Tulsa, 1973, 47, 1, S. 21—33.
- Wagner C.D., Durham J.W.* Echinoids. Systematic descriptions. Holactypoids. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Part U. Echinodermata 3, 2, 1966, p. 440—450.
- Wass R.E.* A revision of the Bryozoan genus *Corbulipora* MacGillivray. — Proc. Roy. Soc. Victoria, 1975, 87, N 1/2, p. 167—173.
- Waters A.W.* On the Tertiary Cheilostomata Bryozoa from New Zealand. — Quart. J. Geol. Soc. London, 1887, H. 43, N 169, p. 40—72.
- Whithycombe C.L.* Some aspects of the biology and morphology of the Neuroptera, with special reference to the immature stages and their possible phylogenetic significance. — Trans. Roy. Entomol. Soc. London (1924), 1925, p. 303—411.
- Wright C.W.* Notes on cretaceous Saleniidae. — Proc. Geol. Assoc. 1967, 78, part 1, p. 1—25.
- Wright C.W., Wright E.V.* Notes on Cretaceous Asteroidea. — Quart. J. Geol. Soc. London, 1940, 96, part 2, p. 231—248.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ . . . . .	3
Глава I	
ТИП BRYOZOA, МШАНКИ. Л.А. Вискова . . . . .	4
Глава II	
ТИП ARTHROPODA, ЧЛЕНИСТОНОГИЕ . . . . .	22
Класс Crustacea. Ракообразные . . . . .	22
Подкласс Ostracoda. И.А. Николаева . . . . .	24
Класс Insecta. Насекомые. В.В. Жерихин . . . . .	40
Глава III	
ТИП ECHINODERMATA, ИГЛОКОЖИЕ . . . . .	98
Класс Stelleroidea. Стеллероидеи . . . . .	
Подкласс Asteroidea. Морские звезды. Н.Г. Беляева . . . . .	98
Класс Echinoidea. Морские ежи. М.М. Москвин, А.Н. Соловьев, Л.Г. Эндельман . . . . .	116
ЛИТЕРАТУРА . . . . .	168

## РАЗВИТИЕ И СМЕНА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ НА РУБЕЖЕ МЕЗОЗОЯ И КАЙНОЗОЯ

*Утверждено к печати Палеонтологическим институтом  
Академии наук СССР*

Редактор издательства *Д.В. Петрова*. Художник *В.А. Кобрин*  
Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*. Технический редактор *Г.П. Каренина*

ИБ № 17384

Подписано к печати 20.08.80. Т – 14030. Формат 70 x 108 1/16. Бумага офсетная № 1  
Печать офсетная. Усл.печ.л. 15,4. Уч.-изд.л. 17,8. Тираж 850 экз. Тип. зак. 1481. Цена 2р. 70 к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90  
Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука",  
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12