

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

А. Н. СОЛОВЬЕВ

ПОЗДНЕЮРСКИЕ
И РАННЕМЕЛОВЫЕ
ДИЗАСТЕРИДНЫЕ
МОРСКИЕ ЕЖИ
СССР



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

TRANSACTIONS OF THE PALAEONTOLOGICAL INSTITUTE

Vol. 131

A. N. SOLOVJEV

LATE JURASSIC
AND EARLY CRETACEOUS
DISASTERID ECHINOIDS
OF THE USSR



PUBLISHING OFFICE «NAUKA»

Moscow 1971

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 131

А. Н. СОЛОВЬЕВ

ПОЗДНЕЮРСКИЕ
И РАННЕМЕЛОВЫЕ
ДИЗАСТЕРИДНЫЕ
МОРСКИЕ ЕЖИ
СССР



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1971

Позднеюрские и раннемеловые дизастеридные морские ежи СССР.
А. Н. Соловьев. Труды Палеонтологического института, т. 131, 1971.

Монография является первой для нашей страны сводкой по коллиритидам и дизастеридам, наиболее ранним представителям большого отряда — *Spatangoida*. Описано 19 видов, встречающихся в верхнеюрских и нижнемеловых отложениях СССР. Приведены диагнозы всех родов и подсемейств, относящихся к этим семействам. На основании новых данных по морфологии и критического анализа последних зарубежных работ переработана систематика этих групп. Изучение филогении показало, что коллиритиды и дизастериды являются предками двух подотрядов, *Meridosternina* и *Amphisternina*, и должны быть отнесены, соответственно, к этим подотрядам. Ликвидирован третий подотряд — *Protosternina*, к которому ранее относились эти группы. В отдельных главах рассмотрены также вопросы стратиграфического значения и экологии морских ежей.

Расчитана на широкий круг палеонтологов, биологов и геологов-стратиграфов, занимающихся изучением юрских и нижнемеловых отложений.

Фототабл. 16, илл. 56, библиограф. 96 назв.

Ответственный редактор

Р. Ф. ГЕЌКЕР

ВВЕДЕНИЕ

Дизастеридные морские ежи ограничены в своем распространении юрскими и нижнемеловыми отложениями. Они являются наиболее ранними представителями большого отряда неправильных морских ежей — *Spatangoida*, изучение которого интересно и важно с различных точек зрения. Отдельные группы этого отряда отличались высокими темпами эволюции и весьма полно представлены в геологической летописи. Эволюционные изменения достаточно хорошо отражались в морфологии панциря. Классическим примером может служить эволюция позднемелового рода *Micraster*. Поэтому спатангоиды являются среди морских ежей одной из наиболее интересных групп с точки зрения решения чисто биологических вопросов и важны для стратиграфии, особенно меловых отложений.

Название «дизастеридные морские ежи» является условным и применяется автором для двух семейств *Collyritidae* и *Disasteridae*, отнесенных в настоящей работе к разным подотрядам отряда *Spatangoida*. Сохранение такого условного объединяющего названия за этими двумя группами кажется целесообразным, во-первых, потому, что исторически они всегда рассматривались вместе — в рамках одного таксона и, во-вторых, потому, что они действительно имеют много сходного в своей морфологии. Наиболее яркие общие признаки — разорванный вершинный щиток и разобшенная на две части амбулакральная система. Название «дизастеридные» отражает именно эти характерные черты.

Изучение дизастеридных морских ежей проводилось в плане темы по изучению филогении и систематики отряда *Spatangoida* и является первым этапом исследований по этой теме.

Материал по дизастеридным морским ежам был собран автором в период с 1955 по 1963 г., сначала во время работы в составе верхнеюрского и нижнемелового отрядов Кавказской экспедиции Московского государственного университета, а позднее во время полевых исследований в Крыму, на Кавказе и в Западной Туркмении, организованных Палеонтологическим институтом АН СССР. Многие материалы были переданы геологами и палеонтологами различных учреждений. Н. А. Пославской, В. В. Друщицею, Б. Т. Яниным (Московский государственный университет) и Г. К. Кабановым (Палеонтологический институт АН СССР) предоставлены образцы из нижнего мела Крыма, Г. А. Логиновой и Г. П. Леоновым (Московский государственный университет) — из верхней юры Северного Кавказа, И. Н. Ремизовым (Харьковский государственный университет) и Е. А. Успенской (Московский геолого-разведочный институт) — из верхней юры Крыма, рядом сотрудников Туркменской экспедиции МГУ — из верхней юры Туркмении, О. И. Шмидт (Всесоюзный нефтяной научно-исследовательский геолого-разведочный институт) — из верхней юры и нижнего мела Западной Туркмении (сборы Л. В. Сибиряковой, А. В. Данова, З. Е. Барановой и др.),

Л. М. Ротките — из верхней юры Паниле (Литва), Е. А. Успенской и Т. Ф. Андреевой — из юры Памира. Совместные полевые работы проводились В. В. Друщицем, Б. Т. Яниным, Е. И. Кузьмичевой, Т. Н. Смирновой, Г. А. Логиновой (Московский государственный университет), Е. А. Успенской (Московский геолого-разведочный институт) и В. А. Коротковым (Институт геологии и разработки горючих ископаемых). Многие из этих лиц оказали большую помощь в указании местонахождений морских ежей и предоставили еще неопубликованные геологические материалы. Местонахождение у с. Протопоповки в Донецком крае указал В. П. Макридин (Харьковский государственный университет). В процессе работы было проведено изучение оригиналов Э. И. Эйхвальда и Н. И. Каракаша, хранящихся на кафедре исторической геологии Ленинградского университета, в чем помогла Е. С. Порецкая, давшая возможность ознакомиться также с некоторыми ее материалами. Благодаря содействию С. И. Пастернака и З. И. Хмелевского удалось изучить ряд экземпляров юрских морских ежей из западноевропейских местонахождений, хранящихся во Львовском научно-природоведческом музее и геологическом музее Львовского университета.

В 1969 г., когда эта работа была полностью закончена, автору представилась возможность побывать в Польше, где благодаря любезному содействию д-ра С. Мончинской и д-ра В. Шиманской удалось познакомиться с интересными коллекциями морских ежей Института палеозоологии и Музея Земли Польской Академии наук. Особенно важным было знакомство со среднеюрскими дизастеридными морскими ежами, которые отсутствуют на нашей территории, а также обсуждение основных результатов исследований с В. Шиманской, которая взяла на себя труд прочитать рукопись настоящей работы и сделала ряд критических замечаний. Несколько экземпляров юрских морских ежей с территории Польши было предоставлено для изучения; фотографии и рисунки, сделанные с них, с разрешения В. Шиманской включены в монографию.

Общая коллекция панцирей морских ежей, имевшаяся в распоряжении автора, насчитывает около 5000 экз.

Препарирование панцирей морских ежей велось вручную и с помощью механических отбойных молоточков ЭПР-1 и ЭПР-2. Для выявления границ между пластинками панциря образцы обычно приходилось подвергать травлению слабыми растворами соляной или уксусной кислот. При этом либо весь панцирь опускался в раствор кислоты на несколько секунд, а потом промывался чистой водой, либо обработке подвергался лишь тот участок, на котором было необходимо выявить детали строения. Травление проводилось очень осторожно, чтобы не растворить целиком довольно тонкий панцирь, свойственный многим дизастеридным морским ежам. Иногда травление чередовалось с легкой пришлифовкой панциря на ладони самым тонким абразивным порошком с небольшим количеством воды. На гладкой поверхности швы между пластинками обычно видны лучше. При обработке кислотой и пришлифовке, естественно, уничтожается туберкуляция, поэтому этой процедуре подвергались панцири только тех видов, по которым имелся большой материал; при наличии лишь единичных экземпляров сначала описывался характер туберкуляции или изготавливались ее фотографии (обычно с увеличением) и лишь потом панцири подвергались обработке.

Измерения панцирей проводились с помощью штангенциркуля, а отдельных деталей — измерителем по рисункам и фотографиям. В описаниях приведены крайние значения соответствующих измерений. В случаях, когда вид представлен в коллекции единичными экземплярами, приводятся измерения всех экземпляров.

Морфология панциря изучалась под бинокулярным микроскопом

МБС-1 с различными увеличениями (но не более чем в 50 раз). Изучаемый участок обычно смачивался глицерином или смесью глицерина и спирта. Рисунки деталей строения изготовлялись с помощью рисовального аппарата, для этого, однако, почти всегда было необходимо предварительно обвести швы между пластинками максимально твердым (7т—9т) и очень тонко заточенным карандашом. Кроме того, рисунки делались и по фотографиям — участки панциря снимались в жидкости (спирте) с увеличением от 5 до 12 раз, потом линии швов обводились карандашом или тушью на матовых отпечатках.

В монографии описаны все известные нам в настоящее время виды коллиритид и дизастерид СССР, а также рассмотрены вопросы их систематики, филогении и экологии в свете новых данных.

В описательной части приведены характеристики всех родов дизастерид и коллиритид, так как, во-первых, выводы по филогении и систематике, естественно, требуют привлечения данных по всем родам изучаемых групп и, во-вторых, диагнозы родов, не встреченных на территории СССР, не опубликованы еще на русском языке. К сожалению, изученность некоторых родов не отвечает современному уровню знаний; однако это, в основном, редкие роды, по-видимому, не игравшие большой роли в развитии этих групп. Для характеристики неизвестных мне родов, по которым не было материала, использованы, в основном, данные Ж. Ламбера и П. Тьера (Lambert, Thiéry, 1909—1925), К. Бойрлена (Beurlen, 1934), Т. Мортенсена (Mortensen, 1950), А. Деврие (Devries, 1958) и В. Есенек-Шиманской (Jesionek-Szymańska, 1963).

Фотографии к работе выполнены в фотолаборатории Палеонтологического института Н. П. Финогеновым. Рисунки сделаны художником В. И. Дорофеевым. Большая техническая помощь при подготовке рукописи к печати была оказана М. А. Мейен.

Я очень признателен всем лицам, содействовавшим выполнению этой работы, а также М. М. Москвину и Л. А. Невеской, сделавшим ряд критических замечаний к рукописи. Считаю своим долгом выразить глубокую благодарность моему научному руководителю Р. Ф. Геккеру.

Очень многим я обязан покойной Н. А. Пославской. Ее руководство и дружеская помощь оказали большое влияние на мою работу. Я бесконечно благодарен ей, как человеку и как учителю.

КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ ДИЗАСТЕРИДНЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

Первые описания дизастеридных морских ежей появились в конце XVIII в. Тогда были описаны *Spatangites ovalis* (*Pygomalus*) (Leske, 1778), *Anan chytes elliptica* (*Collyrites*) (Lamarck, 1791) и др. Вначале они относились к другим, гораздо более широко понимаемым родам, что было обычным явлением для того времени.

В 1835 г. Ш. Де Мулен (Des Moulins), описав род *Collyrites*, поместил его в своей систематической схеме между родами *Nucleolites* и *Anan chytes*, указав при этом, что он ближе к последнему роду. В 1836 г. Л. Агассицем (Agassiz) был установлен род *Disaster*, отнесенный им к семейству Spatangidae.

Два этих рода и определили будущие названия семейства — Disasteridae, или Collyritidae, объединяющего группу морских ежей, распространенных в юрских и нижнемеловых отложениях и имеющих разорванные на две части вершинный щиток и амбулакральную систему (тривиум и бивиум). В 1848 г. А. Грасом (Gras) было выделено семейство Disasteridae. В 1854 г. А. Орбиньи (Orbigny) дал для этого семейства название Collyritidae.

Надо сказать, что большинство авторов в дальнейшем использует название семейства, данное Орбиньи. Т. Мортенсен в своей крупной монографии (Mortensen, 1950) восстанавливает приоритет Граса и предлагает именовать семейство — Disasteridae.

В связи с интенсивными исследованиями мезозойских отложений Западной Европы к середине XIX в. накапливается большой материал по ископаемым морским ежам, в частности по дизастеридам.

Целый ряд известных палеонтологов (Агассиц, Дезор, Грас, Форбс, Орбиньи, Райт, Котто и др.) занимаются изучением представителей этого семейства, описывают много новых видов. Параллельно с этим дискутируется вопрос о его систематическом положении. Мнения этих авторов в основном можно разделить на две категории. Одни из них сближают семейство Disasteridae со Spatangoida (а внутри них, главным образом, с родами *Echinocorys* и *Holaster*), другие ставят их ближе к Cassidulidae, а иногда — между Cassidulidae и Galeritidae. В конце XIX в. выходит в свет большая обобщающая работа по систематике морских ежей П. Дункана (Duncan, 1889), который относит семейство к Cassiduloida (подотряд у этого автора).

К началу XX в. было описано уже большинство известных теперь видов дизастеридных морских ежей. Наиболее крупными обобщающими работами первой половины XX в. явились сводки Ж. Ламбера и П. Тьери (Lambert, Thiéry, 1909—1925), К. Бойрлена (Beurlen, 1934) и Т. Мортенсена (Mortensen, 1948, 1950).

Рассмотрим более подробно взгляды этих исследователей, также по-разному определявших систематическое положение дизастеридных морских ежей.

Ламбер и Тьери в своей систематической сводке по всем морским

ежам подразделяют класс морских ежей на крупные таксономические категории (подклассы и отряды) по наличию или отсутствию челюстного аппарата. Морских ежей, лишенных челюстей, они относят к отряду *Nodostomata*, включающему 2 подотряда: *Procassiduloidea* и *Spatangoida*. Семейство *Collyritidae* ими включается в первый подотряд на основании присутствия филлодиев у многих представителей, отсутствия пластрона и примитивного строения рта, лишенного губы. Это семейство подразделяется Ламбером на два подсемейства: *Pygorhytidae* и *Disasteridae*. К первому были отнесены формы с удлинненным вершинным щитком и интеркалярными глазными пластинками — роды *Orbignyana*, *Pygorhytis* (с подродом *Pygomalus*), *Collyrites* (с подродом *Cyclolampas*), *Cardiopelta* (с подродами *Collyropsis* и *Cardiolampas*), *Grasia* и *Proholaster*; ко второму — формы с компактным вершинным щитком — роды *Disaster* (с подродом *Tithonia*), *Corhya*, *Metaporinus* и *Acolusia*.

В 1934 г. вышла в свет посвященная коллиритидам обобщающая монография К. Бойрлена (Beurlen, 1934). Монография состоит из двух частей. В первой части дается систематическое описание видов, во второй рассматриваются вопросы систематического положения семейства, филогении и образа жизни этих морских ежей.

На основании анализа морфологии и направления эволюционного развития Бойрлен относит семейство к отряду *Spatangoida*, подразделяя его на три подсемейства: *Pygorhytinae*, *Collyritinae* и *Disasterinae*. Он считает дизастерид важной филогенетической группой, которая берет свое начало от довольно примитивного семейства *Galeropoguidae*, известного со среднего лейаса. В свою очередь, дизастериды, по его мнению, были исходной группой для всех *Spatangoida*. Мортенсен в своей монографии (Mortensen, 1950), следуя Бойрлену, относит семейство *Disasteridae* (с тремя подсемействами) к отряду *Spatangoida*. В основу подразделения *Spatangoida* на подотряды Мортенсен положил строение непарного заднего интерамбулакра (пластрона) и коррелятивно связанного с определенными типами пластрона двух типов вершинного щитка. Эти признаки послужили Мортенсену основой для подразделения отряда *Spatangoida* на три подотряда: *Meridosternata*, *Amphisternata* и *Protosternata*. К первым двум подотрядам были отнесены формы с развитым пластроном — меридостернальным (в широком смысле) (у подотряда *Meridosternata*) или амфистернальным (у подотряда *Amphisternata*).

Disasteridae были включены Мортенсенем в подотряд *Protosternata* как формы, у которых, по его мнению, пластрон совершенно не развит, а в непарном заднем интерамбулакре наблюдается первично примитивное расположение пластинок, при котором с притовой пластинкой граничат две маленькие пластинки неравного размера.

Так же как Бойрлен, Мортенсен принимает деление семейства на три подсемейства: *Pygorhytinae*, включающее роды *Orbignyana*, *Pygorhytis*, *Cyclolampas* и *Grasia*; *Collyritinae* с родами *Pygomalus*, *Collyrites* (с подродом *Cardiopelta*) и *Proholaster*; *Disasterinae* с родами *Disaster*, *Collyropsis*, *Corhya*, *Metaporinus* (с подродом *Tithonia*), *Dialyaster*, *Cardiolampas*, *Acolusia* и *Oustechinus*. В первые два подсемейства объединены формы с удлинненным вершинным щитком (*Pygorhytinae* с центральным перистомом, а *Collyritinae* с передним перистомом); в подсемейство *Disasterinae* включены формы с компактным вершинным щитком.

В русском издании «Основ палеонтологии» К. Циттеля (Циттель, 1934), в котором раздел иглокожих был переработан Д. М. Федотовым, для *Spatangoida* было принято деление на подотряды Мортенсена, однако подотряд *Protosternata* там отсутствует, а коллиритиды включены в подотряд *Mediosternata* с диагнозом, отвечающим *Meridosternata* Мортенсена.

В 1957 г. Дж. Дарем и Р. Мелвилл (Durham, Melville, 1957) предложили свою классификацию морских ежей. Дизастеридные морские ежи подразделены ими на два семейства: *Disasteridae* и *Collyritidae*. В первое семейство включаются формы с компактным вершинным щитком, во второе — формы с удлинненным щитком. Оба семейства входят в отряд *Holasteroidea* (в основном соответствующий подотряду *Meridosternata* Мортенсена) вместе с семействами *Stenonasteridae*, *Pourtalesiidae*, *Holasteridae* и *Calymnidae*.

Отряд *Spatangoida* понимается этими авторами в объеме подотряда *Amphisternata* Мортенсена. Эта же систематика принята и в руководстве «*Treatise on Invertebrate Paleontology*» (Wagner, Durham, 1966).

Классификация Дарема и Мелвилла была подвергнута критике со стороны Г. Филипа (Philip, 1965), который придерживается в основном принципов Мортенсена. Всех неправильных морских ежей он, однако, разделяет на челюстных (надотряд *Gnathostomata*) и бесчелюстных (надотряд *Atelostomata*). *Spatangoida*, естественно, попадают во второй надотряд. Внутри этого отряда он, как и Мортенсен, рассматривает три подотряда: *Protosternina*, *Meridosternina* и *Amphisternina*¹. Первый подотряд включает лишь одно семейство *Disasteridae*, также понимаемое в объеме Мортенсена.

Большое внимание дизастеридным ежам уделила В. Есёнек-Шиманская (Jesionek-Szymańska, 1963), изучившая неправильных морских ежей из догрета Польши и имевшая возможность изучить многие коллекции юрских морских ежей Франции (Котто, Ламбера и др.). Очень интересны у этого автора многие новые данные по морфологии наиболее ранних представителей трех групп: галеропигид, эхинобриссид и дизастерид. Есёнек-Шиманская, однако, очень осторожна в своих выводах. Она в значительной мере придерживается воззрений Бойрлена и Мортенсена на эволюцию этих морских ежей и принимает для изученных ею групп систематику, предложенную последним автором. Однако она считает, что нет достаточных оснований для подразделения дизастерид на три подсемейства и поэтому пигоритин и коллитрин наде рассматривать в рамках одного подсемейства *Pygorhytinae*, как это делали Ламбер и Тьерри.

Л. В. Минц (Mintz, 1968) предложил свою схему классификации дизастеридных морских ежей, которых он рассматривает как самостоятельный (новый) отряд *Disasteroidea* в надотряде *Atelostomata*. Кроме него, в этот надотряд включены отряды *Galeropygoidea* (новый), *Cassiduloidea*, *Holasteroidea*, *Pourtalesioidea* (новый) и *Spatangoida*. Отряд *Disasteroidea* подразделен Минцем на семейства *Pygorhytidae*, *Collyritidae*, *Disasteridae*, *Tithoniidae* и *Acrolusiidae*.

Статья Минца вышла уже после того, как была написана и подготовлена к печати настоящая работа, поэтому я не имею возможности подробно остановиться на ее критическом разборе в главах по систематике и филогении, как это сделано для ряда других работ.

Предложенная Минцем система бесчелюстных неправильных морских ежей является попыткой сделать еще более дробной систему Дарема и Мелвилла путем выделения новых отрядов. Эту попытку нельзя признать удачной, так как установленные Минцем отряды неравноценны по объему, по степени морфологических отличий и филогенетической обособленности.

Отряд *Disasteroidea* Минц подразделил на указанные выше семейства, совершенно правильно подчеркнув таким образом неоднородность этой группы. Однако, с нашей точки зрения, он в ряде случаев неправильно

¹ В целях унификации Филип дал всем подотрядам окончание — *ina*.

понимает их объем. Так, например, в семейство *Collyritidae* не следует включать роды *Collyropsis* и *Cardiolampas*, а в семейство *Tithoniidae* — род *Corthya*. Эти три рода, по-видимому, связаны генетически и выделены нами в отдельное подсемейство *Collyropsinae*.

Коллиритиды и дизастериды с территории СССР, как, впрочем, и другие группы юрских и раннемеловых морских ежей, были изучены слабо.

Первые описания дизастеридных морских ежей России принадлежат Э. И. Эйхвальду (Eichwald, 1865). Им были описаны *Disaster analis* из нижнего оксфорда или келловея района Алагира на Кавказе и *Disaster carinatus* из оксфорда района Судака в Крыму. По-видимому, оба эти вида в действительности относятся к роду *Collyrites* в современном понимании и происходят из келловея, однако с уверенностью говорить об этом нельзя. Им же были описаны два новых вида из нижнемеловых отложений Биасалы в Крыму: *Fibularia ambigua* и *Holaster exilis*. Оба вида ошибочно были отнесены к указанным родам, первый из них относится теперь к роду *Corthya*, и второй — к роду *Tithonia*.

П. Лориоль (Loriol, 1877) описал из неокома Биасалы вместе с рядом других видов *Collyrites ovulum* Orb.

Оба вида, выделенные Эйхвальдом, были описаны из того же местонахождения Н. И. Каракашем (1907) под теми же видовыми названиями. Рисунок *Fibularia ambigua* вошел также в русское издание «Основ палеонтологии» К. Циттеля (1934). Причиной такого длительного курьезного заблуждения — отнесение этой формы совсем к другому отряду — было то, что морфология этих групп совсем не изучалась. Этот вид был изображен Эйхвальдом в перевернутом положении — панцирь получился суживающимся к переднему концу, рот с анальным отверстием поменялись местами — облик действительно напоминающий *Fibularia*; на несоответствие в размерах и в геологическом распространении никто не обратил внимания.

Краткие описания некоторых юрских коллиритид с Кавказа были даны Л. Спендиаровым (Spendiaroff, 1898). Им описаны новые виды: *Collyrites warwarae*, *C. loewinsoni*, *C. rostrata*, а также *C. elliptica* (Lam.), *C. analis* (Agass.), *C. cf. loryi* (Gras) и три вида, точно не определенные. Спендиарову мы обязаны первым указанием на присутствие богатой фауны морских ежей в юре Кавказа. Однако описание его очень кратко и иногда неточно, то же можно сказать и об изображениях.

Из верхней юры (оксфорда) Попелян (Папиле) в Литве В. Н. Рябининым (1913) описан *Collyrites bicordata* var. *truncata* Des Moulins.

О. С. Вялов (1945) описал новый вариант *Collyrites analis* var. *dimota* из келловея хр. Б. Балхан в Туркмении.

Collyrites bicordata (Leske) вошел в Атлас руководящих ископаемых СССР по верхней юре (Крымгольц, 1949). В Атлас руководящих ископаемых СССР по нижнему мелу (Вебер, 1949) включен также только один вид дизастеридных морских ежей — *Corthya ambigua* (Eichw.). В 1960 г. Н. А. Пославской в Атласе нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма были даны краткие диагнозы четырех видов: *Corthya ambigua* (Eichw.), *Collyropsis jaccardi* (Des.), *C. ovulum* (Des.) и *Tithonia exile* (Eichw.) — все виды из неокома Крыма. Три вида — *Pygomalus ovalis* (Leske), *Collyrites tuarkyrensis* Poretzk. и *Disaster moeschi* Des. — описаны Е. С. Порецкой (1962) в «Полевом атласе руководящих ископаемых юрских и неомских отложений Западной Туркмении».

В последние годы изучение позднеюрских и раннемеловых морских ежей, среди которых было много коллиритид и дизастерид, проводилось автором настоящей работы. Оказалось, что коллиритиды достаточно широко распространены на территории нашей страны в верхней юре, причем приурочены они исключительно к келловейским и нижнеоксфорд-

понимает их объем. Так, например, в семейство *Collyritidae* не следует включать роды *Collyropsis* и *Cardiolampas*, а в семейство *Tithoniidae* — род *Corthya*. Эти три рода, по-видимому, связаны генетически и выделены нами в отдельное подсемейство *Collyropsinae*.

Коллиритиды и дизастериды с территории СССР, как, впрочем, и другие группы юрских и раннемеловых морских ежей, были изучены слабо.

Первые описания дизастеридных морских ежей России принадлежат Э. И. Эйхвальду (Eichwald, 1865). Им были описаны *Disaster analis* из нижнего оксфорда или келловея района Алагира на Кавказе и *Disaster carinatus* из оксфорда района Судака в Крыму. По-видимому, оба эти вида в действительности относятся к роду *Collyrites* в современном понимании и происходят из келловея, однако с уверенностью говорить об этом нельзя. Им же были описаны два новых вида из нижнемеловых отложений Биасалы в Крыму: *Fibularia ambigua* и *Holaster exilis*. Оба вида ошибочно были отнесены к указанным родам, первый из них относится теперь к роду *Corthya*, и второй — к роду *Tithonia*.

П. Лориоль (Logiol, 1877) описал из неокома Биасалы вместе с рядом других видов *Collyrites ovulum* Orb.

Оба вида, выделенные Эйхвальдом, были описаны из того же местонахождения Н. И. Каракашем (1907) под теми же видовыми названиями. Рисунок *Fibularia ambigua* вошел также в русское издание «Основ палеонтологии» К. Циттеля (1934). Причиной такого длительного курьезного заблуждения — отнесение этой формы совсем к другому отряду — было то, что морфология этих групп совсем не изучалась. Этот вид был изображен Эйхвальдом в перевернутом положении — панцирь получился суживающимся к переднему концу, рот с анальным отверстием помещались местами — облик действительно напоминающий *Fibularia*; на несоответствие в размерах и в геологическом распространении никто не обратил внимания.

Краткие описания некоторых юрских коллиритид с Кавказа были даны Л. Спендиаровым (Spendiaroff, 1898). Им описаны новые виды: *Collyrites warwarae*, *C. loewinsoni*, *C. rostrata*, а также *C. elliptica* (Lam.), *C. analis* (Agass.), *C. cf. loryi* (Gras) и три вида, точно не определенные. Спендиарову мы обязаны первым указанием на присутствие богатой фауны морских ежей в юре Кавказа. Однако описание его очень кратки и иногда неточны, то же можно сказать и об изображениях.

Из верхней юры (оксфорда) Попелян (Папиле) в Литве В. Н. Рябининным (1913) описан *Collyrites bicordata* var. *truncata* Des Moulins.

О. С. Вялов (1945) описал новый вариант *Collyrites analis* var. *dimota* из келловея хр. Б. Балхан в Туркмении.

Collyrites bicordata (Leske) вошел в Атлас руководящих ископаемых СССР по верхней юре (Крымголец, 1949). В Атлас руководящих ископаемых СССР по нижнему мелу (Вебер, 1949) включен также только один вид дизастеридных морских ежей — *Corthya ambigua* (Eichw.). В 1960 г. Н. А. Пославской в Атласе нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма были даны краткие диагнозы четырех видов: *Corthya ambigua* (Eichw.), *Collyropsis jaccardi* (Des.), *C. ovulum* (Des.) и *Tithonia exile* (Eichw.) — все виды из неокома Крыма. Три вида — *Pygomalus ovalis* (Leske), *Collyrites tuarkyrensis* Poretzk. и *Disaster moeschi* Des. — описаны Е. С. Порецкой (1962) в «Полевом атласе руководящих ископаемых юрских и неомских отложений Западной Туркмении».

В последние годы изучение позднеюрских и раннемеловых морских ежей, среди которых было много коллиритид и дизастерид, проводилось автором настоящей работы. Оказалось, что коллиритиды достаточно широко распространены на территории нашей страны в верхней юре, причем приурочены они исключительно к келловейским и нижнеоксфорд-

ским отложениям. Основная масса нижнемеловых коллиритид и дизастерид происходит из Крыма.

Данные по родовому составу этих групп с территории СССР сведены в справочнике «Основы палеонтологии» (Пославская, Соловьев, 1964), где приведены диагнозы трех родов коллиритид и четырех родов дизастерид. В этом издании приняты с некоторыми изменениями систематика морских ежей Мортенсена. Дизастеридные морские ежи рассматриваются как два самостоятельных семейства — *Collyritidae* и *Disasteridae* — оба в составе подотряда *Protosternata* отряда *Spatangoida*. Некоторые данные по эволюции, систематике и экологии этих групп отражены мною в статьях (Соловьев, 1961, 1963, 1966, 1968).!

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДИЗАСТЕРИДНЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ НА ТЕРРИТОРИИ СССР

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ДИЗАСТЕРИДНЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ НА ТЕРРИТОРИИ СССР

На территории нашей страны юрские и меловые морские ежи распространены очень неравномерно. В отложениях нижней и средней юры они практически отсутствуют, и можно назвать лишь единичные находки панцирей и игл плохой сохранности на Кавказе и в Средней Азии. Верхнеюрские отложения на юге СССР (Крым, Кавказ, Западная Туркмения, Памир) довольно богаты остатками морских ежей и более бедны ими в Донецком кряже; очень редко встречаются морские ежи в верхней юре на Русской платформе. Что касается неправильных морских ежей, в том числе коллиритид и дизастерид, то они распространены еще более ограниченно вследствие приуроченности к определенным, обычно илистым карбонатно-терригенным фациям. Юрские дизастеридные морские ежи известны только из келловея Крыма, Северного Кавказа, Туркмении и Памира и из оксфорда Литвы и Донецкого кряжа.

Нижнемеловые дизастеридные морские ежи наиболее богато представлены в Крыму, где они встречаются в отложениях всего неокома, начиная с берриаса и кончая барремом.

На Кавказе известны единичные находки *Disaster* в готериве окрестностей Нальчика и также единичные *Tetraromania* в барреме Абхазии. В Закаспийской области единственным местонахождением является гора Казанжабурун в хр. Большой Балхан, где в отложениях верхнего валанжина встречается *Disaster subelongatus* Orb.

Стратиграфическое расчленение верхнеюрских отложений Крыма дано по Е. А. Успенской (Успенская, 1967). Находки морских ежей привязаны к разрезу автором и Е. А. Успенской во время совместной работы в Крыму в 1963 г. и позднее при камеральной работе. Списки ископаемой фауны заимствованы у Е. А. Успенской. Определение кораллов проводилось Е. В. Красновым, брахиопод — Л. И. Бабановой, белемнитов — В. А. Густомесовым, аммонитов — Е. А. Успенской, И. Н. Ремизовым и Н. В. Безносковым, морских ежей — А. Н. Соловьевым.

В описаниях местонахождений верхнеюрских морских ежей Северного Кавказа использованы определения аммонитов и двустворок, выполненные Г. А. Логиновой. В характеристике местонахождения у с. Протопоповки Харьковской области приведен список аммонитов и брахиопод, сообщенный В. П. Макридиным.

В описаниях нижнемеловых местонахождений Крыма использованы определения фауны В. В. Друщица (аммониты), Б. Т. Янина (двустворки), Т. Н. Смирновой (брахиоподы), Е. И. Кузьмичевой (кораллы) и Т. Н. Горбачик (фораминиферы).

Неправильные морские ежи встречаются в Восточном Крыму в отложениях нижнего, среднего и верхнего келловея, заметно преобладая в отложениях среднего келловея; при этом дизастеридные морские ежи известны только из отложений двух верхних подъярусов.

Среднекелловейские морские ежи встречены как в первичном залегании, так и переотложенными в породах так называемого янышарского горизонта (Муратов, 1937). Этот горизонт, распространенный от хр. Кучук-Янышар на западе до мыса Киик-Атлама на востоке, при небольшой мощности (30—40 м в среднем) характеризуется необычайной пестротой фациального состава и быстрой его изменчивостью по простиранию, обилием фауны, в которой обычно преобладают аммониты. Часть органических остатков в этом горизонте бывает переотложена из более древних отложений (бата — нижнего и среднего келловея). Наиболее молодая фауна, встречающаяся в этом горизонте и находящаяся в коренном залегании, относится к верхнему келловею — нижнему оксфорду (аммониты группы *Peltoceras*, а также *Sowerbyceras helios* Noetl., *Cardioceras* sp.), что позволяет говорить о позднекелловейском возрасте его базальных слоев. В целом возраст горизонта определяется как позднекелловейский — раннеоксфордский.

Район пос. Планерское — Кордонной балки. К северо-западу от хр. Кок-Кая и к северу от массива г. Святой в основании янышарского горизонта много глыб, в основном разнообразных известняков, находящихся во вторичном, переотложенном залегании. Чаще всего встречаются известняки с фауной среднего келловея — обильными крупными ядрами аммонитов: *Ptychophylloceras hommairei* (Orb.), *Holcophylloceras zignodianum* (Orb.), *Hecticoceras punctatum* Stahl., крупными брахиоподами: *Tetrarhynchia spathica* (Dav.), *Ptychothyris subcanaliculata* (Opp.), *Pt. brevirostris* (Szajñ), *Dictyothyris dorsocurva* (Etallon) и морскими ежами: *Holcotypus depressus* (Leske), *Desorella* sp. nov., *Galeropygus* sp. nov., *Pygorhytis magnus* sp. nov., *Nucleolites clunicularis* (Lehwyd), *Hyboclypus gibberulus* Agassiz, *Clypeus* sp., *Collyrites pinguis* (Desor).

Туманова балка. В правом борту балки вблизи водораздельного гребня на склоне горы среди толщи глинистых пород обнажается характерный горизонт темно-серых плотных известняков с оолитами шамозита и с обильной фауной аммонитов, белемнитов, двустворок и морских ежей среднего келловея, мощностью 1,5 м. Он прослеживается до южных районов г. Святой, а в западном направлении в виде отдельных выходов протягивается до г. Шапка Мономаха. Из этого горизонта определены: *Calliphylloceras demidoffi* (Rouss), *Ptychophylloceras hommairei* (Orb.), *Sowerbyceras tietzei* (Till.), *Pseudophylloceras* ex gr. *kudernatschi* (Hauer.), *P. hunthi* (Neum.), *Hecticoceras hecticum* Rein., *H. punctatum* Stahl., *H. bituberculatum* Tsyт., *H. pseudopunctatum* Laksen, *H. sœvum* Bonar., *H. metomphalum* Bonar., *Hibolites hastatus* (Biv.), *Belemnopsis latesulcatus* (Orb.), *Stolmorhynchia caucasica* (Uhlig), *Ptychothyris brevirostris* (Szajñ.), *Aulacothyris pala* (Buch.), *Zeilleria subcensoriensis* (Szajñ.), *Pygorhytis castanea* (Desor), *Collyrites acuta* (Desor).

Гора Эгер-Оба. Отсюда происходят три экземпляра *Tithonia praeconevexa* Jesionek-Szymańska, найденные И. Н. Ремизовым в седловине между г. Эгер-Оба и Грива-горой в осыпи светло-серых известняковых брекчий и светлых мергельных известняков с редкими оолитами шамозита. Эти породы известны в литературе как слои «В» (Стремоухов, 1916,

1919, 1922; Муратов, 1937). Д. П. Стремоуховым отсюда определены многочисленные аммониты преимущественно нижнего келловея [*Macrocephalites macrocephalus* Schloth., *M. tumidus* Rein., *Sowerbyceras* aff. *tortisulcatum* (Neum.), *Partschiceras subobtusum* Kudern., *Holcophylloceras zignodianum* Orb., а также *Peltoceras athletoides* Lahusen (верхний келловей), *Cardioceras* aff. *cordatum* Sow. (нижний оксфорд)]. Последние две формы не позволяют считать возраст вмещающих пород более древним, чем поздний келловей. Многочисленные аммониты нижнего келловея, а также *Oppelia discus* Orb., указанные отсюда М. В. Муратовым (1937), безусловно находятся во вторичном залегании. Наиболее вероятный возраст указанного выше вида морских ежей — поздний келловей.

Гора Огуз-Кая. Отложения келловея достигают здесь мощности 85 м. Преобладают в разрезе глины, в меньшем количестве встречаются полимиктовые известковистые песчаники. В низах разреза здесь наблюдаются прослой и линзы бурых шамозитовых известняков. Местами в виде линз в толще глин встречаются базальные конгломераты, достигающие мощности 1,5 м.

В основании разреза глин и песчаников янышарского горизонта — глыбы брекчированных сильно ожелезненных розово-бурых известняков с отдельными оолитами шамозита. Глыбы переполнены остатками аммонитов, белемнитов, брахиопод, а также члениками морских лилий, иглами морских ежей и обломками их панцирей. Среди аммонитов наиболее обычными являются представители рода *Hecticoceras*: *H. metomphalum* Wop., *H. bituberculatum* Tsyт., *H. nodosum* Wop., характерные для зоны *Reineckeia anceps*. Среднему келловею отвечает и встречающийся совместно с аммонитами комплекс брахиопод: *Sphenorhynchia ferryi* (Desl.), *Thurmanella thurmanni* (Voltz), *Ptychothyris brevirostris* (Szajń), *Pt. subcanaliculata* (Opp.), *Loboidothyris thegemensis* (Moiss.), *Goniothyris eggensis* (Roll.), *Aulacothyris pala* (Buch.), *A. karabugasensis* Moiss., а также морских ежей: *Holcotypus depressus* (Leske), *Holcotypus* sp., *Pygorhytis ringens* (Agass.), *Collyrites pinguis* (Des.), *Hyboctypus gibberulus* (Agass.).

Массив Эчки-Даг. В средней части большого оврага, прорезающего южный склон Эчкидагского массива, в ядре антиклинальной складки обнажается глинисто-песчаная толща среднего келловея мощностью более 200 м. В верхней половине этой толщи встречаются 2 слоя ржаво-бурых сильно песчаных известняков с оолитами шамозита. Эти слои изобилуют органическими остатками, характерными для среднего келловея. Здесь встречены аммониты: *Calliphylloceras demidoffi* Rouss., *Holcophylloceras zignodianum* Orb.; белемниты: *Rhopaloteuthis kirae* Gustomessow (in litt.), *Rhopaloteuthis* sp.; брахиоподы: *Sphenorhynchia ferryi* (Desl.), *Ptychothyris brevirostris* (Szajń), *Loboidothyris thegemensis* (Moiss.), *Zeilleria balkarensis* Moiss., *Z. subranvilli* Moiss., *Holcothyris* sp., *Gusarella gusarensis* (Moiss.); морские ежи: *Holcotypus depressus* (Leske), *Nucleolites clunicularis* (Lehw.), *Pygorhytis castanea* (Desor), *P. ringens* (Agass.), *Collyrites acuta* (Desor), *Hyboctypus gibberulus* Agassiz; кораллы: *Montlivaltia acuta* Krasnov (in litt.), *Thamnasteria loryi* (Edw. et Haime).

Район мыса Меганом (разрез по линии Заводь Больших плит — Архадерес). Здесь в прослое песчанистого известняка с оолитами шамозита, несколько выше базальных слоев янышарского горизонта, встречены два вида морских ежей *Pygorhytis castanea* (Desor) и *Tithonia praecoxea* Jesionek-Szymańska. Эти морские ежи обнаружены в первичном залегании и возраст их определяется как позднекелловейский на основании находок аммонитов рода *Peltoceras*. Среднекелловейские аммониты здесь встречаются, по-видимому, в переотложенном состоянии.

Ж3к1 1. Песчаники желто-бурые, сильно ожелезненные, мелкозернистые, в верхней части с многочисленными железистыми оолитами, в основании песчаников слой сильно ожелезненного конгломерата Мощность 1—1,2 м.

2. Аргиллиты темно-серые, почти черные, песчаные, на выветрелой поверхности мелкооскольчатые. Остатки аммонитов плохой сохранности: *Cadoceras* sp., *Macrocephalites* sp., *Chamoussetia* sp. Мощность 7—8 м.

3. Переслаивание алевролитов и аргиллитов. Алевролиты желто-бурые, плотные, сильно известковистые; аргиллиты черные, алевритистые. Мощность прослоев от 0,1 до 0,3 м. Во всей пачке содержатся железистые оолиты, количество которых увеличивается в верхних горизонтах, где порода приобретает красно-бурый цвет. Встречаются аммониты плохой сохранности: *Macrocephalites* aff. *pila* Nik., *Kepplerites* cf. *galilaei* Opp.; двустворки — *Aequipecten* sp.; редкие панцири *Collyrites* sp. Мощность 9 м.

Выше по довольно резкой границе:

Ж3к2 4. Известняк серый и буровато-серый, массивный плотный с железистыми оолитами, местами обогащенный глинисто-алевритовым материалом, содержит обильные органические остатки, отчего порода местами приобретает конгломератовидное строение. Среди органических остатков преобладают неправильные морские ежи: *Holectypus depressus* (Leske), *Hyboclypus gibberulus* (Agass.), *Pygurus depressus* (Agass.), *Nucleolites clunicularis* (Lehw), *Clitopygus pulvinatus* (Cott.), *Pygorhytis ringens* (Agass.), *P. pseudoringens* (Cott.), *Collyrites acuta* (Des.) *C. pinguis* (Desor); брахиопод: *Rhactorhynchia corallina* Leym., *Goniothyris eggensis* (Roll.), *Ptychothyris dorsoplicata* Suess., *Ivanoviella arcuata* Roll., двустворки: *Goniomya litterata* Sow., *Pholadomya subexaltata* Kas., *Pholadomya* sp., *Anisocardia* cf. *tenera* Sow., *Pleuromya uniformis* Sow., *P. alduini* Brongn., *P. peregrina* Orb., *Oxytoma* sp., *Aequipecten* sp.; реже встречаются аммониты: *Kosmoceras jason* Rein., *Hecticoceras metomphalum* Bonag., *H. cf. difformis* Tsyt., *H. zieteni* Tsyt., *Ptychophylloceras hommairei* Orb. Мощность 1,2 м.

По неровной границе:

Ж3к3 — ох1 5. Известняк серый и зеленовато-кремовый плотный, толстослойный, в нижних 30—40 см встречаются бурые и красно-бурые бобовины, представляющие обломки органогенно-обломочного известняка, покрытые концентрическими корочками окислов железа. В известняках встречаются редкие обломки аммонитов: *Quenstedtoceras* sp. indet., *Peltoceras* sp. indet.; брахиоподы: *Zeilleria subcensoriensis* Szajñ., *Rhactorhynchia corallina* Leym. Мощность 8 м.

Дагестан

В Центральном Дагестане обильные остатки коллиритид и дизастерид встречаются в среднекембрийских отложениях, представленных характерной толщей голубовато-серых известковистых алевролитов с четковидными прослоями конкреционных известняков. В этой толще также много двустворок, брахиопод, аммонитов и других ископаемых. Средняя мощность этих отложений 20—30 м.

Среди аммонитов имеются такие характерные формы, как *Erymnoceras coronatum* Brug., *Hecticoceras lunula* Rein., *H. lunuloides* Kil., *Kepplerites michalskii* Boriss. и др. (Ренгартен, 1947).

Из этой пачки морские ежи были собраны в следующих местонахождениях.

Аул Цудахар. Правый берег р. Казикумухское Койсу при выходе из ущелья в 1,5—2 км выше аула. *Collyrites pinguis* (Desor), *C. acuta* (Desor).

Красный (Георгиевский) мост. Правый берег р. Кара-Койсу в ущелье, в 0,5 км выше по течению от моста. *Collyrites acuta* (Desor), *C. pinguis* (Desor).

Плато Гуниб. *Collyrites acuta* (Desor).

Аул Кара-дах. Правый берег р. Короды (правый приток р. Аварское Койсу), примерно в 0,5 км ниже по течению от аула Карадах. *Collyrites acuta* (Desor), *Disaster moeschi* Desor.

Аул Голотль. Левый берег р. Аварское Койсу над аулом. *Collyrites pinguis* (Desor), *C. acuta* (Desor), *Disaster moeschi* Desor.

Аул Никитли. Левый берег р. Аварское Койсу у аула. *Collyrites pinguis* (Desor), *C. acuta* (Desor), *Disaster moeschi* Desor.

Аул Аракань. В 0,5 км от северо-восточной окраины аула. *Collyrites pinguis* (Desor), *Disaster moeschi* Desor.

Туркмения

Нижний и средний келловей (по Барановой, 1961). Обильные остатки морских ежей раннекелловейского возраста встречаются в ряде разрезов хр. Большой Балхан (родн. Сакка, Копчугай, овраг Ташлы-Даре и др.). Они приурочены к характерному горизонту песчаных известняков, песчаников с карбонатным цементом и известковистых алевролитов, залегающих на аргиллитово-песчанистой толще верхнего бата. Породы этого горизонта довольно сильно ожелезнены, в них нередко наблюдаются оолиты шамозита. Благодаря своей выдержанности и буроватой окраске пород горизонт легко узнается и является маркирующим. Мощность его от 2 до 20 м. Этот базальный слой содержит обильную фауну. На южном крыле Большебалханской антиклинали в нем количественно преобладают морские ежи *Pygomalus analis* (Agass.). В этом же горизонте встречаются аммониты *Phylloceras zignodianum* Orb., *Opelia hungarica* Loc., *Macrocephalites typicus* Blake, *M. macrocephalus* Schloth., *M. pila* Nik., двустворки и брюхоногие. Находки *Macrocephalites macrocephalus* свидетельствуют о раннекелловейском возрасте этого горизонта. Покрывается он голубовато-серыми известковистыми аргиллитами с прослоями песчаников с фауной *Hecticoceras salvadorii* Par. et Vonag., *Camptonectes* cf. *nummularis* Murg., *Hibolites hemihastatus* Blainv. Общая мощность нижнекелловейских отложений колеблется от 40 до 200 м.

Еще выше залегает толща зеленовато-желтоватых мелкозернистых песчаников с карбонатным цементом, с мелкими линзами гравелита. На северном крыле эта толща представлена, главным образом, известняками с доломитами. В низах этой пачки встречаются двустворки *Macrodon keyserlingi* Orb., *Arcomya* ex gr. *caucasica* Kas., *Pholadomya subexaltata* Kas., характерные для среднего келловей Кавказа. В некоторых разрезах в верхах этой толщи выделяются слои известняков и доломитов с остатками морских ежей, двустворок *Helligmus rollandi* Douv., *H. polytypus* Desl., *Aequipecten subinaequicostatus* Kas., *A. fibrosodichotomus* Kas. и др., реже аммонитов. Отсюда, по-видимому, указываются Е. С. Порейской *Collyrites* cf. *elliptica* (Lam.). Фауна позднекелловейского возраста не найдена, но верхнекелловейские отложения присутствуют в разрезе, так как известняки и доломиты келловей сменяются породами оксфорд — киммериджа постепенно. *Collyrites*, встречающиеся в слоях, относящихся к среднему келловей, по-видимому, можно отождествлять с *C. acuta* (Desor) среднего келловей Северного Кавказа.

Верхний келловей. Верхнекелловейские коллиритиды и дизастериды встречаются в большинстве разрезов Туаркырской антиклинальной зоны и расположенной несколько южнее антиклинали Бейнеу.

В районе Туаркырской антиклинали верхнекелловейские отложения перекрывают отложения среднего келловей, представленные в верхней части глинами, глинистыми алевролитами с линзами песчаных известняков с многочисленными аммонитами группы *Erymnoceras*, относящимися к зоне *Erymnoceras coronatum*. Низы верхнего келловей (зона *Peltoceras athleta*) представлены мергелями и глинистыми алевролитами мощностью от 2 до 35 м. Нами в мергелях этой части разреза в районе колодцев Кяфигшем собраны морские ежи *Disaster moeschi* (Desor) и *Collyrites* sp.

Выше залегают породы зоны *Quenstedtoceras lamberti* — кремовые, иногда фиолетовые, песчанистые известняки, мощностью от 4 до 12 м. Наряду с многочисленными аммонитами, списки которых приведены в работе К. Аманнизова (1962), здесь встречаются морские ежи *Collyrites tuarkyrensis* Poretzk. и *Disaster moeschii* Desor; Е. С. Поречкой отсюда же приводятся *Plegiocidaris (Paracidaris) florigemma* Phill., *Diplopodia calloviensis* Orb., *Holactypus depressus* (Leske), *Pygurus* aff. *depressus* Ag., *Nucleolites micraulus* (Ag.).

Покрываются отложения верхнего келловея известняками с *Cardioceras cordatum* Sow. нижнего оксфорда.

Юго-Восточный Памир

Основная масса имеющихся в коллекции морских ежей отобрана из разреза по левому борту сая Уч-Джилга (бассейн р. Истык). Данные по разрезу были сообщены Т. Ф. Андреевой, которая передала нам значительную часть материала по морским ежам этого района.

На белых и розовых, массивных, очень плотных известняках верхнего бата залегают:

1. Известняки желтоватые, глинистые, местами песчанистые, переслаивающиеся с мергелями, содержащие бурые желваки кремней. В этой пачке встречаются обильные остатки фауны нижнего келловея: аммониты родов *Macrocephalites*, *Reineckeia*, *Oppelia*, *Perisphinctes*; двустворки — *Aequipecten fibrosodichotomus* Kas., *Entolium cingulatum* Goldf., *E. demissum* Phill., *Pholadomya deltoidea* Sow., *Inoperna plicata* Sow. и др.

2. Известняки белые, массивные рифогенные (водорослевые), относящиеся к среднему келловею Мощность 150 м.

3. Выше согласно залегают толща слоистых криноидных, обломочно-детритусовых известняков, мергелей и глинистых сланцев. Отсюда собраны многочисленные остатки кораллов, губок, мшанок, брахиопод, двустворок, гастропод, аммонитов и морских ежей. Общая мощность толщи 70 м. Возраст — средний и поздний келловей —? нижний оксфорд. Толща разделяется на 3 пачки:

Известняки желтоватые с выветрелой поверхности, органогенно-обломочные, криноидные, содержат желваки кремней. Фауна: *Aequipecten subinaequicostatus* Kas., *Arcomytilus subpamiricus* Andreeva (in litt.), *Campiochlamys* sp., *Lopha* sp., *Pleuromya* sp., *Collyrites acuta* (Desor) Мощность 15 м.

Зеленые мягкие рассланцованные мергели и глинистые сланцы. Наблюдаются также пласты известняков. Фауна: аммониты — *Reineckeia* ex gr. *anceps* Orb., *Peltocebras* sp.; двустворки — *Aequipecten subspinosus* Schloth., *Modiolus hannoverianus* Struckmann, *M. borissjaki* Andreeva (in litt.), *Inoperna plicata* (Sow.), *Ceratomya calloviensis* Kas., *Pleuromya* cf. *alduni* Brongn., *Lopha* sp., *Lucina* sp., *Anatina* sp.; морские ежи — *Collyrites acuta* (Desor).

Известняки желтоватые с выветрелой поверхности, комковато-зернистые и органогенно-детритусовые, переслаивающиеся с тонкими горизонтами мергелей и глинистых известняков. Встречаются двустворки: *Aequipecten inaequicostatus* Phill., *Ae. subinaequicostatus* Kas., *Arcomytilus oxfordianus* Dechaseaux и др. виды; морские ежи *Collyrites acuta* (Desor) Мощность 25 м.

ОКСФОРДСКИЙ ЯРУС

Оксфордские дизастеридные ежи известны из двух местонахождений — в Литовской ССР и в Донецком крае. Оба местонахождения относятся к зоне *Cardioceras cordatum* нижнего оксфорда.

Литва

Морские ежи встречаются в обнажениях в разрезе Папиле. По А. Григелису (1961), здесь на неровной поверхности среднекелловейских песчаников залегают:

1. Черные алевритистые глины (слой q), содержащие в верхней части слой железистого оолитового песчаника с конкрециями сидерита (слой r).

2. Черные глинистые алевриты.

Эти два слоя относятся к зоне *Quenstedtoceras lamberti* верхнего келловея. В них

встречаются белемниты *Cylindroteuthis beaumonti* (Orb.), аммониты *Quenstedtoceras lamberti* (Sow.), *Q. sutherlandiae* (Murch.), а также богатый комплекс фораминифер Мощность 3,4 м.

Слой 2 без изменений переходит в

3. Темно-серые и черные глинистые алевролиты (слои $s_2 - u$), в середине которых содержится прослой буровато-серого очень твердого сидерита мощностью 0,1—0,15 м (слой t) Мощность 5,8 м.

Этот слой относится к зоне *Cardioceras cordatum* нижнего оксфорда. В нем встречается фауна: *Cardioceras tenuicostatum* Nik., *C. papilianense* Bod., *C. vertebrale* (Sow.), *C. excavatum* (Sow.), *Perisphinctes* spp. и др., *Collyrites bicordata* (Leske), который был описан В. Н. Рябининым (1913) как *Collyrites bicordata* var. *truncata* Des Moul. Покрываются эти отложения четвертичными породами.

Донецкий кряж

У северной окраины с. Протопоповка Харьковской области в левом склоне балки Плоская Водяная (бассейн р. Сев. Донец) обнажаются: песчаники желтовато-серые, рыхлые, известковистые, видимой мощностью 4—5 м. Фауна *Cardioceras* ex. gr. *praecordatum* Douv., *C. douvillei* Arkell, *Quenstedtoceras nalivkini* Boriss., *Q. goliathum* Orb., *Lobothyris retrocinata* (Nalivk.), *Ivanoviella arcuata* (Roll.), *Gryphaea* sp. В этом слое встречаются панцири *Collyrites bicordata* (Leske).

НИЖНИЙ МЕЛ

Основные местонахождения нижнемеловых дизастеридных морских ежей находятся в центральной и юго-западной частях Горного Крыма.

БЕРРИАСКИЙ ЯРУС

Крым

Село Кучки (басс. р. Черной). В левом борту кучкинского ручья обнажаются известняки серые, плотные, слоистые, толстоплитчатые скрытокристаллические, обломочные и органогенно-обломочные, при выветривании дающие комковатую щербенку. Отдельные прослои содержат обильные остатки моллюсков (гастропод и рудистов) и колониальных кораллов. Эти известняки относятся к титону. Видимая мощность 20 м.

Выше залегают:

K_1bs 1. Чередование прослоев песчаников слабо сцементированных, буровато-серых, мелкозернистых, местами сильно глинистых (0,5—2 м) и плотных плит буровато-серых и желтых, местами ожелезненных известковистых песчаников (0,2—0,5 м) и светло-серых сильно песчаных известняков (0,2—0,3 м). Повсеместно встречаются мелкие округлые желтовато-белые зернышки и желваки водорослей (до 1—3 см в диаметре) и многочисленные обугленные растительные остатки; остатки фауны обильны по всей пачке. Встречаются серпулы, гастроподы, двустворки: *Pecten* sp., *Syncyclonema* sp., *Gryphaea weberi* Janin, *Lopha* sp., *Gervillia* sp.; аммониты: *Euthymiceras transfigurabilis* (Bogosl.). В осыпи встречены губки, колониальные и одиночные кораллы, двустворки: *Integricardium* sp., *Pterotrigonia caudata* Ag., *Linotrigonia belbekensis* Janin, *Protocardia sphaeroidea* Forb., *Prohinnites renevieri* Coq., *Neithea valanginensis* Pict. и др.; аммониты: *Dalmasiceras* sp., *Protetragonites tauricus* Kul.—Vor.; белемниты, брахиоподы, членики морских лилий, морские ежи: *Toxaster* ex gr. *granosus* Orb., *Eoholaster poslavskae* Solovjev, *Collyropsis ultimus* sp. nov.

2. Глины серые, непластичные, оскольчатые, слоистые, сильно песчаные, сильно ожелезненные; в верхней части содержит красные сидеритовые конкреции. Определены фораминиферы: *Discorbis miser* Gorb., *Trocholina molesta* Gorb., *Gaudryina neocotica* Chal. Встречены серпулы, мелкие гастроподы, двустворки Мощность 6 м.

Эти глины перекрываются 11-метровой толщей желто-бурых рыхлых глинистых песчаников с *Berriassela* sp. и другой фауной.

Р. Бельбек. На правом берегу р. Бельбек в ряде промоин у южной окраины с. Куйбышево наблюдается следующий разрез.

На породах таврической серии, представленной алевролитами и аргиллитами, залегают с размывом и резким угловым несогласием:

К/bs 1. Конгломераты, состоящие из гальки кварца, среднеюрских песчаников, изверженных пород и пород таврической серии, размером от 0,3 до 15 см (преобладают гальки 3—4 см в диаметре). Окатанность гальки различная — от хорошей до плохой. Цемент известковый. Встречаются отдельные линзы бурых глин и песчаников.

2. По резкой неровной границе — пачка переслаивания плотных известковистых серых песчаников, мелкозернистых рыхлых алевролитов, глинистых, часто с галькой кварца, местами железненных. Отмечено большое количество обугленных растительных остатков и ходов илоедов. В верхней части пачки появляются мелкие оолиты. Песчаники постепенно переходят в известняки. Встречены раковины аммонитов, ростры белемнитов, раковины двустворок, гастропод, брахиопод, панцири морских ежей, скелеты одиночных кораллов, серпулы: *Subthurmannia boissieri* Pict., *Dalmasiceras dalmasi* Pict., *Ptychophylloceras semiculatum* Orb., *Haploceras caracethus* Zeusch., *Duvalia lata* Bl., *Pterotrignia caudata* Ag., *Rutitrignia longa* Ag., *Sphaera corrugata* Sow., *Veniella weberi* Mordv., *Gervillia anceps* Desh., *Lima dubisiensis* Pict. et Camp., *Natica requieniana* Orb., *Psilothyris airgulensis* Moiss., *Belbekella* Moiss., *Sellithyris sella uniplicata* Smirn., *Pygurus rostratus* Agass., *Toxaster* ex gr. *granosus* Orb., *Eoholaster poslavskae* Solovjev, *Collyropsis ultimis* sp. nov., *Montliualtia kaujmani* Kobu и др. Мощность 15 м.

3. Известняк желтовато-серый, плотный, оолитовый, мелкодетритусовый, крупноплитчатый, с растительными остатками, редкими створками *Exogyra minos* Coq., брахиоподами: *Belbekella airgulensis* Moiss. и серпулами. На выветрелой поверхности хорошо прослеживаются тонкие волнообразные прослои, насыщенные более крупными оолитами (до 2 мм в диаметре) по сравнению с оолитами, составляющими породу (до 1,5 мм) Мощность 7 м.

Выше по разрезу залегают оолитовые известняки, биогермные известняки с кораллами, иглокожими и другой фауной, общей мощностью порядка 40 м. Эти известняки имеют валанжинский возраст и покрываются конгломератами готерива.

Приведенные два разреза «толщи переслаивания» являются основными местонахождениями берриасских неправильных морских ежей. Отдельные выходы этой толщи с редкими морскими ежами наблюдаются в междуречье рек Черной и Бельбека (с. Передовое) и к востоку от Бельбека на водоразделе с р. Качей у сел Горное и Солнечноселье. Возраст этой пачки на основании находящихся в ней аммонитов *Dalmasiceras dalmasi* Pict., *Euthymiceras transfigurabilis* (Bogosl.), по-видимому, отвечает средней и верхней частям берриаса.

ВАЛАНЖИНСКИЙ ЯРУС

Крым

Единичные плохой сохранности остатки морских ежей рода *Tetroromania* найдены в валанжинских отложениях близ р. Сары-Су. Здесь южнее с. Новокленовки в глинистой толще с прослоями известковистых алевролитов, кроме морских ежей, встречены *Kilianella roubaudiana* Orb., *Thurmaniceras thurmanni* Pict., *Rectithyris moisseevi* Weber, *Suiaella weberi* Moiss., *Zeilleria* sp. Возраст этой толщи определяется как ранневаланжинский на основании находок аммонитов *Kilianella roubaudiana* Orb.

Хребт Большой Балхан (Западная Туркмения)

Гора Казанжабурун (южный склон хр. Б. Балхан в 6 км севернее Небит-Дага). Отложения валанжина здесь представлены тремя пачками (Прозоровский, 1961).

Редкие морские ежи рода *Disaster* встречены здесь в верхней пачке III, представленной в нижней части переслаиванием серых и желто-

вато-белых доломитизированных известняков и доломитов, содержащих многочисленные органические остатки. Верхняя часть ее сложена переслаиванием зеленовато-серых органогенных криптокристаллических, участками псевдооолитовых известняков с зеленоватыми песчанистыми алевролитами. Здесь также встречаются многочисленные органические остатки. Из отложений пачки определены: «*Terebratula*» *guerassimovi* Moiss., *Praelongithyris valdensis* (Lor.) subsp. *kentugajensis* (Moiss.), *Cucullaea* cf. *forbesi* Pict. et Camp., *Chlamys robinaldinus* (Orb.), *Ch. striatopunctatus* (Roem.), *Ch. carteroni* (Orb.), *Ch.* cf. *goldfussi* (Desh.), *Camptonectes* sp., *Neithea atava* Roem., *Lima longa* Roem., *L.* cf. *dubisiensis* Pict. et Camp., *Ostrea* sp., *Litschkovitrigonia* sp., *Toxaster granosus* (Orb.) var. *holasteroides* Lamb., *T. turkmenicus* Lobatscheva, *T. balkhanensis* Lob., *Disaster subelongatus* (Orb.), *Nautilus* sp.

На основании положения в разрезе (в верхах валанжинской толщи, ниже подошвы псевдооолитовых известняков с готеривской фауной) можно говорить условно о поздневаланжинском возрасте слоев, заключающих фауну верхней пачки, в том числе и *Disaster subelongatus* (Orb.).

ГОТЕРИВСКИЙ ЯРУС

Крым

Основным местонахождением готеривских дизастеридных морских ежей в Крыму является разрез на р. Каче.

На правом берегу реки у с. **Верхоречье**, на аргиллитах и алевролитах гаврической серии с размывом и угловым несогласием залегают:

К₁h 1. Песчаники буровато-желтые, кварцевые с многочисленной галькой кварца и подстилающих пород. Встречаются аммониты, двустворки, гастроподы и одиночные кораллы: *Leopoldia leopoldi* Orb., *L. biassalensis* Karak., *Acanthodiscus karakaschi* Uhl., *Olcostephanus astieri* Orb., *O. spitiense* Bl., *Sphaera corrugata* Sow., *Pleurotomaria* sp., *Montlivaltia pumila* Trd. Мощность 0,5 м.

2. Пачка переслаивания песчаников, песчанистых глин и алевролитов («пудинговые песчаники») с многочисленной мелкой (до 1—2 см в диаметре) ожелезненной кварцевой галькой. В песчаниках и алевролитах найдены панцири морских ежей, двустворки, брахиоподы и гастроподы: *Holectypus sinzowi* Log., *Toxaster retusus* (Lam.), *Tetroromania jaccardi* (Desor), *Sphaera corregata* Sow., *Integricardium dechayesi* Log., *Opis beneckeii* Boehm., *Kilethyris karakaschi* Smirn., *Pleurotomaria pseudoelegans* Pict. et Camp. Мощность 10—15 м.

3. В основании небольшой прослой песчаника с мелкими желваками фосфорита. Над ним залегают песчаники светло-серые, буровато-желтые, слоистые, плитчатые, известковистые (чередование плотных плит и более рыхлых прослоев). Обнаружены аммониты, двустворки, морские ежи и брахиоподы: *Lyticoceras amblygonius* Neum. et Uhl., *Crioceratites duvali* Lév., *Balearites balearis* (Nol.), *Phyllopachyceras katschiense* Druz., *Biasaloceras saucum* Druz., *Hoploceras grassianum* Orb., *Trigonia carinata* Ag., *Amphidonta subsinuata* Leym., *Neithea atava* Roem., *Discoidea karakaschi* Renng., *Tetroromania jaccardi* Des., *Disaster* sp., *Toxaster retusus* (Lam.), *Sellithyris globus* (Pict.). Мощность 60 м.

4. Глина зеленовато-серая, сильно песчанистая, с плохо окатанной галькой кварца до 1,5 см. Наблюдаются прослой мергелей с раковинами крупных развернутых аммонитов: *Mouloniceras annulare* Orb., *M. honoratianum* Orb.; мелких фораминифер: *Lenticulina acutauricularis* Ficht et Moll., *Hemicristellaria tricarinella* Reuss. и др., зубами рыб и остатками мшанок Мощность 7—8 м.

Выше залегают желто-бурые и красно-бурые известняки нижнего баррема.

Р. Бельбек. На правом берегу реки примерно в 2 км от с. Куйбышево выше органогенно-обломочных известняков верхнего валанжина с рудистами и кораллами залегают:

?1. Толща грубых конгломератов, серых и буровато-серых, состоящих преимущественно из гальки кварца, песчаников средней юры и пород таврической серии. Размеры гальки достигают 20 см. Конгломераты содержат линзы серых и бурых глин с конкрециями песчаника Мощность от 0 до 100 м.

Клн 2. Песчаники буровато-красные мергелистые с многочисленной ожелезненной мелкой галькой кварца — так называемые «пудинговые» песчаники, которые залегают по резкой неровной границе на конгломератах. Здесь обнаружены раковины аммонитов, двустворок, брахиопод, панцири морских ежей: *Lyticoceras ambligonius* Neum. et Uhl., *Olcostephanus* sp., *Amphidonta subsinuata* Leym., *Pterotrigonia caudata* Ag., *Psilothyris globulosa* (Pict.), *Tetraromania jaccardi* (Desor), *Holaster* sp.

3. Глины темно-серые тонкие, пластичные, с крупными кристаллами гипса. В них встречены аптихи *Lamellaptychus angulicostatus* Pict et Log. и брахиоподы *Kruralina belbekensis* Smirn. Мощность 15 м.

Отложения в долинах рек Кача и Бельбек относятся к нижнему готериву: «пудинговые песчаники», в которых встречены *Tetraromania jaccardi* (Desor) — к зоне *Acanthodiscus radiatus*, а вышележащая толща песчаников на р. Кача (слой 3), где кроме *T. jaccardi* очень редко встречаются *Disaster* sp. — к зоне *Crioceratites duvali*. В отложениях верхнего готерива коллиритиды и дизастериды, по-видимому, отсутствуют. Может быть, панцири позднеготеривских *Tetraromania* присутствуют в переотложенном (?) состоянии в низах известняков нижнего баррема на Каче и восточнее в районе Симферополя и с. Партизаны (Саблы).

Имеются указания на присутствие *Disaster* в готериве Северного Кавказа. Два экземпляра *Disaster* sp. из готерива Нальчикского района имеются в коллекции Е. С. Порецкой.

БАРРЕМСКИЙ ЯРУС

Крым

Р. Кача в районе с. Верхоречье. Здесь выше зеленовато-серых песчаных глин, венчающих нижнеготеривскую толщу, залегают известняк красно-бурый и желто-бурый, оолитовый, глинистый с редкой галькой кварца и многочисленными железистыми оолитами. В верхней части известняки приобретают буровато-серую окраску. Встречаются обильные остатки аммонитов и брахиопод. Среди аммонитов имеются раннебарремские и переотложенные позднеготеривские виды. Ранне- и позднеготеривские аммониты представлены видами:

Speetonceras versicolor Trd., *S. subinversum* M. Pavl., *S. inversum* M. Pavl., *Crioceratites duvali* Lev., *Pseudothurmannia angulicostata* Orb., *P. picteti* Sark., *Craspedodiscus discofalcatus* (Lah.) и др.

Раннебарремские аммониты и брахиоподы:

Holcodiscus caillaudianus Orb., *H. gastaldi* Orb., *H. ziczac* Karak., *Spitidiscus seunest* Kil., *S. andrussowi* Karak., *Astieridiscus morleti* Kil., *Lacunosella moutoniana* Orb., *Monticarella acmecetensis* (Moiss.), *M. lineolata* (Phil.), *Platythyris moutoniana* Orb., *Kruralina biassalenica* Smirn., *Nucleata hippopus* Roem., *Pygope janitor* (Pict.). В известняке встречены следующие морские ежи: *Rachiosoma paucituberculata* Schlüt., *Typocidarid malum* (Gras), *Discoidea* sp., *Corthis ambigua* (Eichw.), *Tetraromania ovulum* (Desor), *Tithonia exile* (Eichw.) Мощность 4 м.

Этот очень характерный горизонт нижебарремских известняков протягивается на восток, обнажается местами в овраге Кояс-Джилга и под горой Сельбухра, далее с перерывами он прослеживается в районе Симферополя, с Партизаны и Константиновка. Последние указания на наличие этого горизонта имеются на правом берегу р. Сары-Су в районе пос. Зеленогорска, где в толще черных и зеленовато-серых глин альба встречаются экзотические глыбы желтовато-красных мергелистых известняков баррема. Наиболее богат ископаемыми этот горизонт на участке Верхоречье — г. Сельбухра. Восточнее комплекс ископаемых несколько изменяется и обедняется. Из дизастеридных морских ежей там встречается лишь *Tetraromania ovulum* (Desor).

С Кавказа в коллекции имеется только один экземпляр *Tetraromania ovulum* (Des.), переданный В. В. Друщицем; он происходит из барремских известняков с р. Западная Гумиста (Абхазская АССР), где совместно с ним были встречены брахиоподы «*Terebratula*» *moutoniana* Orb., *Monticlarella lineolata* Dav., *Lacunosella moutoniana* Orb.

На территории нашей страны в более высоких, чем неоком, горизонтах дизастеридные морские ежи неизвестны. В литературе имеются указания, что в Западной Европе отдельные виды встречаются в апте и альбе.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ КОЛЛИРИТИД И ДИЗАСТЕРИД НА ТЕРРИТОРИИ СССР

Как можно судить по работам различных авторов, в том числе по сводке К. Бойрлена (Beurlen, 1934), диапазон вертикального распространения отдельных видов дизастеридных морских ежей обычно достаточно велик. Вероятно, это иногда отвечает истинному положению вещей, но во многих случаях связано с нечеткостью видовых критериев, часто с очень широким пониманием видов и с большой неопределенностью видовых границ. К сожалению, для многих родов у нас не было достаточного материала из различных горизонтов, в особенности это касается юры. В этих случаях нам приходилось просто констатировать приуроченность отдельных видов и комплексов морских ежей к определенным стратиграфическим уровням для тех или иных, иногда достаточно обширных районов нашей страны.

В этих районах отдельные виды распространены вертикально гораздо уже, чем это указывается в литературе, и безусловно имеют значение для стратиграфии. Несомненно, большой интерес представляют роды, для которых нам удалось проследить развитие во времени. Виды этих родов, отражающие определенные этапы их развития, являются более надежными индикаторами геологического возраста. В этом случае бывает важно не столько формальное видовое определение, сколько определенный набор признаков, отражающих эволюционный уровень. Примером может служить род *Tetraromania* в неокоме Крыма (см. ниже).

Как видно из вышеизложенного, на территории СССР находки наиболее древних коллиритид приурочены к нижнему келловею. К этому семейству принадлежит встречающийся в большом количестве в хр. Большой Балхан вид *Pygomalus analis* Desm., и массовое нахождение этого вида является четким маркирующим признаком для слоев с *Macrocephalites macrocephalus* Schloth. в этом районе. На Кавказе находки *Pygomalus* редки, но также приурочены к нижнему келловею (район р. Урух на Северном Кавказе; Азербайджан?). Нахождение представителей рода *Pygomalus*, по-видимому, надежно указывает, что вмещающие слои не моложе раннего келловея. В среднекелловейских комплексах Крыма, Кавказа и Закаспия, вообще богатых коллиритидами, *Pygomalus* отсутствует. В краковско-ченстоховской юре в Польше *Pygomalus* встречаются в байосе и бате, а последние представители вида *P. analis* известны также из нижнего келловея (Jesionek-Szymańska, 1963). Насколько можно судить по монографии Бойрлена, келловей является самым верхним ярусом, где встречается этот род; правда, для вида *P. excentricus* указан нижний мальм (без уточнения яруса).

В среднем келловее коллиритиды представлены широко. Это, в первую очередь, представители рода *Collyrites*: *C. acuta* (Desor), *C. pinguis* (Desor.), встречающиеся в большом количестве на Северном Кавказе, в восточной части Горного Крыма, реже в хр. Б. Балхан. На Памире *C. acuta* (Des.) встречаются также в слоях, которые, наиболее вероятно (по Т. Ф. Андреевой), относятся к среднему келловею. Кос-

венным свидетельством среднекелловейского возраста этих отложений является сильное (до 9% особей) заражение вида *C. acuta* (отнесенного нами ранее, по-видимому, ошибочно, к *C. elliptica* Lam.) паразитическим рачком *Canceripustula nocens* Sol. (Соловьев, 1961). Зооцедии, образовавшиеся под влиянием внедрения этого паразита, были обнаружены вначале на экземплярах с Северного Кавказа и Дагестана, а позднее на материале из одновозрастных отложений хр. Б. Балхан, Памира и Крыма. Достаточно характерными формами для среднего келловея Северного Кавказа являются виды *Pygorhytis ringens* (Alass.) и *P. pseudoringens* (Cott.), а для Крыма кроме них еще — *Pygorhytis magnus* sp. nov. *P. ringens* отличается широким стратиграфическим распространением (байос-келловей). *P. pseudoringens* — типичный келловейский вид, хотя есть указание на его появление уже в бате. В Дагестане характерным видом для среднего келловея является *Disaster moeschi* Des., который там находится в ассоциации с уже указанными видами *Collyrites*.

Надо сказать, что условия в морском бассейне юга СССР в среднекелловейское время были, по всей видимости, очень благоприятны для обитания неправильных морских ежей. Наиболее богатый комплекс их встречается в Восточном Крыму и на Северном Кавказе. Кроме дизастеридных морских ежей, в этом комплексе присутствуют галеропигиды: *Galeropygus* sp. nov., *Hyboclypus gibberulus* Agass. и *Desorella* sp. nov. (Восточный Крым); на Северном Кавказе — только второй вид; нуклеолитиды *Nucleolites clunicularis* (Lehw.), *N. orbicularis* (Phil.) и *Clutopygus pulvinatus* (Cott.); клипеиды: *Pygurus depressus* (Agass.) — на Северном Кавказе и *Clypeus* sp. (Крым); холектипиды: *Holectypus* sp. Эта ассоциация достаточно характерна для среднего келловея. Совместно с морскими ежами здесь встречаются также типичные среднекелловейские аммониты (см. раздел I этой главы).

Верхнекелловейские отложения в Крыму и на Северном Кавказе характеризуют новый этап осадконакопления и более тесно связаны с карбонатными толщами нижнего оксфорда. На Северном Кавказе неправильные морские ежи в них почти не встречаются. В Восточном Крыму в ряде мест из верхнего келловея известны: *Pygorhytis castanea* (Des.) и *Tithonia praeconvexa* Jes.-Szym., встречающиеся здесь совместно с характерными верхнекелловейскими аммонитами (см. раздел I этой главы). В районе Туаркырской антиклинали Западной Туркмении в верхнекелловейских отложениях (зона *Peltoceras athleta*) встречаются два вида *Disaster moeschi* (Desor) и *Collyrites bicordata* (Leske). А в более высоких горизонтах верхнего келловея (зона *Quenstedtoceras lamberti*) в этом районе в изобилии встречаются *Collyrites tuarkyrensis* Poretzk. и значительно более редко *D. moeschi* Des.

В нижнем оксфорде на территории СССР коллиритиды уже очень редки и известны лишь из двух районов: Литвы (с. Папиле) и Донецкого края (с. Протопоповка). В обоих районах они приурочены к отложениям, относящимся к зоне *Cardioceras cordatum*.

Нижнемеловые дизастеридные морские ежи распространены на территории нашей страны значительно меньше, чем юрские. Их массовые находки известны только в Крыму; на Кавказе и в Закаспии это, как правило, единичные экземпляры.

В берриасе юго-западного Крыма комплекс морских ежей достаточно характерен и довольно богат видами, хотя панцири обычно очень плохой сохранности. Отсюда определены: *Pyrina incisa* (Agass.), *Pygurus rostratus* Agass., *Toxaster* ex. gr. *granosus* (Orb.), *Disaster* cf. *subelongatus* (Orb.), *Collyropsis ultimus* sp. nov., *Eoholaster postlavskae* Solovjev. Совместно с ними встречаются аммониты (см. раздел I этой главы), свидетельствующие о берриасском возрасте отложений. Из морских ежей первые четыре вида известны из валанжина Средиземноморской провинции и Средней Европы. *Disaster subelongatus* (Orb.) встречается так-

Глава III

ТЕРМИНОЛОГИЯ

В русской палеонтологической литературе очень мало монографических работ по морским ежам. Понимание отдельных морфологических терминов различными авторами не всегда является однозначным. Поэтому представляется нелишним поместить в настоящей работе сжагую характеристику применяемых терминов. Здесь помещены термины, относящиеся к дизастеридным морским ежам и использованные в описательной

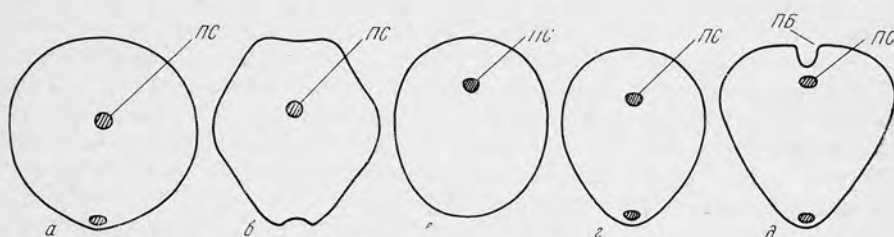


Рис. 1. Форма панциря

— округлая; б — округло-многоугольная; в — удлиненно-овальная; г — яйцевидная; д — сердцевидная. На рисунке видно положение перистома (ПС); а и б — центральный перистом; в — д — передний перистом; д — панцирь с передней бороздой (ПБ)

части работы, а также некоторые другие (в основном, по отряду Spatangoida), упоминаемые в общих главах. Понимание терминов обычно совпадает с принятым в справочнике «Основы палеонтологии» (Пославская, 1964) и «Палеонтологическом словаре» (Соловьев, 1965). Некоторые термины в русскую литературу вводятся впервые.

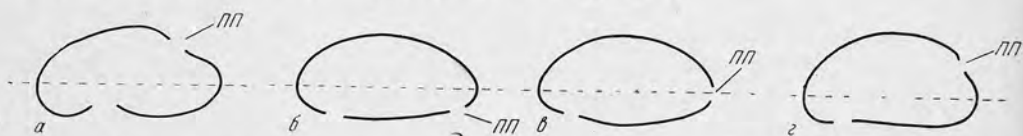


Рис. 2. Положение перипрокта (ПП). На рисунках показаны сечения панцирей в плоскости билатеральной симметрии

а — высоко расположенный супрамаргинальный перипрокт; б — инфрамаргинальный перипрокт
в — маргинальный перипрокт; г — супрамаргинальный перипрокт; пунктиром показано положение амбитуса

Форма панциря (под формой панциря понимается очертание его сечения в горизонтальной плоскости по амбитусу). Панцирь может быть округлой, округло-многоугольной, удлиненно-овальной, яйцевидной и сердцевидной формы. Более или менее правильная форма панциря иногда нарушается выемками, связанными с присутствием передней борозды и задней ареи (задней борозды) (рис. 1).

Амбигус — наиболее расширенная часть панциря.

Передняя борозда — желобообразное углубление в передней части панциря, начинается от вершинного щитка или ниже, доходит до амбигуса и далее переходит на оральную сторону к перистому (см. рис. 1, д, 3, а).

Задняя арка — более или менее уплощенная поверхность в задней части панциря, в верхней части которой расположен перипрокт (рис. 4). Иногда от перипрокта вниз отходит желобок, который обычно называют задней бороздой.

Перистом (ротовое поле) — отверстие в панцире округлой, округло-многоугольной или овальной формы; при жизни животного было затянато кожистой пленкой с мелкими черепитчатыми пластинками, в центре находился рот. По положению перистом может быть центральным (располагающимся в центре или почти в центре оральной стороны) или передним (смещенным к переднему краю панциря) (см. рис. 1, 3).

Перипрокт (анальное поле) — округлое или овальное отверстие в панцире, при жизни животного затянутае кожистой пленкой или покрытое мелкими известковыми пластинками; в центре располагается анальное отверстие. Перипрокт находится на вершине аборальной стороны, окружен со всех сторон пластинками вершинного щитка (эндоциклический вершинный щиток, характерный для всех правильных морских ежей и наиболее ранних неправильных), или смещен из вершинного щитка в 5-й интерамбулак (экзоциклический щиток). У неправильных морских ежей различают по положению супрамаргинальный (расположенный выше амбигуса), маргинальный (расположенный в области амбигуса), и инфрамаргинальный (расположенный ниже амбигуса) перипрокт (рис. 2).

Вершинный щиток — комплекс, обычно состоящий из 10 или 9 глазных и генитальных пластинок, расположенных на аборальной стороне панциря (рис. 3). 5 глазных пластинок расположены радиально, каждая из них прободена маленькой порой, через которую при жизни выходил терминальный отросток радиального канала, снабженный светочувствительными клетками. 5 или 4 генитальных пластинок

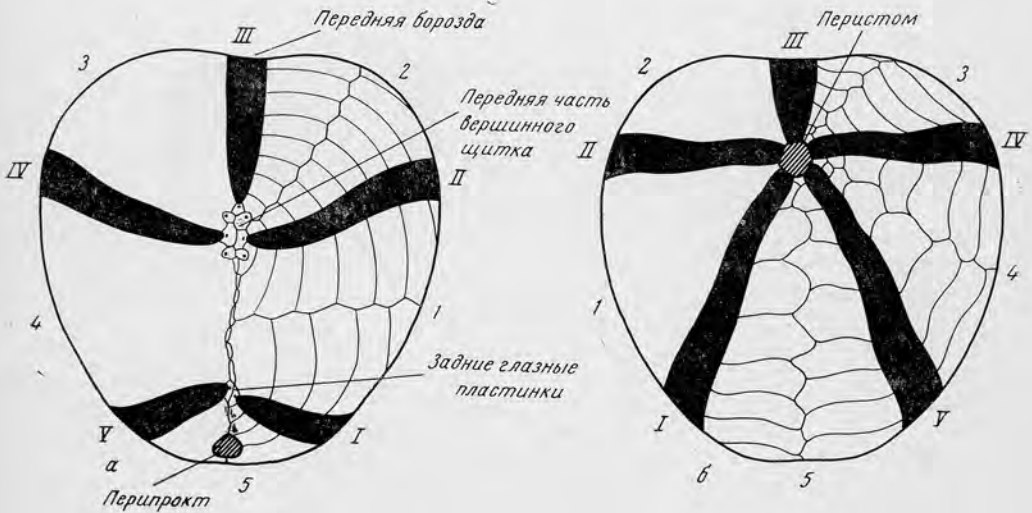


Рис. 3. Схема строения панциря *Collyrites*

а — вид сверху; б — вид снизу; амбулакры зачернены. Римскими цифрами (I — V) обозначены амбулакры, арабскими (1—5) — интерамбулакры

расположено интеррадиально, каждая из них прободена отверстием, служащим для выхода половых продуктов (генитальные поры). Одна из генитальных пластинок пронизана также мелкими ситовидными порами и является одновременно мадрепоритом. У представителей отряда Spatangoida различаются два основных типа вершинного щитка. Удлиненный вершинный щиток — когда пара задних гениталь-

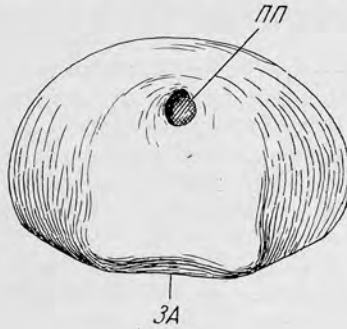


Рис. 4. Схема панциря *Disaster* (вид сзади)
 ПП—перипрокт; А задняя арка

ных пластинок отделена от передней пары двумя крупными глазными пластинками, равными примерно по размеру генитальным (интеркалярные глазные пластинки) (рис. 5, а, б). Компактный вершинный щиток — передняя и задняя пары крупных генитальных пластинок контактируют друг с другом, глазные пластинки более мелкие и расположены по углам между генитальными (рис. 5, в, г). В этом типе различаются две разновидности: этмофрактный щиток (мадрепо-

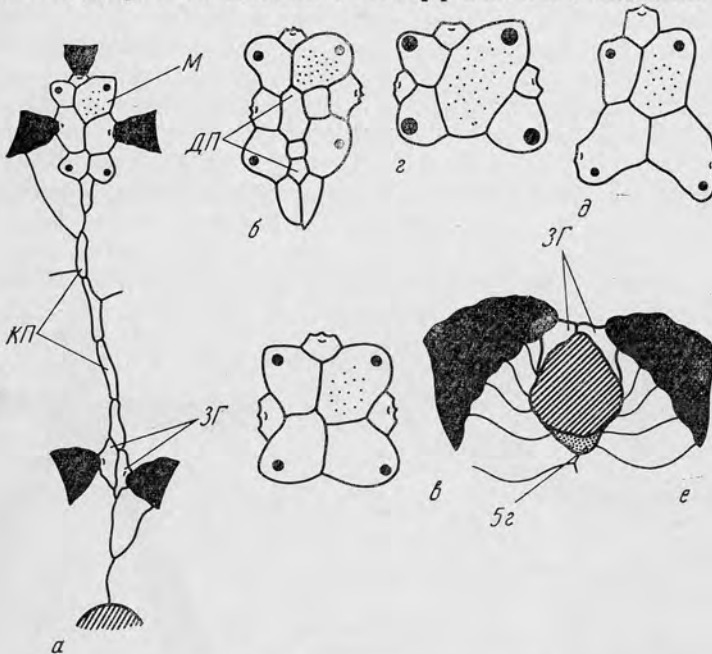


Рис. 5. Типы вершинных щитков

а — разорванный удлиненный щиток с цепочкой катенальных пластинок; б — удлиненный с дополнительными пластинками; в — компактный псевдоэтомолитический; г — щиток со сросшимися боковыми глазными и задними генитальными пластинками; д — задняя часть вершинного щитка *Pygmalus* (примыкающие к перипроктору задние глазные пластинки и 5-я генитальная). КП — катенальные пластинки; ДП — дополнительные пластинки; ЗГ — задние генитальные пластинки; М — мадрепорит; 5г — пятая генитальная пластинка

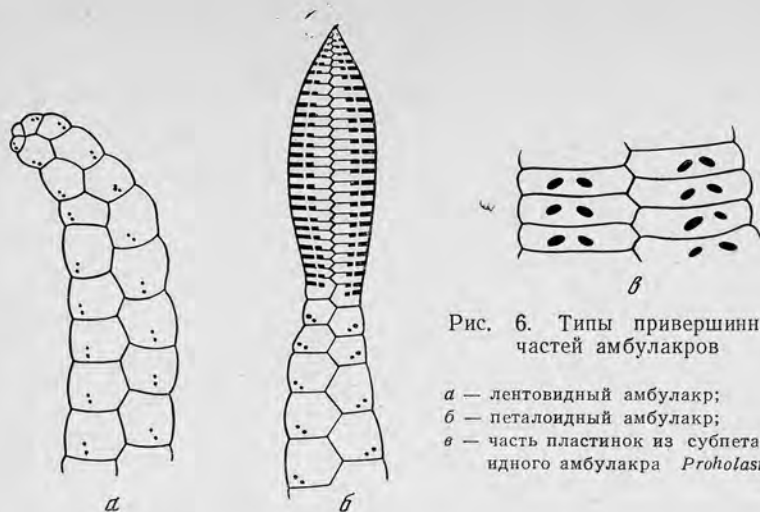


Рис. 6. Типы привершинных частей амбулакров

- a* — лентовидный амбулакр;
б — петаловидный амбулакр;
в — часть пластинок из субпеталовидного амбулакра *Proholaster*

рит по размерам и форме мало отличается от остальных генитальных пластинок (рис. 5, *в*) и этмолитический (ситовидная часть мадрепорита сильно удлиняется и прорастает между задними генитальными и задними глазными пластинками). У дизастеридных морских ежей ситовидная часть мадрепорита, удлиняясь, может иногда разделять только задние генитальные пластинки, так как задние глазные отодвинуты далеко назад. Такой тип назван мною псевдоэтмолитическим (рис. 5, *г*).

У дизастеридных морских ежей встречаются оба основных типа щитков, но при любом из этих двух типов задние глазные пластинки оторваны от передней части вершинного щитка и отодвинуты, обычно довольно значительно, к заднему краю панциря — разорванный вершинный щиток (рис. 5, *а*). В некоторых случаях происходит срастание боковых глазных пластинок с задними генитальными. Тогда бывает трудно сказать, какой тип был исходным для этого щитка — удлиненный или компактный (рис. 5, *д*).

Внутри передней части вершинного щитка могут присутствовать сверхсчетные дополнительные пластинки (рис. 5, *б*). От передней части вершинного щитка к задним глазным пластинкам иногда протягивается сплошная или прерывистая цепочка катенальных пластинок (рис. 5, *а*).

Амбулакры — двурядные поля (амбулакральных) пластинок, каждая из которых прободена парой амбулакральных пор, служащих для выхода амбулакральных ножек. На верхней поверхности панциря различаются лентовидные амбулакры, состоящие на всем протяжении от вершины до амбитуса из более или менее одинаково построенных пластинок с округлыми, относительно некрупными порами; в каждой паре поры примерно равного размера (рис. 6, *а*); петаловидные амбулакры состоят в своей верхней части из более или менее низких пластинок с удлиненными порами; обычно сильнее удлинена наружная пора в каждой паре. Эти верхние части амбулакров, часто углубленные, имеют вид более или менее выраженного лепестка и называются петалоидами (рис. 6, *б*). Слабо выраженные лепестковидные амбулакры (рис. 6, *в*) иногда называются субпеталоидными. В некоторых областях амбулакров встречаются арковидные амбулакральные поры — поры расположены в четко выраженном углублении и разделены бугорком (см. табл. XII, фиг. 5 и 6). У дизастеридных морских ежей амбулакральная система на верхней поверхности панциря

разобщена на две части: тривиум — три передних амбулакра, сходящиеся вершинами к передней части вершинного щитка, и биввиум — два задних амбулакра, начинающихся от задних глазных пластинок, отодвинутых к заднему краю панциря (рис. 3, а). Приротовые части амбулакров у некоторых групп неправильных морских ежей образуют филлодии — расширенные и углубленные части с многорядным расположением пор (рис. 7). В филлодиях некоторые пластинки имеют меньшие размеры и не достигают внешнего края амбулакра. Такие пластинки называются окклюдированными (редуцированными)¹ (рис. 8). У представителей отряда Cassiduloidea примыкающие к перистому единичные интерамбулакральные пластинки могут быть раздуты в виде подушек, образуя приротовые интерамбулакральные бугры² (рис. 7). Филлодии и приротовые интерамбулакральные бугры образуют структуру, которая называется флосцеллю.

Интерамбулакры — двурядные поля пластинок, располагающиеся между амбулакрами. К перистому в каждом интерамбулакре примыкает по одной пластинке.

Непарный задний (5-й) интерамбулакр на нижней поверхности у представителей отряда Spatangoida может быть преобразован в пластрон. В пластроне принято различать следующие пластинки: единичная приротовая пластинка (лабрум), две следующие за ней стернальные пластинки и далее две эпистернальные пластинки (рис. 9, б). Различаются следующие типы пластронов: протостернальный (по-существу, отсутствие пластроны) — лабрум и примыкающие к нему две пластинки очень малы (рис. 9, а); гаплостернальный — приротовая и стернальные пластинки гораздо большего размера, чем у предыдущего типа, шов между стернальными пластинками сильно скошен (рис. 10), а мфистернальный пластрон — к приротовой пластинке примыкает пара стернальных, расположенных более или менее симметрично по обеим сторонам от срединной линии (рис. 9, б); меридостернальный — с приротовой пластинкой соприкасается одна стернальная, а за ней следуют два ряда смещенных друг относительно друга клиновидных пластинок (рис. 9, в); метастернальный — за приротовой пластинкой следуют три или четыре расположенные в один ряд пластинки (рис. 9, д); ортостернальный — к приротовой пластинке примыкает одна стернальная, за которой лежит пара пластинок, ориентированных более или менее симметрично по отноше-

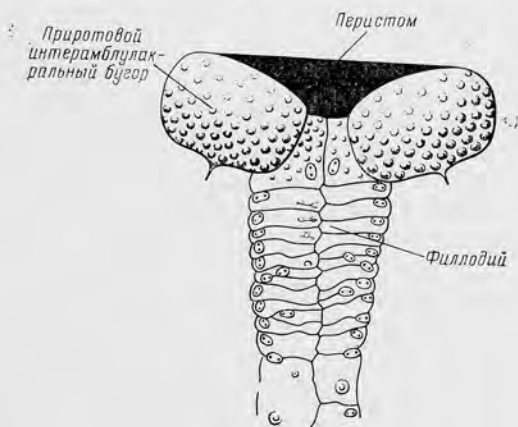
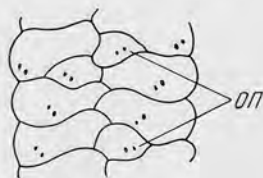


Рис. 7. Часть флосцеллы представителя отряда Cassiduloidea

Рис. 8. Часть амбулакра вблизи перистома с окклюдированными пластинками (ОП)



¹ Occluded plates (англ.), plaques occluses (фр.).

² Bourrelets (англ., фр.).

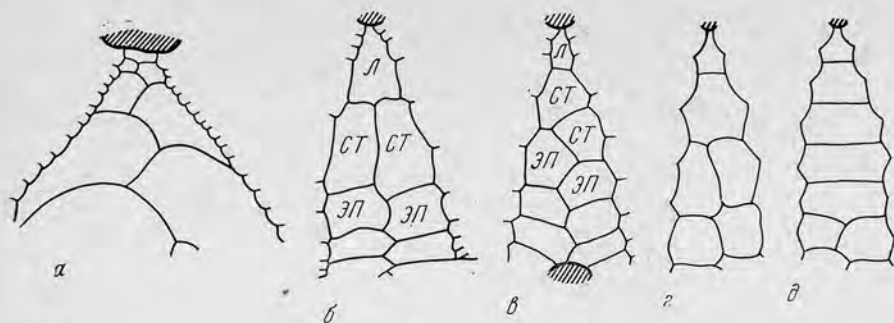


Рис. 9. Типы пластронов

a — протостеральный; *b* — амфистеральный; *v* — меридостеральный; *г* — ортостеральный
д — метастеральный. *Л* — лабрум (приротовая пластинка); *СТ* — стеральные пластинки; *ЭП* — эпистеральные пластинки

нию к средней линии (рис. 9, *г*). Иногда применяется широкое толкование термина «меридостеральный пластрон», тогда к нему относят три последних типа, у которых с приротовой пластинкой граничит одна стеральная пластинка. В парных интерамбулакрах с единичной приротовой пластинкой могут контактировать либо две пластинки — такие интерамбулакры называются амфиплакоидными (рис. 10), либо одна пластинка — тогда они называются меридоплакоидными (см. рис. 32, *в*).

Нумерация амбулакров и интерамбулакров. Амбулакры нумеруются римскими цифрами I—V, интерамбулакры арабскими 1—5. Плоскость билатеральной симметрии проходит через III амбулакр и 5 интерамбулакр. Мадрепорит находится во 2-м интеррадиусе. Нумерация ведется по часовой стрелке, если смотреть на панцирь с оральной стороны и против часовой стрелки, если смотреть с аборальной стороны (рис. 3 и 10). Для удобства III амбулакр обычно называют передним непарным; II и IV амбулакры — передними (боковыми) парными, а I и V амбулакры — задними парными. Соответственно именуются парные интерамбулакры (2, 3 — передние; 1, 4-й — задние); 5-й интерамбулакр — непарный задний. Соответствующие номера получают глазные пластинки (I—V) и генитальные (1—5). 2 и 3-ю генитальные пластинки иногда называют передними, а 1 и 4-ю — задними. II и IV глазные пластинки называют боковыми, а I и V — задними. Каждый ряд в двурядных амбулакральных и интерамбулакральных полях обозначается маленькими латинскими буквами *a* и *b*. Обозначение ведется по часовой стрелке при наблюдении панциря с оральной стороны. Кроме того, пластинки, начиная от перистоста, нумеруются арабскими цифрами попарно — пара пластинок в каждом поле получает один номер, за исключением единичных приротовых интерамбулакральных пластинок, обозначаемых цифрой 1 (рис. 10).

Туберкулы — бугорки на поверхности панциря, к которым прикрепляются иглы. Наиболее мелкие (миллиарные) иглы и педицеллярии прикрепляются к мелким туберкулам, называемым обычно гранулами. Туберкул состоит обычно из головки и основного конуса. Головка может быть прободена порой, тогда туберкул называется перфорированным. Если основной конус покрыт радиальными насечками — кренулами — туберкул называется кренулованным (кренулованным). Вокруг туберкула имеется округлая площадка, к которой прикреплялись мышцы иглы, — ареола. Ареола бывает окружена кольцевыми гранулами (рис. 11).

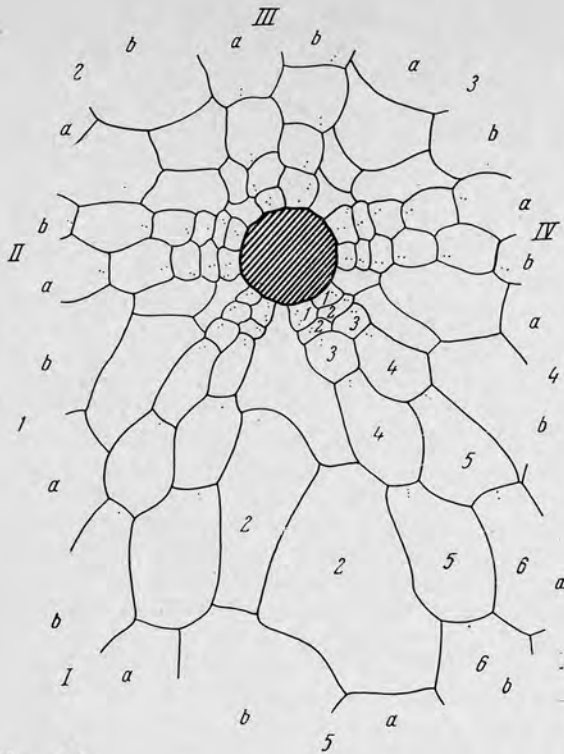


Рис. 10

Рис. 10. Часть оральной поверхности *Collyropsis*: показаны нумерация амбулакров и интерамбулакров и обозначения пластинок. Пластрон гиплостерального типа. Парные интерамбулакры (1, 2, 3 и 4-й) амфилакоидные

Рис. 11. Схема строения перфорированного и кренулированного туберкула

- а — вид сверху;
- б — вид сбоку;
- Г — головка туберкула;
- П — пора;
- КР — кренула;
- КГ — кольцевые гранулы;
- АР — ареола

Рис. 12.

- а — типы фасциол *Spatangoida*;
- б — расположение анальной фасциолы у рода *Tetraromania* (вид панциря сзади);
- ПП — перипрокт;
- Ф — фасциола

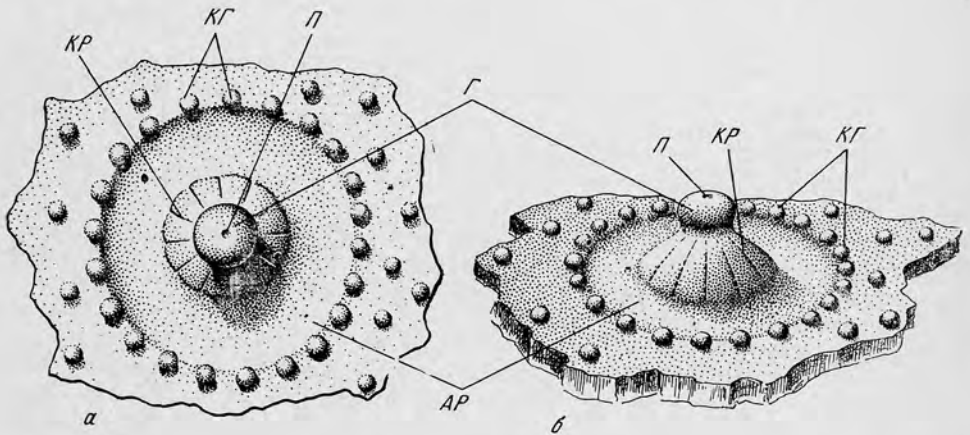


Рис. 11

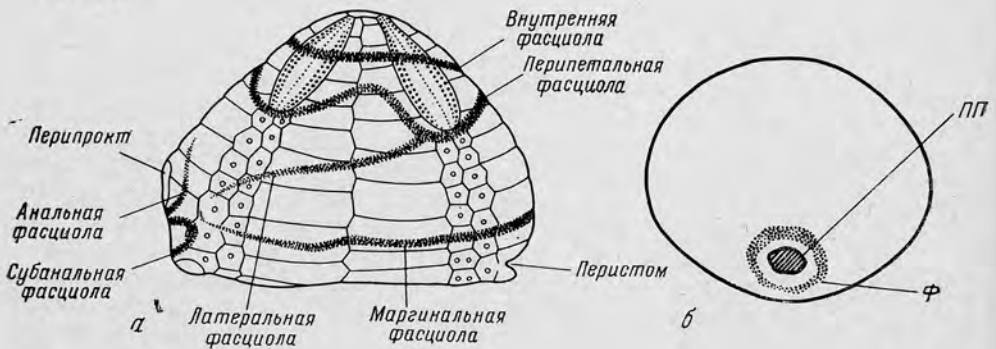


Рис. 12

Фасциолы — лентовидные области на панцире, в которых располагаются сближенные и упорядоченно расположенные мелкие гранулы; при жизни животного к ним прикреплялись к л а в у л ы — видоизмененные, густо сидящие иглы, снабженные железами, выделяющими слизь. Фасциолы с нечетко выраженными границами, прерывающиеся местами и с вклинивающимися в их пределы крупными туберкулами называются диффузными. По положению различаются следующие типы фасциол (рис. 12): перипетальная — окружает петалоидные части амбулакров; внутренняя — окружает вершинный щиток и верхнюю часть переднего амбулакра; л а т е р а л ь н а я — присутствует вместе с перипетальной, отделяется от последней с боков и проходит под перипроктом; м а р г и н а л ь н а я — опоясывает панцирь вдоль амбитуса; с у б а н а л ь н а я — расположена под перипроктом; а н а л ь н а я — окружает перипрокт.

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ

Предложенные различными авторами классификации дизастеридных морских ежей приведены в табл. 2.

В настоящей работе принята систематическая группировка дизастеридных морских ежей, отражающая, по нашему мнению, современный уровень знаний их морфологии и филогенетического развития. Дизастеридные морские ежи объединены в два семейства *Collyritidae* и *Disasteridae*, которые отнесены соответственно к подотрядам *Meridosternina* и *Amphisternina* отряда *Spatangoida*. Подотряд *Protosternina* упразднен. В составе семейства *Collyritidae* выделяются подсемейства: *Pygorhytinae*, *Collyritinae*, *Collyropsinae* и *Proholasterinae*; семейство *Disasteridae* подразделяется на подсемейства *Disasterinae* и *Tithoniinae*.

Ниже приводится обоснование принятой систематики.

ПОЛОЖЕНИЕ ДИЗАСТЕРИДНЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ В СИСТЕМЕ КЛАССА ECHINOIDEA

Как было видно из вышеизложенного (см. гл. 1), разногласия по поводу систематического положения дизастеридных морских ежей сводились, в общем, к двум точкам зрения — помещению их либо в отряд *Cassiduloida*, либо в отряд *Spatangoida*. Основанием для их сближения с *Cassiduloida* было, прежде всего, наличие у многих из них филлодиев и центральное положение погруженного перистома у наиболее примитивных представителей (*Orbignyana*, *Pygorhytis*). Кроме того, считалось, что им несвойственны такие «спатангоидные» черты, как пластрон, фасциолы и др. При этом сторонники этой точки зрения не учитывали важного аспекта — направлений развития этих групп.

Более глубокое изучение морфологии и рассмотрение в эволюционном аспекте этих групп привели к тому, что в последних крупных работах дизастеридные морские ежи стали рассматриваться в составе отряда *Spatangoida*, чему мы следуем и в настоящей работе. Действительно, сходство ранних (среднеюрских) коллиритид с галеропигидами — наиболее примитивным семейством отряда *Cassiduloida*, объясняется, по видимому, их близким генетическим родством. На ранних этапах эволюции наблюдается параллельное развитие многих характерных особенностей этих групп. Наиболее ярко это показала В. Есенек-Шиманская (Jesionek-Szymańska, 1963) на примере развития экзоцикличности вершинного щитка (см. стр. 87). Более поздние представители коллиритид (например, *Collyrites*) уже имеют настоящий спатангоидный облик (панцирь с передней бороздой, передний перистом и т. д.). У раннемеловых коллиритид и дизастерид, как показали наши исследования, формируются пластрон и анальная фасциола (род *Tetraromania*). Все это подтверждает правильность отнесения этих двух семейств к отряду *Spatangoida*.

Положение дизастеридных морских ежей в системе и систематика отряда Spatangoida¹ по различным данным

Автор	Систематическое положение
Lambert et Thiéry, 1909 — 1925	Отряд Procassiduloida семейство Collyritidae подсемейство Pygorhytidae подсемейство Disasteridae
Beurlen, 1934; Mortensen, 1950; Philip, 1965	Отряд Spatangoida подотряд Protosternina ² семейство Disasteridae подсемейство Pygorhytinae подсемейство Collyritinae подсемейство Disasterinae подотряд Meridosternina подотряд Amphisternina
Durham and Melville, 1957; Wagner and Durham, 1966	Отряд Holasteroida семейство Collyritidae семейство Disasteridae
Пославская и Соловьев, 1964	Отряд Spatangoida подотряд Protosternata семейство Collyritidae семейство Disasteridae подотряд Meridosternata подотряд Amphisternata
Соловьев, 1966	Отряд Spatangoida подотряд Meridosternina семейство Collyritidae подсемейство Pygorhytinae подсемейство Collyritinae подсемейство Collyropsinae подсемейство Proholasterinae подотряд Amphisternina семейство Disasteridae подсемейство Disasterinae подсемейство Tithoniinae
Mintz, 1968	Отряд Disasteroida семейство Pygorhytidae семейство Collyritidae семейство Disasteridae семейство Tithoniidae семейство Acrolusiidae

¹ В таблицу внесены только дизастеридные морские ежи, другие семейства не показаны.² Названия подотрядов с окончанием — ina предложены Филипом. До этого у Мортенсена они назывались соответственно Protosternata, Meridosternata, Amphisternata.

Двумя хорошо обособленными группами — подотрядами этого отряда — являются *Meridosternina* и *Amphisternina*. Наиболее четко выделяются эти группы начиная с раннего мела, в котором они были представлены двумя семействами — *Holasteridae* и *Toxasteridae*. Основными диагностическими признаками этих подотрядов являются строение вершинного щитка и тип пластрона. У *Meridosternina* — удлиненный вершинный щиток и меридостеральный (в широком смысле) пластрон; у *Amphisternina* — компактный вершинный щиток и амфистеральный пластрон. С нашей точки зрения, для дизастеридных морских ежей нет необходимости создавать самостоятельный подотряд *Protosternina*, как это было сделано Мортенсеном и принято в некоторых последних работах (Jesionek-Szymańska, 1963; Philip, 1965). Неоднородность дизастерид подчеркивалась почти всеми исследователями, что отразилось в подразделении семейства *Disasteridae* Gras (= *Collyritidae* Orb.) на два или три подсемейства. Однако разорванный вершинный щиток и ряд общих примитивных черт были причинами объединения всех дизастеридных морских ежей и противопоставления их всем другим спатангоидам. Нужно отметить, что разорванный вершинный щиток встречается и в других группах (современные глубоководные морские ежи семейства *Pourtalesiidae* и некоторые *Urechinidae*); непосредственное родство этих групп с дизастеридными морскими ежами юры и мела весьма сомнительно, хотя и не может быть пока отвергнуто окончательно. Другие общие черты могли быть результатом, с одной стороны, родства, а с другой — параллельного развития (см. более подробно в гл. VIII). Несомненно одно: дизастеридные морские ежи разделяются на две четкие морфологические группы. Первая из них — с удлиненным вершинным щитком (семейство *Collyritidae*), вторая с компактным щитком (семейство *Disasteridae*). В ранге семейств эти группы рассматривались и ранее (Durham, Melville, 1957; Пославская, Соловьев, 1964). Наши исследования раннемеловых коллиритид и дизастерид показали также, что у первых из них формируется меридостеральный пластрон (род *Tetraromania*), а у вторых — амфистеральный (род *Tithonia*). Это может служить указанием для определения систематического положения этих форм, так как тип вершинного щитка у них нельзя определить из-за срастания боковых глазных и задних генитальных пластинок. Семейство *Collyritidae* отнесено нами к подотряду *Meridosternina*, а семейство *Disasteridae* — к подотряду *Amphisternina*. Вопрос о характере родства между этими семействами является дискуссионным и более подробно рассмотрен в гл. VIII.

Систематика, предложенная Даремом и Мелвиллем (Durham, Melville, 1957) и принятая в *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Wagner, Durham, 1966), с нашей точки зрения, неудачна по крайней мере для *Spatangoida* (s. l.). При разделении *Spatangoida* на два самостоятельных отряда *Spatangoida* (s. s.) и *Holasteroida* не учитывается их генетическая общность, большое морфологическое сходство и сходство в путях эволюции. Кроме того, если отряд *Spatangoida* в понимании Дарема и Мелвилля можно считать естественной группой, то этого нельзя сказать про отряд *Holasteroida*. В этот отряд, наряду с типичными «меридостеральными» семействами (*Holasteridae*, *Urechinidae* и др.), помещены *Stenonasteridae* и *Somaliasteridae*, «меридостеральная» природа которых весьма сомнительна прежде всего потому, что они обладают компактным вершинным щитком (Wagner, Durham, 1966). У *Stenonaster*, единственного представителя стенонастерид, пластрон вовсе не меридостеральный (с приротовой пластинкой граничат две стерральные). У сомалиастерид пластрон может быть назван меридостеральным только по формальным соображениям — с приротовой граничит одна стерральная, или эта стерральная пластинка отделена от лабрума двумя амбулакральными пластинками смежных рядов. Но

пластрон таких родов сомалиастерид, как *Brightonia* и *Leviechinus* (Wagner, Durham, стр. 541, фиг. 425A), имеет явно амфистернальный облик и, по всей вероятности, является модификацией амфистернального пластрона. Кстати, в том же издании (Fischer, 1966) на стр. 546, фиг. 430 (2c) изображен пластрон *Hemiaster texanus*, у которого с приротовой пластинкой граничит одна стернальная, но этот пластрон отнесен к протамфистернальному типу (разновидность амфистернального). Очень сходная картина наблюдается в пластроне *Isomicraster* (см. например, Пославская, Соловьев, 1964, стр. 184, рис. 224б); здесь также стернальные пластинки оторваны от приротовой, но к приротовой приближена лишь одна стернальная. Многие роды неясного систематического положения, например *Turanglaster* и *Coraster*, также отнесены Вагнером и Даремом к отряду *Holasteroidea*, хотя обладают компактным вершинным щитком и пластроном амфистернального облика. Кроме того, сомалиастериды и род *Coraster* обладают перипетальной фасциолой, очень характерной для амфистернальных спатангоидов и не встречающейся у меридостернальных.

Отнесение коллиритид и дизастерид к отряду *Holasteroidea* также неоправданно, потому что, как уже указывалось выше, коллиритиды связаны с эволюционным стволом меридостернальных морских ежей и должны быть отнесены к подотряду *Meridosternina* (примерно соответствующему отряду *Holasteroidea* Durham et Melville), а дизастериды связаны со стволом *Amphisternina* (=отряд *Spatangoida* Durham et Melville) и должны быть отнесены к этому подотряду.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ГРУППИРОВКА ДИЗАСТЕРИДНЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

Вопрос о ранге двух групп дизастеридных морских ежей достаточно ясен. Каждое из двух семейств (*Collyritidae* и *Disasteridae*) морфологически хорошо обособлено от других семейств соответствующих подотрядов, вполне сопоставимо с ними по объему и достаточно отличается своим стратиграфическим распространением. Поэтому приращение этим группам ранга семейств нам кажется правильным. Из-за недостаточной морфологической изученности некоторых родов нельзя быть твердо уверенным в правильности отнесения их к одному из этих семейств. Однако это касается небольшого числа редких родов.

В каждом семействе выделяются естественные группы родов, которые мы объединяем в подсемейства (см. табл. 2). Они характеризуют определенные этапы эволюции, отразившиеся в строении панциря и различной степени дифференциации отдельных его частей (см. гл. VI). Конкретно это выражается в комбинациях следующих основных признаков: 1) положение перистома (центральный или передний); 2) положение перипрокта (супрамаргинальный, маргинальный или инфрамаргинальный); 3) степень олигомеризации приротовых частей амбулакров (редукции окклюдированных пластинок); 4) строение пластрона; 5) строение вершинного щитка (свободные боковые глазные пластинки или слившиеся с задними генитальными); 6) строение амбулакров на верхней поверхности панциря (лентовидные или субпеталоидные); 7) степень удаленности задних глазных пластинок от передней части вершинного щитка и задних глазных от перипрокта.

Различия между родами определяются рядом признаков, главные из которых следующие: 1) общая форма панциря, наличие или отсутствие передней борозды; 2) положение перистома; 3) соотношение задних глазных пластинок и перипрокта (контакт глазных с перипроктом или отсутствие его); 4) наличие, отсутствие или степень развития дополнительных пластинок в вершинном щитке и катенальных пластинок.

Видовыми признаками являются прежде всего особенности формы панциря, степень развития передней борозды, абсолютные размеры и соотношения длины, ширины и высоты панциря, характер развития задней ареи и положение перистома и перипрокта. Кроме того, в родах с более высокими темпами эволюции у видов, сменявших друг друга во времени, иногда существенно изменялось строение пластрона и покрова игл (туберкулов). Характерным примером в этом отношении являются виды рода *Tetraromania*, у которого происходит постепенное формирование меридостернального пластрона. Так, готеривский вид *T. jaccardi* (Des.) имеет еще гаплостернальный пластрон, а у барремского вида *T. ovulum* (Des.) пластрон имеет типичную меридостернальную структуру. Характерно также появление диффузной анальной фасциолы у готеривской *T. jaccardi*, которая сохраняется и у более поздних видов этого рода.

Следует отметить, что многие признаки, которые у поздних спатангоидов определяют высокий таксономический ранг, у коллиритид и ди-застерид являются не более чем видовыми. Так, амфиплакоидное или меридоплакоидное строение интерамбулакров определяет различие между семействами Urechinidae и Holasteridae — у семейства Urechinidae все интерамбулакры меридоплакоидные; у семейства Holasteridae все, или по крайней мере два интерамбулакра амфиплакоидные. У коллиритид эта структура часто бывает чрезвычайно изменчива — у разных экземпляров одного вида [например, у *Corthya ambigua* (Eichw.) все интерамбулакры могут быть и амфиплакоидными и меридоплакоидными: см. рис. 32].

Такая таксономическая неравноценность одних и тех же морфологических признаков у групп, находящихся на разных ступенях филогенетического развития, объясняется тем, что на ранних этапах развития многие структуры, являющиеся очень пластичными и изменчивыми, позднее приобретают большую стабильность. К таким структурам у спатангоидов принадлежит, в первую очередь, вершинный щиток, пластрон, фасциолы.

Основной принцип филогенетической систематики крупного таксона, в данном случае отряда Spatangoida, — в правильной оценке масштаба филогенетических изменений, приведших к образованию нового таксона и степени обособленности его от других таксонов того же ранга. Конкретное выражение этой обособленности на разных этапах развития отряда может быть различным.

ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД SPATANGOIDA

ПОДОТРЯД MERIDOSTERNINA

СЕМЕЙСТВО COLLYRITIDAE ORBIGNY, 1854

Диагноз. Панцирь округлый или удлинено-овальный. Перистом центральный или передний. Перипрокт у наиболее ранних примитивных форм находится на верхней поверхности панциря и окружен со всех сторон пластинками вершинного щитка, у более поздних форм смещается из вершинного щитка и занимает положение от супрамаргинального до инфрамаргинального. Вершинный щиток удлиненный с интеркалярными глазными пластинками или боковые глазные слиты с задними генитальными. Задние глазные пластинки оторваны от передней части щитка и сдвинуты к заднему краю панциря. Иногда имеется цепочка катенальных пластинок. Пластинки непарного интерамбулакра слабо дифференцированы (протостернальный или гаплостернальный пластрон), реже имеется меридостернальный пластрон. Очень редко имеется диффузная анальная фасциола.

Сравнение. Основное отличие от большинства других семейств подотряда — разорванный вершинный щиток. От семейства Pourtalesiidae и некоторых представителей семейства Urechinidae, для которых также характерен разорванный вершинный щиток, коллиритиды отличаются строением пластрона (ортостернальный — у пурталезиид и урехинид) и отсутствием субанальной фасциолы. От пурталезиид коллиритиды отличаются также формой панциря, который у первого семейства имеет бутылкообразную форму.

Состав. Четыре подсемейства: Pygorhytinae Lambert, 1909; Collyritinae Orbigny, 1854; Collyropsinae Solovjev, 1966 и Proholasterinae Solovjev, 1966.

Распространение. Нижняя юра (синемюр)?, средняя юра (байос) — нижний мел Центральной и Южной Европы, Северной Африки, Средней Азии и Индии.

ПОДСЕМЕЙСТВО PYGORHYTINAE LAMBERT, 1909

Диагноз. Панцирь округлый (кроме рода *Grasia*), без передней борозды. Перистом центральный или субцентральный. Перипрокт от верхнего до инфрамаргинального. Вершинный щиток крупный, удлиненный с интеркалярными глазными пластинками; обычно имеется несколько дополнительных пластинок. Хорошо развиты филлодии. Пластрон отсутствует. Фасциол нет.

Сравнение. Отличается от других подсемейств округлым панцирем и центральным, обычно погруженным перистомом, большей гомогенностью амбулакров и интерамбулакров, хорошо развитыми филло-

диями. У пигоритин меньше, чем у других подсемейств, развита билатеральная симметрия.

Состав. Четыре рода: *Orbignyana* Ebray, 1860; *Pygorhytis* Pomel, 1833; *Cyclolampas* Pomel, 1883 и *Grasia* Michelin, 1854.

Распространение. Байос — титон Европы, Северной Африки и Индии.

Род *Orbignyana* Ebray, 1860

Orbignyana: Ebray, 1860, p. 56; Lambert, Thiéry, 1924, p. 389; Beurlen, 1934, S. 47; Mortensen, 1950, p. 15; Termier, Termier, 1953, p. 928; Jesionek-Szymańska, 1963, p. 353; Wagner, Durham, 1966, p. 526.

Spatoclypus: Pomel, 1883, p. 51.

Типовой вид. *Collyrites ebrayi* Cotteau, 1873; байос Франции (рис. 13).

Диагноз. Перипрокт находится на аборальной поверхности панциря, в верхней части наклонной задней борозды; вершины амбулакров

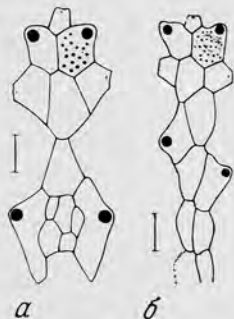


Рис. 13. *Orbignyana ebrayi* (Cotteau), верхинные щитки двух экземпляров ($\times 5$) (Jesionek-Szymańska, 1963, таблица в тексте VI, фиг. 2, 4); Франция, средняя юра, байос

бивиума отодвинуты недалеко от вершин амбулакров тривиума. Задние глазные пластинки и неперфорированная 5-я генитальная со всех сторон окружают перипрокт. Внутри верхинного щитка хорошо развиты дополнительные пластинки. Обычно имеются катенальные пластинки.

Сравнение. Отличается от рода *Pygorhytis* присутствием катенальных пластинок и положением перипрокта, который у *Pygorhytis* отодвинут вместе с вершинами задних амбулакров значительно дальше к заднему краю панциря.

Состав. Кроме типового к этому роду относятся еще два вида: *O. canaliculata* (Quenstedt, 1852) (рис. 14) и *O. quenstedti* Beurlen, 1934. Вид *Collyrites rostrata* Spendiarioff, 1898, по-видимому, был ошибочно отнесен Бойрленом к роду *Orbignyana* из-за искаженного рисунка в работе Спендиарова (Spendiarioff, 1898). По всей вероятности, 2 экз. из района Алагира (Северный Кавказ), послужившие основой для описания Спендиарова, принадлежат виду *Pygorhytis ringens* из келловей. Батский возраст их, указанный автором, вряд ли соответствует действительности, так как практически ниже келловей в этих районах морские ежи не встречаются.

Распространение. Байос и бат Франции, Швейцарии, ФРГ, ГДР и Польши.

Род *Pygorhytis* Pomel, 1883

Pygorhytis: Pomel, 1883, S. 50; Gregory, 1983, p. 9; Lambert, Thiéry, 1924, p. 390 (part.); Beurlen, 1934, S. 51; Mortensen, 1950, p. 16; Termier, Termier, 1953, p. 928; Поставская, Соловьев, 1964, стр. 175; Wagner, Durham, 1966, p. 527.

Pygomalus: Lambert, Thiéry, 1924, p. 390 (part).

Типовой вид: *Disaster ringens* Agassiz, 1836, байос Швейцарии.
Диагноз. Панцирь округлый или округло-многоугольный. Пери-

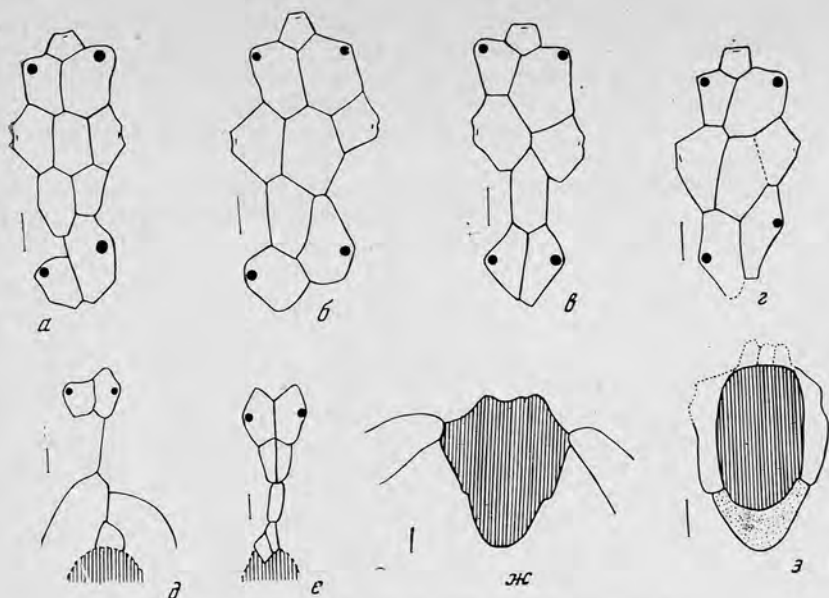


Рис. 14. *Orbignyana canaliculata* (Quenstedt)

а — з — передние части верхних щитков четырех экземпляров; видна изменчивость в количестве и расположении дополнительных пластинок (× 5);
 д — часть верхнего щитка и перипрокт (катенальные пластинки отсутствуют) (× 3);
 е — то же у другого экземпляра с катенальными пластинками (× 3,5);

ж — перипрокт и вершины двух задних амбулакров, пластинки задней части верхнего щитка не сохранились (× 3,5);
 з — перипрокт, окруженный двумя задними глазами пластинками (по бокам и 5-й генитальной (снизу) (× 5) (Jesionek-Szymańska, 1963, таблица в тексте VI, фиг. 5—12); Польша, средняя юра, верхний байос

прокт от супрамаргинального до инфрамаргинального всегда сильно сдвинут к заднему краю, обычно невидимый сверху. Как правило, имеется слабо выраженная задняя борозда. Задние глазные пластинки контактируют с перипроктом. В передней части верхнего щитка обычно присутствуют дополнительные пластинки. Катенальных пластинок нет.

Сравнение. Отличается от рода *Orbignyana* сильно сдвинутым к заднему краю перипроктом, почти вертикальной задней бороздой и отсутствием катенальных пластинок.

Состав. Четыре вида: *P. ringens* (Agassiz, 1836); *P. pseudorigens* (Cotteau, 1867—1874); *P. castanea* (Desor, 1858) и *P. magnus* Solovjev, sp. n).

Три последних вида очень сходны по своей морфологии и характеризуются почти одинаковым стратиграфическим распространением. Мы иногда их рассматриваем как виды группы «pseudoringens».

Распространение. Байос — келловей Европы, келловей Индии, в СССР — келловей Крыма и Северного Кавказа.

Pygorhytis ringens (Agassiz, 1836)

Табл. I, фиг. 2—5; рис. 15

Disaster ringens: Agassiz, 1836, p. 183; Quenstedt, 1875, S. 576, Taf. 84, fig. 24—26.

Disaster Eudesii: Desor, 1842, p. 23, Tab. 1, fig. 5—12.

Disaster ringens: Desor, 1842, p. 24, Tab. 1, fig. 13—16.

Collyrites ringens: Cotteau, Triger, 1855—1869, p. 48, pl. VIII, fig. 5—6; Wright 1857—1878, p. 309, pl. XXII, fig. 3; Cotteau, 1867—1874, p. 41, pl. VI, fig. 1—12; pl. VII, fig. 4, 5; Desor, Loriol, 1868—1872, p. 353, pl. LVII, fig. 4—8.

Collyrites rostrata: Spendiaroff, 1898, S. 202, fig. 17.

Pygorhytis ringens: Beurlen, 1934, S. 52, Abb. 3, fig. a—d.

Pygorhytis ringens ringens: Jesionek-Szymańska, 1963, pl. IV, fig. 1, 2.

Описание. Панцирь округло-пентагональный с резко выраженной угловатостью или со сглаженными углами. В последнем случае форма панциря приближается к овальной. Аборальная сторона слабо выпуклая. Оральная сторона разделена на 5 долек сильно углубленными амбулакрами. Перегиб панциря на аборальную сторону более или менее плавный со всех сторон.

Перистом округлый, субцентральный (расстояние от переднего края до перистома примерно в 1,5 раза меньше, чем от перистома до заднего края панциря). Плоскость перистома направлена вниз.

Перипрокт каплевидный, удлинненный, расположен в верхней части не очень глубокой задней борозды, ограниченной по бокам двумя узкими валиками. На оральной стороне борозда переходит в плоскую площадку, расположенную на сильно вздутом заднем интерамбулакре. Площадка постепенно суживается и сходит на нет на расстоянии, равном приблизительно $\frac{1}{3}$ длины панциря от его заднего края.

Амбулакры очень узкие, лентовидные. В тривиуме они расходятся от центра панциря почти правильными радиусами; парные у вершин слег-

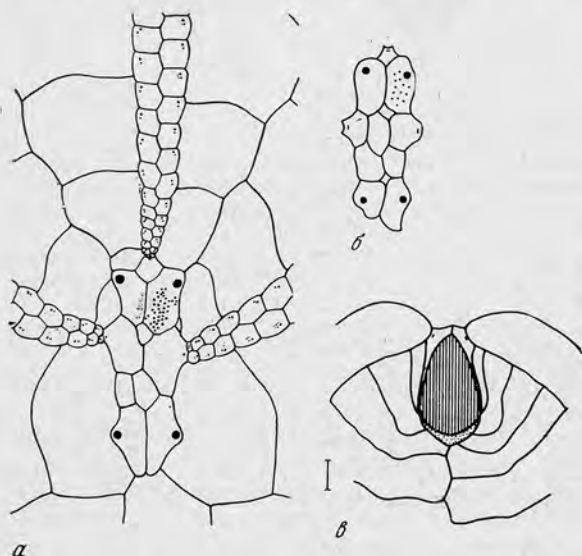
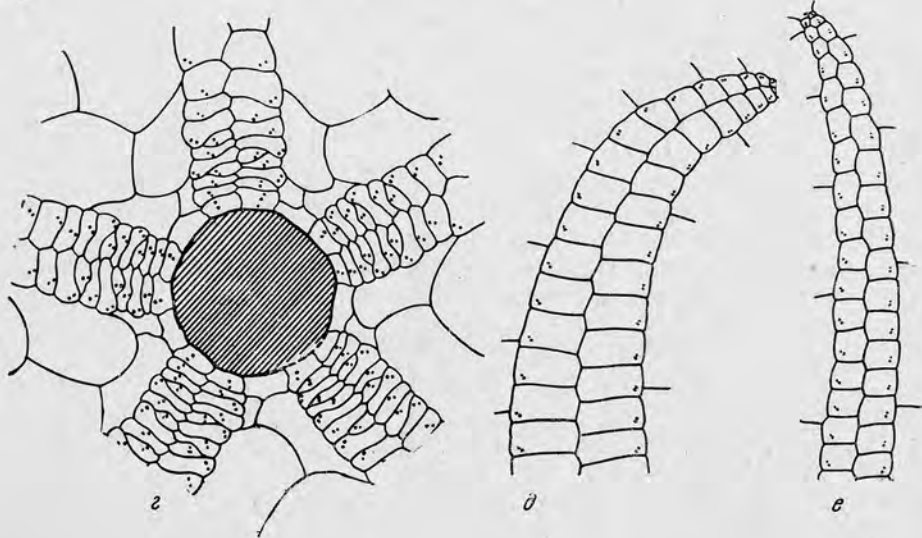


Рис. 15. *Pygorhytis ringens* (Agassiz)

- а — ПИН, № 2509/2 — вершинный щиток;
- б — ПИН, № 2509/7 — вершинный щиток, Северный Кавказ, верхняя юра, средний келловей;
- в — область перипрокта с задними глазами и 5-й генитальной пластинкой (Jesionek-Szymanska, 1963), Польша, верхняя юра, нижний келловей;
- г — притортовые части панциря;
- д — V амбулакр;
- е — IV амбулакр, Крым, верхняя юра, средний келловей (а, г — е — $\times 7$; б — $\times 4,5$; в — $\times 5,5$).



ка изогнутые. Амбулакры задней пары на аборальной стороне примерно вдвое шире амбулакров тривиума (рис. 15, д, е).

Амбулакральные пластинки на аборальной стороне и периферических частях оральной стороны высокие изометричные с очень мелкими редко расположенными порами (рис. 15, е). Приротовые части амбулакров преобразованы в филлодии (пластинки здесь низкие с извилистыми границами, поры сильно сгущены и расположены трехрядно). Здесь имеются окклюдированные пластинки, по две или три в каждом ряду всех пяти амбулакров (рис. 15, з).

Интерамбулакральные пластинки высокие. Приротовые пластинки маленькие (составляют по высоте 0,5—1,5 амбулакральных пластинок смежных полей) низкие и широкие; во всех пяти полях к каждой из них примыкают две следующие за ней (тоже небольшие) интерамбулакральные пластинки неравного размера.

Вершинный щиток смещен несколько назад от центра панциря. Глазные и генитальные пластинки близки по размерам, кроме передней глазной значительно меньших размеров. Положение дополнительных пластинок внутри вершинного щитка варьирует. У первого из двух экземпляров, на которых удалось рассмотреть вершинный щиток (рис. 15, б), одна большая дополнительная разделяет две боковые глазные пластинки, три другие (две большие и одна маленькая) разделяют боковые глазные и задние генитальные пластинки. У второго экземпляра (рис. 15, а) присутствуют три дополнительные пластинки — одна маленькая расположена посредине между передними генитальными и задними глазными; две другие большего размера разделяют две левые пластинки: боковую глазную и заднюю генитальную; соответствующие правые пластинки не разделены и контактируют друг с другом.

Пластинки задней части вершинного щитка — задние глазные и 5-я генитальная почти целиком окружают перипрокт (рис. 15, в).

Туберкуляция гомогенная. Туберкулы очень мелкие и сохранились лишь участками на немногих панцирях.

Размеры. Длина от 25 до 32 мм, ширина от 23 до 28 мм, высота от 12 до 16 мм.

Среднее отношение длины, ширины и высоты 1 : 0,9 : 0,49.

Сравнение. Описываемый вид значительно отличается от всех других видов рода *Pygorhytis* угловатой формой панциря, хорошо выраженной задней бороздой, оттянутым вниз задним концом и супрамаргинальным перипроктом. От видов *P. pseudoringens* и *P. magnus* отличается также меньшими размерами.

Распространение. Средний келловей Юго-Восточного Крыма (Жордонная балка на Кара-Даге, массив Эчки-Даг), Северного Кавказа (бассейн рек Черема, Чегема и Баксана), байос — келловей Западной Европы.

Материал. В коллекции имеется 22 целых и 7 неполных панцирей (18 экз. с Северного Кавказа и 11 экз. из Крыма), из них 8 экз. довольно хорошей сохранности.

Pygorhytis pseudoringens (Cotteau, 1867)

Табл. I, фиг. 6; табл. II, фиг. 1 и 2; рис. 16

Collyrites pseudo-ringens: Cotteau, 1867—1874, p. 67, pl. XIV, fig. 1—9.

Disaster Voltzii: Desor, 1842, p. 25. Tab. I, fig. 18—21; Quenstedt, 1875, S. 575, Taf. 84, fig. 23.

Collyrites Warwarae: Spendiaroff, 1898, S. 200, fig. 15 a, c.

Описание. Панцирь почти правильно-округлой формы со слегка заостренным задним концом. Аборальная сторона равномерно-выпук-

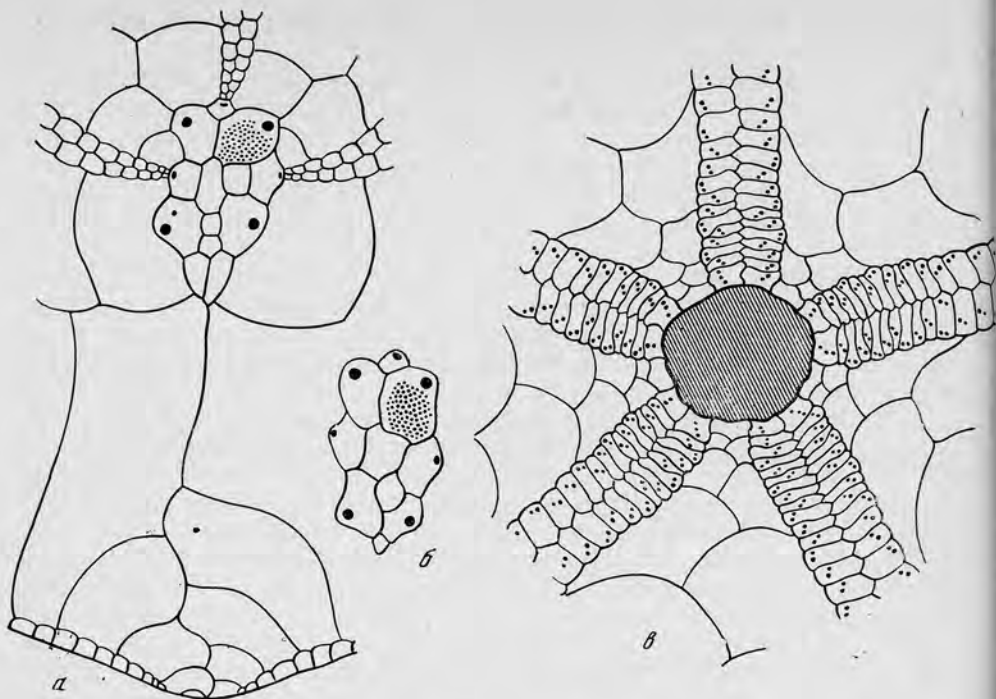


Рис. 16. *Pygorhytis pseudoringens* (Cotteau)

a — ПИН, № 2509/3; часть верхней поверхности с вершинным щитком (×4,5); *б* — ПИН, № 2509/18; вершинный щиток (×7); *в* — ПИН, № 2509/18; притовые части панциря (×5,5)
Северный Кавказ, верхняя юра, средний келловей

лая. Оральная сторона в периферических частях выпуклая, в центральной части — слабо вогнутая. Перегиб панциря на аборальную сторону плавный и более или менее равномерный со всех сторон.

Перистом круглый, почти центральный. Плоскость перистома направлена вниз. Перипротк краевой, большого размера, суживающийся в верхней части, расположен в верхней части небольшого наклоненного назад желобка, ограниченного с боков двумя небольшими валиками. Если смотреть на панцирь сверху, перипротк не виден.

Амбулакры тривиума узкие лентовидные, слегка изогнутые у вершин. Амбулакры бивиума значительно шире последних и сильно изогнуты выпуклостью вперед. Амбулакральные пластинки мелкие, высокие, более или менее изометричные на аборальной стороне и периферических частях оральной стороны. Поры мелкие округлые. В притовых частях пластинки низкие, поры сильно сгущены и расположены трехрядно, образуя филлодии; имеются окклюдированные пластинки (16, *в*).

Интерамбулакральные пластинки крупные. Два задних ряда боковых интерамбулакральных полей на аборальной стороне сильно изогнуты назад, следуя изгибу задней пары амбулакров, вследствие чего получается своеобразное и очень характерное строение верхней поверхности панциря (рис. 16, *a*). Вершинный щиток расположен на расстоянии, равном $\frac{2}{3}$ длины панциря от его переднего конца. Мадрепорит и передняя левая генитальная пластинка примерно равного размера. Боковые глазные и задние генитальные пластинки несколько меньше их. Передняя глазная пластинка маленькая. Внутри вершинного щитка присутствуют несколько дополнительных пластинок; число их непостоянно (рис.

16, а, б). Задние глазные пластинки на имеющихся экземплярах не видны из-за плохой сохранности.

Туберкуляция на имеющихся в коллекциях панцирях почти не сохранилась. На отдельных участках панцирей видны мелкие равномерно расположенные бугорки.

Размеры. Длина от 35 до 42,5 мм, ширина от 32,5 до 41 мм, высота от 18 до 23 мм. Среднее отношение длины, ширины и высоты 1 : 0,94 : 0,53.

Сравнение. *Pygorhytis pseudoringens* отличается от *Pygorhytis ringens* (Agass.) округлой формой панциря, большими размерами, более задним положением вершинного щитка и краевым положением перипрокта. Наиболее сходен с *Pygorhytis castanea* Desog и *P. magnus* sp. nov. От первого вида отличается менее высоким и более широким панцирем, от второго — меньшими размерами, меньшей относительной высотой и равномерно выпуклой аборальной стороной.

Распространение. Средний келловей Юго-Восточного Крыма (массив Эчки-Даг, Туманова балка на Кара-Даге) и Северного Кавказа (район рек Черка Балкарского и Чегема), келловей Южной Франции.

Материал. В коллекции имеется 15 экз. (8 полных панцирей и 7 обломков различной сохранности). 6 экз. с Северного Кавказа и 9 экз. из Крыма.

Pygorhytis magnus sp. nov.

Табл. II, фиг. 3 и 4

Видовое название *magnus* (лат.) — большой.

Голотип — ПИН, № 2275/4, Юго-Восточный Крым, Кара-Даг (Кордонная балка), из глыб среднекелловейских известняков в толще янышарского горизонта.

Описание. Панцирь округлой формы со слегка заостренным задним концом. Верхняя сторона панциря неравномерно выпуклая — вершина смещена несколько вперед, отчего сбоку панцирь имеет несимметричные очертания. Перистом почти центральный, слегка сдвинутый от центра в сторону переднего края. Перипрокт маргинальный, каплевидный. Строение амбулакров и интерамбулакров очень сходно со строением этих частей у *Pygorhytis pseudoringens*. Строение вершинного щитка в деталях рассмотреть не удалось; судя по общим очертаниям, он также сходен с вершинными щитком указанного вида.

Размеры.

Экземпляры	Длина Д	Ширина Ш	Высота В	Д	Ш	В
Голотип — 2275/4	55	52	33,5	1	0,94	0,61
2275/3	57	53,5	34	1	0,94	0,60
2275/7	60	58,5	35,5	1	0,97	0,59

Сравнение. Отличается от наиболее близкого вида *P. pseudoringens* (Cott.) более крупными общими размерами, несколько большей относительной высотой и неравномерной выпуклостью аборальной стороны. От *P. castanea* (Des.) отличается значительно большими размерами и почти круглой формой панциря.

Распространение. Верхняя юра, средний келловей Юго-Восточного Крыма (г. Кара-Даг в районе пос. Планерское).

Материал. Три полных панциря средней сохранности и несколько обломков.

Pygorhytis castanea (Desor, 1858)

Табл. III, фиг. 1; рис. 17

Collyrites castanea: Desor, 1858, p. 207; Cotteau, 1867—1874, p. 69, pl. 15, fig. 1—9; Desor, Lorient, 1868—1872, p. 359, pl. 57, fig. 9—11.
Pygorhytis tumulus: Gregory, 1900, p. II, pl. 2, fig. 6, 7.
Pygorhytis castanea: Beurlen, 1934, S. 57, Abb. 3g.

Описание. Панцирь овальный, слегка суживающийся к заднему краю, высокий. Аборальная сторона равномерно выпуклая. Перегиб панциря на оральную сторону очень плавный со всех сторон. Области интерамбулакров на оральной стороне выпуклые. Приротовые части и перистом слегка погруженные. Перистом круглый, слегка смещенный от центра в сторону переднего края. Перипрокт маргинальный.



Рис. 17. *Pygorhytis castanea* (Desor), ПИН, № 2281/2; вершинный щиток ($\times 9$); Юго-Восточный Крым, верхняя юра, верхний келловей

Строение амбулакральных и интерамбулакральных полей очень сходно с видом *P. pseudoringens*.

Вершинный щиток смещен от центра панциря в сторону его заднего края; его расстояние от переднего края равно $\frac{2}{3}$ общей длины панциря. Вершинный щиток у изученного экземпляра (рис. 17) довольно узкий. Две дополнительные пластинки разделяют боковые глазные и частично задние генитальные. В задней части щитка имеются еще три дополнительные пластинки — одна из них вклинивается между задними генитальными, две другие располагаются вслед за генитальными.

Туберкуляция на имеющихся панцирях не сохранилась.

Размеры полного экземпляра (2281/2): длина (Д) — 32 мм; ширина (Ш) — 26,5 мм; высота 23 мм; Д : Ш : В = 1 : 0,83 : 0,72.

Сравнение. Наиболее близок к *P. pseudoringens* и *P. magnus*. Отличается от первого вида более высоким панцирем и более узким вершинным щитком. От обоих видов отличается овальной формой панциря и меньшими размерами.

Распространение. Средний (?) и верхний келловей Юго-Восточного Крыма (Туманова балка на Кара-Даге, мыс Меганом); келловей Южной Франции, Швейцарии и Индии (Кач).

Материал. Один целый и несколько фрагментарных панцирей.

Род *Cyclolampas* Pomel, 1883

Cyclolampas: Pomel, 1883, p. 51; Lambert, Thiéry, 1924, p. 391; Beurlen, 1934, S. 58; Mortensen, 1950, p. 17; Termier, Termier, 1953, p. 928; Wagner, Durham, 1966, p. 52f.

Типовой вид: *Disaster vultzii* Agassiz, 1839, верхний оксфорд Франции (рис. 18, а, б).

Диагноз. Панцирь округлый, иногда несколько удлинено-овальный. Перипрокт маргинальный или инфрамаргинальный. Задние глазные

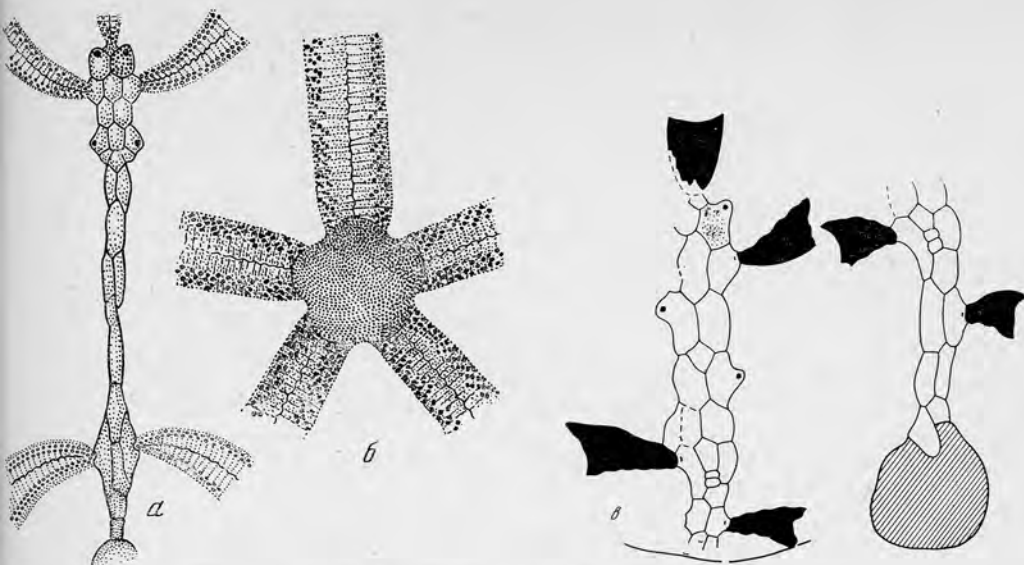


Рис. 18. *Cyclolampas voltzii* (Agassiz)

a — вершинный щиток; *b* — приготовые части амбулакров (Cotteau, 1867—1874, табл. 140, фиг. 1—5); Франция, верхний оксфорд (?); *в, г* — *Cyclolampas verneuili* (Cotteau), вершинный щиток: *в* — передняя часть, *г* — задняя часть ($\times 2,6$) (рисунок сделан при разных поворотах панциря); Польша, Пенны, с. Кремпахи, верхняя юра, титон

пластинки не контактируют с перипроктом. Могут присутствовать катенальные пластинки.

Сравнение. Основные отличия от родов *Orbignyana* и *Pygorhytis* в том, что задние глазные пластинки не контактируют с перипроктом. По общему облику панциря и положению перипрокта очень напоминает виды *Pygorhytis* группы «*pseudoringens*».

Состав. Кроме типового вида еще один вид — *C. verneuili* Cotteau, 1870 (рис. 18, *в, г*; табл. III, фиг. 2).

Распространение. Оксфорд — титон Средней и Южной Европы и Северной Африки.

Род *Grasia* Michelin, 1854

Grasia: Michelin, 1854, p. 439; Lambert, Thiéry, 1924, p. 392; Beurlen, 1934, S. 62; Mortensen, 1950, p. 18; Termier, Termier, 1953, p. 928; Wagner, Durham, 1966, p. 526.

Типовой вид: *Hyboclypus elongata* Gras, 1852, оксфорд (порак) Франции (табл. III, фиг. 3).

Диагноз. Панцирь субцилиндрический, сильно удлинненный (ширина примерно в 2 раза меньше длины), с заостренным передним и вогнутым задним концом. Перипрокт крупных размеров, расположен на аборальной стороне у самого заднего края панциря в довольно глубокой, но короткой борозде. Передняя часть вершинного щитка приближена к переднему краю панциря. Задние глазные пластинки не контактируют с перипроктом.

Сравнение. Этот род резко отличается от других родов подсемейства своей несбычной формой и большой удлинненностью панциря.

Состав. Род монотипический.

Распространение. Оксфорд Южной Франции.

Д и а г н о з. Панцирь удлиненно-овальный, обычно со слабо выраженной передней бороздой. Перистом передний. Перипрокт супрамаргинальный. Вершинный щиток больших размеров с интеркалярными глазными пластинками. От передней части вершинного щитка протягивается к задним глазным пластинкам сплошная или прерывистая цепочка катенальных пластинок. Иногда катенальные пластинки отсутствуют. Филлодии развиты хорошо; имеются окклюдированные пластинки.

С р а в н е н и е. От подсемейства *Pygorhytinae* отличается удлиненной формой панциря, передним перистомом и присутствующей иногда передней бороздой. От подсемейства *Collygorinae* отличается супрамаргинальным перипроктом, слабой дифференциацией пластрона и присутствием окклюдированных пластинок в филлодиях.

С о с т а в. Два рода: *Pygomalus* Pomel, 1883 и *Collyrites* Des Moulins, 1835.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Байос — валанжин Европы, Северной Африки, Средней Азии и Индии.

Род *Pygomalus* Pomel, 1883

Pygomalus: Pomel, 1883, p. 51; Lambert, Thiéry, 1924, p. 390 (part.), Beurlen, 1934, S. 64; Mortensen, 1950, p. 19; Termier, Termier, 1953, p. 928; Jesionek-Szymańska, 1963, p. 363; Пославская, Соловьев, 1964, стр. 715; Wagner, Durham, 1966, p. 527.

Pygorhytis: Lambert, Thiéry, 1924, p. 390 (part)

Т и п о в о й в и д: *Spatangites ovalis* Leske, 1778, бат Западной Европы.

Д и а г н о з. Панцирь удлиненно-овальный. Передняя борозда бывает выражена только ниже амбитуса. Перипрокт супрамаргинальный, высокий, задние глазные пластинки соприкасаются с перипроктом. Катенальные пластинки присутствуют в небольшом числе или отсутствуют совсем.

С р а в н е н и е. Род *Pygomalus* сходен с *Collyrites*; отличается от него менее выраженной передней бороздой и тем, что задние глазные пластинки контактируют с перипроктом.

С о с т а в. Пять видов: *Pygomalus prior* Desor, 1858; *P. analis* Agassiz, 1836; *P. ovalis* Leske, 1778; *P. pictaviensis* Lambert et Thiéry, 1909—1925; *P. excentricus* Goldfuss, 1826—1833.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Юра (синемюр — нижний келловей, оксфорд?) Западной Европы, Кавказа и Средней Азии.

Pygomalus analis (Agassiz, 1836)

Табл. IV, фиг. 1—3; рис. 19, 20

Disaster analis: Agassiz, 1836, S. 183.

Collyrites ovalis: Cotteau, Triger, 1855—1869, pl. VIII, fig. 7—9; Wright, 1857—1878, pl. XXIII, fig. 1; Cotteau, 1867—1874, pl. VIII, fig. 6—12; Desor, Lorient, 1868—1872, pl. LXIII, fig. 1—6.

Disaster ovalis: Quenstedt, 1875, Taf. 84, fig. 7—9.

Disaster avellana: Quenstedt, 1875, Taf. 84, fig. 13.

Pygomalus analis: Beurlen, 1934, Abb. 9, fig. a—e; Jesionek, 1956, fig. 1—15.

О п и с а н и е. Панцирь овальный, с шириной почти равной длине. Аборальная сторона равномерно-выпуклая, оральная сторона уплощенная. Перегиб панциря на аборальную сторону плавный и равномерный со всех сторон. Передняя борозда слабо намечается в области амбитуса, переходит на оральную сторону, где она несколько углубляется, и доходит до перистома.

Перистом округлый или округло-пентагональный, расположен на расстоянии, равном приблизительно $\frac{1}{3}$ длины панциря от его переднего края.

Перипрокт супрамаргинальный, расположен в верхней части слабо намечающейся вертикальной или несколько наклонной задней ареи.

Амбулакры передней пары слабо изогнуты выпуклостью назад, задней пары — выпуклостью вперед. Вершины последних подходят к верхней части перипрокта. Амбулакральные пластинки высокие с мелкими двускатными порами. В приротовых частях поры расположены густо, двурядно. Окклюдируемые пластинки присутствуют во всех пяти амбулакрах.

Интерамбулакры широкие. Интерамбулакральные пластинки высокие. Вершинный щиток расположен на расстоянии, примерно равном $\frac{1}{3}$ длины панциря от его переднего края.

Мадрепорит несколько крупнее остальных (генитальных и глазных) пластинок, которые имеют почти одинаковые размеры, за исключением передней глазной, которая значительно меньше их по величине. Может присутствовать одна дополнительная пластинка, вклинивающаяся на стыке боковых глазных и задних генитальных пластинок. Характер

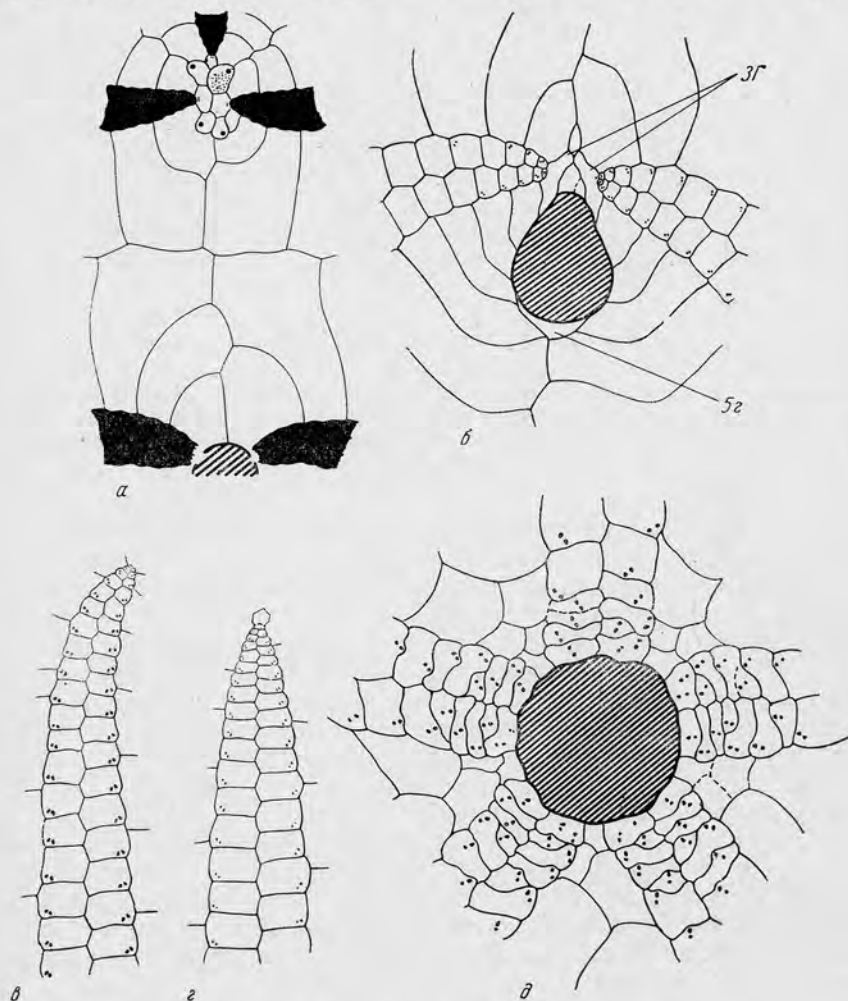


Рис. 19. *Pygomalus analis* (Agassiz)

а — ПИН, № 2513/149; часть верхней поверхности с вершинным щитком ($\times 4$); б — г — ПИН, № 2513/1; б — область перипрокта, видны задние глазные пластинки (3г) и 5-я генитальная (5г) ($\times 7$); в — II амбулакр ($\times 7$); г — III амбулакр ($\times 7$); д — ПИН, № 2513/128; приротовая область панциря ($\times 8$); хр. Б. Балхан, верхняя юра, нижний келловей

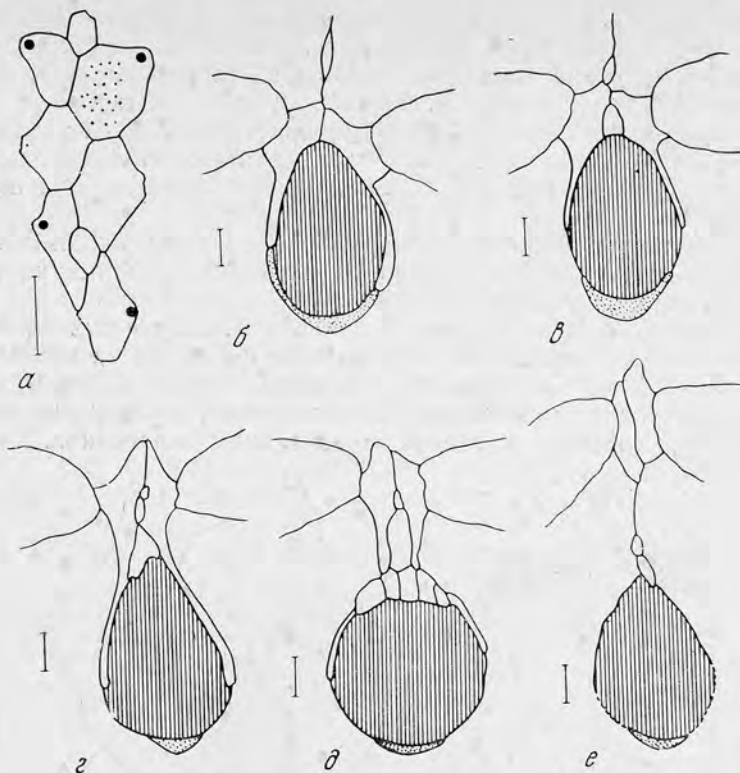


Рис. 20. *Pygomalus analis* (Agassiz)

а — передняя часть вершинного щитка с одной дополнительной пластинкой; *б — е* — область перипрокта с задними глазными пластинками, виден постепенный процесс отделения задних глазных пластинок от перипрокта и уменьшение размеров задней генитальной; длина масштабной линии 1 мм (Jesionek-Szymańska, 1963); *а — г* — Польша, средняя юра, верхний бат; *д, е* — Польша, верхняя юра, нижний келловей

взаимоотношения задних глазных пластинок и 5-й генитальной с перипроктом изменчив. Как показала Есенек-Шиманская (рис. 20, *б — е*), может наблюдаться постепенный процесс отделения задних глазных от перипрокта и редукция 5-й генитальной.

Катенальные пластинки отсутствуют или имеются в небольшом количестве. Туберкуляция равномерная. На оральной стороне туберкулы крупные и расположены несколько гуще на интерамбулакрах. Пространство между туберкулами заполнено мелкими гранулами.

Размеры. Длина от 20 до 33 мм, ширина от 19 до 30 мм, высота от 16,5 до 23 мм.

Среднее отношение длины, ширины и высоты 1 : 0,92 : 0,74.

Сравнение. Описываемый вид сходен с *Pygomalus ovalis* (Leske), отличается от него равномерно-выпуклой аборальной стороной, а также почти вертикальной задней ареей. У *Pygomalus ovalis* довольно резко выражена неравномерная выпуклость аборальной стороны, высшая точка которой лежит в области вершинного щитка, а задняя ареея имеет отчетливый наклон вперед.

Распространение. Нижний келловей хр. Б. Балхан (Туркмения); очень редко в нижнем келловее Северного Кавказа (р. Урух); байос, бат и нижний келловей Западной Европы.

Материал. Около 100 экз. из хр. Б. Балхан (район родника Сакка, оврага Ташлы-Дере, г. Кяриз и др.), 2 экз. с Северного Кавказа (р. Урух).

Род *Collyrites* Des Moulins, 1835

Collyrites: Des Moulins, 1835, p. 212; Pomel, 1883, p. 50; Lambert, Ttiéry, 1924, p. 391; Beurien, 1934, S. 79; Mortensen, 1950, p. 20; Termier, Termier, 1953, p. 929; Пославская, Соловьев, 1964, стр. 175; Wagner, Durham, 1966, p. 525.

Типовой вид: *Ananchytes elliptica* Lamarck, 1816, келловой Франции (табл. IV, фиг. 4; рис. 21).

Диагноз. Панцирь продольно-овальный с более или менее выраженной передней бороздой, реже без нее. Перипрокт супрамаргинальный, иногда почти краевой. Задние глазные пластинки не контактируют с перипроктом. Катенальные пластинки имеются.

Сравнение. Основное отличие рода *Collyrites* от близкого рода *Pygomalus* в отсутствие контакта задних глазных пластинок с перипроктом.

Замечания. Иногда в составе рода рассматривается два подрода: *Collyrites (Collyrites)* Des Moulins с типовым видом *C. elliptica* (Lam.) и *Collyrites (Cardiopelta)* Pomel с типовым видом *C. bicordata* (Leske). Первый из них характеризуется сильным развитием катенальных пластинок (рис. 21) и почти отсутствующей передней бороздой. Для второго характерно сокращение числа катенальных пластинок и большее развитие передней борозды. По-видимому, границы между этими подродами нечеткие, поэтому в данной работе мы не принимаем подразделение этого рода на подроды.

Состав. Более десяти видов: *Collyrites elliptica* Lamarck, 1816; *C. dorsalis* Agassiz et Desor, 1847; *C. conica* Cotteau 1849—1856; *C. chan-*

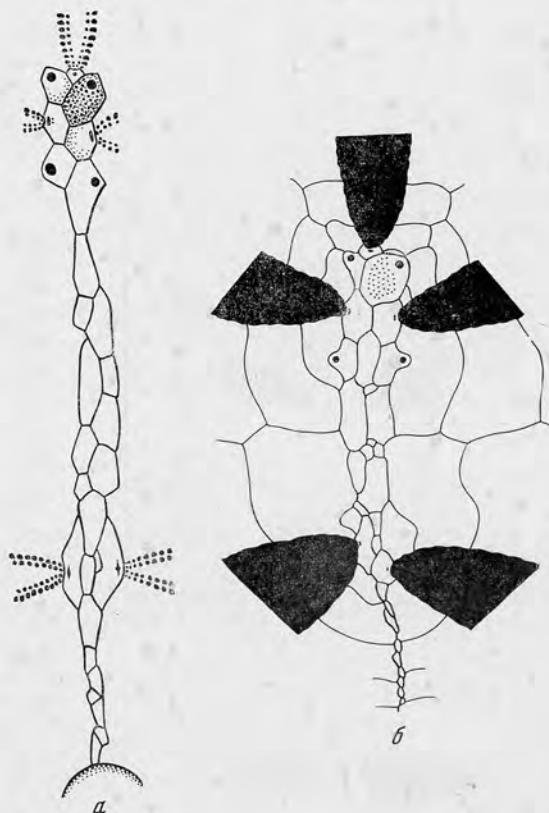


Рис. 21. *Collyrites elliptica* (Lamarck)

- а — вершинный щиток (увеличено) (Cotteau, 1867—1874, табл. II, фиг. 8,7); Франция, верхняя юра, келловой;
б — № 587 (коллекция Львовского университета); вершинный щиток (X 4); Южная Франция, средняя юра

garnieri Cotteau, 1884; *C. pasilliensis* Valette, 1907; *C. loryi* Gras, 1852; *C. bicordata* Leske, 1778; *C. capistrata* Goldfuss, 1826—1833; *C. oblonga* Orbigny, 1853; *C. acuta* Desor, 1842; *C. pinguis* Desor, 1858; *C. tuarkyrensis* Poretzkaja, 1962.

Распространение. Бат — валанжин (?) Европы, Северной Африки, Средней Азии и Индии.

Collyrites pinguis Desor, 1858

Табл. IV, фиг. 5; табл. V, фиг. 1—3; рис. 22

Dysaster ovalis: Desor, 1842, p. 15, tab. III, fig. 21—23.

Collyrites pinguis: Desor, 1858, p. 205.

Collyrites bicordata: Cotteau, 1867—1874, pl. XXI, fig. 4, 5, 7.

Collyrites dorsalis: Cotteau, 1867—1874, pl. XIII, fig. 1—10.

Описание. Панцирь удлинено-овальный, несколько усеченный сзади, довольно низкий. Аборальная сторона заметно выпуклая, оральная — уплощенная, со слабо выраженным килем в области непарного интерамбулакра.

Передняя борозда, слабо выраженная на аборальной стороне, более глубокая на участке между амбитусом и перистомом.

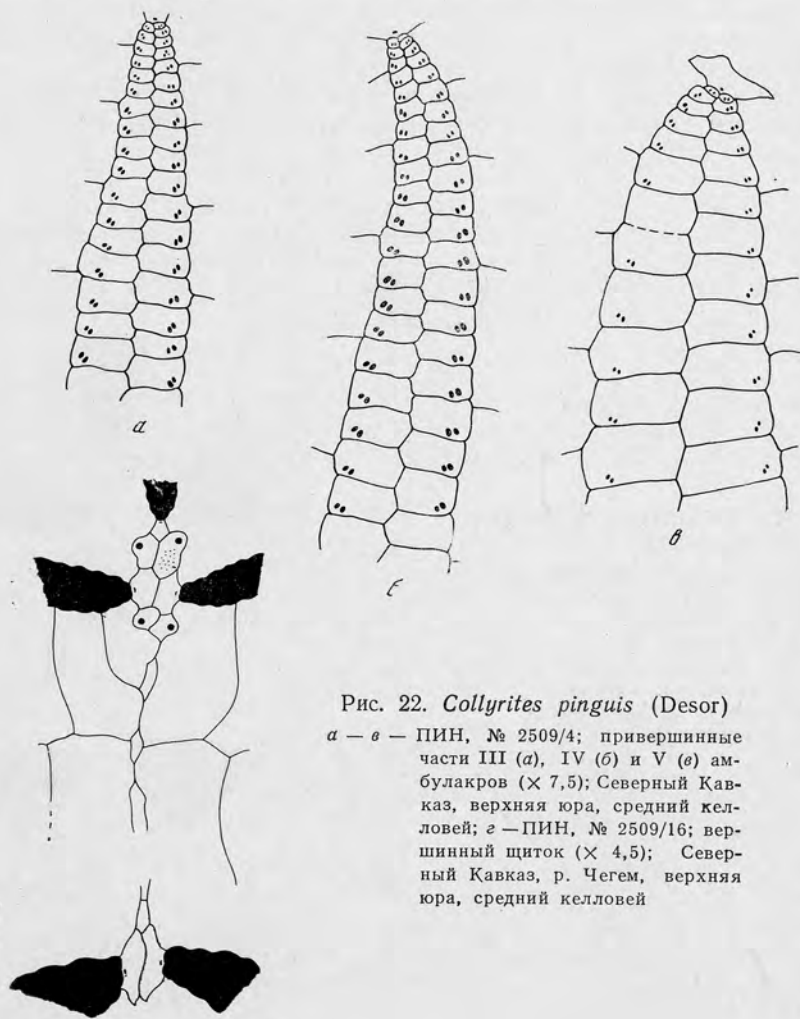


Рис. 22. *Collyrites pinguis* (Desor)

a — c — ПИН, № 2509/4; привершинные части III (*a*), IV (*b*) и V (*c*) амбулакров ($\times 7,5$); Северный Кавказ, верхняя юра, средний келловей; *d* — ПИН, № 2509/16; вершинный щиток ($\times 4,5$); Северный Кавказ, р. Чегем, верхняя юра, средний келловей

Задняя арча небольшая, вертикальная или слабо наклонная, отчетливо выражена на участке от верхней части перипрокта до амбигуса.

Перистом округлый или округло-пентагональный, расположенный на расстоянии, равном $\frac{1}{4}$ длины панциря от его переднего края. Плоскость перистома горизонтальная.

Перипрокт каплевидный.

Амбулакры узкие, слабо изогнутые у своих вершин (рис. 22, а — в). Амбулакральные пластинки на аборальной стороне довольно высокие; в середине аборальной стороны высота пластинки всего в 1,5 раза меньше ее ширины. Амбулакральные поры мелкие, особенно в амбулакрах задней пары.

Строение притовых частей амбулакров аналогично строению этих частей у вида *C. acuta* (Des.).

Строение интерамбулакров и соотношение их с амбулакрами также очень сходно с указанным видом.

Элементы вершинного щитка расположены так же, как у *C. acuta* (Des.). Мадрепорит несколько крупнее остальных генитальных пластинок. Пары генитальных и глазных пластинок тесно примыкают друг к другу (не наблюдается сильного растяжения элементов щитка и отрыва задних генитальных, как у предыдущего вида). Задние глазные довольно крупные, удлинённые и расположены более или менее симметрично. Катенальные пластинки крупные, цепочка катенальных пластинок прерывистая (рис. 22, з).

Туберкуляция сходна с туберкуляцией вида *C. acuta* (Des.).

Размеры. Длина от 28,5 до 51,5, ширина от 27 до 48 мм, высота от 18,5 до 28 мм. Среднее отношение длины, ширины и высоты 1,6:0,94:0,58.

Сравнение. Отличается от наиболее близкого вида *C. acuta* (Des.) большими размерами, четко выраженной задней ареей, более высокими амбулакральными пластинками в привершинных частях амбулакров тривиума и более мелкими амбулакральными порами. В строении вершинного щитка отличия между этими видами проявляются, в основном, в меньшей растянутости его элементов в передне-заднем направлении у *C. pinguis* (Des.).

Распространение. Средний келловей Юго-Восточного Крыма (Кара-Даг, г. Перчем в районе Судака), Северного Кавказа и центрального Дагестана. Вид часто встречается с *C. acuta* (Des.), но более редкий.

Материал. Более 200 экз.— 56 с Северного Кавказа (бассейн рек Черка, Чегема и Баксана); более 100 экз. из Дагестана (бассейн рек Аварское Койсу и Казикумухское Койсу) и около 5 экз. из Юго-Восточного Крыма.

Collyrites acuta (Desor, 1842)

Табл. V, фиг. 4; табл. VI, фиг. 1—6; табл. VII, фиг. 1—3, рис. 23 и 24.

Dysaster acutus: Desor, 1842, p. 19, Tab. 3, fig. 15—17.

Dysaster ellipticus: Desor, 1842, p. 12, Tab. 2, fig. 5—7.

Collyrites acuta: Cotteau, 1867—1874, p. 71, pl. 16, fig. 5—6.

Collyrites Loewinsoni: Spendiaroff, 1898, S. 201, fig. 16.

Collyrites bicordata var. *acuta*: Beurlen, 1934, S. 91, Abb. 14b.

Описание. Форма панциря изменчива — от почти правильной овальной до округло-треугольной. Оральная сторона уплощенная, аборальная — слабо выпуклая. Наивысшая точка панциря лежит в области вершинного щитка или несколько сзади от него. Перегиб панциря на аборальную сторону спереди и по бокам плавный, сзади несколько более резкий.

Передняя борозда, слабо намечающаяся на аборальной стороне, наиболее резко выражена в области амбигуса, переходит на оральную сторону и доходит до перистоста.

Перистом округлый или округло-пентагональный, слабо углубленный, расположен на расстоянии, равном $\frac{1}{4}$ общей длины панциря от его переднего края. Плоскость перистоста направлена вниз. Перипрокт каплевидный, супрамаргинальный, но расположенный низко. Задняя аррея почти не выражена. Амбулакры передней пары на аборальной стороне слабо изогнуты выпуклостью назад. Амбулакры задней пары несколько шире передних и изгибаются выпуклостью вперед, или почти прямые. Амбулакральные пластинки низкие на аборальной стороне; на оральной стороне — более высокие, особенно в полях задней пары, где они вытянуты в продольном направлении. Амбулакральные поры двускатные, в области амбигуса и на оральной стороне расположены редко и в значительной степени редуцированы. В привершинных частях амбулакров бивиума поры несколько мельче, чем в амбулакрах тривиума (рис. 23, а—в). В приротовых частях 5—6 пар пластинок низкие с извилистыми границами и густо расположенными порами, образуют филлодии. В парных амбулакрах имеются окклюдированные пластинки. В непарном поле они, как правило, отсутствуют (рис. 23, г).

Интерамбулакры широкие, особенно задние парные, которые на аборальной стороне в 4—5 раз шире амбулакров. Интерамбулакральные пластинки высокие, равные по высоте 4—5 амбулакральным.

В приротовых частях в каждом интерамбулакральном поле с одной ротовой пластинкой, очень маленькой и сжатой с боков подходящими ко рту амбулакральными полями, обычно граничат две следующие за ней пластинки. Однако на некоторых экземплярах это расположение нарушается, иногда в одном-двух полях, а иногда и во всех пяти, и к приротовой пластинке примыкает одна интерамбулакральная пластинка, образуя примитивную меридоплакоидную структуру (рис. 23, г).

Вершинный щиток, расположенный приблизительно на расстоянии $\frac{1}{3}$ общей длины панциря от его переднего края, как правило, сильно растянут в длину. Мадрепорит несколько крупнее остальных генитальных пластинок. Левая передняя генитальная небольшого размера и у большинства экземпляров не контактирует с боковыми глазными. Задние генитальные обычно очень вытянуты в длину; расположение их и форма очень изменчивы (рис. 24). Передняя глазная пластинка значительно меньше остальных. Задние глазные — крупные, отодвинуты от передней части щитка на расстояние, равное примерно половине длины панциря. Катенальные пластинки мелкие, вытянутые. Форма и размеры их очень изменчивы. Цепочка катенальных пластинок прерывистая, режет — сплошная.

Туберкуляция аборальной поверхности равномерная. Туберкулы расположены редко, пространство между ними заполнено многочисленными мелкими гранулами. На оральной стороне туберкулы более крупные и расположены значительно гуще на интерамбулакрах, чем на амбулакрах; амбулакральные поля задней пары почти лишены туберкулов.

Размеры. Длина от 25 до 40 мм, ширина от 22 до 38 мм, высота от 14 до 21 мм.

Среднее отношение длины, ширины и высоты 1 : 0,92 : 0,54.

Сравнение. *Collyrites acuta* отличается от *Collyrites bicordata* (Leske) меньшей высотой панциря и слабо развитой передней бороздой; от *Collyrites capistrata* (Goldf.) — более высоким положением перипрокта. От *Collyrites pinguis* (Desor) отличается фактическим отсутствием задней арреи, обычно заостренным задним концом, строением вершинного щитка — большей растянутостью его элементов в передне-заднем на-

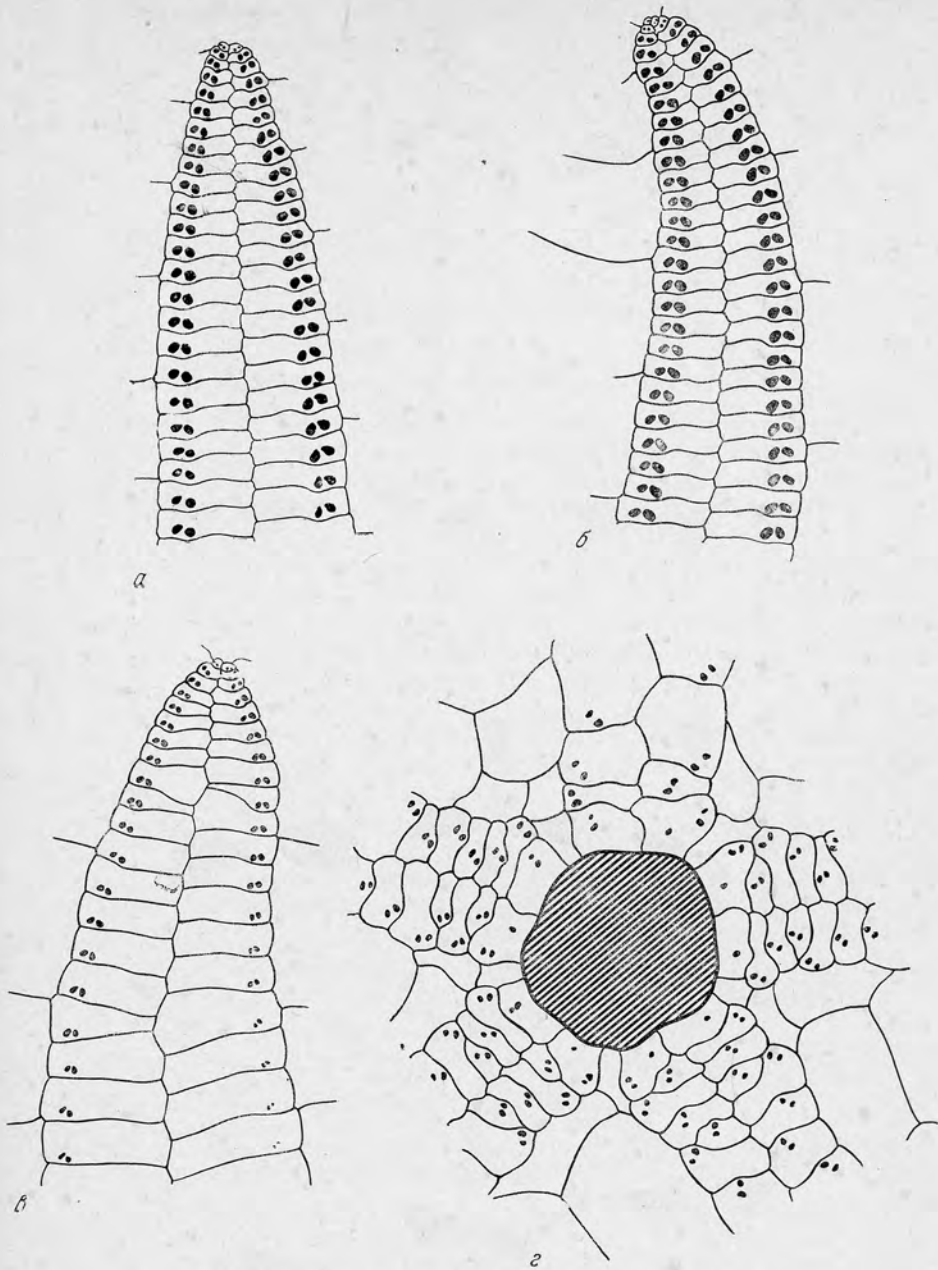


Рис. 23. *Collyrites acuta* (Desor), ПИН, № 2509/5

a — c — привершинные части III (*a*), IV (*b*) и V (*c*) амбулакров; *d* — приротовые части панциря, в амбулакрах видны окклюдированные пластинки, в 1, 2 и 4-м интерамбулакрах с приротовой пластинкой контактирует одна следующая за ней пластинка (× 7,5); Северный Кавказ, верхняя юра, средний келловей

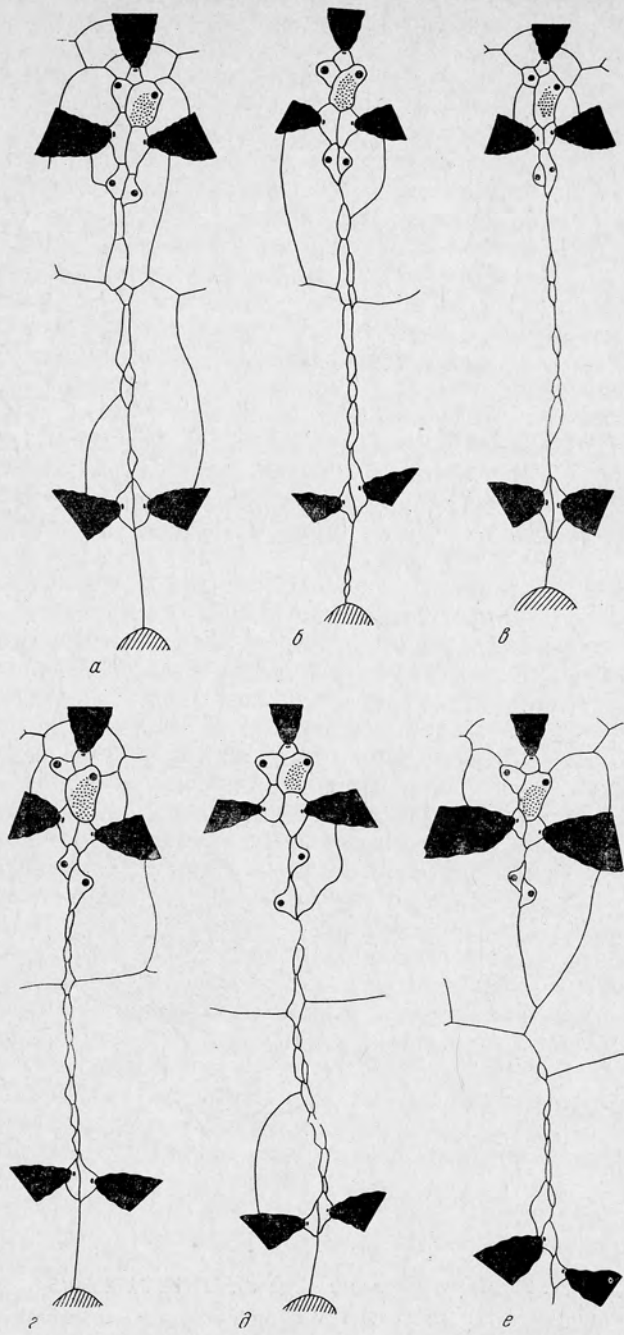


Рис. 24. Изменчивость в строении верхнего щитка *Collyrites acuta* (Desor)
 а — ПИН, № 2509/10; б — ПИН, № 2509/11; в — ПИН, № 2509/12; г — ПИН, № 2509/13; д — ПИН, № 2509/14; е — ПИН, № 2509/15 (× 4—5); Северный Кавказ, верхняя юра, средний келловей

правлении, более низкими амбулакральными пластинками и более крупными амбулакральными порами.

Распространение. Средний келловей Юго-Восточного Крыма (гора Кара-Даг, гора Эчки-Даг, гора Перчем в районе Судака), Северного Кавказа, Центрального Дагестана, хр. Б. Балхан в Западной Туркмении и Юго-Восточного Памира, келловей Западной Европы.

Материал. Около 600 экз. с Северного Кавказа (бассейн рек Черек, Чегем, Баксан); 350 экз. из Дагестана (Цудахар, Гуниб, Голотль, Карадах); 20 экз. с Памира (бассейн р. Истык).

Collyrites tuarkyrensis Poretzkaja, 1962

Табл. VIII, фиг. 1, 2

Collyrites tuarkyrensis: Порецкая, 1962, стр. 92, табл. XXX, фиг. 3.

Описание. Панцирь удлинненно-овальный, высокий. Передняя борозда начинается у вершинного щитка или несколько ниже его. Задняя арка выражена хорошо; в профиль она образует слабо вогнутую кривую. Обычно хорошо выражен (особенно у крупных экземпляров) выступ заднего края панциря — «пяточный бугор».

Строение амбулакров, интерамбулакров и вершинного щитка сходно со строением этих частей *C. bicordata* (Leske)¹. Порецкая (1962) отмечает наличие внутри вершинного щитка дополнительной пластинки.

Размеры. Длина от 28,5 до 52,5 мм, ширина от 25 до 44 мм, высота от 18 до 34 мм. Среднее отношение длины, ширины и высоты — 1:0,89:0,60.

Сравнение. Очень сходен с *C. bicordata* (Leske). Основное отличие — наличие «пяточного бугра», и, кроме того, бо́льшая относительная высота панциря.

Распространение. Верхней келловей Туаркырской антиклинали в Туркмении.

Материал. Около 350 экз. панцирей (в основном из района коллота Кяфигшем). Большинство панцирей целые и хорошо сохранившие общую форму, но из-за пропитанности кремнеземом изучение тонких деталей морфологии практически невозможно.

Collyrites bicordata (Leske, 1778)

Табл. VIII, фиг. 3 и 4; табл. IX, фиг. 1—4; рис. 25

Spatangites bicordatus: Leske, 1778, S. 180, Taf. 47, fig. 6.

Dysaster truncatus: Desor, 1842: p. 14, tab. 3, fig. 24—26.

Collyrites bicardata: Cotteau, Triger, 1855—1869, pl. XXII, fig. 13; Cotteau, 1867—1874, pl. XXII, fig. 5—6; Desor, Loriol, 1868—1872, pl. LVIII, fig. 7—8; Beurlen, 1934, Abb. 14, fig. a, Abb. 15.

Disaster bicordatus: Quenstedt, 1875, Taf. 84, f. 1, 3.

Collyrites bicordata var. *truncata*: Рябинин, 1913, табл. XXXVI, фиг. 1.

Collyrites bicordatus: Крымгольц, 1949, стр. 106, табл. IX, фиг. 11.

Описание. Панцирь удлинненно-овальный с усеченным задним концом, высокий. Оральная сторона уплощенная с хорошо выраженным килем округло-трапецеидального сечения, начинающимся несколько сзади перистома и протягивающимся до заднего края панциря. Аборальная сторона выпуклая. Перегиб панциря на аборальную сторону плавный, сзади несколько более резкий.

Передняя борозда начинается около вершинного щитка, постепенно углубляясь, доходит до амбитуса и продолжается на оральной стороне до перистома.

¹ В деталях морфологию этих органов рассмотреть не удалось из-за сильного вторичного замещения участков панциря кремнеземом.

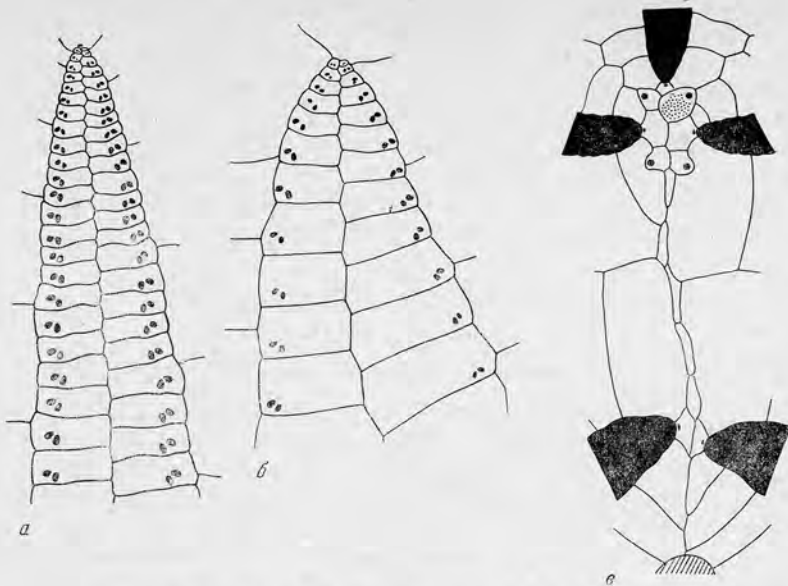


Рис. 25. *Collyrites bicordata* (Leske)

a, б — ПИН, № 2507/1; *a* — III амбулакр; *б* — V амбулакр ($\times 7,5$); Литовская ССР, с. Папиле, верхняя юра, нижний оксфорд; *в* — ПИН, № 2512/2; строение верхинного щитка ($\times 2,5$); УССР, Харьковская обл., с. Протопоповка, верхняя юра, нижний оксфорд

Перистом округлый, слабо углубленный, расположен на расстоянии, равном примерно $\frac{1}{4}$ общей длины панциря от его переднего края. Плоскость перистома обычно горизонтальна или слабо наклонена вперед. Вокруг перистома развито перистомальное кольцо.

Перипрокт овальный или каплевидной формы, расположен в верхней части хорошо выраженной широкой, наклоненной вперед задней ареи.

Амбулакры на аборальной стороне почти прямые, слабо изгибаются лишь у своих вершин — передние парные выпуклостью назад, задние — выпуклостью вперед. Амбулакральные пластинки низкие у вершин, становятся постепенно более высокими у амбитуса и на оральной стороне. Амбулакральные поры двускатные (рис. 25, *a, б*), в области амбитуса и на оральной стороне в значительной степени редуцированы; у перистома в филлодиях — расположены густо.

Интерамбулакры широкие — в 4—5 раз шире амбулакральных полей. Интерамбулакральные пластинки высокие — в области вершин равны по высоте 4—5, а в области амбитуса 2—3 амбулакральным пластинкам.

Вершинный щиток расположен от переднего края панциря на расстоянии, примерно в 1,5 раза меньшем, чем от заднего края. Мадрепорит раза в два больше остальных генитальных пластинок, имеющих приблизительно одинаковый размер. Передняя глазная пластинка маленькая, боковые глазные — крупные, равные по размеру madreporиту. Задние глазные несколько меньше боковых, отодвинуты от передней части верхинного щитка на расстояние, равное 0,3—0,4 общей длины панциря. Катенальные пластинки довольно крупные и число их невелико (рис. 25, *в*).

Туберкуляция аборальной стороны гомогенная. На оральной стороне четко выделяются интерамбулакральные поля, покрытые крупными и довольно густо расположенными бугорками; амбулакральные поля почти лишены туберкулов и покрыты мелкими гранулами.

Размеры. Длина от 32 до 44 мм (длина самого большого неполного экземпляра из Папиле — 54 мм), ширина от 29 до 43 мм, высота от 21 до 31 мм. Среднее отношение длины, ширины и высоты — 1 : 0,41 : 0,65.

Сравнение. *Collyrites bicordata* отличается от *C. acuta* (Des.) большей высотой панциря, хорошо развитой передней бороздой, отчетливо выраженной наклоненной вперед задней ареей, наличием перистомального кольца. Вершинный щиток у *C. bicordata* отличается меньшей растянутостью в продольном направлении, большими размерами и более угловатыми и изометричными пластинками, чем у *C. acuta*. От *C. pinguis* Des. отличается большей относительной высотой панциря, хорошо выраженной передней бороздой и более выпуклой арковидной стороной. От *C. tuarkyrensis* Poretz. отличается несколько большей относительной высотой и отсутствием ясно выраженного «пяточного бугра».

Распространение. Нижний оксфорд (зона *Cardioceras cordatum*) Донецкого кряжа и Литовской ССР, оксфорд Западной Европы.

Материал. 12 экз. из Донецкого кряжа (с. Протопоповка) и 5 экз. из Литвы (с. Папиле). Сохранность средняя.

ПОДСЕМЕЙСТВО COLLYROPSINAE SOLOVJEV, 1966

Диагноз. Панцирь яйцевидный или сердцевидный, с передней бороздой или без нее. Перистом передний. Перипрокт маргинальный или инфрамаргинальный. Вершинный щиток маленький с интеркалярными боковыми глазными пластинками или боковые глазные срастаются с задними генитальными. Амбулакры с высокими пластинками и очень мелкими порами на аборальной стороне. В приротовых частях амбулакров окклюдированные пластинки отсутствуют. Пластрон слабо дифференцирован (гаплостернальный) или меридостернальный. Иногда имеется диффузная анальная фасциола.

Сравнение. От наиболее близкого подсемейства Collyritinae отличается маргинальным или инфрамаргинальным перипроктом, маленькими размерами вершинного щитка (или слиянием боковых глазных и задних генитальных пластинок) и более дифференцированным пластроном.

Состав. Четыре рода: *Collyropsis* Gauthier, 1896; *Tetraromania* Solovjev, gen. nov.; *Corthya* Pomel, 1883; *Cardiolampas*, Pomel, 1883.

Распространение. Верхняя юра (келловей?) — нижний мел (альб) Средней и Южной Европы и Северной Африки.

Род *Collyropsis* Gauthier, 1896

Collyropsis: Gauthier, 1896, p. 22; Lambert, Thiéry, 1924, p. 392; Beurlen, 1934, S. 127 (part.); Mortensen, 1950, p. 25 (part.); Termier, Termier, 1953, p. 929; Пославская, Соловьев, 1964, стр. 176 (part.); Wagner, Durham, 1966, p. 527 (part.).

Типовой вид: *Spatangus carinatus* Leske, 1778, титон Западной Европы (рис. 26, 27).

Диагноз. Панцирь небольших размеров яйцевидный, обычно со слабо выраженный передней бороздой. Перистом передний. Перипрокт маргинальный. Вершинный щиток маленький, удлиненный с интеркалярными глазными пластинками. Пластрон гаплостернальный. Фасциола отсутствует.

Сравнение. Отличается от близкого рода *Tetraromania* свободными II и IV глазными пластинками (у последнего рода они слиты с задними генитальными). От рода *Corthya* отличается наличием передней борозды и более передним положением перистома.

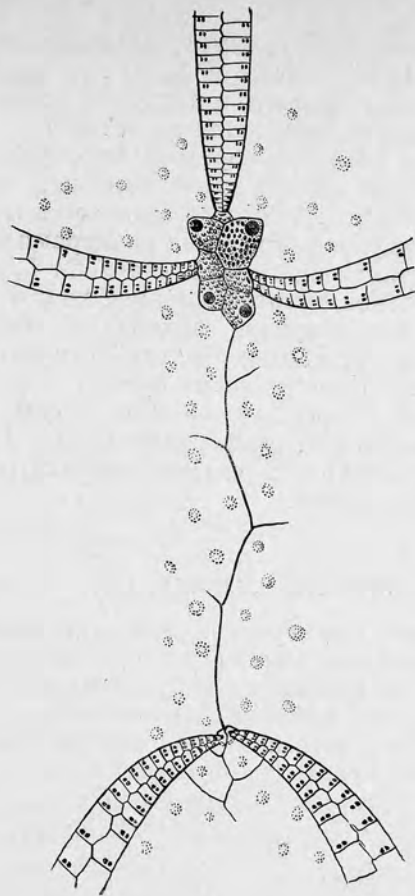
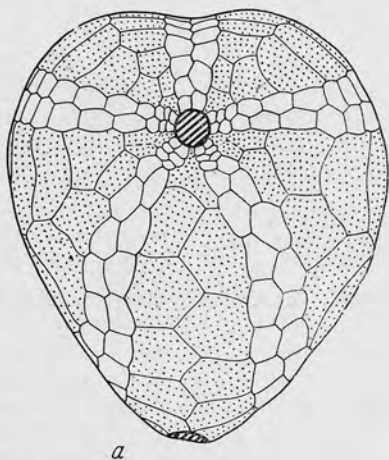


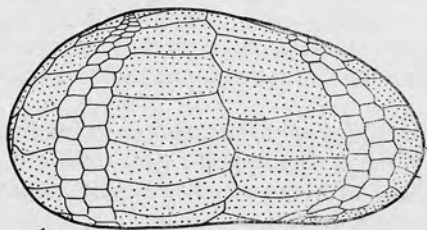
Рис. 26. *Collyropsis carinata* (Leske), верхинный щиток (увеличено) (Cotteau, 1867—1874); Южная Франция, верхняя юра, верхний оксфорд

Рис. 27. *Collyropsis carinata* (Leske), № 594 (коллекция Львовского университета)

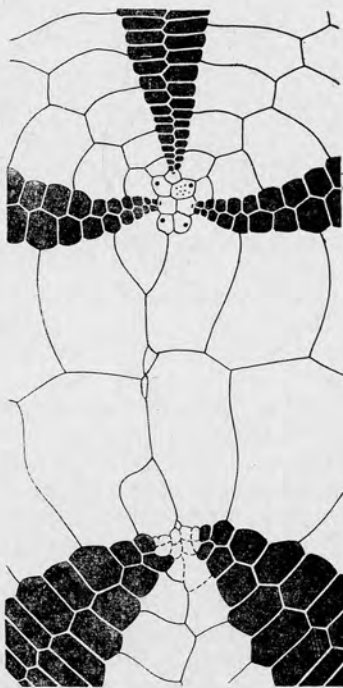
- а — вид снизу;
 - б — вид сбоку (× 2);
 - в — верхинный щиток (× 3);
- Альпы, верхняя юра



а



б



в

Состав. Достоверно к этому роду относятся два вида *Collyropsis carinata* (Leske) и *C. ultimus* sp. nov. Часть видов, относимых ранее к *Collyropsis*, по-видимому, принадлежит роду *Tetraromania*.

Распространение. Верхняя юра (келловей?) — нижний мел (валанжин) Южной Франции, Швейцарии, Моравии, Крыма и Северной Африки (Алжира).

Collyropsis ultimus sp. nov.

Табл. X, фиг. 2 и 3; рис. 28

Видовое название *ultimus* — лат. — последний.

Голотип — ПИН, № 2282/1, Юго-Западный Крым, с. Кучки, берриас.

Описание. Панцирь округло-треугольной формы с уплощенной оральной поверхностью и слабо выпуклой аборальной стороной. Перегиб панциря на аборальную сторону довольно резкий. Передняя борозда начинается у вершинного щитка, расширяется у амбигуса и протягивается до перистомы.

Перистом округлый, расположенный на расстоянии, равном приблизительно $\frac{1}{4}$ длины панциря от его переднего края. Плоскость перистомы направлена вниз.

Перипрокт овальной формы, инфрамаргинальный.

Амбулакры на оральной поверхности несколько уже интерамбулакров. В полях задней пары амбулакральные пластинки довольно сильно растянуты в переднезаднем направлении. Амбулакральные поры очень мелкие.

Интерамбулакральные пластинки высокие.

Пластрон гаплостернальный — с вытянутой треугольной притротовой пластинкой граничат две следующие за ней пластинки (рис. 28, б).

Вершинный щиток очень маленьких размеров, типичный удлинненный с интеркалярными боковыми глазными пластинками. Задние глазные

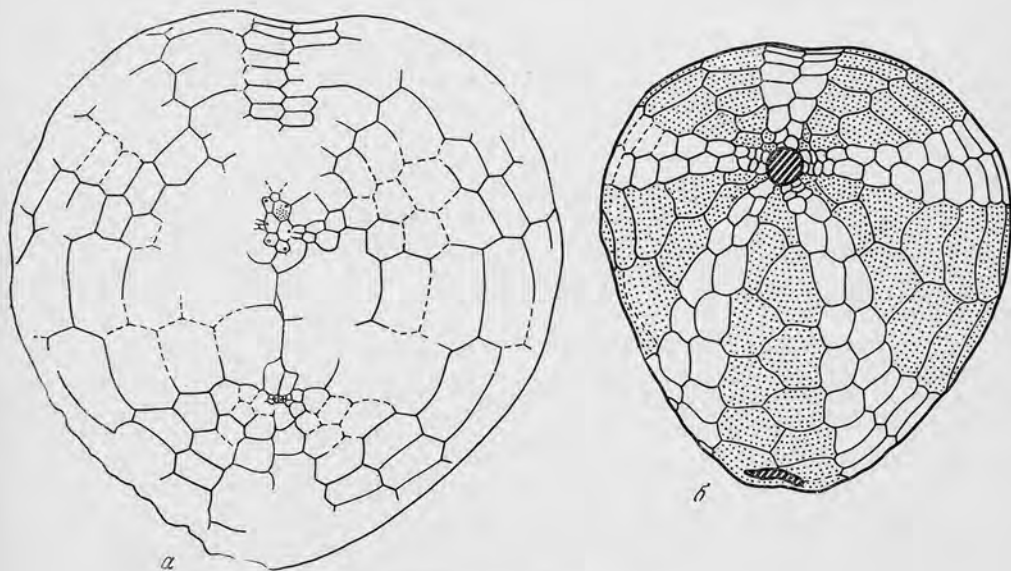


Рис. 28. *Collyropsis ultimus* sp. nov.

а — ПИН, № 2282/2; строение верхней поверхности панциря ($\times 2,5$); б — ПИН, № 2282/1; голотип; строение нижней поверхности панциря ($\times 1,8$); Юго-Западный Крым, с. Кучки, нижний мел, берриас

очень маленькие, изометричные. Посредине расстояния между передней частью щитка и задними глазными пластинками имеется одна маленькая, близкая по форме к ромбической, катенальная пластинка (рис. 28, а).

Туберкуляция оральной поверхности неравномерная — туберкулы расположены гуще на интерамбулакрах. Амбулакральные поля задней пары лишены туберкулов.

Размеры. Длина от 25 до 35 мм, ширина от 24 до 30 мм, высота от 13 до 17 мм.

Среднее отношение длины, ширины и высоты 1 : 0,9 : 0,5.

Сравнение. От наиболее близкого вида *C. carinata* (Leske) отличается более широким панцирем и более широкими амбулакральными полями.

Распространение. Берриас Юго-Западного Крыма.

Материал. В коллекции около 20 панцирей из Юго-Западного Крыма (с. Кучки, басс. р. Черной; р. Бельбек) — почти все плохой сохранности. Детали строения видны на четырех экземплярах.

Род *Tetraromania* gen. nov.

Родовое название от tetra (греч.) — четыре и имени Роман.

Типовой вид: *Dysaster ovulum* Desor, 1842, неоком Швейцарии.

Диагноз. Панцирь небольшой, яйцевидный, с умеренно развитой передней бороздой. Перистом передний, перипрокт маргинальный или инфрамаргинальный. Вершинный щиток маленький со слившимися боковыми глазными и задними генитальными пластинками. Амбулакры широкие, почти равные по ширине интерамбулакрам, с очень мелкими порами. Пластрон гаплостернальный или меридостернальный. Может присутствовать диффузная анальная фасциола.

Сравнение. Отличается от *Collyropsis* слившимися боковыми глазными и задними генитальными пластинками и присутствием у некоторых видов анальной фасциолы. От рода *Corthyia* отличается наличием передней борозды и более сдвинутым к переднему краю перистомом.

Состав. Несколько видов. Достоверно относятся к этому роду *Tetraromania jaccardi* (Desor, 1869); *T. ovulum* (Desor, 1842) и *T. sp.*

Распространение. Верхняя юра (?) — нижний мел (альб).

Tetraromania jaccardi (Desor, 1869).

Табл. X, фиг. 4, 5; рис. 29

Collyrites jaccardi: Desor, 1869, p. 158; Loriol, 1873, p. 299, pl. XXXII, fig. 12—14.

Collyropsis jaccardi: Beurlen, 1934, Abb. 25, fig. g; Пославская, 1960, стр. 392, табл. I, фиг. 4.

Описание. Панцирь низкий. Форма панциря варьирует от яйцевидной, слегка заостренной сзади до округло-треугольной. Угловатость бывает более выражена у молодых экземпляров. Оральная сторона уплощенная, аборальная выпуклая. Перегиб панциря на аборальную сторону довольно резкий. Неглубокая передняя борозда начинается несколько выше амбитуса и протягивается до перистоста.

Перистом круглый, расположен на расстоянии $\frac{1}{4}$ длины панциря от его переднего края. Плоскость перистоста направлена вниз. Перипрокт маргинальный, плоскость его ориентирована назад.

Амбулакры близки по ширине к интерамбулакрам. Амбулакральные пластинки высокие. Амбулакральные поры очень мелкие.

Интерамбулакральные пластинки высокие. Пластрон гаплостернальный, близкий к меридостернальному — с приротовой пластинкой грани-

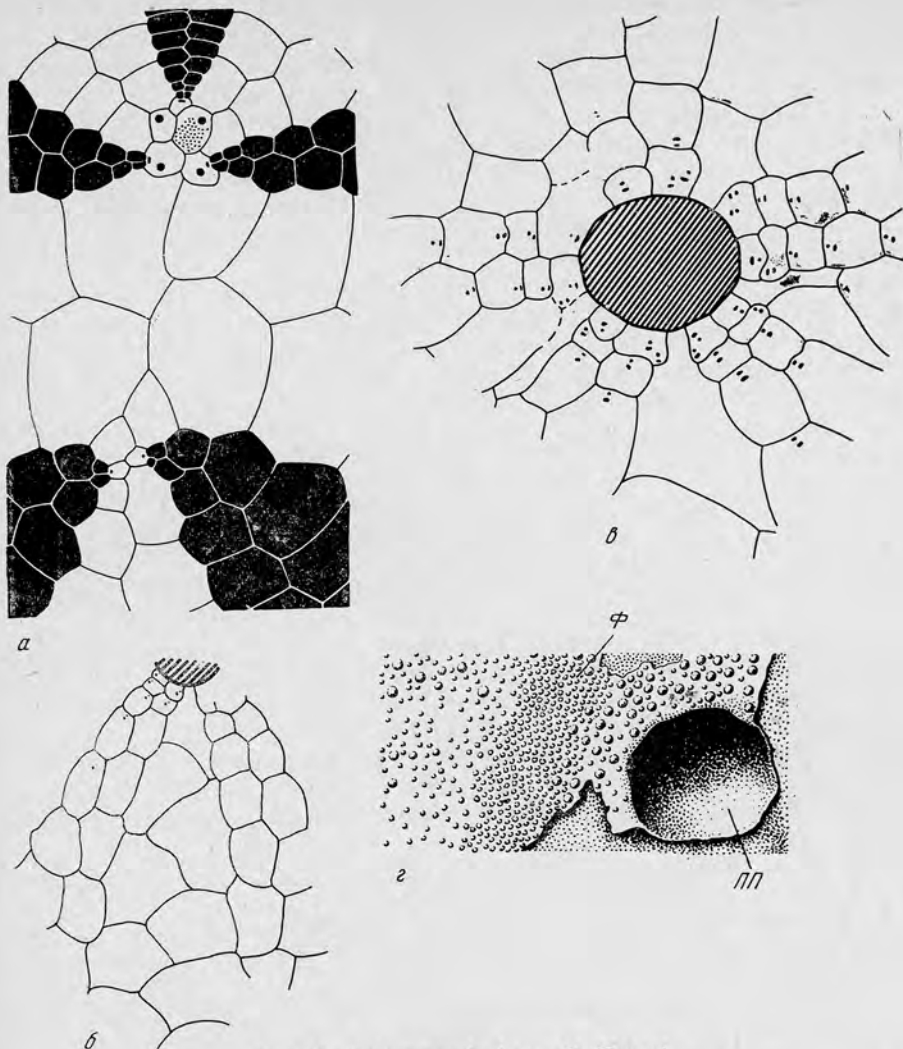


Рис. 29. *Tetraromania jaccardi* (Desor)

- а — ПИН, № 2282/19; часть верхней поверхности панциря с вершинным щитком (× 5,5);
 б — ПИН, № 2282/20; пластрон и перипластрональные амбулакральные поля (× 3,5);
 в — ПИН, № 2282/4; приротовая часть панци-

- ря (виден характер расположения амбулакральных пор) (× 8);
 г — ПИН, № 2282/4, характер расположения туберкулов вокруг перипрокта (ПП) и часть анальной фасциолы (Ф) (× 7); Крым, р. Кача, с. Верхоречье, нижний мел, нижний готерив

чат две следующие за ней пластинки, причем шов между этими двумя пластинками очень косой и правая пластинка граничит с приротовой лишь на очень маленьком участке (рис. 29, б, в).

Вершинный щиток маленький, расположен в передней половине панциря. Мадрепорит несколько крупнее других генитальных. Передняя глазная пластинка маленькая, пятиугольная. Пластинки, образовавшиеся в результате слияния боковых глазных и задних генитальных, имеют округлые очертания (рис. 29, а). Задние глазные маленькие, расположены примерно посредине между передней частью вершинного щитка и задним краем.

Туберкуляция более или менее равномерная на аборальной поверхности. На оральной стороне четко выделяются интерамбулакральные

поля, более густо усаженные туберкулами (табл. X, фиг. 5 *д*, *е*). Амбулакры задней пары лишены туберкулов. Вокруг перипрокта туберкулы расположены особенно густо. На нескольких экземплярах отчетливо видно кольцо диффузной анальной фасциолы (рис. 29, *з*).

Размеры. Длина от 21 до 25 мм, ширина от 19,5 до 22 мм, высота от 14 до 16 мм. Среднее отношение длины, ширины и высоты 1 : 0,88 : 0,64.

Сравнение. *Tetraromania jaccardi* отличается от близкого вида *T. ovulum* (Des.) более низким панцирем, более уплощенной оральной стороной, отсутствием меридостерального пластрона и горизонтально ориентированным перистомом.

Распространение. Нижний готерив Крыма (реки Бельбек и Кача в районе с. Верхоречье). Известен из неокома Западной Европы.

Материал. Более 50 экз. довольно плохой сохранности из Крыма (район с. Верхоречье на реках Кача и Бельбек). Лишь на 8 экз. удалось наблюдать детали строения панциря.

Tetraromania ovulum (Desor, 1842)

Табл. XI, фиг. 1—6, рис. 30

Dysaster ovulum: Desor, 1842, p. 22, Tab. III, fig. 5—8.

Collyrites ovulum: Loriol, 1873, p. 297; Pl. XXXII, fig. 8—11; Orbigny, 1853—1860, p. 54, Pl. 801, fig. 7—13; Loriol, 1888, Pl. XIV, fig. 11—12.

Collyropsis ovulum: Beurlen, 1934, S. 134, Abb. 25, fig. d, e, f; Пославская, 1960, стр. 392, табл. I, фиг. 5, 6.

Описание. Панцирь яйцевидный, высокий, сужающийся сзади. Аборальная сторона сильно выпуклая. Перегиб панциря на аборальную сторону плавный и равномерный со всех сторон. Форма панциря значительно варьирует от удлиненной и менее высокой до сильно вздутой с шириной, почти равной длине. На аборальной стороне обычно имеется довольно отчетливо выраженный срединный киль, начинающийся примерно в середине панциря и протягивающийся вплоть до перипрокта.

Передняя борозда начинается несколько выше амбитуса и протягивается до перистома, где она наиболее углубленная.

Перистом округлый или слабо поперечно-овальный, расположен в непосредственной близости от края. Плоскость перистома направлена вперед и вниз.

Перипрокт инфрамаргинальный или почти маргинальный, круглый, маленький, расположен на маленькой косой площадке, ориентированной назад и вниз.

Амбулакры широкие, с высокими пластинками, почти равными по размеру интерамбулакральным. Амбулакральные поры круглые, микроскопические на аборальной стороне; на оральной стороне вблизи перистома они крупнее и расположены более густо.

Непарный задний интерамбулакр преобразован в меридостеральный пластрон (рис. 30, *в—д*) с зигзагообразным расположением пластинок.

Вершинный щиток маленький, расположен на расстоянии $\frac{1}{3}$ длины панциря от его переднего края. Мадрепорит и генитальные пластинки округлой формы и имеют примерно равные размеры. Передняя глазная маленькая, пятиугольная. Пластинки, образовавшиеся в результате слияния боковых глазных и задних генитальных, имеют округлые очертания и несколько растянуты в поперечном направлении. Задние глазные маленькие, расположены посередине между передней частью вершинного щитка и задним краем панциря. Обычно имеются две маленькие катанельные пластинки между передней частью щитка и задними глазными пластинками (рис. 30, *е*).

Туберкулы мелкие, разбросаны более или менее равномерно по аборальной поверхности. На оральной поверхности туберкулы несколько

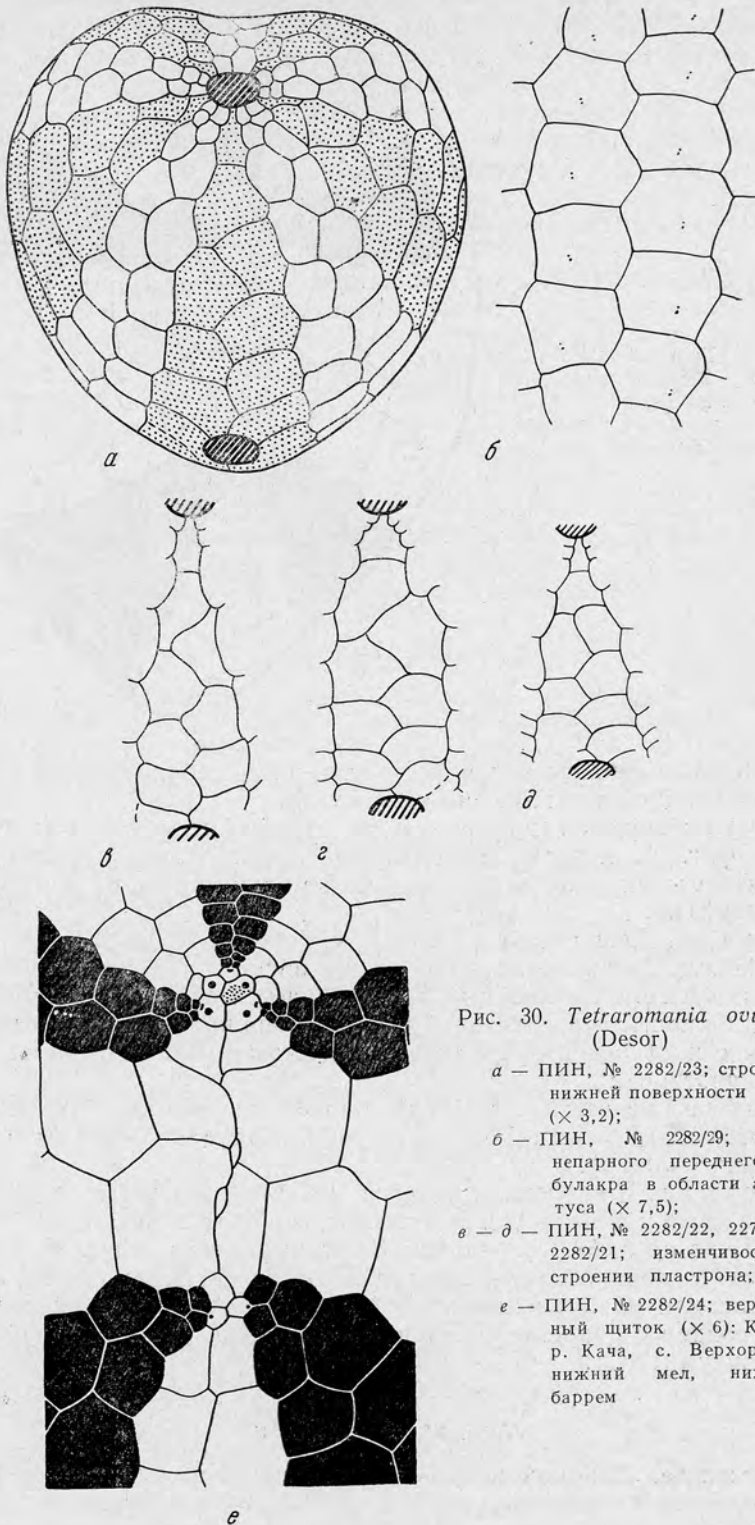
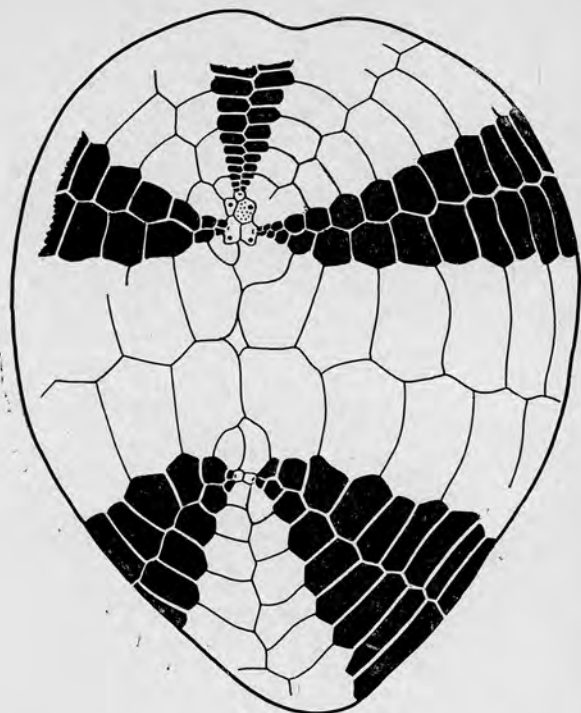


Рис. 30. *Tetaromania ovulum* (Desor)

- а — ПИН, № 2282/23; строение нижней поверхности ($\times 3,2$);
- б — ПИН, № 2282/29; часть непарного переднего амбулакра в области амбигуса ($\times 7,5$);
- в — д — ПИН, № 2282/22, 2276/10, 2282/21; изменчивость в строении пластрона;
- е — ПИН, № 2282/24; верхний щиток ($\times 6$): Крым, р. Кача, с. Верхоречье, нижний мел, нижний баррем

Рис. 31. *Tetraromania* sp., ПИН, № 2282/5; строение верхней поверхности ($\times 3,5$); Юго-Западный Крым, нижний мел, берриас



крупнее и расположены более густо на интерамбулакральных полях. Амбулакры задней пары лишены туберкулов.

Перипрокт окружен диффузной анальной фасциолой (см. рис. 12; табл. XI, фиг. 5), которая представляет собой ленту овальной, почти круглой формы шириной до 1,5 мм с очень мелкими и часто расположенными бугорками.

Размеры. Длина от 18 до 25 мм, ширина от 16 до 23,5 мм, высота от 14 до 20 мм. Среднее отношение длины, ширины и высоты 1 : 0,91 : 0,80.

Сравнение. Описываемый вид отличается от *Tetraromania jaccardi* (Des.) большей относительной высотой панциря, более передним перистомом с косо ориентированной плоскостью и наличием меридостерального пластрона.

Распространение. Нижний баррем юго-западной и центральной части Горного Крыма. Готерив и баррем Западной Европы и Северной Африки (Алжир).

Материал. В коллекции имеется около 400 экземпляров этого вида из Крыма (район р. Качи у с. Верхоречье, верховье оврага Кояс-Джилга, деревня Бура на р. М. Салгир, пос. Зеленогорск на р. Сары-Су), из них относительно хорошей сохранности не более 25 экземпляров, остальные — ядра или обломки панцирей. Один экземпляр средней сохранности был найден в барреме Абхазии (басс. р. Зап. Гумиста в районе дороги на СухумиГЭС).

Tetraromania sp.

Табл. XI, фиг. 7, рис. 31

Описание. Панцирь низкий. Форма панциря удлинненно-яйцевидная, которая несколько нарушается слабой выемкой переднего края. Задний край сильно заострен. Перегиб панциря на аборальную сторону довольно резкий. Передняя борозда неглубокая, начинается у вершинного щитка, плавно опускается к амбитусу и далее протягивается до перистома.

Перистом расположен на расстоянии, равном примерно $\frac{1}{4}$ длины панциря от его переднего края.

Перипрокт инфрамаргинальный.

Строение амбулакров и интерамбулкаргов на верхней поверхности обычное для рода. Детали строения нижней поверхности рассмотреть не удалось из-за плохой сохранности панциря.

Вершинный щиток с угловатыми пластинками (рис. 31). Пластинки, образованные слившимися боковыми глазными и задними генитальными, заметно удлинены. Задние глазные пластинки очень маленькие. Посредине расстояния между передней частью щитка и задними глазными присутствует одна катенальная пластинка ромбической формы. Туберкуляция не сохранилась.

Размеры. Длина 29 мм, ширина 23,5 мм, высота 11,5 мм.

Сравнение. Отличается от *T. jaccardi* (Des.) и *T. ovulum* (Des.) более низким панцирем и большей заостренностью заднего конца. Вершинный щиток у этого вида отличается большей угловатостью пластинок и большей удлинённостью пластинок, образовавшихся от слияния боковых глазных и задних генитальных.

Распространение. Берриас Юго-Западного Крыма, нижний валанжин (?) Центрального Крыма (бассейн р. Сары-Су).

Материал. Один деформированный панцирь из берриаса Юго-Западного Крыма (с. Передовое). Тождественность с этой формой 3 экз. очень плохой сохранности из нижнего валанжина р. Сары-Су сомнительна. Несомненно, что они принадлежат к роду *Tetraromania*.

Род *Corthya* Pomel, 1883

Corthya: Pomel, 1883, p. 51; Lambert, Thiéry, 1924, p. 394 (part.); Beurlen, 1934, S. 140; Mortensen, 1950, p. 27; Termier, Termier, 1953, p. 929; Пославская, Соловьев, 1964, стр. 176; Wagner, Durham, 1966, p. 527.

Типовой вид: *Disaster hemisphaericus* Gras., 1848, неоком Франции.

Диагноз. Панцирь продольно-овальный, почти круглый, иногда яйцевидный, без передней борозды. Перистом находится примерно на половине расстояния от переднего края панциря до середины его нижней стороны. Перипрокт инфрамаргинальный. Пластрон у барремского вида *C. ambigua* (Eichw.) меридостернальный. У этого же вида вершинный щиток со слитыми боковыми глазными и задними генитальными пластинками. В имеющихся описаниях двух других видов отсутствуют данные по морфологии этих частей панциря. Фасциол нет.

Сравнение. От сходного рода *Tetraromania* отличается отсутствием передней борозды, более отодвинутым назад перистомом и отсутствием анальной фасциолы.

Состав. Три вида: *Corthya hemisphaerica* (Gras, 1848); *C. ambigua* (Eichwald, 1865) и *C. plana* Szöregyi, 1965.

Распространение. Неоком Франции, Венгрии и СССР (Крым).

Corthya ambigua (Eichwald, 1865)

Табл. XII, фиг. 1—5; рис. 32, 33

Fibularia ambigua: Eichwald, 1865, pl. XVI, fig. 19; Каракаш, 1907, табл. XIX, фиг. 19, 20.

Corthya ambigua: Вебер, 1949, стр. 106, табл. XV, фиг. 1, 2; Пославская, 1960, стр. 393, табл. I, фиг. 7.

Описание. Панцирь овальной формы, несколько суживающийся сзади. Оральная сторона уплощенная, аборальная — слабо выпуклая, перегиб панциря на аборальную сторону плавный и равномерный со всех сторон.

Перистом округлый или поперечно-овальный. Плоскость перистома направлена вниз. Расстояние от переднего края до перистома примерно в 2 раза меньше, чем от перистома до заднего края панциря.

Перипрокт инфрамаргинальный, круглый, плоскость его направлена назад и вниз.

Амбулакры широкие, почти равные по ширине интерамбулакрам. Амбулакральные пластинки по величине также близки к интерамбулакральным. Амбулакральные поры круглые, на аборальной стороне микроскопических размеров, на оральной стороне вблизи перистома они крупнее и расположены одна под другой.

Непарный задний интерамбулакр преобразован в меридостеральный пластрон с зигзагообразным расположением пластинок (с приротовой пластинкой граничит одна стерральная пластинка) (рис. 32, а, в). На одном экземпляре — аномальное расположение пластинок, при котором с приротовой пластинкой граничат две следующие за ней интерамбулакральные пластинки (рис. 32, б).

Вершинный щиток расположен в передней половине панциря. Мадрепорит несколько крупнее остальных генитальных. Передняя глазная

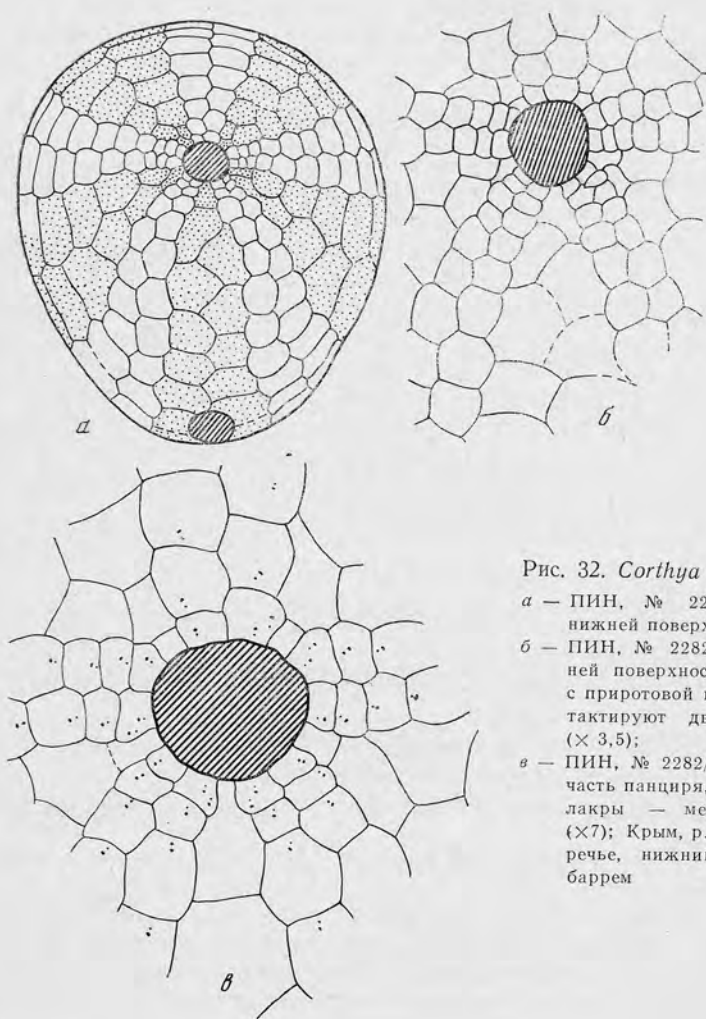


Рис. 32. *Corthya ambigua* (Eichwald)

а — ПИН, № 2282/25; строение

нижней поверхности ($\times 1,5$);

б — ПИН, № 2282/26; часть нижней поверхности, в пластроне с приротовой пластинкой контактируют две стерральные ($\times 3,5$);

в — ПИН, № 2282/27; приротовая часть панциря, все интерамбулакры — меридоплакоидные ($\times 7$); Крым, р. Кача, с. Верхоречье, нижний мел, нижний баррем

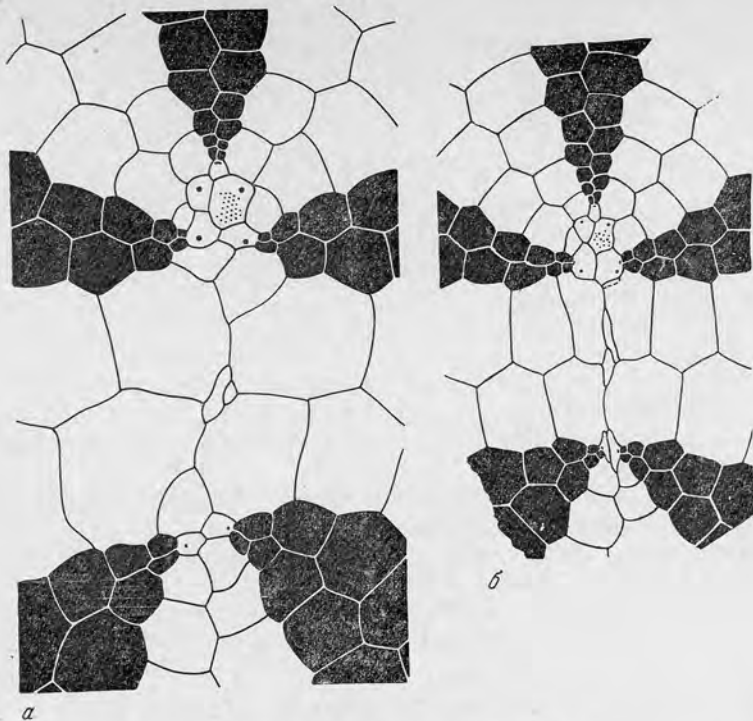


Рис. 33. *Corythia ambigua* (Eichwald)

a — ПИН, № 2276/11; вершинный щиток взрослого экземпляра (длина 38 мм); *б* — ПИН, № 2282/12; вершинный щиток молодого экземпляра (× 7); Крым, р. Кача, с. Верхоречье, нижний мел, нижний баррем

пластинка маленькая, пятиугольная. Боковые глазные срослись с задними генитальными пластинками. Задние глазные маленького размера, у взрослых экземпляров изометричные, у молодых удлинённые. Примерно посредине, между передней частью вершинного щитка и задними глазами, присутствуют две катенальные пластинки (рис. 33).

Туберкулы разбросаны редко и равномерно на абсоральной стороне, на оральной стороне парные задние амбулакральные поля лишены туберкулов. В области пластрона и других интерамбулакров много крупных туберкулов (табл. XII, фиг. 5). Маленькая площадка вокруг перипрокта густо усажена туберкулами различной величины. Пространство между туберкулами заполнено мелкими гранулами.

Размеры. Длина от 27 до 35 мм, ширина от 22,5 до 30 мм, высота от 15 до 21 мм.

Сравнение. Отличается от *Corythia hemisphaerica* (Gras) более удлинённой формой и суживающимся задним концом панциря. Относительно других различий, касающихся расположения пластинок панциря, мы судить не можем, так как в литературе нет сведений об этом. От *C. plana* Szöregyi отличается меньшими размерами. Другие отличия не известны, так как этот вид был описан очень поверхностно по одному деформированному экземпляру.

Распространение. Нижний баррем Крыма (р. Кача в районе с. Верхоречье и верховья оврага Кояс-Джилга).

Материал. В коллекции имеется 36 экз. — 12 целых панцирей средней сохранности и 24 неполных панциря. В монографических коллекциях Эйхвальда и Каракаша, хранящихся на кафедре исторической геологии ЛГУ, были изучены 3 экз., описанные обоими авторами под назва-

нием *Fibularia ambigua*—№ 2/343—в коллекции Эйхвальда и № 103/1423 и 103/1424—в коллекции Каракаша. Была установлена полная тождественность наших экземпляров с этими оригиналами и принадлежность их к роду *Corthya*.

Род *Cardiolampas* Pomel, 1883

Cardiolampas: Pomel, 1883, p. 50; Lambert, Thiéry, 1924, p. 392; Beurlen, 1934, S. 115; Mortensen, 1950, p. 30; Wagner, Durham, 1966, p. 527.

Типовой вид: *Collyrites friburgensis* Ooster, 1865; титон швейцарских Альп (табл. XII, фиг. 6).

Диагноз. Панцирь сердцевидный с глубокой передней бороздой, протягивающейся от вершинного щитка до перистёма. Перипрокт инфрамаргинальный. Задние глазные пластинки не контактируют с перипроктом. Передняя часть вершинного щитка несколько смещена от центра аборальной поверхности к переднему краю панциря. Строение вершинного щитка не известно.

Сравнение. По очертаниям панциря и инфрамаргинальному положению перипрокта *Cardiolampas* сходен с родом *Collyropsis*, отличается от последнего глубокой передней бороздой и более задним положением задних глазных пластинок.

Состав. Род монотипический.

Распространение. Титон Европы и Северной Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО PROHOLASTERINAE SOLOVJEV, 1966

Диагноз. Панцирь удлинённо-овальный, несколько суживающийся к заднему краю. Хорошо выражена передняя борозда. Перистом передний. Перипрокт супрамаргинальный. Вершинный щиток крупный с интеркалярными глазными пластинками, задние глазные пластинки сильно сближены с передней частью вершинного щитка. Амбулакры субпеталоидные, гетерогенные (в непарном амбулак্রে поры более мелкие и округлые, чем в парных). Пластрон гаплостернальный.

Сравнение. От подсемейства *Collyritinae* отличается субпеталоидным характером амбулакров, сильно сближенными бивнумом с тривиумом и более дифференцированным пластроном.

Состав. Один род *Proholaster* Gauthier, 1896.

Распространение. Титон Алжира.

Род *Proholaster* Gauthier, 1896

Proholaster: Gauthier, 1896, p. 17; Lambert, Thiéry, 1924, p. 392; Beurlen, 1934, S. 98; Mortensen, 1950, p. 23; Termier, Termier, 1953, p. 929; Devries, 1958, p. Wagner, Durham, 1966, p. 527.

Типовой вид: *Proholaster auberti* Gauthier, 1896, титон Туниса (рис. 34).

Диагноз. Тот же, что и для подсемейства.

Состав. Род монотипический.

Распространение. Титон Туниса.

ПОДОТРЯД AMPHISTERNINA

СЕМЕЙСТВО DISASTERIDAE GRAS, 1848

Диагноз. Панцирь удлинённо-овальный, часто усечённый сзади, с передней бороздой или без нее. Перистом передний. Перипрокт супрамаргинальный. Вершинный щиток компактный, иногда боковые глазные

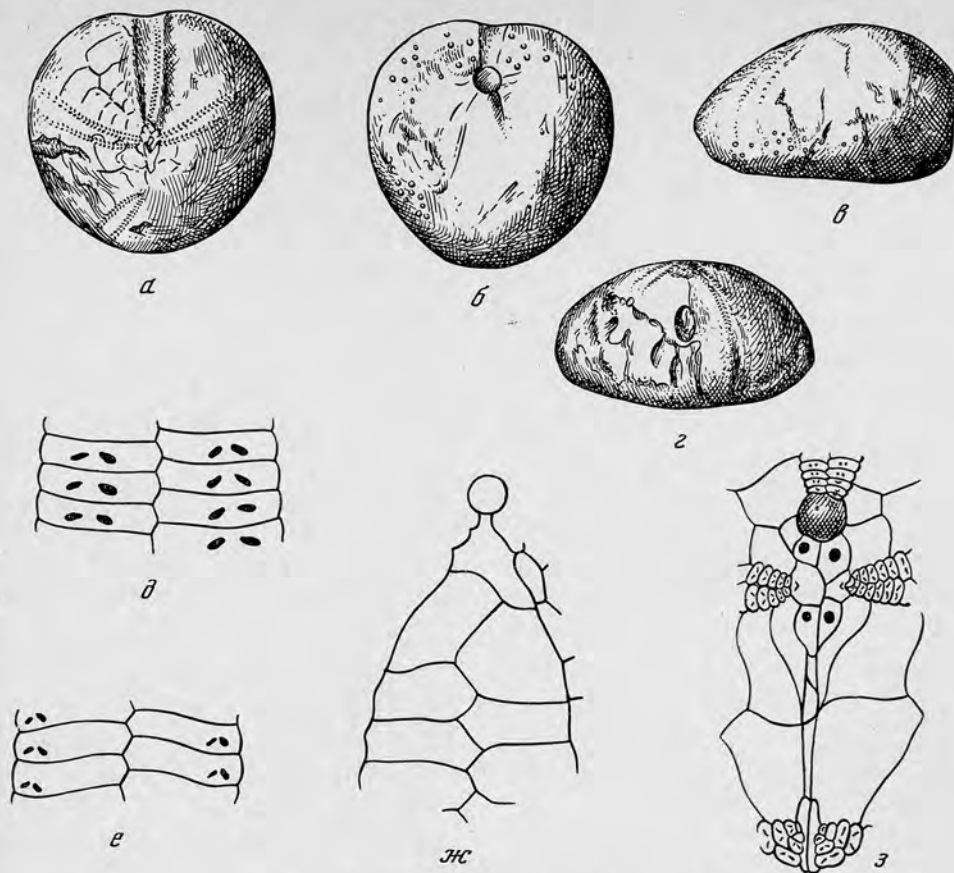


Рис. 34. *Proholaster auberti* Gauthier

a — вид сверху; б — вид снизу; в — вид сбоку; з — вид сзади; д — пластинки средней части парного амбулакра на аборальной стороне; е — пластинки средней части непарного амбулакра на аборальной стороне; ж — пластрон; з — вершинный щиток (Devries, 1958); Тунис, верхняя юра, титон

слиты с задними генитальными. Задние глазные пластинки оторваны от передней части вершинного щитка и сдвинуты к заднему краю. Пластинки непарного заднего интерамбулакра слабо дифференцированы или имеется примитивный амфистернальный пластрон. Фасциолы отсутствуют.

Сравнение. Отличается от всех других семейств подотряда разорванным вершинным щитком.

Состав. Два подсемейства: *Disasterinae* Gras, 1848 и *Tithoniinae* Solovjev, 1966.

Распространение. Средняя юра (бат) — нижний мел (неоком) Западной Европы, Кавказа, Северной Америки.

ПОДСЕМЕЙСТВО *DISASTERINAE* GRAS, 1848

Диагноз. Панцирь удлиненный с закругленным передним и усеченным задним краями. Имеется более или менее выраженная уплощенная наклонная задняя аррея. Перипрокт супрамаргинальный. Вершинный щиток со свободными боковыми глазными пластинками. Задние глазные пластинки контактируют с перипроктом.

Сравнение. Основное отличие от второго подсемейства *Tithoninae* — свободные боковые глазные пластинки в вершинном щитке.

Состав. Один род — *Disaster* Agassiz, 1836.

Распространение. Верхняя юра (келловей) — нижний мел (неоком) Западной Европы, Северной Африки, Кавказа и Средней Азии.

Род *Disaster* Agassiz, 1836

Disaster: Agassiz, 1836, p. 16 (part.); Lambert, Thiéry, 1924 p. 393; Beurlen, 1934, S. 118; Mortensen, 1950, p. 24; Termier, Termier, 1953, p. 929; Jesionek-Szymańska, 1963, p. 379; Пославская, Соловьев, 1964, стр. 175; Wagner, Durham, 1966, p. 527.

Типовой вид: *Nucleolites granulatus* Goldfuss, 1826, верхняя юра Западной Европы.

Диагноз. Диагноз единственного рода совпадает с диагнозом подсемейства.

Состав. Пять видов: *Disaster moeschi* Desor, 1858; *D. granulatus* Goldfuss, 1826—1833; *D. inflatus* Quenstedt, 1875; *D. subelongatus* Orbigny, 1853—1860; *D. calceolatus* Ooster, 1865.

Распространение. Верхняя юра (келловей) — нижний мел (неоком) Западной Европы, Северной Африки, Кавказа и Средней Азии.

Disaster moeschi Desor, 1858

Табл. XIII, фиг. 1—6; табл. XIV, фиг. 1—3; рис. 35 и 36.

Disaster moeschi: Cotteau, Triger, 1855—1869, p. 51; pl. XIV, fig. 9—11; Cotteau, 1867—1874, p. 107, pl. XXIV, fig. 1—7; Beurlen, 1934, S. 120, Abb. 24 fig. a; Поречкая, 1961, стр. 94, табл. XXIX, фиг. 3.

Описание. Панцирь с плавно закругленным передним и усеченным, угловатым задним краями. Иногда угловатость заднего края несколько сглажена. Настоящей передней борозды нет, но непарный передний амбулакр слабо углублен в своей привершинной части, ниже это углубление сглаживается. На участке от амбигуса до перистоста непарный амбулакр также слегка углублен.

Оральная сторона уплощенная. Перегиб панциря на аборальную сторону, довольно плавный со всех сторон, становится резким в задней части, где присутствует очень четко ограниченная уплощенная задняя арка.

Перистом круглый или округло-угловатый. Плоскость перистоста направлена вниз. Расстояние от переднего края до перистоста примерно в 2,5 раза меньше, чем от перистоста до заднего края.

Перипрокт каплевидный, расположен в верхней части задней арки.

Амбулакры очень узкие. Амбулакральные пластинки высокие. Высота их почти равна ширине, а в парных передних амбулакрах превышает ширину (рис. 36, г, д). Амбулакральные поры несколько удлиненные, своеобразно ориентированы относительно пластинок (рис. 36, г, д). В привершинной части непарного амбулакра присутствуют специализированные «арковидные» поры (поры в паре разделены довольно крупным бугорком) (см. табл. XIII, фиг. 5 и 6). В I и V амбулакрах в области перегиба панциря на аборальную сторону на нескольких низких пластинках имеются специализированные инфраанальные поры более крупного размера (рис. 36, а). В периферических частях оральной стороны поры мелкие, редуцированные. В приотовых частях на 4—5 парах сближенных пластинок в каждом амбулакре присутствуют более крупные и густо расположенные поры (рис. 35 в).

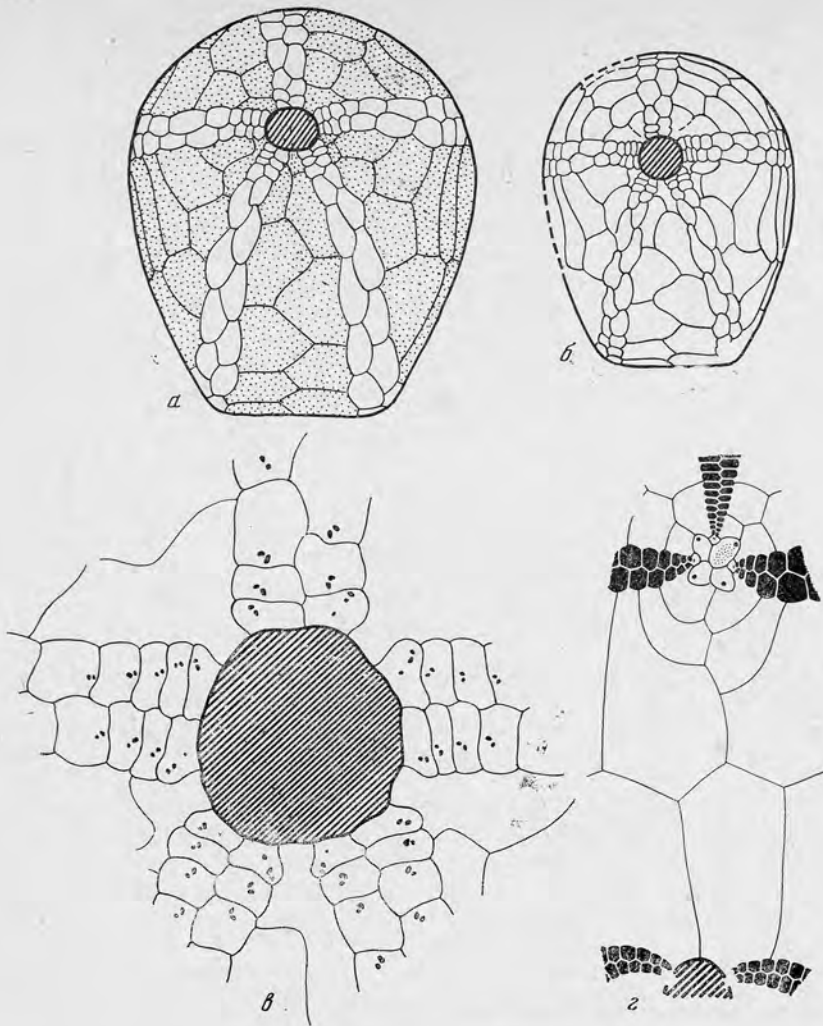


Рис. 35. *Disaster moeschi* Desor

а и *б* — строение нижней поверхности двух экземпляров (*а* — экземпляр из коллекции Е. С. Порепкой ($\times 1,8$); *б* — ПИН, № 2274/3, 1, 4); *в* — ПИН, № 2274/4; строение приротовых частей амбулакров ($\times 7$); *г* — ПИН, № 2513/89; часть верхней поверхности с вершинным щитком ($\times 3,5$); Туркмения, верхняя юра, верхний келловей

Пластрон гаплостернальный (рис. 35, *а*, *б*). Приротовая пластинка обычно асимметричная. Стернальные пластинки довольно растянутые в передне-заднем направлении.

Вершинный щиток расположен в передней половине панциря. Расстояние от переднего края панциря до передней части щитка в 1,5 раза меньше, чем расстояние от нее до заднего края. По типу щиток этмофрактный (рис. 35, *г* и 36, *б*), но на некоторых экземплярах из келловей Польши наблюдается прорастание ситовидной части мадрепорита между задними генитальными пластинками и получается псевдоэтмолитическая структура (рис. 36, *а*). Мадрепорит несколько крупнее остальных генитальных пластинок. II, III и IV глазные пластинки мелкие. Задние глазные пластинки и 5-я генитальная окружают перипрот (рис. 36, *в*).

Туберкуляция более или менее гомогенная на оральной и аборальной сторонах.

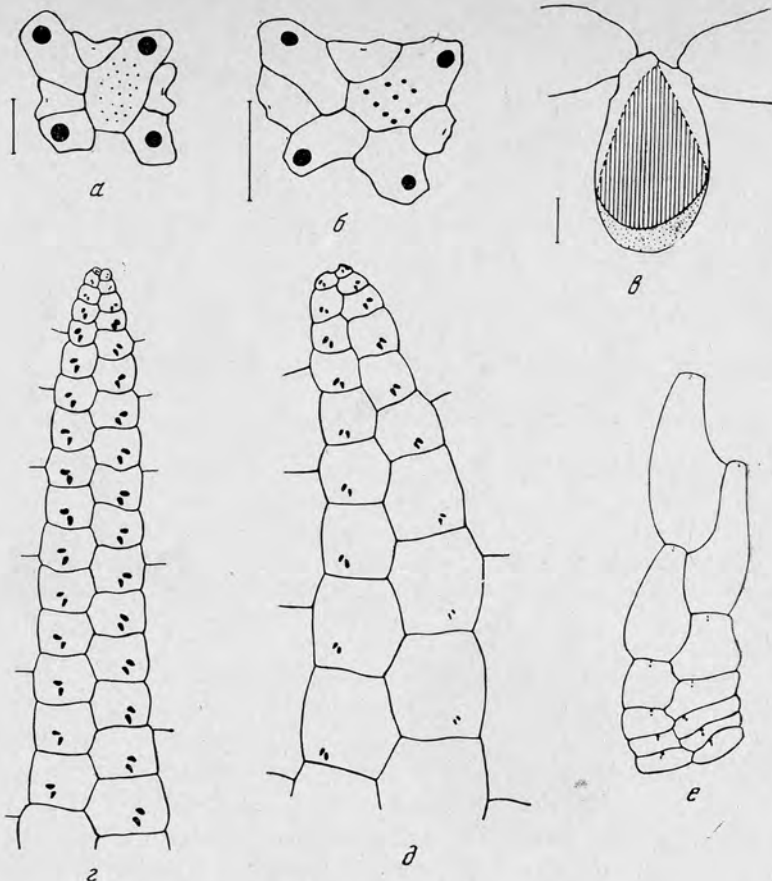


Рис. 36. *Disaster moeschi* Desor

а, б — верхинные щитки; Польша, верхняя юра, келловей;
 в — область перипрокта с 5-й генитальной пластинкой и реконструированными задними глазными пластинками (длина масштабной линии — 1 мм) (Jesiopek-Szymańska, 1963); Франция, верхняя юра, келловей;
 г — ПИН, № 2274/8; привершинная часть

III амбулакра (× 7); Туркмения, верхняя юра, келловей;
 д — ПИН, № 2274/8; привершинная часть IV амбулакра (× 7); Туркмения, верхняя юра, келловей;
 е — фрагмент V амбулакра в области перегиба на оральную сторону, видны более крупные инфраанальные поры (× 7); Польша, верхняя юра, келловей

Размеры. Длина от 30,5 до 38 мм, ширина от 25 до 28 мм, высота от 15 до 20,5 мм. Среднее отношение длины, ширины и высоты 1 : 0,67 : 0,45.

Сравнение. *Disaster moeschi* отличается от *Disaster subelongatus* Ogb. большими размерами, резким перегибом панциря на аборальную сторону и хорошо выраженной задней ареей.

Распространение. Средний келловей Дагестана, верхний келловей Западной Туркмении; келловей Западной Европы.

Материал. 56 панцирей из Западной Туркмении (Туаркырская антиклиналь, колодец Кяфигшем) и 30 панцирей из Центрального Дагестана (басс. р. Аварское Койсу, близ сел Карадах, Голотль, Никитли).

Disaster subelongatus (Orbigny, 1853)

Табл. XIV, фиг. 4—6, рис. 37

Collyrites subelongata: Orbigny, 1853—1860, p. 52, pl. 801, fig. 1—6.

Disaster granulatus var. *subelongatus*: Lambert, 1933, pl. III, fig. 0.

Disaster subelongatus: Beurlen, 1934, S. 125, Abb. 24, fig. e.

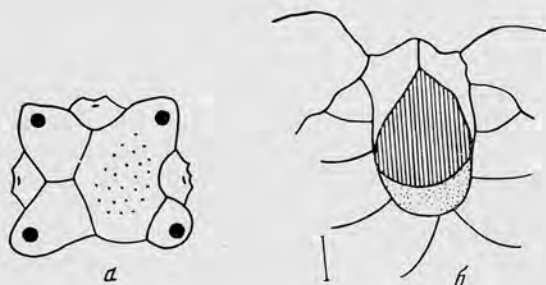
Описание. Панцирь высокий, удлинено-овальный, суживающийся сзади. Задняя арка слабо намечается. Задний край округло-усеченный. Перегиб панциря плавный, равномерный, несколько более резкий с заднего края. Передняя борозда отсутствует.

Перистом округлый, маленький, расположен примерно на расстоянии, равном $\frac{1}{3}$ длины панциря от его переднего края.

Перипрокт маленький овальный, расположен в верхней части задней арки.

Рис. 37. *Disaster subelongatus* (Orbigny)

- а — (экземпляр из коллекции Е. С. Порецкой, ЛГУ); вершинный щиток; Туркмения, хр. Б. Балхан, нижний мел, верхний валанжин;
б — перипрокт, окруженный задними глазными и 5-й генитальной пластинками (колл. Сорбонна, Париж) (Jesionek-Szymańska, 1963); нижний мел, неоком



Амбулакры узкие, лентовидные. Непарный передний амбулакр примерно равен по ширине задним парным. Парные передние амбулакры несколько шире их. Амбулакральные пластинки высокие изометричные. Амбулакральные поры мелкие, двускатные. В области вершины непарного амбулакра арковидные поры расположены густо, так же как у *D. moeschi* Des.

Интерамбулакры широкие с высокими пластинками. Расположение интерамбулакральных пластинок на оральной поверхности не видно из-за плохой сохранности панцирей.

Вершинный щиток расположен на расстоянии от переднего края, в 1,5 раза меньшем, чем от заднего края панциря. Мадрепорит большой и вытянутый в продольном направлении, отделяющий правую заднюю генитальную пластинку от двух левых генитальных (псевдоэтомолитический тип). Правая задняя генитальная очень маленького размера. Глазные пластинки мелкие пятиугольные (рис. 37, а). Задние глазные на изученных экземплярах не сохранились. Есенек-Шиманская (Jesionek-Szymańska, 1963) при описании этого вида приводит изображение перипрокта, окруженного задними глазными и 5-й генитальной пластинками (рис. 37, б).

Туберкуляция на изученных экземплярах сохранилась лишь небольшими участками, на которых туберкулы расположены довольно редко и относительно равномерно.

Размеры. Длина от 27 до 31,1 мм, ширина от 19,5 до 23,5 мм, высота от 17 до 19,5 мм. Среднее отношение длины, ширины и высоты 1:0,74:0,63.

Сравнение. *Disaster subelongatus* отличается от *Disaster moeschi* Desor. более плавным перегибом панциря на аборальную сторону, слабо выраженной задней аркой, строением вершинного щитка, по-видимому, всегда псевдоэтомолитического у *D. subelongatus*.

Распространение. Верхний валанжин хр. Б. Балхан (Туркмения), берриас Крыма, валанжин Западной Европы и Северной Африки.

Материал. В коллекции имеется 3 экз. этого вида из валанжина хр. Б. Балхан (район с. Огланлы и Казанжабурун), полученные от О. И. Шмидт. Кроме того, были изучены 2 экз. из коллекции Е. С. Поречкой в Ленинградском университете, происходящие из Туркмении (хр. Б. Балхан). Два фрагментарных экземпляра *D. cf. subelongatus* из берриаса Крыма (с. Кучки, с. Горное).

Disaster sp.

Табл. XIV, фиг. 7

Описание. Панцирь небольшой высокий, заметно суживающийся сзади. Задний край резко усеченный. Передний амбулак в привершинной части слабо углублен. Задняя арка высокая, сильно наклонная, начинается несколько выше перипрокта. В основании задней арки у перегиба панциря хорошо выражены «пяточные» бугры.

Имеющиеся панцири плохой сохранности, и детали морфологии на них рассмотреть не удалось.

Размеры. Экземпляр 2276/3: длина 26 мм, ширина 19 мм, высота 15,5 мм. Второй (меньший) экземпляр деформирован и не измерялся.

Сравнение. По внешнему облику больше всего сходен с *D. subelongatus* (Ogb.); отличается от него меньшими размерами, сильно наклонной и отчетливо ограниченной задней аркой.

Распространение. Нижний готерив Крыма (р. Кача в районе с. Верхоречье).

Материал. 2 экз. плохой сохранности.

ПОДСЕМЕЙСТВО TITHONINAE SOLOVJEV, 1966

Диагноз. Панцирь вздутый, удлинненно-овальный, с более или менее выраженными передней и задней бороздами. Перипрокт супрамаргинальный. Вершинный щиток со сросшимися боковыми глазными и задними генитальными пластинками.

Сравнение. Основное отличие от подсемейства *Disasterinae* — слившиеся боковые глазные и задние генитальные пластинки в вершинном щитке.

Состав. Три рода *Tithonia* Pomel, 1883; *Metaporinus* Agassiz, 1855; *Dialyaster* Pomel, 1883.

Распространение. Средняя юра (бат) — нижний мел (неоком) Европы и Северной Африки.

Род *Tithonia* Pomel, 1883

Tithonia: Pomel, 1883, p. 49; Lambert, Thiéry, 1924, p. 394; Beurlen, 1934, S. 104; Mortensen, 1950, p. 29; Termier, Termier, 1953, p. 930; Jesionek-Szymańska, 1963, p. 389; Пославская, Соловьев, 1964, стр. 175; Wagner, Durham, 1966, p. 528.

Типовой вид. *Nucleolites convexus* Catullo, 1827, титон Южной Европы (рис. 40).

Диагноз. Панцирь овальный, обычно несколько суживающийся сзади, высокий, с передней бороздой. Амбулакры гомогенные. Амбулакры задней пары загнуты вершинами назад. Задние глазные пластинки контактируют с перипроктом или слегка отодвинуты от него по направлению к переднему краю.

Сравнение. Отличается от рода *Metaporinus* гомогенными амбулакрами, изогнутостью задних амбулакров вершинами назад и контактом задних глазных пластинок с перипроктом или, в случае отсутствия контакта, их очень близким положением от перипрокта.

Состав. Шесть видов: *Tithonia sarthacensis* Cotteau, 1855—1869; *T. praeconvexa* Jesionek-Szymańska, 1963; *T. convexa* (Catullo, 1827);

T. heinzi Coquand, 1880; *T. berriasensis* Loriol, 1867; *T. munsleri* Desor, 1848.

Распространение. Бат — неком Европы и Северной Африки.

Tithonia praeconvexa Jesionek-Szymańska, 1963

Табл. XV, фиг. 1 и 2; рис. 38, 39

Metaporinus (Tithonia) praeconvexa: Jesionek-Szymańska, 1963, p. 390, pl. VII, fig. 2, 3.

Описание. Панцирь округло-прямоугольный, слегка суживающийся сзади, высокий, с неравномерно выпуклой верхней стороной — вершина смещена к переднему краю панциря и совпадает по положению с вершинным щитком. Передняя борозда начинается несколько выше амбитуса и протягивается до перистоста. Задняя арка слабо наклонная. По середине нее имеется задняя борозда, ограниченная по бокам валиками, оканчивающимися у перегиба панциря двумя слабо выраженными «пяточными» буграми.

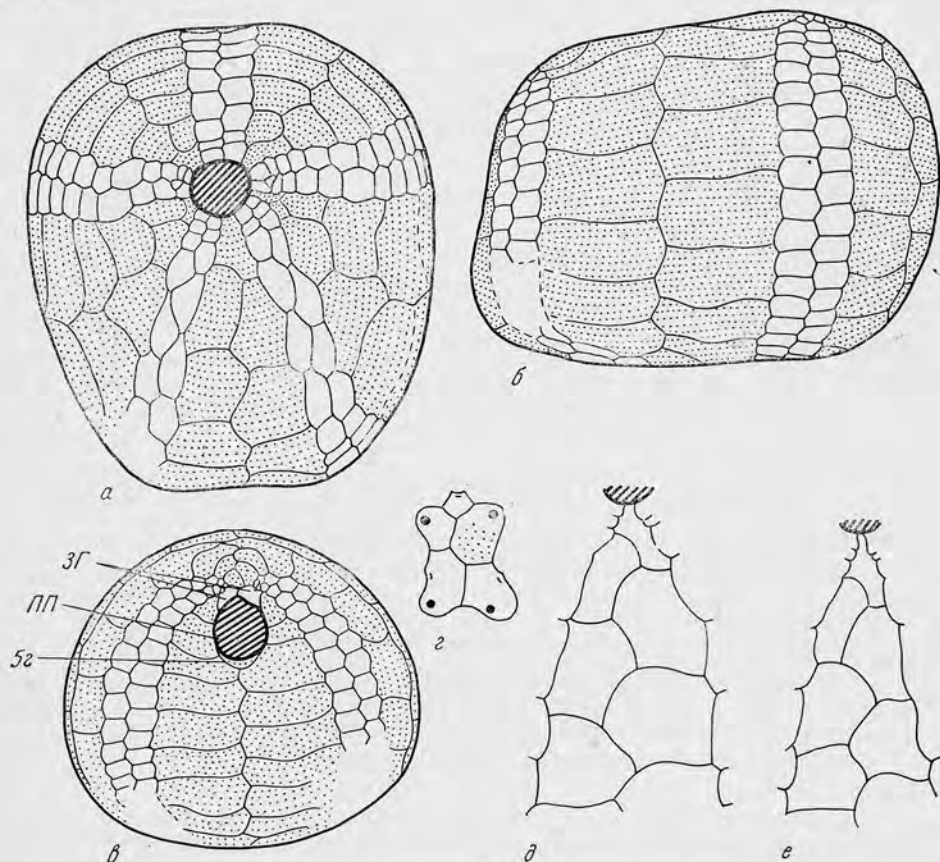


Рис. 38. *Tithonia praeconvexa* Jesionek-Szymańska

а, б, в — ПИН, № 2281/4; схема строения панциря: а — вид снизу, б — вид сбоку, в — вид сзади (видны задние глазные пластинки (3Г) и 5-я генитальная (5г) в основании перипрокта (ПП) (× 4,7); Восточный Крым, г. Эгер-Оба, верхняя юра, келловей;

(× 10); Восточный Крым, м. Меганом, верхняя юра, келловей;
 д — ПИН, № 2275/8; пластрон (× 5); Восточный Крым, м. Меганом; верхняя юра, келловей;
 е — ПИН, № 2275/9; пластрон (× 5); Восточный Крым, Верхняя юра, келловей

г — ПИН, № 2275/8; вершинный щиток

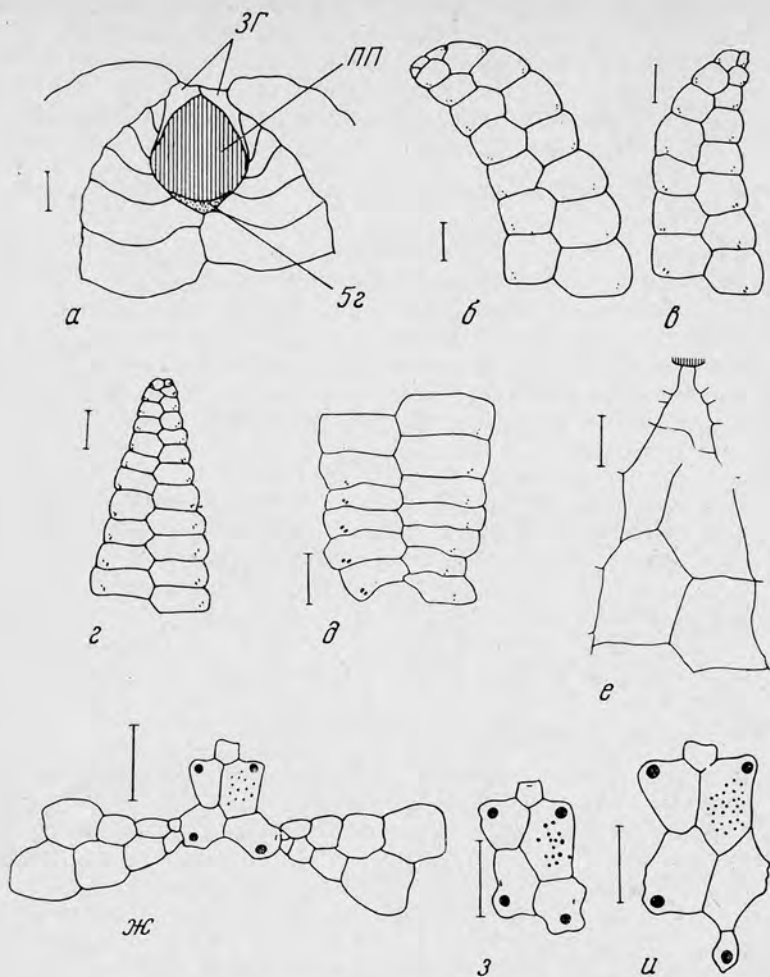


Рис. 39, *Tithonia praeconvexa* Jesionek-Szymańska

a — область перипрокта (ПП) с задними глазами (ЗГ) пластинками и 5-й генитальной (5г);
b — привершинная часть I амбулакра;
c — привершинная часть II амбулакра;
e — привершинная часть III амбулакра;
д — фрагмент I (заднего) амбулакра в месте перегиба на оральную сторону (видны крупные инфраанальные поры в серии *a*);

e — пластрон;

ж — *и* — верхинные щитки трех экземпляров (*и* — аномальный экземпляр — очень маленькая 1-я генитальная пластинка не слита со II глазной, а отделена от нее швом); длина масштабной линии на всех рисунках равна 1 мм (Jesionek-Szymańska, 1963); Польша, верхняя юра, келловей

Перистом, обычно округло-пентагональный, расположен на расстоянии, несколько меньшем $\frac{1}{3}$ длины панциря от его переднего края. Плоскость перистоста почти горизонтальна или слабо наклонена вперед.

Перипрокт продольно-овальный, слегка заостренный сверху, находится в верхней части задней ареи.

Амбулакры значительно уже интерамбулакров (рис. 38, *a*, *b*).

Амбулакральные пластинки в привершинных частях парных амбулакров высокие, изометричные; в непарном амбулакре значительно более низкие и широкие. Амбулакральные поры в привершинных частях амбулакров мелкие округлые (рис. 39, *b* — *г*). В области перегиба панциря на нижнюю сторону в серии *a* I амбулакра и в серии *b* V амбулакра имеется 3—4 пары более крупных овальных инфраанальных пор

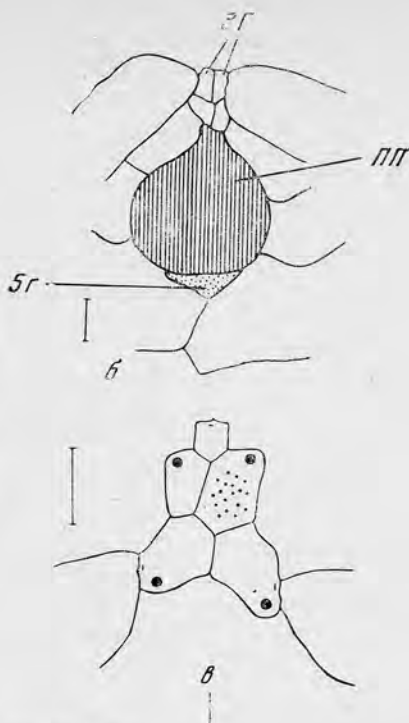
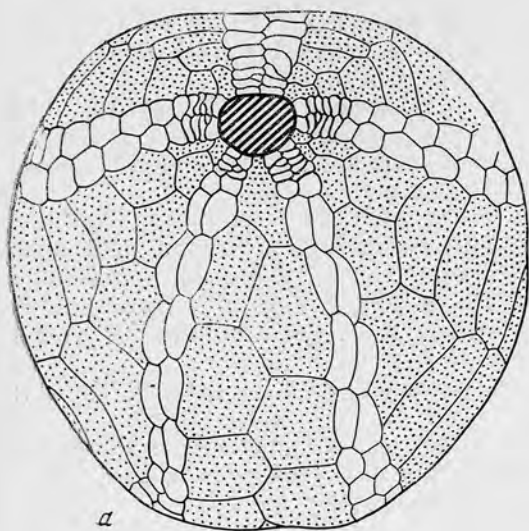


Рис. 40. *Tithonia convexa* (Catullo)

а — строение нижней поверхности ($\times 2,5$); коллекция Львовского научно-природоведческого музея, экз. 4750; Польша, Рогожник, верхняя юра, титон;
 б — часть панциря в области перипрокта, видны маленькие задние глазные пла-

стинки (ЩГ), не контактирующие с перипроктом (ПП), и 5-я генитальная (5г);
 в — вершинный щиток; длина масштабной линии — 1 мм [б, в — экземпляры из коллекции Ламбера, Париж, Сорбонна) (Jesionek-Szymańska, 1963); Франция, верхняя юра, титон

(рис. 39, д). В приротовых частях амбулакров поры также более крупные, специализированные, располагаются двурядно в каждой серии. Здесь обычно имеются окклюдированные пластинки (не более одной в каждой серии) (рис. 38, а). У молодых экземпляров окклюдированные пластинки могут отсутствовать.

Интерамбулакты широкие — на верхней поверхности обычно более чем в 3 раза шире амбулакров. Интерамбулакральные пластинки высокие — на верхней поверхности каждая интерамбулакральная пластинка равна по высоте, в среднем, трем амбулакральным пластинкам (рис. 38, б). Пластрон гаплостерального типа. Приротовая и стерральные пластинки иногда резко асимметричны, при этом стерральные значительно смещены относительно друг друга в продольном направлении (рис. 38, д, е). В других случаях (рис. 38, а) пластрон имеет более симметричные очертания и несколько приближается к амфистеральному типу.

Вершинный щиток сильно смещен к переднему краю панциря. Расстояние от переднего края до щитка в 3—3,5 раза меньше расстояния от щитка до заднего края. Форма пластинок вершинного щитка изменчива (рис. 38, г, 39, ж — и). Пластины, образовавшиеся от слияния боковых глазных и задних генитальных, могут быть более или менее растянуты. Есенек-Шиманская наблюдала на одном экземпляре аномальное строение, когда 1-я генитальная не слита со 2-ой глазной (рис. 39, и). Задние глазные пластинки большие, непостоянной длины, у неко-

торых экземпляров они вытянутые и окружают сверху значительную часть перипрокта (рис. 39, а), в других случаях их длина меньше (рис. 38, в). В основании перипрокта имеется небольшая серповидная 5-я генитальная пластинка.

Туберкуляция более или менее гомогенная на верхней поверхности. В области пластрона и «пяточных» бугров находятся поля более дифференцированных и густо расположенных туберкулов.

Размеры. Длина от 13,5 до 15,5 мм, ширина от 11,7 до 13 мм, высота от 10,5 до 11 мм. Среднее отношение длины, ширины и высоты 1 : 0,85 : 0,73. Максимальные размеры экземпляров из келловея Польши: длина 19,2 мм, ширина 16,7 мм, высота 13,4 мм.

Сравнение. *T. praecconvexa* отличается от *T. convexa* (Catullo) меньшими размерами, менее расширенным впереди панцирем, несколько более удаленным от переднего края перистомом и примыканием задних глазных пластинок к перипроктору. Последний признак, а также менее дифференцированный пластрон, отличает *T. praecconvexa* от вида *T. exile* (Eichw.).

Распространение. Верхний келловей Юго-Восточного Крыма; верхний келловей Польши.

Материал. Три более или менее полных панциря и четыре обломка из Крыма (г. Эгер-Оба в окрестностях пос. Планерское, мыс Мегагом), 3 экз. из Польши, переданные В. Есенек-Шиманской.

Tithonia exile (Eichwald, 1865)

Табл. XV, фиг. 3—7; рис. 41 и 42

Holaster exilis: Eichwald, 1865, Pl. XVI, fig. 21; Каракаш, 1907, табл. XIX, фиг. 3, 7.
Tithonia exile: Пославская, 1960, стр. 392, табл. I, фиг. 8 и 9.
Tithonia heinzi: Szörenyi, 1965, p. 354, Pl. IV, fig. 19—25.

Описание. Панцирь бочонковидный, вздутый, несколько суживающийся сзади, со слабо выраженной передней бороздой и усеченным задним концом. Форма панциря довольно изменчива. Встречаются как относительно низкие и сильно расширенные в передней части экземпляры, так и высокие с более или менее равномерной шириной. Перегиб панциря на аборальную сторону плавный со всех сторон, несколько более резкий у заднего края. Передняя борозда начинается очень постепенно от амбигуса или несколько выше него, плавно углубляется и протягивается до перистоста.

Перистом округлый, иногда угловатый, расположен у переднего края панциря, плоскость его наклонена вперед.

Перипрокт поперечно-овальный, иногда почти круглый, лежит в верхней части задней ареи, которая представляет собой слабо углубленный желобок, ограниченный валикообразными выступами, протягивающимися вдоль него до перегиба панциря, где они оканчиваются двумя едва намечающимися пяточными буграми. Амбулакры узкие, передние парные загнуты вершинами вперед, задние парные загнуты вершинами назад. Амбулакральные пластинки высокие, изометричные. На аборальной стороне на каждую интерамбулакральную пластинку приходится по высоте 2—2,5 амбулакральных. На оральной стороне пластинки в амбулакральных полях задней пары сильно вытянуты в передне-заднем направлении. Амбулакральные поры мелкие округлые (рис. 41, в—д). Вблизи перистоста поры расположены более густо, двурядно в каждой серии. Имеются немногочисленные окклюдированные пластинки (рис. 41, б).

Интерамбулакры широкие, особенно в задней паре на верхней стороне панциря, где каждый из них по ширине равен приблизительно

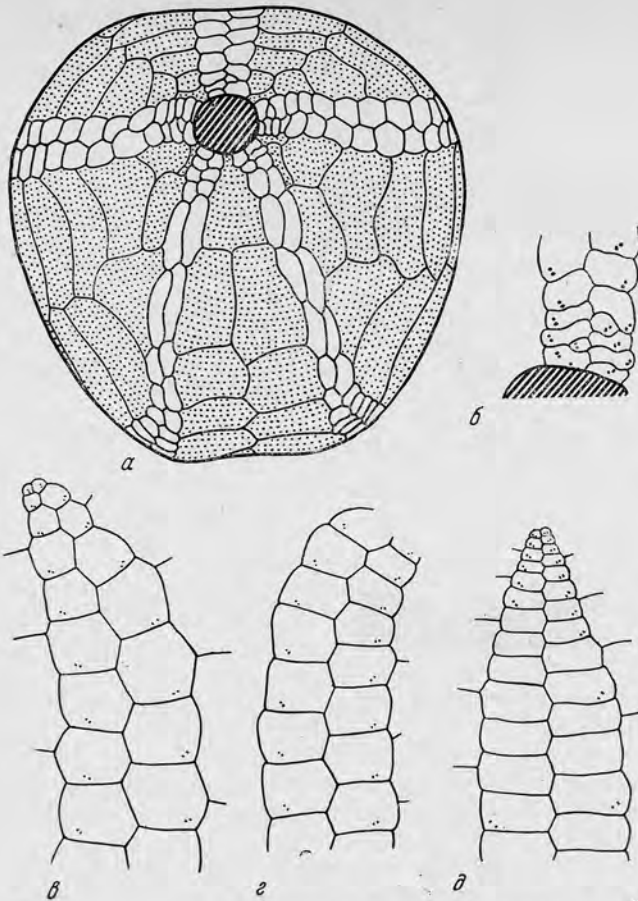


Рис 41 *Tithonia exile* (Eichwald)

a — ПИН, № 2276/12; строение нижней поверхности панциря ($\times 3,5$); *b* — ПИН, № 2276/13; приротовая часть II амбулакра (видны две окклюдированные пластинки); *c* — *d* — ПИН, № 2282/18; привершинные части III (*d*), IV (*c*) и V (*e*) амбулакров ($\times 7$); Крым, р. Кача, с. Верхоречье, нижний мел, нижний баррем

половине длины панциря. Непарный задний интерамбулакр преобразован в примитивный амфистернальный пластрон (рис. 41, *a*) — с сильно вытянутой приротовой пластинкой контактируют две стернальные пластинки большого размера, по длине приротовая пластинка и стернальные пластинки занимают приблизительно $\frac{2}{3}$ пространства от перистома до перегиба панциря; шов между стернальными пластинками направлен сверху вниз и справа налево. Вершинный щиток очень маленький, расположен на расстоянии в 2—2,5 раза меньшем от переднего края панциря, чем от его заднего края. Мадрепорит асимметричный, крупный, более или менее вытянутый в продольном направлении. Генитальные пластинки несколько меньше madreporita. Передняя глазная маленькая, пятиугольная. Боковые глазные срослись с задними генитальными. Задние глазные пластинки очень мелкие, не контактирующие с перипроктотом (рис. 42, *b*).

Расположение пластинок вершинного щитка значительно варьирует. Наблюдаются два наиболее отличных друг от друга типа вершинного щитка. У первого типа пластинки, образовавшиеся в результате слияния боковых глазных и задних генитальных, облекают madreporit слева

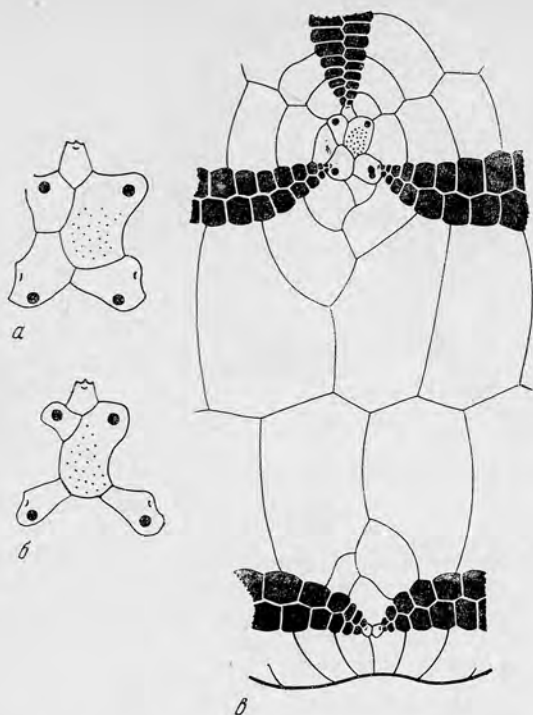


Рис. 42. *Tithonia exile* (Eichwald)

a — ПИН, № 2282/26
б — ПИН, № 2287/27 — передняя часть вершинных щитков ($\times 12$);
в — ПИН, № 2282/28; часть верхней поверхности панциря с вершинным щитком ($\times 5$); Крым, нижний мел, нижний баррем

и сзади и соответственно контактируют друг с другом (рис. 42, *a*). У второго типа эти пластинки не соприкасаются друг с другом и широко расставлены (рис. 42, *б*).

Туберкулы мелкие, они разбросаны более или менее равномерно на аборальной поверхности панциря. На оральной стороне туберкулы несколько крупнее; амбулакры задней пары лишены туберкулов. Наиболее густые и дифференцированные поля туберкулов в области пластрона и «пяточных» бугров.

Размеры. Длина от 18 до 24 мм, ширина от 17 до 23 мм, высота от 14 до 17 мм. Среднее отношение длины, ширины и высоты 1:0,95:0,74.

Сравнение. Описываемый вид очень сходен с *Tithonia convexa* (Catullo) (рис. 40) из титона Западной Европы. Отличается от него меньшими размерами, более слабо развитой передней бороздой и строением непарного заднего интерамбулакра, преобразованного у *Tithonia exile* в амфистернальный пластрон.

Распространение. Нижний баррем Крыма.

Материал. В коллекции имеется около 800 экз. этого вида из красных барремских известняков района с. Верхоречье на р. Каче и верховьев оврага Кояс-Джилга; около 50 из них — целые панцири хорошей сохранности, остальные — неполные панцири, обломки и ядра.

Кроме того, были изучены 3 экз. из монографической коллекции Н. И. Каракаша (№ 103/1434, 103/1435 и 103/1436) и 2 экз. из монографической коллекции Э. И. Эйхвальда (№ 2/349 и 2/350), находящиеся на кафедре Исторической геологии Ленинградского университета.

Род *Metaporinus* Agassiz, 1844

Metaporinus: Agassiz, 1844, p. 730; Lambert, Thiéry, 1924, p. 395; Beurlen, 1934, 101; Mortensen, 1950, p. 28; Termier, Termier, 1953, p. 930; Wagner, Durham, 1966, p. 527.

Типовой вид: *Metaporinus michelini* Agassiz, 1844, оксфорд Южной Франции (табл. XVI, фиг. 1).

Диагноз. Панцирь овальный с передней бороздой и несколько усеченный сзади. Амбулакры гетерогенные: в парных амбулакрах поры слегка удлинённые, в непарном амбулакре — более мелкие, округлые. Амбулакры задней пары загнуты вершинами вперед. Задние глазные пластинки не контактируют с перипроктom и отодвинуты от него на значительное расстояние.

Сравнение. Отличается от рода *Tithonia* гетерогенностью амбулакров, отсутствием контакта задних глазных пластинок с перипроктom и направленностью вперед вершин задних амбулакров. От рода *Dialyaster* отличается более слаборазвитой передней бороздой и почти полным отсутствием задней борозды.

Состав. Два вида: *Metaporinus michelini* Agassiz, 1844 и *M. minensis* Gauthier, 1889.

Распространение. Оксфорд Южной Европы и Северной Африки.

Род *Dialyaster* Pomel, 1883

Dialyaster: Pomel, 1883, p. 46; Mortensen, 1950, p. 31; Termier, Termier, 1953, p. 930; Wagner, Durham, 1966, p. 327.

Типовой вид: *Metaporinus gueymardi* Gras, 1848, валанжин Франции (табл. XVI, фиг. 2).

Диагноз. Панцирь удлинённо-овальный с хорошо выраженной передней бороздой и с глубокой задней бороздой, продолжающейся в оральную сторону и отделенной четкими выступающими киями, которые также переходят на оральную поверхность в область пластрона. Перипрокт супрамаргинальный. Амбулакры бивиума изогнуты выпуклостями назад. Непарный амбулакр с округлыми порами отличается от парных, в которых поры крупные и имеют форму запятых. Детали строения вершинного щитка неизвестны.

Сравнение. Род близкий к *Metaporinus*, отличается от него глубокой задней бороздой и резкими киями в области заднего интерамбулакра на нижней поверхности. Бойрлен (Beuglen, 1934) не признает самостоятельности этого рода — вид *gueymardi* он относит к роду *Metaporinus*.

Состав. Род монотипический.

Распространение. Валанжин Франции.

INCERTAE SUBFAMILIAE

Род *Acrolusia* Lambert, 1920

Acrolusia: Lambert, 1920, p. 15; Lambert, Thiéry, 1924, p. 395; Mortensen, 1950, p. 32; Wagner, Durham, 1966, p. 527.

Типовой вид: *Acrolusia gauthieri* Lambert, 1920, неком Алжира (табл. XVI, фиг. 3, 4).

Диагноз. Амбулакры гомогенные, субпеталоидные — в непарном амбулакре поры такие же удлинённые, как и в парных. Передняя борозда выражена хорошо. Задние глазные пластинки сближены с передней частью вершинного щитка. Судя по имеющимся иллюстрациям (Lambert, 1920, pl. I fig. 14; Devries, 1960, pl. 35, fig. 12), вершинный щиток компактный, но левая боковая глазная (IV) инсертная, т. е. разделяющая 3 и 4-ю генитальные (рис. 43).

Сравнение. Из-за того, что типовой вид описан по одному неполному экземпляру, невозможно говорить о характере нижней поверхности, положении перистомы и перипрокта. Мортенсен указывает на большое сходство *Acrolusia* с *Metaporinus*. Действительно, формально он отли-

чается от *Metaporinus* лишь гомогенностью амбулакров. С нашей точки зрения, *Acrolusia* весьма напоминает ранних представителей *Toxaster*



Рис. 43. *Acrolusia gauthieri* Lambert. Предполагаемое строение передней части вершинного щитка (рисунок сделан автором на основании фотографии табл. XVI, фиг. 4); Алжир, нижний мел, неоком

группы *granosus* (семейство *Toxasteridae*) и отличается от них лишь разорванным вершинным щитком.

Состав. Род монотипический.

Распространение. Неоком Алжира.

INCERTAE FAMILIAE

Род *Oustechinus* Lambert, 1931

Oustechinus: Lambert, 1931, p. 92; Mortensen, 1950, p. 32; Wagner, Durham, 1966, p. 528.

Типовой вид: *Oustechinus bassae* Lambert, 1931, верхняя юра Туниса.

Диагноз. Панцирь маленький сердцевидный, суживающийся назад, с передней бороздой. Перистом передний, полулунной формы. Перипрокт инфрамаргинальный. Задние глазные пластинки, по-видимому, контактируют с перипроктом. Вершины задних амбулакров не видны сверху. Амбулакры образованы высокими гексагональными пластинками с очень мелкими округлыми порами.

Сравнение. Род, по-видимому, близок к родам подсемейства *Collygopsinae* семейства *Collygidae*. Отличается от них контактирующими с перипроктом задними глазными пластинками. Единственный экземпляр *O. bassae*, описанный Ламбером, представлен ядром. Поэтому из-за недостаточности сведений по морфологии этот род не отнесен нами ни к одному из семейства дизастеридных морских ежей.

Состав. Род монотипический.

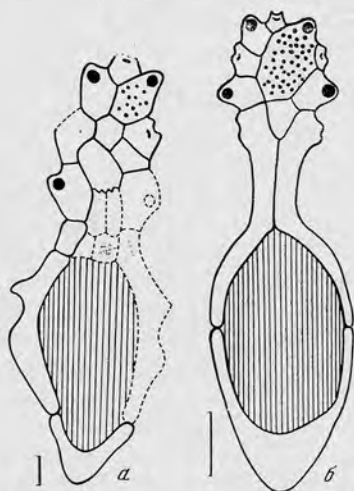
Распространение. Верхняя юра Туниса.

Глава VI
ФИЛОГЕНИЯ

СЕМЕЙСТВО COLLYRITIDAE

История этого семейства фактически начинается с байоса. Вид *Pygomalus prior* описан Дезором (Desor, 1858) по одному экземпляру из нижнего лейаса Швейцарии, который не был им изображен. Изображение второго экземпляра из коллекции Ламбера (верхний лейас Южной Франции) также нигде не опубликовано. Морфология вида практически

- Рис. 44. Вершинные щитки
а — *Hyboclypeus caudatus* Wright
(семейство Galeropygidae),
средняя юра;
б — *Nucleolites terquemii* (Agassiz
et Desor) (семейство Nucleolitidae),
средняя юра, нижний
бат Польши. Перипрокт со
всех сторон окружен пластин-
ками вершинного щитка (ср.
с вершинным щитком *Orbignyana*
(Collyritidae, рис. 14)
(Jesionek-Szymanska, 1963)



не изучена. Если действительно этот вид принадлежит к роду *Pygomalus* и возраст его определен правильно, то все равно вряд ли его можно считать родоначальником коллиритид (так как *Pygomalus* является родом эволюционно гораздо более продвинутым, чем, скажем, *Orbignyana* и *Pygorhytis*).

Наиболее слабо дифференцированными формами являются представители подсемейства *Pygorhytinae*, известные с байоса. Их морфология была недавно блестяще изучена В. Есенек-Шиманской (Jesionek-Szymanska, 1963). Пожалуй, самыми интересными в ее исследовании являются данные по строению вершинного щитка у коллиритид, в частности у самых ранних пигоритин, а также у наиболее ранних семейств отряда *Cassiduloida* — *Galeropygidae* и *Nucleolitidae*. Вершинный щиток у них имеет чрезвычайно сходное строение. Главной особенностью этих щитков является то, что они эндоциклические, т. е. не отличаются принципиально от щитков правильных морских ежей — перипрокт окружен со всех сторон пластинками вершинного щитка и имеется пять генитальных пластинок. Правда, щитки сильно растянуты в передне-заднем направлении, а 5-я генитальная пластинка лишена поры (рис. 44). Эти признаки свидетельствуют о том, что семейства *Galeropygidae* и *Nucleolitidae* явля-

ются родоначальниками неправильных морских ежей. У всех трех семейств наблюдается сходное строение приротовых частей амбулакров — филлодиев, поры в которых располагаются триадами, и имеется значительное число окклюдированных пластинок (рис. 45). Нуклеолитиды обнаруживают уже достаточную специализацию и черты развития в «каксидулоидном» направлении (в частности, у них развиты петалоидные амбулакры). Наиболее ранние галеропигиды (роды *Galeropygus* и *Hyboclypus*) так же слабо дифференцированы, как и пигоритины (род *Orbignyana*). Род *Orbignyana* обнаруживает небольшое сходство с *Galeropygus* и *Hyboclypus* по высокому положению перипрокта, расположенного в вершине глубокой задней борозды и окруженного со всех сторон пластинками вершинного щитка, центральному положению перистоста и по строению приротовых частей амбулакров, в которых довольно много окклюдированных пластинок.

Принципиальным отличием *Orbignyana* от ранних галеропигид является только наличие разорванного вершинного щитка. Род *Orbignyana* (если отбросить упомянутый вид *Pygomalus prior*) бесспорно является самым древним и самым примитивным родом пигоритин. Перипрокт у него занимает самое высокое положение по сравнению с любым другим родом этого подсемейства, плоскость перипрокта ориентирована вверх. Задние глазные пластинки, тесно связанные с перипроктом, отодвинуты еще не очень далеко от передней части вершинного щитка и часто соединены с передней частью щитка несколькими катенальными пластинками. Очень характерна для этого рода большая изменчивость в строении вершинного щитка (см. рис. 14) — количестве дополнительных пластинок, характере контакта задних генитальных и боковых глазных пластинок. Такая «нестабильность» в морфологии этого важного органа связана с началом миграции перипрокта и относительным удлинением этих частей панциря. Эта изменчивость вершинного щитка в известной степени характерна и для следующих этапов эволюции коллиритид. Представители рода не переживают конца средней юры и вымирают в бате. Второй род подсемейства — *Pygorhytis* — появился также в байосе и, возможно, связан своим происхождением с родом *Orbignyana*. Перипрокт у этого рода значительно сдвинут к заднему краю панциря по сравнению с предыдущим родом — у *Pygorhytis ringens* он супрамаргинальный с плоскостью, направленной назад. У видов группы «*pseudoringens*» он смещается еще дальше и становится краевым или даже инфрамаргинальным, увлекая за собой задние глазные пластинки (которые у этого рода продолжают контактировать с перипроктом) и вершины задних амбулакров. У этого рода сохраняется 5-я генитальная пластинка (см. рис. 15, в). В передней части вершинного щитка обычно присутствуют дополнительные пластинки, которые могут полностью отделить задние генитальные от боковых глазных (см. рис. 15).

Появившись в байосе, этот род продолжает существовать до конца келловоя.

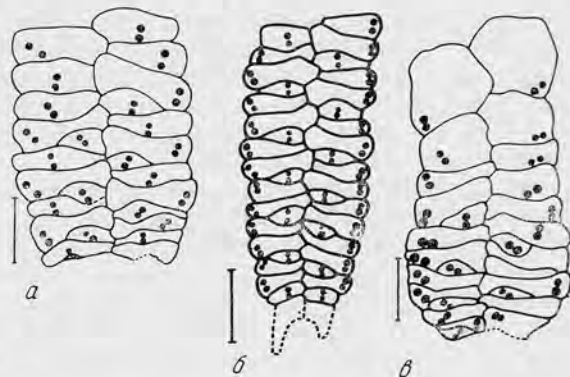
Следующий род *Cyclolampas* (см. табл. III, фиг. 2; рис. 18), существующий с оксфорда по титон, в общем по облику сходен с родом *Pygorhytis*, особенно с видами группы «*pseudoringens*». Основное отличие этого рода в том, что у него задние глазные пластинки освободились от контакта с перипроктом и несколько переместились вперед по направлению к передней части вершинного щитка (существенный этап в эволюции пигоритин, который, как мы увидим ниже, проходят в своем развитии и другие группы). Сходство с *Pygorhytis*, по-видимому, послужило основанием для выведения К. Бойрленом (Beuglen, 1934) этого рода непосредственно от *Pygorhytis*. Наличие хорошо выраженной цепочки катенальных пластинок у *Cyclolampas* ставит этот вывод Бойрлена под сомнение. Катенальные пластинки у *Pygorhytis* отсутствуют и вряд ли могли по-

явиться вторично при общей тенденции к их редукции в эволюции коллиритид. Поэтому *Cyclolampas* надо связывать скорее с более ранними пигоритинами, может быть, с родом *Orbignyana*.

Очень необычным из-за своей сильно удлинённой формы является монотипический род *Grasia* (см. табл. III, фиг. 3). Задние глазные пластинки у него не контактируют с перипроктом, который имеет очень большие размеры и обращен своей плоскостью вверх. Таким образом, у этого

Рис. 45. Сходство в строении филлодиев у представителей трех семейств

- а — *Hyboclypeus gibberulus* Agassiz, Польша, средняя юра, верхний бат; Galeropygidae
 б — *Nucleolites terquemi* (Agassiz et Desor), Польша, средняя юра, нижний бат; Nucleolitidae;
 в — *Orbignyana canaliculata* (Quenstedt), Польша, средняя юра, верхний байос; Collyritidae, Pygorhytinae. Видны окклюдированные пластинки (Jesionek-Szymańska, 1963)



рода сочетаются примитивные признаки с определенной специализацией. Трудно сказать что-либо о происхождении этого рода. Бойрлен связывает его в своей филогенетической схеме непосредственно с родом *Orbignyana*. Этот редкий род был распространен очень локально (Южная Франция) и ограничен в своем существовании поздним оксфордом.

Характеризуя развитие подсемейства Pygorhytinae в целом, нужно отметить очень слабую дифференциацию панциря у всех его представителей. Перистом у пигоритин не переместился к переднему краю, а остался в центре оральной стороны. По-видимому, с этим было связано то, что амбулакры (особенно это выражено на оральной стороне) сохранили свою гомогенность. То же можно сказать и об интерамбулакрах, также построенных одинаково, — никакого намека на пластрон не имеется. Туберкуляция, а следовательно, и иглы были также очень однородны. Специализированные амбулакральные ножки, густо располагавшиеся в филлодиях вокруг рта, были, вероятно, хорошим аппаратом для собирания пищевых частиц с поверхности грунта. Аппарата же для закапывания, представленного у типичных спатангоидов специализированными иглами и амбулакральными ножками, у них не было. Очевидно, поэтому уже с начала поздней юры пигоритины занимали подчиненное положение по сравнению с более приспособленными к жизни на рыхлых грунтах коллиритинами и дизастеридами, а в конце поздней юры вымирают последние представители этого подсемейства.

Выше было указано на большое сходство пигоритин с ранними галеропигидами; это сходство было отмечено еще Котто (Colteau, 1867—1874), который сравнивал самый примитивный род *Orbignyana* с *Galeropygus caudatus* (Wright). Ламберу это сходство вначале казалось настолько большим, что он не поместил этот род в Collyritidae (Lambert, 1909). Однако позднее (Lambert, 1920) он отнес его к этому семейству, но признал неоспоримым факт происхождения коллиритид от галеропигид. Бойрлен (Beurlen, 1934), который тоже констатировал наибольшую примитивность рода *Orbignyana*, для объяснения стратиграфической древности рода *Pygomalus* предложил гипотезу, что эти два рода развивались независимо от общего предка, принадлежавшего галеропигидам, и они дали начало двум подсемействам: Pygorhytinae и Collyritinae. Мнение Мортенсена (Mortensen, 1950), Дарема и Мелвилля

(Durham, Melville, 1957) в общем соответствует воззрениям их предшественников, согласно которым коллиритиды произошли от примитивных галеропигид.

Совершенно отлична на этот счет точка зрения А. Деврие (Devries, 1960). Он исключает галеропигид из числа возможных предков коллиритид и считает, что последние произошли от палеозойских *Lepidocentridae* через род *Pygomalus*. Единственным аргументом в пользу этого, по видимому, является стратиграфическое распространение *Pygomalus* (большая древность этого рода, чем галеропигид), о чем было сказано выше. Для объяснения столь сильных изменений в морфологии *Pygomalus* по сравнению с лепидоцентридами этот автор прибегает к привлечению происшедших, по его мнению, ценогенетических личиночных изменений или неотении. Доводы Деврие кажутся малоубедительными и вряд ли могут быть приняты.

Подробно вопрос о происхождении коллиритид проанализирован Есенек-Шиманской (Jesionek-Szymańska, 1963). Новые данные по морфологии адоральных частей амбулакров и вершинного щитка, полученные в результате ее исследований, хорошо подтверждают точку зрения о близком родстве пигоритин с галеропигидами и позволяют ставить вопрос о недалеком общем предке этих групп. Эта точка зрения представляется нам наиболее приемлемой. Что касается настоящих правильных морских ежей, которые могли дать начало этим группам, то Есенек-Шиманская указывает на *Acrosaleniidae*, имеющих эксцентричный перипрокт и сходное расположение «диадемоидальных» триад в амбулакрах. Трудно сказать, права ли в этом отношении Есенек-Шиманская. Не предлагая в противовес этому выводю какую-либо другую точку зрения, отмечу лишь, что известные *Acrosaleniidae* являются достаточно специализированными формами хотя бы в отношении игл и туберкулов, что заставляет нас сомневаться в возможности признания их в качестве предковой группы.

Второе подсемейство — *Collyritinae* — также известно с байоса. Род *Pygomalus* — самый ранний и самый примитивный его представитель. Очевидно, дивергенция коллиритид произошла очень рано и две ветви этого семейства — пигоритины и коллиритины — развивались параллельно. Для коллиритин характерно, прежде всего, большее развитие билатеральной симметрии, что первоначально проявилось в перемещении перистома к переднему краю панциря и приобретении панцирем удлиненно-овальной формы (род *Pygomalus*).

Во многом этот род сохраняет сходство с пигоритинами, с которыми его, вероятно, связывает непосредственное родство. Приротовые части амбулакров *Pygomalus* также образуют филлодии с многорядным расположением пор, но количество окклюдированных пластинок у него меньше и высокие амбулакральные пластинки у него появляются ближе к перистому, чем у пигоритин (см. рис. 19, *д*). В строении вершинного щитка появляется большая стабильность благодаря редукции дополнительных пластинок в передней части щитка, где они либо совсем отсутствуют, либо имеется одна небольшая четырехугольная пластинка, вклинивающаяся на стыке боковых глазных и задних генитальных пластинок. Тем не менее эта часть панциря все же достаточно изменчива и у этого рода и у еще более дифференцированного рода *Collyrites* (см. рис. 23). Катенальные пластинки у *Pygomalus* обычно редуцированы и если присутствуют, то в небольшом количестве (см. рис. 19, *а*). Пластинки задней части вершинного щитка (пара глазных и 5-я генитальная) большей частью окружают со всех сторон перипрокт (см. рис. 20, *б*). Это характерно для байосских и батских форм. У позднебатских и особенно у раннекелловейских *Pygomalus analis*, как показала Есенек-Шиманская, наблюдается постепенный процесс отделения задних глазных пластинок от перипрокта и смещение их вперед вместе с вершинами

пары задних амбулакров. Этот процесс вначале сопровождается сильным растяжением глазных пластинок, между которыми появляются дополнительные пластинки, их число увеличивается и они отделяют глазные пластинки от перипрокта. Потом дополнительные пластинки редуцируются, глазные сокращаются в своей длине и становятся отделенными от перипрокта. Параллельно с этим происходит уменьшение размера 5-й генитальной пластинки (рис. 20, б—е). Выше уже указывалось, что процесс отрыва задних глазных пластинок от перипрокта происходил параллельно в разных группах. В данном случае интересно то, что уже в бате параллельно с *Pygomalus* существует род *Collyrites*, основное отличие которого от *Pygomalus* именно в отсутствии контакта задних глазных пластинок с перипроктом. Если у *Pygomalus* в раннем келловее, как мы видим, происходит отделение задних глазных от перипрокта, а род *Pygomalus*, как таковой, по-видимому, не существует позднее раннего келловоя, то не исключено, что род *Collyrites* в современном его понимании является полифилетическим, так как с келловоя в него могли «влиться» непосредственные потомки *Pygomalus*, не отличавшиеся исследователями от представителей более ранней филогенетической ветви *Collyrites*. Конечно, это предположение требует подтверждения и может быть принято только после детального изучения под определенным углом зрения многочисленных позднеюрских *Collyrites*. Возможно, что в какой-то степени дифилетичность в происхождении этого рода отражена в признании некоторыми авторами двух подродов — *Collyrites* (*Collyrites*) и *Collyrites* (*Cardiopelta*). Однако в настоящее время они разграничены нечетко и объем их не очень ясен.

Род *Collyrites* представляет собой следующий этап в дифференциации панциря и развитии двусторонней симметрии, что выражается в образовании передней борозды и появлении некоторой гетерогенности амбулакров и интерамбулакров, главным образом, в приротовых частях панциря (у *Pygomalus* они практически гомогенны). У *Collyrites*, по крайней мере у келловейских и оксфордских видов, которые изучались нами, количество окклюдированных пластинок во всех амбулакрах уменьшается по сравнению с родом *Pygomalus*, количество пор вокруг перистома сокращается, а их «сгущенность» уменьшается. Окклюдированные пластинки в III переднем амбулакре исчезают совсем, пластинки в нем гораздо более высокие, а поры расположены реже, чем в остальных четырех амбулакальных полях. Если посмотреть на строение приротовых частей амбулакров у пигоритин, потом у рода *Pygomalus* и, наконец, у *Collyrites*, то отчетливо проявляется процесс олигомеризации этих частей. Сокращение количества амбулакальных ножек вокруг перистома было, по-видимому, связано с их специализацией в связи с переходом к закапывающемуся образу жизни. Признаки приспособления к зарыванию в грунт можно видеть и в появлении передней борозды и в некоторой дифференциации туберкулов, а следовательно и игл, на нижней поверхности панциря. Трудно говорить о степени приспособленности *Collyrites* к определенным условиям существования по сравнению с другими группами, но надо отметить, что в позднеюрское время из всех представителей отряда Spatangoida (т. е. дизастеридных морских ежей) этот род был самым распространенным во многих морских бассейнах — его виды представляли существенный компонент в ряде биоценозов, являясь иногда самыми обильными их представителями. Род этот известен по всей Европе, распространен в Северной Африке, на Кавказе, в Средней Азии и Индии.

Гетерогенность интерамбулакров *Collyrites* проявляется в некотором отличии непарного (5-го) интерамбулакра от парных, а именно — приротовая единичная пластинка и две следующие за ней парные пластинки имеют в 5-м интерамбулакре несколько большие размеры, чем в пар-

ных (см. рис. 22, *г*), т. е. протостернальная структура изменяется в сторону гаплостернальной. Все коллиритины характеризуются супрамаргинальным перипроктом. Расцвет коллиритин приходится на первую половину поздней юры, в конце юры они имеют меньшее распространение и последние представители подсемейства вымирают в валанжине.

Следующим этапом в эволюции коллиритид является возникновение подсемейства *Collyropsinae*.

Насколько можно судить по литературным данным, первые коллиропсы появляются в начале поздней юры. Наиболее вероятным предком этой группы является род *Collyrites*. Основное отличие наиболее раннего рода коллиропсин *Collyropsis* от *Collyrites* — это краевое положение перипрокта (у *Collyrites* перипрокт супрамаргинальный). Кроме того, для этого рода характерны наличие высоких амбулакральных пластинок с мелкими порами, маленькие размеры вершинного щитка (удлиненного!) и почти полная редукция катенальных пластинок; на стыке 1 и 4 интерамбулакральных полей посередине аборальной стороны обычно имеются одна или две катенальные пластинки ромбической формы (см. рис. 27). Перистом располагается у переднего края. Передняя борозда бывает выражена слабо. В приротовых частях амбулакров происходит, по сравнению с коллиритидами, дальнейшая олигомеризация — сокращается количество низких пластинок, поры располагаются относительно редко и практически однорядно в каждой серии амбулакрального поля, а окклюдированные пластинки исчезают совсем. Происходит дальнейшая дифференциация пластрона: он приобретает гаплостернальный облик — приротовая пластинка увеличивается в размерах и приобретает форму близкую к треугольной; две стернальные пластинки также значительно увеличиваются по сравнению с *Collyrites*, шов между стернальными пластинками сильно скошен (см. рис. 27, *а*). Следует отметить, что гаплостернальный пластрон у представителей различных групп может в дальнейшем развиваться как по меридостернальному плану (у рассматриваемого подсемейства), так и по амфистернальному (что мы увидим при рассмотрении семейства *Disasteridae*). На этой же (промежуточной) стадии он имеет у них почти одинаковый облик.

Следующий род *Tetraromania* произошел от рода *Collyropsis*. Он характеризуется слиянием задних генитальных и боковых глазных пластинок в вершинном щитке, размеры которого уменьшаются еще сильнее, и он приобретает псевдокомпактный облик (см. рис. 29, *а*); независимо этот тип щитка возникает в семействе *Disasteridae*, но там, очевидно, исходным для него был действительно компактный щиток.

Род *Tetraromania*, вероятно, возник в середине или в конце поздней юры, но его представители ранее включались в род *Collyropsis*; некоторые виды последнего рода, по-видимому, относились рядом авторов к *Collyrites* (*Cardiopelta*), когда удавалось рассмотреть удлиненный вершинный щиток! Эволюция этого рода наблюдалась нами у раннемеловых видов, известных из Крыма.

У берриасского вида *Tetraromania* характер пластрона не наблюдался; вероятно, он гаплостернального типа, как у *Collyropsis*. В вершинном щитке пластинки, образовавшиеся в результате слияния боковых глазных и задних генитальных, удлинены, что, возможно, является указанием на его происхождение от удлиненного щитка *Collyropsis* (см. рис. 31).

У более поздних готеривских и барремских видов эти слившиеся пластинки становятся более округлыми и изометричными (см. рис. 30, *е*). У рода *Tetraromania* постепенно формируется меридостернальный пластрон. У готеривского вида *Tetraromania jaccardi* верхняя часть шва между стернальными пластинками сильно перемещается вправо к границе пластрона с V амбулакром, так что правая стернальная пластинка поч-

ти не граничит с приротовой (см. рис. 29, б). У барремского вида *Tetraromania oculum* правая стерральная перестает граничить с приротовой — налицо типичный меридостеральный пластрон, подобный аналогичной структуре, например у рода *Echinocorys*. В строении пластрона наблюдается некоторая изменчивость в отношении положения шва между стерральными пластинками — правая часть этого шва может иногда опускаться ниже — тогда пластрон несколько приближается по облику к ортостеральному типу (см. рис. 30, д). Присутствие меридостерального пластрона ранее никем не отмечалось у коллиритид. Однако у Остера (Ooster, 1865, pl. 11, fig. 2) изображен представитель вида *Tetraromania moussoni* (Des.) (*Collyrites*), на нижней поверхности которого отчетливо видна меридостеральная структура пластрона. Этот вид происходит из альба, что позволяет предполагать наличие этого типа пластрона у всех видов *Tetraromania* выше нижнего баррема.

Другой важной особенностью в эволюции рода является появление, начиная с готерива (*Tetraromania jaccardi*), диффузной анальной фасциолы, которая наблюдалась нами и у барремского вида *Tetraromania ovulum*. Появление фасциолы характеризует качественно новый этап в эволюции группы, который отражает дальнейшую дифференциацию покрова игл, связанную с приспособлением к жизни внутри осадка.

Неокомский род *Corthya* весьма близок к предыдущему роду, но отличается от него отсутствием передней борозды и более удаленным от переднего края перистомом. Нами изучена морфология одного барремского вида — *Corthya ambigua*. В отличие от барремской *Tetraromania ovulum* у него отсутствует фасциола, но пластрон имеет аналогичную меридостеральную структуру (см. рис. 32, а), что связано с параллельной эволюцией близких родов, приведшей к почти синхронному возникновению у них этой структуры. Интересной особенностью *Corthya ambigua* является изменчивость в строении приротовых частей интерамбулакров. У одного экземпляра в пластроне с приротовой пластинкой контактируют две пластинки (см. рис. 32, б), что представляет собой более архаичный гапlostеральный тип и может, по-видимому, указывать как раз на относительно недавнее возникновение меридостерального пластрона. Если в этом явлении можно видеть возврат к предковой структуре, то еще более интересным является факт присутствия у некоторых экземпляров (см. рис. 32, в), наряду с меридостеральным пластроном, меридоплакоидного строения (когда к приротовой примыкают единичные пластинки) некоторых или всех интерамбулакров. Ранее считалось, что меридоплакоидная структура 1 и 4-го интерамбулакров появляется впервые у некоторых поздне меловых *Holasteridae*, а два остальных интерамбулакра (2 и 3-й) приобретают такое строение лишь у современных глубоководных морских ежей семейства *Urechinidae*. В последнее время появились данные об аналогичном строении у датских и палеоценовых видов родов *Duncania*ster, *Basseaster* и *Garumnaster*, которые отнесены также к урехинидам (Пославская, Соловьев, 1964). Интересно, что урехиниды вообще обнаруживают большое сходство с коллиритидами. Это сходство проявляется в довольно примитивном облике панциря со слабо выраженной передней бороздой или с полным ее отсутствием, непеталоидных амбулакрах с высокими пластинками и очень мелкими амбулакральными порами. Довершается сходство тем, что у некоторых урехинид (род *Plexechinus*) имеется разорванный вершинный щиток (рис. 46). Такой щиток характерен и для другого семейства глубоководных морских ежей — *Pourtalesiid*ae. Правда, последнему семейству наряду со многими примитивными чертами присущи черты своеобразной специализации, выражающейся, в частности, в очень необычной бутылкообразной форме панциря с терминальным расположением рта и ануса (рис. 47). Сходство в морфологии некоторых коллиропсин с урехинида-

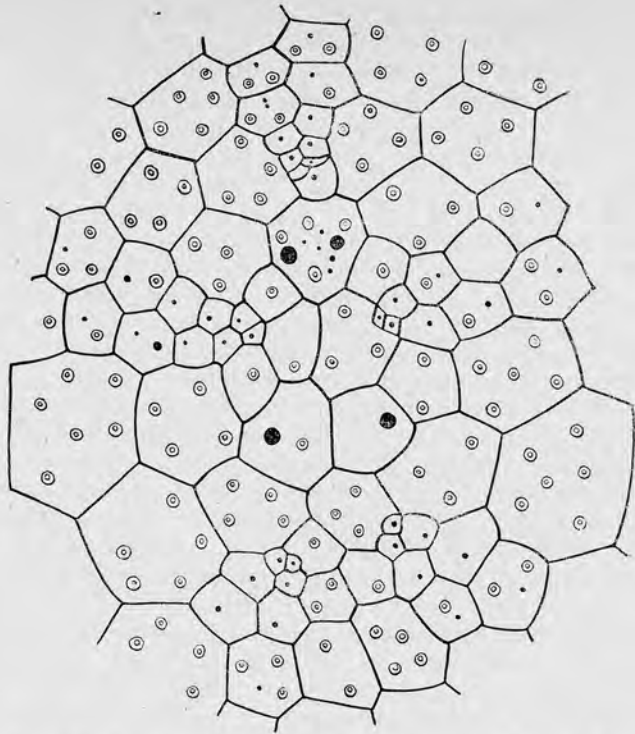
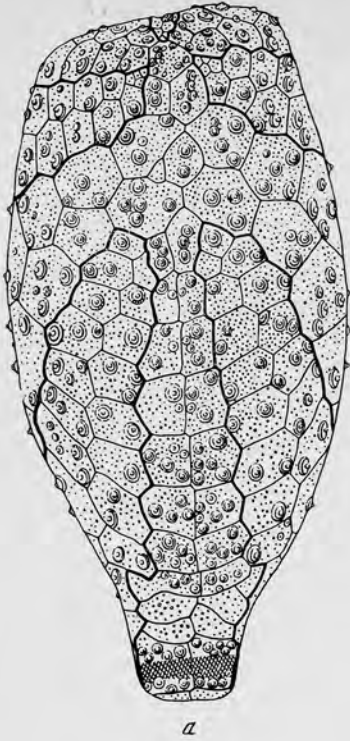


Рис. 46. Семейство Urechinidae. Вершинный щиток *Plexechinus spectabilis* Mortensen ($\times 4,5$) (Mortensen, 1950)

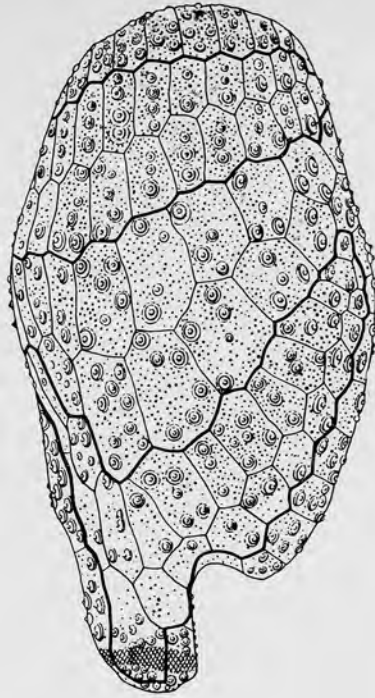
ми и пурталезидами наводит на мысль о возможном родстве между ними, на что указывал Мортенсен (Mortensen, 1907). Однако он потом отказался от этой мысли, считая, что более вероятными предками этих глубоководных групп могут быть холастериды, а их примитивные черты являются результатом вторичного упрощения в условиях абиссали. В этом случае разорванный вершинный щиток надо также считать образованием, возникшим у этих групп конвергентно. У коллиритид механизм возникновения разорванного вершинного щитка в общих чертах ясен — первоначальный отрыв задних глазных пластинок был связан с миграцией перипрокта из вершинного щитка. Перипрокт, перемещаясь к заднему краю панциря, увлекал за собой и здание глазные. Позднее, когда задние глазные освобождались от контакта с перипроктом, у многих групп возникала тенденция к обратному перемещению задних глазных в сторону передней части щитка (кстати, у коллиропсин эти части щитка уже сильно сближены). Очевидно, сильное удаление задних глазных пластинок и вершин парных задних амбулакров функционально было не очень оправдано. Важно было перемещение перипрокта, а отрыв и смещение бивиума были явлением сопутствующим.

Причины разрыва вершинного щитка у урехинид, и пурталезид неясны. У второго семейства это может быть связано с большим относительным удлинением панциря и растяжением многих структур вдоль плоскости двусторонней симметрии, что нельзя сказать про урехинид. Это лишний раз наводит на мысль о возможном родстве урехинид с коллиритидами.

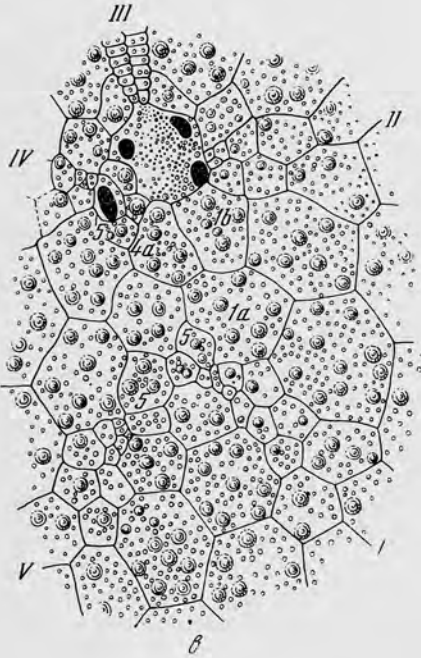
Несколько слов надо сказать о монотипическом титонском роде *Cardiolampas* (см. табл. XII, фиг. 6), который нами отнесен к подсемейству Collyropsinae на основании общего облика панциря и инфрамаргиналь-



а



б



в

Рис. 47. Семейство Pourtalesiidae

а, б — *Pourtalesia jeffreysi* Thompson: а — вид сверху, б — вид сбоку (несколько увеличено) видны сильно смещенные назад вершины амбулакров бивнума;
в — разорванный верхний щиток *Ceratophysa ceratopyga* (A. Agassiz) (увеличено) (Mortensen, 1950).

ного положения перипрокта. Подробности строения таких важных частей панциря, как пластрон, вершинный щиток и другие, не известны. Можно отметить развитие у него глубокой передней борозды, которая не выражена в такой степени ни у кого из дизастеридных морских ежей; благодаря этому панцирь приобрел сердцевидную форму, что можно рассматривать как определенную специализацию. Более заднее положение I и V глазных пластинок по сравнению с родами *Tetraromania* и *Corthya* надо считать архаичным признаком. Этот редкий, быстро вымерший род, представляет, по-видимому, боковую ветвь основного ствола развития коллиропсин.

Коллиропсины просуществовали дольше всех остальных групп дизастеридных морских ежей — последние представители их известны из альба.

Последнее подсемейство *Proholasterinae* с единственным родом *Proholaster* из титона Алжира представляет особый интерес. Род *Proholaster* произошел, вероятно, от коллиритид. От последних он отличается субпеталосидными амбулакрами, сильно сближенными двумя частями вершинного щитка и хорошо выраженным гаплостернальным пластроном (см. рис. 34). Большое внешнее сходство с *Holaster* и достаточно высокое стратиграфическое положение были причинами того, что ряд исследователей, в том числе Бойрлен и Мортенсен (Beurlen, 1934; Mortensen, 1950), стали считать *Proholaster* промежуточной формой между коллиритидами и холастеридами. Ранее нами высказывалось мнение о необратимости процесса разделения вершинного щитка на две части (Соловьев, 1963), т. е. невозможности возникновения нормального сомкнутого щитка холастерид из разорванного щитка коллиритид. Однако общий анализ развития коллиритид показывает, что этот процесс мог иметь место. Действительно, как указывалось выше, в эволюции разных групп коллиритид наблюдается тенденция к сближению задних глазных с передней частью вершинного щитка. *Proholaster* является формой, у которой это расстояние между передней и задней частями вершинного щитка минимальное. А. Деврие (Devries, 1958) посвятил специальную работу этому роду. Он в деталях изучил морфологию единственного представителя рода — *Proholaster auberti* (см. рис. 34). Выводы же, к которым он пришел, отличаются от взглядов Бойрлена и Мортенсена на его роль в эволюции *Spatangoida*. Деврие считает, что если строение вершинного щитка позволяет сравнивать *Proholaster* с холастеридами, то строение пластрона, в котором с приротовой пластинкой граничат две стернальные, никак не может считаться исходной структурой для превращения его в меридостернальный пластрон холастерид. Напротив, он признает этот пластрон примитивным амфистеральным, а *Proholaster auberti* считает возможным предком токсастерид. Родоначальником токсастерид он считает *Toxaster laffitei*, описанный им из берриаса Алжира. У этого вида имеется сомкнутый удлинённый вершинный щиток, но задние глазные пластинки обычно сильно удлинены (рис. 48, а). Пластрон имеет сходное строение с пластроном *Proholaster* (рис. 48, б). Компактный вершинный щиток *Toxaster*, по мнению Деврие, произошел из удлинённого щитка, так как у некоторых валанжинских видов (например, *Toxaster africanus* Coq.) IV глазная пластинка инсертная (inserte), т. е. прорастающая между 3 и 4-й генитальными и разделяющая их. Мне кажется, что эта точка зрения Деврие неправильна. Такого же мнения придерживаются, в общем, Есенек-Шиманская, Дарем и Мелвилл (Durham, Melville, 1957; Jesionek-Szymańska, 1963). Строение пластрона *Proholaster* является, по существу, единственным аргументом, который использует Деврие против заключения о присхождении холастерид от *Proholaster*. С нашей точки зрения, этот аргумент не должен приниматься во внимание по той причине, что промежуточная — гапло-

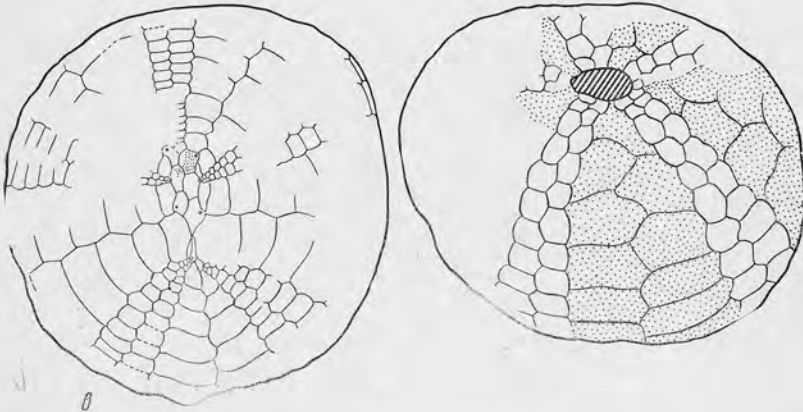
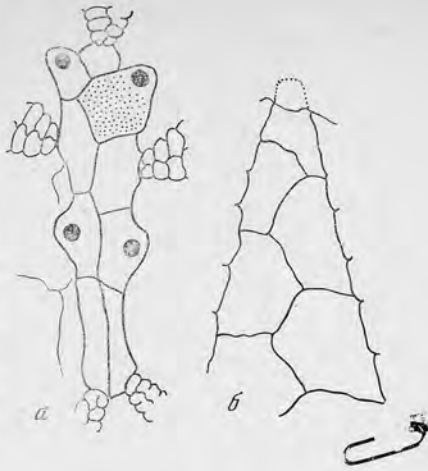
Рис. 48а, б. *Eoholaster laffittei* (Devries)

а — вершинный щиток;
б — пластрон (× 10), берриас Алжира (Devries, 1960);

в, г — *Eoholaster poslavskae* Solovjev;

в — голотип ПИН № 2276/7; строение верхней поверхности панциря с вершинным щитком (видны сильно удлиненные задние глазные пластинки);

г — ПИН, № 2276/8, строение нижней поверхности панциря (виден гапlostернальный пластрон) (× 1²/₃); берриас Крыма (Соловьев)



стернальная структура пластрона этого рода вполне могла стать исходной для превращения в меридостернальный пластрон более поздних холастерид. Реально наблюдаемый случай возникновения меридостернального пластрона из гапlostернального показан выше у рода *Tetraromania*. А наиболее ранние (берриасские) холастериды имели также гапlostернальный пластрон. Это видно у *Eoholaster poslavskae* Solovjev (рис. 48, г), описанного из берриаса Крыма. Кстати, к этому роду нужно отнести, с нашей точки зрения, и *Toxaster laffittei* Devries. Строение вершинного щитка *Eoholaster poslavskae* (рис. 48, в) (сильная удлиненность задних глазных, одна из которых может не контактировать с задними генитальными) является еще одним подтверждением возможности происхождения вершинного щитка холастерид от разорванного щитка коллиритид.

СЕМЕЙСТВО DISASTERIDAE

Представители семейства Disasteridae появились, по-видимому, несколько позже коллиритид, в бате (по некоторым данным в байосе). Кроме того, среди дизастерид нет таких примитивных форм, как ранние пигоритины. У самых ранних дизастерид панцирь имеет удлиненную форму, перипрокт и задние глазные пластинки далеко отодвинуты от передней части вершинного щитка, а перистом сдвинут к переднему краю панциря. Бойрлен (Beurlen, 1934) считал, что Disasteridae (у него — подсе-

мейство *Disasterinae*), как и подсемейство *Pygorhytinae*, произошли от семейства *Galeropygidae*. По его мнению, подходящим предком мог быть *Galeropygus caudatus* (Wright), у которого Райтом был изображен вершинный щиток с собранными вместе четырьмя крупными генитальными пластинками и мелкими глазными пластинками, располагающимися по углам между генитальными, т. е. компактная структура, свойственная дизастеридам. Однако, как было показано П. М. Кирым (Kier, 1962) и Есенек-Шиманской (Jesionek-Szymańska, 1963), такого строения вершинного щитка не наблюдается ни у этого вида, ни у одного из известных в настоящее время видов галеропигид. Поскольку гипотеза Бойрлена не подтвердилась, можно предположить, что дизастериды произошли от какого-то, пока неизвестного, примитивного предка с аналогичным строением вершинного щитка. Есенек-Шиманская приходит к другому выводу. Она считает, что дизастериды (у нее — подсемейство *Disasterinae*) произошли от пигоритин, а два типа вершинных щитков дизастерид — компактный у *Disaster* и псевдокомпактный (со слившимися боковыми глазными и задними генитальными) у *Tithonia* — возникли в результате вторичных изменений удлиненного щитка. В первом случае боковые глазные сильно уменьшились в размерах и были вытолкнуты вбок соединившимися вместе четырьмя генитальными. Во втором случае сильно уменьшились в размерах задние генитальные, слившиеся позднее с боковыми глазными. Для возможности осуществления первого преобразования автор не приводит никаких доказательств. Доказательствами происхождения псевдокомпактного щитка от удлиненного, по ее мнению, являются случаи, когда на задних пластинках намечаются швы между задними генитальными и боковыми глазными у описанного ею вида *Tithonia praecconvexa*. На одном рисунке она показала эти швы пунктиром (text-pl. XIII, fig. 7). Кроме того, на одном экземпляре этого вида наблюдалось аномальное строение (см. рис. 39, а), где 1-я генитальная очень маленького размера отделена швом от II глазной. Возможность этого последнего преобразования мне представляется вполне реальной, тем более, что мною было показано аналогичное преобразование вершинного щитка у коллиропсин (семейство *Collyritidae*). Однако не исключено, что одинаковое строение вершинного щитка (со слившимися боковыми глазными и задними генитальными пластинками) возникло у этих групп от разных исходных типов — у коллиригид (коллиропсин) — из удлиненного щитка, а у дизастерид (подсемейство *Tithoniinae*) — из компактного щитка.

В семействе *Disasteridae* различаются две параллельно развивавшиеся группы, которые рассматриваются мною как подсемейства *Disasterinae* (s. str.) и *Tithoniinae*. Генетические соотношения между ними не ясны. Если принять указанную выше возможность возникновения псевдокомпактного щитка от нормального компактного, то можно было бы считать дизастерин предками титонин, но это реально не подтверждается их стратиграфическим распространением (титонины, по-видимому, известны с бата, или даже с байоса, дизастерины — только с келловя). Поэтому можно сделать предположение о каком-то общем гипотетическом среднеюрском предке.

Подсемейство *Tithoniinae* имеет в своем составе три рода. Самый ранний из них род *Tithonia* является наиболее изученным морфологически. Детали морфологии среднеюрских представителей этого рода не известны. Из келловя хорошо изученным видом является *Tithonia praecconvexa*, морфология которого была хорошо изучена Есенек-Шиманской (Jesionek-Szymańska, 1963) по польским материалам и мною по несколькими экземплярам из верхнего келловя Восточного Крыма. У этого вида задние глазные пластинки контактируют с перипроктom, в основании которого сохранилась 5-я генитальная пластинка (см. рис. 38, в). В приро-

товых частях амбулакров имеется по одной-две окклюдированных пластинки, а пары пор в непосредственной близости от перистоста образуют по два ряда в каждой серии амбулакрального поля.

На аборальной поверхности амбулакральные пластинки высокие с мелкими округлыми порами. Пластрон у этого вида с достаточно крупной приротовой пластинкой, соответствующей трем — четырем пластинкам в смежных амбулакральных полях, стернальные пластинки достаточно крупные, несколько меньшего размера пара эпистернальных пластинок. По типу пластрона гаплостернальный (см. табл. IV, фиг. 4; рис. 21, а, б, в).

В процессе эволюции этого рода перистом смещается ближе к переднему краю панциря и плоскость его у барремского вида *Tithonia exile* (Eichw.) направлена не вниз, как у более древних видов, а вперед. Изменяется характер взаимоотношения задних глазных пластинок с перипроктом. У титонского вида *Tithonia convexa* (Catullo) задние глазные пластинки уже не контактируют с перипроктом, но располагаются в непосредственной близости от него (см. рис. 40, б); у барремского вида *Tithonia exile* расстояние между задними глазными и перипроктом несколько увеличивается, и амбулакры задней пары у всех, даже последних (неокомских) представителей рода, бывают загнуты своими вершинами назад. Изменяется строение пластрона. У титонского вида *Tithonia convexa* он мало отличается от пластрона келловейского вида (см. рис. 40, а), но у барремской *Tithonia exile* он приобретает типичный амфистернальный облик (см. рис. 41, а). В строении передней части вершинного щитка принципиальных изменений не наблюдается. В приротовых частях амбулакров сохраняются окклюдированные пластинки. Важной особенностью рода является дифференциация амбулакральных пор в амбулакрах задней пары (это наблюдается у всех видов с келловеев по неоком). В области перегиба панциря на оральную сторону на нескольких пластинках серии а I амбулакра и стольких же симметрично расположенных пластинках серии б V амбулакра имеются значительно более крупные поры, чем на остальных пластинках — это так называемые инфраанальные поры (см. рис. 41, в), очень характерные для амфистернальных спатангоидов. Как показал Д. Никольс (Nichols, 1959), этим порам соответствуют специализированные амбулакральные ножки, участвующие в укреплении стенки норы и постройке санитарных каналов у закапывающихся видов (см. рис. 50). Таким образом, известная дифференциация амбулакральных пор, связанная с жизнью в толще грунта, начала проявляться у спатангоидов уже в юрское время.

Род *Metaporinus* (см. табл. XVI, фиг. 1), по-видимому, очень близкий к роду *Tithonia*, но значительно менее распространенный (известен из верхней юры — оксфорда Южной Франции), вероятно, связан своим происхождением с родом *Tithonia*. Он отличается от последнего рода тем, что задние глазные пластинки у него никогда не контактируют с перипроктом, а отодвинуты от него на значительное расстояние, и амбулакры задней пары несколько изогнуты у него вершинами вперед. Очень близок к этому роду монотипический род *Dialyaster* из неокома Южной Франции (см. табл. XVI, фиг. 2). Он отличается от *Metaporinus* сильным развитием задней борозды. Морфология этих двух родов изучена мало, поэтому не будем больше останавливаться на их характеристике. Отметим лишь, что по степени дифференциации панциря они мало отличаются от *Tithonia*. Несколько отличная специализация этих родов проявляется в развитии передней и задней борозд.

Подсемейство *Disasterinae* представлено одним родом *Disaster*. Этот род, вероятно, не известен ранее келловеев и продолжал существовать в течение неокома. Как уже было сказано, основное отличие этого рода от *Tithonia* — это свободные боковые глазные пластинки, не слившиеся

с задними генитальными. В эволюции вершинного щитка *Disaster* наблюдается некоторое увеличение размеров мадрепорита, который имеет тенденцию прорасти между парой задних генитальных, разделяя их и образуя так называемый псевдоэтомолитический тип щитка (см. рис. 37, а). Трудно сказать, когда этот последний тип становится устойчивым и становится ли он вообще таковым, так как такое строение наблюдалось мною у валанжинского вида *Disaster subelongatus* (d'Orb.), а у келловейского *Disaster moeschi* Des.—этмофрактный тип. В работе Есенек-Шиманской (Jesionek-Szymańska, 1963) показано, что у последнего вида строение щитка очень изменчиво и наблюдается как этмофрактный, так и псевдоэтомолитический типы (см. рис. 36, а, б). Тип пластрона у юрских *Disaster* может быть назван гаплостернальным (рис. 35, а, б), у ранне-меловых видов, по-видимому, происходит увеличение размеров стернальных пластинок и приближение пластрона к амфистернальному типу. Для *Disaster* так же, как и для *Tithonia*, характерна специализация амбулакральных ножек, что выражалось в увеличении размеров соответствующих пор, локализованных в области хорошо выраженных «пяточных бугров» в основании покатои и хорошо обособленной задней ареи (см. рис. 36, е). Кроме того, у этого рода специализированные ножки находились в слегка углубленной привершинной части непарного амбулакра — это отражено в присутствии своеобразных арковидных амбулакральных пор в этой части панциря (см. табл. XIII, фиг. 5 и 6).

Эта специализация, может быть, была как-то связана с отсутствием передней борозды, что очень характерно для этого рода. Окклюдируемые пластинки, столь характерные для *Tithonia*, в приротовых частях амбулакров у *Disaster* отсутствуют.

Вообще, характеризуя эволюцию рода *Disaster*, надо отметить большую стабильность в его морфологии, которая менялась очень мало в течение всего периода его существования.

Очень интересен монотипический род *Acrolusia* (см. табл. XVI, фиг. 3, 4; рис. 43), который из-за неполноты данных по его морфологии не отнесен ни к одному из двух подсемейств дизастерид. *Acrolusia gauthieri* Lamб. известен только по одному неполному экземпляру из неокома Алжира. У этого вида компактный вершинный щиток, по-видимому, с инсертной IV глазной пластинкой. Задние глазные пластинки отделены от передней части щитка, но расположены совсем близко от нее. Амбулакры субпеталоидные с удлиненными наружными порами, гомогенные (см. табл. XVI, фиг. 3, 4). Строение пластрона не известно, так как нижняя поверхность не сохранилась. Судя по имеющимся изображениям, этот род поразительно напоминает ранних (валанжинских) *Toxaster* группы «*gplanosus*». Это большое сходство с *Toxaster*, а также близкое расположение бивиума от тривиума могут, как мне кажется, указывать на возможность происхождения токастерид от дизастерид через род *Acrolusia* или какую-либо раннюю родственную форму. Бойрлен (Beurlen, 1934) указывал на возможность происхождения токастерид от дизастерид, но он в качестве промежуточного рода указывал *Metaporinus*. Этот род, однако, надо категорически отвергнуть как предковый, так как его специализация, в частности в строении вершинного щитка со сросшимися боковыми глазными и задними генитальными пластинками, вряд ли позволяет говорить об этом.

В заключение отмечу, что, характеризуя эволюцию двух семейств дизастеридных морских ежей, я хотел показать, что эти две группы развивались параллельно. Этими группами начинается развитие двух основных эволюционных стволов отряда Spatangoida — подотрядов Meridosternina и Amphisternina. Сходство в морфологии коллиритид и дизастерид и некоторые общие тенденции в эволюции, вероятно, связаны с определенным родством этих групп. Однако различия между ними доста-

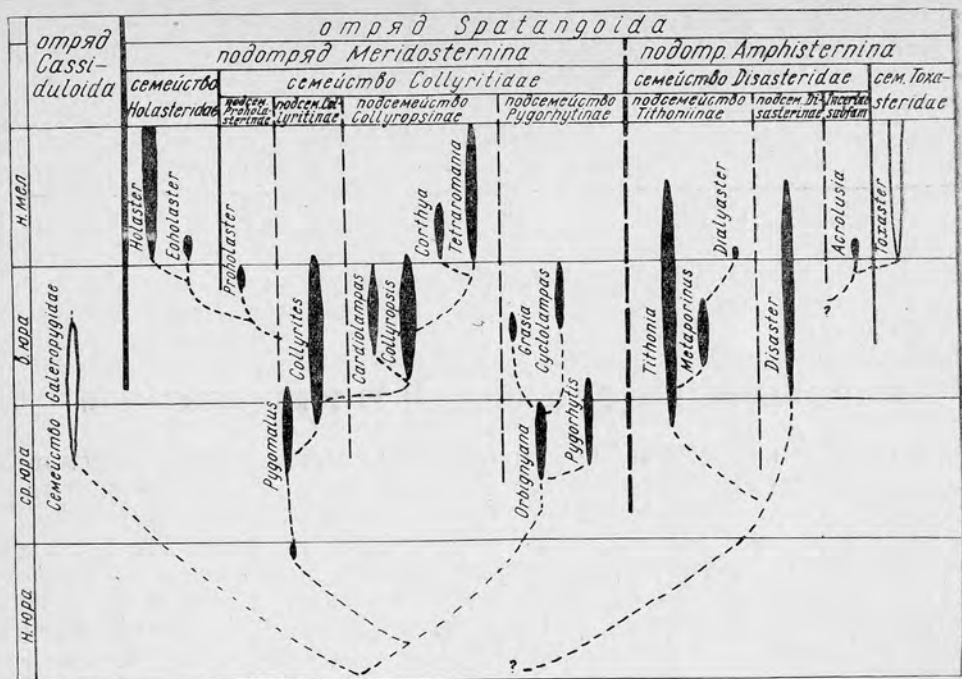


Рис. 49. Схема филогенетических отношений дизастеридных морских ежей

точно ясны уже на ранних этапах их исторического развития, а позднее эти различия увеличиваются. Возможное происхождение холастерид и, следовательно, остальных *Meridosternina* от коллиритид, а токсастерид и через них — других *Amphisternina* от дизастерид, на которое указывал еще Бойрлен (Beurlen, 1934), по-видимому, подтверждается. Все это, по-моему, может служить доказательством правильности принятой систематики, а именно отнесения коллиритид к подотряду *Meridosternina*, а дизастерид — к подотряду *Amphisternina*, что автоматически ликвидирует самостоятельный подотряд *Protosternina*, объединявший ранее всех дизастеридных морских ежей.

Предполагаемые филогенетические отношения дизастеридных морских ежей и связи их с другими группами показаны на рис. 49.

Глава VII
ЭКОЛОГИЯ

ФАЦИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ

Некоторые наблюдения по фациальному распределению рассмотренных морских ежей удалось сделать при изучении келловейских отложений на Северном Кавказе. Наиболее богатый комплекс морских ежей встречен в среднем келловее в районе рек Черека и Чегема. Здесь относительно маломощный (1—2 м) пласт алевритистого известняка с железистыми оолитами обычно переполнен остатками как бентонных организмов (мшанок, брахиопод, двустворок, криноидей, кораллов), так и живущих в толще воды (аммонитов, белемнитов). Среди морских ежей здесь преобладают неправильные формы, причем количественно преобладают *Collyrites*, т. е. ежи, ведущие, по-видимому, закапывающийся образ жизни. Кроме того, здесь довольно часты *Nucleolites* и *Clitopygus* из нуклеолитид (отряд *Cassiduloidea*) и *Holectypus* (отряд *Holectypoida*), значительно реже встречаются *Pygorhytis* из коллиритид. Совсем редкими являются *Hyboclypus* (*Galeropygidae*, отряд *Cassiduloidea*) и *Pygurus* (*Clupeidae*, отряд *Cassiduloidea*). Характер породы (обилие железистых оолитов, обогащенность известняка терригенным песчано-глинистым материалом) говорит о небольшой глубине этого участка бассейна. Огромное разнообразие систематического состава организмов, присутствие таких групп, как аммониты, брахиоподы и иглокожие, безусловно свидетельствует о нормальной солености вод в этом месте. Большая насыщенность пласта органическими остатками, по-видимому, указывает на то, что грунт был сильно обогащен органическим детритом, что создавало благоприятные условия для обитания роющихся и закапывающихся форм, к которым относится большинство перечисленных неправильных морских ежей. Именно здесь, вероятно, были оптимальные условия для их обитания. В этом комплексе количественно преобладали наиболее «продвинувшиеся» в эволюционном отношении формы среди различных групп: *Collyrites* (отряд *Spatangoida*), *Nucleolites* и *Clitopygus* (отр. *Cassiduloidea*), *Holectypus* (отряд *Holectypoida*). Подчиненное значение имели, с одной стороны, формы менее специализированные (в известной с другой стороны, *Pygurus* — плоские, малоподвижные формы, жившие в степени более примитивные), вымершие в начале и середине позднеюрского времени (*Pygorhytis* из *Spatangoida* и *Hyboclypus* из *Cassiduloidea*), обычно на более грубых, менее богатых органикой грунтах, и, по-видимому, занимавшие экологическую нишу, сходную с той, в которой живут современные плоские ежи из отряда *Clupeasteroida* (например *Echinarachnius*). В позднеюрском бассейне Северного Кавказа нам известны примеры таких участков моря — один из них относится к раннему келловее в районе р. Уруха, где на грунте, состоящем из песка и крупного известкового детрита, жили представители рода *Pygurus*, встречающиеся в слое исключительно в виде обломков панцирей и количественно преобладающие здесь. Другие организмы имели здесь подчиненное значение —

среди бентоса это очень редкие *Pygomalus*, брахиоподы и двустворки (единственная находка *Pholadomya* sp.), среди нектонных форм — главным образом, белемниты, редко аммониты.

В бассейне р. Тызыл (левый приток р. Баксан) в кровле известняково-доломитовой толщи в прослоях обломочных известняков верхнего оксфорда (?) встречена фауна плохой сохранности — двустворки *Modiola pulchra* Phill., *Aequipecten* cf. *qualicosta* Et. *Chlamys* sp. indet., морские ежи: *Pygurus* cf. *blumenbachi* Ag., *Nucleolites* cf. *scutatus* Orb. Большинство органических остатков встречается в виде обломков. Порода обогащена известковыми детритом. Все это говорит о большой подвижности водной среды и, по-видимому, о весьма незначительной глубине этого участка бассейна.

Вернемся к рассмотрению среднекелловейского комплекса морских ежей. Состав морских ежей в среднекелловейском комплексе изменяется при движении на северо-запад. На правом берегу р. Баксан резко сокращается количество *Collyrites*, исчезают *Pygorhytis*. На левом берегу Баксана фауна встречается реже, сохранность становится хуже, некоторые остатки несут следы окатанности, двустворки обычно встречаются в виде разрозненных створок. Морские ежи здесь встречаются совсем редко и только *Holectypus* и *Nucleolites*. В породе увеличивается количество терригенных примесей — известняк становится песчаным, появляются прослои и линзы известковистого песчаника и кварцевая галька. Еще западнее, на р. Гижигит (левый приток Баксана) известняк сменяется песчаником с обугленными остатками растений. Морская фауна здесь практически отсутствует. В междуречье Баксана и Б. Зеленчука отсутствуют отложения среднего (и нижнего) келловея, что свидетельствует о наличии в этом районе области суши или крайне мелководной части моря, разделявшей два изолированных или полунизолированных бассейна. Обеднение комплекса морских ежей и других организмов при приближении к берегу говорит о затрудненных условиях их существования здесь (большая подвижность воды и песчаного грунта). Интересно, что в этих условиях существовали холектипиды и нуклеолитиды, а коллиритиды исчезли. По-видимому, первые и вторые жили на поверхности грунта или частично погружались в него. Они обладали более толстым и прочным панцирем и более густым покровом игл (*Nucleolites*), а *Holectypus* могли, вероятно, достаточно прочно присасываться амбулакральными ножками к субстрату, подобно правильным морским ежам, с которыми у них много общего в морфологии панциря, а также в расположении и, по-видимому, в строении амбулакральных ножек. Коллиритиды, обладавшие более тонким панцирем и ведущие закапывающийся образ жизни, вероятно, предпочитали более спокойные условия обитания и селились, хотя и в мелководных, но в более удаленных от берега частях бассейна на довольно тонких карбонатно-терригенных грунтах.

На юго-восток от района р. Черек среднекелловейские отложения отсутствуют, так как были, вероятно, размыты при позднекелловейской трансгрессии моря. В районе Терека они представлены толщей глинисто-мергелистых пород с аммонитами. Отсутствие морских ежей и другой бентонной фауны, возможно, было связано не столько с большой глубиной этой зоны, сколько с удаленностью от берега, бедностью грунта органическим детритом или значительной скоростью осадконакопления, мешавшей поселению донной фауны.

В Дагестане коллиритиды встречаются также в среднем келловее в известковистых алевролитах с прослоями четковидных конкреционных известняков. Довольно трудно сказать о конкретных отличиях условий существования донной фауны Дагестана и центральной части Северного Кавказа. Несомненно такие отличия были. Это проявилось и в некото-

рых особенностях литологического состава пород. Правда, по механическим свойствам грунт, по-видимому, отличался мало и был также богат органическим детритом и благоприятен для поселения закапывающихся форм (*Collyrites* из морских ежей, *Pholadomya* из двустворок).

В большинстве разрезов среднего келловоя Центрального Дагестана морские ежи (*Collyrites*) являются основным компонентом комплекса донных организмов так же, как и в районе Черека и Чегема. Наверное, мы вправе говорить о биоценозе *Collyrites*, широко распространенном в обширном среднекелловейском бассейне. Соотношение отдельных видов и родов морских ежей в нем различное. Если в центральной части Северного Кавказа в нем присутствуют представители родов *Collyrites*, *Pygorhytis*, *Nucleolites*, *Clitopygus*, *Hyboclypus*, *Pygurus* и *Holectypus*, то в Дагестане остаются лишь *Collyrites*, *Clitopygus* и *Holectypus*, причем два последних рода встречаются очень редко. Зато в этом комплексе появляется *Disaster*, совершенно отсутствующий в соответствующих отложениях в более западных районах Кавказа и в Крыму.

Если посмотреть на приуроченность коллиритид к определенным типам пород в верхнеюрских отложениях других районов, то мы увидим, что повсеместно они встречаются в карбонатно-терригенных породах — обычно алевритистых и песчаных известняках, детритусовых известняках, часто обогащенных железистыми оолитами. Они отсутствуют в глинистых толщах нижней и средней юры Кавказа и Крыма, отлагавшихся, по-видимому, в более глубоководных условиях, а также в чистых карбонатных породах оксфорда, кимериджа и титона. Вероятно, чистые карбонатные илы этого времени вообще были не очень благоприятны для жизни закапывающихся организмов из-за бедности органическим детритом или из-за дефицита кислорода.

Рифогенные и биогермные известняки, широко распространенные в верхнеюрских отложениях Крыма и Кавказа, не содержат остатков диастеридных и других неправильных морских ежей.

В весьма мелководном раннекелловейском бассейне обитали также представители *Pygomalus analis* в районе современного хр. Б. Балхан в Туркмении. З. Е. Баранова (1961) указывает, что «наличие в основании келловейского яруса алевролитов и известняков с шамозитовыми оолитами, переполненных морскими ежами, белемнитами, разнообразными пелециподами и гастроподами, прежде всего указывает на существование теплой мелководной среды нормальной солености, которая обычно свойственна прибрежной части моря, где с прилегающего континента не стекают крупные реки, всегда опресняющие в какой-то мере прибрежную полосу морского водоема. Здесь происходило накопление глинисто-известковистого ила и алевритовых осадков, пополившихся лептохлоритами. Материал для образования оолитов поступал в виде коллоидных растворов, при коагуляции которых в подвижной среде и возникали солиты. Присутствие в микроконкрециях обломков концентрических оболочек оолитов, терригенных частиц и кусочков древесины является непосредственным доказательством сравнительной близости суши и активной динамики вод. Такая обстановка имела место в пределах Балханского плато». На большей части северного крыла Балханской антиклинали эти породы фациально замещаются известковистыми песчаниками без шамозитовых оолитов. Фауны в них почти нет. Появляется она только в песчаных известняках, залегающих вверху базального слоя келловоя. Состав фауны иной — здесь преобладают одиночные шестилучевые кораллы. Известняки с кораллами образовались на больших глубинах.

Отсутствие *Pygomalus* в этих местах, очевидно, было связано с удаленностью от берега и бедностью грунта органическим детритом, без которого не могли существовать закапывающиеся морские ежи.

Рассмотрим некоторые местонахождения нижнемеловых дизастеридных морских ежей.

Довольно богатый комплекс неправильных морских ежей известен из пачки переслаивания известковистых песчаников, известняков и алевролитов, развитых в Юго-Западном Крыму в бассейне рек Черная и Бельбек. Отсюда известны следующие роды: *Pyrina*, *Pygurus*, *Toxaster*, *Echolaster*, *Collyropsis* и *Disaster*. Кроме них, здесь встречаются многочисленные двустворки, брахиоподы, серпулы, аммониты, белемниты, небольшие сферические колонии кораллов. Этот комплекс обитал, вероятно, в верхней части сублиторали. Среди бентонных организмов присутствовали представители инфауны: некоторые двустворки (*Sphaera*), многие неправильные морские ежи; среди животных, обитавших на поверхности грунта, были двустворки (*Lima*, *Gervillia*, *Pterotrigonia*, *Rutitrigonia*), брахиоподы, серпулы, кораллы.

Среди морских ежей представителями эпибиоса были, по-видимому, *Pyrina* (из отряда *Holectypoida*) и *Pygurus* (отряд *Cassiduloida*). *Pygurus* встречается в прослоях наиболее грубых песчаников, часто с галькой, навверное, отлагавшихся в самых мелководных и беспокойных условиях. Нижнемеловые *Pygurus* жили в сходных условиях, что и юрские представители этого рода, и занимали экологическую нишу свободно лежащих на поверхности грунта животных, о чем уже говорилось выше.

В готеривское время дизастеридные морские ежи жили на ограниченной части территории современного Крыма — это довольно часто встречающиеся *Tetraromania* в «пуддинговых» песчаниках рек Качи и Бельбека и *Tetraromania* и очень редкие *Disaster* в толще известковистых песчаников нижнего готерива на Каче. Про эти осадки можно также сказать, что отлагались они на небольших глубинах, особенно «пуддинги». Грубый характер осадков, достаточная уплотненность грунта, о чем свидетельствует присутствие устриц *Amphidonta* и пектинид — *Neithea*, указывают на то, что среди раннемеловых дизастеридных морских ежей были эврифацциальные формы (*Tetraromania*), селившиеся на песчаных и на глинисто-карбонатных грунтах. Однако наиболее благоприятными для их существования были карбонатно-глинистые илы с железистыми оолитами с примесью органического детрита, но без грубообломочного материала. Примером этого является очень характерный нижебарремский известняк, развитый в районе р. Качи и некоторых местах восточнее. В этом известняке наряду с обильной фауной аммонитов, брахиопод и других организмов встречаются многочисленные неправильные морские ежи, среди которых количественно преобладают дизастериды и коллиритиды: *Tithonia*, *Corthis* и *Tetraromania*. При этом *Tithonia* и *Corthis* ограничены в своем распространении районом р. Качи и верховьев оврага Кояс-Джилга. *Tetraromania* же встречается в красно-желтых барремских известняках почти повсеместно, например в районе Симферополя, где комплекс фауны изменяется — почти отсутствуют аммониты, появляется много губок, тонкостенных прирастающих двустворок, из морских ежей здесь появляются *Pyrina*. Все органические остатки хорошей сохранности. Вероятно, здесь была очень спокойная, но крайне мелководная часть бассейна. Характерно, что в районах, где отлагались более глубоководные осадки, представленные глинами с аммонитами (например, в баррме восточной части Горного Крыма), отсутствовали неправильные морские ежи. Отсутствуют они также в биогермных известняках среднего валанжина и готерива — твердые грунты были неблагоприятным субстратом для их жизни, зато здесь в изобилии встречаются остатки правильных морских ежей — массивные булавовидные иглы цидарид и панцири «диадема-тондов», которые могли присасываться к твердому субстрату и выдерживали сильные волнения.

На основании сказанного, а также анализа литературных данных, можно сделать следующие выводы.

1. Дизастеридные морские ежи жили, как правило, на рыхлых карбонатно-терригенных грунтах — известково-алевритовых илах, известковых песках. Они отсутствовали на чисто глинистых илах, в грубозернистых песках; в биогермных фациях они также не встречались.

2. Наиболее благоприятной зоной для их поселения была сублитораль с грунтами сильно обогащенными органическим детритом, что очень важно для закапывающихся детритоядов, которыми являлись дизастериды и коллиритиды. В условиях неспокойного гидродинамического режима на литорали они, по-видимому, не обитали, о чем свидетельствует и обычно свойственный им весьма тонкий панцирь. Степень обогащенности органическим веществом была одним из важнейших факторов, обуславливающих их существование. Глинистые породы, пелитоморфные известняки, отвечающие осадкам более глубоких частей бассейнов, не содержат остатков этих морских ежей, по-видимому, из-за первичной бедности их органикой. В случае с карбонатными илами мог сказаться также недостаток кислорода.

3. Данные палеогеографии показывают, что коллиритиды и дизастериды жили в обширных морских бассейнах с нормальной соленостью. Последнее подтверждается и разнообразием встречающихся совместно с ними типично морских организмов — головоногих моллюсков, брахиопод, морских лилий.

4. В биоценозах дизастериды и коллиритиды играли различную роль. Иногда некоторые виды были преобладающими среди других форм, например, *Collyrites acuta* (Des.) в среднем келловее Северного Кавказа, *Pygomaia analis* (Agass.) в нижнем келловее Большого Балхана. Эти виды можно считать руководящими для соответствующих биоценозов. Часто они имели подчиненное значение и встречались относительно редко по сравнению с другими организмами, например *Pygorhytis pseudoringens* (Cott.) в среднем келловее Северного Кавказа. Несомненно, что поселения дизастеридных ежей должны были быть достаточно густыми, чтобы обеспечивать возможность размножения (у малоподвижных закапывающихся форм, какими являются, вероятно, все спатангоиды). Единичные и очень редкие находки некоторых видов (*Pygomaia* в нижнем келловее Северного Кавказа, *Disaster* в нижнем готериве Крыма) говорят не столько о редкости поселения в популяциях, сколько о неблагоприятных условиях захоронения.

5. Тепловодность бассейна была, по-видимому, существенным фактором, обуславливавшим их существование. В юрское время они жили преимущественно в морях Средиземноморской и Среднеевропейской палеозоогеографических провинций и практически отсутствовали или были очень редки в Бореальной провинции. Область обитания раннемеловых коллиритид и дизастерид еще более сузилась — в это время они существовали почти исключительно в Средиземноморской провинции или окраинных частях Тетиса. Попутно отметим, что дизастеридные морские ежи совершенно отсутствовали в юрских и раннемеловых бассейнах Нового Света.

6. Наиболее благоприятными для сохранения остатков дизастеридных морских ежей и вообще большинства ежей с тонкими панцирями являются породы, обогащенные карбонатом кальция (глинистые известняки, известковистые алевриты, тонкозернистые известковистые песчаники). Бескарбонатные и очень слабо карбонатные породы обычно не содержат остатков неправильных морских ежей. Причина этого в пористости скелета, которая характерна в той или иной мере для всех иглокожих. В бескарбонатных и пористых породах панцири подвергались растворению; для сохранения необходимо, чтобы они были пропи-

таны карбонатом кальция. Иногда панцирь бывает пропитан кремнеземом — в этом случае панцирь часто сохраняет свою общую форму, но границы между пластинками не сохраняются и такие панцири бывают мало пригодны для детального морфологического изучения.

ОБРАЗ ЖИЗНИ

Бойрлен в своей монографии по коллиритидам (Beurlen, 1934) сделал вывод о закапывающемся образе жизни этих групп, обосновывая это строением туберкулов, с которыми были связаны определенные типы игл. Мортенсен (Mortensen, 1950) высказывается несколько скептически по поводу заключения Бойрлена. Он не оспаривает положения, что дизастеридные морские ежи могли жить, закапываясь в грунт, но указывает, что погружаться в грунт могут и спатангоиды с высоко специализированными иглами и такие формы, как *Echinoneus* (отряд *Holactypoida*), у которых практически отсутствует какая-либо дифференциация игл и туберкулов. Действительно, все неправильные морские ежи приспособлены к жизни на рыхлых и илистых грунтах и многие из них могут частично или полностью погружаться в осадок. Но самой высокой специализации в этом направлении достигают безусловно спатангоиды. Это связано, во-первых, с активным питанием и со способностью наиболее высоко организованных представителей отряда к постройке достаточно сложной по конструкции норы. У спатангоидов в процессе эволюции возникало много приспособлений к этому образу жизни. Это выразилось в приобретении панцирем сердцевидной формы и перемещении перистоста к переднему краю, а также в специализации игл и амбулакральных ножек. На панцире у ископаемых форм это отражается в дифференциации туберкулов и амбулакральных пор.

Образ жизни современных спатангоидов исследовался Юкскулем (Uexkull, 1907), А. Гандольфи-Горниольдом (Gandolfi-Hornuold, 1910) и Б. Гоффманом (Hoffmann, 1913). Работами этих авторов показано, что спатангоиды ведут закапывающийся образ жизни. Ими же выяснены функции различных органов (игл, фасциол, амбулакральных ножек) этих животных, связанные с жизнью в толще грунта. Этим вопросом посвящается ряд работ Д. Никольса. Наиболее интересна его работа (Nichols, 1959), в которой он, на основании сравнения с подробно изученным им образом жизни и функциональной морфологией нескольких видов современных спатангоидов (роды *Spatangus*, *Echinocardium* и *Brissopsis*), объясняет эволюционные преобразования поздне меловых родов *Micraster* и *Isomicraster* с точки зрения приспособления их к определенным условиям существования. Исследование Никольса дало реальную основу для сравнительного морфофункционального изучения других ископаемых спатангоидов. У Никольса приводятся рисунки панцирей, на которых схематически изображены области расположения игл и амбулакральных ножек, выполняющих определенные функции. Мы взяли для примера рисунки, характеризующие одного из наиболее специализированных представителей отряда *Echinocardium cordatum* (Pennant) (рис. 50 и 51). На рис. 52 показано положение *Echinocardium*, сидящего в норе. Коллиритиды и дизастериды являются самыми древними спатангоидами, поэтому для выяснения их образа жизни особенно трудно пользоваться актуалистическим методом. Можно лишь проследить дифференциацию отдельных органов и частей панциря и, сравнивая с современными видами, в самой общей форме говорить о степени их приспособленности к жизни в осадке.

У самых ранних коллиритид — пигоритин практически отсутствовала дифференциация игл. Амбулакральные ножки на верхней поверхности

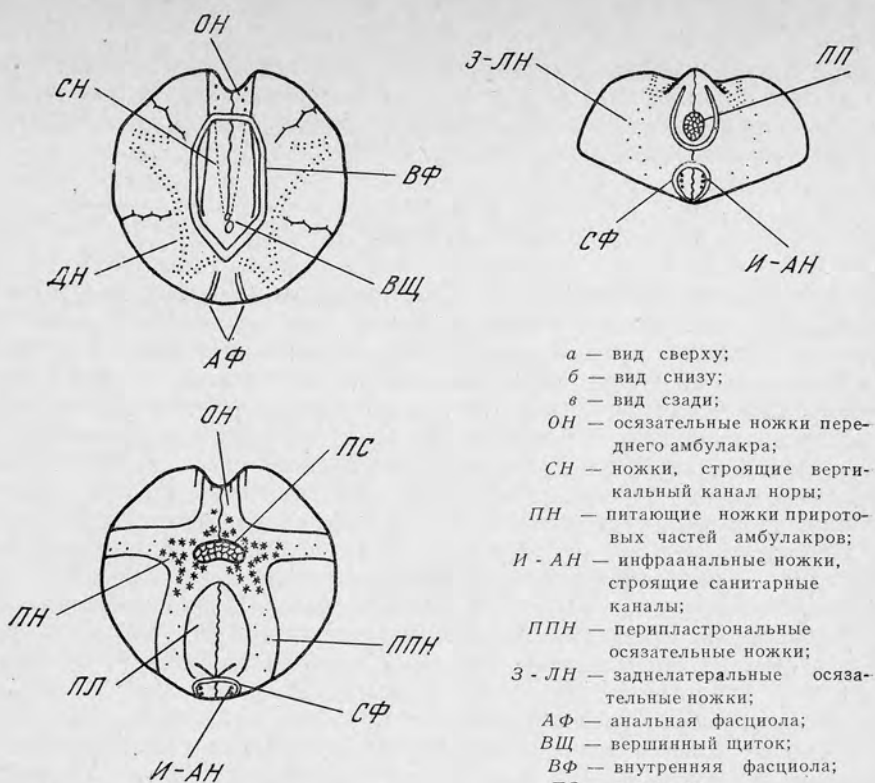


Рис. 50. Схема, показывающая расположение основных функциональных типов амбулакрных ножек и некоторых других органов на панцире *Echinocardium cordatum* (Pennant)

- а — вид сверху;
 б — вид снизу;
 в — вид сзади;
 ОН — осязательные ножки переднего амбулакра;
 СН — ножки, строящие вертикальный канал норы;
 ПН — питающие ножки приточных частей амбулакров;
 И-АН — инфраанальные ножки, строящие санитарные каналы;
 ППН — перипластрональные осязательные ножки;
 З-ЛН — заднелатеральные осязательные ножки;
 АФ — анальная фасциола;
 ВЩ — вершинный щиток;
 ВФ — внутренняя фасциола;
 ПС — перистом;
 СФ — субанальная фасциола;
 ПЛ — пластрон;
 ПП — перипрокт;
 ДН — дыхательные ножки (Nichols, 1959)

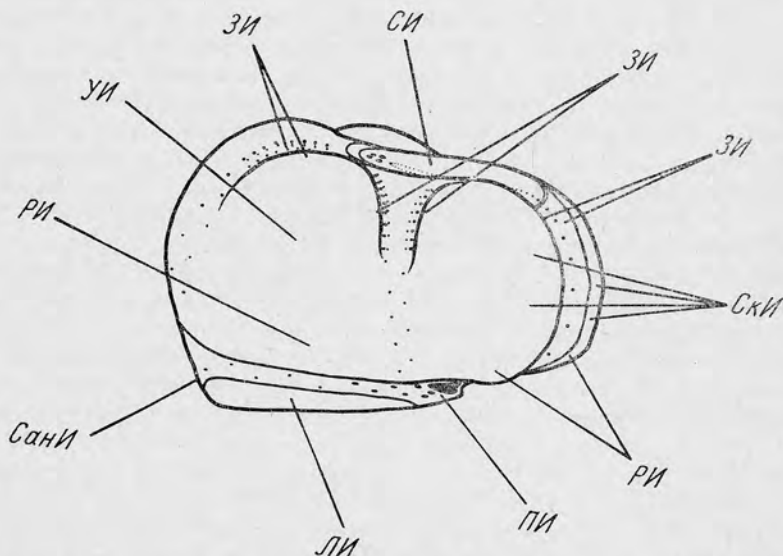


Рис. 51. Схема, показывающая основные функции игл различных областей панциря *Echinocardium cordatum* (Pennant)

СИ — пучок игл, принимающих участие в постройке вертикального канала норы
 ЗИ — иглы, защищающие амбулакры; УИ — иглы, укрепляющие стенки норы; РИ — иглы разгребающие песок; Сани — иглы, принимающие участие в строительстве санитарных каналов; ЛИ — локомоторные иглы пластрона; ПИ — «питающие» иглы (решеткой окружают перистом); СКИ — «скребущие» иглы переднего конца (Nichols, 1959)

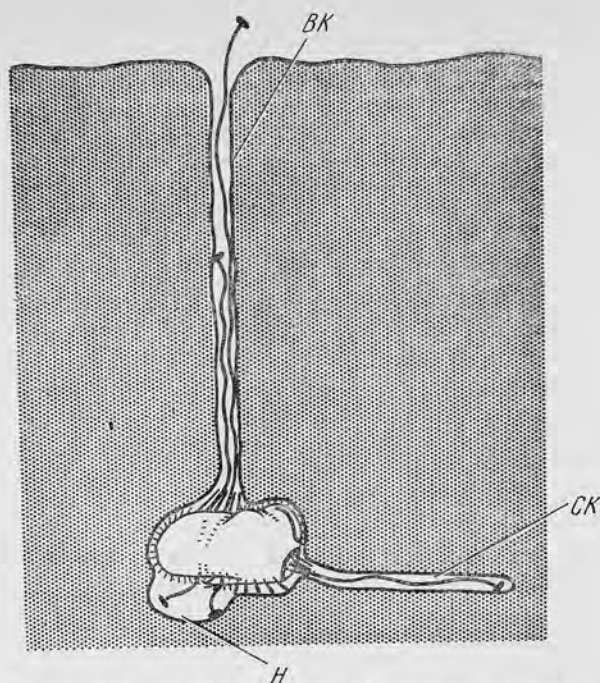


Рис. 52. Схема, показывающая *Echinocardium cordatum* (Pepant), сидящего в поре

Н — пора;
 СК — санитарный канал;
 ВК — вертикальный (дыхательный) канал (Nichols, 1959)

панциря были однородны во всех пяти амбулакрах. Наличие мелких, редко расположенных пор (см. рис. 15, *e*) свидетельствует о слабой специализации как органов дыхания, соответствующих этим порам амбулакральных ножек. Дело в том, что интенсивность газообмена у многих спатангоидов (а также у некоторых других групп неправильных морских ежей) сильно увеличивается за счет преобразования привершинных частей амбулакров в петалоиды с удлиненными порами. Через эти поры выходят видоизмененные ножки с большой внешней поверхностью. Многочисленные многорядно расположенные ножки в филлодиях, очевидно, служили для захвата пищи, механизм которого не известен, но был, по-видимому, сходен с таковым у примитивных представителей отряда Cassiduloida. Весь облик пигоритин и отсутствие специализации указанных органов говорит о том, что они вряд ли могли вести закапывающийся образ жизни. По-видимому, они жили на поверхности дна, иногда частично погружаясь в мягкий грунт, и собирали пищевые частицы с помощью приротовых ножек.

Коллиритин, по-видимому, можно считать группой несколько лучше приспособленной к закапыванию. Об этом свидетельствует некоторая, правда, очень слабая дифференциация туберкулов на нижней поверхности панциря (род *Collyrites*), которые несколько крупнее и гуще расположены в области пластрона и других интерамбулакральных полей и разрежены в амбулакрах (см. табл. VI, фиг. 3). Ареолы у этих туберкулов иногда несколько асимметричны (поверхность для прикрепления мускулов больше в ее задней части), что характерно для локомоторных игл пластрона и отчасти для игл боковых полей, служащих для закапывания. Амбулакральные ножки верхней поверхности были крупнее и расположены значительно гуще, чем у пигоритин. Однако настоящих петалоидов у них нет. Все это позволяет говорить о том, что коллиритины могли, вероятно, не только погружаться в осадок, но и передвигаться внутри него. Глубина зарывания, однако, была, по-видимому, небольшой.

Коллиропсинам свойственна большая дифференциация туберкулов на нижней поверхности, что говорит о совершенствовании способности к закапыванию и локомоции внутри осадка. Можно предполагать изменение

способа питания у этой группы. Приротовые части амбулакров имеют у них олигомерное строение по сравнению с коллиритинами. Уменьшение же числа приротовых ножек в эволюции спатангоидов можно связывать с их специализацией к активному захвату пищи.

Определенное упорядочение в расположении туберкулов, по-видимому, можно связывать в известной степени с формированием меридостерального пластрона у рода *Tetraromania*. Вероятно, существенным моментом в эволюции надо считать появление у этого рода анальной фасциолы (см. рис. 29, табл. XI, фиг. 5). Железы, располагающиеся в фасциолах у спатангоидов, выделяют слизь, которая служит для укрепления стенок норы и склеивания и удаления посторонних частиц. В данном случае слизь, выделяемая анальной фасциолой, склеивала экскременты, которые затем отгонялись густо расположенными в этой области иглами, о чем можно судить по расположению туберкулов (табл. XI, фиг. 5). Несколько загадочным и трудно объяснимым является очень простое строение амбулакров на верхней поверхности панциря (пластинки очень высокие, а поры мелкие, иногда микроскопические). Ножки, соответствующие этим порам, не могли быть органами, обеспечивающими интенсивный газообмен. Поэтому, несмотря на ряд указанных выше прогрессивных изменений в панцире, эти формы, вероятно, также закапывались на небольшую глубину.

Следует упомянуть род *Proholaster*, выделенный нами в отдельное подсемейство. В отличие от других коллиритид ему были свойственны субпеталонидные амбулакры (см. рис. 34, д), о функциональном значении которых уже говорилось выше. Эволюция амбулакров в сторону их преобразования в петалоиды, по-видимому, открывала новые возможности в освоении рыхлых грунтов. Это может в какой-то мере подтверждать особое филогенетическое значение *Proholaster* как родоначальника нового направления развития.

О специализации игл у ископаемых дизастеридных морских ежей можно обычно говорить лишь по характеру туберкуляции. Поэтому интересно изображение иглы, приведенное Мортенсеном (Mortensen, 1937) из юры Вюртемберга, которая, по его мнению, могла принадлежать коллиритидам (рис. 53). Лопатовидный характер этой иглы позволяет предполагать, что иглы такого типа служили для закапывания.

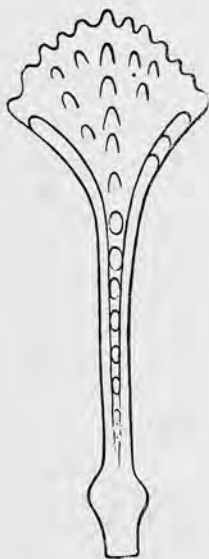


Рис. 53. Игла, возможно, принадлежавшая представителю коллиритид (сильно увеличено); юра Вюртемберга (Mortensen, 1937)

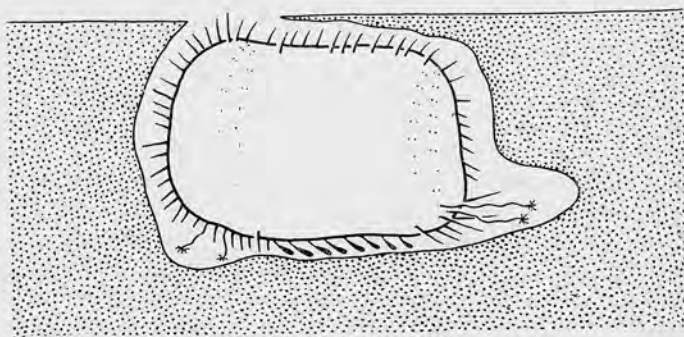


Рис. 54. Схема, показывающая предполагаемый вид норы и сидящего в ней морского ежа рода *Tithonia*

Дизастериды с самого начала своего существования обладали целым рядом признаков специализации. У титонии это выражалось в переднем положении перистома, который у раннемеловых видов мог быть ориентирован наклонно вперед. У них развивалась передняя борозда. У раннемелового вида *Tithonia exile* (Eichw.) хорошо развита дифференциация туберкулов особенно на нижней поверхности и в области «пяточных бугров». Иглы интерамбулакров на нижней поверхности были, вероятно, хорошо приспособлены для закапывания и для передвижения вперед в толще грунта. На определенную сложность в конструкции норы может указывать наличие у разных представителей рода специализированных инфраанальных амбулакральных ножек, о чем можно судить по крупным порам в соответствующих участках амбулакров задней пары (см. рис. 39, д). Инфраанальные ножки в сочетании с пучками густо расположенных и относительно длинных игл пяточных бугров, наверное, выполняли ту же функцию, что и у современных спатангоидов (рис. 51), т. е. осуществляли постройку санитарных каналов для удаления экскрементов и других посторонних частиц. На рис. 54 показан предполагаемый вид представителя рода *Tithonia*, сидящего в норе.

Дизастерины, представленные одним родом *Disaster*, отличались от титонии отсутствием передней борозды, более задним и горизонтально ориентированным перистомом и более гомогенной туберкуляцией. Эти признаки, по-видимому, могут говорить о более пассивном существовании представителей рода (слабая дифференциация игл свидетельствует о пониженных способностях к локомоции). Все же следует предположить, что дизастеры, как и титонии, обитали в неглубокой норе. Подтверждением этому может служить специализация инфраанальных ножек, аналогичных подобным ножкам у *Tithonia* (см. рис. 36, е), а также наличие специализированных ножек в непарном переднем амбулакре, которым на панцире соответствуют своеобразные арковидные поры (см. табл. XIII, фиг. 6 и 5). Функция этих ножек у *Disaster* не ясна. Может быть, они играли роль в создании тока воды, с которым пищевые частицы подгонялись к перистому.

У дизастерин и титонии отсутствовали петалоидные амбулакры, что наряду с почти полным отсутствием дифференциации туберкулов (и игл) верхней поверхности, по-видимому, может указывать на невозможность глубокого зарывания этих форм.

Единственный представитель дизастерид — род *Acrolusia* — имел петалоидные амбулакры (см. табл. XVI, фиг. 3, 4; рис. 43). Известная исключительность этого рода (насколько можно судить по изображениям фрагментарного остатка его панциря, данным Ламбером и Деврие) позволяет предполагать его большое значение в филогении как промежуточного звена между дизастеридами и токсастеридами (см. стр. 100) и соответственно сравнивать с возможной ролью *Proholaster* как промежуточного звена между коллиритидами и холастеридами (см. выше).

Если оба эти заключения справедливы, то приобретение петалоидности амбулакров надо рассматривать, как одну из важных сторон специализации спатангоидов, связанных как и многие другие преобразования их органов с освоением области жизни на рыхлых и илистых грунтах и приспособлением к закапывающемуся образу жизни.

СЛУЧАИ ПАРАЗИТИЗМА У КОЛЛИРИТИД

Мною был описан (Соловьев, 1961) случай паразитизма у келловейского *Collyrites elliptica* (Lam.). По-видимому, этого морского ежа правильнее относить к виду *Collyrites acuta* (Des.). На панцирях сохранились цисты или зооцелидии, представляющие собой шаровидные разра-

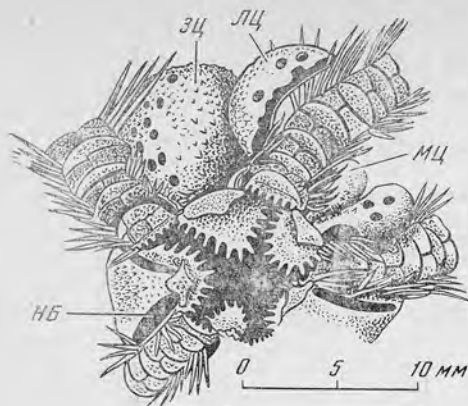


Рис. 55. Брюшная сторона офиуры *Ophiura quadrispina* Clark, зараженной рачком *Parascothorax synagogoides*

ЗЦ — зрелая циста;
ЛЦ — лопнувшая циста;
МЦ — молодая циста;
НБ — нормальная бурсальная щель (Вагин, 1964)

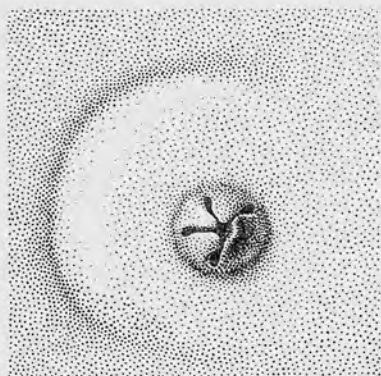


Рис. 56. Вздутие (циста) на панцире *Pygorhytis ringens* (Agassiz), образовавшееся в результате внедрения паразита ($\times 8$), Юго-Восточный Крым, г. Эчки-Даг, верхняя юра, средний келловей (ПИН, № 2275/1)

стания панциря диаметром 1—5 мм, прободенные мелкими порами (табл. IV, фиг. 6). Паразит, приведший к образованию указанных болезненных изменений панциря, был назван *Canceripustula nocens* Solovjev. Было высказано предположение о принадлежности этого паразита к ракообразным отряда Соперода на основании сходства с зооцидиями, которые образуются в результате внедрения веслоногого рачка *Pionodesmotes phormosomae* Bonnier в тело современного морского ежа *Hygrosoma petersii* (A. Agassiz).

Относительно недавно вышла статья В. Л. Вагина (1964), в которой этот автор детально описывает паразита *Parascothorax synagogoides*, относящегося к отряду мешкогрудых раков (Ascothoracida). Этот вид паразитирует на современной офиуре *Ophiura quadrispina* Clark. В цистах, расположенных в интеррадиусах офиуры (рис. 55), обычно живут самка и один или несколько карликовых самцов. По мере роста рачка стенки цисты растягиваются и, наконец, лопаются — самка вываливается наружу. Находящиеся в ней личинки выходят в воду и заражают новых хозяев. Цисты *Parascothorax synagogoides* паразитительно похожи по размерам, форме и расположению отверстий на описанные цисты *Canceripustula nocens* на *Collyrites acuta*. Вагин указывает, что некоторые виды мешкогрудых раков (семейство Dendrogasteridae) могут паразитировать на неправильных морских ежах. Все это позволяет предположить, что *Canceripustula nocens* относился также к этой группе ракообразных.

Паразит *Canceripustula nocens* был очень широко распространен в келловейское время и был очень специфичен — паразитировал на одном виде (или нескольких очень близких видах). На территории СССР цисты этого паразита обнаружены на панцирях из Крыма, Северного Кавказа, Западной Туркмении и Памира, по-видимому, всегда происходящих, из среднего келловоя. Ламбером (Lambert, 1927) описаны аналогичные образования на панцирях *Collyrites dorsalis* (Agass.) из келловоя Южной Франции.

Несколько отличное образование было обнаружено на панцире *Purgorhytis ringens* (Agass) из среднего келловоя Восточного Крыма (рис. 56). На верхней стороне панциря в области четвертого интерамбулакра имеется небольшое вздутие диаметром около 1,5 мм с пятью мелкими, довольно симметрично расположенными порами диаметром около 0,15 мм; эти поры соединены узкими желобками. Возможно, что это вздутие также представляет собой цисту, продолжающуюся внутрь панциря, которая образовалась в результате поселения паразита, который, по всей вероятности, принадлежал к той же систематической группе ракообразных.

- Аманниязов К. 1962. Стратиграфия и аммониты верхнеюрских отложений Туаркыра. Ашхабад. Изд-во АН Туркм. ССР, 1—110.
- Баранова З. Е. 1961. Литология и условия образования юрских отложений Большого Балхана.— Труды Всес. н.-исслед. геол. ин-та, нов. серия, 43, 1—127.
- Вагин В. Л. 1964. О *Parascothorax synagogoides* gen. n., sp. n.— паразите *Ophiura quadrispina* Clark и географическом распространении мешкогрудых раков (Entomostraca, Ascothogacida).— Труды Ин-та океанологии АН СССР, 69, 271—283.
- Вебер Г. Ф. 1949. Класс Echinoidea (морские ежи). В кн. «Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР». Т. X. Нижний мел. Госгеолиздат, 95—106.
- Вялов О. С. 1945. Новая разновидность *Collyrites analis* Desm. из Балханской юры.— Докл. АН СССР, нов. серия, 50, 467—469.
- Григелис А. 1961. Юрская система. В кн.: «Геология СССР». Литовская ССР. Т. 39. Госгеолтехиздат, 97—105.
- Каракаш Н. И. 1907. Нижнемеловые отложения Крыма и их фауна.— Труды СПб. об-ва естествоиспыт., 32, вып. 5, 223—238.
- Крымгольц Г. Я. 1949. Класс Echinoidea. Морские ежи. В кн. «Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Верхняя юра». Т. IX. Госгеолтехиздат, 103—106.
- Муратов М. В. 1937. Геологический очерк восточной оконечности Крымских гор.— Труды Моск. геол.-разв. ин-та, 7.
- Порецкая Е. С. 1961. Морские ежи. В кн.: «Неоком Западной Туркмении».— Труды Всес. н.-исслед. геол. ин-та, нов. серия, 51, 157—177.
- Порецкая Е. С. 1962. Класс Echinoidea — морские ежи. В кн. «Полевой атлас руководящих ископаемых юрских и неокомских отложений Западной Туркмении». Гостоптехиздат, 87—97.
- Пославская Н. А. 1960. Морские ежи. В кн.: «Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма». М., Гостоптехиздат, 388—396.
- Пославская Н. А. 1964. Класс Echinoidea. Морские ежи (общая часть). Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Изд-во «Недра», 122—151.
- Пославская Н. А., Соловьев А. Н. 1964. Класс Echinoidea. Морские ежи. Систематическая часть (отряд Spatangoida). Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Изд-во «Недра», 174—189.
- Прозоровский В. А. 1961. Неокомские отложения Большого Балхана. В кн. «Неоком Западной Туркмении». Труды Всес. н.-исслед. геол. ин-та, нов. серия, 51, 9—37.
- Ренгартен В. П. 1947. Верхнеюрские отложения. В кн. «Геология СССР. Северный Кавказ». Т. IX, ч. I. Госгеолиздат, 155—170.
- Рябинин В. Н. 1913. Иглокожие из юрских отложений Попелян в Литве.— Изв. Геол. ком-та, 32, 927—936.
- Соловьев А. Н. 1961. Паразит *Canceripustula nocens* у позднеюрского морского ежа.— Палеонтол. журн., № 4, 115—119.
- Соловьев А. Н. 1963. Особенности развития некоторых ранних групп неправильных морских ежей.— Бюлл. МОИП, отд. геол., 38 (2), 161.
- Соловьев А. Н. 1965. Палеонтологический словарь (термины по Echinodermata, Eleutherozoa). М., изд-во «Наука», 1—615.
- Соловьев А. Н. 1966. Морфология и эволюция коллиритид и дизастерид и систематика морских ежей отряда Spatangoida. Тезисы XII сессии Всес. палеонтол. об-ва. Л., 44—45.
- Соловьев А. Н. 1968. Морфология и эволюция дизастеридных морских ежей и систематика Spatangoida.— Труды XII сессии Всес. палеонтол. об-ва. Л., изд-во «Наука», 108—115.
- Соловьев А. Н. Новый род морских ежей Ecoholaster (Spatangoida, Holasteridae) из берриаса.— Acta palaeontologica Polonica, 17 (в печати).
- Стремоухов Д. П. 1916. Об аммонитах горы Эгер-Оба у Коктебеля.— Зап. Геол. отд. общ. любит. естеств., антроп. и этногр., вып. IV. М., 45—69.
- Стремоухов Д. П. 1919. Об аммонитах горы Эгер-Оба у Коктебеля.— Изв. Моск. отд. Геол. ком-та, 1.

- Стремоухов Д. П. 1922. Гора Эгер-Оба у Коктебеля.— Бюлл. МОИП, отд. геол., нов. серия, 31, 82—90.
- Успенская Е. А. 1967. Стратиграфия верхней юры горного Крыма.— Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата геол.-мин. наук. Моск. геол.-разв. ин-т. М., 1—23.
- Циттель К. 1934. Основы палеонтологии. Ч. I. Беспозвоночные.— ОНТИ НКТП СССР, 335—399.
- Agassiz L. 1836. Prodrôme d'une Monographie des Radiaires.— Mém. Soc. sci. Neuchâtel, 1, 168—199.
- Agassiz L. 1839. Description des Echinodermes fossiles de la Suisse. Prem. partie, Spatangoides et Clypeastroides.— Mém. Soc. helvét. sci. natur., 4, 10—101.
- Agassiz L. 1844. Communication verbale.— Bull. Soc. géol. France, sér. 2, 1.
- Agassiz L., Desor E. 1847. Catalogue raisonné des Echinides.— Ann. sci. natur., str. 3, 6—8, 1—167.
- Beurlen K. 1934. Monographie der Echinoiden — Familie Collyritidae d'Orb.— Palaeontographica A, 80, 42—194.
- Catullo T. A. 1827. Saggio di zoologia fossile. Padova.
- Cotteau G. 1849—1856. Études sur les Echinides fossiles du département de l'Yonne, t. 1, Terr. jurassique. Paris.
- Cotteau G. 1867—1874. Echinides irréguliers. Paléontologie française, terr. jurassique, 9. Paris, 1—552.
- Cotteau G. 1884. Die Echiniden der Stramberger Schichten.— Palaeontographica, Suppl. 2, Abt. 5, Cassel.
- Cotteau G., Triger J. 1855—1869. Echinides du département de la Sarthe. Paris, 1—457.
- Desor E. 1842. Monographies d'échinodermes. 4-me monogr. Des Dysaster. Solothurn, 1—29.
- Desor E. 1858. Synopsis des Echinides fossiles. Paris, 1—490.
- Desor E. 1869. In: Jaccard A. 1869. Jura vaudois et neufchâtelois. Beitr. geol. Karte Schweiz. Lirg. 6—7.
- Desor E., Loriol P. de D. 1868—1872. Echinologie helvétique. Echinides de la période jurassique. Paris, 3—442.
- Devries A. 1958. Note sur le genre *Proholaster* Gauthier.— Bull. Soc. histoire natur. Afrique Nord, 49, № 5—6, 245—253.
- Devries A. 1960. Contribution à l'étude de quelques groupes d'Echinides fossiles d'Algérie.— Publ. Serv. carte geol. Algérie, nouv. sér. Paléontol. mém., 3, 5—279.
- Duncan M. 1889. A revision of the genera and great groups of the Echinoidea.— J. Linnean Soc. London (Zool.), 23, 1—311.
- Durham J., Melville R. 1957. A classification of Echinoids.— J. Paleontol., 31, № 1, 242—272.
- Ebray Th. 1860. Études paléontologiques sur le département de la Nièvre, 53—64.
- Eichwald E. 1865. Lethaea Rossica ou paléontologie de la Russie, t. 2. Période moyenne. Stuttgart, 235—264.
- Fischer A. G. 1966. Echinoids. Systematic descriptions. Spatangoids. Treatise on invertebrate paleontology, pt. U — Echinodermata, 3, 543—627.
- Gandolji-Hornyold A. 1910. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Spatangoiden. Freiburg (Schweiz).
- Gauthier V. 1889. Contribution aux Echinides d'Algérie. Deux types jurassiques nouveaux.— Assoc. franç. pour avancement sci. Congr. Paris, 1—433.
- Gauthier V. 1896. Description des Echinides fossiles des terrains jurassiques de la Tunisie, recueillis par M. le Mesle. Paris.
- Goldfuss A. 1826—1833. Abbildungen und Beschreibungen der Petrefacten Deutschlands und der angränzenden Länder, I. T. Düsseldorf. 1—252.
- Gras A. 1848. Description des oursins fossiles du département de l'Isère. Paris et Grenoble. 1—98.
- Gras A. 1852. Catalogue des corps organismes fossiles, qui se trouvent dans le département de l'Isère. Grenoble.
- Gregory J. W. 1893. The Echinoidea of Cutch.— Palaeontol. indica, ser. IX, 2, pt. I.
- Hoffmann Br. 1913. Über die allmähliche Entwicklung der verschieden differenzierten Stachelgruppen und der Fasciolen bei den fossilen Spatangoiden.— Paläontol. Z., 1, Berlin.
- Jesionek W. 1956. Observacje nad morfologia *Pygomalus analis* (Agassiz) (Echinida, Disasteridae).— Acta palaeontol. polon., 1, № 1, 49—68.
- Jesionek-Szymańska W. 1959. Remarks on the structure of the apical system of irregular echinoids.— Acta palaeontol. polon., 4, № 3, 339—352.
- Jesionek-Szymańska W. 1962. Contribution à l'étude le genre *Orbignyana* Ebray, 1860 (Echinida, Disasteridae Gras, 1848).— Bull. Muséum nat. histoire natur., 2 ser., 34, № 2, 184—187.
- Jesionek-Szymańska W. 1963. Echinides irréguliers du dogger de Pologne.— Acta palaeontol. polon., 8, № 3.
- Kier P. M. 1962. Revision of the Cassiduloid Echinoids.— Smithsonian Misc. Coll., 144, № 3, 1—262.

- Lamarck J. B.* 1791. Histoire naturelle des vers échinodermes. In: *Bruguiere*. Encyclopedie méthodique.
- Lamarck J. B.* 1816. Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, t. 3. Verdière (Paris), 1—770.
- Lambert J.* 1909. Sur un Échinide nouveau du massif du Pelvoux.— *Trav. Lab. géol. Fac. sci. Univ. Grenoble*, 9, № 1, 284—292.
- Lambert J.* 1920. Sur quelques genres nouveaux d'Échinides.— *Mém. Soc. Acad. Aube*, 84, 145—174.
- Lambert J.* 1927. Parasite inconnu et nouveau du callovien.— *Actes Soc. Linnéenne Bordeaux*, 79, 1—102.
- Lambert J.* 1931. Étude sur le Échinides fossiles du Nord de l'Afrique.— *Mém. Soc. géol. France, nouv. sér.*, 16, fasc. 2, 1—108.
- Lambert J.* 1933. Échinides fossiles du Maroc. Protectorat de la Republ. Franç. an Maroc Serv. mines et carte géol. Note et mém., № 27. Macon.
- Lambert J., Thiéry P.* 1909—1925. Essai de nomenclature raisonnée des Échinides. Chaumont, 1—607.
- Leske N. G.* 1778. Jacobi Theodori Klein naturalis dispositio Echinodermatum. Leipzig, 1—278.
- Loriol P. de.* 1873. Échinologie helvétique, description des oursins fossiles de la Suisse, pt. 2. Echinides de la période crétacée. Genève, 1—398.
- Loriol P. de.* 1877. Description de quelques Échinides de cette region (*Favre E.* Étude de stratigr. de la partie sud-ouest de la Crimée). Genève, Bâle, Lyon.
- Loriol P. de.* 1883. Description de Échinides.— *Recueil études paléontol. sur faune crétacique Portugal*, 2, fasc. II. Lisbonne.
- Michelin H.* 1854. Note sur quelques Échinides fossiles.— *Rev. et mag zool.*, sér. 2, fasc. 6.
- Mintz L. W.* 1968. Echinoids of the Mesozoic families Collyritidae d'Orbigny, 1853 and Disasteridae Gras, 1848.— *J. Paleontol.*, 42, № 5, 1272—1288.
- Mortensen Th.* 1907. Echinoidea (the Danish Ingolf expedition, vol. IV), t. II. Copenhagen, 1—200.
- Mortensen Th.* 1937. Some Echinoderm remains from the jurassic of Württemberg.— *Kgl. danske vid. selskab. Biol. medd.*, 13, № 10, 1—28.
- Mortensen Th.* 1948. A monograph of the Echinoidea, vol. IV₁. Holecypoida, Cassiduloida. Copenhagen. Reitzel-Publisher, 1—370.
- Mortensen Th.* 1950. A monograph of the Echinoidea, vol. V. Spatangoida. I. Copenhagen. Reitzel-Publisher, 1—432.
- Des Moulins Ch.* 1835. Mémoires sur les Échinides I.— *Actes Soc. Linnéenne Bordeaux*, 7, 167—247.
- Nichols D.* 1959. Changes in the chalk heart-urchin *Micraster* interpreted in relation to living forms.— *Philos. Trans. Roy. Soc. London, B*, 242, 347—437.
- Ooster W. A.* 1865. Synopsis des échinodermes fossiles des Alpe Suisses. Genève et Bâle, 1—131.
- Orbigny A. de.* 1853—1860. Echinides irreguliers. Paléontologie française, terr. crétacés., 6, Paris, 1—432.
- Orbigny A. de.* 1854. Note rectificative sur divers genres d'Échinides.— *Rev. et mag. zool.*, 6.
- Philip G. M.* 1965. Classification of Echinoids.— *J. Paleontol.*, 39, № 1, 45—62.
- Pomel A.* 1883. Classification méthodique et generale des Échinides vivants et fossiles. Thèses présentées a la faculté sci. Paris. Alger, 1—131.
- Quenstedt F. A.* 1852. Handbuch der Petrefactenkunde, I. Aufl. Tübingen.
- Quenstedt F. A.* 1875. Petrefactenkunde Deutschlands, I. Abt., vol. 3. (Die Echiniden). Leipzig, 1—720.
- Spendiaroff L.* 1898. Ueber einige Seeigel aus dem Jura des Kaukasus.— *Beitr. Palaeontol. Öst.-Ung.*, 11, Wien, 200—206.
- Szörenyi E.* 1965. Echinides du Crétacé inférieur de la Hongrie.— *Geol. hung. Ser. palaeontol.*, fasc. 29—32.
- Termier H., Termier G.* 1953. Classe des Échinides. In: *Traité de paléontologie, J. Piveteau*, 3, Paris, 857—947.
- Uexkull J.* 1907. Studien über den Tonus. IV. Die Herzigel.— *Z. Biol.*, 49.
- Valette A.* 1907. Revision des Echinides fossiles de l'Yonne.— *Bull. sci. histor. et natur. Yonne*, 60.
- Wagner C. D., Durham J. W.* 1966. Echinoids. Systematic descriptions. Holasteroids. Treatise on invertebrate paleontology, pt. U.— *Echinodermata*, 3, 523—542.
- Wright Th.* 1847—1878. Monograph on the British fossil Echinodermata of the oolitic formations, vol. I. The Echinoidea.— *Palaeontogr. Soc. London*, 9, 1—481.

Таблица I

- Фиг. 1. *Orbignyana canaliculata* Quenstedt стр. 42
 Институт Палеозоологии Польской Академии Наук, экз. № 142
1a — вид сверху; *1б* — вид сбоку; *1в* — вид сзади; *1г* — вид снизу; Польша, Каменца Польска в районе Ченстохова, средняя юра, верхний байос
- Фиг. 2—5. *Pygorhytis ringens* (Agassiz) стр. 43
2 — ПИН, № 2510/1; *2a* — вид сверху, *2б* — вид сбоку, *2в* — вид сзади, *2г* — вид снизу; Сев. Кавказ, р. Чегем, верхняя юра, средний келловей; *3* — ПИН, № 2509/2; вид снизу; Сев. Кавказ, верхняя юра, средний келловей; *4* — ПИН, № 2509/1; *4a* — вид сверху, *4б* — вид сбоку, *4в* — вид снизу, *4г* — вид сзади; Сев. Кавказ, р. Чегем, верхняя юра, средний келловей; *5* — ПИН, № 2275/1; *5a* — вид снизу, *5б* — вид сбоку, *5в* — вид сзади; Юго-Восточный Крым, массив Эчки-Даг, верхняя юра, средний келловей
- Фиг. 6. *Pygorhytis pseudoringens* (Cotteau) стр. 45
 ПИН, № 2509/3
6a — вид сверху; *6б* — вид сбоку; *6в* — вид сзади; Сев. Кавказ, р. Черек Балкарский, верхняя юра, средний келловей

Таблица II

- Фиг. 1, 2. *Pygorhytis pseudoringens* (Cotteau) стр. 45
1 — ПИН, № 2281/3; *1a* — вид снизу, *1б* — вид сбоку, *1в* — вид сзади; Юго-Восточный Крым, Кара-Даг, верхняя юра, средний келловей; *2* — ПИН, № 2281/1; *2a* — вид сверху, *2б* — вид сбоку; Юго-Восточный Крым, верхняя юра, средний келловей
- Фиг. 3, 4. *Pygorhytis magnus* sp. nov стр. 47
3 — голотип — ПИН, № 2275/4; *3a* — вид сверху, *3б* — вид сбоку, *3в* — вид сзади; *4* — ПИН, № 2275/3; *4a* — вид снизу, *4б* — вид сбоку (видно прижизненное повреждение), *4в* — вид сзади, *4г* — участок панциря с прижизненным повреждением (X 3). Юго-Восточный Крым, Кара-Даг (Кордонная балка), верхняя юра, средний келловей

Таблица III

- Фиг. 1. *Pygorhytis castanea* (Desor) стр. 48
 ПИН, 2281/2
1a — вид сверху; *1б* — вид снизу; *1в* — вид сбоку; *1г* — вид сзади; Юго-Восточный Крым, Кара-Даг, верхняя юра, верхний келловей
- Фиг. 2. *Cyclolampas verneuili* (Cotteau) стр. 49
 Коллекция В. Шиманской (Институт Палеозоологии Польской Академии Наук)
2a — вид сверху; *2б* — вид сзади; *2в* — вид снизу; Польша, Пеннины, Кремпахи; верхняя юра, титон
- Фиг. 3. *Grasia elongata* (Gras) стр. 49
3a — вид сверху, *3б* — вид снизу; *3в* — вид сбоку; Южная Франция, верхняя юра, оксфорд (Cotteau, 1867—1874; табл. V, фиг. 2—4)

* Все фотографии, кроме особо отмеченных, даны в натуральную величину.

Таблица IV

- Фиг. 1—3. *Pygomalus analis* (Agassiz) стр. 50
 1 — ПИН, № 2513/149: 1а — вид сверху, 1б — вид снизу, 1в — вид сбоку, 1г — вид сзади;
 2 — ПИН, № 2513/1: 2а — вид сверху, 2б — вид снизу, 2в — вид сзади; 2г — вид сбоку,
 3 — ПИН, № 2513/2: 3а — вид сверху, 3б — вид снизу, 3в — вид сбоку, 3г — вид сзади: Зап.
 Туркмения, Большой Балхан, родник Сакка, верхняя юра, нижний келловей
- Фиг. 4. *Collyrites elliptica* (Lamarck) стр. 53
 4а — вид сверху; 4б — вид сбоку; Франция, верхняя юра, келловей (?) (Cotteau, 1867—1874,
 табл. II, фиг. 8, 7)
- Фиг. 5. *Collyrites pinguis* (Desor) стр. 54
 ПИН, № 2509/4
 5а — вид сверху; 5б — вид снизу; 5в — вид сбоку; 5г — вид сзади; Сев. Кавказ, между-
 речье рек Черема и Чегема, верхняя юра, средний келловей
- Фиг. 6. *Collyrites acuta* (Desor) 55
 ПИН, № 1837/1; привершинная часть панциря с двумя зооцецидиями па-
 разита *Canceripustula nocens* Solovjev (× 3); Северный Кавказ, р. Чегем,
 верхняя юра, средний келловей (Соловьев, 1961)

Таблица V

- Фиг. 1—3. *Collyrites pinguis* (Desor) стр. 54
 1 — ПИН, № 2510/2: 1а — вид сверху, 1б — вид снизу, 1в — вид сбоку, 1г — вид сзади; Сев.
 Кавказ, р. Чегем, верхняя юра, средний келловей; 2 — ПИН, № 2510/1323: 2а — вид сверху,
 2б — вид снизу, 2в — вид сбоку; Дагестан, с. Голотль, верхняя юра, средний келловей;
 3 — ПИН, № 2275/6: 3а — вид сверху, 3б — вид сзади, 3в — вид снизу (× 1,5), 3г — вид
 сбоку (× 1,5); Юго-Восточный Крым, Кара-Даг, Кордонная балка, верхняя юра, средний
 келловей
- Фиг. 4. *Collyrites acuta* (Desor) стр. 55
 ПИН, № 2509/5: 4а — вид сверху; 4б — вид снизу; 4в — вид сбоку; 4г — вид сзади; Сев. Кав-
 каз, р. Чегем, верхняя юра, средний келловей

Таблица VI

- Фиг. 1—6. *Collyrites acuta* (Desor) стр. 55
 1 — ПИН, № 2509/8: 1а — вид сверху, 1б — вид сзади; 2 — ПИН, № 2509/9: 2а — вид сверху,
 2б — вид снизу, 2в — вид сбоку, 2г — вид сзади; 3 — ПИН, № 2509/6: вид снизу (× 2); 4 —
 ПИН, № 2510/3: 4а — вид сверху, 4б — вид сбоку, 4в — вид сзади; 5 — ПИН, № 2509/7: 5а —
 вид сверху, 5б — вид снизу, 5в — вид сбоку, 5г — вид сзади; 6 — ПИН, № 2510/4: 6а — вид
 сверху, 6б — вид снизу, 6в — вид сбоку, 6г — вид сзади. Сев. Кавказ, р. Чегем, верх-
 няя юра, средний келловей

Таблица VII

- Фиг. 1—3. *Collyrites acuta* (Desor) стр. 55
 1 — ПИН, № 2514/1: 1а — вид сверху, 1б — вид сбоку, 1в — вид сзади; 2 — ПИН, № 2514/3:
 2а — вид сверху, 2б — вид сзади; 3 — ПИН, № 2514/2: 3а — вид сверху, 3б — вид сзади. Юго-
 Восточный Памир (р. Истык), верхняя юра, средний келловей
- Фиг. 4, 5. *Collyrites tuarkyrensis* Poretzkaja стр. 59
 4 — ПИН, № 2274/1: 4а — вид сверху, 4б — вид сбоку, 4в — вид сзади; 5 — ПИН, № 2513/190:
 5а — вид сверху, 5б — вид снизу, 5в — вид сбоку, 5г — вид сзади. Зап. Туркмения, Туар-
 кырский район, колодец Кяфигшем, верхняя юра, верхний келловей

Таблица VIII

- Фиг. 1—2. *Collyrites tuarkyrensis* Poretzkaja стр. 59
 1 — ПИН, № 2513/191: 1а — вид снизу, 1б — вид сбоку; 2 — ПИН, № 2513/192: 2а — вид свер-
 ху, 2б — вид снизу, 2в — вид сбоку, 2г — вид сзади. Зап. Туркмения, Туаркырский район,
 колодец Кяфигшем, верхняя юра, верхний келловей
- Фиг. 3, 4. *Collyrites bicordata* (Leske) стр. 59
 3 — ПИН, № 2507/1: 3а — вид сверху, 3б — вид сбоку; 4 — ПИН, № 2507/3: 4а — вид сверху,
 4б — вид снизу, 4в — вид сбоку. Литовская ССР, с. Папиле, верхняя юра, нижний оксфорд

Таблица IX

- Фиг. 1—4. *Collyrites bicordata* (Leske) стр. 5
 1 — ПИН, № 2512/3: 1а — вид снизу, 1б — вид сбоку, 1в — вид сзади; 2 — ПИН, № 2512/2: 2а — вид сверху, 2б — вид снизу, 2в — вид сзади; 3 — ПИН, № 2512/4: 3а — вид сверху, 3б — вид снизу, 3в — вид сзади, 3г — вид сбоку; 4 — ПИН, № 2512/1: 4а — вид сверху, 4б — вид снизу, 4в — вид сбоку, 4г — вид сзади. Донецкий Кряж, с. Протопоповка, верхняя юра, нижний оксфорд

Таблица X

- Фиг. 1. *Collyropsis carinata* (Leske) стр. 61
 1а — вид сверху; 1б — вид снизу; 1в — вид сбоку; 1г — вид сзади; Южная Франция, оксфорд (Cotteau, 1867—1874, табл. XVIII, фиг. 7—10)
- Фиг. 2, 3. *Collyropsis ultimus* sp. nov. стр. 63
 2 — Голотип — ПИН, № 2282/1: 2а — вид снизу, 2б — вид сбоку; 3 — ПИН, № 2282/2: 3а — вид сверху, 3б — вид сзади, 3в — вид сбоку; Юго-Западный Крым, с. Кучки, нижний мел, берриас
- Фиг. 4, 5. *Tetraromania jaccardi* (Desor) стр. 64
 4 — ПИН, № 2282/3: 4а — вид сверху, 4б — вид снизу, 4в — вид сбоку, 4г — вид сзади; 5 — ПИН, № 2282/4: 5а — вид сверху, 5б — вид снизу, 5в — вид сбоку, 5г — вид сзади, 5д — вид снизу (× 2,5), 5е — вид сбоку (× 2,5). Крым, р. Кача, с. Верхоречье, нижний мел, нижний готерив

Таблица XI

- Фиг. 1—6. *Tetraromania ovulum* (Desor) стр. 66
 1 — ПИН, № 2282/9: 1а — вид сверху, 1б — вид снизу, 1в — вид сбоку; 2 — ПИН, № 2282/7: 2а — вид снизу, 2б — вид сбоку, 2в — вид сзади; 3 — ПИН, № 2282/8: 3а — вид снизу, 3б — вид сбоку, 3в — вид сзади; 4 — ПИН, № 2282/6: 4а — вид сверху, 4б — вид снизу, 4в — вид сбоку, 4г — вид сзади; Крым, р. Кача, с. Верхоречье, нижний мел, нижний баррем; 5 — ПИН, № 2276/1; часть панциря с перипроктом; видна анальная фасциола (× 10); Симферополь; 6 — ПИН, № 2282/10; часть панциря с перипроктом; сохранились перипроктальные пластинки (× 10); Крым, р. Кача, с. Верхоречье, нижний мел, нижний баррем
- Фиг. 7. *Tetraromania* sp. стр. 68
 ПИН, № 2282/5
 7а — вид сверху; 7б — вид снизу; 7в — вид сбоку; Юго-Западный Крым, с. Передовое, нижний мел, берриас

Таблица XII

- Фиг. 1—5. *Corthya ambigua* (Eichwald) стр. 69
 1 — ПИН, № 2282/11: 1а — вид снизу, 1б — вид сбоку, 1в — вид сзади; 2 — ПИН, № 2282/13: 2а — вид снизу, 2б — вид сбоку, 2в — вид сзади; 3 — ПИН, № 2282/14: 3а — вид снизу, 3б — вид сбоку, 3в — вид сзади; 4 — ПИН, № 2282/12: 4а — вид снизу, 4б — вид сбоку, 4в — вид сзади; 5 — ПИН, № 2282/14; вид снизу (× 2,5); Крым, р. Кача, с. Верхоречье, нижний мел, нижний баррем
- Фиг. 6. *Cardiolampas friburgensis* (Ooster) стр. 72
 6а — вид сверху; 6б — вид снизу; 6в — вид сзади; Франция, титон (по Котто — верхний оксфорд?) (Cotteau, 1867—1874, табл. 19, фиг. 2, 3, 4)

Таблица XIII

- Фиг. 1—6. *Disaster moeschi* Desor стр. 74
 1 — ПИН, № 2274/2: 1а — вид сверху, 1б — вид снизу, 1в — вид сбоку, 1г — вид сзади; 2 — ПИН, № 2274/5: 2а — вид снизу, 2б — вид сбоку, 2в — вид сзади; 3 — ПИН, № 2274/4: 3а — вид сверху, 3б — вид снизу, 3в — вид сбоку, 3г — вид сзади; 4 — ПИН, № 2274/6: 4а — вид сверху, 4б — вид снизу, 4в — вид сбоку, 4г — вид сзади; 5 — ПИН, № 2274/7; часть абсорбальной поверхности с вершинным щитком и передним амбулаком (× 5); 6 — ПИН, № 2274/85; привершинная часть переднего амбулакра, видны арковидные поры (× 10); Зап. Туркмения, Туаркырский район, колодец Кыфигшем, верхняя юра, верхний келловей

Таблица XIV

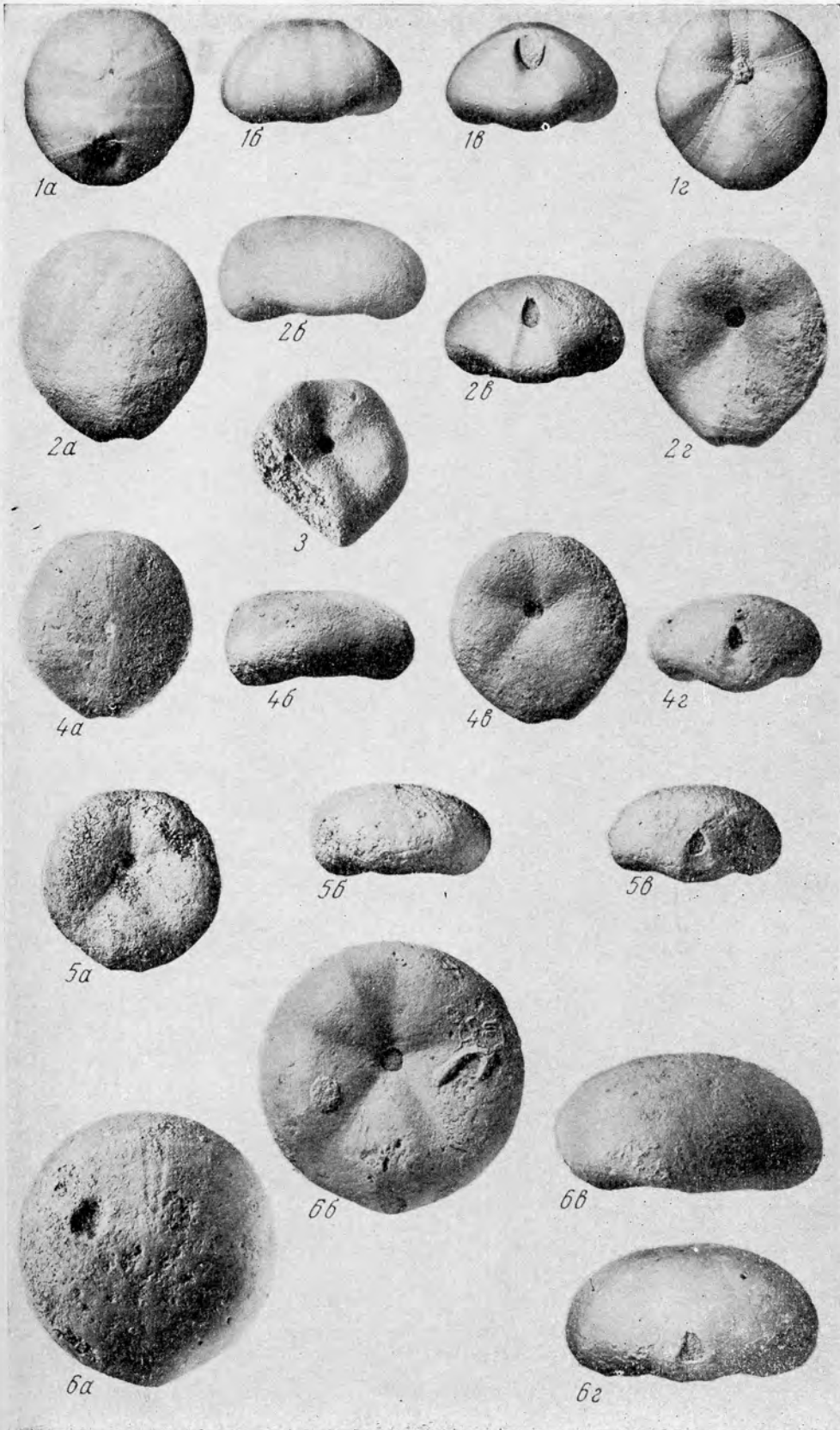
- Фиг. 1—3. *Disaster moeschi* Desor стр. 74
 1 — ПИН, № 2510/7; 1а — вид сверху, 1б — вид снизу, 1в — вид сбоку, 1г — вид сзади; Дагестан, бассейн р. Аварское Койсу, с. Голотль, верхняя юра, средний келловей; 2 — ПИН, № 2510/6; вид снизу, несколько асимметричный экземпляр с косым перистомом; Дагестан, с. Голотль, верхняя юра, средний келловей; 3 — ПИН, № 2510/5; аномальный экземпляр с прижизненными повреждениями: 3а — вид сверху, 3б — вид снизу, 3в — вид сбоку; Дагестан, бассейн р. Аварское Койсу, с. Накитли, верхняя юра, средний келловей
- Фиг. 4. *Disaster cf. subelongatus* (Orbigny) стр. 77
 ПИН, № 2282/16
 4а — вид снизу; 4б — вид сверху; 4в — вид сбоку; 4г — вид сзади; Юго-Западный Крым, с. Горное, нижний мел, берриас
- Фиг. 5, 6. *Disaster subelongatus* (Orbigny) стр. 77
 5 — ПИН, № 2513/248; 5а — вид снизу, 5б — вид сбоку, 6 — ПИН, № 2513/249; вид сзади; Зап. Туркмения, хр. Б. Балхан, Лямабурун, нижний мел, верхний валанжин
- Фиг. 7. *Disaster* sp. стр. 78
 ПИН, № 2276/3
 7а — вид сверху, 7б — вид снизу, 7в — вид снизу (× 1,5), 7г — вид сбоку (× 1,5), 7д — вид сзади (× 1,5); Крым, р. Кача, с. Верхоречье, нижний мел, нижний готерив

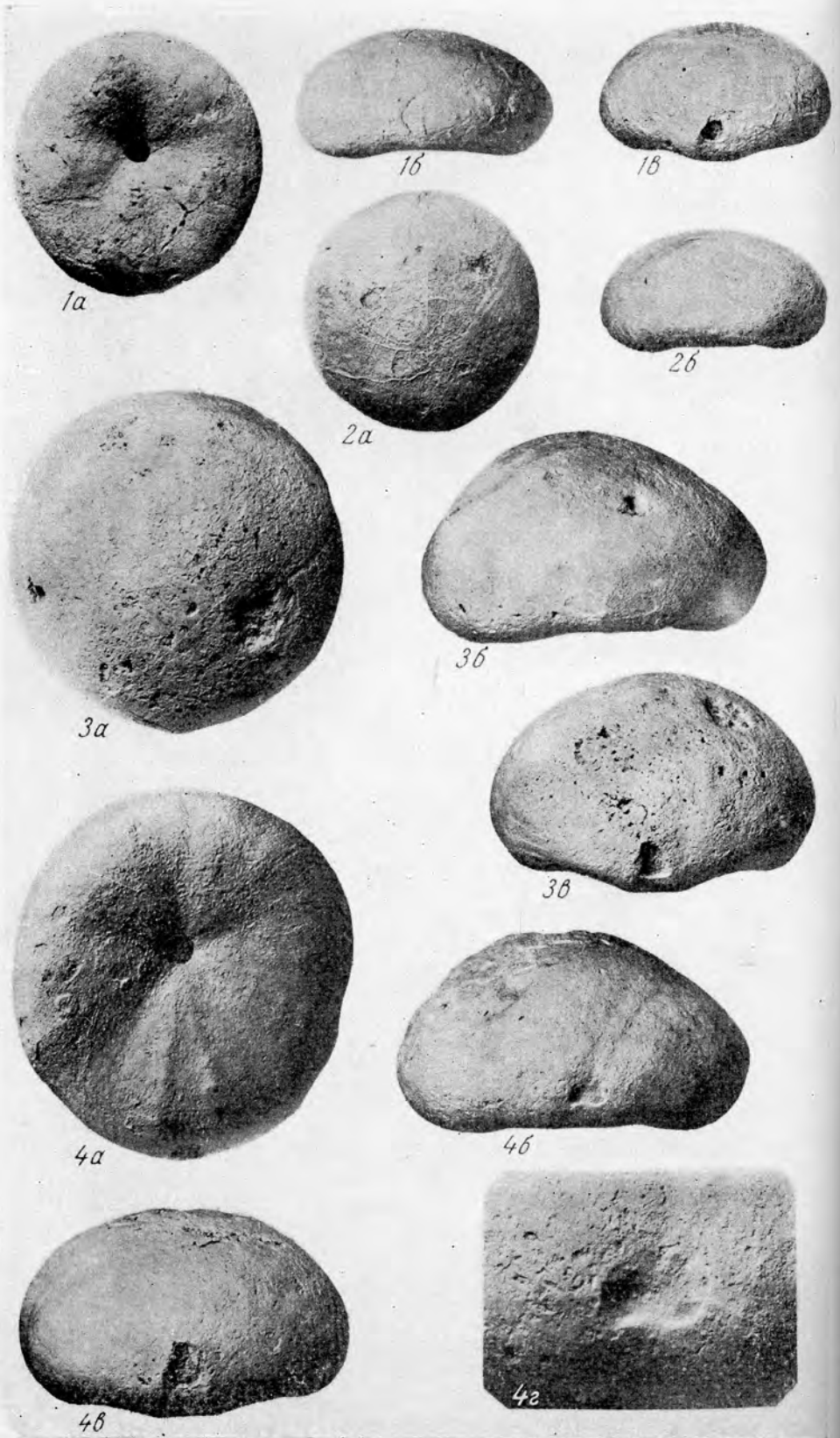
Таблица XV

- Фиг. 1, 2. *Tithonia praeconvexa* Jesionek-Szymańska стр. 79
 1 — ПИН, № 2281/4; 1а — вид снизу, 1б — вид сверху (× 2), 1в — вид снизу (× 2), 1г — вид сбоку (× 2), 1д — вид сзади (× 2); Юго-Восточный Крым, г. Эгер-Оба, верхняя юра, верхний келловей; 2 — ПИН, № 3283/1; 2а — вид сверху, 2б — вид снизу, 2в — вид сверху (× 1,5), 2г — вид сбоку (× 1,5), 2д — вид сзади (× 1,5); Польша, Огородзенец (Краковско-Ченстоховская юра), верхняя юра, верхний келловей
- Фиг. 3—7. *Tithonia exile* (Eichwald) стр. 82
 3 — ПИН, № 2282/18; 3а — вид сверху, 3б — вид снизу, 3в — вид сбоку, 3г — вид сзади; 4 — ПИН, № 2276/4; 4а — вид снизу, 4б — вид сбоку, 4в — вид сзади; 5 — ПИН, № 2282/17; 5а — вид сверху, 5б — вид снизу, 5в — вид сбоку, 5г — вид сзади; 6 — ПИН, № 2276/5; 6а — вид снизу, 6б — вид сбоку, 6в — вид сзади; 7 — ПИН, № 2276/6; 7а — вид снизу, 7б — вид сбоку, 7в — вид сзади; Крым, р. Кача, с. Верхоречье, нижний мел, нижний баррем

Таблица XVI

- Фиг. 1. *Metaporinus michelini* Agassiz стр. 84
 1а — вид сверху; 1б — вид снизу; 1в — вид сбоку; 1г — вид спереди; Франция, оксфорд (Cotteau, 1867—1874, табл. 3, фиг. 2—5)
- Фиг. 2. *Dialyaster gueymardi* (Gras) стр. 85
 2а — вид сверху; 2б — вид снизу; 2в — вид сбоку; 2г — вид сзади; Франция, валанжин. По Дезору из Мортенсена (Mortensen, 1950, фиг. 32)
- Фиг. 3, 4. *Acolusia gauthieri* Lambert стр. 85
 3 — вид сверху; по Ламберу из Мортенсена (Mortensen, 1950); 4 — часть верхней поверхности панциря с вершинным щитком и вершинами амбулакров (увеличено) (Devries 1960, табл. 35, фиг. 12); Алжир, нижний мел, несоком







1a



1b



1b



1c



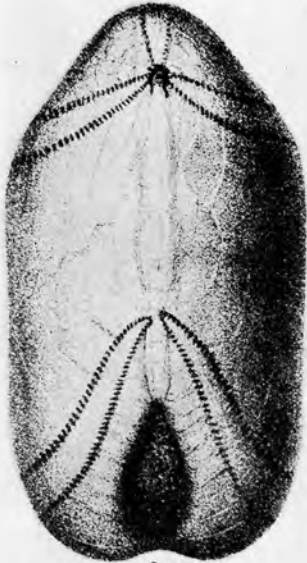
2a



2b



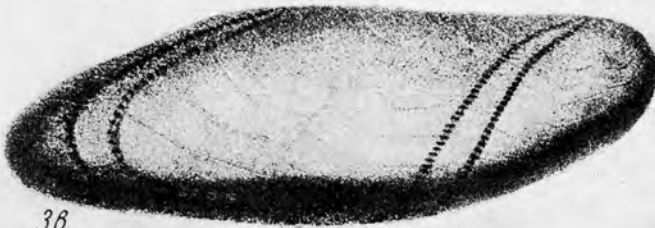
2b



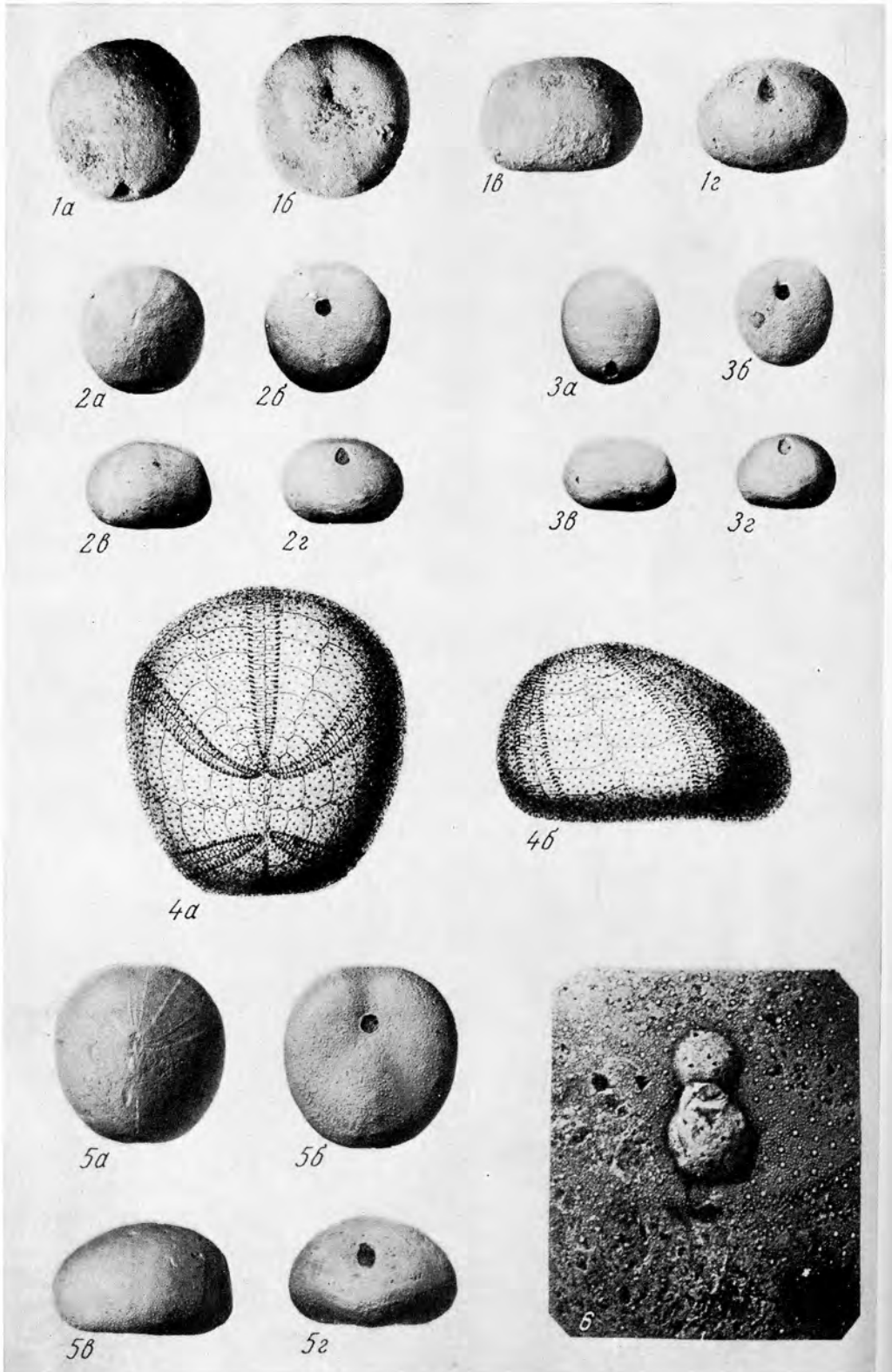
3a

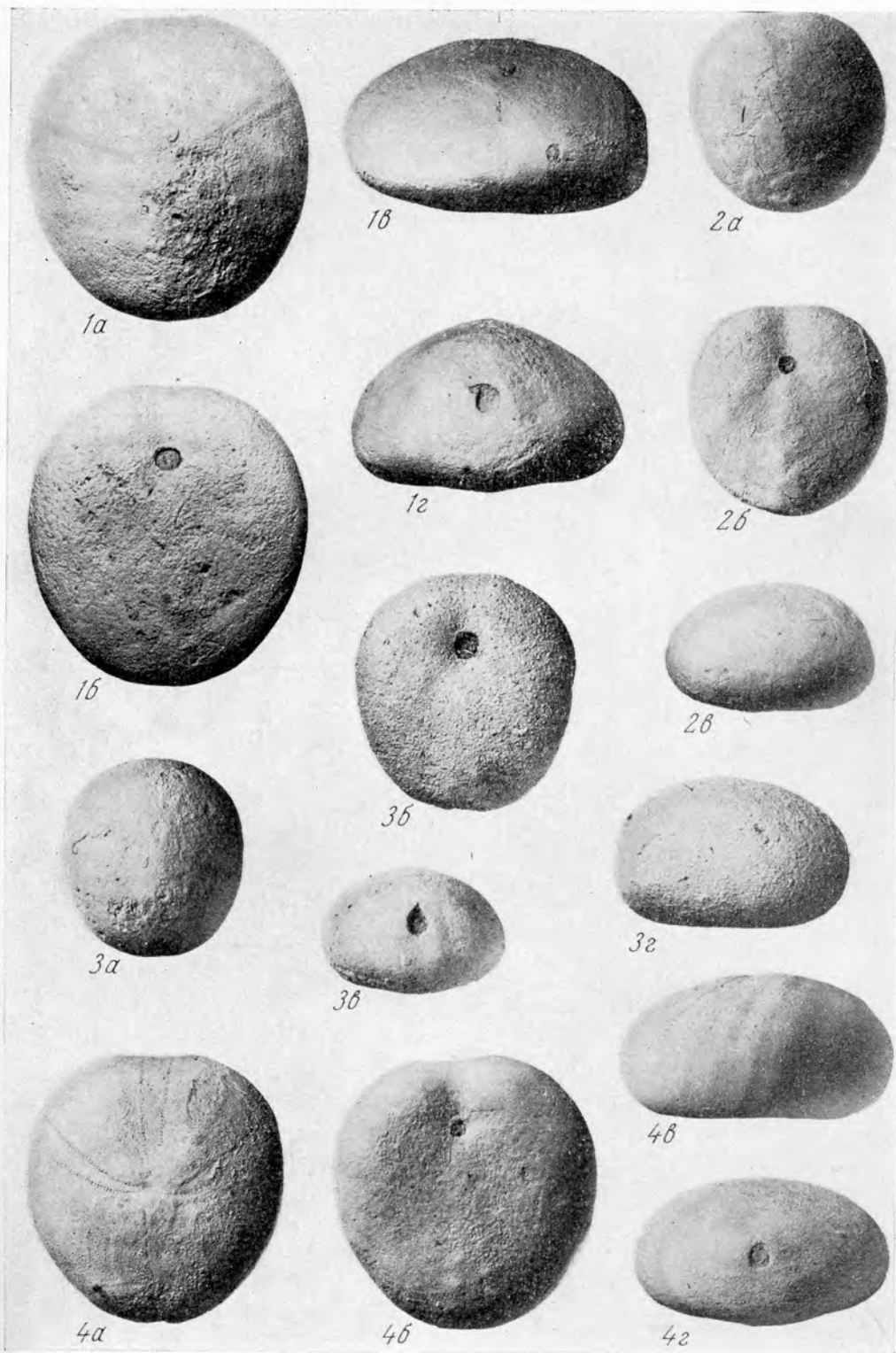


3b



3b



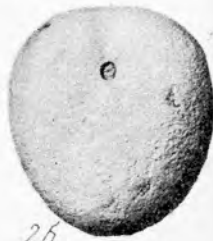




1a



2a



2b



2b



2c



1b



4a



4b



3



4b



5a



5b



6a



6b



6b



5b



6c



5c



1a



2a



3a



1b



2b



3b



1c



4b



5a



4a



4c



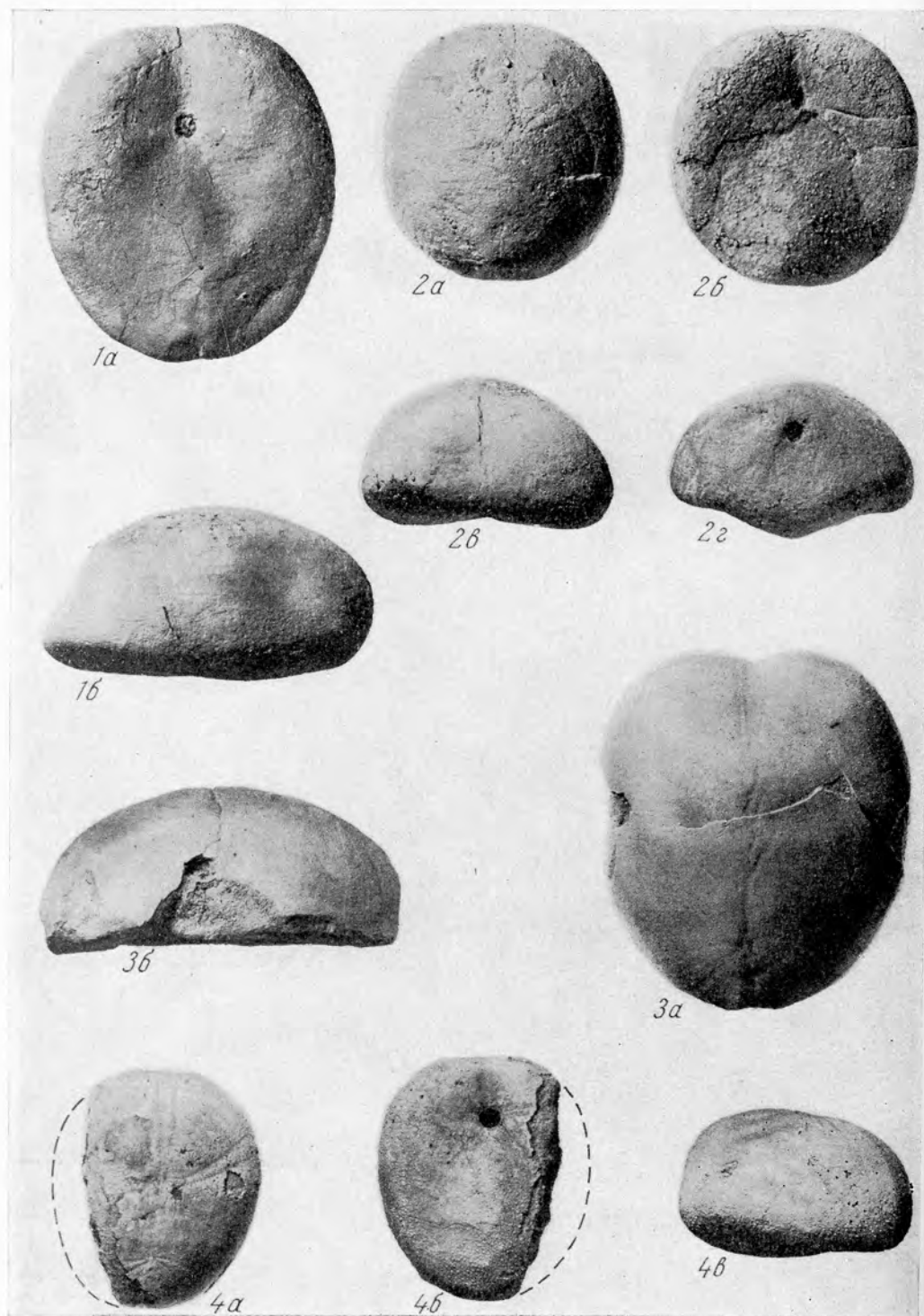
5b

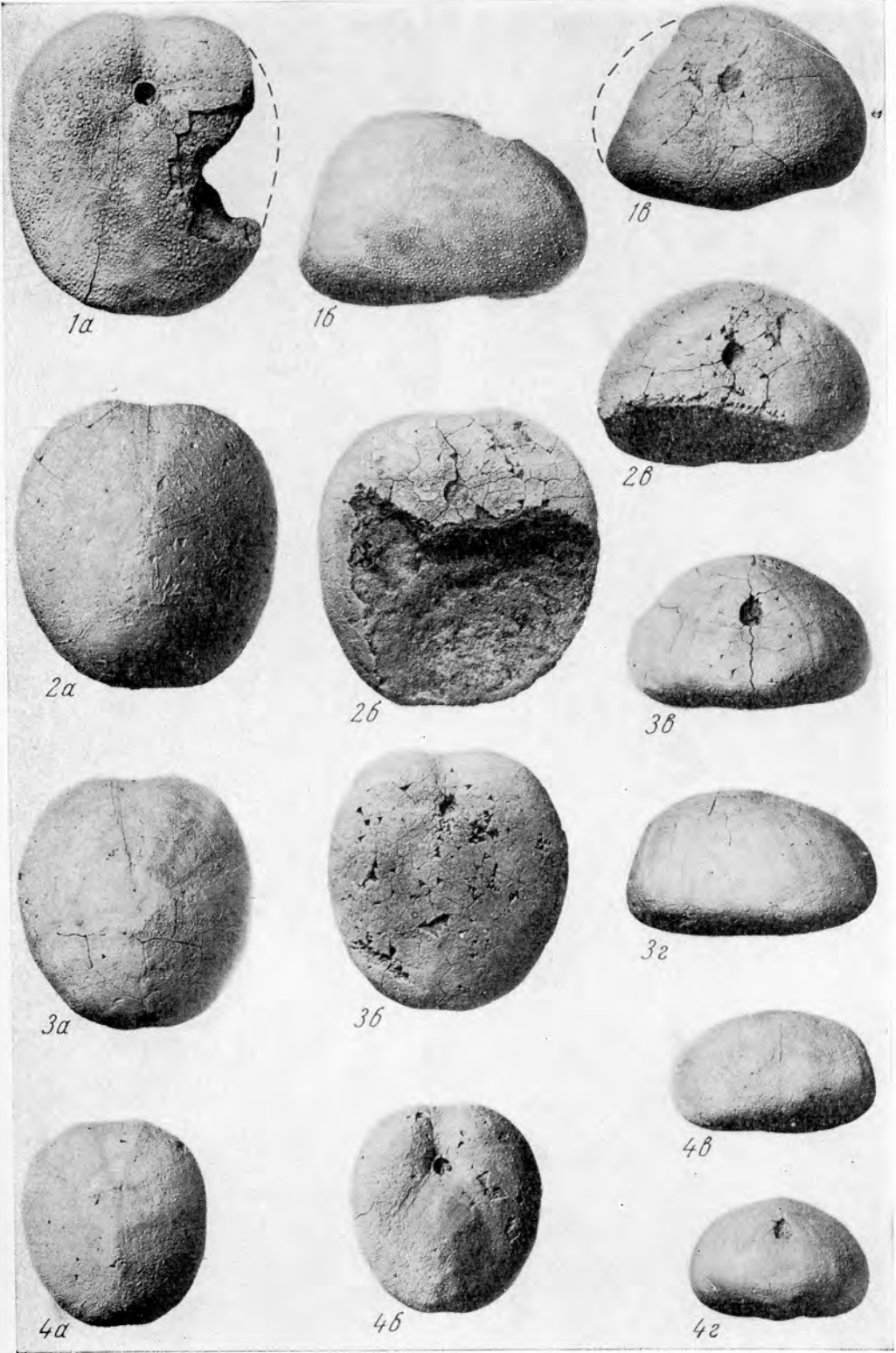


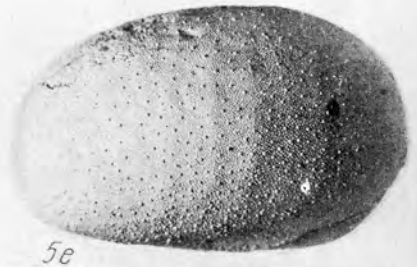
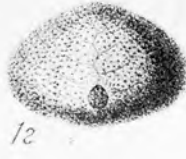
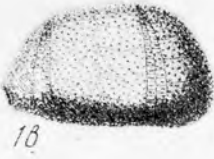
5c

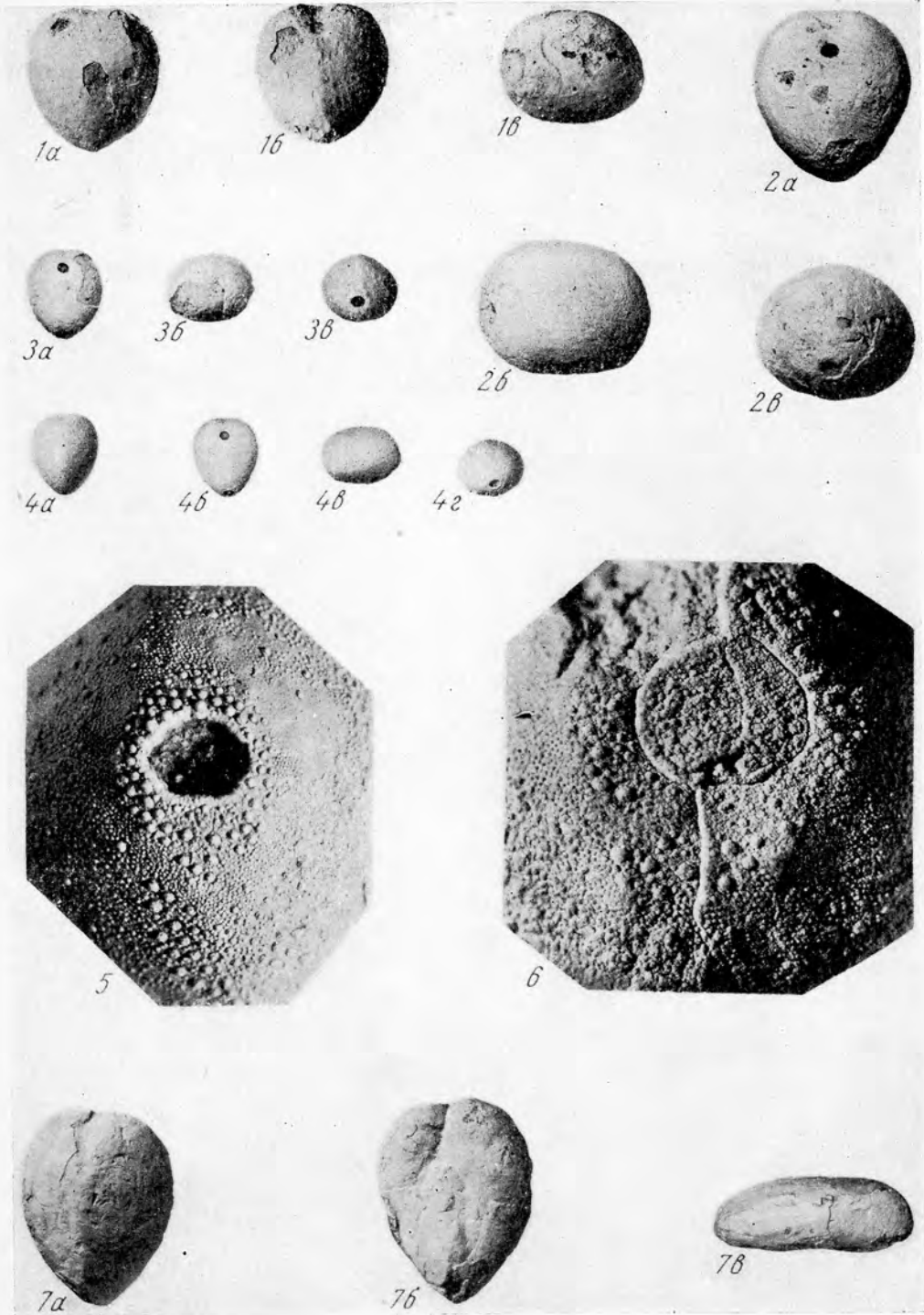


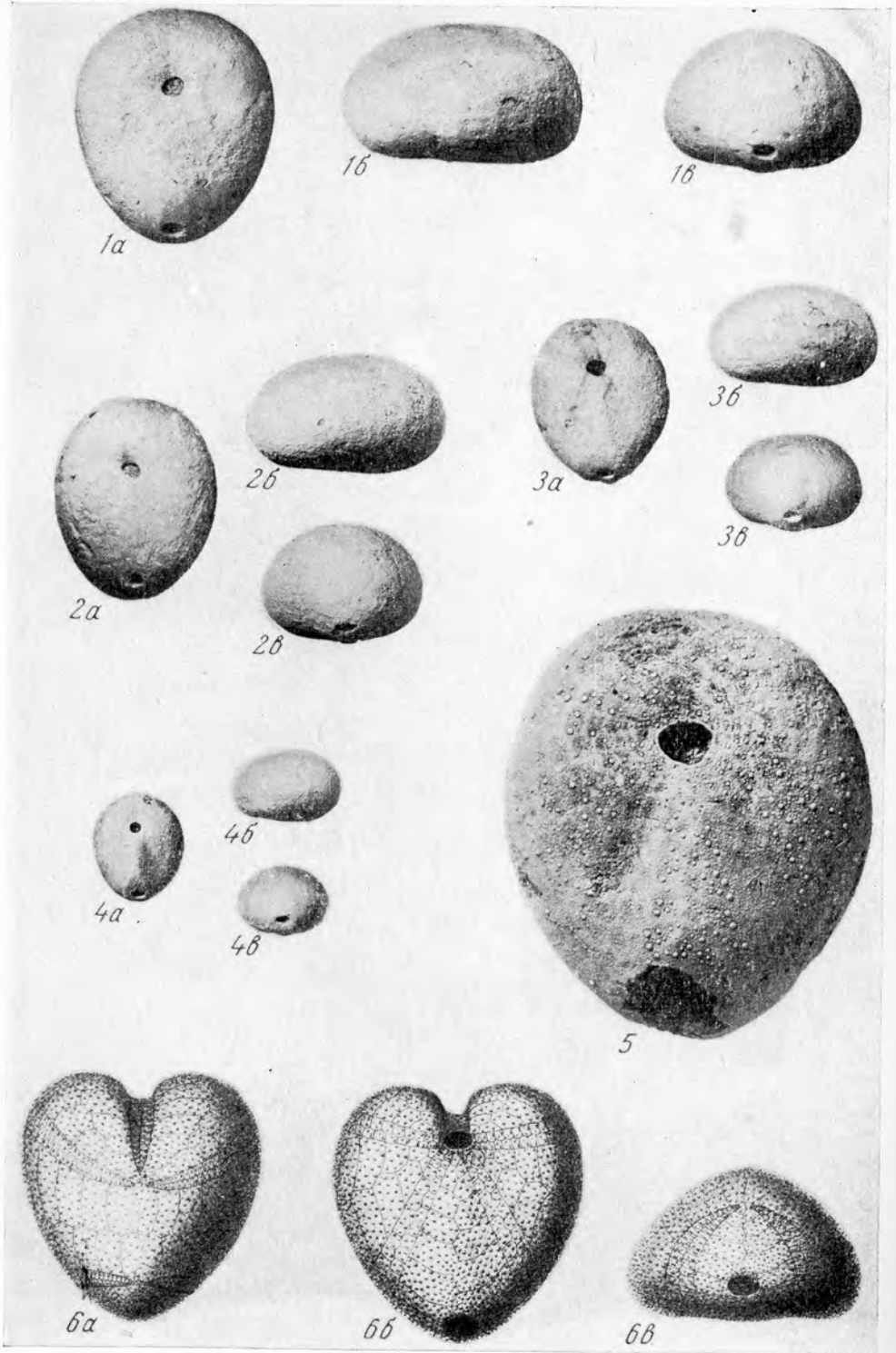
5d

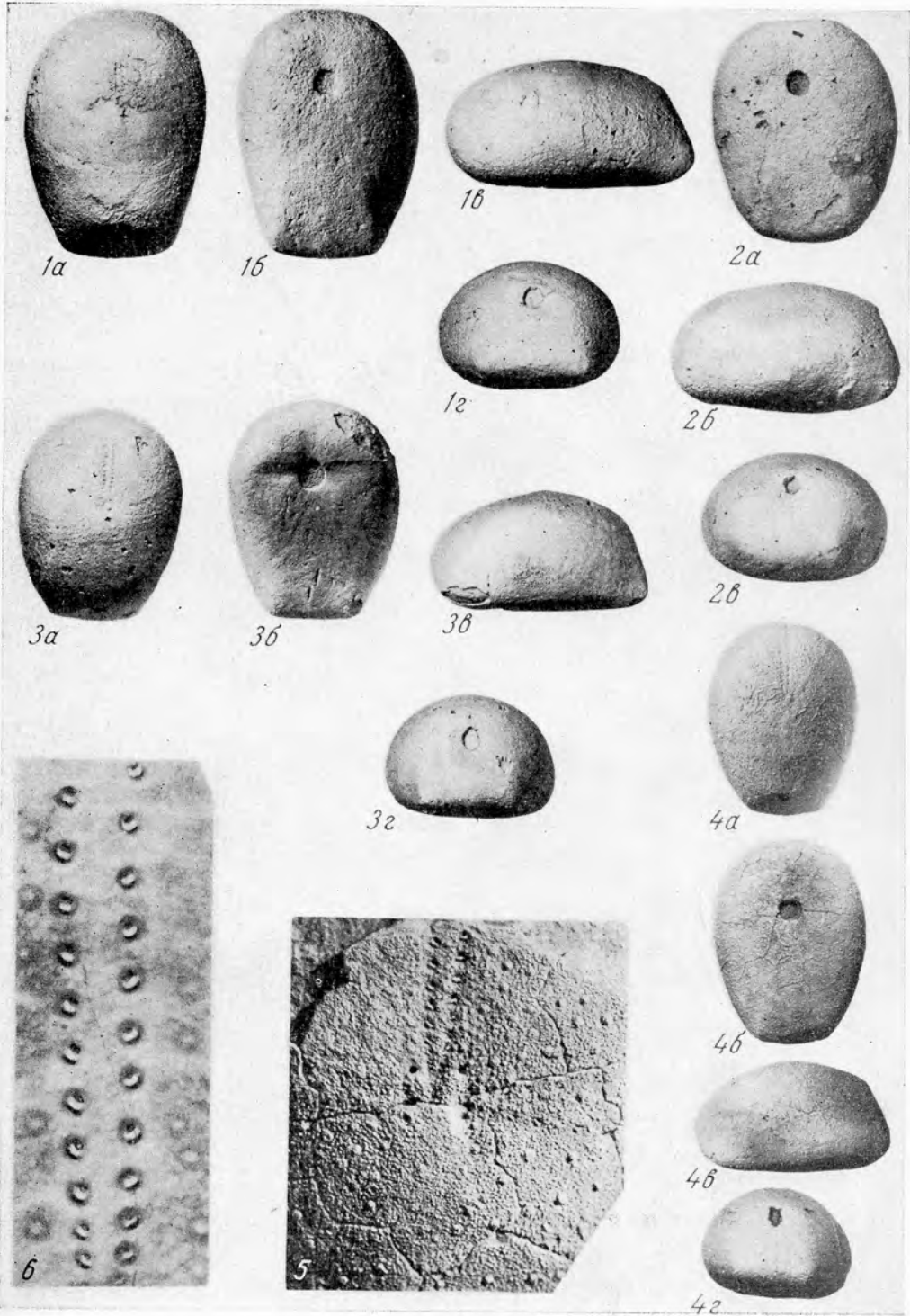














1a



1b



1b



2



1c



3a



3b



3b



4a



4b



5b



5a



6



4c



7c



4b



7a



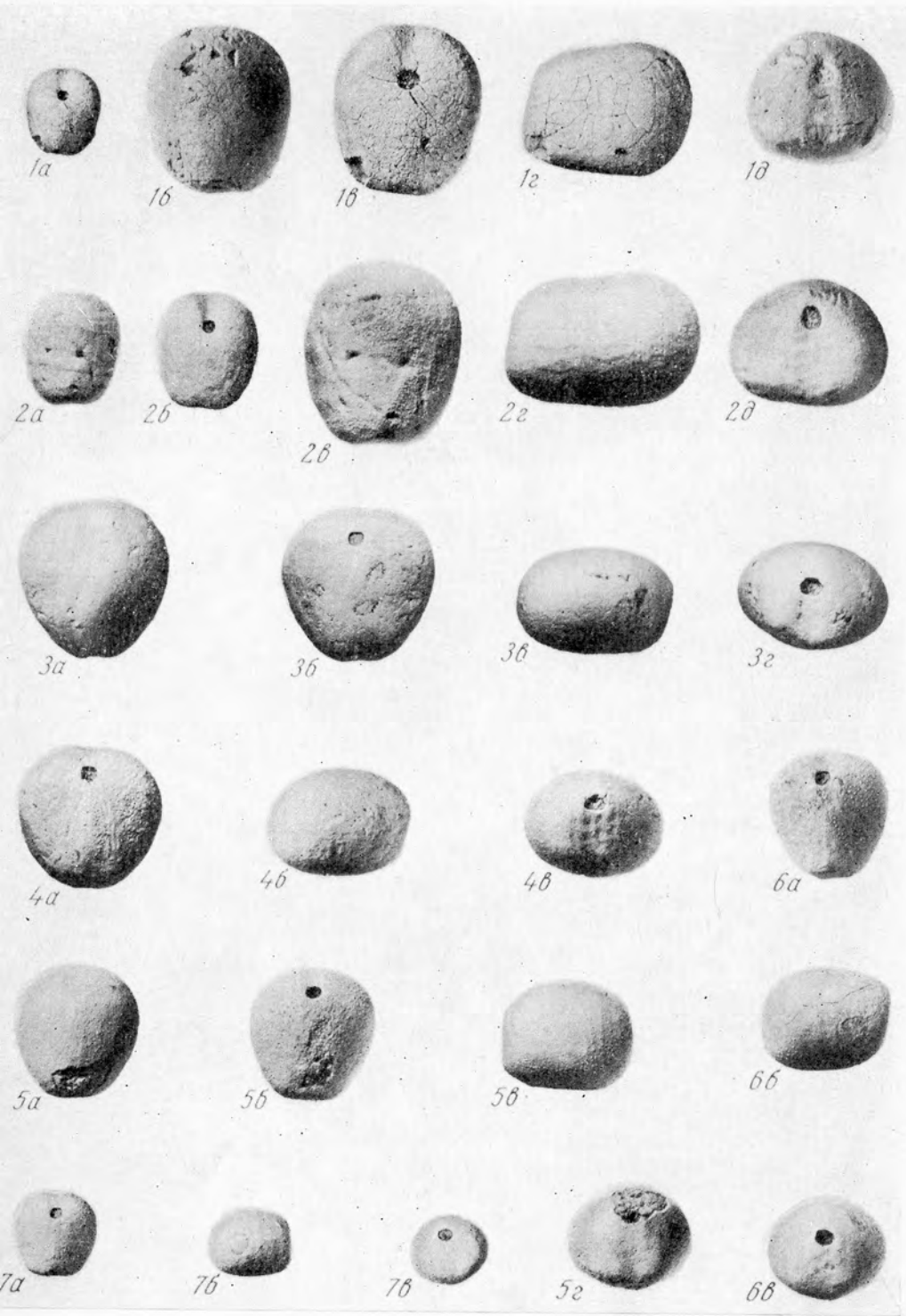
7b

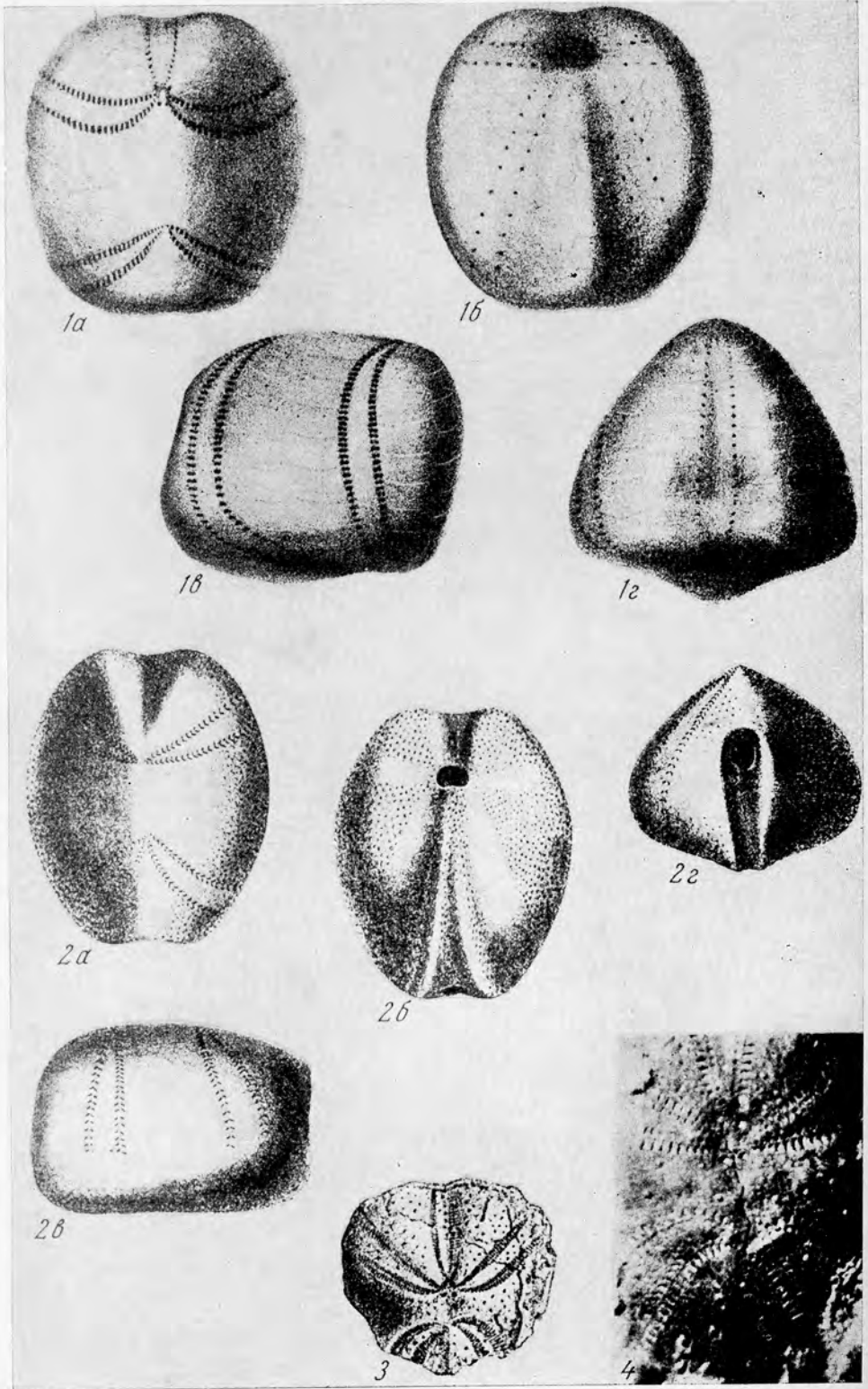


7b



7d





О Г Л А В Л Е Н И Е

	Введение	5
Г л а в а	I. Краткий очерк истории изучения дизастеридных морских ежей	8
Г л а в а	II. Стратиграфическое и географическое распространение дизастеридных морских ежей на территории СССР	13
	Местонахождения дизастеридных морских ежей на территории СССР	13
	Стратиграфическое значение коллиритид и дизастерид на территории СССР	25
Г л а в а	III. Терминология	28
Г л а в а	IV. Принципы систематики	36
Г л а в а	V. Описательная часть	41
	Отряд Spatangoida	41
	Подотряд Meridosternina	41
	Семейство Collyritidae Orbigny	41
	Подсемейство Pygorhytinae Lambert	41
	Род <i>Orbignyana</i> Ebray	42
	Род <i>Pygorhytis</i> Pomel	42
	Род <i>Cyclolampas</i> Pomel	48
	Род <i>Grasia</i> Michelin	49
	Подсемейство Collyritinae Orbigny	50
	Род <i>Pygomalus</i> Pomel	50
	Род <i>Collyrites</i> Des Moulins	53
	Подсемейство Collyropsinae Solovjev	61
	Род <i>Collyropsis</i> Gauthier	61
	Род <i>Tetraromania</i> gen. nov.	64
	Род <i>Corthya</i> Pomel	69
	Род <i>Cardiolampas</i> Pomel	72
	Подсемейство Proholasterinae Solovjev	72
	Род <i>Proholaster</i> Gauthier	72
	Подотряд Amphisternina	72
	Семейство Disasteridae Gras	72
	Подсемейство Disasterinae Gras	73
	Род <i>Disaster</i> Agassiz	74
	Подсемейство Tithoniinae Solovjev	78
	Род <i>Tithonia</i> Pomel	78
	Род <i>Metaporinus</i> Agassiz	84
	Род <i>Dialyaster</i> Pomel	85
	Incertae subfamiliae	85
	Род <i>Acrolusia</i> Lambert	85
	Incertae familiae	86
	Род <i>Oustechinus</i> Lambert	86

Глава VI. Филогения	87
Глава VII. Экология	102
Фациальное распределение и условия обитания	102
Образ жизни	107
Случай паразитизма у коллиритид	111
Литература	114
Объяснения к таблицам	117

CONTENTS

	Introduction	5
Chapter I.	History of investigations of Disasterid Echinoids	8
Chapter II.	Stratigraphic and Geographic distribution of Disasterid Echinoids on the USSR territory	13
	Localities of Disasterid Echinoids in the USSR	13
	Stratigraphic value of Collyritids and Disasterid on the USSR territory	25
Chapter III.	Terminology	28
Chapter IV.	Principles of classification	36
Chapter V.	Systematic descriptions	41
	Order Spatangoida	41
	Suborder Meridosternina	41
	Family Collyritidae Orbigny	41
	Subfamily Pygorhytinae Lambert	41
	Genus <i>Orbignyana</i> Ebray	42
	Genus <i>Pygorhytis</i> Pomel	42
	Genus <i>Cyclolampas</i> Pomel	48
	Genus <i>Grasia</i> Michelin	49
	Subfamily Collyritinae Orbigny	50
	Genus <i>Pygomalus</i> Pomel	50
	Genus <i>Collyrites</i> Desmoulins	53
	Subfamily Collyropsinae Solovjev	61
	Genus <i>Collyropsis</i> Gauthier	61
	Genus <i>Tetraromania</i> gen. nov.	64
	Genus <i>Corthya</i> Pomel	69
	Genus <i>Cardiolampas</i> Pomel	72
	Subfamily Proholasterinae Solovjev	72
	Genus <i>Proholaster</i> Gauthier	72
	Suborder Amphisternina	72
	Family Disasteridae Gras	72
	Subfamily Disasterinae Gras	73
	Genus <i>Disaster</i> Agassiz	74
	Subfamily Tithoniinae Solovjev	78
	Genus <i>Tithonia</i> Pomel	78
	Genus <i>Metaporinus</i> Agassiz	84
	Genus <i>Dialyaster</i> Pomel	85
	Incertae subfamiliae	85
	Genus <i>Acrolusia</i> Lambert	85
	Incertae familiae	86
	Genus <i>Oustechinus</i> Lambert	86

Chapter VI. Phylogeny	87
Chapter VII. Ecology	102
Facial distribution and Environment	102
Habits and behaviour	107
Cases of parasitism on Collyritids	111
References	114
Explanation of Plates	117

Андрей Николаевич Соловьев

**Позднеюрские и раннемеловые дизастеридные
морские ежи СССР**

Труды Палеонтологического института Академии наук СССР,
том 131

Утверждено к печати Палеонтологическим институтом Академии наук СССР

Редактор Г. С. Головкин. Редактор издательства Д. В. Петрова
Технический редактор В. Д. Прилепская

Сдано в набор 29/VI-71 г. Подписано к печати 30/XI-71 г. Формат 70×108¹/₁₆. Печ. л. 7³/₄+1 п. л. вкл.
Усл. печ. л. 11,5. Бумага № 2. Уч.-изд. л. 10,9. Тираж. 900 экз. Т-20111. Тип. зак. 2544

Цена 1 р. 09 коп.

Издательство «Наука». Москва К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука». Москва Г-99, Шубинский пер., 10