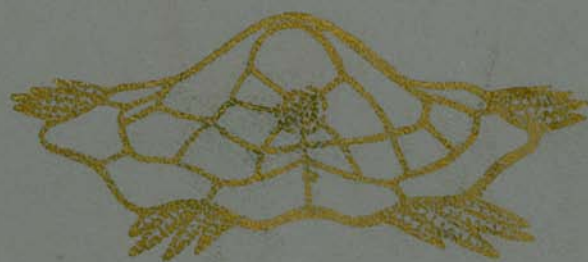


**ПРОБЛЕМЫ  
ИЗУЧЕНИЯ  
ИСКОПАЕМЫХ  
И СОВРЕМЕННЫХ  
ИГЛОКОЖИХ**



**ПОСВЯЩАЕТСЯ**  
**Роману Федоровичу Геккеру**



ACADEMY OF SCIENCES OF THE ESTONIAN SSR  
INSTITUTE OF GEOLOGY

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR  
SCIENTIFIC COUNCIL ON THE PROBLEM  
"PATH AND PATTERNS OF HISTORICAL DEVELOPMENT  
OF ANIMAL AND PLANT ORGANISMS"

# FOSSIL AND RECENT ECHINODERM RESEARCHES

Tallinn 1989

**АКАДЕМИЯ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР  
ИНСТИТУТ ГЕОЛОГИИ**

**АКАДЕМИЯ НАУК СССР**

**НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ «ПУТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ  
ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ И РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ»**

**ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ  
ИСКОПАЕМЫХ  
И СОВРЕМЕННЫХ ИГЛОКОЖИХ**

**Таллинн 1989**

Редакционная коллегия:

Д. Л. Кальо (ответственный редактор), С. В. Рожнов, А. Н. Соловьев,  
Г. А. Стукалина, Л. М. Хинтс (секретарь)

В книге опубликованы статьи, освещающие результаты изучения иглокожих советскими палеонтологами и зоологами. Описан ряд новых таксонов разного ранга вымерших и современных представителей этого типа животных. Рассмотрены общие проблемы происхождения, систематики, филогении и экологии иглокожих, а также их стратиграфического значения и истории изучения. Книга, отражающая основные направления исследований ископаемых иглокожих и ряд направлений изучения современных представителей этой группы в СССР, посвящена известному палеонтологу — специалисту по иглокожим, основателю школы советских палеоэкологов Роману Федоровичу Геккеру. Фототабл. 19, рис. 81, библи. 287 назв.

Книгу по древним и современным иглокожим ее авторы с любовью и глубоким уважением посвящают Роману Федоровичу Геккеру в канун его 90-летия.

Р. Ф. Геккер очень много сделал для нашей науки. Он — один из старейших и известнейших палеонтологов мира. Основная область его научной деятельности — палеоэкология. Р. Ф. Геккер — один из создателей этой отрасли палеонтологии, глава советской школы палеоэкологов. Первой его палеоэкологической работой была статья «Палеобиологические наблюдения над нижнесилурийскими беспозвоночными», опубликованная в 1928 г. Разработанный Р. Ф. Геккером комплексный литолого-палеоэкологический метод исследования бассейнов геологического прошлого послужил основой для изучения морских и озерных отложений многих геологических систем в разных частях нашей страны. Это прежде всего девон и карбон Русской платформы, юра Кара-Тау, палеоген Ферганы. Учениками и последователями Романа Федоровича изучены отложения древних бассейнов на территории Прибалтики, Сибири, Урала и других регионов.

Уже в 1933 г. Р. Ф. Геккером были опубликованы «Положения и инструкция для исследований по палеоэкологии» — первое в мировой литературе руководство такого содержания, которое впоследствии было переработано и вышло еще двумя изданиями. Вышедшая в 1957 г. книга Р. Ф. Геккера «Введение в палеоэкологию» была переведена на французский, английский, китайский и японский языки.

В 1983 г. в Лионе состоялся 1-й Международный палеоэкологический конгресс; организаторы конгресса посвятили его Роману Федоровичу Геккеру в знак его больших заслуг перед этой наукой.

Палеоэкология — главная, но не единственная область научных интересов Р. Ф. Геккера. В кратком очерке невозможно охарактеризовать многогранную деятельность Романа Федоровича, поэтому мы скажем лишь об основных наиболее ярких ее чертах.

Р. Ф. Геккер — неутомимый полевой исследователь, много и детально работавший на Русской платформе, на Урале, в Средней Азии и Сибири. Но, наверное, немногие знают, что в 1938 г. он организовал и возглавил очень трудную экспедицию за мамонтом на остров Врангеля. Информация о находке трупа мамонта оказалась ошибочной. Но участники этой экспедиции были не только энтузиастами, но и хорошими специалистами в разных областях. За очень короткий срок они много сделали для познания фауны, флоры и геологического строения острова Врангеля. Результаты этих исследований были опубликованы в двух книгах, обобщивших первые научные данные о природных ресурсах труднодоступного уголка нашей страны.

Много сил и времени Роман Федорович Геккер отдает педагогической работе и пропаганде палеоэкологических методов. Он долгое время читал курс палеоэкологии в Московском государственном университете, выезжал для чтения курсов лекций в другие города СССР и за границу — в Китай и во Францию, выступал с докладами палеоэколо-

гического содержания в Польше, Венгрии, Англии и Чехословакии. Очень важную роль играют организуемые по его инициативе выездные палеоэкологические сессии, которые проходили в Прибалтике, Приуралье, Крыму, Молдавии и Средней Азии.

Роман Федорович очень много делает для охраны природы, прежде всего для охраны памятников неживой природы.

Более полувека назад, в 1938 г., Р. Ф. Геккер явился одним из инициаторов создания Секции земной коры Всероссийского общества охраны природы. Ее председателем стал А. Е. Ферсман, а ученым секретарем — Р. Ф. Геккер. Работа этой секции по существу положила начало деятельности по охране геологических и палеонтологических объектов в нашей стране. В 1974 г. Р. Ф. Геккер организовал и возглавил Секцию по охране уникальных и ценных палеонтологических объектов Всесоюзного палеонтологического общества (в настоящее время — Секция по охране палеонтологических памятников), а с 1984 г. он является ее почетным председателем.

В 1951 г. им (вместе с В. А. Варсанюфьевой) была написана на эту тему популярная книжка. Будучи естествоиспытателем в самом высоком смысле этого слова, Р. Ф. Геккер не может без боли воспринимать варварское и безответственное отношение к уникальным природным объектам. Много лет тому назад он глубоко вник в проблему Байкала и внес свою лепту в дело его защиты, активно сотрудничая с людьми, занимавшимися этой проблемой в те трудные годы. Это пример высокой принципиальности и большого гражданского мужества.

Необходимо упомянуть и еще об одной стороне деятельности Романа Федоровича Геккера — истории науки. В 1956 г. вышла из печати его «Повесть о палеонтоlogах середины прошлого столетия», а в 1971 г. — «Повесть о Николае Федоровиче Погребове». И, наконец, Р. Ф. Геккер подготовил книгу «На силурийском плато» (1987 г.), в которую вошли в переработанном виде две первые повести, дополненные новыми главами. Эти исторические работы очень удались Роману Федоровичу. Когда читаешь их, то видишь живых людей, будь то его учителя и современники или ученые XIX века, стоявшие у истоков русской палеонтологии: А. Ф. Фольборт, Э. И. Эйхвальд, Х. И. Пандер, С. С. Куторга, Ф. Б. Шмидт. Совершенно очевидно, что дело здесь не только в большом интересе к историческому прошлому и значению преемственности в научном творчестве разных поколений. Р. Ф. Геккер работал над этими произведениями с большим вдохновением, в них проявился его незаурядный литературный талант.

Из книг Романа Федоровича Геккера, а также из его увлекательных устных рассказов становится понятным, почему он с юных лет заинтересовался изучением ископаемых иглокожих. Это произошло в 1913—1914 гг., когда он мальчиком проводил летние каникулы в небольшом эстонском поселке Мерикюла, расположенном недалеко от устья р. Нарвы. Здесь в обрывах глинта в ордовикских отложениях им были сделаны первые находки окаменелостей, а иглокожие (и там, и позднее на Волхове) привлекли его своей красотой и загадочностью. Воспоминания и размышления по этому поводу мы найдем в очерке Р. Ф. Геккера «Слово об иглокожих и иглокожихах», помещенном в настоящем сборнике.

Первая статья Р. Ф. Геккера по иглокожим была опубликована в 1923 г. Это была его дипломная работа «Эхиносфериды русского силура», которая не только дала представление о морфологии и система-

тическом составе цистоидей родов *Echinospaerites* и *Heliocrinites*\*, но и благодаря точной привязке к слоям внесла заметный вклад в стратиграфию ордовика Волховского района.

Число опубликованных Р. Ф. Геккером работ по иглокожим сравнительно невелико, но все они являются образцовыми как по тщательности морфологического анализа, так и по оригинальности выводов, к которым он пришел в результате изучения представителей ряда вымерших классов.

Самыми интересными среди этих работ являются, пожалуй, его монография (1940 г.), а также две предшествовавшие ей статьи (1938 г.). В этих работах он блестяще разобрался в систематической принадлежности ископаемых, ошибочно объединенных О. Иекелем в один род *Rhipidocystis*.

Роман Федорович Геккер показал, что эти остатки на самом деле принадлежат животным, относящимся к четырем родам: собственно *Rhipidocystis*, *Bockia* (класс Eocrinoidea), *Dendrocystites*\*\* (класс Carpoidea) и *Volchovia* (класс Ophiocistia). Об истории этого кропотливого исследования читатель тоже может узнать из очерка «Слово об иглокожих...».

В своей книге Р. Ф. Геккер описал и проанализировал также представителей рода *Agelacrinites* из класса Edrioasteroidea (описание *Agelacrinites* из девона Главного девонского поля было опубликовано им позже, в 1941 г.). Роль эдриоастероидей в своеобразных сообществах организмов, связанных с фацией гладкого каменного дна, отражена им в работах 1935, 1960 и 1983 гг.

В некоторых его работах описан уникальный по сохранности материал, например *Protocrinites* со стеблем в приросшем состоянии (Е. Л. Геккер, Р. Ф. Геккер, 1957).

Очень важно, что в той или иной форме палеоэкологический аспект присутствует почти во всех работах Р. Ф. Геккера по иглокожим — это и реконструкции образа жизни на основе морфофункционального анализа, и оценка отношения организмов к определенным факторам среды.

Когда в 50-х годах было принято решение об издании многотомного справочника «Основы палеонтологии», Роман Федорович взял на себя нелегкий труд главного редактора тома, посвященного иглокожим (в него вошли также разделы по гемихордовым, погонофорам и щетинкочелюстным). В этом томе, опубликованном в 1964 г., Р. Ф. Геккер — автор многих разделов, относящихся к подтипу *Pelmatozoa*.

Работы Р. Ф. Геккера по ископаемым иглокожим получили всемирное признание — ссылки на них мы встречаем во многих статьях советских и зарубежных палеонтологов и во всех крупных сводках и учебниках второй половины текущего века.

Большое влияние Р. Ф. Геккера на исследования по иглокожим ощущается не только в Палеонтологическом институте АН СССР, где по его инициативе постепенно сформировалась группа по их изучению, но и в других учреждениях нашей страны. Эти работы пользуются его неизменной поддержкой.

Несколько лет Р. Ф. Геккер возглавлял комиссию по иглокожим Научного совета АН СССР по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов». Эта комиссия

---

\* В этой работе род *Heliocrinites* фигурирует под названием *Caryocystites*.

\*\* Вид *Dendrocystites kuchersiana*, описанный Романом Федоровичем в этой работе, был позднее отнесен к новому роду, названному в его честь — *Heckericystis* Gill et Caster, 1960.



совместно с другими организациями страны провела с 1971 по 1987 г. шесть всесоюзных симпозиумов по иглокожим, заседания которых проходили в различных городах Советского Союза.

Тематика статей предлагаемого читателю сборника отражает основные направления исследований ископаемых иглокожих и некоторые направления изучения современных представителей этого типа животных в нашей стране. Ряд авторов является учениками Р. Ф. Геккера. Большинство из них в разные периоды были связаны с ним по работе.

Редколлегия выражает благодарность Т. Н. Бельской и А. В. Лапо за ценные замечания, а Л. Липперт — за изготовление рисунков к ряду статей.

### СПИСОК ТРУДОВ Р. Ф. ГЕККЕРА, ПОСВЯЩЕННЫХ ИГЛОКОЖИМ

- Эхиносфериды русского силура // Тр. Геол. минер. муз. Росс. Акад. наук. 1923. Т. IV, вып. 1 (1919—1923). С. 1—63.
- Палеобиологические наблюдения над нижесилурийскими беспозвоночными, I // Ежегодник Русск. Палеонтол. об-ва. 1928. Т. VII (1927). С. 47—86.
- Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного девонского поля // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1935. Т. IV. С. 159—280.
- Жизнь в девонском море // Изд. Палеонт. музея АН СССР. 1935. С. 1—68.
- Новый представитель класса *Ophiocistia* Sollas (*Volchovia* n. g.) из нижнего силура Ленинградской области и изменение диагноза этого класса // Докл. АН СССР. 1938. Т. XIX. С. 426—428.
- Новые данные о роде *Rhipidocystis* Jkl (отряд *Digitata* n. o., класс *Carpioidea* Jkl) и новый род *Bockia* n. g. (подкласс *Eocrinoidea* Jkl, класс *Crinoidea* Mill) из нижнего силура Ленинградской области СССР и Эстонии // Докл. АН СССР. 1938. Т. XIX, № 5. С. 421—425.
- Carpioidea*, *Eocrinoidea* и *Ophiocistia* нижнего силура Ленинградской области и Эстонии // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР. 1940. Т. IX, вып. 4. С. 5—82.
- Agelacrinites* из отложений Главного девонского поля // Фауна Главного девонского поля. 1941. Т. I. С. 319—322.
- О новом виде рода *Prolocrinites* Eichwald // Ежегодник Всесоюзн. палеонт. об-ва. 1957. Т. XVI. С. 274—278 (совместно с Е. Л. Геккер).
- Новые данные о роде *Achradocystites* (*Echinodermata*, *Paracrinoidea*) // Тр. Ин-та геол. АН ЭССР. 1958. Т. III. С. 145—163.
- Ископаемая фация гладкого каменного морского дна (к вопросу о типах каменного морского дна) // Тр. Ин-та геологии АН ЭССР. 1960. Т. V. С. 119—227.
- Класс *Carpioidea*. Карпоидей // Основы палеонтологии. Иглокожие, гемпхордовые, погонофоры и щетинкочелюстные. М.: Недра, 1964. С. 23—28.
- Класс *Thecoidea*. Текондеи (*Edrioasteroidea*. Эдриоастероидеи) // Там же, с. 28—30.
- Класс *Cystoidea*. Цистоидей // Там же, с. 30—45.
- Класс *Blastoidea*. Бластиоидей // Там же, с. 45—52.
- Класс *Eocrinoidea*. Эокриноидей // Там же, с. 52—53.
- Класс *Paracrinoidea*. Паракриноидей. // Там же, с. 53—54.
- Класс *Crinoidea*. Морские лилии. Систематическая часть // Там же, с. 80—105 (Совместно с Ю. А. Арендтом).
- Класс *Ophiocistia*. Офиоцистии // Там же, с. 105—108.
- Класс *Holothuroidea*. Голотурии // Там же, с. 192—197 (Совместно с З. И. Барановой).
- Тафономические и экологические особенности фауны и флоры Главного девонского поля // Тр. Палеонт. ин-та АН СССР. 1983. Т. 190. 141 с.

Из ископаемых беспозвоночных мне, студенту, больше всего понравились иглокожие, которые как бы сами просили, чтобы их собирали. В отвалах глинистых известняков, не шедших в дело, — в ломках в ордовике по берегам р. Волхов — их лучше всего было собирать в дождливую погоду, когда известняк темнел, а мокрые белые остатки кальцитовых цистоидей резко выделялись на его темном фоне. Это увидел также петербургский хирург, ставший затем палеонтологом и на этом основании членом-корреспондентом Академии наук А. Ф. Фольборт, который родился ровно на 100 лет раньше меня на рубеже двух столетий. Первые научные работы, как его, так и моя, были посвящены ордовикским цистоидеям (в 1842 году Фольборта, а в 1923 г. — моя).

Об этом интересном для нас ученом прошлого столетия, который усердно собирал и изучал окаменелости в окрестностях Петербурга, а также о его сверстниках, других палеонтологах и геологах этого города мною в 1956 году была опубликована повесть, так как мне удалось найти квартиру Фольборта и его потомков, а в ней сохранившуюся его библиотеку и часть переписки. Эта повесть в расширенном виде еще раз увидела свет в 1987 году в «Очерках по истории геологических знаний». Другим таким человеком, описавшим в прошлом столетии фауну иглокожих (морских лилий и одну морскую звезду) из среднего карбона окрестностей Москвы (из знаменитого Мячкова), был Г. А. Траутшольд, о котором я ничего рассказать не могу. Видимо, о нем ничего не было напечатано. А сам Траутшольд в конце жизни вернулся в Германию.

Особое место среди палеонтологов прошлого столетия занимал Э. Эйхвальд, который был трижды доктором наук, профессором по очереди нескольких университетов, Горного института и Военно-хирургической академии. Э. Эйхвальд интересовался многими вопросами, но основной его интерес был связан с изучением ископаемых животных и растений. Будучи очень плодовитым автором в их описании и изображении, он напечатал огромный труд «Палеонтология России» (2 тома) и «*Lethaea rossica*» (на французском языке, 3 тома). Оба сочинения с большими атласами. В эти сводки входят также иглокожие. Желая охватить колоссальный палеонтологический материал, Эйхвальд работал поспешно и многие описанные им формы потребовали переизучения.

Крупный ученый, впоследствии академик, Фридрих Богданович Шмидт, уроженец Эстляндии, основатель стратиграфии петербургского и эстляндского ордовика и силура, дал хорошие описания небольшого материала по иглокожим с этой территории, но сам, как и Фольборт, переключился в последующие годы исключительно на изучение трилобитов Эстляндии, которых было очень много. Так, трилобитам Ф. Шмидт посвятил монографию, состоящую из многих выпусков, под названием «Ревизия восточнобалтийских трилобитов», на которую у него ушло 30 лет.

За это время, особенно за вторую половину прошлого столетия, в геологическом музее Академии наук, директором которого был тогда Шмидт, и в местном музее (Landesmuseum) Ревеля, теперь Таллинна, коллекциями которого он также располагал, накопился никем не изученный материал по иглокожим ордовика, требовавший обработки. Шмидт заинтересовал им немецкого палеонтолога из Грейфсвальдского университета О. Иекеля, который занимался иглокожими.

Иекель приехал в Россию и увидел в обоих музеях интересный материал по цистоидеям и криноидеям, а также другим иглокожим, не укладывавшийся в рамки установленных к тому времени классов палеозойских иглокожих. С благословения Шмидта он увез его в Грейфсвальд. Иекель ездил также в Москву, но Траутшольда там уже не было и, по видимому, проф. А. П. Павлов передал ему хранившийся в университете материал по иглокожим.

Однако много ли у читающего лекции профессора высшей школы времени для обработки палеонтологических коллекций? Конечно, прежде было больше, чем сейчас, и Иекель мог выпустить на рубеже столетий (в 1899 году) большой том «*Stammesgeschichte der Pelmatozoen*», часть I. Текоидеи и цистоидеи. Второй том должен был быть посвящен криноидеям. Значительно большая работа над морскими лилиями, чем над цистоидеями, оттягивала ее окончание, к тому же Иекель стал заниматься изучением других животных, а именно ископаемых позвоночных. Не видя конца полной обработке морских лилий, Иекель напечатал в 1918 г. нечто вроде предварительного их описания «*Phylogenie und System der Pelmatozoen*». Для иглокожих, которые не могли быть помещены в известные в то время классы *Pelmatozoa*, Иекель в том же году в отдельной статье установил новый класс иглокожих — *Carpoidea*. Часть особенно трудно определяемых остатков из нашего ордовика Иекель послал для опознания крупному английскому специалисту по иглокожим Ф. Безеру (*Bather*). Тот их коротко описал и позже, в начале 30-х годов, прислал мне.

В студенческие годы я довольно часто выезжал для сбора ордовикских окаменелостей на упомянутые отвалы ломок глауконитовых известняков на р. Волхов, где находил также остатки плоских чашечек каких-то иглокожих, которые Иекель отнес к своему новому классу *Carpoidea*. Эти места были тогда особенно богаты окаменелостями. Я расхваливал их, в результате чего ими заинтересовались зоолог из лаборатории академика Д. Н. Насонова Д. М. Федотов и энтомолог А. В. Мартынов из Зоологического института Академии наук (в дальнейшем они перешли работать в наш Палеонтологический институт).

Оба посетителя Волхова были глубоко разочарованы тем, что здесь увидели. Видимо, они думали, что мы работаем наподобие энтомологов: стукнем молотком по камню (как они махнут сачком) и сразу же выскокит чистенькая окаменелость.

На Волхове петербургским геологом В. В. Ламанским были подробно изучены глауконитовые и ортоцератитовые известняки, а лежащую выше толщу известняков мощностью более 40 м еще никто не изучал. Пособное их изучение и сбор фауны как будто специально были оставлены для меня. В них на двух стратиграфических уровнях я нашел цистоидей: эхиносферитов и кариоциститов, показавших, что эта толща принадлежит двум горизонтам разреза ордовика — не только эхиносферитовым слоям, а также и кукерским (но без горючего сланца-кукерсита). Работа по этим цистоидеям была мною опубликована в 1923 году. В этих известняках я нашел также чашечки загадочных иглокожих огурцевид-

ной формы, которые оказались и в коллекции, полученной Иекелем от Шмидта\*. Иекель и Безер приняли огурцевидные образования за одну из частей особого иглокожего *Rhipidocystis*, к которому они относили также и другие фрагментарные остатки. Мне удалось установить, что к *Rhipidocystis* были причислены представители совершенно разных форм, даже различных подтипов: прираставших чашечкой к морскому дну, свободно лежавших на нем, а также ползавших по дну. Разобраться в этом иглокожном «хаосе» мне очень помогло то, что профессор Тартуского университета А. Эпик прислал мне в свое время для обработки все, что по этим иглокожим было собрано в Эстонии. Попутно скажу, что, несмотря на то, что в то время между Советской Россией и Эстонией проходила государственная граница, я вел оживленную переписку и обмен работами с эстонскими стратиграфами и палеонтологами, вначале с Хендриком Беккером, затем с Армином Карловичем Эпиком. Неожиданно я получил письмо на немецком языке и оттиск статьи, дополняющей мою статью об эхиноферидях, от тогда мне совершенно незнакомого Яансон-Орвику. Это был Карл Карлович Орвику, который впоследствии стал моим другом. После отъезда Эпика я переписывался, а затем и виделся с Артуром Луха, который показал мне разрезы ордовика Эстонии.

Вернемся к теме. Только в 1940 году я смог опубликовать работу об этих «сборных» иглокожих. Их отдельные части «разошлись» по эокриноидеям и карпоидеям, а «чашечка» принадлежала еще очень мало известному в то время классу офиоцистий. Это иглокожее я назвал *Volchovia* в честь Волхова, входившего в старинный водный путь «из Варяг в греки», с городом Великий Новгород в его истоке из оз. Ильмень и древней крепостью Старая Ладога в нижнем течении. *Volchovia* остается единственным представителем класса офиоцистий, найденным в нашей стране. О двух других офиоцистиях, хранящихся в Британском музее, однажды напечатал статью Д. М. Федотов; о плохих остатках еще одной — франкфуртский палеонтолог Рудольф Рихтер. Вот и все. Так скудна бывает палеонтологическая летопись!

То, что мне удалось разобраться в этих редких иглокожих, а Иекелю и Безеру — нет, было связано с тем, что у меня имелся значительный материал по ним, часть которого я собрал сам. В годы, когда работали они, никакой тафономии (науки о закономерностях захоронения органических остатков), которую «учредил» наш палеонтолог и писатель И. А. Ефремов, не существовало. Наши же научные предки те органические остатки, которые лежали вместе, соединяли воедино.

Находясь в Академии наук и ее Геологическом музее, я поставил перед собой задачу получить обратно из-за границы в обработанном или необработанном виде то, что в прошлом столетии увез из нашей страны Иекель. С тех пор, правда, прошли многие годы, десятилетия. Написал об этом письмо Иекелю. Получил от него, однако, немного. Остальные образцы Иекель либо оставил у себя для окончательной их обработки, либо их уже не существовало. Вскоре у Иекеля истек срок профессуры (в Западной Европе давно существует такой порядок), после чего он уехал в Китай, увезя с собой несколько ящиков с окаменелостями (о чем мне позже сообщили из Грейфсвальда). Чувствовал он себя еще бодро, и Китай интересовал его не только с палеонтологической стороны. Однако вскоре было получено известие о его смерти.

Очень теплый очерк о его жизни напечатал известный венский профессор О. Абель в основанном им издании «Palaeobiologica», из которого я

\* Огурцевидных иглокожих я показывал П. Н. Яковлеву и академику А. П. Карпинскому, но они говорили, что таких никогда не видели.

узнал, что Иекель был не только палеонтологом, но и художником. У Абеля я прочитал, что немецкая «Paläontologische Gesellschaft», собираясь, как и сессии ВПО, поочередно в разных городах, назначила на определенный день экскурсию. Иекель на нее не явился, но участники экскурсии увидели его рисующим на одной из живописных улочек этого города. Что же приключилось с Иекелем в Китае? Абель об этом не написал, и я узнал о причине его смерти только в 1958 году, когда находился в Китае. Оказалось, что он сильно простудился на улицах Пекина во время зарисовок зданий китайской архитектуры. Я понял, что он, будучи художником, не мог их не рисовать, несмотря на стужу. Пекин, как известно, плохо приспособлен к холоду, и осенью его продувают холодные ветры из пустыни Гоби. А что касается того, что Иекель не мог не рисовать в Пекине, то я тоже по возвращении из Китая не мог не написать о том, что любопытного я, европеец, увидел там. И я написал о нем целую книгу под названием «Китай глазами палеонтолога», рукопись которой давно лежит у меня в столе и так, по-видимому, и будет лежать.

В заключение расскажу о профессоре палеонтологии Горного института Николае Николаевиче Яковлеве — первом исследователе ископаемых иглокожих в наше время, которого я знал очень хорошо, так как был его «наследником» не только по иглокожим, но и по вопросам палеоэкологии, которую раньше называли палеобиологией. Н. Н. Яковлев был моим учителем вдвойне. Когда он был в преклонном возрасте, я, можно сказать, «опекал» его печатные работы по ископаемым иглокожим и палеоэкологии (начиная с большой работы о морских лилиях палеозоя) совместно с А. П. Ивановым (отцом Елены Алексеевны Ивановой). Как известно, палеоэкологические вопросы Н. Н. Яковлев обсуждал сперва на кораллах ругозах (рост чашечки в связи с боковым прирастанием) и брахиоподах (форма раковины также в связи с прирастанием). Морфологией ископаемых иглокожих в связи с их биологией он занялся позднее. Читая лекции по палеонтологии в Горном институте (где он заведовал кафедрой палеонтологии), Н. Н. Яковлев всегда имел очень серьезный (я бы даже сказал, довольно угрюмый) вид. Переходя же к биологическим вопросам, он начинал улыбаться и всем становилось видно, как они ему нравятся. И Палеонтологическое общество, основанное в 1916 году, которое Н. Н. Яковлев долго возглавлял, было основано для изучения ископаемых остатков организмов с биологических позиций. В речи на открытии общества Н. Н. Яковлевым была намечена широкая программа исследований, включающая детальное изучение морфологии скелетных остатков и оценку особенностей их строения с точки зрения приспособленности к тому или иному образу жизни. Выводы об образе жизни ископаемых беспозвоночных Н. Н. Яковлев считал необходимым проверять, изучая породы, заключающие остатки организмов.

Назвать Н. Н. Яковлева главой иглокожников в то время было нельзя, потому что других палеонтологов, занимавшихся этой группой животных, почти не было (не то, что сейчас). Но он был главой всех палеонтологов в нашей стране. В других же странах Н. Н. Яковлев особенно ценил проф. Иекеля, о котором мы уже говорили. В конце своей жизни он дважды издал книгу «Организм и среда», в которой собраны многие его статьи, и опубликовал «Воспоминания геолога-палеонтолога». Вышла из печати и академическая библиографическая брошюра, содержащая очерк о нем, написанный Ю. А. Арендтом, и другие статьи. Таким образом о Н. Н. Яковлеве есть что почитать.

## О ПРОФЕССОРЕ МОРТЕНСЕНЕ

Р. Ф. ГЕККЕР

В 1928 году, когда в Академии наук еще не было Палеонтологического института, а на Тучковой набережной в Ленинграде был единственный Геологический музей, ко мне пришел (наверно, в сопровождении А. М. Дьяконова, занимавшегося в Зоологическом музее иглокожими) гость из Копенгагена. Это был датский зоолог профессор Теодор Мортенсен, крупный знаток морских ежей. Он интересовался ордовикским родом *Bothriocidaris*, немногочисленный материал по которому имелся в академических коллекциях и находился тогда у меня. Это был самый древний морской еж или не совсем морской еж. Так тогда стоял вопрос. Несколько раз Мортенсен приходил в мою комнату, где рассматривал под биноклем и зарисовывал эти чрезвычайно редкие находки.

Профессор Мортенсен был небольшого роста, одет скромно, в темно-серый пиджачок. И лицо его было очень скромным. В моем представлении оно не увязывалось с тем, что он являлся мировой величиной по морским ежам, совершал крупные и далекие экспедиции в индонезийские моря, которые, как я слышал, особенно богаты иглокожими (об этом говорил А. М. Дьяконов в Зоологическом музее в день своего юбилея). Мортенсену во что бы то ни стало надо было увидеть своими глазами и изучить нашего *Bothriocidaris'a* с Силурийского плато, так как он замыслил написать всеобъемлющую монографию по всем известным морским ежам, а *Bothriocidaris*, как я уже сказал, был самым древним. И действительно, с 1928 года начали выходить большого формата тома этой грандиозной монографии, публикация которой закончилась в 1951 году.

О наших ботриоцидарисах Мортенсен сразу же напечатал одну за другой и прислал мне две статьи; эти материалы потом были включены во второй том монографии под громким названием отряда *Bothriocidaroida*. Когда в 1940 году была опубликована моя статья о загадочном иглокожем из ордовика — «*Rhipidocystis*» Иекеля, я послал ее Мортенсену в обмен на его статьи. В ответ пришло письмо с его мнением о «превращении», которое этому «роду» пришлось претерпеть в моих руках.

Много позднее Р. М. Мянниль обрадовал ученый мир описанием новых, эстонских находок ботриоцидарисов исключительной сохранности (к тому же искусно отпрепарированных), так что — хотим мы этого или не хотим — старые и в свое время уникальные находки этого древнего ископаемого «потеряли» в цене и в уважении к ним.

# ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ИГЛОКОЖИХ В СВЕТЕ ДАННЫХ ПО ИХ ЭМБРИОНАЛЬНОМУ РАЗВИТИЮ

В. В. МАЛАХОВ

Иглокожие представляют собой наиболее типичную группу вторичноротых животных, которые характеризуются радиальным дроблением яйца, энтероцельным способом закладки целомической мезодермы, последующим расчленением целомических производных на 3 пары целомов: диссимметричную преоральную пару (левый целом большой, правый маленький), посторальную пару, обычно связанную со щупальцевым аппаратом, и третью пару, как правило, содержащую половые продукты. Целомы вторичноротых сообщаются с внешней средой порами, открывающимися на спинной стороне тела. Личинки вторичноротых обычно имеют аборальный чувствительный орган — первичный центр концентрации нервных элементов, гомологичный в пределах большинства групп многоклеточных животных и дающий во многих случаях начало дефинитивному мозговому ганглию. Для вторичноротых характерна редукция аборального нервного центра. Дефинитивные нервные центры развиваются вторично, вне связи с аборальным органом. Типичная вторичноротость, т. е. превращение бластопора непосредственно в анус и прорыв рта вне связи с бластопором, из всех Deuterostomia свойственна одним иглокожим. В других группах бластопор закрывается, и оба отверстия пищеварительной системы прорываются заново.

К вторичноротым относятся полухордовые, хордовые и иглокожие. По многим признакам (энтероцельная закладка целомической мезодермы, типичное для вторичноротых расчленение целома, вторичный мозг) к Deuterostomia близки и погонофоры. Однако в дроблении яйца у представителей этого типа имеются элементы спирального дробления, что ставит Рогопорнога в несколько обособленное положение.

Большинство гипотез происхождения иглокожих выводит их от билатерально-симметричного диплеврулообразного предка, организация которого в большей или меньшей степени рекапитулируется ранними личинками полухордовых и иглокожих (Semon, 1888; Burg, 1895; McBride, 1896; Bather, 1900; Heider, 1913; Grobben, 1923; Федотов, 1923; Беклемишев, 1964). Размеры настоящей статьи не позволили дать критический анализ всех концепций происхождения иглокожих. Наиболее обоснованной считается концепция Ф. Безера (Bather, 1900), дополненная Д. М. Федотовым (1923) и В. Н. Беклемишевым (1964). Согласно точке зрения упомянутых авторов диплеврулообразный предок иглокожих прикрепился к субстрату правой стороной предротовой лопасти. Аборальный орган при этом редуцировался, а сама предротовая лопасть превратилась в стебелек. Рот переместился на задний конец тела, уступая ему место, анальное отверстие сдвинулось в сторону, в результате чего возникла характерная петля кишечника. Согласно концепции Безера — Федотова — Беклемишева первичная билатеральная симметрия полностью утрачивается у прикрепленного предка иглокожих, поэтому самые примитивные иглокожие должны быть полностью асимметричными

организмами. Ближе всего к такому прототипу, по мнению Безера, стоят цистоидеи наподобие *Aristocystis*, характеризующиеся асимметричным положением отверстий пищеварительной системы, мадрепорита и полового отверстия относительно друг друга. Билатеральная симметрия приводящего аппарата Cnizozoa, возникающая на пути к 5-лучевой радиальной симметрии Asterozoa, рассматривается как целиком вторичная и не имеющая никакого отношения к билатеральной симметрии диплеуры (рис. 1).

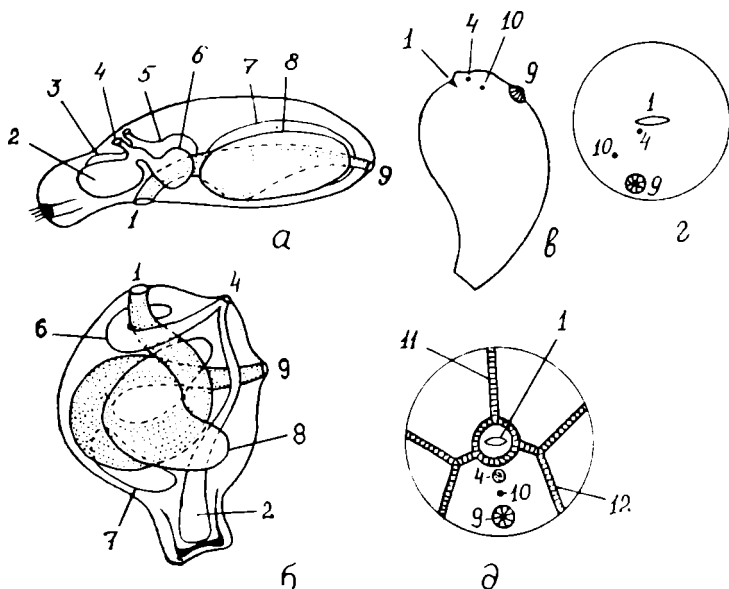


Рис. 1. Гипотетические стадии филогенеза иглокожих и строение Cnizozoa: а — диплеурулообразный подвижный предок иглокожих; б — прикрепленный предок цистоидей; в — расположение отверстий у *Aristocystis*, вид сбоку; г — то же, вид с оральной стороны; д — расположение приводящих бороздок и отверстий у примитивных морских лилий (а — г — по Bather, 1900). Обозначения: 1 — рот, 2 — левый аксоцель, 3 — правый аксоцель, 4 — отверстие левого гидроцеля (мадрепоровое отверстие), 5 — правый гидроцель, 6 — левый гидроцель, 7 — правый соматоцель, 8 — левый соматоцель, 9 — анус, 10 — отверстие левого соматоцеля (половое отверстие), 11 — антианальная приводящая бороздка, 12 — дихотомически ветвящиеся приводящие бороздки.

Концепция Безера — Федотова — Беклемишева удачно сочетает эмбриологические данные с материалом по строению ископаемых форм. Однако она не дает объяснения большей, чем у всех остальных вторичноротых, диссимметрии целомов, а именно, полной редукции правого гидроцеля и более мощного развития правого соматоцеля. Как наиболее примитивные формы в ней рассматриваются цистоидеи, а морфологии древнейших иглокожих Саgrozoa специального внимания не уделяется. Исходя из предполагаемого во всех концепциях превращения предротовой лопасти диплеурулообразного предка в стебелек, следует ожидать наличия в стебельке Cnizoidea производных первой (предротовой) пары целомов, тогда как в действительности там находятся производные третьей (туловищной) пары целомов (точнее, правого соматоцеля). При попытках реконструкции путей преобразования систем органов в филогенезе иглокожих используются преимущественно данные по метаморфозу и преобразованиям органов у Asterozoa (преимущественно морских звезд). Особенности метаморфоза морских лилий — единственной ны-



неживущей группы Cninozoa — не получают должной филогенетической интерпретации.

Мы предприняли попытку рассмотреть здесь собственную версию происхождения иглокожих, основывающуюся на предложенной ранее трактовке морфологии вторичноротых животных (Малахов, 1977, 1980). Не излагая эту трактовку целиком, укажем, что для всех вторичноротых характерно развитие четвертого отдела тела, представляющего собой морфологически выделенный участок заднего конца животного. Четвертый отдел тела вторичноротых снабжается целомическими производными от задних концов туловищной пары целомов (или от задних концов примордиальных целомов, если обособление четвертого отдела тела происходит раньше разделения первоначально единого целома на отделы в онтогенезе). У крыложаберных четвертый отдел тела представлен стебельком, которым животное прикрепляется к днищу домика. У кишечнодышащих четвертый отдел тела — это постанальный хвост молодых *Saccoglossus*, которым они зарываются в глубину грунта и который редуцируется у взрослых форм. У погонофор четвертый отдел тела — это сегментированная телосома, торчащая из заднего конца трубки, которой животное закапывается в глубину осадка по мере роста. Наконец у хордовых четвертый отдел тела — это локомоторный хвост, используемый для активного плавания. В связи с активным использованием четвертого отдела тела как роющего или локомоторного органа у погонофор и в еще большей степени у хордовых в обеих группах наблюдается метамеризация целомических производных в этом отделе.

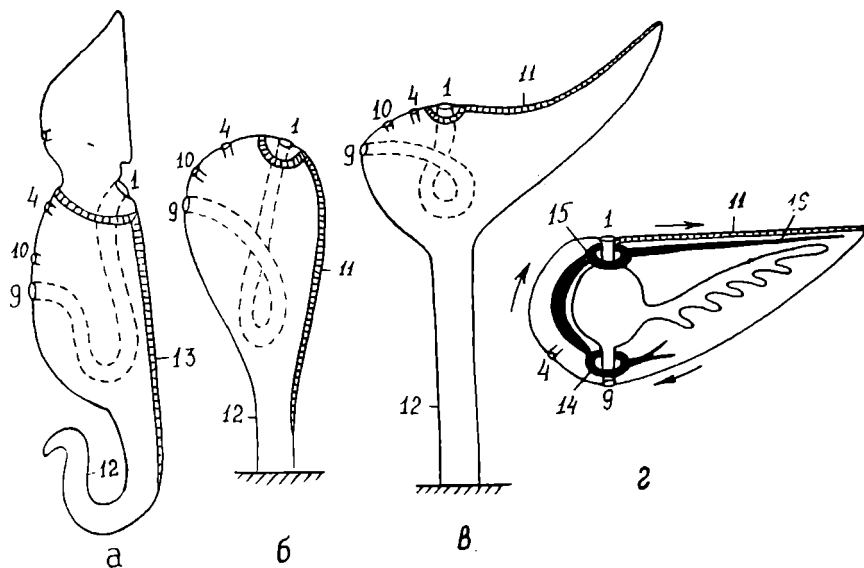


Рис. 2. Сравнение плана строения крыложаберных (а), низших цистондей (б), морских лилий (в), морских звезд (г). Обозначения: 12 — стебелек, 13 — брюшной нервный тяж, 14 — аборальное кровеносное кольцо, 15 — оральное кровеносное кольцо, 16 — радиальный кровеносный сосуд. Стрелками показано направление тока крови. Остальные обозначения, как на рис. 1.

Исходным для нашей трактовки происхождения иглокожих является предположение, что стебелек прикрепленных иглокожих представляет собой также четвертый отдел тела, гомологичный соответствующим локомоторно-фиксаторным отделам тела других вторичноротых. Посмотр-

рим, что дает такое предположение для трактовки цистоидей хотя бы того же *Aristocystis*. Сравним расположение отделов тела, отверстий пищеварительного тракта и целомов у *Cystoidea* и сидячих вторичноротых *Pterobranchia* (рис. 2а, б). Весь участок от анального отверстия до конца стебелька может рассматриваться как гомолог вентральной стороны тела, а участок от конца стебелька до ротового отверстия на другой стороне — как гомолог дорсальной стороны, на которую у крыложаберных и цистоидей в связи с сидячим образом жизни смещается анальное отверстие. Между ртом и анусом на дорсальной стороне тела у крыложаберных и прочих вторичноротых располагаются отверстия целомов. Именно здесь у цистоидей располагаются отверстие мадрепорита (гомологичное целомодукту хоботного и воротничкового целомов) и половое отверстие (целомодукт левого соматоцеля). Положение отверстий целомов на этом участке тела у *Cystoidea* подтверждает его гомологию спинной стороне тела. У наиболее примитивных цистоидей мадрепоровое и половое отверстия располагаются слева от линии, соединяющей рот и анус (предположительно средней линии спинной стороны), что и придает диссимметрию этим формам. Эта диссимметрия трактуется обычно как свидетельство того, что билатерально-симметричные предки иглокожих при прикреплении к субстрату утратили все элементы исходной билатеральной симметрии (Беклемишев, 1964). Однако расположение указанных отверстий слева от средней линии спинной стороны вполне естественно: ведь это отверстия левых целомов! Таким образом диссимметрия низших цистоидей — следствие общей для всех иглокожих тенденции к преобладающему развитию целомов левой стороны тела (хотя причины этой тенденции мы пока не рассматриваем). С мадрепоровым отверстием у иглокожих топографически связан правый осевой синус, происходящий от правого переднего целома диплеврулы. У некоторых иглокожих этот орган способен к периодическим сокращениям и является пульсаторным органом кровеносной системы. Уместно вспомнить, что у прочих вторичноротых правый передний целом дает перикард, мышечная стенка которого также обеспечивает сокращения сердца. Расположение правого осевого синуса (мадрепорового пузырька) вблизи мадрепорового отверстия соответствует положению сердца и перикарда у вторичноротых на морфологически спинной стороне.

Представители сидячих иглокожих питаются, как правило, мелкодисперсными частицами, собирая их из толщи воды и подгоняя ко рту с помощью приводящих ресничных бороздок. У низших цистоидей имеется известное разнообразие в числе и расположении приводящих бороздок, но наиболее распространенным типом, прочно удерживаемым в последующей эволюции всех *Ctenozoa*, является такой, когда от рта в антианальном направлении отходит одна приводящая бороздка, а под углом 120° к ней отходит пара бороздок, в свою очередь дихотомически ветвящихся (рис. 1д). Расположение приводящих бороздок дает представление о расположении подстилающих их эктодермальных нервных тяжей. Любопытно, что это расположение подчиняется билатеральной симметрии, плоскость которой соответствует плоскости рот—анус, т. е. сагиттальной плоскости, а неветвящийся (и тем особенный) нервный тяж проходит по средней линии предполагаемой брюшной стороны и, по-видимому, гомологичен исходному вентральному нервному тяжу других вторичноротых. Два других нервных тяжя не имеют прямых гомологов в нервной системе прочих вторичноротых. Однако образование дополнительных нервных тяжей (помимо брюшного) свойственно также полухордовым, которые имеют еще спинной нервный тяж. У крыложаберных

от этого спинного тяжа отходят парные тяжи на руки лофофора, подстилающие приводящие ресничные полосы.

Сидячий образ жизни низших иглокожих повлек за собой редукцию предротового (хоботного) отдела, являющегося основным локомоторным органом крыложаберных и кишечнодышащих. Аналогичная редукция предротового отдела наблюдается и у представителей других групп сидячих Bilateria, например у форонид, мшанок, брахиопод, когда предротовой отдел, развитый у личинок, редуцируется у взрослых сидячих форм до степени маленького эпистома или вообще исчезает. Редукция хоботного отдела у сидячих иглокожих (впрочем, мягкая предротовая лопасть могла быть и у древних форм) привела к тому, что воротниковое нервное кольцо, свойственное вторичноротым, стало просто околотротовым нервным кольцом иглокожих.

На основе вышеизложенного можно высказать предположение, что плоскость билатеральной симметрии приводящего аппарата, в которую у высших Ctenozoa смещаются мадрепоровое и половое отверстия, гомологична сагиттальной плоскости диплеврулы и всех прочих вторичноротых. Билатеральная симметрия Ctenozoa возникла не вторично и вне всякой связи с билатеральной симметрией свободноживущих диплеврулообразных предков. Она представляет собой остаток не утраченной до конца билатеральной симметрии диплеврулы.

Если вслед за Безером, Федотовым и Беклемишевым предположить, что 5-лучевая симметрия большинства современных иглокожих сформировалась из билатеральной симметрии приводящего аппарата Ctenozoa за счет того, что приводящие бороздки стали отходить от самого рта, то последним остатком билатеральной симметрии диплеврулообразных предков у Asterozoa является положение мадрепоровой пластинки. Мадрепоровая плоскость Asterozoa гомологична плоскости билатеральной симметрии приводящего аппарата низших Ctenozoa и, следовательно, сагиттальной плоскости диплеврулы и прочих вторичноротых.

Сложные преобразования, которые выпали на долю иглокожих, как будто не оставляют надежды на сохранение у них таких особенностей, как направление кровообращения. Известно, что у вторичноротых (в частности, у крыложаберных и кишечнодышащих) кровь по спинной стороне течет вперед, а по брюшной — назад. Рассмотрим, например, схему кровообращения у морских звезд в мадрепоровой плоскости (которую мы признали гомологичной сагиттальной плоскости прочих вторичноротых). Направление тока крови из аборального кольца через осевой орган к оральному кольцу соответствует движению сзади наперед по морфологически спинной стороне (рис. 2г). Из орального кольца кровь течет по радиальному сосуду антимадреспорового луча, а затем по окологлазничным лакунам возвращается в аборальное кольцо, что соответствует движению по брюшной стороне тела спереди назад. Такое совпадение может быть и случайным, но о нем не следует все же забывать.

Все эти построения основаны на допущении о том, что стебель иглокожих соответствует стебельку крыложаберных и четвертым отделам тела прочих вторичноротых. Однако этому предположению противоречит то, что личинки современных морских лилий прикрепляются к субстрату вентральной стороной переднего конца тела, из которого впоследствии и формируется стебель. Временное прикрепление предротовой лопастью характерно для метаморфизирующих личинок морских звезд. Если рассматривать этот процесс как рекапитуляцию имевшего место в филогенезе превращения предротовой лопасти в стебель древних иглокожих, то в нем следует ожидать наличия целомической полости, проис-

ходящей от протоцеля. Однако, как известно, у морских лилий — единственной нынеживущей группы Ctenozoa — в стебельке имеется так называемый «пятикамерный орган», представляющий собой производное правого туловищного целома.

Исследование метаморфоза личинок морских лилий может дать много нового для понимания происхождения иглокожих, хотя сами лецитотрофные личинки этих животных, вероятно, не являются самыми примитивными (Иванова-Казас, 1973). Личинки морских лилий оседают на субстрат брюшной стороной, потом прикрепляются к нему в районе прикрепительной ямки, расположенной на брюшной стороне чуть ниже аборального органа. Личинка занимает вертикальное положение, а ее зад-

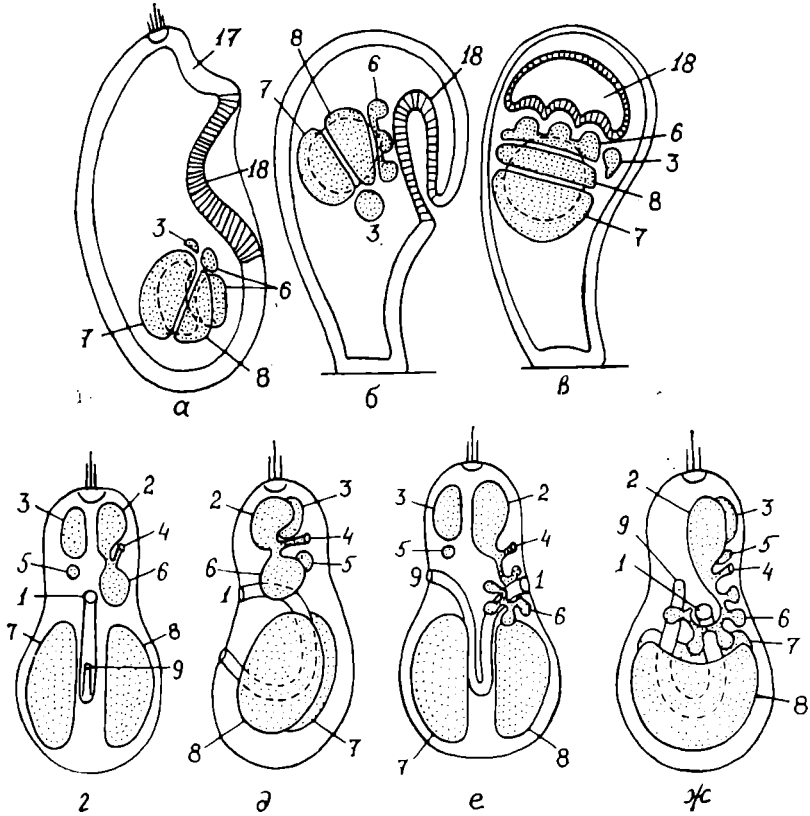


Рис. 3. Схема организации личинки морских лилий и ее метаморфоза и поворот внутреннего комплекса органов в метаморфозе иглокожих: а — схема строения личинки морских лилий перед оседанием (по Seeliger, 1892); б, в — изменение в расположении внутренних органов личинки морских лилий после прикрепления (по Varrois, 1888); г — схема исходного расположения органов у личинки иглокожих, вид с брюшной стороны; д — то же, вид слева; е — поворот рта на левую сторону, а ануса — на правую, вид с брюшной стороны; ж — то же, вид слева. Обозначения: 17 — прикрепительная ямка, 18 — вестибулум, остальные обозначения, как на рис. 1, 2.

ний конец торчит вверх. Расположенное вентральнее прикрепительной ямки углубление эктодермы — вестибулум — впячивается внутрь и полностью отделяется от поверхностной эктодермы (рис. За—в). Затем происходит переворот внутреннего комплекса органов вместе с замкнув-

шимся пузырем вестибулюма таким образом, что последний оказывается на бывшем заднем конце личинки (теперь торчащем вверх), а к бывшему переднему концу (теперь базальному) обращен задний правый целом. Вестибулюм прорывается наружу и его эктодерма, занимавшая у личинки переднеventральное положение, становится эктодермой оральной стороны чашечки морской лилии, а в стебелек вырастают 5 выпячиваний правого соматоцеля и осевого клеточный тяж, происходящий от вертикального мезентерия, образующегося при соприкосновении свободных концов подковообразных соматоцелей (мезентерий, разделяющий соматоцели, занимает положение, перпендикулярное апикально-базальной оси лилии, и называется горизонтальным). Заметим, что встречающееся иногда отождествление осевого органа производным аксоцеля не имеет под собой оснований.

В метаморфозе морских лилий, на наш взгляд, отразилось два момента. Прикрепление к субстрату предротовой лопастью (наблюдающееся также у морских звезд) отражает древний способ локомоции вторичноротых с использованием хоботного отдела тела. Так, крыложаберные способны ползать на головном щите — предротовой лопасти, а кишечнодышащие используют хоботный отдел как основной роющий орган взрослого животного. Вероятно, и предки иглокожих использовали предротовую лопасть для ползания или временного прикрепления. Однако в качестве органа прикрепления к субстрату иглокожие, так же как и крыложаберные, использовали четвертый отдел тела, т. е. морфологически выделенный задний конец. Вот почему туда попали производные не предротовой, а туловищной пары целомов.

Все вышеизложенное, однако, не объясняет того факта, что у иглокожих наблюдается бóльшая, чем у прочих вторичноротых, диссимметрия целомов, в частности полная редукция правого гидроцеля, и проникновение в стебелек производных только правого соматоцеля. Необходимо обратить внимание на имеющие место в онтогенезе самых разных групп иглокожих явления превращения левой стороны тела личинки в оральную сторону, а правой — в аборальную (рис. 3г—ж). Так, у морских звезд рот смещается на левую сторону, которая и становится оральной стороной. У морских ежей рот и пищевод также формируются на левой стороне тела личинки. У офиур же оральные элементы скелета закладываются на левой стороне плутеуса, а аборальные — на правой. На левый бок сдвигается ротовое отверстие и при формировании долиолярии голотурий. Таким образом диссимметрия целомов у иглокожих сочетается с явлением поворота органов на  $90^\circ$  вокруг переднезадней оси так, что оральные структуры оказываются напротив левой стороны тела, а анальное отверстие — на правой. Все эти явления требуют филогенетической интерпретации. Одним из возможных объяснений является предположение, что предки иглокожих сначала ползали на брюшной стороне, а затем перешли к лежанию на правом боку, т. е. у них произошел поворот на  $90^\circ$  по часовой стрелке вокруг переднезадней оси. Эти лежащие организмы, по-видимому, закоривались или частично зарывались в грунт с помощью четвертого отдела тела — хвостика, который оказался смещенным на правую сторону тела. Щупальцевый аппарат правой, обращенной к субстрату стороны тела редуцировался, а вместе с ним редуцировался и правый гидроцель, тогда как в смещенный на правую сторону стебелек проникли производные правого соматоцеля (рис. 4б, в). В онтогенезе этот поворот на  $90^\circ$  вокруг продольной оси представлен так, что поворачивается не сама личинка, а внутренний комплекс органов относительно эктодермы. При этом правая сторона внутреннего ком-

плекса органов оказывается напротив брюшной стороны эктодермы, а рот — на левой стороне личинки.

В этой связи имеет смысл обратить внимание на особую группу древних иглокожих *Carozoa*, которые были не прикрепленными, а лежащими на поверхности грунта животными. При этом одна сторона тела, обращенная к субстрату, была у них уплощенной, а другая выпуклой. Если же имелся стебелек, то он служил не для прикрепления к субстрату, а для закоренения в рыхлом осадке. Трактовка организации *Carozoa* проблематична. Некоторые авторы видят в них предков хордовых животных (Gislén, 1930), а некоторые просто рассматривают их как *Calcichordata* (Jefferies, 1968, 1980). Не вдаваясь в обсуждение этих концепций, отметим, что вполне допустима трактовка по крайней мере некоторых групп *Carozoa* (*Homostelea* и *Homoiostelea*) как форм, лежащих на правом боку. В этом случае легко допустить редукцию ловчего аппа-

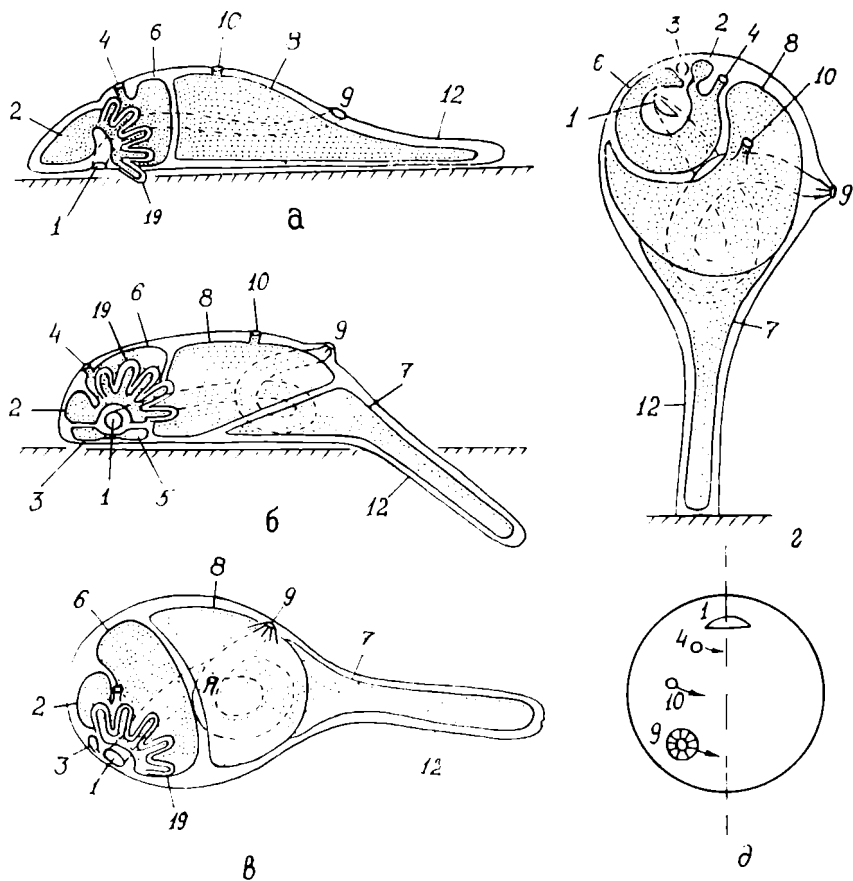


Рис. 4. Гипотетические предковые формы иглокожих: а — билатерально-симметричный ползающий на брюшной стороне предок иглокожих, вид сбоку; б — лежащий на правом боку неподвижный предок, вид с брюшной стороны; в — то же, вид сверху, то есть с левой стороны; г — прикрепившийся стебельком к субстрату предок цистоидей; д — расположение отверстий на оральной стороне предка цистоидей, стрелками показано их смещение в будущем в сагиттальную плоскость (показана штрихпунктирной линией) Обозначения: 19 — щупальцевый аппарат, остальные обозначения, как на рис. 1, 2.













































































































































































































































































































































































































































































