

УДК 565.35:551.763 (234.9)

В. В. ДРУЩИЦ и Г. Б. ЗЕВИНА

**НОВЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ УСОНОГИХ РАКОВ  
ИЗ НИЖНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА**

На одном из внутренних оборотов раковины крупного аммонита *Cheloniceras* sp., найденного в алевролитах верхнего апта на р. Хокодзь, были обнаружены прижизненно захороненные остатки морских уточек (*Lepadomorpha*), принадлежащих к новому роду и виду *Blastolepas otlovi*. Морские уточки поселились на раковине, когда ее диаметр составлял около 150 мм, и погибли во время дальнейшего роста аммонита, будучи зажатыми между двумя оборотами спирали. Диаметр раковины при этом достиг 230—250 мм. Аммонит жил еще некоторое время и погиб, по-видимому, когда раковина достигла диаметра около 500 мм; он был захоронен в осадках сублиторали.

В истории изучения современных и ископаемых усонюгих особенно большую роль сыграл Ч. Дарвин (Darwin, 1851 а, б; 1855). Он не только тщательно собрал все, что было известно до него, но, что главное, разработал систему этой необычайно своеобразной группы ракообразных, установил в пределах ее три семейства, рассматриваемых в настоящее время в качестве надсемейств, предложил единую терминологию всех скелетных элементов. Его монографии явились основой для всех новых исследований. В различных статьях, опубликованных после работ Дарвина, описывались чаще всего отдельные скелетные элементы головки, реже целые скелеты (их описания будут подробнее рассмотрены ниже). Среди исследователей XX в. видное место занимает Т. Уитерс (Withers, 1928, 1935, 1953), создавший сводки по всем ископаемым усонюгим. В советской литературе краткие сводки по системе усонюгих ракообразных даны Б. И. Чернышевым (1934) и Н. И. Новожиловым (1960). Вообще же литература по вымершим усонюгим сравнительно небольшая. Это связано с тем, что в ископаемом состоянии морские уточки встречаются довольно редко. Чаще всего описываются отдельные разрозненные скелетные таблички. За последние 100 с лишним лет, если судить по капитальной сводке Уитерса, полные скелеты были описаны только у 16 мезозойских видов из 300 известных в настоящее время современных и вымерших видов *Lepadomorpha*. При этом семь видов установлены по единичным экземплярам, найденным в осадке. Остальные виды описаны, как правило, по нескольким экземплярам (иногда до 40), прикрепленным к раковинам аммонитов (шесть видов), к раковине иноцерама (один вид), к водоросли (один вид) или кускам древесины. Аммониты, таким образом, сыграли важную роль в захоронении морских уточек. Поскольку находки полных скелетов представляют безусловный интерес, остановимся на них подробнее.

## ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ МОРСКИХ УТОЧЕК

Дж. Моррис<sup>1</sup> (Morris, 1845) более 100 лет назад описал из оксфордских глин Англии группу морских уточек, прикрепленных к раковин *Kosmoceras*. Позднее Дж. Соверби<sup>2</sup> (J. C. Sowerby, 1846) и Ч. Дарвин (Darwin, 1851a) дали более точное изображение этого экземпляра. В свей сводке Уитерс (Withers, 1935) привел фотографию этого аммонита, прикрепленного к его раковине морскими уточками и подробно описал их под названием *Zeugmatolepas concinna* (Morris). Уитерс предполагал, что уточки прикрепилась к пустой раковине аммонита, которая плавала вентральной стороной вверх подобно пустым раковинам современного утилуса. После того как раковина заполнилась водой, она опустилась на дно. Морские уточки еще некоторое время удерживали ее в вертикальном положении, но довольно быстро были занесены илом и погибли. Позднее в этих же глинах был найден кусок лигнита, покрытый тесно сидящими молодыми морскими уточками, на вершинах скатальных и тергалных табличек которых сохранились первичные (примордиальные) створки. Древесина также была довольно быстро насыщена водой, опустилась на дно, и это привело к гибели всех прикрепленных особей.

Г. Б. Соверби (G. V. Sowerby, 1843; репродукции оригинала и другие особей этого вида воспроизведены в работе Уитерса — Withers, 1935) описал под названием *Loricula pulchella* неполный скелет морской уточки, прикрепленной к раковине аммонита, возможно *Pachydiscus peramplus*, из зоны *Rhynchonella cuvieri* Англии. Более полный экземпляр был позднее описан В. Томсоном (Thomson, 1858, по данным Withers, 1935) из туров Ирландии. Два экземпляра описал и изобразил Г. Вудвард (Woodward, 1908); они происходят из того же местонахождения, что и голотип. Еще один экземпляр найден прикрепленным к *Acanthoceras subflexuosum* Spath из сеномана Англии. Все эти экземпляры переописаны Уитерсом и отнесены им к роду *Stramentum*.

Из зоны *Gravesia* (нижний волжский ярус) Франции П. Лориоль (Loriol, 1872) описал два фрагмента аммонитов, к которым были прикреплены около 40 почти полностью сохранившихся морских уточек, отнесенных Лориолем к *Archaeolepas roueyi*. Один фрагмент, к которому прикреплены 12 особей, находившихся на разных стадиях развития, изобразил Лориоль; позднее это изображение воспроизвел Уитерс (Withers, 1928).

Из литографских сланцев Золенгофена (верхняя юра) К. Циттель (Zittel, 1884) описал около 30 молодых особей, прикрепленных, по-видимому, к какой-то водоросли, от которой сохранился лишь отпечаток. Эти морские уточки были отнесены к *Archaeolepas redtenbecheri* (Oppel).

В той же работе Циттель подробно переописал экземпляр *Stramentum syriacum* Dames, прикрепленный к аммониту *Knemiceras syriacum* и описанный без изображения В. Дамесом (Dames, 1878) из альбы Сирии. Там же описана из позднего сенона Вестфалии *Loriculina laevissima* (Zittel) прикрепленная к раковине аммонита.

Из сенона США В. Логан (Logan, 1897; Withers, 1935) описал два отдельных экземпляра и группу особей, прикрепленных к раковине *Inoceramus*.

<sup>1</sup> Полный список литературы приведен Уитерсом (Withers, 1928, 1935).

<sup>2</sup> Джеймс Карл Соверби (J. C. Sowerby, 1787—1871) — старший сын Джеймса Соверби (J. Sowerby, 1757—1822), автора известной палеонтологической сводки «The mineral conchology of Great Britain», вышедшей с 1812 по 1846 г. в Англии. После смерти отца он продолжил выпуск этой сводки при участии своего младшего брата Георга Бреттингема Соверби (G. V. Sowerby, 1788—1854). Оба брата описывали ископаемых усонских.

Все остальные виды с сохранившимися скелетами были найдены в по-  
дах разного возраста.

Из нижнего валанжина Северо-Западной Германии Э. Гарборт (Gar-  
t, 1905; Withers, 1935) описал под названием *Archaeolepas desoga* во-  
шь молодых и взрослых особей, найденных в ожелезненной глинистой  
железнице вблизи крупной раковины *Platylenticeras*. У всех особей голов-  
направлены от раковины, а ножки к аммониту. Не исключена возмож-  
ность, что все эти особи при жизни были прикреплены к раковине ам-  
монита.

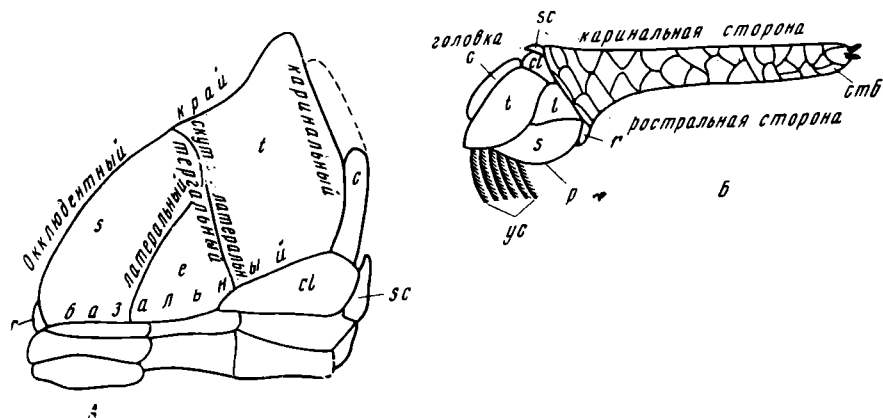


Рис. 1. Схема скелета морской уточки: А — головка и часть стелебка; Б — об-  
щий вид с правой стороны. Условные обозначения: стб — стелебок, р — рот,  
уо — усоножки, t — терг, s — скут, r — ростр, l — латералия, c — карина, cl —  
карино-латералия, sc — субкарина

Почти полный скелет *Zeugmatolepas mockleri* Withers обнаружил в  
сеномане Англии Уитерс (Withers, 1935); он же описал или переописал  
в верхнем мела США *Calantica* (*Titanolepas*) *martini* Withers, из апта  
Англии — *Cretiscalpellum aptiense* Withers, из альба Англии — *Cretiscal-  
pellum unguis* J. C. Sowerby, *Scalpellum* (*Arcoscalpellum*) *arcuatum* (Dar-  
win), *S. (A.) trilineatum* Darwin, из верхнего сенона Англии — *Scalpellum*  
(*Arcoscalpellum*) *fossula* (Darwin).

#### ТЕРМИНОЛОГИЯ СКЕЛЕТНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ МОРСКИХ УТОЧЕК

Все циррипедологи при описании как современных, так и вымерших  
соногих пользуются терминологией, которую разработал и предложил  
Дарвин (Darwin, 1851a, б). Она основана на латинских названиях всех  
скелетных элементов. В отечественных работах и справочниках, однако,  
очень часто применяется смешанная русско-латинская терминология.  
В качестве примера можно указать на такие сочетания, как капитулум и  
тебелек; при этом берется латинское название и не отбрасывается родо-  
вое окончание, как это принято при русификации латинских названий (на-  
пример, рецептум — рецепт). Чтобы избежать этих трудностей, некоторые  
вторые предпочитают писать название скелетных элементов по-латыни.  
Но и в этом случае не удастся избежать ошибок, которые возникают, ког-  
да слово вместо единственного применяется во множественном числе (на-  
пример, *tergum* — *terga*).

Поскольку в отечественной литературе нет работ, в которых специаль-  
но рассматривались бы вопросы терминологии, применяемой при описании  
соногих, мы кратко остановимся на терминах, которые будут использо-  
ваны ниже (рис. 1).

Двустороннесимметричное тело морских уточек, окруженное парным кожистым покровом — «мантией», расположено в головке, или капитуле (*capitulum* лат. — головка, глава). Усоногий рачок лежит в ней изогнутом положении на спинной стороне усоножками вверх. Передняя часть головного отдела вытянута в гибкий и мускулистый стебелек, и ножку; Дарвин назвал его педункулом (*pedunculus* лат. — ножка). Стебелек служит для прикрепления к субстрату. Этот отдел является первым, капитул морфологически представляет задний отдел тела. При бражении морских уточек ориентируют головкой вверх, стебельком вниз, поэтому нижний край капитула носит название базального, а противоположный — апикального, или верхушечного.

Скелет капитула стебельчатых усоногих состоит из различного числа табличек, или створок, которые у рассматриваемого вида прилегают одна к другой. У всех лепадоморф имеются пять основных створок (два скута, два терга, непарная карина) и ряд дополнительных.

Скуты (*scutum* лат. — щит) — у современных представителей наиболее крупные парные таблички, защищающие тело подобно щиту спереди и сбоку. На их внутренней стороне виден след прикрепления мускула-аддуктора.

Терги (*tergum* лат. — спина, задняя часть) — парные таблички, прилегающие к скутам и защищающие дорсо-латеральную поверхность тела. Вершина терга является задним концом скелета.

Карина (*carina* лат. — киль корабля, днище) — непарная табличка, расположенная на дорсальной стороне. Эту сторону Дарвин предложил называть каринальной, чтобы избежать употребления названий вентральная и дорсальная, определяемых у усоногих с большим трудом.

Перечисленные выше пять табличек Дарвин назвал примордиальными, так как они закладываются еще в личиночной стадии, вначале в виде хитиновых табличек, а позднее обызвествляются, иногда не полностью; среднекаменноугольных *Praecleras* они оставались хитиновыми в течение всей жизни. В состав капитула входят еще несколько табличек.

Ростр (*rostrum* лат. — птичий клюв, корабельный нос, рыло) — непарная табличка, занимающая противоположное карине положение около скута. Эта сторона головки и стебелька получила поэтому название роstralной; она соответствует вентральной стороне усоногического рачка.

Латералия (*latus* лат. — бок, сторона) — парная табличка, расположенная между скутальной и тергальной. Дарвин называл ее верхнебоковой, Новожилов (1960) — верхний *latus*.

Карино-латералия — парная табличка, расположенная между стебельком и тергом.

Субкарина — непарная маленькая табличка, примыкающая к карине с нижней стороны.

Иногда присутствуют такие парные таблички, как роstral-латералия и инфрамедиилатералия и непарная — субростр.

Обычно створки, образующие скелет головки, располагаются рядом (некоторые авторы называют их мутовками или венцами).

Капитул морских уточек несколько напоминает сжатую с боков дорсо-вентральную сумочку овальной или округленно-треугольной формы, наглухо закрытую вдоль каринального и базального краев. С другой стороны видна роstralная часть парных терг и скут имеет отверстие, которое периодически открывается, и через него наружу высовываются усоножки. Этот край у скута и терга Дарвин назвал окклюдентным (*occludo* лат. — закрывать, замыкать), или замыкающим.

Каждая табличка имеет макушку, или умбо, от которой начинается рост. Рост обычно отмечается особыми линиями, получившими назван

ний роста. На описываемых экземплярах эти линии слабо заметны. Увеличение размеров табличек происходит вдоль их периферического края. Однако рост может идти неравномерно, и тогда макушка меняет свое положение. Следует подчеркнуть, что в отечественной литературе латинское слово *umbo* иногда неправильно переводится как пупок. Цирриологи пупком называют возвышение, а аммонитологи, наоборот, — углубление. В действительности *umbo* — это выпуклость, мыс, а *umbilicus* — пупок, середина. В соответствии с этим при описании табличек усоногих недопустимо употребление термина пупок в качестве возвышения, при описании аммонитов — слова *umbo* в качестве углубления; его нужно заменить соответствующими словами, в частности у аммонитов терминами *умбилик* и соответственно *умбиликальный*.

При описании отдельных табличек у ряда экземпляров были сделаны измерения общей длины скелета, высоты головки и ее ширины, длины стебелька и его ширины у основания; были определены размеры скута, кара, карины, латералии и карино-латералии. Измерения проводились с помощью бинокуляром ( $\times 32$ ) с помощью градуированной линейки. Однако точность измерений не очень большая, так как не всегда можно было точно определить края табличек.

#### СЕМЕЙСТВО SCALPELLIDAE PILSBRY

#### Род *Blastolepas Drushits et Zevina, gen. nov.*

Название рода от *blastos* греч. — бутон и *lepas* — греч. — блюдечко.

Типовой вид — *B. orlovi* sp. nov.; верхний апт; Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзъ.

Диагноз. Капитул короткий, широкий, из 11 табличек — парных ут, терг, латералий и карино-латералий и непарных карины, субкарины роста. Таблички расположены в два нечетко выраженных ряда. Макушка всех табличек верхушечные. Латералия треугольной формы, расположенная между скутом и тергом; ее вершина доходит до середины или верхней трети этих табличек. Карино-латералия расположена между тергом и стебельком. Скульптура и линии роста на табличках почти неразличимы. Стебелек широкий по всей длине у молодых особей; у взрослых — широкий и выпуклый у головки и довольно узкий в нижней половине. Блички, покрывающие стебелек, обычно округленной, чешуйчатой формы.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Отличается от наиболее близкого рода *Calantica* Gray большим числом табличек капитула, от *Scalpellum* (*Arcoscalpellum*) и (*Virgiscalpellum*) — отсутствием ростро-латеральных и инфрамедиолатеральных табличек, от *S.* (*Neoscalpellum*) — полностью обызвествленными табличками, от *Archaeolepas* — большим числом табличек, а от *Zeugotolepas* и *Cretiscalpellum* — значительно меньшим числом табличек.

#### *Blastolepas orlovi* Drushits et Zevina, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 1—8

Название вида в честь академика Ю. А. Орлова.

Голотип — МГУ, геол. ф-т, № 128/16; р. Хокодзъ; верхний апт, зона *elonicerias subnodosocostatum*.

Описание (рис. 2). Таблички капитула близко прилегают друг к другу; стебелек покрыт угловатыми и округленными чешуйками различной формы и величины.

Карина гладкая, удлиненная, в основании широкая, заметно суживающаяся кверху. Тергальный край слегка вогнут. Вершина карины доходит до верхней трети каринального края терга. Макушка, по-видимому, апикальная. Неполная длина карины у голотипа 2,25 мм при ширине 0,63 мм.

Скут четырехугольно-удлиненной, иногда удлиненно-овальной формы. Его поверхность слегка выпуклая. Латеральный край прямой или слег-

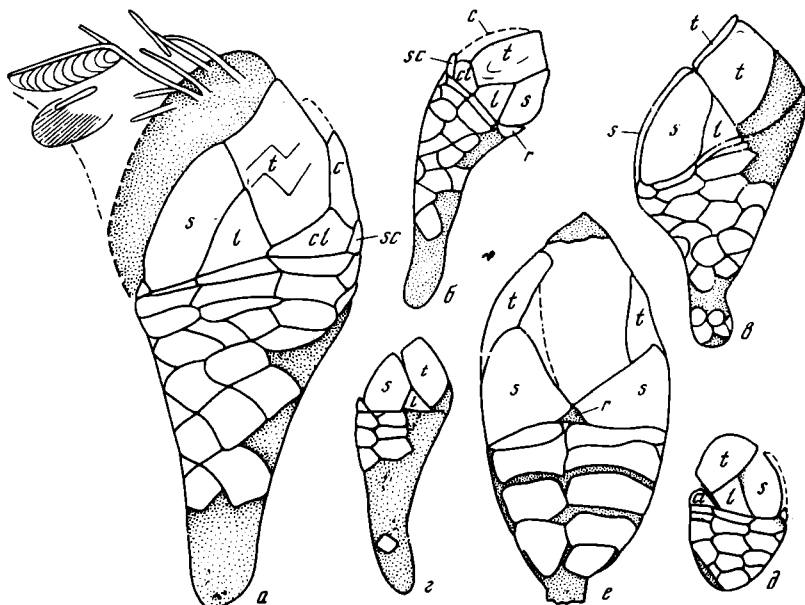


Рис. 2. *Blastolepas orlovi* sp. nov. ( $\times 10$ ); а — голотип № 128/16, сохранились усоножки и следы щетинок; б — экз. № 128/1; в — экз. № 128/8; г — экз. № 128/11; д — экз. № 128/20; е — экз. № 128/23; а, в, г — вид справа; б, д — вид слева, е — со стороны окклюдентной щели; р. Хоккодь; верхний апт. Обозначения те же, что на рис. 1

вогнутый, плавно переходящий в прямой базальный край. Роstralный край слегка выпуклый и наиболее длинный. У некоторых экземпляров частично видны второй скут и линия, вдоль которой они соединяются.

Размеры, мм:

	Голотип № 128/16	Экз. № 128/1	Экз. № 128/8	Экз. № 128/15	Экз. № 128/19	Экз. № 128/20
Длина скута	3,3	1,9	2,4	2,5	0,7	0,6
Ширина »	1,4	0,8	1,4	1,3	0,4	0,4

Терг — наиболее крупная из всех табличек, принимающих участие в строении головки. Форма неправильно-ромбовидная. Каринальный край выпуклый, базальный — слегка вогнутый, скутально-латеральный — прямой, образующий с базальным острым углом. Такой же острый угол наблюдается между каринальным и окклюдентным краями; два других угла тупые. Наличие на поверхности терга у голотипа тонких штрихов, пересекающихся по средней линии под острым углом, позволяет предполагать присутствие срединного слабо выпуклого выступа, идущего от верхнего острого угла к нижнему, и тонких ребрышек, проходивших параллельно этим штрихам.

**Размеры, мм:**

	Голотип № 128/16	Экз. № 128/1	Экз. № 128/8	Экз. № 128/9	Экз. № 128/19	Экз. № 128/20
Длина терга	4,0	2,0	2,8	3,0	0,8	0,8
Ширина »	2,3	1,3	2,1	—	0,5	0,6

Латералия у всех экземпляров расположена между скутом и тергом. Имеет вид равнобедренного треугольника с усеченным карино-латеральным углом. Вершина латералии доходит до верхней трети скута и до середины терга. Скутальный край немного длиннее тергального. На поверхности видна слабая поперечная исчерченность.

**Размеры, мм:**

	Голотип № 128/16	Экз. № 128/1	Экз. № 128/8	Экз. № 128/10	Экз. № 128/15	Экз. № 128/19	Экз. № 128/20
Ширина основания латералии	1,8	1,1	1,6	1,3	1,3	0,4	0,5
Высота латералии	1,6	1,0	1,3	1,3	—	0,5	0,5

Как видно из таблицы измерений, ширина основания этой таблички у маленьких экземпляров почти равна ее высоте; в дальнейшем ширина либо равна высоте, либо несколько превосходит ее. Небольшое превышение ширины над высотой у голотипа может быть связано с неточностью измерений.

Карино-латералия широкая, неправильно-четыреугольная. Вершина ее лежит между тергом и кариной. Тергальный край длинный, каринальный — короткий.

**Размеры, мм:**

	Голотип № 128/16	Экз. № 128/1	Экз. № 128/9	Экз. № 128/19	Экз. № 128/20
Ширина карино-латералии	2,0	0,7	1,5	0,3	0,4
Высота »	1,0	0,4	1,3	0,3	0,4

Субкарина небольшая, узкая, треугольная.

**Размеры, мм:**

	Голотип № 128/16	Экз. № 128/1
Ширина субкарины	0,6	0,5
Высота »	0,6	0,4

Ростр треугольный, маленький.

**Размеры, мм:**

	Экз. № 128/1	Экз. № 128/15	Экз. № 128/23
Ширина ростра	0,4	0,8	0,4
Высота »	0,5	0,8	0,25

Стебелек выпуклый, широкий в верхней части и постепенно суживающийся к основанию. Его покрывают восемь рядов сравнительно крупных чешуек. Обычно сбоку видно три ряда чешуек. По одному ряду можно наблюдать вдоль каринальной и ростральной сторон. Чешуйки, прилегающие к головке, широкие, четырехугольные; средние и нижние чешуйки округленно-ромбические, напоминающие чешую рыб.

**Размеры, мм:**

	Голотип № 128/16	Экз. № 128/1	Экз. № 128/8	Экз. № 128/15	Экз. № 128/20	Экз. № 128/21	Экз. № 128/28
Длина стебелька	8,5	6,0	5,5	6,25	1,0	0,5	5,25
Ширина в основании	2,0	1,0	1,0	1,38	—	—	1,0

У маленьких экземпляров стебелек относительно короткий, его длина не превышает ширины, и ширина у основания головки не намного больше чем у места прикрепления.

#### Размеры особи, мм:

	Голотип № 128/16	Экз. № 128/1	Экз. № 128/8	Экз. № 128/9	Экз. № 128/15	Экз. № 128/20	Экз. № 12
Общая длина	13,5	8,3	9,0	11,0	4,4	2,0	1,4

**З а м е ч а н и я.** Если основные таблички, а именно тергальная, скутальная и латеральная, хорошо видны у всех экземпляров, то карина субкарина наблюдаются не у всех особей. Они не видны у мелких экземпляров, очевидно лежащих развернуто в скутальную сторону. Все они по числу и форме скелетных табличек, слагающих головку, похожи на лотип и могут быть отнесены к одному виду. Те небольшие отличия, которые наблюдаются у мелких экземпляров, можно отнести за счет индивидуальной изменчивости. У всех особей варьирует форма терга, скуты латералии; они несколько отличаются соотношением ширины и длины. Значительно варьирует форма стебля, но форма укороченного стебелька молодых особей, может быть, зависит от формы сохранности.

Геологическое и географическое распространение: Верхний апт; Северо-Западный Кавказ.

**М а т е р и а л.** Более 40 экз.; около 10 из них хорошей сохранности, остальные сохранились не полностью. Чаще всего разрушены таблички головки. Кроме сравнительно хорошо различимых экземпляров, имеется большое число форм, почти неразличимых невооруженным глазом, меньшего размера. Они принадлежат, по-видимому, молодым особям, только прикрепившимся к раковине аммонита и тут же погибшим. Чаще экземпляров лежит на левой стороне, часть — на правой. Один экземпляр лежит окклюдентной щелью вверх (экз. № 128/23); справа и слева этой щели видны пара терг и пара скут. Целиком сохранился экземпляр, избранный в качестве голотипа. Вдоль окклюдентного края видна, по-видимому, часть мантии, неясный отпечаток которой заштрихован на сунке. Кроме того, у голотипа видно несколько усоножек, которые раковина не успел втянуть в домик; две из них со следами щетинок.

### СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА *BLASTOLEPAS* И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ВНУТРИ ОТРЯДА *THORACICA*

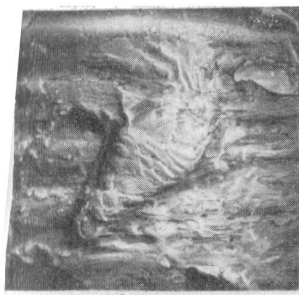
Усоногие раки *Blastolepas* и *Calantica* (*Titanolepas*), обнаруженные в раковине аммонита, относятся к *Lepadomorpha*, которые совместно с *Echyleradomorpha*, *Verrucomorpha* и *Balanomorpha* образуют отряд *Thoracica*, входящий в подкласс *Cirripedia*. Как было отмечено выше, в ископаемом состоянии усоногие раки встречаются крайне редко, и говорить об

#### Объяснение к таблице XI

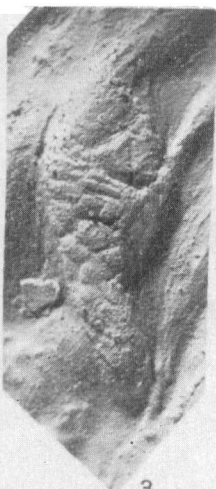
Фиг. 1—8. *Blastolepas orlovi* sp. nov.; 1 — голотип № 28/16; 1а — (×2), 1б — (×2) — экз. № 128/1 (нижний, ×2) и экз. № 128/8 (верхний, ×2); 3 — экз. № 128/1 (×2); 4 — экз. № 128/8 (×6); 5 — экз. № 128/9 (×2); 6 — экз. № 128/20 (×6); 7 — экз. № 128/15 (нижний, ×2), экз. № 128/17 (средний, ×2) и экз. № 128/20 (верхний, ×2); 8 — экз. № 128/23 (нижний, ×6) и экз. № 128/24 (верхний, ×6).

Фиг. 9. *Calantica* (*Titanolepas*) sp.; экз. № 128/27, скут, терг и карина (×10).

Все экземпляры находятся на вентральной стороне раковины *Chelonisceras* р. Хокондз, верхний апт. Фиг. 1а, 2, 7 ориентированы в прижизненном положении у фиг. 1а, 2 плоскость симметрии раковины аммонита расположена слева, у фиг. 7 — справа; остальные экземпляры ориентированы стебельком вниз.



1a



3



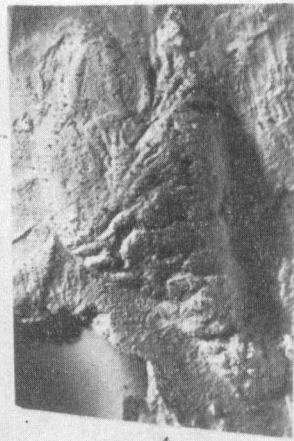
2



5



16



4



6



8



7



9

филогении очень трудно. По данным П. Крюгера (Krüger, 1940), Н. И. Ножилова (1960) и нашим, они распределяются по периодам следующим образом:

	Силур	Девон	Карбон	Триас	Юра	Мел	Ныне
Роды	1	2?	1	1	4—5	18	47
Виды	1	2?	2	1—2	18—19	96—102	~800

Возникновение баяноморф мало понятно. Первые находки известны в силура (*Paloorpseudobalanus*) и девона (*Protobalanus* и *Stenaenigma*). Впрочем, последние роды сомнительны. Вероятно, баяноморфы развивались параллельно лепадоморфам, но общие предки пока не найдены.

Филогенетическое развитие стебельчатых усонюгих раков (*Lepadomorpha*) можно представить следующим образом. Из какой-то прародительской формы, вероятно свободноплавающей, имевшей легкие хитиновые таблички или хитиновой панцирь, произошли примитивные *Lepadomorpha* типа пятиаблитчатой *Praelepas* (средний карбон). Позднее появились шестиаблитчатые *Eolepas* (поздний триас — юра) с гладким стебельком, а затем шестиаблитчатые *Archaeolepas* (поздняя юра — альб) с чешуйчатым стебельком и многотаблитчатые *Zeugmatolepas* (поздняя юра — мел). Несколько позже возникли многотаблитчатые роды *Calantica* (поздняя юра — ныне), *Cretiscalpellum* (мел), *Argoscalpellum* (мел — ныне) и *Smilium* (поздний мел — ныне), объединяемые в семейство *Scalpellidae*.

Формы с малым числом табличек следует считать наиболее древними и примитивными. Об этом говорят не только палеонтологические, но и некоторые морфологические и отчасти онтогенетические данные: а) менее концентрированный тип нервной системы у малотаблитчатых форм, б) появление в начале процесса развития у большинства многотаблитчатых форм только пяти первичных табличек и лишь потом остальных (иногда бывают исключения), в) большинство карликовых самцов имеет не более шести табличек.

На каком-то этапе из малотаблитчатых лепадоморф возникли *Blastolepas* и близкие к нему формы, а также представители *Brachylepadomorpha*.

Объяснение к таблице XII

К статье Ю. А. Арндта и Е. Е. Павловой

Во всех случаях, кроме фиг. 16в, размеры натуральные

Фиг. 1—15. *Otocrinus uralicus* sp. nov.; части стеблей; коллекция ПИН; 1 — экз. № 1786/9202, сочетание округлых, вытянутого в одном направлении (сверху) и трехлучевых члеников: 1а — сбоку, 1б — с противоположного бока; 2 — голотип № 1786/9215, сочетание округлых, трех- и четырехлучевого члеников: 2а — сбоку, 2б — «сверху», 2в — «снизу»; 3 — экз. № 1786/9203, сочетание очень низких округлых, вытянутого в одном направлении пятилучевого члеников: 2а — «сверху», 3б — сбоку; 4—7 — неправильно-двухлучевые членики различной формы в сочетании с округлыми; 4а—6а и 7 — «сверху», 4б—6б — сбоку; 4 — экз. № 1786/9213; 5 — экз. № 1786/9217; 6 — экз. № 1786/9214; 7 — экз. № 1786/9202; 8—11 — неправильно-четырёхлучевые членики: 8 — экз. № 1786/9209; 9 — экз. № 1786/9218, сочетание с низким округлым члеником: 9а — сбоку, 9б — «сверху»; 10 — экз. № 1786/9217, сочетание с низкими округлыми члениками: 10а — «сверху», 10б — сбоку; 11 — экз. № 1786/9207; 12 — экз. № 1786/9216, сочетание округлого и пятиугольного члеников: 12а — сбоку, 12б — «сверху»; 13 — экз. № 1786/9210, членик в форме пятиконечной звезды: 13а — «сверху», 13б — сбоку; 14—15 — реконструкция частей стебля; две группы члеников, найденные вытянутыми параллельно поверхности напластования в 0,5 м друг от друга (возможен пропуск отдельных члеников): 14 — экз. № 1786/9206; 15 — экз. № 1786/9205 (15б — продолжение верхней части 15а); артинский ярус, дивья свита, Приуралье, д. Рябиновка.

Фиг. 16. *Otocrinus verchoianicus* sp. nov.; части стеблей; экз. № 2881/1: 16а — два членика, сверху голотип № 2881/1а; 16б — поверхность напластования той же плитки с противоположной стороны; членик сверху — голотип, снизу справа — *Platycrinites* sp.; 16в — голотип № 2881/а, микроскульптура (×10); средний — верхний карбон; юго-западное Предверхоанье; среднее течение р. Ман.

Наличие хорошо выраженного стебелька и строение головки заставляют относить *Blastolepas* к семейству *Scalpellidae*, но некоторые черты строения сближают этот род с ископаемыми *Brachylepadomorpha*, особенно родом *Ruspolepas* (поздняя юра — миоцен).

Надсемейство *Brachylepadomorpha* (юра — неоген) представлено бесстебельчатыми усоногими раками с латерально уплощенной или радиально симметричной головкой, несущей непарные таблички (карина и ростр) и парные (терги, скуты и верхние латерали). Все эти таблички по форме и расположению напоминают таковые *Blastolepas*; особенно характерны верхние латерали.

Из этого надсемейства в дальнейшем возникли бесстебельчатые асимметричные усонogie раки *Verrucomorpha* (мел — ныне). Возможно, что они, имея черты, сходные с *Lepadomorpha*, отделились от ранних *Brachylepadomorpha* типа *Ruspolepas*, имевшего подобие стебелька и, по-видимому, более близкого к *Lepadomorpha*, чем другой род этой группы — *Brachylepas*.

Представители семейства *Loriculimidae* (= *Stramentidae*) (альб — поздний мел) имеют некоторые черты сходства с *Blastolepas*, например очень широкое основание головки и стебелька у обеих групп, сильное развитие верхней латеральной таблички. Однако отличия заключаются как в числе табличек, так и в положении вершины верхней латеральной таблички, которая у лорикулинид лежит открыто, а у *Blastolepas* заключена между тергом и скутом.

Исходя из морфологии скелета лорикулинид, можно думать, что они отделились от основного ствола примитивных *Lepadomorpha* раньше, чем *Brachylepadomorpha* и *Blastolepas*. По форме головки и стебелька они стоят ближе к древним *Archaeolepas*. Много общего у них и с *Ruspolepas*.

Можно предположить, таким образом, что от каких-то малотабличчатых лепадоморф возникли лорикулиниды, представители нового рода *Blastolepas* и брахилепадоморфы, от которых в свою очередь произошли веррукоморфы.

#### РОСТ АММОНИТА И ОСОБЕННОСТИ ЗАХОРОНЕНИЯ МОРСКИХ УТОЧЕК

Аммонит, на раковине которого поселились морские уточки (рис. 3), жил в позднеаптское время, по-видимому в сравнительно мелководной зоне моря (верхней сублиторали). К югу, на территории Главного Кавказского хребта, располагалась суша; она служила источником сноса обломочного материала. На дне моря вдоль всего северного склона Большого Кавказа накапливались алевроитовые осадки, к которым примешивался в небольшом количестве глинистый и песчаный материал. Основным породообразующим компонентом этого осадка являлся кварц (60—70%), в меньшем количестве полевые шпаты (15—20%) и слюды (3—5%). Сравнительно редко приносились единичные зерна циркона, эпидота, ильменита. В осадке накапливалось много обломков раковин моллюсков. На дне бассейна шло образование глауконита, количество которого в породе достигает 10%.

Аммонит, обладая широкоустьевой, груборебристой, довольно эволюционной раковинной, вел в зоне сублиторали, по-видимому, придонный образ жизни. Когда раковина аммонита достигла диаметра около 150 мм, на ее наружной широкой ребристой стороне, скорее всего над головой на участке длиной около 120 мм (что соответствует примерно  $\frac{1}{3}$  оборота спирали), поселилась первая генерация личинок морских уточек (рис. 4; пронумерованы только различные экземпляры). Прикрепление личинок к нижней части наружной стороны раковины непосредственно за головой было, вероятно, практически невозможным. В связи с тем что аммонит вел при-

ный образ жизни, нижняя поверхность раковины находилась вблизи дна, и личинки, поселившись на ней, оказались бы в неблагоприятных условиях: с одной стороны, возникала опасность быть содранными с раковины о выступы дна, с другой стороны, муть, поднимающаяся у дна, где аммонит, выталкивая воду через воронку, взмучивал алевроито-глистый осадок, нарушала бы нормальную жизнь морских уточек. О поселении личинок на раковине непосредственно над головой аммонита свидетельствует тот факт, что размеры морских уточек первой генерации по

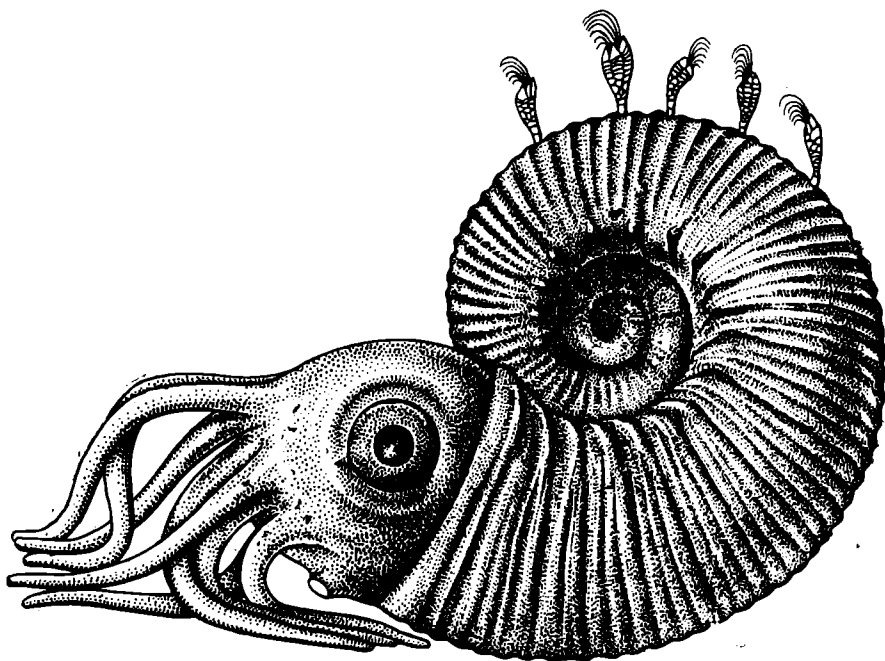


Рис. 3. Аммонит *Chelonicerasesp.*, на котором поселились морские уточки (реконструкция)

вре удаления от головного отдела становятся крупнее, т. е. личинки, поселившиеся дальше от головы, имели больше времени для роста, чем те, которые поселились ближе к ней.

Поселение личинок происходило, по-видимому, несколько раз — выделяются по меньшей мере четыре генерации. Значительно труднее ответить на вопрос, с какой скоростью строил аммонит свою раковину и сколько времени потребовалось, чтобы закрыть новым оборотом участок в 120 мм. Рост аммонита и его раковины осуществлялся периодически; периоды интенсивного роста чередовались с остановками, во время которых возникала очередная перегородка. Постройка части оборота, который перекрывал участок с поселением морских уточек, осуществлялась в несколько приемов, скорее всего в шесть этапов. За это время аммонит построил шесть перегородок, расположенных друг от друга примерно на расстоянии 16—18 мм.

Вначале мантия перекрыла ближайший к головному отделу участок (1 см. рис. 4); здесь пашли свою гибель одна морская уточка первой генерации (1) и несколько особей второй генерации (2—7), личинки которой, по-видимому, осели непосредственно перед моментом, когда мантия охватила предыдущий отрезок спирали. Размеры морских уточек второй генерации на этом участке не превышают 2 мм. Они погибли совсем юными.

На участке II погибли две особи первой генерации (8, 9). Общая длина их скелета достигла 9—11 мм; остатки морских уточек второй генерации здесь не обнаружены.

В третий период мантия аммонита перекрыла участок III, на котором погибли шесть особей второй генерации (10—15). Их размеры составили 6—7 мм. Среди них только одна особь (15) имеет длину около 10 мм; не исключена возможность, что она принадлежала к первой генерации.

На участке IV погибли две довольно крупные особи первой генерации (16, 17) и несколько особей маленьких размеров третьей генерации (18—21). Из первой генерации лучше всего сохранилась особь, избранная в качестве голотипа (16). У нее частично сохранились отпечатки не только утолщений, но и щетинок на них. В это время роста аммонита мантия сдвигалась, прижимала морских уточек к внутренней стороне раковины, поэтому некоторые таблички, образующие головку, были повреждены, чешушки, покрывающие стебелек, оказались торчащими под некоторым углом, подобно чешуе рыбы, изогнутой пополам.

На участке V захоронены морские уточки нескольких генераций — одна особь первой генерации (28), достигшая максимальных размеров (точные размеры скелета из-за неполной сохранности установить не удалось), одна особь второй генерации (23), две особи третьей генерации (22, 2) и несколько особей четвертой генерации (25, 26, 29—36). На этом же участке встречается одна единственная особь (экз. № 128/27) отнесенная к *Calantica* (*Titanolopas*) sp. (табл. XI, фиг. 9; рис. 9). Размер ее капитула не превышает 1 мм. Базальный край обломан, все таблички, которые предположительно слагали нижний ряд, сохранились, так же как и стебелек; поэтому определение до вида

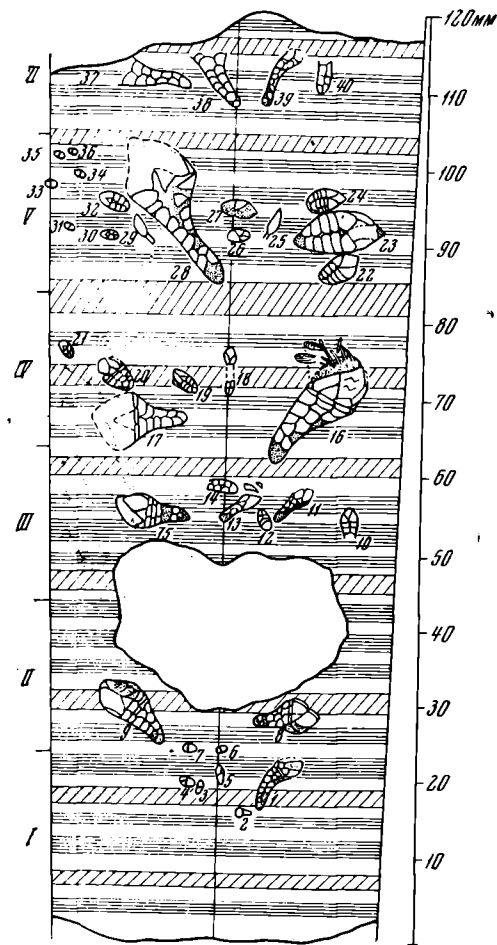


Рис. 4. Схема расположения морских уточек *Blastolepas orlovi* sp. nov. (экз. № 128/1—26, 128/28—40) и *Calantica* (*Titanolopas*) sp. (экз. № 128/27) на наружной стороне раковины *Cheloniceras* sp.; косая штриховка соответствует главным ребрам, продольная — промежуточным, белое пятно — отсутствует раковинный слой; римские цифры слева отвечают предполагаемым этапам роста раковины аммонита; р. Хокодз; верхний апт

невозможно. Личинка этой особи поселилась, по-видимому, с личинкой третьей или даже четвертой генерации нового рода. От капитула сохранились карина, скут и терг. Карина узкая, шириной 0,4 мм и длиной 1,3 мм, довольно сильно выпуклая; макушка апикальная; видны линии нарастания

ия, образующие языковидный изгиб в сторону базального края (карина, проятно, повернута дорсальной стороной вверх). Скут треугольный, со слегка выпуклыми краями; его умбо расположено близ окклюдентного края, примерно на расстоянии  $\frac{1}{3}$  от верхнего угла; высота скута (1,3 мм) несколько превосходит максимальную ширину (1,0 мм); поверхность с радиальными ребрышками, ограничивающими умбо. Терг бромбический; его большая диагональ 2,2 мм, меньшая — 0,9 мм. Каринальный и скутальный края вогнутые, длинные, сходящиеся к основанию шиновидно. Окклюдентный и верхний каринальный края почти прямые, первый из них немного короче; полосы роста сходятся под острым углом к слабо выпуклому, округленному гребню, представляющему большую диагональ.

На участке VI встречены очень плохой сохранности члелеты довольно крупных особей второй и третьей генерации (37—40); сохранились только их стебельки; ловки были уничтожены при разрушении раковины аммонита.

Таким образом, участок раковины аммонита, заселенный морскими уточками, был перекрыт мантией в естественном приёме. За это время аммонит создал шесть перегородок и построил часть раковинной трубки, превышавшей предыдущий оборот длиной в 120 мм. Личинки морских уточек за это же время четырежды садились на верхнюю часть раковины. После гибели морских уточек диаметр раковины достиг 230—250 мм. Аммонит продолжал свое существование и строил раковину дальше. Наличие при этом диаметре перегородок позволяет предполагать, что общий диаметр вместе с частью спирали, занятой жилой камерой ( $\frac{3}{4}$  оборота), достигал 500 мм. Однако жилая камера не сохранилась. Наружная часть фрагмента тоже оказалась поврежденной и была полнена осадком. Только внутренние воздушные камеры (при диаметре менее 90 мм) полые, и стенки перегородок покрыты мелкими кристаллами гипса.

Изучение остатков морских уточек на раковине аммонита позволило выявить взаимоотношения между ними в позднеаптское время.

ЛИТЕРАТУРА

Бернштейн Н. И. 1960. Отряд Cirripedia. Основы палеонтологии. Членистоногие — трилобитообразные и ракообразные. Под ред. Н. Е. Чернышевой. Гостгеоиздат, стр. 254—260.

Чернышев Б. И. 1934. Отряд Cirripedia. Усоногие. Основы палеонтологии (палеозоология). Ч. 1. Беспозвоночные. Гостгеоиздат, стр. 891—895.

Argwin Ch. 1851a. A monograph of the fossil Lepadidae, or pedunculated Cirripedes of Great Britain. Palaeontogr. Soc. London, p. VI+ (1—88).

Argwin Ch. 1851b. A monograph on the subclass Cirripedia, with figures of all the species. The Lepadidae, or pedunculated Cirripedes. Roy. Soc. London, p. XII+ (1—400).

Argwin Ch. 1855. A monograph of the fossil Balanidae and Verrucidae of Great Britain. London, p. VI+ (1—44).

Rüger P. 1940. Cirripedia. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5. Abt. 1, Buch 3, S. 1—560.

Sithers T. H. 1928. British Museum Catalogue of fossil Cirripedia in the Department of Geology. 1. Triassic and Jurassic. London, p. XII+ (1—131).

Sithers T. H. 1935. British Museum Catalogue of fossil Cirripedia in the Department of Geology. 2. Cretaceous. London, p. XIII+ (1—433).

Sithers T. H. 1953. British Museum Catalogue of fossil Cirripedia in the Department of Geology. 3. Tertiary. London, p. XV+ (1—396).



Рис. 5. *Calantica* (*Titanolepas*) sp.; экз. № 128/27, схема строения головки (×20); р. Хокодзь; верхний апт; буквенные обозначения те же, что на рис. 1