

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**  
**ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ**  
**им. А.А. Борисяка**

*на правах рукописи*

**Миранцев Георгий Валерьевич**

**МОРСКИЕ ЛИЛИИ НЕВЕРОВСКОЙ СВИТЫ ВЕРХНЕГО КАРБОНА МОСКОВСКОЙ  
СИНЕКЛИЗЫ: СИСТЕМАТИКА, МОРФОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ**

**25.00.02** Палеонтология и стратиграфия

**Диссертация на соискание ученой степени**

**кандидата биологических наук**

**Научный руководитель:**

**доктор биологических наук, чл.-корр. РАН**

**Рожнов Сергей Владимирович**

**Москва – 2015**

## Оглавление

ВВЕДЕНИЕ .....	стр. 4
Глава 1. История изучения каменноугольных морских лилий Подмосковного бассейна ....	стр. 9
Глава 2. Материал и методы .....	стр. 15
2.1. Изученные коллекции морских лилий .....	стр. 15
2.2. Местонахождения изученных морских лилий .....	стр. 17
2.3. Стратиграфический очерк изученных отложений .....	стр. 20
2.4. Комплекс морских лилий неверовской свиты .....	стр. 24
Глава 3. Систематическая часть .....	стр. 28
3.1. Морфология скелета криноидей .....	стр. 29
3.2. Описание таксонов .....	стр. 32
Глава 4. Палеоэкология каменноугольных морских лилий .....	стр. 112
4.1. Функциональная морфология и экологические особенности подмосковных каменноугольных криноидей .....	стр. 112
4.2. Симбионты средне-верхнекаменноугольных морских лилий .....	стр. 123
4.2.1. Ассоциации криноидей и платицератид в среднем-верхнем карбоне Подмосковья .....	стр. 124
4.2.2. Деформации в скелете морских лилий, вызванные мизостомидами и другими организмами .....	стр. 128
4.2.3. Сверления усоногих раков .....	стр. 135
4.2.4. Повреждения стеблей, вызванные <i>Phosphannulus</i> .....	стр. 137
4.3. Следы хищничества и регенерации .....	стр. 141
Глава 5. Абберрантные формы морских лилий .....	стр. 145
Глава 6. Анализ комплексов морских лилий в карбоне Подмосковья.....	стр. 164

6.1. Смена комплексов морских лилий в карбоне Московской синеклизы .....	стр. 164
6.2. Сравнение и связь с одновозрастными комплексами морских лилий других регионов .....	стр. 168
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	стр. 174
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ .....	стр. 176
ПРИЛОЖЕНИЯ .....	стр. 191

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы исследования.** Морские лилии, появившись в ордовике, в позднем палеозое достигли наибольшего разнообразия и численности. В это время у морских лилий, как и у других иглокожих, появляются черты, характерные для мезо-кайнозойских представителей, а отдельные группы приобретают ряд морфологических особенностей, свойственных некоторым современным формам. Поскольку максимум расцвета криноидей приходится на каменноугольный период, изучение фаун именно этого возраста дает возможность проследить особенности ключевого этапа эволюции морских лилий и выявить причины его формирования, а также обнаружить в возникшем разнообразии зачатки мезо-кайнозойских элементов. В этой связи, изучение каменноугольных представителей класса имеет особый интерес как для понимания развития палеозойской эволюционной фауны в целом (Sepkoski, 1981), в которой морские лилии были доминирующей группой во многих бентосных сообществах, так и для исследования путей ее перехода к мезо-кайнозойской эволюционной фауне.

К настоящему времени хорошо изучены богатые местонахождения морских лилий из нижнего карбона Северной Америки и Западной Европы. В то же время наши знания о позднекаменноугольном этапе эволюции класса в целом до сих пор остаются в значительной степени неполными и отрывочными из-за недостаточной изученности фауны криноидей с Восточно-Европейской платформы – региона, где в то время происходило формирование и расселение многих таксонов. Это обстоятельство определяет высокую актуальность изучения каменноугольных морских лилий Подмосковского бассейна, во многом отражающего особенности существования и развития этого класса иглокожих на всей Восточно-Европейской платформе.

**Материал.** В Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка (ПИН РАН) собраны богатые коллекции морских лилий из разных горизонтов подмосковского карбона, насчитывающие более 3500 экз. чашечек и крон различной сохранности, среди которых многие относятся к новым видам и родам.

Подмосковные средне- и верхнекаменноугольные морские лилии, благодаря своей превосходной сохранности, хорошо известны специалистам. Однако в большинстве работ упоминаются виды, описанные еще Г. Траутшольдом из окрестностей с. Мячково (мячковско-кревьякинский комплекс морских лилий; Миранцев, 2012а). Это связано, главным образом, со слабой изученностью других комплексов, обусловленной, отчасти, более редкой встречаемостью целых, идентифицируемых скелетов криноидей в отложениях других горизонтов.

Богатый комплекс морских лилий из неверовской свиты хамовнического горизонта ранее специально не изучался, исключение составляют лишь описания нескольких его представителей (Яковлев, 1939а; Яковлев, Иванов, 1956; Арендт, Зубарев, 1993). В фондах ПИН РАН имеется представительная коллекция морских лилий из отложений данной свиты (более 1000 экз. чашечек и крон из которых около 300 экз. собрано автором). Массовая встречаемость, превосходная сохранность материала, позволяющая установить прижизненные повреждения (следы регенерации, сверления и проч.), наличие большого числа неописанных таксонов побудила автора детально изучить данный комплекс.

**Цель и задачи.** Цель диссертационной работы заключается в изучении систематического состава комплекса морских лилий неверовской свиты Московской синеклизы, детального изучения их морфологии и особенностей морфогенеза, палеоэкологии и палеогеографических связей.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1) уточнение морфологии и ревизия ранее описанных таксонов морских лилий из отложений касимовского яруса Московской синеклизы, уточнение их систематического положения на основе новых палеонтологических данных, детальное описание новых видов.

2) анализ таксономического состава комплекса морских лилий неверовской свиты и его сравнение с комплексами из других свит среднего-верхнего карбона Московской синеклизы и Окско-Цнинского вала, а также других регионов для построения палеобиогеографических реконструкций и более детальной характеристики отдельных стратиграфических единиц.

3) морфофункциональный анализ основных структур морских лилий исследуемого комплекса и его использование для палеоэкологических реконструкций.

4) поиск и описание прижизненных следов взаимодействия морских лилий с другими организмами в средне-позднекаменноугольном бассейне Московской синеклизы.

5) поиск и детальный морфогенетический анализ аберрантных экземпляров морских лилий из среднего и верхнего карбона Подмосковского бассейна.

**Научная новизна.** На основании изучения уникальных по сохранности и полноте коллекций криноидей впервые получены полные и достоверные данные по таксономическому составу комплекса морских лилий неверовской свиты. В результате проделанной работы в этих отложениях установлено присутствие 3 подклассов представленных 18 семействами, 26 родами, 27 видами морских лилий; 11 родов и 19 видов установлены автором (3 близкородственных вида происходят из других возрастных интервалов; их описание приведено для сравнения и уточнения диагноза). Выделено одно новое подсемейство и одно семейство.

Проанализированы и детально охарактеризованы прижизненные повреждения, обнаруженные на стеблях и кронах морских лилий. Впервые в деталях рассмотрены абберации

в строении чашечки у кладидных морских лилий, их распределение по разным морфологическим структурам и влияние друг на друга.

Полученные данные позволили выявить достоверное географическое и стратиграфическое распространение изученных таксонов и на этой основе реконструировать пути их миграции, эволюционные связи с североамериканскими таксонами и особенности формирования фауны криноидей Подмосковского бассейна в верхнем карбоне.

**Практическая значимость.** Материал диссертации может быть использован для учебных целей студентов геологических и биологических специальностей в рамках курсов “Палеонтология” и “Палеозоология”, а также полезен при проведении Подмосковной геологической практики. Полученные данные по стратиграфическому распространению морских лилий могут быть использованы как дополнительные данные при уточнении возраста вмещающих пород, при биостратиграфическом расчленении и широких корреляциях отложений среднего — верхнего карбона Подмосковского бассейна.

#### **Основные защищаемые положения**

1. На основании изучения обширных коллекций каменноугольных морских лилий Московской синеклизы и Окско-Цнинского вала выделено шесть комплексов морских лилий: серпуховский, каширский, мячково-кревьякинский, хамовнический, добрятинский и ногинский.

2. Установлено, что таксономическое разнообразие комплекса морских лилий неверовской свиты составляет 27 видов морских лилий, относящихся к 26 родам, 18 семействам, 11 надсемействам, 3 отрядам. Среди описанных таксонов установлено 19 новых видов, 11 новых родов, одно новое подсемейство и одно семейство.

3. Выявлены следующие морфологические и экологические особенности морских лилий неверовской свиты:

а) все морские лилии неверовской свиты обитали на мягких грунтах, прикрепляясь посредством стебля и цирр.

б) в позе питания руки флексибий *Neotaxocrinus* образовывали параболический фильтрационный веер, повернутый аборально.

в) двурядность в строении рук у кладидных морских лилий из среднего-верхнего карбона Подмосковского бассейна встречается реже, чем у одновозрастных криноидей Северной Америки.

4. Впервые установлены и описаны прижизненные следы сверлений усоногих — акроторацид на кронах палеозойских морских лилий; впервые установлено присутствие эпибионта *Phosphannulus* на стеблях подмосковных морских лилий.

5. Морфологические aberrации среди морских лилий неравномерно распределены по таксонам, от полного отсутствия до 10 % от общего числа экземпляров. Показано, что

абберации в различных структурах почти не влияют друг на друга. Изучение абберантных экземпляров позволяет создать для них морфогенетическую модель становления скелета.

**Публикации и апробация работы.** По результатам исследования опубликовано 5 статей (в том числе 4 статьи в журналах, рекомендованных перечнем ВАК) и 8 тезисов докладов. Результаты и основные положения диссертационной работы докладывались на Седьмой Европейской конференции по иглокожим (Геттинген, Германия, 2010), на Всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2011, 2013), на LVI-LVII сессиях Палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2011, 2012), конференции “Верхний палеозой России: региональная стратиграфия, палеонтология, гео- и биособытия” (Санкт-Петербург, 2012), на годовом собрании секции палеонтологии МОИП и Московского отделения ВПО, конференциях “Палеострат” (Москва, 2010, 2011, 2012), конференции “Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия” (Москва, 2012), XVI школе-конференции “Актуальные проблемы биологии развития” (Москва, 2013).

**Структура и объем работы.** Работа изложена на 190 страницах машинописного текста и состоит из введения, шести глав и заключения. Работа содержит 35 текстовых рисунка, 4 текстовых таблицы и 32 фототаблицы в приложении. Библиографический список включает 209 источников, из которых 149 на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор особо благодарит своего научного руководителя, чл.-корр. РАН, д.б.н. С.В. Рожнова за неоценимую помощь, оказанную на всем протяжении написания работы. За обсуждение вопросов по подмосковным каменноугольным криноидеям автор признателен к.б.н. Ю.А. Арендту (ПИН РАН). Автор глубоко признателен д.г.-м.н. Т.Б. Леоновой (ПИН РАН) за конструктивную критику и практические советы, а также д.б.н. П.Ю. Пархаеву (ПИН РАН) и д.б.н. А.Н. Соловьеву (ПИН РАН) за ряд важных замечаний. За ценные консультации по вопросам стратиграфии карбона Подмосковья автор благодарен д.г.-м.н. А.С. Алексееву (МГУ, ПИН РАН).

Автор выражает свою искреннюю признательность С.В. Гришину (ГИН РАН) и А.В. Кононенко за совместные полевые выезды на разрезы карбона Подмосковья, практические советы и дискуссии. Часть фотографий к фототаблицам диссертации была сделана С.В. Багировым (ПИН РАН) и А.В. Мазиным. За создание оригинал-макета автореферата автор признателен М.К. Емельяновой (ПИН РАН). Автор благодарен к.б.н. А.В. Пахневичу (ПИН РАН) за оказанное содействие при работе с рентгеновским микротомографом.

Автор признателен иностранным коллегам, специалистам по морским лилиям В. Осичу (Университет штата Огайо, США), Г. Вебстеру (Государственный Университет Вашингтона, США) и Т. Каммеру (Университет Западной Вирджинии, США) за обсуждение проблем,

связанных с таксономией, систематикой, морфологией, эволюцией и палеоэкологией криноидей.

В ходе работы были исследованы коллекции палеозойских криноидей из ЦНИГР музея имени академика Ф.Н. Чернышева (ВСЕГЕИ, хранители Н.М. Кадлец и Т.В. Виноградова), Палеонтолого-стратиграфического музея кафедры динамической и исторической геологии СПбГУ (хранитель Г.М. Гатаулина), Берлинского музея Естествознания (г. Берлин, Германия, куратор К. Нойман), Музея Натуралис (г. Лейден, Нидерланды; куратор Н. Оуден). Всем вышеуказанным учреждениям и лицам автор выражает огромную благодарность.

Исследования поддержаны грантами РФФИ № 14-05-31464-мол\_а ("Состав и смена комплексов иглокожих в среднем и верхнем карбоне Московской синеклизы") и № 15-04-08315-а ("Эволюция экологических адаптаций иглокожих в палеозое").

Автор благодарит своих родителей за всестороннюю поддержку, понимание и терпение.

## Глава 1. История изучения каменноугольных морских лилий Подмосквовного бассейна

Находки отдельных члеников и стеблей морских лилий (“трохиты” и “энкриниты”), ввиду своего широкого и массового распространения, упоминались исследователями уже в самые ранние годы изучения каменноугольных отложений Подмосквовного бассейна. Изображения и описания чашечек и крон морских лилий из карбона Подмосквovia были впервые опубликованы Григорием Ивановичем Фишером фон Вальдгеймом (Фишер, 1812; Fisher de Waldheim, 1811). Он изобразил крону морской лилии под названием *Polycerus stoloniferus* Fisch., происходящую из среднего карбона (мячковский горизонт) окрестностей г. Звенигород, к сожалению, без особых деталей (Алексеев, 2001а). В своей знаменитой работе “Ориктография Московской губернии” он опубликовал изображение чашечки с проксимальными частями рук из окрестностей Нары (Наро-Фоминск), которую отнес к роду *Cupressocrinites* Goldf. и новому виду – *Cupressocrinites nuciformis* Fisch. По своей морфологии данная чашечка относится к одному из представителей семейства кромиокринид, и, судя по наличию 10 неветвящихся рук, вероятнее всего, относится к *Mooreocrinus geminatus* Trd. В этой же работе Фишер указывает, что нет никаких сомнений, что в известняках Москвы встречаются несколько различных видов “трохитов”, при этом наиболее распространенным является *Encrinites moniliformis* Miller, 1821 (Fischer de Waldheim, 1837). К этому же виду он относит и фрагмент кроны (Fischer de Waldheim, 1837: табл. XLI, фиг. 1-2). Упоминания об отдельных фрагментах морских лилий из “горного известняка” есть и в основополагающей сводке “Палеонтология России” (“*Lethaea Rossica*”) Карла Эдуардовича фон Эйхвальда (Эйхвальд, 1861; Eichwald, 1860).

Первыми детальными работами, посвященными морским лилиям были монографии и статьи Германа Адольфовича Траутшольда (1867, 1879, 1881, 1882), в которых он подробно описал и изобразил несколько новых родов и видов морских лилий, происходящих из окрестностей с. Мячково и Карабчеево (ныне Коробчеево, на правом берегу р. Оки, недалеко от г. Коломна). Помимо этих двух местонахождений Траутшольд исследовал еще целый ряд других обнажений каменноугольного возраста на территории Московской губернии, в том числе и относящиеся, по-видимому, к неверовской толще “слои фенестеллового горизонта” в окрестностях г. Воскресенска (Trautschold, 1879: с. 68). Однако, судя по приведенному в конце его работы списку, идентифицируемые находки морских лилий в этих местонахождениях отсутствовали.

В начале первой своей работы Траутшольд (Trautschold, 1867) подводит итог изучения каменноугольных морских лилий Подмосковского бассейна, ссылаясь на работы Фишера и Эйхвальда, и заключает что “имевшийся до сих пор материал был совершенно недостаточным, чтобы дать ясное представление о лилиях, живших во время образования русского горного известняка” (Trautschold, 1867; цитата из Яковлев, Иванов, 1956). В этой работе Траутшольд детально описывает восемь новых видов и три новых рода морских лилий, а именно *Poteriocrinus originarius*, *P. multiplex*, *P. bijugus*, *Hydriocrinus pusillus*, *Cromyocrinus simplex*, *C. geminatus*, *Stemmatocrinus cernuus* и *Forbesiocrinus incurvus*.

В 1874 г. Траутшольд начал издание монографии “*Die Kalkbrüche von Mjatschkowa*”, завершившееся в 1879 г. В последнем томе Траутшольд приводит описания уже охарактеризованных им ранее видов с небольшими изменениями, дополняя их новыми изображениями и фотолитографией. По-видимому, Траутшольд был первым исследователем в мире, который привел фотографическое изображение морских лилий, сделанное в типографии “Шерер Наболец и Ко”. В монографию также вошли описания новых видов – *Cromyocrinus ornatus* (= *Dicromyocrinus ornatus*), *Phialocrinus patens* (= *Aesiocrinus patens*), *Phialocrinus urna*, а также членики и фрагменты стебля *Platycrinus* sp. В 1881 г. по одному экземпляру, происходящему из фузулинидного известняка (“горох”) мячковских каменоломен, Траутшольд описал новый род и вид морских лилий - *Synphocrinus cornutus* (Trautschold, 1881). К сожалению, оригиналы морских лилий к работам Траутшольда в настоящее время утрачены (Стародубцева, Митга, 2002).

Установленные Траутшольдом новые формы мячковских морских лилий в дальнейшем неоднократно изображались и фигурировали в различных работах и сводках зарубежных специалистов по морским лилиям. Известному немецкому палеонтологу Отто Йекелю удалось посетить по приглашению А.В. Павлова Московский Университет (Геккер, 1989), и взять на изучение ряд образцов из Мячково, включая новый материал. В процессе изучения этого материала он выделил несколько новых родов и видов. В 1898 г. Йекель отнес *Forbesiocrinus incurvus* Trd. к новому роду – *Synecrinus* (Jaekel, 1898). Более детальное описание этого вида привел Ф. Шпрингер в своей фундаментальной работе по флексибиям (Springer, 1920). Впоследствии Р.С. Мур и Ф. Пламмер (Moore, Plummer, 1939) ошибочно разделили этот вид на два других в составе разных родов: *S. incurvus* и *Talanterocrinus jaekeli*. В 1918 г. Йекель отнес описанные Траутшольдом виды *Cromyocrinus ornatus* Trd. (ошибочно фигурировавший у Йекеля как *C. nodosus*), *Poteriocrinus multiplex* Trd. и *Poteriocrinus originarius* Trd. к новым родам, соответственно *Dicromyocrinus*, *Moscovicrinus* и *Ophiurocrinus*, а также выделил род *Protencrinus* (Jaekel, 1918). Кроме того, Йекель указал на присутствие рода *Pachylocrinus*, однако не сопровождал никакими иллюстрациями или комментариями, помимо отметки о

распространении рода в России. *Stromyocrinus geminatus* Trd. в этой работе был отнесен к североамериканскому роду *Eupachyocrinus*. Несколько позже Райт и Стрипл (Wright, Strimple, 1939) включили этот вид в состав нового рода – *Mooreocrinus*.

Стоит отметить работы А.П. Иванова, внесшего большой вклад в изучение морских лилий. В ходе многолетних сборов в каменноугольных отложениях Подмосковья и сопредельных регионах им была собрана уникальная коллекция криноидей, содержащая значительное число неописанных новых форм (ПИН, коллекция № 137). Он впервые упомянул находки морских лилий хамовнического горизонта, происходящие из окрестностей р. Медведки (Иванов, 1910). Иванов, понимая ценность и уникальность своих сборов, собирался опубликовать работу, основанную, главным образом, на этих коллекциях, с описанием новых видов. К сожалению, его рукопись так и не была опубликована. Список новых видов подмосковных морских лилий, с предложенными Ивановым новыми названиями (всего 36 видов, 25 из которых новые формы) был опубликован в одной из его работ (Иванов, 1926). Кроме того, некоторые из этих названий сохранились на оригинальных этикетках к образцам коллекции Иванова.

Большую роль в изучении подмосковных морских лилий сыграли работы Николая Николаевича Яковлева. Он выделил ряд новых видов и родов из карбона Подмосковья, в том числе и первого на тот момент известного за пределами Северной Америки представителя семейства акрокринид - *Paracrocricinus mjatschkowensis* (Яковлев, 1926а), основой описания которого стал материал Иванова. В главе, посвященной морским лилиям, в пятом томе “Средний-верхний карбон” серии “Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР”, Яковлев приводит краткие описания характерных для Подмосковного бассейна морских лилий, в том числе как ранее описанных Траутшольдом форм, так и двух новых: рода – *Trautscholdicrinus* Yak. с типовым видом *Trautscholdicrinus miloradowitschi* Yak. и нового вида *Pachylocrinus tenuiramosus* Yak. (= *nom. dub.*) (Яковлев, 1939). Материалом послужили образцы, доставленные Б. Милорадовичем из хамовнического горизонта окрестностей Воскресенска. В 1956 г. вышла монография Н.Н. Яковлева и А.П. Иванова, посвященная каменноугольным и пермским морским лилиям и бластоидам СССР (Яковлев, Иванов, 1956). В монографии есть отдельная глава с описанием каменноугольных криноидей Подмосковья. До сих пор эта монография является наиболее полной сводкой по каменноугольным морским лилиям Подмосковного бассейна. В ней, главным образом, по материалам А.П. Иванова, были описаны новые представители криноидей – *Synphocricinus magnus* Yak. et Ivan., *Dicromyocrinus trautscholdi* Yak. et Ivan. (= *Miatshkovocricinus trautscholdi*), *Pachylocrinus baschmakowae* Yak., *P. pachypinnularis* Yak. (= *Microcaracrinus pachypinnularis*), *Zeacrinus schmitowi* Yak. и др. формы, а также более детально охарактеризованы ранее известные формы. Помимо описания новых

видов морских лилий, Яковлева интересовали вопросы связи организма и среды, палеоэкологии морских лилий, явления симбиоза, комменсализма и паразитизма и аномалии в строении чашечки (Yakovlev 1922a, 1922b; Яковлев, 1926б, 1926в, 1926г, 1964), при этом основой для данных работ послужил, главным образом, именно подмосковный каменноугольный материал.

Помимо Подмосковного бассейна, отдельные находки каменноугольных морских лилий были известны и описаны также из других регионов Русской платформы. Монография Г.А. Траутшольда (1879) является одним из первых упоминаний о находках морских лилий в каменноугольных отложениях Донецкого бассейна, в ней он справедливо сравнивает описанный им подмосковный вид *Stemmatocrinus cernuus* с экземпляром морской лилии из Донбасса, хранящимся в Горном Институте. Впоследствии данная находка была описана Яковлевым как "*Dicromyocrinus ornatus* var. *domgeri* Yak." (Яковлев, Иванов, 1956). Отдельная глава в монографии Яковлева и Иванова (1956) посвящена криноидеям Донецкого бассейна. Некоторые экземпляры морских лилий из верхнесерпуховского подъяруса Донецкого бассейна были изображены в монографии Д.Е. Айзенверга и др. (1983), а также в статье Н.Н. Яковлева (1961). Из верхнего карбона Самарской луки Штукенберг описал несколько фрагментов морских лилий, включая целую крону, под видовым названием *Poteriocrinus nikitini* Stuck. (Штукенберг, 1905). Миранцев и Рожнов предположили, что данная криноида может принадлежать роду *Ulocrinus* (Миранцев, Рожнов, 2011). Однако в ходе изучения материала оказалось, что эта форма имеет более 10 рук. Кроме того, в типовом материале Штукенберга присутствовали экземпляры от явно разных видов морских лилий. Из верхнего карбона Самарской Луки (Жигули) по противоположному аберрантной чашечки Яковлевым был описан новый вид морских лилий - *Hydriocrinus mjasoedowae* (Яковлев, 1926б).

В 1964 г. вышел 10 том "Основ Палеонтологии", посвященный иглокожим и погонофорам под редакцией Р.Ф. Геккера. Общая часть по морским лилиям составлена Н.Н. Яковлевым, систематическая – Ю.А. Арендтом и Р.Ф. Геккером (Яковлев, 1964; Арендт, Геккер, 1964). Эта сводка включала данные по всем известным на тот момент родам криноидей, описанным с территории СССР. Так, к большинству подмосковных морских лилий приводились иллюстрации из ранее вышедшей монографии Яковлева и Иванова. Единственным изменением в систематической части, касающимся подмосковных морских лилий, было выделение рода *Ivanovicrinus* Yakovlev, 1964 (вместо ранее предложенного *Trautscholdicrinus*, для вида *T. miloradowitschi*).

В 1977 году Палеонтологическим институтом АН СССР у коллекционера, палеонтолога-любителя, А.А. Эрлангера была приобретена обширная коллекция каменноугольных морских лилий, собранная им за многие годы в подмосковных карьерах. Коллекция насчитывает более 1000 экземпляров криноидей из разных местонахождений, в настоящий момент уже полностью

уничтоженных или заброшенных и недоступных для изучения, и хранится под номером 3678. Наиболее интересные экземпляры из этой коллекции, такие как камераты, были описаны в работах Ю.А. Арендта, частично с соавторами.

По-видимому, большая часть образцов, ранее описанных из коллекций Г.А. Траутшольда, А.П. Иванова и др. из окрестностей с. Мячкова происходила из пачки “гарнаша” – переслаивания глин, мергелей и доломитизированных известняков (Алексеев, 2001а), относящейся к самым нижним слоям суворовской свиты (кревьякинский горизонт касимовский ярус), а не из песковской свиты (мячковский горизонт московского яруса), как считали ранее (например, работах Е.А. Ивановой). В 1972 г. Е.В. Тюлина (ученица А.А.Эрлангера) обнаружила в этих отложениях в северной части Мячковского (Тураевского) карьера большое скопление морских лилий. В ходе последующих раскопок, в том числе и с применением техники удалось извлечь монолит с морскими лилиями, содержащий целые кроны со стеблями от нескольких различных видов (Арендт, Рожнов, Тюлина, 1975). В настоящее время данный монолит экспонируется в Палеонтологическом музее РАН.

Новым этапом в изучении подмосковных морских лилий стали работы Ю.А. Арендта. В ходе многолетних исследований в нижнем карбоне Подмосковья были впервые обнаружены чашечки и теки морских лилий (Арендт, 1962, 1981; Arendt, 2002), а также бластоидеи (Арендт, 1967). Сравнение подмосковных раннекаменноугольных морских лилий показало большое сходство с одновозрастными фаунами из западной Европы, в частности из Шотландии, откуда также известны морские лилии родов *Rhabdocrinus*, *Ureocrinus* и бластоидеи *Orbitremites*.

Отдельная серия работ посвящена описанию новых и ревизии уже известных находок подмосковных камератных морских лилий. По уникальному материалу, включающему в себя одну целую чашечку, а также фрагмент, из среднего карбона был описан новый род и вид камерат – *Paramegaliocrinus erlangeri* (Арендт, 1983а). В 1983 г. был ревизован подмосковный представитель рода *Hexacrinites* (в первоописании *Hexacrinus*) – *H. carboniferus* (Арендт, 1983б). Его необычное строение, сильно отличающееся по своей морфологии от типичных видов рода, было отмечено еще в “Treatise” (Ubaghs, 1978b). В ходе ревизии подмосковный вид был отнесен к новому роду – *Ivanovaecrinus* Arendt, 1983. Ю.А. Арендтом и А.В. Ступаченко (Ступаченко, 1976, 1981; Арендт, Ступаченко, 1983; Арендт, 1995) в новых материалах, главным образом, по сборам А.А. Эрлангера и школьников-кружковцев, удалось установить несколько новых родов и видов крайне редких для подмосковного карбона представителей семейства акрокринид (*Acrocrinidae*, *Camerata*), а также ревизовать материал из коллекции А.П. Иванова, ранее изученный Яковлевым (Яковлев, 1926а). Были описаны следующие виды: *Paracrocrinus yakovlevi*, *Mooreacrocrinus gjelicus*, *Epiacrocrinus crassus*; *Epiacrocrinus* (?) *hexagonus*; *Epiacrocrinus pirogovae*; *Erlageracrocrinus elongatus*; *Hexaacrocrinus drozdovae*; *Moskoviacrocrinus*

grishini, и установлены следующие роды: *Paracrocrinus*, *Mooreacrocrinus*, *Eriacrocrinus*, *Erlageracrocrinus*, *Hexacrocrinus*, *Moskoviacrocrinus*. Первоначально описанный Яковлевым вид *Acrocrinus mjatschkowensis* и позже отнесенный к роду *Springeracrocrinus* (Moore, Strimple, 1969; Ubaghs, 1978b), в ходе переизучения был отнесен к новому роду – *Paracrocrinus*. Также было установлено новое подсемейство – *Amphoracrocrininae*.

Отдельные публикации посвящены аберрантным экземплярам каменноугольных морских лилий и формам с отклонениями в лучевой симметрии (Арендт, 1981). В этих работах описаны новые виды, например, *Belskayacrinus turaevoensis* (Арендт, 1997) и *Belashovicrinus gjelensis* (Арендт, Зубарев, 1993), для которых были обычны случаи уменьшения числа радиусов до четырех или, наоборот, их увеличение до шести, а также рассмотрены некоторые интересные аберрации при анализе уже известных форм (Рожнов, 1983).

Диссертантом, совместно с С.В. Рожновым, при изучении новых материалов было выявлено несколько комплексов морских лилий характеризующих отдельные горизонты карбона Подмосковья, а также приведен обзор изученности группы (Mirantsev, Rozhnov, 2012). Некоторые из границ предложенных комплексов совпадают с общими границами, другие (в частности, появление хамовнического комплекса) находятся внутри горизонта (Миранцев, 2012а). В 2009 г. началось изучение ранее малоизученного хамовнического комплекса морских лилий из неверовской толщи Московской синеклизы. Было показано, что данный комплекс по видовому составу является не менее разнообразным, чем комплекс морских лилий суворовской толщи Мячковских карьеров, и включает в себя значительное число неописанных форм (Миранцев, 2012а; Mirantsev, Rozhnov, 2012). Впоследствии были описаны некоторые формы, характеризующие данный комплекс, а именно: кромиокриниды *Ulocrinus* (два вида *U. neverovoensis* и *U. karchevskiyi*; Миранцев, Рожнов, 2011), новые представители семейства анобазикринид (*Parasciadiocrinus lancetospinosus*; Миранцев, Арендт, 2013), сходные с североамериканским родом *Sciadiocrinus*, и таксокринидные флексибилии, представленные новым родом и видом *Neotaxocrinus arendti* (Миранцев, 2012в).

Хорошая сохранность образцов из отложений неверовской свиты позволяет выявить возрастную изменчивость, прижизненные повреждения и аберрации, что представляет большой интерес для исследования палеобиологии морских лилий. Преимущественно на экземплярах из неверовской свиты были описаны наиболее интересные типы аберраций (Rozhnov, Mirantsev, 2014).

## Глава 2. Материал и методы

### 2.1. Изученные коллекции морских лилий

При подготовке данной работы были изучены коллекции палеозойских морских лилий следующих научных учреждений:

Аббревиатуры:

ПИН – Палеонтологический Институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва.

ВСЕГЕИ – Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского, Санкт-Петербург.

ПСМ – Палеонтолого-стратиграфический музей кафедры динамической и исторической геологии Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург.

MfN – Берлинский Музей Естествознания, Берлин, Германия.

Основным материалом для изучения послужили коллекции иглокожих Палеонтологического Института (ПИН РАН). Первые коллекции подмосковных каменноугольных морских лилий появились практически сразу же после образования Палеозоологического института в 1930 г. В их основу легли сборы А.П. Иванова (коллекция № 137), переданные его дочерью и одновременно сотрудницей института – Е.А. Ивановой. Коллекция представлена материалом, собранным в конце XIX - начале XX вв. в каменноугольных отложениях разных районов центральных областей. Большая часть материала была собрана в окрестностях с. Мячково. На основе этой коллекции А.П. Ивановым был опубликован список подмосковных криноидей с учетом новых видов (Иванов, 1910; 1926), и подготовлена рукопись с описанием новых форм. Позже это коллекция стала основой для отдельной главы по подмосковным криноидеям в монографии Н.Н. Яковлева и А.П. Иванова (1956). В коллекции хранятся голотипы описанных в работе новых видов *Synphocrinus magnus* Yakovl. et Ivan., *Microcaracrinus pachypinnularis* (Yakovl.), *Ivanovaecrinus carboniferus* (Yakovl. et Ivan.), а также описанного ранее *Paracrocrinus mjatschkowensis* (Yakovl.). Кроме того усилиями Р.Ф. Геккера в коллекцию попали некоторые более старые сборы, в частности, оригинал *Protencrinus moscoviensis*, описанный ранее О. Йекелем (Jaekel, 1918). Отдельные образцы были переданы в институт специалистами из ГУРЦа - П.А. Герасимовым и Р.А. Ильховским. Помимо наиболее характерных фоновых видов криноидей эти сборы содержат редкие формы, не обнаруженные в других коллекциях, либо известные по единичным экземплярам (как например, представитель рода *Cibolocrinus* из гжельского яруса; Mirantsev, in press). Значительный материал по мячковским морским лилиям был собран под руководством Ю.А. Арендта в ходе масштабных раскопок “мячковского монолита” в 1974 г (Арендт, Рожнов, Тюлина, 1975). В дальнейшем эти коллекции совместно с другими, собранными Арендтом

начиная с 1948, легли в основу ряда публикаций (Арендт, 1981; Арендт, 1997 и др.). В 1976 г. в фонды Палеонтологического института поступила обширная коллекция морских лилий, собранная А.А. Эрлангером (коллекция № 3678), главным образом, из каменноугольных отложений Подмосквовного бассейна. Коллекция насчитывает более 1000 экземпляров криноидей из разных местонахождений, преимущественно из ныне уничтоженных карьеров на ст. Шиферная и д. Тураево. Наиболее интересные экземпляры из этой коллекции, прежде всего камераты, были впоследствии описаны Ю.А. Арендтом, частично с соавторами. В 2009 г. Палеонтологическим Институтом при поддержке фонда Ханса Раусинга у частных коллекционеров В.Л. Карчевского (ПИН, № 5348) и С.В. Гришина (ПИН, № 5362) были приобретены две крупные коллекции иглокожих подмосквовного карбона, существенно дополняющие уже имеющиеся в ПИН РАН. Обе коллекции профессионально отпрепарированы, что значительно упрощает дальнейшее исследование. Таким образом, на данный момент Палеонтологический институт обладает наиболее полной и представительной коллекцией подмосквовных каменноугольных морских лилий, представленной более чем 3500 экземплярами чашечек и крон, а также значительным числом отдельных табличек и фрагментов стеблей (Миранцев, 2012б).

Морские лилии из неверовской свиты лучше всего представлены в коллекции, собранной А.А. Эрлангером (ПИН, № 3678). Они были собраны в карьере в районе станции Шиферная в устье р. Медведки, ныне полностью уничтоженном. Имеются также более ранние сборы - коллекция А.П. Иванова (ПИН, № 137), а также сборы П.А. Герасимова (ПИН, № 5371) и Б.В. Милорадовича (ВСЕГЕИ, № 7191, ПИН, № 137). По числу неописанных форм и экземпляров с абберациями большой интерес представляют коллекции В.Л. Карчевского (ПИН, № 5348) и С.В. Гришина (ПИН, № 5362). В 2012-2013 гг. удалось изучить типовые коллекции к работе Н.Н. Яковлева и А.П. Иванова, хранящиеся в ЦНИГР музее (ВСЕГЕИ, № 7191) и в Горном Музее (СПбГГУ, г. Санкт-Петербург). В ходе исследования автор также ознакомился с зарубежными коллекциями по верхнепалеозойским морским лилиям из Гёттингенского Университета им. Георга-Августа (г. Гёттинген, Германия), Музея Естествознания (г. Берлин, Германия) и Национального Музея Естествознания Натуралис (г. Лейден, Нидерланды). Отдельные экземпляры абберантных подмосквовных каменноугольных морских лилий происходят из коллекций Палеонтолого-стратиграфического музея кафедры динамической и исторической геологии СПбГУ и Музея Естествознания г. Берлин.

Было исследовано около 1000 чашечек криноидей из неверовской свиты Московской синеклизы, что позволило сделать выводы о встречаемости отдельных форм. Кроме того, для сравнения, а также анализа аббераций, было изучено значительное число экземпляров морских лилий других возрастов, преимущественно из суворовской свиты Подмосквovia (с. Мячково).

Криноидеи из коллекций ПИН РАН, обладают хорошей сохранностью, большая часть их профессионально отпрепарирована. Препарирование осуществлялось, главным образом, вручную под бинокляром при помощи иглы, а также при помощи механического пневмоинструмента и пескоструйного аппарата. Для некоторых образцов использовалось химическое препарирование кислотами (главным образом, слабым раствором уксусной кислоты  $\text{CH}_3\text{COOH}$ ), а также травление щелочью КОН и раствором перекисью водорода ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ).

Фотографии морских лилий для фототаблиц были сделаны при помощи зеркальных фотоаппаратов NIKON D200 и CANON 60D (для крупных объектов) и стереомикроскопа “Leica”. Для создания изображений с большой глубиной резкости делался пошагово ряд снимков с разной фокусировкой, которые затем сшивались в единое изображение в программе *Helicon Focus*. Зарисовки образцов велись при помощи биноклярного микроскопа “Motic” и рисовального аппарата. Поселения *Phosphannulus* на стеблях морских лилий изучались посредством метода компьютерной микротомографии на рентгеновском микротомографе Skyscan 1172.

## 2.2. Местонахождения изученных морских лилий

Основные коллекции по морским лилиям неверовской свиты происходят из типовой местности: низовье р. Москвы в районе города Воскресенск из старых и рекультивированных карьеров на левом берегу (Шиферная, Колыберево (Колуберево), Москворецкая) и действующего Афанасьевского карьера на правом берегу. Кроме того, многочисленные образцы были собраны из отвалов метро во время строительства новых станций метрополитена (1980-е годы) в черте г. Москвы. На данный момент единственные доступные для изучения выходы пород неверовской свиты находятся в районе г. Воскресенск по обеим сторонам Москва реки.

А.П. Ивановым были отмечены выходы известняков на левом берегу р. Волги в черте г. Тверь (Иванов, 1926). В этих зеленоватых плитчатых известняках с прослоями глины была собрана фауна, сходная с встречающейся в окрестностях Воскресенска. Впоследствии, было установлено присутствие т.н. “тегулиферового” (“тегулиферинового”) горизонта. Из этого местонахождения описан “*Pachylocrinus*” *pachypinnularis* Yak. et. Ivan. (позже отнесенный к роду *Microcaracrinus*; Strimple, Moore, 1971). В настоящее время эти выходы недоступны для изучения в связи со строительством набережной и более высоким уровнем воды в реке.

Список местонахождений:

1 – Афанасьевский карьер. Крупный действующий карьер, разрабатываемый компанией Lafarge cement. Отложения неверовской свиты выходят на поверхность в северной, частично

рекультивированной, части карьера, возле садового товарищества “Суханово”. Основные сборы в этом местонахождении произведены С.В. Гришиным и В.Л. Карчевским.

Начиная с 2007 г. автор многократно посещал Афанасьевский карьер для изучения отложений неверовской свиты, расположенных в северной, рекультивированной части карьера, у садового товарищества “Суханово”, благодаря чему удалось существенно дополнить имеющиеся коллекции (собрано более 300 экз. чашечек и крон). Поиски морских лилий велись несколькими способами: визуальным сбором с поверхности отвалов и осыпи, промывкой глинистых пород и раскопками. Отдельные членики, таблички и небольшие криноидеи были обнаружены, прежде всего, в ходе промывки породы из разных слоев. Для первоначального механического удаления глинистых частиц использовалась сетка, диаметром ячеек в несколько мм. Дальнейшая сортировка производилась на стандартных наборах сит для гранулометрического анализа. В ходе раскопок было установлено, что наиболее перспективной является верхняя часть средней пачки свиты (слои 55-56, нумерация по Alekseev et al., 2009). В 2012-2013 г.г. были произведены расчистки этого слоя, в ходе которых обнаружены локальные скопления целых экземпляров морских лилий. В некоторых случаях присутствовали лишь отдельные, но целые стебли, лишенные в проксимальной части чашечки. Вероятно, чашечка во время захоронения была оторвана от стебля, что свидетельствует в пользу штормового генезиса данных отложений. В ходе раскопок были обнаружены, прежде всего, морские лилии средних и крупных размеров, а именно *Parasciadiocrinus lancetospinosus* Mirantsev et Arendt, 2013, *Cromyocrinus simplex* Trautschold, 1867, *Mooreocrinus geminatus* (Trautschold, 1867), *Ulocrinus neverovoensis* Mirantsev et Rozhnov, 2011, *Trautscholdicrinus miloradowitschi* Yakovlev, 1939, *Voskresenskicrinus medvedkensis* Mirantsev, gen. et sp. nov., и *Neotaxocrinus arendti* Mirantsev, 2012. Присутствие ряда видов удалось установить по отдельным табличкам. Некоторые экземпляры были собраны из осыпи, причем в большинстве случаев удалось установить точный слой их происхождения: так ряд находок относится к нижним частям 52 слоя и 47-49 слоям. Всего автору удалось собрать в этом местонахождении более 300 экземпляров чашечек и крон морских лилий (коллекция ПИН, № 5450).

2 – ст. Шиферная (“Медведка”, бывш. Неверовский карьер). На данный момент карьер рекультивирован, он расположен на левом берегу р. Москва в районе устья р. Медведка. Основная часть коллекций была собрана А.А. Эрлангером в действующем карьере в 1966 – 1976 г.г. В.Л. Карчевский и С.В. Гришин в 1980-1990-х гг. в образовавшихся отвалах на месте бывшего карьера в ходе рытья искусственного русла р. Медведка собрали многочисленных криноидей, дополняющих коллекцию А.А.Эрлангера. В 2009-2010 г.г. в ходе вскрышных работ с использованием мотопомпы была обнаружена и обнажена верхняя часть стенки бывшего карьера, соответствующая средней пачке неверовской свиты. В ходе промывки породы были

обнаружены чашечки *Mooreocrinus geminatus* (Trauschold, 1867), *Belashovicrinus medvedkaensis* Arendt et Zubarev, 1993; *Exoriocrinus rugosus rossicus* Mirantsev, subsp. nov. и таблички от ряда других форм. Отдельные экземпляры собраны автором в ходе промывки отвалов.

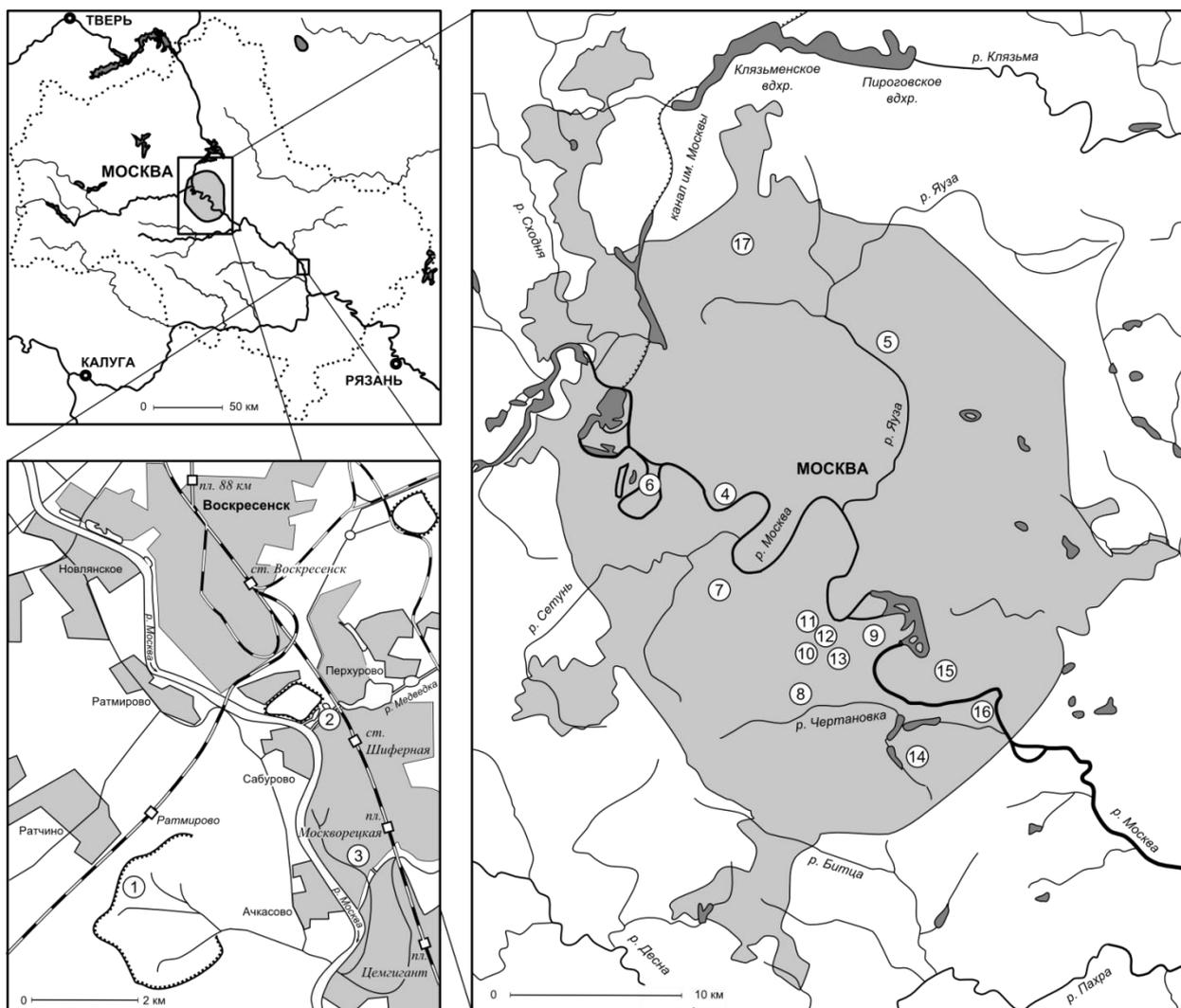


Рис. 1. Схематическая карта с указанием основных местонахождений морских лилий неверовской свиты (включая сборы с отвалов) в г. Москва (справа) и Московской области (окрестности г. Воскресенск, слева внизу).

3 – Красный строитель. На данный момент полностью рекультивированный карьер. Располагался на л. берегу р. Москва около д. Псареве, в 4 км южнее Неверовского карьера (Добролюбова, 1940). Этот карьер различными авторами в разное время указывался под следующими названиями: Красный строитель, Колуберевский (=Колуберевский) завод, карьер у д. Псареве, Павловский карьер, карьер Цемзавода “Тигант” и другими. Е.А. Иванова и И.В. Хворова указывают на наличие двух карьеров (северный и южный), причем, в южном карьере были вскрыты только низы хамовнического горизонта, а во втором (судя по всему,

Неверовском карьере) обнажалось 14 метров пород, принадлежащих хамовническому горизонту, вместе с низами дорогомилловского горизонта (Иванова, Хворова, 1955). На одной из этикеток А.А. Эрлангера к морской лилии *Parasciadiocrinus lancetospinosus* Mirantsev et Arendt, 2013 (ПИН, № 3678/274) указано следующее местонахождение: “Ст. Москворецкая, заброшенный карьер цемзавода “Гигант”.

4 – котлован Москва-сити. На данный момент застроен, был доступен для изучения в 1996-2012 гг. Отдельные экземпляры морских лилий из этого местонахождения хранятся в частных коллекциях. В нашем распоряжении имеется промывка породы на конодонты (сборы Кононовой, 1999), содержащая многочисленные членики и фрагменты мелких криноидей.

5 – ст. кольцевой дороги Белокаменная, р. Яуза (?отвалы метро).

6 – Нижние Мневники (отвалы пород карбона на берегу Москва-реки возникшие в ходе углубления реки).

7 – ст. метро Университет, между пр. Вернадского и Мичуринским пр., (отвалы шахт).

8 – ст. метро Чертановская, р. Чертановка (отвалы Серпуховского радиуса метростроя).

9 – ст. метро Коломенская, ост. Кленовый бульвар (отвалы Серпуховского радиуса метростроя).

10 – ст. метро Варшавская, ост. Школа № 861, р. Котловка (отвалы Серпуховского радиуса метростроя).

11 – ст. Нижние Котлы, р. Котловка (отвалы Серпуховского радиуса метростроя).

12 – ст. метро Нагатинская, р-н. Братеево (отвалы Серпуховского радиуса метростроя).

13 – ст. метро Каширская, ост. Библиотека им. Л. Толстого.

14 – ст. метро Орехово (отвалы Кантемировского радиуса метростроя).

15 – ст. Люблино, р-н. Марьино, улица Нижние Поля (отвалы Дмитровского радиуса метростроя).

16 – ст. м. Красногвардейская, близ устья реки Городня, депо Братеево. Сборы автора, 2006-2008 г.

17 – ст. Лианозово, Дмитровское ш. (отвалы Тимирязевского радиуса метростроя).

### **2.3. Стратиграфический очерк изученных отложений**

Неверовская свита относится к верхней части хамовнического горизонта касимовского яруса верхнего карбона (табл. 1). Свита была выделена С.Я. Гоффеншефер (1971) и частично охватывала предложенный А.П. Ивановым т.н. тегулиферовый горизонт. Для нее характерно обилие терригенных отложений, что отличает ее от нижележащей ратмировской свиты. В настоящее время наиболее удобным и доступным разрезом для изучения данного интервала является Афанасьевский карьер. Этот разрез был детально описан и опубликован А.С.

Алексеевым, Н.В. Горевой, Т.Н. Исаковой и О.Л. Коссовой (Alekseev et al., 2009); кроме того этим же коллективом авторов был проведен детальный послойный анализ распределения конодонтов, фузулинид и некоторых макрофоссилий (Goreva et al, 2009). Ниже приводится описание разреза отложений средней пачки неверовской свиты, основанное на вышеупомянутых работах, с небольшими дополнениями и изменениями. Нумерация слоев сохранена. Дополнения касаются, прежде всего, распространения морских лилий. Нижняя пачка, представленная преимущественно известняками, детально не исследовалась, в связи со значительно более редкой встречаемостью идентифицируемых морских лилий.

отдел	ярус	горизонт	свита
верхний	гжельский	мелеховский	городокская
			мошачихинская
		ногинский	сенинская
			ковровская
		павловопосадский	дрезнинская
			кутузовская
		добрятинский	малинниковская
			турабьевская
			щелковская
			русавкинская
	касимовский	дорогомиловский	трошковская
			мясницкая
			садовая
			пресненская
			мещеринская
			перхуровская
		хамовнический	<b>неверовская</b>
			ратмировская
	кревякинский	воскресенская	
		суворовская	
средний	московский	мячковский	песковская

Табл. 1. Схема расчленения верхнекаменноугольных отложений южного крыла Московской синеклизы (Алексеев, Коссовая, 2012; с измен.). Неверовская свита выделена цветом.

Слой 50. Известняк, светло-серый, обнажается в виде единого выступающего твердого слоя, легко прослеживающегося вдоль всей стенки карьера. Слой можно разделить на три части: (1) нижняя часть (0,1 м), состоящая из светло-серого известняка с желтоватым оттенком, содержащая линзы с фрагментами морских лилий, раковины брахиопод, ядра скафопод, и одиночные кораллы ругозы *Bothrophyllum conicum robustum Dobrolyubova* (до 3-5 см); (2) основная часть слоя, состоящая из криноидного вакстоуна постепенно переходящего в крупнозернистый криноидный грейнстоун с *Quasifusulina dagmarae Putrja*, *Q. longissima* (Moller), *Q. eleganta* (Shlykova) и (3) верхняя часть, состоящая из тонкослоистых, непрочных глинистых известняков, содержащих ихнофоссилии *Zoophycos*. Общая толщина слоя 0,3 м.

Слой 51. Известняк, зеленовато-серый, глинистый, с волнистой слоистостью, мелко-и среднезернистый. Присутствуют в изобилии следы жизнедеятельности *Zoophycos*. Верхняя часть состоит из прослоек криноидного грейнстоуна. Толщина 0,15 м.

Слой 52. Глина, кирпично-красная, с зелеными пятнами и двумя прослоями известняка. Нижний слой зеленовато-серый, крупнозернистый, криноидный с линзовидной слоистостью; содержит раковины брахиопод. Толщина прослоя 0,15 м. Над ним залегает кирпично-красная глина (0,1 м), содержащая обильные брахиоподы (*Kozlowskia borealiformis Lazarev*, *Neochonetes carboniferus Keyserling*, *Enteletes sp.*, *Admoskovia sp.* и др.). Второй прослой известняка светло-серый и зеленоватый, слегка глинистый и тонкослоистый. В нижней части прослоя присутствуют фрагменты криноидей, в верхней части прослоя становится более мелкозернистым. Базальная эрозионная поверхность прослоя неровная. В верхней части прослоя переходит в глину (0,1 м). В верхней части слоя присутствует светло-бурый прослой глины, содержащий тонкие (до 1 см) линзы серого мелкозернистого известняка (0,1 м). В этом слое (главным образом в нижней его части) найдены мелкие криноидеи: целые кроны превосходной сохранности – *Apographiocrinus* (табл. XVII, фиг. 1-2), *Trautscholdicrinus*, *Sukhanovocrinus*, *Afanasievocrinus*, ювенильные экземпляры *Voskresenskicrinus* (табл. XVII, фиг. 1б) и др., а также более редкие крупные кромиокриниды (*Ulocrinus neverovoensis*, *Cromyocrinus simplex*). Общая толщина слоя 0,75 м.

Слой 53. Известняк, светло-серый, криноидный, крупнозернистый, хорошо виден в виде отдельного слоя. Размер зерен уменьшается к верхней части слоя. Присутствуют редкие табулятные кораллы (аулопорида). Среди кораллов-ругоз встречены *Bothrophyllum conicum robustum Dobrolyubova* и *Fomichevella n. sp.* Толщина 0,25 м.

Слой 54. Глина, кирпично-красная с зелеными пятнами, включает в себя тонкие прослои биокластических темпеститовых известняков с обильными брахиоподами (*Enteletes lamarckii* (Fisher), *Neochonetes carboniferous Keyserling* и др.) и мшанками. Толщина 0,15 м.

Слой 55. Известняк, зеленовато-серый крупнозернистый. Отмечены находки кораллового Bothrophyllum conicum robustum Dobrolyubova, Fomichevella n. sp. и Bothrophyllum rareseptatum. На верхней поверхности слоя в местах контакта с вышележащими глинами обнаружены локальные скопления морских лилий. В этом и вышележащем слое отмечены находки следующих криноидей: Neotaxocrinus arendti Mirantsev, 2012, Parasciadiocrinus lancetospinosus Mirantsev et Arendt, 2013, Cromyocrinus simplex Trautschold, 1867, Mooreocrinus geminatus (Trautschold, 1867), Ulocrinus neverovoensis Mirantsev et Rozhnov, 2011, Trautscholdicrinus miloradowitschi Yakovlev, 1939, Voskresenskicrinus medvedkensis gen. et sp. nov., Neverovocrinus decadoramosus gen. et sp. nov. и др. Толщина слоя 0,05 м.

Слой 56. Глина кирпично-красная с зелеными пятнами. Присутствуют линзовидные прослои зеленовато-серых известняков, аналогичных нижележащим, но более глинистых. В кровле известняков присутствует аналогичная 55 слою фауна морских лилий. Толщина – 0.5 м.

Слой 57. Переслаивание зеленовато-серых крупнозернистых известняков и кирпично-красных глин. Известняк, серый и зеленовато-серый, крупнозернистый, микропористый, похож на "горох". В породе содержится большое число окатанных биокластов. Часто встречаются крупные (1-2 см) первичные пустоты. В известняке встречено большое количество брахиопод (?Choristites sp., Enteletes sp., Kozlowskia sp. и др.), фузулинид (Montiparus montiparus (Ehrenberg emend. Moller), M. subcrassulus Rozovskaya, M. paramontiparus paramontiparus Rozovskaya, M. ex gr. M. umbonoplicatus (Rauser et Belyaev), Quasifusulina longissima Moller, Q. eleganta Shlykova) и мшанок (преимущественно кубковидных). Отмечена находка зуба евгенодонтида Arpagodus rectangulus (Trautschold). Предположительно из этого же слоя происходит целый экземпляр кроны морской лилии Parasciadiocrinus lancetospinosus Mirantsev et Arendt, 2013. Толщина слоя 0,3 м.

Слой 58. Мергель, желтоватый светло-коричневый, тонко-слоистый. Толщина 0,05 м.

Слой 59. Известняк, серый и зеленовато-серый, крупнозернистый, похож на "горох". Иногда известняк разделяется на два слоя. Известняк содержит комплекс фузулинид Montiparus montiparus (Ehrenberg emend. Moller), M. subcrassulus Rozovskaya, M. paramontiparus mesopachus Rozovskaya, M. cf.umbonoplicatus (Rauser et Belyaev). Толщина 0,15 м.

Слой 60. Мергель, зеленовато-светло-коричневого и коричневого цвета, тонкослоистый, иногда со сгустками. Толщина 0,1 м.

Слой 61. Известняк, зеленовато-и желтовато-серый, мелко-среднезернистый. Толщина 0,1 м.

Слой 62. Мергель, желтовато-светло-коричневый, с тонкими линзами биокластического известняка. Мергель содержит редкие раковины брахиопод Kozlowskia borealiformis Lazarev. Толщина 0,3 м.

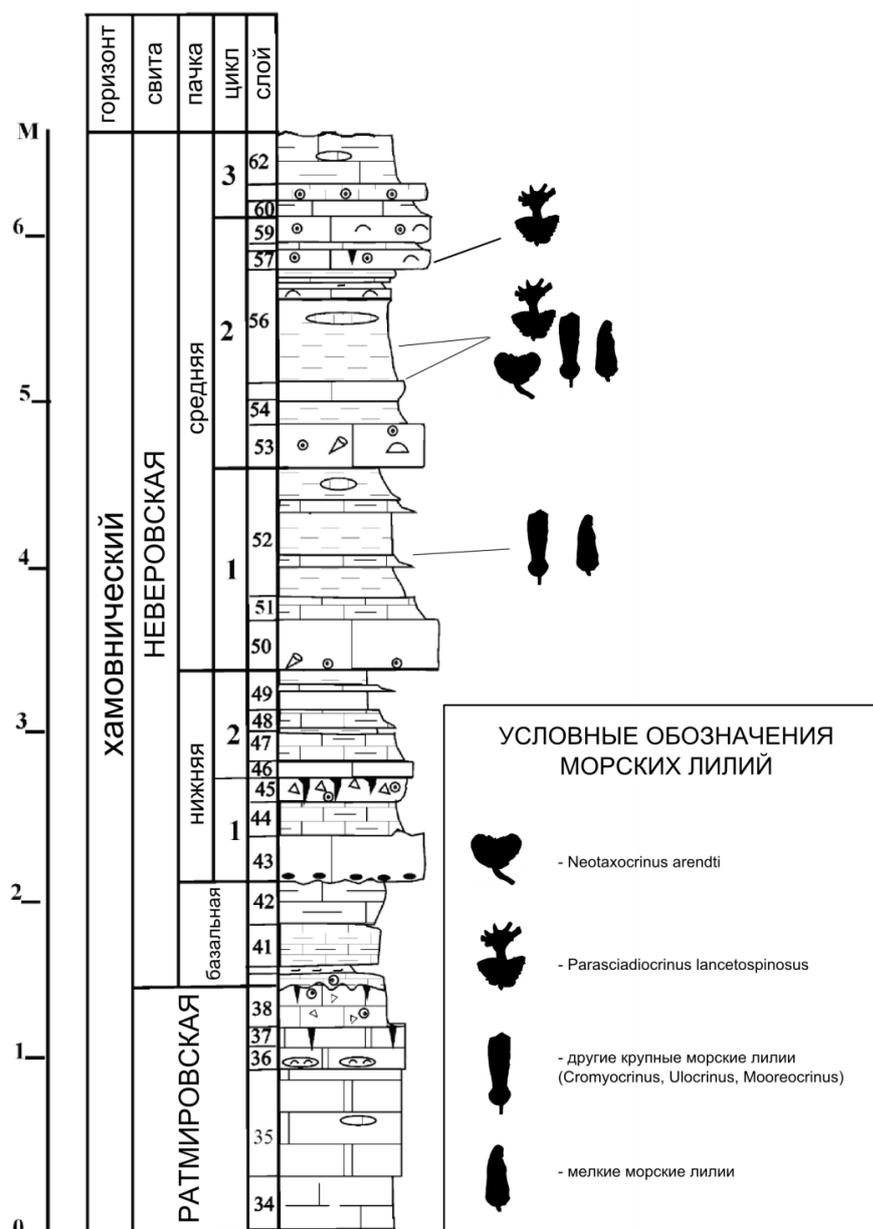


Рис. 2. Схематичный разрез отложений неверовской свиты в Воскресенском районе (по Goreva et al., 2009) с указанием распространения целых крон морских лилий.

#### 2.4. Комплекс морских лилий неверовской свиты

В ходе работы было установлено, что комплекс морских лилий хамовнического горизонта включал в себя не менее 27 видов морских лилий, главным образом, кладидных криноидей. 19 видов и 11 родов было установлено автором впервые, частично с соавторами в предыдущих публикациях (Миранцев, Рожнов, 2011; Миранцев, 2012в; Миранцев, Арндт, 2013). Как и для большинства средне-верхнекаменноугольных комплексов морских лилий

доминантами являются кладида. Камераты и флексибилии встречаются реже и представлены, как правило, единичными формами.

Яковлев, Иванов, 1956; Иванова, 1958; Арендт, Геккер, 1964; Арендт, 1981; Арендт, Зубарев, 1993	Настоящая работа
<p>CLADIDA</p> <p>Moscovicrinus multiplex (Trautschold, 1867) Pegocrinus bijugus (Trautschold, 1867)</p> <p>Cromyocrinus simplex Trautschold, 1867 Mooreocrinus geminatus (Trautschold, 1867)</p> <p>Miatshkovocrinus trautscholdi (Yakovlev et Ivanov, 1956) Trautscholdicrinus miloradovitschi Yakovlev, 1939</p> <p>Pachylocrinus tenuiramossus Yakovlev, 1939 Pachylocrinus baschmakowae Yakovlev, 1956 Pachylocrinus sp.</p> <p>Zeacrinites schmitovi (Yakovlev, 1956) Belashovicrinus medvedkaensis Arendt et Zubarev, 1993</p>	<p>CAMERATA</p> <p>?Moscoviacrocrinus grishini Arendt, 1995 Acrocrinidae indet.</p> <p>CLADIDA</p> <p>Belskayacrinus turaevoensis Arendt, 1997</p> <p>-</p> <p>-</p> <p>Neverovocrinus decadoramosus gen. et sp. nov. Nizhnekotlovicrinus grandis gen. et sp. nov. Voskresenskicrinus medvedkensis gen. et sp. nov. Afanasievocrinus pentagonalis gen. et sp. nov. Gracilicrinus chertanovoensis gen. et sp. nov. Exoriocrinus rugosus rossicus subsp. nov. Cromyocrinus simplex Trautschold, 1867 Mooreocrinus geminatus (Trautschold, 1867) Ulocrinus karchevskiy Mirantsev et Rozhnov, 2011 Ulocrinus neverovoensis Mirantsev et Rozhnov, 2011</p> <p>-</p> <p>Trautscholdicrinus miloradovitschi Yakovlev, 1939 Sulcatocrinus sinusoides gen. et sp. nov. Tenuibrachiocrinus erlangeri gen. et sp. nov. Brabeocrinus costatus sp. nov. Parasciadiocrinus lancetospinosus Mirantsev et Arendt, 2013 ?Texacrinus schmitovi (Yakovlev, 1956) ?Texacrinus schmitovi (Yakovlev, 1956)</p> <p>Cladida gen. et sp. indet. Sukhanovocrinus afanasievoensis gen. et sp. nov. Texacrinus schmitovi (Yakovlev, 1956) n. comb. Belashovicrinus medvedkaensis Arendt et Zubarev, 1993 Apographiocrinus gracilis sp. nov. Aesiocrinus patens (Trautschold, 1867) Syzygobrachiocrinus ramulosus gen. et sp. nov. Halogetocrinus yakovlevi Mirantsev, sp. nov. Allosocrinus ivanovi (Yakovlev, 1956)</p> <p>FLEXIBILIA</p> <p>Neotaxocrinus arendti Mirantsev, 2012</p>

Табл. 2. Сравнение списков таксонов морских лилий ранее известных из отложений неверовской свиты (по разным источникам, левый столбец) с ревизованным и дополненным списком, основанным на данной работе (правый столбец). Прочерк означает, что данный вид в ходе ревизии не был встречен и сведения о его стратиграфическом распространении в неверовской свите недостоверны.

В целом, комплекс морских лилий хамовнического горизонта неверовской свиты значительно отличается по родовому составу от предшествующего ему комплекса мячковско-кревьякинского горизонта. Для хамовнического комплекса характерно появление целого ряда новых для подмосковного бассейна видов и родов (*Parasciadiocrinus*, *Ulocrinus*), либо более широкое распространение отдельных таксонов, ранее встречающихся единично (*Neotaxocrinus*, *Trautscholdicrinus*, *Texacrinus*). При этом целый ряд таксонов, характерный для нижележащего комплекса вымирает (*Hydriocrinus*, *Moscovicrinus*, *Synerocrinus* и др.). К сожалению,

промежуток между этими двумя фаунистическими комплексами довольно беден находками криноидей, что не позволяет проследить их эволюцию.

Камератные криноидеи в хамовническом комплексе представлены единичными акрокринидами (сем. *Acrocrinidae*), часть которых ранее была подробно изучена Ю.А. Арендтом (1995). Среди уже описанных экземпляров акрокринид нет достоверных находок из неверовской свиты, большинство видов происходит из отложений коробчеевской свиты. Единственный возможный экземпляр – голотип *Moscoviacrocrinus grishini* Arendt, 1995, происходящий из отвалов метро. Из неверовской свиты имеются находки акрокринид, сходных по форме теки с *Moscoviacrocrinus*, но отличающиеся по числу интеркаляриев (табл. I, фиг. 2). Кроме того, в коллекциях ПИН РАН из этой же свиты имеются находки представителя другого рода (?родов) акрокринид с иной формой теки (табл. I, фиг. 1, 3).

Достоверные находки диспарид из неверовской свиты отсутствуют. Имеются находки мелкой криноидеи – *Belskayacrinus turaevoensis* Arendt, 1997, ранее описанной из отложений суворовской свиты, и предположительно отнесенной к подклассу диспарид (рис. 5; Арендт, 1997). Однако по мнению ряда специалистов (комментарий С.В. Рожнова к статье Ю.А. Арендта, 1997; В. Осич и Т. Каммер, личное сообщение, 2013) данные криноидеи могут представлять собой моноциклических кладидных криноидей с атрофированным базальным венчиком и ?слитыми инфрабазалиями. В данной работе эти морские лилии рассматриваются как представители кладид.

Среди крупных кладидных морских лилий доминируют находки кромиокринид, представленные тремя родами – *Stromyocrinus*, *Mooreocrinus* и *Ulocrinus*. Значительно реже встречаются крупные сциталокриноидеи (*Neverovocrinus decadoramosus* и *Nizhnekotlovicrinus grandis*). Весьма разнообразны ампелокриниды, представленные пятью различными родами. Кладиды средних размеров представлены часто встречающимся *Trautscholdicrinus miloradovitschi* Yakovlev, 1939. Несколько реже встречаются *Voskresenskicrinus medvedkensis* и *Texacrinus schmitovi* (в ходе переизучения, ранее описанный вид морских лилий *Zeacrinus schmitovi* Yakovlev, отнесен к роду *Texacrinus* Moore et Plummer, 1940, широко известному из пенсильвания Мидконтинента США). Весьма обильна фауна мелких кладидных морских лилий, представленная родами *Arographiocrinus*, *Belashovicrinus*, *Brabeocrinus*, *Sukhanovocrinus* и др.

Флексибилии в неверовской свите были представлены одним родом и видом – *Neotaxocrinus arendti* Mirantsev, 2012.

В монографии Н.Н. Яковлева и А.П.Иванова (1956), а затем и в нескольких работах Е.А.Ивановой (Иванова, 1958) приводится список морских лилий по горизонтам и фациям. В этом списке среди комплекса морских лилий хамовнического горизонта фигурируют следующие формы – *Moscovicinus multiplex* (Trd.), *Moscovicrinus* (= *Pegocrinus*) *bijugus* (Trd.) и

*Dicromyocrinus* (= *Miatshkovocrinus*) *trautscholdi* Yakovl. et. Ivan (все эти образцы происходят из коллекции А.П. Иванова с р. Медведки). В нашем распоряжении имеется единственный образец кроны *Moscovicrinus multiplex* (Trd.) из коллекции А.П. Иванова (№ 137/131), происходящий, судя по этикетке, из окрестностей р. Медведки – из “нижних глин” Колуберевского завода (= Красный строитель). Судя по сохранности, образец происходит из воскресенской свиты кревьякинского горизонта, где данные криноидеи нередки, а не из неверовской свиты хамовнического горизонта. Кроме того, имеется чашечка *Miatshkovocrinus trautscholdi* Yakovlev et. Ivanov, 1956, судя по этикетке, также происходящая из окрестностей р. Медведки. Как и в предыдущем случае сохранность образца не характерна для отложений хамовнического горизонта. При детальном изучении всех имеющихся в Палеонтологическом Институте коллекций, а также в результате новых поисков, данные формы не были обнаружены и, вероятно, представляют собой ошибочные определения.

## Глава 3. Систематическая часть

В главе описываются только виды, встреченные в неверовской свите, а также некоторые близкие к ним виды из отложений других свит среднего и верхнего карбона Подмосковского бассейна, представленные экземплярами достаточно хорошей сохранности, позволяющей в полной мере осуществить точную идентификацию. Виды, опубликованные ранее, здесь детально не описываются (за исключением видов, установленных автором). Их описание можно найти в соответствующих работах, указанных в списке литературы.

В работе принята русскоязычная терминология элементов скелета морских лилий, основанная, главным образом, на работах Н.Н. Яковлева (1964) и В.Г. Кликушина (1992). Список синонимии к таксонам приведен по материалам сводки Г.Д. Вебстера (Webster, 2003).

### 3.1. Морфология скелета криноидей

Подробная морфология скелета морских лилий рассматривается в ряде зарубежных (Moore, Plummer, 1940; Ubaghs, 1978a; и др.) и русскоязычных (Яковлев, 1964; Кликушин, 1992) работ. Приведем краткое общее описание скелета морских лилий (основные термины, используемые в настоящей работе, изображены на рисунках 3 и 4).

Скелет морских лилий состоит из трех основных частей: кроны, стебля и прикрепительного образования (рис. 3, б). Крона – это чашечка, в которой расположены все жизненно важные внутренние органы, и отходящие от нее руки (рис. 3, а), в которых расположены пищеводящие желобки и амбулакральные каналы с отходящими от них щупальцами. Чашечка обычно построена двумя венчиками табличек: базальным и радиальным у моноциклических форм или тремя, с дополнительным инфрабазальным венчиком, у дициклических представителей (рис. 4, а-в). Для морских лилий, как и для большинства радиально-симметричных иглокожих, характерна пятилучевая симметрия. В чашечке эта симметрия выражена в виде пяти почти одинаковых табличек, составляющих каждый венчик. Таблички в соседних венчиках обычно смещены относительно друг друга на  $36^\circ$ , напоминая своим расположением кирпичную кладку. С функциональной точки зрения это укрепляет чашечку и теку в целом. При морфогенетическом подходе важно выяснить, была ли такая аранжировка у морских лилий исходной, и, если нет, то, как происходило смещение табличек относительно друг друга. Для обозначения положения табличек в теке используется терминология, отражающая венчик, (радиальные, базальные, инфрабазальные) и сектор, в которых находится табличка. Для обозначения каждого из пяти секторов, или как их принято называть радиусы, за основу принимаются обозначения радиальных табличек заглавными

латинскими буквами A, B, C, D, E по системе Карпентера: радиальная табличка, расположенная напротив анальной ареи обозначается заглавной латинской буквой A; далее, по часовой стрелке, радиальные таблички и соответствующие им радиусы обозначаются латинскими буквами B, C, D и E (Ubaghs, 1978a). Базальные таблички смещены по отношению к радиальным на половину радиуса. Поэтому их положение называют интеррадиальным и обозначают двумя буквами соответствующих двух радиусов, в которых они находятся (AB, BC, CD, DE, EA). Анальное отверстие, располагается на краю чашечки, в интеррадиусе CD, либо на возвышении, называемом анальной пирамидкой (папилле). Инфрабазальные таблички располагаются радиально и обозначаются теми же буквами, что и радиальные таблички. От каждой из радиальных табличек отходила рука, которая могла последовательно ветвиться несколько раз. Ветвление происходило на особом, с двумя дистальными фасетками, аксиллярном членике. Пятилучевая симметрия чашечки часто нарушается наличием одной или нескольких дополнительных табличек в радиальном венчике. Они расположены в интеррадиусе, который называют анальным, так как на эти таблички опираются структуры анального мешка (рис. 4, а-в). Эти таблички служат опорой для анального хоботка. У некоторых верхнепалеозойских морских лилий характерно развитие анального хоботка в крупный анальный мешок (рис. 8, а; 10). Как предположил Дж. Лейн (Lane, 1984), гипертрофированные анальные мешки морских лилий размещали в себе половые железы – гонады. У современных морских лилий гонады, как правило, располагаются в пиннулах.

Руки морских лилий состоят из отдельных члеников – брахиалей (рис. 3, а). К каждому брахиальному членику обычно попеременно то с правой, то с левой стороны причленяются боковые ответвления — пиннулы, рамулы и армлеты (Webster, Maples, 2008). У некоторых ископаемых криноидей наблюдается гиперпиннуляция – процесс срастания соседних брахиалей, в результате которого у одного брахиального членика присутствуют две или более пиннулы (рис. 11, г-е). У ряда морских лилий (например, у представителей отряда Flexibilia) пиннулы могут отсутствовать.

Стебель криноидей состоит из отдельных сегментов – члеников (рис. 3, б). Стебель может быть как гомеоморфным (членики стебля не дифференцированы) или ксеноморфным в случае дифференциации стебля на отдельные регионы. Наиболее часто стебель подразделяется на три части (по мере удаленности от чашечки): проксистеллу, мезостеллу и дистостеллу (рис. 3, б). Стебель криноидей обычно имеет фасетки для прикрепления боковых придатков – цирр. Дистальная часть стебля криноидей заканчивается прикрепительным образованием или холдфастом (более детально строение холдфастов рассмотрено в разделе “4.1. Функциональная морфология и экологические особенности” в главе “4. Палеоэкология”). У ряда морских лилий (у некоторых палеозойских форм, а также меловых *Masupites* и *Uintacrinus*) стебель

отсутствовал. Крона у данных форм лежала или была частично погружена в субстрат. У большинства представителей подотряда Comatulidina стебель присутствует только на личиночной стадии, с ростом стебель отбрасывается; крепление у данных криноидей происходит за счет многочисленных цирр, отходящих от центродорсальной таблички.

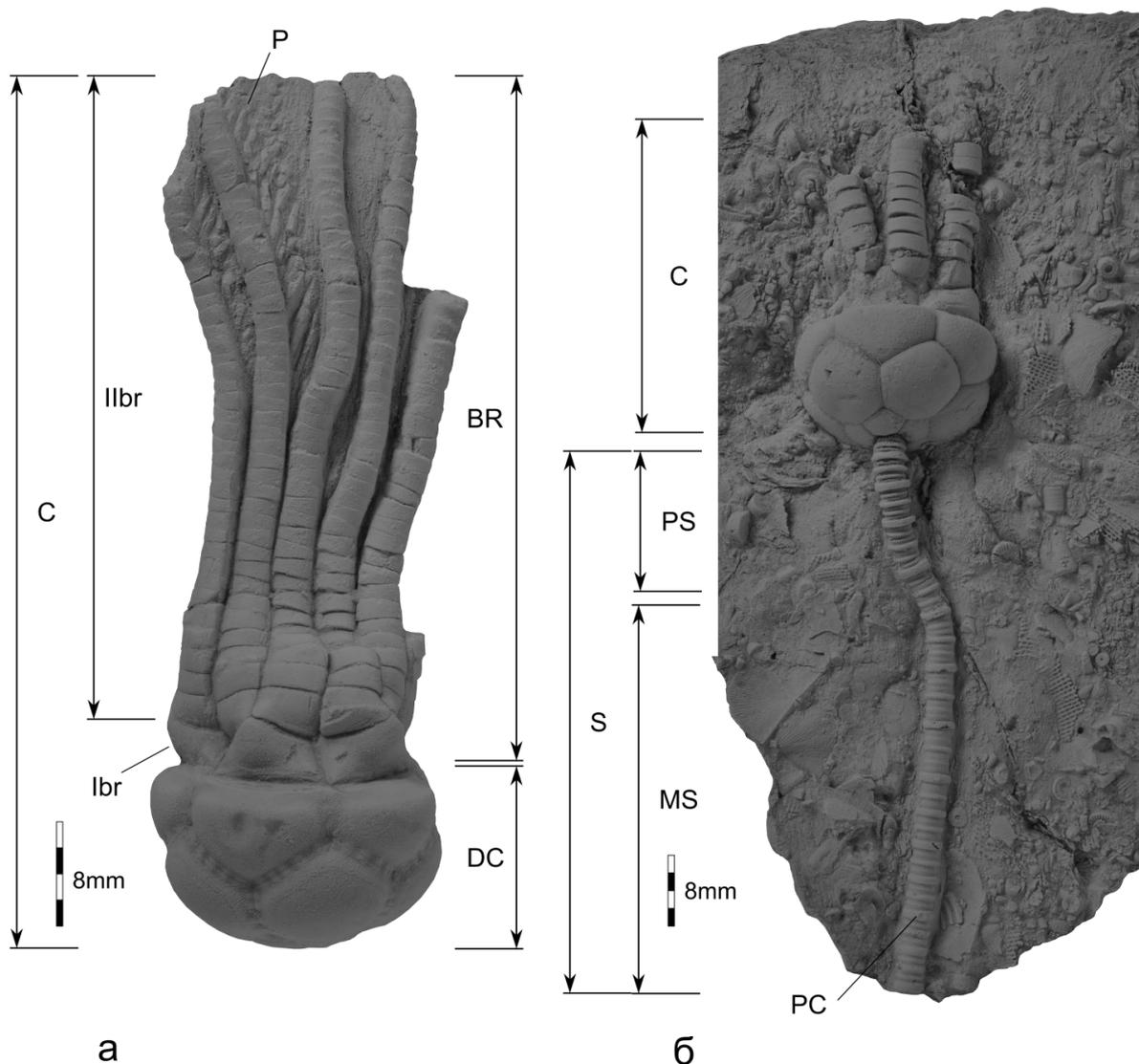


Рис. 3. *Mooreocrinus geminatus* (Trd.): а – корона (ПИН, экз. № 137/1475; верхний карбон, касимовский ярус, кревьякинский горизонт, с. Мячково); б – чашечка со стеблем (ПИН, экз. № 137/1466; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, ст. Шиферная). Условные обозначения: lbr – примибрахиалии, llbr – секундибрахиалии, BR – брахиалии, C – корона (высота короны), DC – чашечка, MS – мезостелла, P – пиннулы, PC – фасетка для прикрепления цирруса, PS – проксистелла, S – стебель.

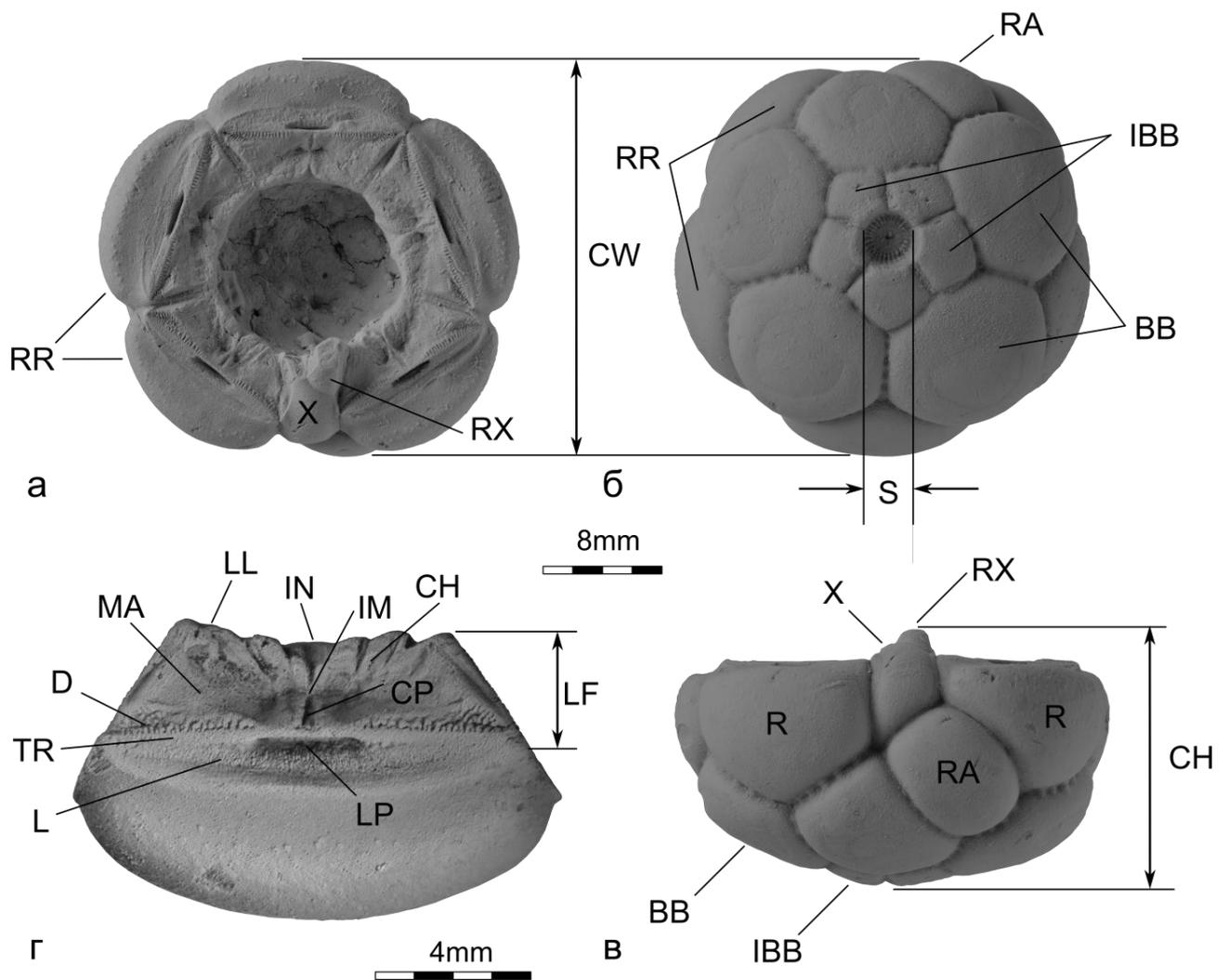


Рис. 4. *Mooreocrinus geminatus* (Trd.); а-в: чашечка (ПИН, экз. № 5348/127; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, ст. Шиферная); г – радиальная табличка, вид со стороны радиальной фасетки (ПИН, экз. № 3678/4984; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, ст. Шиферная). Условные обозначения: С – каналы, СН – высота чашечки, СР – осевой канал, СW – ширина чашечки, D – зубчики, IBB – инфрабазальные таблички, IM – межмышкульная впадина, IN – вентральная щель, L – лигаментная впадина, LF – длина фасетки, LL – вентральный гребень, LP – лигаментная ямка, MA – мышкульная впадина (вентральная мышкульная ямка), RA – радиальная табличка, RR [R] – радиальные таблички, RX – анальная табличка RX, S – стеблевая фасетка (диаметр), TR – поперечный (фулькральный) валик, X – анальная табличка X.

### 3.2. Описание таксонов

КЛАСС CRINOIDEA MILLER, 1821

ПОДКЛАСС CLADIDA MOORE ET LAUDON, 1943

FAMILIA INCERTAE SEDIS

Род *Belskayacrinus* Arendt, 1997

*Belskayacrinus turaevoensis* Arendt, 1997

*Crinoidea* indet.: Иванова, 1949, табл. II, фиг. 3.

*Belskayacrinus turaevoensis*: Арендт, 1997, с. 58, табл. 7, фиг. 1-5; табл. 8, фиг. 1-5; рис. 1-2.

Г о л о т и п. ПИН № 1641В/4; тека с основанием рук очень хорошей сохранности; Московская область, Люберецкий район, д. Тураево, Тураевский карьер; верхний карбон, касимовский ярус, ?кревьякинский горизонт, ?суворовская свита.

О п и с а н и е (рис. 5). Описание этого вида подробно приведено в работе Арендта (Арендт, 1997). Приведем некоторые данные о строении рук, не указанные в первоописании. Крона данного вида морской лилии, без какого-либо систематического определения, происходящая из неверовской толщи, (рис. 5а) была изображена еще Е.А. Ивановой (Иванова, 1949, табл. II, фиг. 3). Этот относительно крупный экземпляр, интересен наличием наиболее полно сохранившихся рук, позволяющих судить о характере ветвления (в типовой серии экземпляры со столь полно сохранившимися руками отсутствовали). Руки ветвятся, по-видимому, три раза. Первый раз на первых примибрахиалиях, второй раз на шестых секундибрахиалиях. О наличии третьего ветвления можно судить по сохранившимся, несколько смещенным, дистальным брахиалиям, дающим ветвление (которое, вероятно, и было ветвление третьего порядка). Брахиалии тонкие, удлинненные; к дистальной части постепенно становятся пропорционально более короткими.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний – верхний карбон (московский ярус; мячковский горизонт – касимовский ярус; хамовнический горизонт), Московская синеклиза; верхний карбон (касимовский ярус; кревьякинский горизонт), Окско-Цнинский вал.

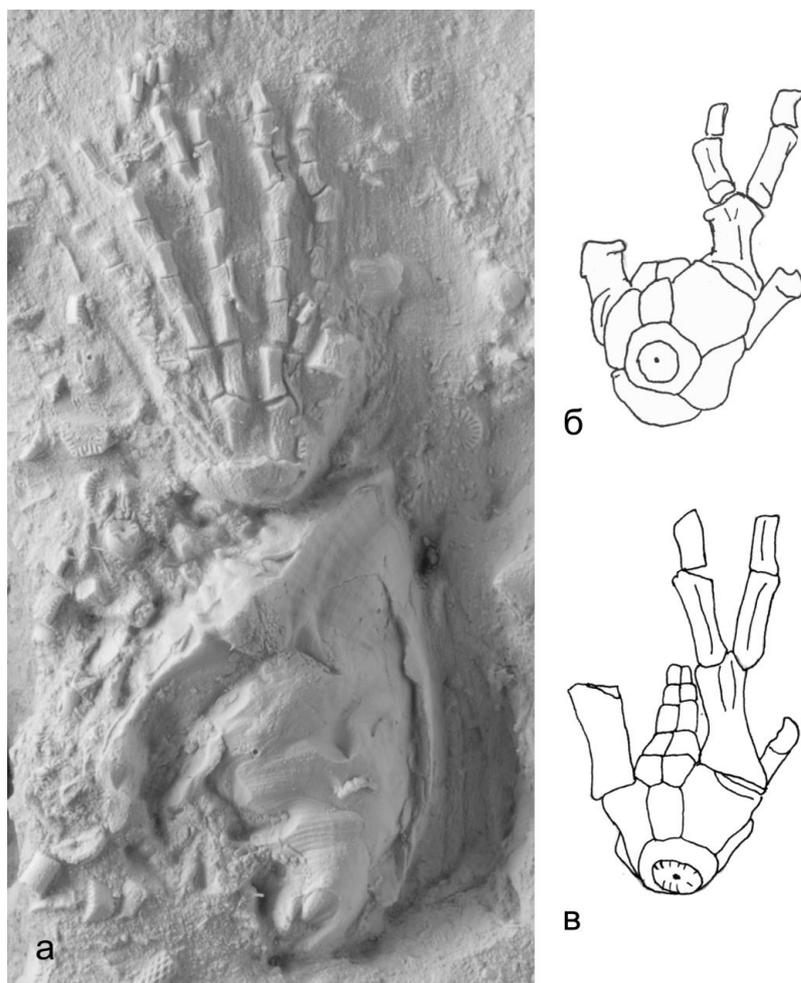


Рис. 5. *Belskayacrinus turaevoensis* Arendt, 1997. А – ПИН № 421/153; корона относительно крупного экземпляра рядом с брахиоподой *Proteguliferina rossica* (Ivan.); б, в – ПИН № 5348/105; четырехрукий молодой экземпляр с оттянутым базисом, чашечка с основанием рук (б – снизу, в - сзади), оба экземпляра из ст. Шиферная, хамовнический горизонта, неверовская свита.

В первоописании вида в указано, что голотип происходит из песковской толщи. В замечаниях к распространению (Арендт, 1997) отмечено, что один экземпляр может происходить из самых низов суворовской толщи кривякинского горизонта касимовского яруса (пачка “гарнаша”). Стоит отметить, что в песковской толще достоверные находки этого вида единичны (имеется один экземпляр из карьера “Конев Бор”). В неверовской толще данные криноидеи также весьма редки. Значительно более многочисленные находки *B. turaevoensis* в суворовской толще на Окско-Цнинском валу и в Московской синеклизе. Таким образом, это ставит под сомнение первоначальное отнесение типового материала к песковской толще.

**М а т е р и а л.** Более 10 чашечек и фрагментов крон из разных местонахождений Московской (Тураево; карьер Пески-I (“Конев-Бор”); ст. Шиферная, отвалы карьера) и Рязанской областей.

З а м е ч а н и я. Первоначально *V. turaevoensis* рассматривался как представитель подкласса диспарид (рис. 5; Арендт, 1997). Однако, по мнению ряда специалистов (комментарий С.В. Рожнова к статье Ю.А. Арендта, 1997; В. Осич и Т. Каммер, личное сообщение, 2013), данные криноидеи могут представлять собой моноциклических кладидных криноидей с атрофированным базальным венчиком и слитыми инфрабазалиями. Тем не менее, их необычная морфология (прежде всего моноцикличность чашечки) резко выделяет их на фоне остальных кладидных морских лилий.

НАДСЕМЕЙСТВО SCYTALOCRINOIDEA MOORE ET LAUDON, 1943

СЕМЕЙСТВО SCYTALOCRINIDAE MOORE ET LAUDON, 1943

ПОДСЕМЕЙСТВО HYDRIOCRININAE MIRANTSEV, SUBFAM. NOV.

Т и п о в о й р о д – *Hydriocrinus* Trautschold, 1867, страница 16.

Д и а г н о з. Крона умеренно высокая, удлинённая. Чашечка узкоконическая; таблички чашечки тонкие; поверхность чашечки гладкая, реже скульптурированная. В составе инфрабазального венчика пять вытянутых инфрабазальных табличек, несколько утолщенных в проксимальной части, и наименее тонких в дистальной части; инфрабазальный венчик вытянутый, составляет примерно до 1/3 высоты чашечки. Радиальные фасетки совпадают по ширине с радиалиями, несут хорошо развитый поперечный гребень и слегка укороченную лигаментальную ямку. Вентральная мускульная ямка обычно пропорционально небольшого размера. В составе чашечки три анальные таблички, как правило, не выходящие за верхнюю линию границы радиальных табличек (дистальные грани анальных табличек X и RX на одном уровне), либо незначительно выступающие за ее границу. Анальный мешок удлинённой формы конический, состоящий из прямоугольных табличек, с наружной стороны (со стороны интеррадиуса CD) состоит из рядов более крупных табличек. Руки ветвятся на первых-вторых примибрахиалиях, второе ветвление может происходить на более высоких секундибрахиалиях; брахиалии слегка клиновидной формы, у молодых форм удлинённые, стройные, слегка сужающиеся в средней части. Каждая секундибрахиаль несет по одной тонкой удлинённой тонкой пиннуле поочередно по обеим сторонам. Проксимальные брахиалии пропорционально более удлинённые. Стебель в поперечном сечении круглый, либо пятигранный; в проксимальной части стебля членики у ряда форм несколько увеличиваются в диаметре, образуя расширяющуюся к чашечке проксистеллу.

С р а в н е н и е. От остальных сайталокринид отличаются грацильным строением кроны, а также расположением дистальных граней анальным X и RX табличек на одном уровне с радиальным венчиком.

С о с т а в. *Hydriocrinus* Trautschold, 1867, средний-верхний карбон (подольский – кривякинский яруса), Московская синеклиза и Окско-Цнинский вал; пенсильваний (демоинский – вирджильский яруса), Мидконтинент США, верхний карбон (башкирский – московский яруса), Мексика; *Melbacrinus* Strimple, 1939, пенсильваний (миссурийский ярус), Мидконтинент США, ? нижний карбон (биозона *Goniatites*), Германия; *Voskresenskiocrinus* gen. nov., средний карбон, московский ярус, мячковский горизонт, верхний карбон, касимовский ярус, кривякинский – хамовнический горизонты; Московская синеклиза.

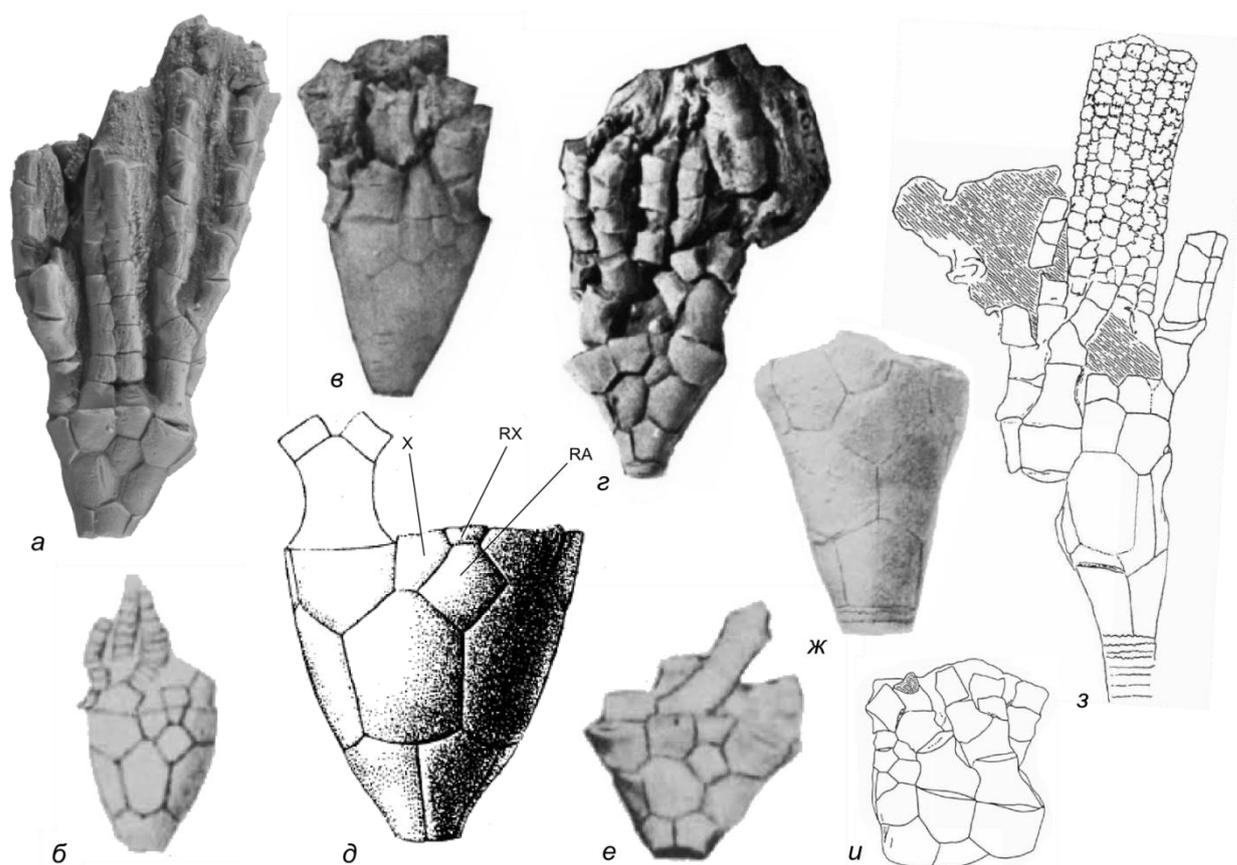


Рис. 6. Сравнение чашечек представителей подсемейства *Hydriocrininae* (а-е) и рода *Elibatocrinus* (ж-и), вид сзади: а – *Voskresenskiocrinus medvedkensis* gen. et sp. nov., экз. ПИН, № 3678/574; б – *Hydriocrinus pusillus* Trautschold, 1867; в – *H. pusillus* Trautschold, 1867; г – *H. turbinatus* Strimple, голотип; д – *H. pusillus* Trautschold, 1867; е – *Melbacrinus americanus* Strimple, 1939, голотип; ж – *Elibatocrinus leptocalyx* Moore, 1940, голотип; з, и – *E. elegans* Strimple et Moore, 1971, паратипы (по Moore, 1940; Strimple, 1939, 1971; Strimple, Moore, 1971; Trautschold, 1867, 1879). Чашечки изображены в разном масштабе. RA, X и RX – обозначение соответствующих анальных табличек.

**З а м е ч а н и я.** По данным “Тритиз” (Moore, Lane, Strimple, 1978) род *Hydriocrinus* произошел от раннекаменноугольного рода сайталокринид *Phacelocrinus*. При этом все более древние виды, отнесенные к роду *Hydriocrinus* (главным образом фаменские) предполагалось отнести к другим родам. Тем не менее, по своему строению этот род является уже специализированным, отличаясь от остальных представителей подсемейства формой стебля и характером ветвления рук.

По положению дистальных граней анальных табличек X и RX род *Voskresenskiocrinus* схож с *Melbacrinus* и *Hydriocrinus*. Сходство родов *Melbacrinus* и *Hydriocrinus* отмечено еще Х. Стримплом (Strimple, 1939). У *Hydriocrinus*, также как и у *Voskresenskiocrinus* вышележащие таблички с внешней стороны образуют серию из двух рядов, однако не образуют столь сильно выраженного мешка. Существуют отличия и в характере ветвления рук (у *Hydriocrinus* 20 рук, в каждом радиусе всегда по одной примибрахиалии; строение дистальных частей рук у рода *Melbacrinus* неизвестно). Относительно недавно род *Melbacrinus* был отнесен к новому семейству *Bridgerocrinidae* (Webster, Lane, 2007).

Подмосковный род *Voskresenskiocrinus* по ряду признаков напоминает род *Elibatocrinus* из одновозрастных отложений Северной Америки (рис. 6, ж-з). Для обоих родов характерно наличие хорошо развитого анального мешка, сходное строение и характер ветвления рук (10 рук, ветвящихся на первых-вторых примибрахиалиях), сходство в строении радиальных фасеток, одинаковые детали в общей морфологии чашечки и стебля. Однако существуют довольно серьезные отличия, прежде всего, в количестве табличек в инфрабазальном венчике, а также положения дистальных граней анальных табличек X и RX (у *Elibatocrinus* три инфрабазалии, кроме того анальная табличка RX несколько выходит за пределы радиального венчика). Анальный мешок *Elibatocrinus* с наружной стороны состоит из более мелких, полигональных, а не прямоугольных табличек (рис. 6, з). Род *Elibatocrinus*, вероятно, произошел от других сайталокринид, а его сходство с представителями подсемейства *Hydriocrininae* обусловлено гомеоморфией. Слияние инфрабазалий и их уменьшение до трех у этого рода – процесс, который можно проследить в эволюции верхнепалеозойских криноидей.

#### **Род *Voskresenskiocrinus* Mirantsev, gen. nov.**

**Н а з в а н и е** р о д а — от г. Воскресенск, Воскресенский район, Московская область.

**Т и п о в о й** в и д: *Voskresenskiocrinus medvedkensis* Mirantsev, sp. nov.

**В и д о в о й** с о с т а в. Типовой вид.

**Д и а г н о з.** Крона высокая, стройная. Чашечка высококоническая, удлиненная; таблички чашечки тонкие, пять вытянутых инфрабазальных табличек составляют примерно ¼ -

1/3 высоты чашечки. Три анальные таблички в составе чашечки, анальная табличка X может быть несколько крупнее остальных, дистальные грани анальных табличек X и RX расположены на одном уровне с радиальным венчиком. Руки ветвятся один раз на первых, реже вторых примибрахиалиях. Стебель в поперечном сечении круглый, наибольшая ширина стебля приходится на его проксимальную часть.

**С р а в н е н и е.** От наиболее близкого рода *Melbacrinus* отличается пропорционально более вытянутой формой чашечки и высоким инфрабазальным венчиком.

**З а м е ч а н и я.** Взрослые экземпляры *Voskresenskicrinus* по общему габитусу чашечки и характеру ветвления рук схожи с представителями рода *Elibatocrinus* из одновозрастных отложений США, но отличаются наличием пяти инфрабазальных табличек и деталями строения анального мешка (дистальные грани анальных табличек X и RX расположены на одном уровне с радиальным венчиком, анальный мешок состоит из более крупных табличек).

### ***Voskresenskicrinus medvedkensis* Mirantsev, sp.nov.**

Табл. II, фиг. 1-3; табл. XVII, фиг. 1б.

*Elibatocrinus*: Mirantsev, Rozhnov, 2012, p. 97.

*Blothrocrinidae* gen. et sp. indet.: Rozhnov, Mirantsev, 2014, fig. 2 (3), fig 3(b).

**Н а з в а н и е в и д а** по названию реки Медведка (Воскресенский район).

**Г о л о т и п** – ПИН, № 5450/57; частично сохранившаяся кроны с проксимальной частью стебля и сохранившимся анальным мешком; Московская область, Воскресенский район, Афанасьевский карьер; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита (табл. II, фиг. 2).

**О п и с а н и е** (рис. 6, а; 33, 3; 34, б). Чашечка высококоническая, дициклическая. Пять инфрабазальных табличек образуют удлиненный инфрабазальный венчик, хорошо заметный сбоку. Базалии крупные, слегка вытянутые. Радиальные фасетки занимают всю ширину радиалей. Руки ветвятся один раз на первых-вторых примибрахиалиях. Примибрахиалии высокие. Секундибрахиалии слабоклиновидные. Пиннулы тонкие, удлиненные. Три анальные таблички в составе чашечки, наиболее крупная из которых X, и две поменьше, примерно одинакового размера – RA и RX, расположенные друг под другом. Дистальные грани анальных табличек X и RX находятся на одном уровне с радиальным венчиком. Анальный мешок цилиндрический, удлиненный, состоит из нескольких серий табличек, по высоте ниже дистальных концов рук. Со стороны интеррадиуса CD, к дистальной грани каждой из анальных табличек X и RX примыкает серия наиболее крупных табличек анального мешка. Поверхность

табличек гладкая. Стебель в поперечном сечении круглый, в проксимальной части несколько расширяется.

Одна из чашечек является аберрантной (5350/56, рис. 33, 3; табл. II, фиг. 1): в базальном венчике семь дополнительных табличек. Более детально анализ данного экземпляра дан в главе “Аберрации”.

**Р а з м е р ы**, в мм. Знак “\*” означает, что экземпляр деформирован и его реальный размер мог отличаться от указанного.

Экз., №	H	L	s	HI	LI	HB	LB	HR	LR	HI/H	H/L
голотип	11.3	13.6*	4.2	3.2	3.1	5	4.3	3.7	5	0.28	0.83
5462/56	9.44	8.25	3.6	3.1	2.6	4.3	3.1	3.2	3.7	0.33	1.14
3678/574	5.4	6.3	2.1	1.5	1.6	2.4	1.8	2.5	1.8	0.28	0.86

**И з м е н ч и в о с т ь**. Наблюдаются вариации, связанные с числом примибрахиалей (от одной до двух) у разных экземпляров. У молодых форм брахиалии удлиненные, и руки имеют слегка зигзаговидную форму, базалии пропорционально несколько меньше, наиболее крупные таблички в составе чашечки – радиалии (табл. II, фиг. 2а). В ходе онтогенеза у взрослых форм членики рук замедляются в росте в длину, пропорционально уменьшаясь, и наиболее крупными табличками в составе чашечки становятся базалии (табл. II, фиг. 3а).

**М а т е р и а л**. Более 10 чашечек и фрагментов крон из разных местонахождений (Афанасьевский карьер, ст. Шиферная, отвалы карьера). Экземпляры данного вида встречены в 52 (табл. XVII, фиг. 1б), а также в 56 слоях (табл. II, фиг. 1-2).

#### СЕМЕЙСТВО BLOTHROCRINIDAE MOORE ET LAUDON, 1943

**Д и а г н о з** (по Арндт, Геккер, 1964; Moore, Laudon, 1943; Moore, Lane, Strimple, 1978, Webster, Angiolini, Tintori, 2009 с изменениями). Крона высокая, цилиндрическая или расширенная в верхней части. Чашечка коническая. В составе инфрабазального венчика пять табличек, инфрабазалии удлиненные, видны сбоку. Радиальные артикулярные фасетки по ширине совпадают с радиалиями, несут валик (поперечный гребень) и лигаментные ямки. Три анальные таблички в составе чашечки. Анальный мешок хорошо развит, высокий, цилиндрический. Руки обычно однорядные, но, по-видимому, могли быть двурядными, ветвятся изотомически многократно, реже один раз; пиннулы хорошо развиты. Брахиалии низкие, клиновидные. Стебель в поперечном сечении круглый.

**Т и п о в о й р о д**. *Blothrocrinus* Kirk, 1940, p. 321; Миссисипий (Киндерхукский – Осейджский отделы) США; нижний карбон (турне) Англия, Африка (Марокко), Северный Казахстан.

С о с т а в. *Agnostocrinus* Webster et Lane, 1967; *Blothrocrinus* Kirk, 1940; *Carcinocrinus* Laudon, 1941; *Culmicrinus* Jaekel, 1918; *Fefeoocrinus* Wright, 1951; *Huqficrinus* Webster, Angiolini et Tintori, 2009; *Moscovicrinus* Jaekel, 1918; *Nebraskacrinus* Moore, 1939; *Neverovocrinus* Mirantsev, gen. nov.; *Nizhnekotlovicrinus* Mirantsev, gen. nov.; *Pegocrinus* Kirk, 1940; *Ulrichicrinus* Springer, 1926; *Woodocrinus* de Koninck, 1854.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Миссисипская подсистема – нижняя пермь США; нижний карбон (намюрский ярус) Европы (Англия, Германия); средний – верхний карбон (московский – касимовский яруса) Московской синеклизы и Окско-Цнинского вала, (?) нижняя пермь (вольфкампский ярус) Индонезии, пермь Омана, пермь Австралии, нижний карбон Казахстана.

З а м е ч а н и я. Установленный в “*Treatise..*” (Moore, Lane, Strimple, 1978) диагноз является явно недостаточным для определения семейства. Так, например не очень ясно как отделять некоторых представителей *Scytalocrinidae* и некоторых других кладид от *Blothrocrinidae*. В качестве отличий *Scytalocrinidae* от *Blothrocrinidae* приводились более удлиненная крона и неветвящиеся руки (Арендт, 1981). Однако, у ряда родов рассматриваемых в “*Treatise..*” как сайталокринины руки многократно ветвятся. Неполнота диагнозов обоих семейств приводит к нечеткому пониманию систематического положения отдельных таксонов, которые перемещались из одного семейства в другое. Особенно это касается верхнекаменноугольных таксонов, в частности род *Elibatocrinus* Moore, 1940 был первоначально описан как представитель *Blothrocrinidae* (Moore, Laudon, 1943; Strimple, 1975b; Moore, Lane, Strimple, 1978), а в дальнейшем в ряде работ помещен в состав *Scytalocrinidae* (Strimple, 1961; Strimple, Moore, 1971a) без особых обоснований. Род *Pegocrinus* Kirk, 1940 в настоящей работе перемещен из *Scytalocrinidae* в *Blothrocrinidae*, поскольку морфологически схож с родом *Moscovicrinus*, отличаясь от последнего пропорциями в табличках чашечки.

Ранее отмечалось, что блотрокринины представляют собой сборное семейство, поскольку у ранних форм из низов карбона брахиалии клиновидные, а первое ветвление происходит на более высоких примибрахиалиях (на вторых и выше) чем у большинства верхнекаменноугольных форм у которых брахиалии прямоугольные (Webster, Angiolini, Tintori, 2009). В действительности, у подмосковных экземпляров *Moscovicrinus* клиновидность брахиалей менее выражена, однако она более выражена у *Pegocrinus*. Кроме того на многих экземплярах *Pegocrinus* ветвление происходит на третьих примибрахиалиях, что ранее не отмечалось. Тем не менее, в дальнейшем необходима более детальная ревизия этой группы, а также всего надсемейства.

#### **Род *Neverovocrinus* Mirantsev, gen. nov.**

Н а з в а н и е р о д а по неверовской свите.

Т и п о в о й в и д *N. decadoramosus* Mirantsev, sp. nov.; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита; Московская синеклиза.

Д и а г н о з. Чашечка коническая. Инфрабазальный венчик вытянутый, виден сбоку. Радиальные артикулярные фасетки занимают всю поверхность радиальной таблички. Радиальные таблички наибольшие в составе чашечки; их длина примерно в два раза превосходит высоту. Три анальные таблички. Руки однорядные, в проксимальной части ветвятся изотомически один раз на первых примибрахиалиях. Примибрахиали высокие, аксилярные. Стебелевая фасетка круглая. Стебель круглый, массивный, гетероморфный.

С р а в н е н и е. От наиболее близких родов *Moscovicrinus* и *Pegocrinus* отличается присутствием только одной примибрахиали, а также отсутствием дальнейших ветвлений (отличия от *Moscovicrinus*), и, обычно, пропорционально более крупными базалиями и относительно прямыми секундибрахиалиями (отличия от *Pegocrinus*).

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

### ***Neverovocrinus decadoramosus* Mirantsev, sp. nov.**

Табл. III, фиг. 1а; табл. IV, фиг. 1-3.

Н а з в а н и е в и д а по десяти ветвлениям рук.

Г о л о т и п – ПИН № 5348/52-а почти полностью сохранившаяся крона с проксимальной частью стебля хорошей сохранности. Справа от этой кроны сохранилась несколько смятая крона со стеблем (экз. ПИН № 5348/52-б), относящаяся, по-видимому, *Texascrinus schmitowi* (Yak.). Отвалы шахт Серпуховского радиуса Московского метрополитена (ст. Чертановская); касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита, сборы В.Л. Карчевского (табл. III, фиг. 1а).

О п и с а н и е. Чашечка конической формы, умеренно вытянутая, с удлинненными инфрабазалиями, видными сбоку. Ширина конической чашечки в районе дистального края радиального венчика приблизительно равна ее высоте. У голотипа таблички чашечки не столь выпуклы, чем у паратипа ПИН № 5362/35. Три анальные таблички. Анальная табличка X соизмерима или несколько больше (у голотипа), чем радиальная табличка. Строение анального мешка неизвестно. Первые примибрахиалии являются аксилярными, их высота приблизительно в полтора раза больше последующих секундибрахиалей. Проксимальные секундибрахиалии слабклиновидной формы с шириной приблизительно в два раз превышающей высоту. Далее брахиалии постепенно становятся пропорционально более низкими. Самые дистальные части рук не сохранились, однако на одной из ветвей сохранилось не менее 80 секундибрахиалей (табл. III, фиг. 1а). Длина одной пиннулы в среднем в двадцать

раз превышает высоту брахиалии. Скульптура в виде мелкой грануляции присутствует на табличках чашечки и брахиалиях. Ширина стеблевой фасетки примерно в три раза меньше наибольшей ширины чашечки. Стебель круглый, массивный (табл. IV, фиг. 2а-г), в проксимальной части гетероморфный, осевой канал пятилопастной.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская; Московская синеклиза; единично.

**М а т е р и а л.** Помимо голотипа, чашечка с проксимальными частями рук и стеблем, а также часть кроны с фрагментом стебля (№ 5450, незакаталог.) из Афанасьевского карьера и фрагмент чашечки крупного экземпляра с отвалов карьера у ст. Шиферная (ПИН, экз. № 3678/776).

### **Род *Nizhnekotlovicrinus* Mirantsev, gen. nov.**

**Н а з в а н и е р о д а** по названию бывшей деревни Нижние Котлы, вошедшей в состав г. Москвы.

**Т и п о в о й в и д.** *N. grandis* Mirantsev, sp. nov.; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита; Московская синеклиза.

**Д и а г н о з.** Чашечка коническая. Инфрабазальный венчик вытянутый, виден сбоку. Радиальные артикулярные фасетки занимают всю ширину радиалей. Радиальные таблички наибольшие в составе чашечки; их длина примерно в два раза превосходит высоту. Три анальные таблички. Руки однорядные, в проксимальной части (дистальная часть неизвестна) ветвятся изотомически два раза: первый раз на первых примибрахиалиях, второй – на вторых секундибрахиалиях. Примибрахиалии крупные, широкие. Стебелевая фасетка круглая.

**С р а в н е н и е.** От наиболее близкого и, вероятно, предкового рода *Moscovicrinus* отличается присутствием только одной примибрахиали, наличием не менее 20 ветвей рук (по четыре в каждом радиусе), пропорционально меньшими базалиями (и, как следствие, меньшим показателем H/W чашечки) и более гладкими, а не выпуклыми табличками чашечки.

**В и д о в о й с о с т а в.** Типовой вид.

### ***Nizhnekotlovicrinus grandis* Mirantsev, sp. nov.**

Табл. V, фиг. 1-2.

**Н а з в а н и е в и д а** от лат. “grandis” - большой.

**Г о л о т и п** – ПИН № 5362/36; чашечка с проксимальной частью стебля хорошей сохранности; отвалы шахт Серпуховского радиуса Московского метрополитена (ост. Нижние

Котлы); касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита, сборы С.В. Гришина (табл. V, фиг. 1).

**О п и с а н и е.** Чашечка умеренно конической формы с вытянутым инфрабазальями, видными сбоку. Ширина чашечки в районе дистального края радиального венчика немного превышает ее высоту. В составе инфрабазального венчика пять табличек. Радиальные таблички наиболее крупные в составе чашечки. У наименьшего экземпляра (ПИН № 3678/628) таблички чашечки выпуклы несколько сильнее, чем у двух других более крупных экземпляров (табл. IV, фиг. 1-2). В составе чашечки три анальные таблички. анальная табличка X крупная, примерно одинакового размера с радиальной. У голотипа анальная табличка X в проксимальной части касается только небольшой гранью базаль CD (табл. IV, фиг. 1a), в отличие от паратипа (экз. ПИН № 5348/59; табл. IV, фиг. 2a). Строение анального мешка неизвестно. Руки ветвятся изотомически. Первые примибрахиалии являются аксилярными. Их ширина приблизительно в полтора раза больше высоты у голотипа и паратипа; размер сопоставим с радиальными табличками. Последующее ветвление происходит на вторых секундибрахиалиях. Далее высота брахиалей медленно уменьшается. Брахиалии прямоугольные. На экз. ПИН № 3678/628 присутствует не менее 10 теритибрахиалей. Дальнейшее ветвление рук неизвестно. Скульптура в виде продольных ребрышек присутствует на некоторых брахиалиях у экз. ПИН № 3678/628. Стебелевая фасетка круглая, сохранившийся отпечаток осевого канала, по-видимому, пятилопастной (табл. IV, фиг. 1в). Ширина стеблевой фасетки в три раза меньше наибольшей ширины чашечки. Строение стебля неизвестно.

*Nizhnekotlovicrinus* являются наиболее крупными кладидными морскими лилиями с конической чашечкой из хамовнического комплекса. Размер чашечки голотипа сопоставим со средними размерами *Moscovicrinus multiplex* из мячковско-кревякинского комплекса. Паратип (экз. ПИН № 5348/59) несколько деформирован, однако, судя по размерам отдельных табличек чашечки, несколько превышает голотип.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская; Московская синеклиза; единично.

**М а т е р и а л.** Помимо голотипа, раздавленная чашечка с проксимальной частью рук из отвалов метро (экз. ПИН № 5348/59) отвалы шахт Серпуховского радиуса Московского метрополитена (ост. Нижние Котлы), а также немного окатанная часть кроны, без дистальной части рук (экз. ПИН № 3678/628) несколько меньшей величины; Московская область, Воскресенский район, ст. Шиферная, отвалы карьера.

**З а м е ч а н и я.** Ввиду не инсигтного происхождения голотипа и паратипов (голотип и паратипы собраны с отвалов) нельзя с полной уверенностью установить их возраст. В ходе многочисленных раскопок и поиска с поверхности в разных потенциальных местонахождениях

пока не удалось обнаружить дополнительных экземпляров. Вполне вероятно, что к данному виду могут относиться отдельные изолированные стебли крупных морских лилий, нередко встречающиеся в неверовской толще Афанасьевского карьера. Тем не менее, стоит отметить, что данные стебли обладают, как правило, округлым осевым каналом, а не пятилопастным. Также имеется указание на находку крупной кроны в неверовской толще Афанасьевского карьера со сходной дихотомией рук (С.В. Гришин, устное сообщение). Принадлежность к неверовской свите голотипа и паратипов основана на сходной литологии вмещающей породы.

#### СЕМЕЙСТВО BRIDGEROCRINIDAE WEBSTER ET LANE, 2007

Типовой род - *Bridgerocrinus* Laudon et Severson, 1953, p. 618.

Д и а г н о з (по Webster, Lane, 2007, с изменениями). Крона стройная, удлинённая, цилиндрическая, до слегка грушевидной. Чашечка у примитивных форм коническая, становится умеренно чашевидной у продвинутых форм, таблички обычно неорнаментированные, швы между табличками могут, как быть ровными, так и глубокими, три анальные таблички у примитивных форм, и одна у продвинутых форм. Радиальные фасетки по ширине меньше радиалии, горизонтальные до слегка пологих, наклонённых наружу. Рук обычно 10 или больше у примитивных форм, и 10 у продвинутых форм. Примибрахиалии сильно удлинённые, могут быть неодинакового размера, у примитивных форм две примибрахиалии, у продвинутых форм одна; секундибрахиалии могут быть как удлинёнными, так и короткими. Брахиалии слегка клиновидной формы, проксимально, как правило, имеют медиальный гребень, дистально округлые или поперечно угловатые, несут поочередно с каждой из сторон дистального края брахиалии. Тегмен высокий, состоит из нескольких рядов шестиугольных табличек. Стебель круглый, гетероморфный.

С о с т а в. *Bridgerocrinus* Laudon et Severson, 1953; *Derhorethocrinus* Webster et al., 2003; *Eireocrinus* Wright, 1951; *Ekteinocrinus* Webster et Lane, 2007; *Gaelicrinus* Ausich et Sevastopulo, 2001; *Gracilicrinus* Mirantsev, gen. nov.; *Maevicrinus* Ausich et Sevastopulo, 2001; *Mixocrinus* Haude et Thomas, 1992.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Девон, франкий ярус, штат Нью-Йорк, США; фаменский ярус, западный Китай, Англия, и западная часть США; (?) нижний карбон, миссисипий, США; турнейский ярус Германия, Иран и (?) Ирландия; верхний карбон, касимовский ярус, Московская синеклиза; пермь, артинский ярус, западная часть США.

З а м е ч а н и я. Одним из признаков для объединения ряда таксонов в новое семейство стало наличие удлинённых примибрахиалей. Удлинённые и стройные брахиалии (в том числе и примибрахиалии) характерны, главным образом, для ювенильных особей кладидных морских

лилий. Их присутствие у взрослых особей нескольких различных родов девонских, каменноугольных и пермских морских лилий может быть объяснено педоморфозом. Поэтому, вполне вероятно, что данное семейство является полифилитичным. Род *Melbacrinus* Strimple, 1939 в данной работе отнесен в состав нового подсемейства *Hydriocrininae*.

#### **Род *Gracilicrinus* Mirantsev, gen. nov.**

Название рода от греч. "*gracilis*" - стройный.

Типовой вид. *G. chertanovoensis* Mirantsev, sp. nov.; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита; Московская синеклиза.

Диагноз. Морские лилии мелких размеров, крона стройная, чашечка конической формы, инфрабазальный венчик небольшой, вытянутый, виден сбоку. Стеблевая фасетка круглая, занимает приблизительно до 1/2 ширины инфрабазального венчика. В составе чашечки три анальные таблички. Радиальные таблички наибольшие в чашечке; их ширина превосходит высоту. Радиальные артикулярные фасетки по ширине меньше радиалей, наклонены наружу. Анальный мешок хорошо развит, цилиндрической формы, состоит из серии полигональных табличек. Руки ветвятся один раз на первых примибрахиалиях, примибрахиалии и проксимальные секундибрахиалии удлинённые и стройные. Стебель круглый, гетероморфный.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Ekteinocrinus* отличается более вытянутой формой чашечки и наличием трех, а не одной анальных табличек в составе чашечки.

Видовой состав. Типовой вид.

#### ***Gracilicrinus chertanovoensis* Mirantsev, sp. nov.**

Табл. VI, фиг. 1-4.

Название вида по типовому местонахождению.

Голотип – ПИН № 5362/71; крона с проксимальной частью стебля хорошей сохранности; отвалы шахт Серпуховского радиуса Московского метрополитена (ст. Чертановская); касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита, сборы С.В. Гришина (табл. VI, фиг. 1).

Описание. Чашечка дициклическая, конической формы, инфрабазальный венчик вытянутый, невысокий, виден с боку, состоит из пяти табличек. Стеблевая фасетка округлой формы, широкая. Базальная табличка CD трапециевидной формы, несколько крупнее остальных базалей. Радиальные таблички наиболее крупные в составе чашечки. Радиальные артикулярные фасетки по своей ширине меньше ширины радиалей, наклонены наружу. Три анальные таблички примерно одинакового размера. Анальный мешок сохранился у голотипа и паратипа

(экз. № 5348/108). У голотипа анальный мешок сохранился в распрямленном виде (табл. VI, фиг. 1); у паратипа – спирально свернут (табл. VI, фиг. 3). Анальный мешок состоит из нескольких рядов шестиугольных табличек. Таблички чашечки гладкие; на некоторых экземплярах присутствует скульптура в виде слабовыраженной грануляции, различимая при увеличении (табл. VI, фиг. 2-3). Руки ветвятся изотомически один раз на первых примибрахиалиях. Примибрахиалии удлиненные, стройные, у крупных экземпляров (например, у голотипа) их длина примерно равна длине чашечки, у молодых экземпляров длина примибрахиалей несколько превышает высоту чашечки. Секундибрахиалии относительно высокие, прямые. На каждой секундибрахиалии расположено поочередно по одной массивной пиннуле (табл. VI, фиг. 1). На наиболее полно сохранившейся ветви руки у голотипа присутствует 14 секундибрахиалей. Самая проксимальная часть стебля сохранилась у голотипа. Стебель круглый, в проксимальной части гетероморфный, осевой канал пятилопастной.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита; Московская синеклиза.

**М а т е р и а л.** Помимо голотипа еще четыре чашечки (некоторые с проксимальными частями рук) из отвалов метро г. Москва.

#### СЕМЕЙСТВО ANOBASICRINIDAE STRIMPLE, 1962

**Т и п о в о й р о д.** *Anobasicrinus* Strimple, 1961; страница 115.

**Д и а г н о з.** Крупные морские лилии. Чашечка от высококонической без базальной вогнутости до блюдцевидной, с хорошо выраженной базальной вогнутостью. Базальные таблички обычно меньше радиальных; базальный венчик может быть разделенным (отдельные таблички могут не соприкасаться друг с другом) за счет контакта радиальных и инфрабазальных табличек. Радиальные артикулярные фасетки пенепленарные. Три анальные таблички. Анальный мешок крупный, немного ниже высоты рук, состоит из больших полигональных табличек, шаровидной формы либо грибовидной формы с окаймляющим рядом из уплощенных латерально или медиально краевых шипов на вершине тегмена. Руки ветвятся изотомически на начальных ветвлениях, и могут ветвиться эндотомически на более поздних ветвлениях. Руки однорядные, членики рук гиперпиннульные. Стебель широкий, гетероморфный, либо мономорфный со слегка расширенной проксимальной частью, в поперечном сечении круглый; осевой канал пятилопастной.

**С о с т а в.** *Anobasicrinus* Strimple, 1961, пенсильваний (морпуанский - миссурийский ярусы), Мидконтинент США; *Parasciadiocrinus* Mirantsev et Arendt, 2013, верхний карбон (касимовский ярус), Московская синеклиза; ? *Schistocrinus* Moore et Plummer, 1940, пенсильваний (демойнский – миссурийский ярусы), Мидконтинент США; *Sciadiocrinus* Moore

et Plummer, 1940, пенсильваний, (демойнский – вирджильский яруса), Мидконтинент США; *Synphocrinus* Trautschold, 1881, средний – верхний карбон (московский – касимовский ярусы), Московская синеклиза, нижняя пермь (вольфкампский ярус), Невада, США.

**С р а в н е н и е.** К анобазикринидам, вероятно, наиболее близки нижнекаменноугольные *Cercidocrinidae*, являющиеся, по-видимому их предками (Strimple, 1961). От церкидокринид, анобазикриниды отличаются менее выраженной эндотомией в ветвлении рук и более удлиненными брахиалиями с гиперпиннуляцией.

**Р а с п р о с т р а н е н и е:** Пенсильваний – нижняя пермь, США; средний - верхний карбон, Московская синеклиза.

**З а м е ч а н и я.** Рассматриваемые ранее как анобазикриниды рода *Haeretocrinus* и *Terpnocrinus* (Strimple, Moore, 1971), демонстрирующие некоторое сходство с типовым родом в строении анального мешка, обладают обычными однопиннульными руками, и относятся к отдельной группе кладидных криноидей (в более поздних работах (Moore, Lane, Strimple, 1978) род *Haeretocrinus* был включен в состав семейства *Scytalocrinidae*). Род *Synphocrinus* является наиболее примитивным в семействе, сохранившим исходную коническую форму чашечки (Strimple, 1969).

Род *Schistocrinus* был рассмотрен в качестве младшего синонима к роду *Sciadiocrinus*, на основе сходства в строении артикулярных фасеток радиальных табличек, тегмена и рук (Lewis, Strimple, 1990). Пэбиан и Рашлоу (Pabian, Rushlau, 2002), разделили оба рода, указав на отличия в форме и строении отдельных элементов чашечки. Однако, как можно видеть на примере описываемого вида, в зависимости от возраста, эти параметры могут изменяться (рис. 11). Поскольку типовой вид рода *Schistocrinus* известен только по одной чашечке без рук, (руки известны у других видов, отнесенных к этому роду) то нельзя с уверенностью говорить о синонимии с родом *Sciadiocrinus*.

### **Род *Parasciadiocrinus* Mirantsev et Arendt, 2013**

**Т и п о в о й в и д:** *Parasciadiocrinus lancetospinosus* Mirantsev et Arendt, 2013.

**В и д о в о й с о с т а в.** Типовой вид.

**Д и а г н о з.** Чашечка низкая, блюдцевидная; базальные таблички небольшие, не контактируют друг с другом, либо соприкасаются в одной точке (рис. 13); у взрослых экземпляров проксимальные концы табличек чашечки всех венчиков входят в состав базальной полости. Анальный мешок грибовидный, значительно суженный снизу, с крупным анальным отверстием, широкий и уплощенный сверху, состоящий из многочисленных полигональных табличек, периферийно окаймленных сжатыми латерально краевыми шипами в форме лопастей.

Руки ветвятся изотомически. В каждом радиусе расположено обычно по одному примибрахиальному членику (реже в радиусе А может быть две примибрахиали); число секундибрахиалей от трех до пяти, в дальнейшем характер ветвлений сильно варьируется, даже в пределах одной ветви. Членики рук гиперпиннульные. Стебель в поперечном сечении широкий, круглый, гетероморфный.

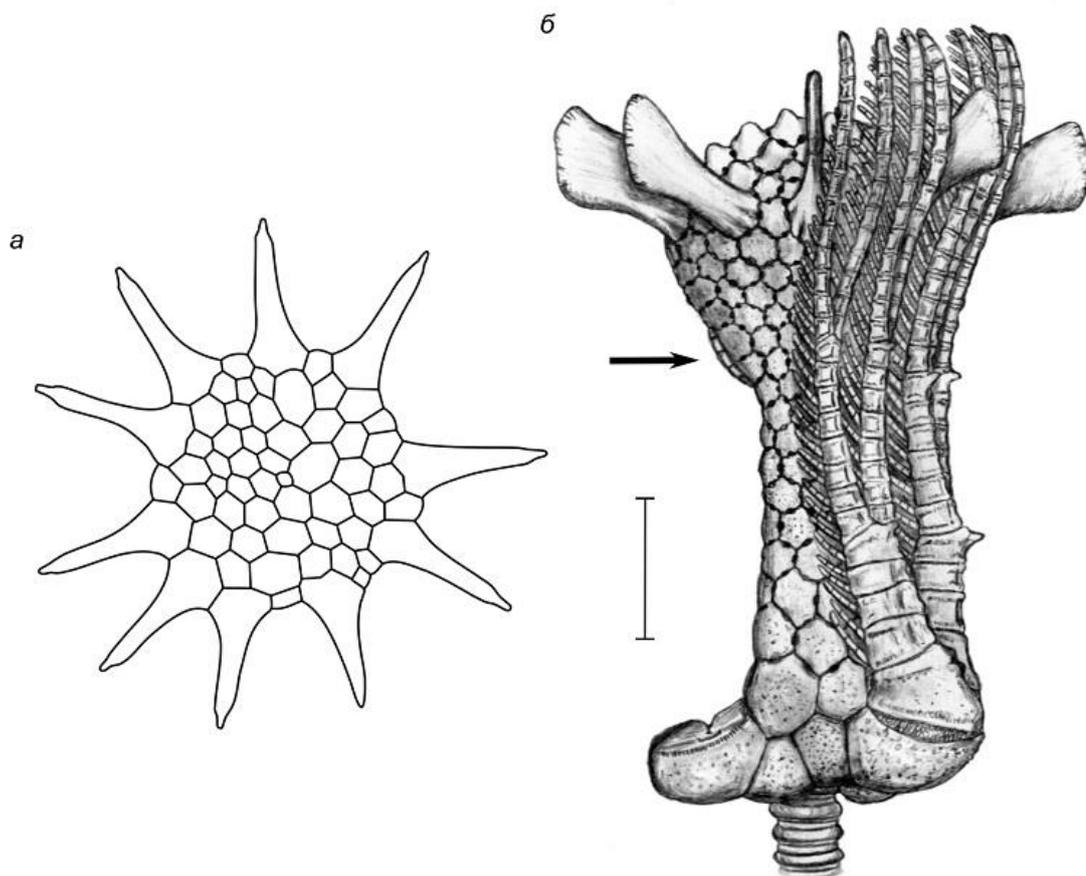


Рис. 10. Реконструкция тегмена (а – вид сверху) и кроны (б – вид сзади) взрослого экземпляра *Parasciadiocrinus lancetospinosus* Mirantsev et Arendt, 2013. Для показа строения тегмена рука в радиусе D удалена. Стрелочкой отмечено положение анального отверстия. Длина масштабного отрезка – 10 мм (Миранцев, Арендт, 2013).

**С р а в н е н и е.** От рода *Sciadiocrinus* отличается латерально а не медиально уплощенными краевыми шипами, наличием шиповидных отростков на брахиалиях, незамкнутым периферическим кольцом из краевых шипов, а также отсутствием зубчиков на поперечном валике.

***Parasciadiocrinus lancetospinosus* Mirantsev et Arendt, 2013**

Табл. XI, фиг. 1-2; табл. XII, фиг. 1-2.

*Scaphiocrinus tuberculatus*: Иванов, 1926, с. 176, [nomen nudum].

*Pirasocrinidae* gen. nov.: Mirantsev, Rozhnov, 2012, p. 97.

*Parasciadiocrinus lancetospinosus*: Миранцев, Арендт, 2013, с. 17., рис. 1-3, 4 (в-о), табл. III-IV.

Г о л о т и п – ПИН, 5348/32; крона хорошей сохранности, с частично сохранившимся анальным мешком; г. Москва, ст. метро Чертановская, р. Чертановка (отвалы Серпуховского радиуса метростроя); верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

О п и с а н и е (рис. 10; 11; 12; в-о; 13). Крона обратно грушевидная (рис. 10, б). При сомкнутых руках на уровне крышечки ее ширина почти вдвое превышает ширину дистального края чашечки. Чашечка низкая, блюдцевидная с базальной вогнутостью. Таблички чашечки выпуклые. Инфрабазальный венчик, расположенный внутри базальной вогнутости у взрослых форм, состоит из пяти прямых либо слегка вогнутых примерно одинаковых по размеру табличек. Базальный венчик разомкнутый состоит из пяти небольших треугольных, выпуклых табличек, разделенных по бокам, причем в разной степени внедряющимися между ними проксимальными частями радиалей и дистальными частями инфрабазалей. Радиальные таблички крупные.

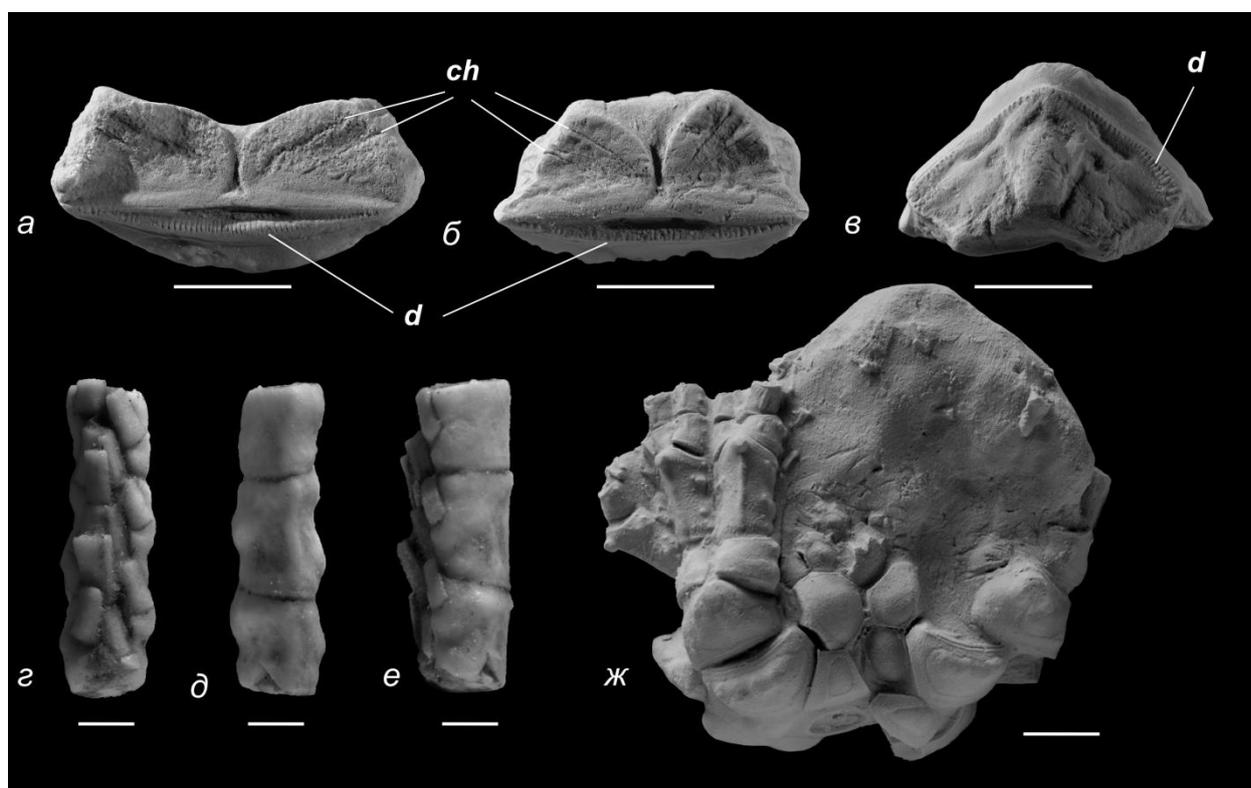


Рис. 11. Детали строения рук *Parasciadiocrinus lancetospinosus* Mirantsev et Arendt, 2013: а – экз. ПИН № 3678/4999, радиальная табличка, вид сверху, Московская обл., Ст. Шиферная; б-в – экз. ПИН № 3678/4998, первая примибрахиаль, б – вид снизу, в – вид сверху, Московская

обл., Ст. Шиферная; г-е – экз. ПИН № 5362/29-1, часть руки из трех брахиалей, г – изнутри, д – снаружи, е – сбоку, Московская обл., Афанасьевский карьер; ж – экз. ПИН № 3678/5003, часть кроны со сросшимися вторыми секундибрахиалиями, ?Москва, отвалы метро; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита; длина масштабных отрезков – 5 мм для а, б, в, ж и 1 мм для г, д, е. Условные обозначения: ch – каналы; d – зубчики (Миранцев, Арент, 2013).

Радиальные фасетки занимают почти всю ширину радиалии, плоские, в отличие от пирасокринид без глубоких латеральных желобков, простирающихся от каждого из концов поперечного валика к межмышечному валику. Плоские мышечные участки, с обеих сторон длинного, узкого межмышечного валика, рассечены несколькими неглубокими прямыми каналами (рис.11, а-б). Однако, в отличие от рода *Sciadiocrinus* (Lewis, Strimple, 1990), каналы менее выражены и, как правило, редко сохраняются на табличках. Зубчики хорошо развиты, крупные, удлиненные; также как и у рода *Sciadiocrinus* и в отличие от пирасокринид, наиболее развитые зубчики расположены на внешней стороне лигаментного валика, обычно занимая всю область между лигаментной ямкой и внешним краем фасетки (рис.11, а-в). На поперечном валике зубчики отсутствуют.

Руки ветвятся изотомически, по крайней мере, на первых трех ветвлениях. На большинстве экземпляров, с сохранившимися руками имеется по восемь ветвей в каждой руке, однако, судя по сопоставлению размеров отдельных сохранившихся фрагментов рук экз. № 5362/29, число ветвлений могло быть больше, по крайней мере, на один порядок, т.е. до 80 ветвей (по 16 ветвей в каждом радиусе). Дистальная часть рук при этом немного превышала высоту тегмена. На большинстве экземпляров имеется по одной примибрахиали, являющейся соответственно аксилярю. На одном из экземпляров (№ 3678/5004) в радиусе А имеется две примибрахиали. Секундибрахиалей обычно три-пять, трибрахиалей – пять-девять, тетрабрахиалей – не менее 12. На самой маленькой кроне (экз. 3678/5000) отдельные ветви рук в радиусах С, D и E сохранились полностью (табл. XI, фиг. 2).

На брахиалиях, особенно дистальных, имеются небольшие гребни (рис. 11 г-е), аксилярные членики несут шипы, зачастую хорошо развитые. Руки гиперпиннульные (рис. 11 г-е). На аксилярных члениках (кроме примибрахиали) располагается по одной, либо по две пиннулы. На других брахиальных члениках располагаются обычно поочередно по одной пиннуле с каждой стороны, либо две пиннулы с одной стороны и одна с противоположной. Членики пиннул удлиненные.

Анальный мешок грибовидной формы. Его длина, судя по всему, немного уступает длине рук. Краевые шипы латерально уплощены, у молодых форм относительно короткие и

массивные (рис. 12 б-в), с ростом дистально расширяются, приобретая форму лопасти, пропорционально утончаясь (рис. 12 и-о). На тегмене присутствуют, как правило, 10 краевых шипов. Краевые шипы не образуют замкнутое периферическое кольцо, как у *Sciadiocrinus* (Lewis, Strimple, 1990; рис. 4) и у большинства пирасокринид (например, у рода *Plaxocrinus*), зачастую разделяясь между собой другими табличками анального мешка (рис. 10а; табл. XI, фиг. 1в; табл. XII, фиг. 2в).

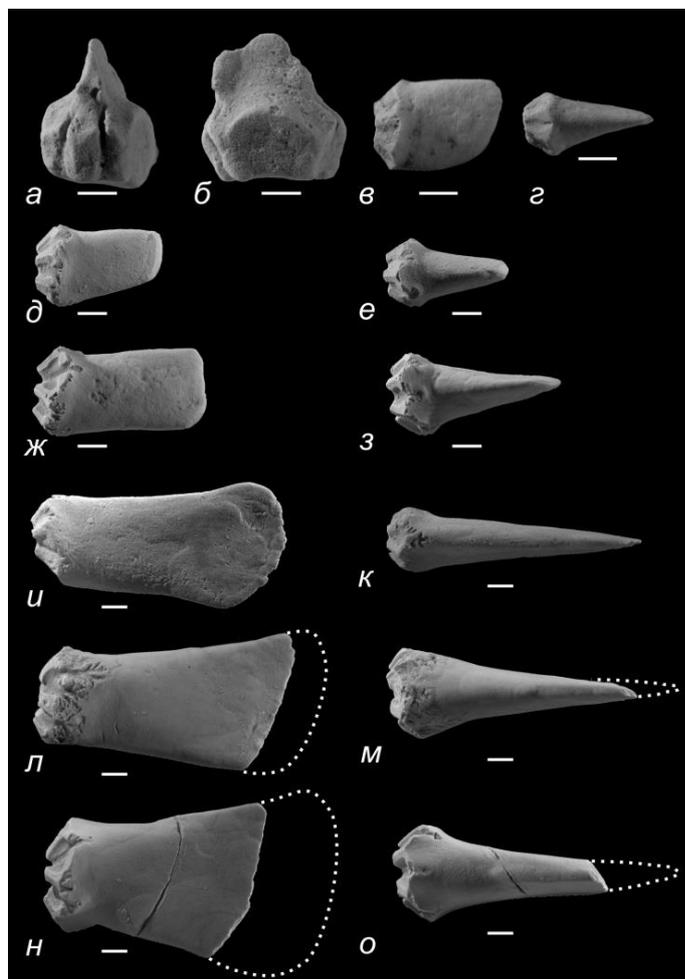


Рис. 12. А-б – экз. ПИН № 5362/31, табличка ?*Synphocrinus* sp. из терминальной части тегмена, Московская обл., Домодедовский район, с. Новленское, мячковский горизонт, коробчеевская свита; в-о краевые шипы *Parasciadiocrinus lancetospinosus* Mirantsev et Arendt, 2013: в, д, ж, и, л, н – вид сбоку, г, е, з, к, м, о – вид сверху (в, г – экз. ПИН № 5450/3, Московская обл., Афанасьевский карьер; д, е – экз. ПИН № 5450/4, Московская обл., Афанасьевский карьер; ж, з – экз. ПИН № 3678/832, Московская обл., Ст. Шиферная; и, к – экз. ПИН № 5450/5, Московская обл., Афанасьевский карьер; л, м – экз. ПИН № 3678/833, Московская обл., Ст. Шиферная; н, о – экз. ПИН № 3678/834, Московская обл., Ст. Шиферная; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита;) (Миранцев, Арентдт, 2013).

Крышечка анального мешка в отличие от большинства пирасокринид не плоская, а куполообразная, состоит из 30 – 40 (у взрослых форм) толстых, звездчатых многоугольных (чаще всего шестиугольных) табличек. Каждая из табличек крышечки в средней части возвышается и несет бугорок или небольшой выступ. По краям каждой из табличек тегмена, в том числе и на краевых шипах, имеются отверстия для каналов. У края отверстия, на внешней поверхности таблички, каналы разветвляются (рис. 10 ж-м). Подобного рода структуры описаны у *Anobasicrinus* (Strimple, 1961). Анальное отверстие расположено в средней части

тегмена со стороны радиуса E – интеррадиуса AE, окаймлено 10-11 крупными табличками и прикрыто значительно более мелкими (0,5 – 1 мм) тегменальными табличками внутри периферического кольца. Стебель массивный, круглый, гетероморфный. Осевой канал пятилопастной. Скульптура в виде бугорков присутствует на большинстве экземпляров, особенно заметна на радиальных табличках и проксимальных члениках рук.

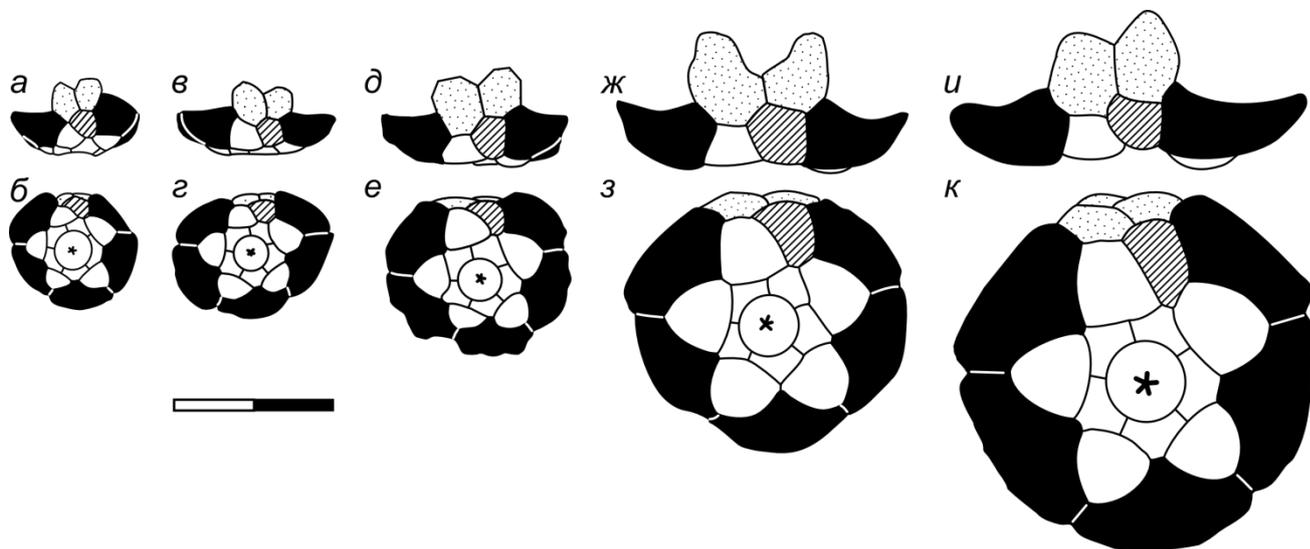


Рис. 13. Стадии возрастной изменчивости чашечек *Parasciadiocrinus lancetospinosus* Mirantsev et Arendt, 2013, показывающие постепенное появление базальной вогнутости; а, в, б, ж, и – вид сзади; б, г, е, з, к – вид снизу; а, б – экз. ПИН № 3678/5000; в, г – экз. ПИН № 5362/30; д, е – экз. ПИН № 5348/34; ж, з – экз. ПИН № 5348/33; и, к – голотип, экз. ПИН № 5348/34. Длина масштабного отрезка – 10 мм (Миранцев, Арентдт, 2013, с измен.).

**И з м е н ч и в о с т ь.** Внутривидовая изменчивость проявляется в порядке ветвления рук. Возрастная изменчивость связана главным образом с изменением формы чашечки. Для молодых экземпляров характерна слабовыраженная базальная вогнутость, в то время как для взрослых экземпляров характерна низкая, блюдцевидная чашечка с хорошо развитой базальной вогнутостью (рис. 13). Краевые шипы у молодых форм значительно короче, массивнее, без заметного дистального расширения (рис. 12). У молодых экземпляров *Parasciadiocrinus* (табл. XI, фиг. 2) руки состояли из меньшего числа ветвлений; новые ветвления появлялись в ходе роста криноидеи.

**Р а з м е р ы**, в мм. Знак “\*” означает, что реальный размер был несколько больше, указан размер лишь сохранившейся (видимой) части.

Экз, №	3678/5000	5362/30	5362/28	Голотип, 5348/32	5348/31
Н	26.5	20.0*	66.0	6.1	64.1

HDC	4.7	4.5	15.0	9.6	13.9
WDC	8.0	10.1	27.6	22.0	28.1
HAS	21.8	15.48	50.6*	46.2*	50.3
WS	2.4	2.3	6.2	5.5	6.1
WIBB	3.6	4.0	10.0*	9.4	10.5
WIB	1.9	2.0	5.4*	5.2	5.6
HB	1.5	1.9	6.2	5.2	6.2
WB	2.0	2.1	6.8	5.7	6.4
HR	2.3	2.9	7.9	6.8	7.8
WR	3.5	4.8	14.0	12.0	13.5

Р а с п р о с т р а н е н и е. Московская синеклиза; неверовская свита, хамовнический горизонт, касимовский ярус.

М а т е р и а л. Около 20 экземпляров чашечек и крон, нередко с проксимальными частями рук, и анальным мешком, преимущественно хорошей сохранности, а также отдельные таблички чашечки и анального мешка из отвалов метро г. Москвы и различных местонахождений Подмосковья (Афанасьевский карьер, отвалы бывшего карьера у ст. Шиферная, ст. “Москворецкая”, уничтоженный карьер цемзавода “Гигант”).

З а м е ч а н и я. Судя по всему, в рукописи А.П. Иванова, этот вид был описан как “*Scaphiocrinus tuberculatus*”. Данное название упомянуто в работе Иванова (1926: с. 176) а также в этикетке к образцу (ПИН, экз. № 137/79). В связи с тем, что название было дано формально без описания, изображения и указания голотипа его следует принять как *nomen nudum*.

## СЕМЕЙСТВО INCERTAE SEDIS

### Род *Afanasievocrinus Mirantsev, gen. nov.*

Н а з в а н и е р о д а – по типовому местонахождению – с. Афанасьево и одноименному карьере.

Т и п о в о й в и д: *Afanasievocrinus pentagonalis Mirantsev, sp. nov.*

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Д и а г н о з. Морские лилии мелких размеров, крона стройная, чашечка высококонической формы, инфрабазальный венчик, вытянутый, хорошо заметен сбоку. Стеблевая фасетка пятиугольная. Радиальные таблички наибольшие в чашечке; их ширина превосходит высоту. Радиальные артикулярные фасетки по ширине совпадают с шириной радиалии, слегка наклонены наружу. В составе чашечки три анальные таблички, между анальными табличка X и RX имеется выемка, к которой крепиться самая нижняя табличка

анального мешка, анальный мешок крупный, высокий состоит из нескольких рядов полигональных табличек со складками. Руки ветвятся первый раз на первых (реже вторых) примибрахиалиях, далее ветвление может происходить еще, по крайней мере, два раза. Брахиалии клиновидной формы. Стебель пятиугольный, гетероморфный.

**С р а в н е н и е.** По ряду морфологических признаков (общий габитус чашечки, пятигранная стеблевая фасетка, характер ветвления рук) данный род напоминает представителей рода *Hydriocrinus*. Однако, имеются отличия между двумя родами, связанные прежде всего в различиях строения анальной арреи и тегмена. Вероятно, *Afanasievocrinus* представляет иную эволюционную ветвь сайталокрынидных морских лилий, нежели чем сходные гидриокринины.

### ***Afanasievocrinus pentagonalis* gen. et. sp. nov.**

Табл. VII.

**Н а з в а н и е** в и д а. По пятигранной стеблевой фасетке.

**Г о л о т и п.** ПИН, № 5350/75; крона с проксимальной частью стебля очень хорошей сохранности; Московская область, Воскресенский район, Афанасьевский карьер цементного сырья; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита (табл. VII).

**О п и с а н и е** (рис. 7; 26). Чашечка коническая, дициклическая. Таблички чашечки очень тонкие. Ввиду этого практически все имеющиеся в коллекции экземпляры чашечек деформированы. Пять инфрабазальных табличек. Инфрабазальный венчик вытянутый, хорошо виден сбоку, стеблевая фасетка пятиугольная либо слегка округло-пятиугольная. В составе чашечки три анальные таблички примерно одинакового размера. На одном экземпляре сохранилась проксимальная часть анального мешка. Первое ветвление рук происходит обычно на первых примибрахиалиях, на некоторых экземплярах в отдельных радиусах ветвление происходит на вторых примибрахиалиях. Высота примибрахиалей в разных радиусах различна, это особенно видно на молодых экземплярах. Наиболее полно ветвление рук сохранилось у голотипа (рис. 7; табл. VII, фиг. 1). Число секундибрахиалей колеблется от пяти до десяти, тертибрахиалей – от 10 до 15, число квартабрахиалей не менее пяти. Брахиалии короткие, слабоклиновидные. PBr-1 – наиболее длинные из всех секундибрахиалий, почти вдвое длиннее всех последующих. Пиннулярии удлинённые. В проксимальной части стебель пятиугольный. Таблички чашечки гладкие.

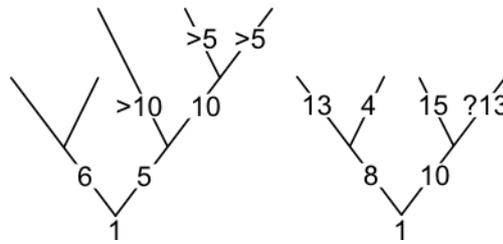


Рис. 7. *Afanasievocrinus pentagonalis* Mirantsev, gen. et. sp. nov. экз. ПИН № 5350/75, голотип: схема ветвления рук в радиусах С (слева) и В (справа).

**И з м е н ч и в о с т ь.** Наблюдаются вариации, связанные с количеством примибрахиалей (от одной до двух) у разных экземпляров. У молодых форм членики рук (примибрахиалии) удлиненные в то время как с ростом морской лилии у взрослых форм членики рук замедляются в развитии в длину, пропорционально уменьшаясь.

**М а т е р и а л.** Помимо голотипа еще две кроны, отдельные чашечки, нередко с проксимальными частями рук, а также изолированные инфрабазальные венчики из типового местонахождения.

#### НАДСЕМЕЙСТВО LOPHOCRINOIDEA BATHER, 1899

#### СЕМЕЙСТВО PECELOCRINIDAE KIRK, 1941

#### Род *Exoriocrinus* Strimple et Moore, 1971

**Т и п о в о й в и д.** *Poteriocrinus lasallensis* Worthen in Worthen et Meek, 1875, страница. 526; верхний карбон (пенсильваний), миссурийский ярус, США (Иллинойс).

**Д и а г н о з** (по Strimple et Moore, 1971a, 1971b, с дополнения). Морские лилии средних размеров, чашечка умеренно чашевидная или конической формы, таблички чашечки тонкие. Инфрабазальные таблички видны сбоку. В составе чашечки три относительно крупные анальные таблички. Горизонтально расположенные радиальные артикулярные фасетки занимают не всю ширину радиалей. Руки ветвятся несколько раз. Первое ветвление происходит на первых (реже вторых) примибрахиалиях. Членики рук клиновидной формы, с хорошо развитыми пиннулами. Стебель в проксимальной части круглый либо слегка пятиугольный, в дальнейшем в дистальной части становится круглым. Осевой канал пятилопастной.

**В и д о в о й с о с т а в.** *E. lasallensis* (Worthen, 1875), миссурийский ярус, США (Иллинойс); *E. pentacolumnus* (Strimple, 1940), демойнский ярус, США (Оклахома); *E. ramonaensis* (Strimple, 1939) верхи миссурийского – низы вирждильского яруса, США (Оклахома); *E. rugosus* Strimple et Moore 1971 миссурийский ярус, США (Оклахома).

#### *Exoriocrinus rugosus* Strimple et Moore, 1971

### ***E. rugosus rossicus* Mirantsev, subsp. nov.**

Табл. VIII, фиг. 1-6.

Название подвида – по встречаемости на территории России.

Голотип. ПИН № 5362/37; чашечка с проксимальной частью стебля и рук; Рязанская область, Касимовский район, д. Ташенка, Касимовский карьер; верхний карбон, касимовский ярус, ?кревьякинский горизонт, ?суворовская свита (табл. VIII, фиг. 5).

Описание. Чашечка коническая, дициклическая. Пять инфрабазальных табличек образуют вытянутый инфрабазальный венчик, хорошо заметный сбоку. Стеблевая фасетка округло-пятиугольная. У раздавленной крупной кроны (экз. ПИН, № 3678/275) в составе чашечки присутствуют три анальные таблички, за которыми следуют ряды табличек тегмена. Анальный мешок, судя по всему, был крупным, цилиндрической формы. По своему строению и форме напоминал таковой у *Trautscholdicrinus*. Каждая из табличек тегмена в медиальной части несет гребень, а с боков щетинообразными выступами, соединяющимися с другими табличками из соседних рядов тегмена. Руки ветвятся, по крайней мере, два раза. Первое ветвление рук происходит обычно на вторых примибрахиалиях. Первые примибрахиалии широкие, невысокие, вторые примибрахиалии небольшие, треугольной формы. У небольшой чашечки (экз. ПИН, № 3678/292) ветвление происходит на первых примибрахиалиях. Одна примибрахиаль, являющаяся аксилярной, видна на раздавленном экземпляре крупной кроны (экз. ПИН, № 5348/60, табл. VIII, фиг. 6). Чередование числа примибрахиалей от одного до двух в разных радиусах видно на небольшом деформированном экземпляре из карьера “Пески” (экз. ПИН, № 5348/95). Число секундибрахиалий, судя по всему, в разных радиусах различно, У экз. ПИН, № 3678/275 присутствуют от шести до девяти секундибрахиалей. Брахиалии невысокие, клиновидной формы, слегка расширяются с обоих концов, сужаясь в середине. Проксимально расположенные брахиалии несут небольшой медиальный гребень. Пиннулярии тонкие, удлиненные. В проксимальной части стебель округло-пятиугольный, гетероморфный. Осевой канал пятилопастной.

Характерной особенностью данного вида является скульптура. Эта особенность в полной мере отражается в морфологии данного подвида. В районе вершин табличек чашечки имеются небольшие углубления, а на табличках чашечки присутствуют широкие, сильно выступающие ребрышки, соединяющиеся между соседними табличками, и сходящиеся в центре базальных табличек. По данным морфологическим особенностям можно легко определить этот вид даже по отдельным табличкам (табл. VIII, фиг. 1-4). Число ребрышек колеблется: помимо основных, наиболее крупных могут появляться дополнительные, меньших

размеров. Кроме того, на поверхности некоторых табличек присутствуют бугорки и грануляция.

**С р а в н е н и е.** От типичных представителей вида *E. rugosus* (также как и от всех остальных видов рода) данный подвид отличается присутствием обычно двух примибрахиалей в каждом радиусе.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Московский - касимовский яруса, мячковский - хамовнический горизонты, коробчеевская – неверовская свиты; Московская синеклиза и Окско-Цнинский вал. Ввиду особой тонкостенности табличек чашечки (Strimple, 1975a), находки относительно целых чашечек и крон представителей данного рода единичны.

**М а т е р и а л.** Около 10 экземпляров чашечек и крон различной сохранности а также многочисленные таблички из среднего (коробчеевская - песковская свиты; местонахождения Московская обл., Домодедовский район, д. Старый Ям; Раменский район, д. Тураево; Коломенский район, карьер Пески-1) и верхнего карбона (суворовская и неверовская свиты; Воскресенский р-н, ст. Шиферная, отвалы карьера; Афанасьевский карьер; г. Москва, отвалы метро; Рязанская обл., д. Ташенка, Касимовский карьер).

**З а м е ч а н и я.** Изменчивость числа примибрахиалей у кладид – весьма обычное явление, однако ранее она не была отмечена для этого рода. По всем своим морфологическим особенностям, вплоть до особенностей скульптуры подмосковные представители очень напоминает североамериканских *E. rugosus*. Однако для всех ранее известных североамериканских представителей этого рода присутствие двух примибрахиалей отмечено не было. Поэтому в этой работе подмосковные формы рассматриваются в ранге отдельного подвида вида *E. rugosus*.

#### СЕМЕЙСТВО STELLAROCRINIDAE STRIMPLE, 1961

**Т и п о в о й р о д** – *Stellarocrinus* Strimple, 1940, с. 1, (109).

**Д и а г н о з** (по Moore, Lane, Strimple, 1978, с изменениями). Чашечка от умеренно до низкой блюдцевидной, обычно с широкой неглубокой базальной вогнутостью. Пять горизонтально расположенных инфрабазальных табличек, невидимых сбоку; базальные таблички крупные; В составе чашечки входят от одной до трех анальных табличек. Анальный мешок хорошо развит, высокий, цилиндрической формы, нередко на дистальной части наблюдаются шиповидные выросты. Радиальные артикулярные фасетки не совпадают по ширине с радиалиями, наклонены наружу. Руки исходно однорядные у примитивных форм, с низкими клиновидными брахиалиями; у продвинутых форм руки двурядные; ветвятся изотомически обычно на первых, реже на вторых примибрахиалиях. Пиннулы массивные. Стебель в поперечном сечении круглый, реже пятиугольный.

**С о с т а в.** *Anechocrinus* Webster, 1990; нижняя пермь, артинский ярус, Западная Австралия; *Brabeocrinus* Strimple et Moore, 1971; пенсильваний (атокский-миссурийский яруса) – нижняя пермь (вольфкампский ярус) США; верхний карбон (касимовский ярус) Московской синеклизы; средний карбон (московский ярус) Китая; *Brychiocrinus* Moore et Plummer, 1940; пенсильваний (демойский ярус) США; *Celonocrinus* Lane et Webster, 1966; пенсильваний (демойнский-миссурийский яруса) – нижняя пермь (вольфкампский ярус) США; *Forthocrinus* Wright, 1942; нижний карбон (визейский ярус) Шотландия; *Heliosocrinus* Strimple, 1951; миссисипий (честерский ярус) – пенсильваний (морроуский ярус) США; ? нижний карбон (биозона *Goniatites*), Германия; *Pedinocrinus* Wright, 1951; нижний карбон (турнейский – визейский яруса) Шотландии; нижняя пермь (? артинский – роудский яруса) Австралия; *Rhorocrinus* Kirk, 1942; миссисипий (честерский ярус) США; *Stellarocrinus* Strimple, 1940; пенсильваний (демойнский-вирджильский яруса) США.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Нижний карбон (турнейский – визейский яруса) Европа; миссисипий (честерский ярус) – нижняя пермь (вольфкампский ярус) США; верхний карбон (касимовский ярус) Московская синеклиза; гжельский ярус Самарская Лука; средний карбон (московский ярус) Китай; нижняя пермь (артинский роудский яруса) Австралия.

**З а м е ч а н и я.** Неописанный представитель стелларокринид из верхнеартинских-нижнероудских отложений Австралии был изображен Вебстером и Джеллом (Webster, Jell, 1999). Кроме того, имеются неописанные находки предположительно стелларокринид из отложений гжельского яруса Подмосковья и Самарской Луки.

### **Род *Brabeocrinus* Strimple et Moore, 1971**

**Т и п о в о й в и д.** *B. christinae* Strimple et Moore, 1971, p. 32.; верхний пенсильваний, миссурийский ярус, формация Бонд, пачка известняков ЛяСейлль, США (Иллинойс).

**Д и а г н о з.** Чашечка низкоконическая, блюдцевидная. Инфрабазальный венчик небольшой, уплощенный, расположен в базальной вогнутости, с боку не виден. Стеблевая фасетка круглая, занимает приблизительно  $\frac{3}{4}$  ширины инфрабазального венчика. В составе чашечки три анальные таблички. Анальный мешок хорошо развит, цилиндрической формы, состоит из серии полигональных табличек. Базальные таблички в проксимальной части образуют базальную вогнутость. Радиальные таблички – наибольшие в чашечке; их ширина превосходит высоту. Радиальные артикулярные фасетки занимают почти всю ширины радиалей. Руки ветвятся первый раз на первых примибрахиалиях (в единичных случаях на вторых), далее ветвления происходят на шестых – десятых секундибрахиалиях. Стебель круглый, гетероморфный.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого типового рода *Stellarocrinus* отличается наличием однорядных, клиновидных а не двурядных брахиалей, а также присутствием до трех анальных табличек в составе чашечки.

В и д о в о й с о с т а в. *V. asiaensis* Webster, Waters, Liao et. Maples, 2009, средний карбон (московский ярус), Китай; *V. christinae* Strimple et Moore, 1971, пенсильваний (миссурийский ярус), США; *V. comptus* (Webster et Lane, 1967), нижняя пермь (вольфкампский ярус), США; *V. costatus* sp. nov., верхний карбон (касимовский ярус), Московская синеклиза; *V. cuneatus* (Lane et Webster, 1966), нижняя пермь (вольфкампский ярус), США; *V. distinctus* (Strimple, 1940), пенсильваний (миссурийский ярус), США; *V. primus* Strimple, 1975, пенсильваний (атокский ярус), США.

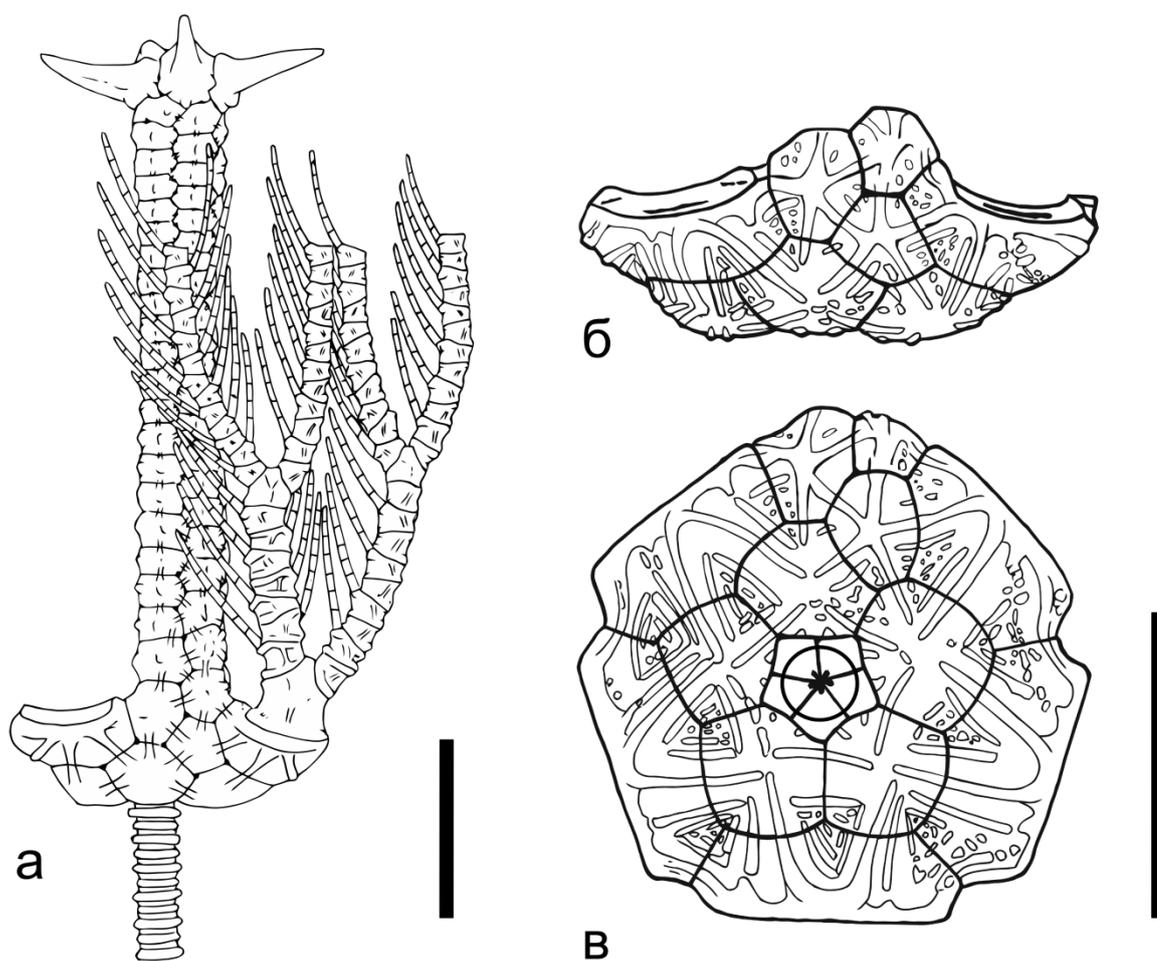


Рис. 8. Род. *Brabeocrinus*: а - реконструкция кроны *V. costatus* sp. nov., для показа строения тегмена рука в радиусе D удалена, дистальные ветви рук в радиусе С не изображены; б, в - чашечка *V. costatus* sp. nov., вид сзади (а) и снизу (б), схематично показана идеализированная скульптура; длина масштабных линеек – 10 мм.

***Brabeocrinus costatus* Mirantsev, sp. nov.**

Табл. IX, фиг. 1-6; табл. X, фиг. 1-6; табл. XXX, фиг. 6.

Название вида от лат. “*costata*” – ребристый.

Голотип – экз. ПИН, № 5371/5; крона с проксимальной частью стебля хорошей сохранности; отвалы шахт Московского метрополитена; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита (сборы А.В. Ступаченко).

Описание (рис. 8; 9). Чашечка блюдцевидная, дициклическая, со слабо- или среднеразвитой базальной депрессией (вогнутостью). Пять инфрабазальных табличек расположены в базальной депрессии, не видны сбоку и обычно снизу скрыты за стеблевой фасеткой (табл. IX, фиг. 6; табл. X, фиг. 2). В базальном венчике пять одинаковых табличек пятиугольной формы, за исключением базали CD, которая слегка вытянута и имеет форму шестиугольника. Радиальные таблички наибольшие в составе чашечки. Радиальные артикулярные фасетки широкие, наклонены наружу, не совпадают по ширине с радиалиями, так что имеются хорошо заметные межрадиальные выемки (табл. IX, фиг. 1а). В составе чашечки три анальные таблички.

Анальный мешок высокий, цилиндрической формы, состоит из пяти рядов шестиугольных звездчатых табличек. На одном небольшом экземпляре (экз. ПИН, № 5450/31), с деформированной кроной, состоящей из нескольких частей сохранилось приблизительно по 20 табличек в каждом из рядов, дистальный конец мешка не сохранился. Имеется отдельно сохранившаяся дистальная часть анального мешка (экз. ПИН, № 5362/38), предположительно этого вида. Три сохранившиеся дистальные таблички мешка преобразованы в шипы (рис. 8а, табл. IX, фиг. 4), сходные с таковыми, обнаруженными у типового вида и у рода *Stellarocrinus*.

Руки ветвятся несколько раз. Наиболее полно руки сохранились у голотипа. Первый раз ветвление рук происходит на первых (единично – на вторых) примибрахиалиях; второе ветвление – на 8-10 секундибрахиалиях. Брахиалии невысокие, клиновидной формы, несут небольшой медиальный гребень (особенно хорошо заметный на примибрахиалиях), слегка сужаются в середине.

Стебель круглый, в проксимальной части гетероморфный, осевой канал пятилопастной. Скульптура весьма характерна и видоспецифична. Она представлена продольными ребрышками, радиально расходящимися от центра базальных и анальных табличек и вершины радиальных табличек, так, что ребрышки соседних табличек образуют единую сплошную непрерывную скульптуру. При ближайшем рассмотрении видно, что на поверхности табличек чашечки и брахиалей присутствуют многочисленные туберкулы (табл. IX, фиг. 1б).

Сравнение. От всех видов отличается менее клиновидными и более высокими брахиалиями а также иным расположением анальных табличек. От типового вида отличается менее развитыми шиповидными отростками на брахиалиях и на табличках анального мешка. От

*V. cuneatus* отличается ассиметричным положением двух анальных табличек лежащих над радиальной табличкой. Сравнение с *V. asiaensis* затруднительно ввиду плохой сохранности последнего.

**Изменчивость.** Внутривидовая изменчивость проявляется в порядке ветвления рук и в характере проявления скульптуры. На одном экземпляре первое ветвление в радиусе *S* происходит на второй примибрахиалии (табл. IX, фиг. 5), как и у нижнекаменноугольных представителей *Stellarocrinidae*. Отчасти наличие менее выраженной скульптуры может быть объяснено степенью сохранности – скульптура могла быть просто стерта. Однако на некоторых экземплярах присутствуют проксимальные части рук, что никак не может свидетельствовать о каких либо посмертных механических повреждениях (табл. IX, фиг. 5, 6). При этом скульптура на этих экземплярах выражена слабее, чем у чашечек аналогичного размера (табл. IX, фиг. 2, 3).

Возрастная изменчивость с аллометрическим ростом отдельных частей скелета – прежде всего брахиалей. У молодых и ювенильных форм членики рук более удлиненные и тонкие (рис. 9), базальные таблички пропорционально меньше и общая форма чашечки более уплощенная, при этом базальная вогнутость может отсутствовать (табл. IX, фиг. 3).

На некоторых экземплярах наблюдается более развитая скульптура (рис. 8, б-в). На базальных, радиальных и анальных табличках присутствует скульптура в виде отдельных продольных ребрышек, радиально расходящихся от центра табличек, при этом ребрышки соседних табличек образуют единую сплошную непрерывную скульптуру (как и у других представителей семейства). Имеются также небольшие ребрышки, расположенные по краям табличек чашечки, сходные с предыдущими, зачастую прерывистые, образующие с соседними скульптуру треугольной формы (рис. 8, б-в), а также отдельные туберкулы (табл. X, фиг. 5-6). На некоторых экземплярах (табл. X, фиг. 3, 4), туберкулы могут отсутствовать, либо быть слабовыраженными.

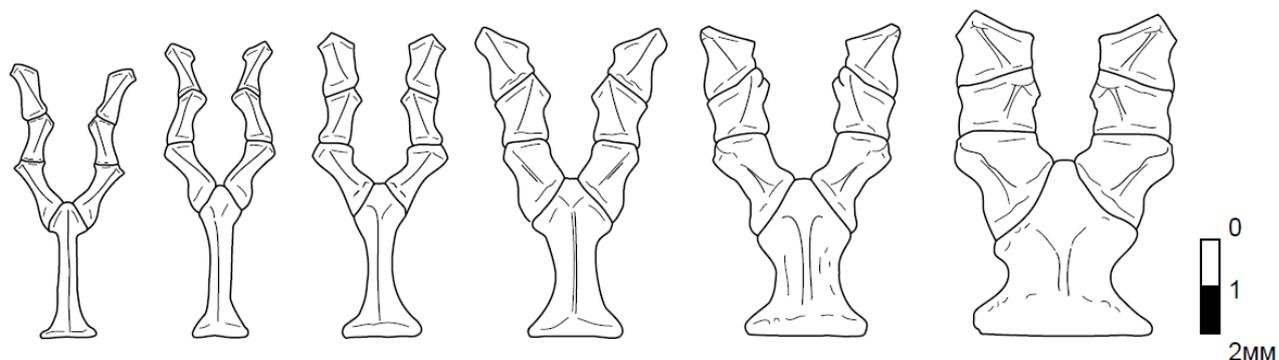


Рис. 9. Схематичная зарисовка онтогенеза рук *V. costatus* gen. et sp. nov. (основано на разных экземплярах). Изображены первая примибрахиаль и три проксимальные секундибрахиали (для наглядности пиннулы не изображены).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Касимовский ярус, хамовнический –?дорогомиловский горизонты (неверовская – ?перхуровская свиты); Московская синеклиза.

М а т е р и а л. Более 40 экземпляров. (нередко с проксимальными частями рук и стеблей) преимущественно хорошей сохранности, а также отдельные таблички чашечки; (Московская обл., Воскресенский р-н, ст. Шиферная, отвалы карьера; ст. Ратчино, Афанасьевский карьер цементного сырья; г. Москва, отвалы метро); верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

НАДСЕМЕЙСТВО AGASSIZOCRINOIDEA Miller, 1889

СЕМЕЙСТВО AGASSIZOCRINIDAE Miller, 1889

Род *Belashovicrinus* Arendt et Zubarev 1993

*Belashovicrinus medvedkaensis* Arendt et Zubarev, 1993

*Belashovicrinus medvedkaensis*: Арндт, Зубарев, 1993, с. 29, табл. 5, фиг. 1-2; рис. 1, а-в.

Г о л о т и п – ПИН, № 3678/287; корона; Московская область, Воскресенский район, Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

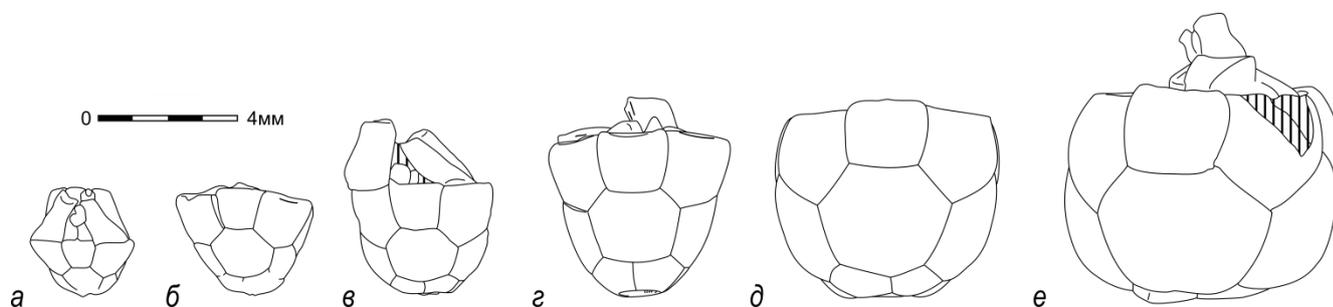


Рис. 14. Стадии возрастной и индивидуальной изменчивости чашечек *Belashovicrinus medvedkaensis* Arendt et Zubarev 1993, вид со стороны интеррадиуса CD; а – экз. ПИН № 5348/117; б – экз. ПИН № 5348/115; в – экз. ПИН № 5348/112; г – экз. ПИН № 5362/78; д – экз. ПИН № 5362/77; е – экз. ПИН № 5362/74. Длина масштабного отрезка – 4 мм.

О п и с а н и е (рис. 14). Описание данного вида было детально приведено в работе Арндта и Зубарева (1993). Однако, ввиду наличия у авторов описания вида только двух экземпляров, данные об изменчивости оставались неизвестными. Ниже приводятся данные, основанные на новом материале. У самых маленьких экземпляров брахиалии более вытянутые, базалии пропорционально меньше, а наиболее крупные таблички в составе чашечки –

радиальные. Кроме того общая форма чашечки несколько иная: чашечка более коническая, ее максимальная ширина приходится на верхнюю часть радиалей (рис. 14 а, б). В ходе онтогенеза основание чашечки становится уплощенным за счет разрастания базалей, а общая форма чашечки более округлой (рис. 14 д, е). Один из экземпляров (ПИН № 5362/78, рис. 14 г) демонстрирует некоторое отклонение в форме чашечки. При средних размерах и одинаковом соотношении Н/В с экземпляром ПИН № 5362/77 чашечка вытянута и сильно сужается к низу, по общему габитусу имея коническую форму. Базальные таблички пропорционально меньше, а инфрабазальный венчик более вытянутый.

Р а з м е р ы, в мм. Знак “\*” означает, что экземпляр несколько деформирован, и его реальные размеры могли отличаться.

Экз, №	HCD	WCD	H	W	H/W	H/HCD
5348/117	0,8	1,12	1,65	2,92	0,565	2,06
5348/115	1,4	1,84	2,96	3,9*	0,76	2,1
5348/112	1,4	2,05	3,15	4	0,79	2,25
5362/78	1,95	2,62	4,5	5,15	0,873	2,3
5362/77	3	3,84	5,5	6,3	0,87	1,83
5362/74	3,4	5,1	6,13*	7,75*	0,79	1,80

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

М а т е р и а л. Помимо голотипа еще 17 экземпляров чашечек (иногда с проксимальными частями рук и стебля) из типового местонахождения, Афанасьевского карьера цементного сырья и отвалов метро.

## НАДСЕМЕЙСТВО DECAOCRINOIDEA BATHER, 1890

### СЕМЕЙСТВО DECAOCRINIDAE BATHER, 1890

Т и п о в о й р о д – Decadocrinus Wachsmuth et Springer, 1880, с. 119.

И с п р а в л е н н ы й д и а г н о з. Корона стройная. Чашечка широкая, в форме усеченного конуса или блюдцевидная с небольшой базальной вогнутостью; пять инфрабазальных табличек с боку заметны только их дистальных края; пять базальных табличек среднего размера; пять радиальных табличек с артикулярной фасеткой равной по ширине радиалии; от одной до трех анальных табличек в составе чашечки; анальный мешок высокий, стройный. Руки ветвятся на первых-вторых (реже третьих) примибрахиалиях, второе ветвление отмечено только у рода Trautscholdicrinus и наблюдается на 10-12 секундибрахиалиях. Брахиалии клиновидной формы, пиннулы массивные, напоминают рамулы. Стебель в

поперечном сечении круглый, лишен цирр в проксимальной части (исключение – род *Aulocrinus*).

**С р а в н е н и е.** От представителей семейства *Clathrocrinidae* отличаются менее выраженной базальной вогнутостью и более массивными брахиалиями, от представителей семейства *Tenuibrachyocrinidae* отличаются поочередным расположением пиннул на брахиалиях.

**С о с т а в.** *Acylocrinus* Kirk, 1947, миссисипий (осейджский ярус), США, Айова, Миссури; *Aulocrinus* Wachsmuth et Springer, 1897, миссисипий (осейджский – мерамекский яруса), США, Индиана; *Decadocrinus* Wachsmuth et Springer, 1880, средний девон – миссисипий (живетский – осейджский яруса), Северная Америка, средний девон (живетский ярус) – нижний карбон (турнейский ярус), Европа, верхний девон (фаменский ярус), Китай; *Eidosocrinus* Webster et Jell, 1999, нижняя пермь (верхи артинского – низы роудского ярусов), Австралия, Квинсленд; *Eireocrinus* Wright, 1951, верхний девон (фаменский ярус), США, нижний карбон (турнейский ярус) Ирландии; *Glaukosocrinus* Strimple, 1951, пенсильваний (демойнский-вирджильский яруса), США, нижняя пермь (низы артинского яруса), Западная Австралия; *Lanocrinus* Kammer et Ausich, 1993, миссисипий (осейджский ярус) – пенсильваний (демойнский ярус), США; *Ramulocrinus* Laudon, Parks et Spreng, 1952, миссисипий (киндерхукский – осейджский яруса), США; *Sulcatocrinus* Mirantsev, gen. nov., средний-верхний карбон (московский – касимовский яруса) Московская синеклиза; *Trautscholdicrinus* Yakovlev et Ivanov in Yakovlev, 1939, средний-верхний карбон (московский – касимовский яруса), Московская синеклиза, пенсильваний (миссурийский ярус) США; *Zostocrinus* Kirk, 1948, средний девон (живетский ярус), США.

### **Род *Trautscholdicrinus* Yakovlev et Ivanov in Yakovlev, 1939**

*Trautscholdicrinus*: Яковлев, Иванов, in Яковлев, 1939, с. 66. Яковлев, Иванов, 1956, с. 23.

Strimple, Watkins, 1969, p. 200. Moore, Lane, Strimple, p. 688. Webster, Jell, 1992, p. 340.

*Ivanovicrinus*: Яковлев in Арендт, Геккер 1964, с. 91.

non *Trautscholdicrinus*: Иванов, 1926, с. 176 [nomen nudum].

non *Trautscholdicrinus*: Moore, Plummer, 1939, p. 195.

**Т и п о в о й в и д.** *Trautscholdicrinus miloradowitschi* Yakovlev, 1939; касимовский ярус, хамовнический горизонт, Московская синеклиза.

**Д и а г н о з.** Крона цилиндрическая; чашечка ширококоническая с плоским основанием, базальная вогнутость, по-видимому, отсутствует или слабо развита. Инфрабазальный венчик уплощенный, таблички слабозаметные сбоку. Базальные таблички крупные, проксимальные

концы загнуты внутрь. Радиальные таблички большие, их ширина слегка превосходит высоту. Радиальные фасетки наклонены наружу, занимают всю поверхность радиалии. Три анальные таблички в составе чашечки. Анальный мешок хорошо развит, состоит из десяти рядов небольших многоугольных табличек, простирается до вершины кроны. Членики рук удлиненные, клиновидной формы, в средней части сужаются. Первый раз ветвление происходит на первых, реже вторых или третьих примибрахиалиях. Второе ветвление происходит на 10-12 секундибрахиалиях. Пиннулы массивные. Стебель в поперечном сечении круглый, гетероморфный.

В и д о в о й с о с т а в. *T. miloradowitschi* Yakovlev, 1939, *T. regularis* (Strimple, 1939).

С р а в н е н и е. От большинства декадокринид отличается присутствием второго ветвления, наличием пропорционально более удлиненных (в отличие от родов *Acylocrinus*, *Aulocrinus* и *Decadocrinus*) и не зигзаговидных секундибрахиалей (в отличие от родов *Lanocrinus* и *Ramulocrinus*). От наиболее близкого рода *Glaukosocrinus* отличается наличием более развитого инфрабазального венчика и отсутствием базальной депрессии.

З а м е ч а н и я. Первоначально установленный Н.Н. Яковлевым род был отнесен в семейство *Poteriocrinidae*. Позже (Яковлев, Иванов, 1956), несмотря на ошибочное сближение с родом *Liparocrinus*, им было отмечено сходство в форме и строении рук подмосковного рода с *Poteriocrinus albersi* (= *Decadocrinus albersi*). Стримпл и Уоткинс (Strimple, Watkins, 1969, p. 63) поместили *Trautscholdicrinus* в состав нового семейства *Ramulocrinidae*, включив в него также три других рода – *Ramulocrinus*, *Aulocrinus* и *Decadocrinus*.

В литературе отмечены находки криноидей, идентифицированные как *Trautscholdicrinus* sp. из нижней перми западной Австралии (Webster, Jell, 1992) а также из верхнего карбона (биозона *Fusulina biconica*) Японии.

### ***Trautscholdicrinus miloradowitschi* Yakovlev et Ivanov in Yakovlev, 1939**

Табл. XIII, фиг. 1-2, табл. XXVII, фиг. 4, 5; табл. XXX, фиг. 5.

*Ivanovicrinus miloradowitschi*: Яковлев in Арендт, Геккер 1964, с. 91, табл. XIII, фиг. 1. Webster, 1973, p. 259.

*Trautscholdicrinus miloradowitschi*: Яковлев, Иванов, in Яковлев, 1939а, с. 66, табл. XII, фиг. 4. Яковлев, Иванов, 1956, с. 23-24, табл. VI, фиг. 1-2. Webster, 1973, p. 259. Moore, Lane, Strimple, 1978, p. T688, fig. 453, no. 2.

*Trautscholdicrinus obliquus* (part.): Иванов, 1926, с. 176 (nomen nudum); Bassler, Moodey, 1943, p. 714.

*Trautscholdicrinus* sp.: Яковлев, Иванов, 1956, табл. VI, фиг. 3.

Г о л о т и п – ВСЕГЕИ № 7191/14; крона; Московская область, Воскресенский район, окрестности Воскресенска; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

О п и с а н и е. Крона цилиндрическая; чашечка ширококоническая с плоским основанием. Пять одинаковых по размеру инфрабазальных табличек, сбоку видны только дистальные концы табличек. В базальном венчике пять табличек. Пять радиальных табличек; радиальные таблички широкие, их ширина превосходит высоту, радиальные таблички наибольшие в составе чашечки.

В составе чашечки три анальные таблички примерно одинакового размера. Анальный мешок состоит из 10 серий табличек, объединенных в 5 рядов по две серии, простирающиеся до конца длины рук. Каждая из табличек двух соседних рядов разделяются щетинообразными выступами на табличке. Наиболее крупные таблички мешка расположены в заднем интеррадиусе. В ряде случаев на некоторых табличках анального мешка (в основном в задней его части), особенно у крупных форм появляется заметная орнаментация в виде гребенчатых и шиповидных выростов.

Первоначально указанные в диагнозе данные о наличии лишь одного примибрахиального членика в каждом радиусе являются не верными. У большинства экземпляров ветвление происходит на первых и, несколько реже, на вторых примибрахиалиях. На одном из экземпляров (ПИН № 3678/607) ветвление в радиусе С происходит на третьих примибрахиалиях. Пиннулы массивные, на проксимальных секундибрахиалиях пиннулы короче, чем на дистальных. На многих экземплярах, с наиболее полно представленными руками в дистальной области секундибрахиалии образуют ветвление второго порядка, что ранее не было отмечено для данного рода и семейства в целом.

Скульптура представлена в виде мелкой грануляции. Стебель в поперечном сечении круглый, гетероморфный, осевой канал пятилопастной.

И з м е н ч и в о с т ь представлена, прежде всего, в вариации числа примибрахиалей. Их максимальное число – три – отмечено в радиусе С у самого крупного экземпляра, ПИН № 3678/607 (табл. XIII, фиг. 2). Для данного экземпляра также отмечена более выраженная скульптура в виде туберкул и бугорков, особенно заметная на табличках анального мешка, продолжающихся от анального интеррадиуса. Примибрахиалии и секундибрахиалии у данного экземпляра пропорционально более низкие и массивные.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний - верхний карбон, московский - касимовский яруса, Московская синеклиза.

**М а т е р и а л.** Более 70 экз. из разных местонахождений: окр. Воскресенска (Афанасьевский карьер, ст. Шиферная) и отвалы метро г. Москва. Несколько экземпляров предположительно этого вида происходят из более древних отложений подольского горизонта среднего карбона, а так же из кривякинского горизонта (с. Мячково) верхнего карбона.

### **Под *Sulcatocrinus Mirantsev, gen. nov.***

**Т и п о в о й в и д.** *Sulcatocrinus sinusoides* Mirantsev, gen. et sp. nov.; московский ярус, низы мячковского горизонта, коробчеевская свита; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита; Московская синеклиза.

**Н а з в а н и е р о д а** от *sulcatis* (лат.) – бороздчатый.

**Д и а г н о з.** Криноидеи мелких-средних размеров. Крона стройная; чашечка блюдцевидная с ярко выраженной базальной вогнутостью. Пять инфрабазальных табличек, не видимы сбоку, расположены в базальной вогнутости. Стеблевая фасетка круглая. Пять базальных табличек, проксимальные концы табличек загнуты внутрь базальной вогнутости; дистальные концы направлены вверх, расположены примерно на середине высоты чашечки. Пять радиальных табличек, радиальные артикулярные фасетки наклонены наружу, по ширине совпадают с шириной радиалии. Три анальные таблички в составе чашечки. Анальный мешок длинный, трубковидный, состоит из звездчатых табличек. Руки однорядные, ветвятся изотомически один раз на первых примибрахиалиях, брахиалии удлиненные, пиннулы тонкие. Стебель круглый, в проксимальной части гетероморфный. На табличках чашечки и брахиалиях имеется характерная скульптура в виде канавок.

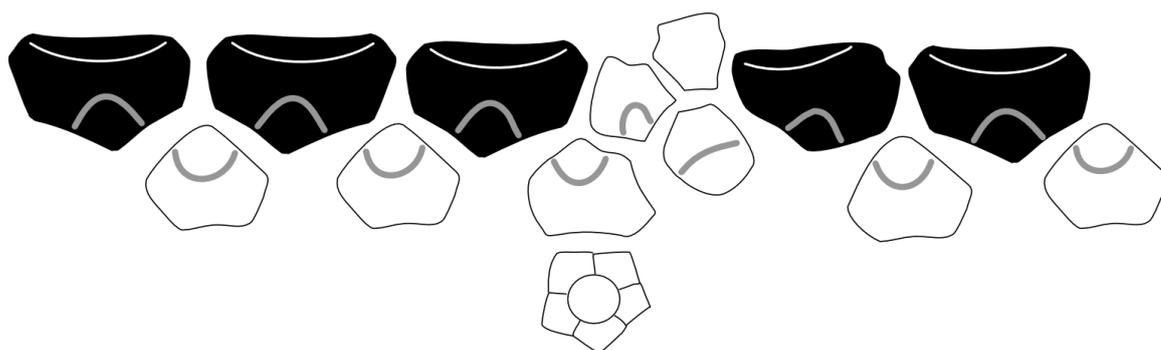


Рис. 15. *Sulcatocrinus sinusoides* gen. et sp. nov., схематичная развертка чашечки. Радиальные таблички закрашены черным цветом; скульптура на табличках показана серой линией.

**С р а в н е н и е.** От всех представителей декадокинид отличается ярко выраженной скульптурой в виде канавок на радиальных базальных и анальных табличках чашечки и брахиалиях а также более развитой базальной депрессией.

С о с т а в. Типовой вид.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Московский ярус, верхи подольского – низы мячковского горизонтов; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита; Московская синеклиза.

*Sulcatocrinus sinusoides* Mirantsev, sp. nov.

Табл. XIV, фиг. 4-5.

Н а з в а н и е в и д а по характерной скульптуре, образующей на поверхности радиалей и базалей рисунок, напоминающий синусоиду (табл. XIV, фиг. 4).

Г о л о т и п – ПИН № 5362/39, чашечка и отдельные брахиалии и фрагменты стебля; Афанасьевский карьер, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита (сборы К.М. Шаповалова, 1995; табл. XIV, фиг. 4).

О п и с а н и е (рис. 15). Криноидеи мелких или средних размеров. Крона стройная; чашечка низкая, с хорошо развитой базальной вогнутостью. Инфрабазальный венчик вогнутый внутрь чашечки, состоит из пяти небольших толстых табличек, расположен в базальной вогнутости и не виден сбоку. Пять базальных табличек, проксимальные концы табличек загнуты внутрь базальной вогнутости; дистальные концы направлены вверх, расположены примерно на середине высоты чашечки. Радиальные таблички – наибольшие в составе чашечки. Радиальные фасетки наклонены наружу, по ширине совпадают с шириной радиалии. Три анальные таблички в составе чашечки примерно одинакового размера. К двум из них (X и RX) крепится тегмен состоящий из полигональных звездчатых табличек. По-видимому, высота тегмена совпадала с высотой кроны. Базальная вогнутость имеет округло-пятилопастное очертание. Руки ветвятся один раз на первых примибрахиалиях. Примибрахиалии стройные, сжаты с боков, в проксимальной части имеют расширение. В разных радиусах идет чередование коротких и длинных примибрахиалей. Невысокие примибрахиалии расположены в радиусах В и Е, а более длинные в А, С и D. Секундибрахиалии высокие (наиболее высокие расположены в проксимальной части), слегка клиновидные, несут по одной пиннуле поочередной с каждой стороны. Пиннулы тонкие, короткие. Стебель круглый, в проксимальной части гетероморфный (табл. XIV, фиг. 5), осевой канал пятилопастной.

Данные криноидеи своеобразны, прежде всего, за счет своей необычной скульптуры в виде глубоких канавок. На табличках чашечки подобная скульптура присутствует на базальных, радиальных, радиальной и анальной табличке X. На RX и вышележащих табличках анального мешка скульптура в виде канавок не обнаружена. На развертке чашечки (рис. 15) видно, что канавка с одной стороны радиальной таблички плавно продолжается вниз

на базальную табличку, а затем снова переходит вверх на другую радиальную табличку и т.д. Скульптура прерывается на анальных табличках (табл. XIV, фиг. 4б). Таким образом, форма канавок на табличках напоминает синусоиду. Данные канавки, ввиду их глубины, на первый взгляд можно принять за границы между дополнительными табличками. Аналогичные канавки присутствуют и с передней стороны брахиалей, в медиальной части. При этом на примибрахиалии, являющейся аксилярной, ближе к ее дистальному концу, канавка раздваивается (табл. XIV, фиг. 4а). Функциональное значение подобных канавок неясно.

**Р а з м е р ы**, в мм. Голотип, а также один из паратипов (ПИН № 5450/500) относятся к небольшим криноидеям (диаметр чашечки первого экземпляра – 7.8 мм; второго – 8.9 мм). Второй паратип (ПИН № 5348/100, диаметр частично сохранившейся чашечки более 11 мм, при жизни был несколько больше) крупнее и, вероятно, принадлежит сенильной форме.

**М а т е р и а л**. Помимо голотипа еще две кроны из среднего карбона (верхи подольского - низы мячковского горизонта) Щуровского карьера (сборы А.А. Школина, 1995) и верхнего карбона (касимовский ярус, хамовнический горизонт) отвалов метро (ст. метро Орехово, отвалы Кантемировского радиуса метростроя).

#### СЕМЕЙСТВО TENUBRACHIOCRINIDAE MIRANTSEV, FAM. NOV.

**Т и п о в о й р о д** – *Tenuibrachiocrinus Mirantsev, gen. nov.*

**Д и а г н о з**. Крона умеренно высокая, удлиненная. Чашечка блюдцевидная либо полусферическая; таблички чашечки слабо или умеренно выпуклые; поверхность чашечки гладкая, скульптура отсутствует. Инфрбазальный венчик небольшой, состоит из пяти табличек, уплощенный, или слегка вытянутый, как правило, не виден сбоку. Базальные таблички небольшие, пятиугольные. Радиальные таблички наибольшие в составе чашечки; радиальные фасетки совпадают по ширине с радиалиями. В составе чашечки три анальные таблички, примерно равного размера. Анальный мешок удлиненной формы цилиндрический, состоящий из полигональных табличек, по высоте совпадает с длиной рук. Руки ветвятся один раз на первых примибрахиалиях. Высота примибрахиалей в каждом радиусе варьируется: наиболее высокие примибрахиалии расположены в радиусах D и A. Брахиалии очень тонкие, стройные, удлиненные, в поперечной части несут медиальный гребень. Пиннулы длинные, тонкие, состоят из удлиненных и стройных пиннуляриев (до 10 в одной пиннуле). Пиннулы расположены поочередно справа и слева на секундибрахиалиях с периодом в две-три брахиалии (одна или две брахиалии не несут пиннулы). При этом в случае трех брахиалей, третья, несущая пиннулу, обычно редуцирована по высоте. Стебель в поперечном сечении круглый, гетероморфный.

**С р а в н е н и е.** От наиболее близких семейств Decadocrinidae и Clathrocrinidae, tenuibrachiокриниды отличаются особенностями расположения пиннул: чередованием брахиалей с пиннулами и промежутками из свободных брахиалией, лишенных пиннул.

**С о с т а в.** Типовой род.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Средний – верхний карбон (московский – касимовский яруса), Московская синеклиза, Окско-Цнинский вал.

### **Род *Tenuibrachiocrinus* Mirantsev, gen. nov.**

**Н а з в а н и е р о д а.** от *tenuis* (лат.) – тонкий и *brachium* (лат.) – рука.

**Т и п о в о й в и д.** *T. domodedovoensis* Mirantsev, sp. nov.

**В и д о в о й с о с т а в.** *T. domodedovoensis* Mirantsev, sp. nov., московский ярус, Московская синеклиза, Окско-Цнинский вал; *T. erlangeri* Mirantsev, sp. nov., касимовский ярус, Московская синеклиза.

**Д и а г н о з** такой же, как и у семейства.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Такое же, как и у семейства.

### ***Tenuibrachiocrinus domodedovoensis* Mirantsev, sp. nov.**

Табл. XIV, фиг. 1, 2.

?Decadocrinidae gen. et sp. indet.: Rozhnov, Mirantsev, 2014, fig. 2 (8).

**Н а з в а н и е в и д а** по типовому местонахождению.

**Г о л о т и п** – ПИН № 5450/502; крона хорошей сохранности; Московская область, Ленинский район, Домодедовский карьер; московский ярус, мячковский горизонт, песковская свита, “рыбный слой” (сборы Г.В. Миранцева).

**О п и с а н и е** (рис. 33, 8). Чашечка полусферической формы. Радиальные, базальные и анальные таблички чашечки заметно выпуклые. Инфрбазальный венчик небольшой, плоский расположен в базальной вогнутости, сбоку не виден. Судя по некоторым экземплярам этого вида, происходящим из Окско-Цнинского вала, небольшие цирры на стебле могли располагаться довольно высоко, в относительной близости от чашечки.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Московский ярус, мячковский горизонт, песковская свита; Московская синеклиза и Окско-Цнинский вал.

**М а т е р и а л.** Более 250 экземпляров из типового местонахождения, а также единичные экземпляры из ?песковской свиты карьера Пески-II и Окско-Цнинского вала (?песковская свита, карьер Ташенка).

**З а м е ч а н и я.** В 2009 году автору удалось обнаружить в Домодедовском карьере в отложениях песковской свиты (30 слой; Махлина и др., 2001) большое скопление морских лилий. Помимо многочисленных крон и чашечек *T. domodedovoensis* (всего более 250 экземпляров) в скоплении были обнаружены единичные кроны и их фрагменты от других морских лилий: *Dicromyocrinus ornatus*, *Moscovicrinus multiplex*, *Pegocrinus bijugus*, *Synerocrinus incurvus*, *Synphocrinus* sp., а также неописанных мелких криноидей. Находки криноидей происходят, вероятно, из верхней части слоя, представляющей собой детритовый мергель с отдельными гальками. По обилию находок фрагментов рыб (зубы, петроды) данный слой неформально назван “рыбным” (Махлина и др., 2001, с. 182). Находки целых морских лилий в данном слое ранее не отмечались. Криноидеи находились в слое нередко в непосредственной близости с гальками (табл. XIV, фиг. 1), располагаясь по всему объему слоя, в том числе и по обеим сторонам напластования. В данном скоплении вместе с морскими лилиями были обнаружены фрагменты морских ежей *Archaeocidaris mosquensis* Ivanov, брахиоподы *Meekella* sp., неопределенный ?фосфатные брахиоподы, двустворчатые моллюски *Pteronites* sp., а также конулярии *Paraconularia mosquensis* Vorozhbitov et Alekseev, 2001. В дальнейшем необходимо более тщательное изучение этого скопления.

*Tenuibrachiocrinus erlangeri* Mirantsev, sp. nov.

Табл. XIV, фиг. 3.

**Н а з в а н и е** вида в честь палеонтолога-любителя А.А. Эрлангера, нашедшего голотип.

**Г о л о т и п** – ПИН. № 3678/518 крона хорошей сохранности; Московская область, Воскресенский район, Афанасьевский карьер; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

**С р а в н е н и е.** От типового вида *T. domodedovoensis* отличается более уплощенной чашечкой с вытянутым, инфрабазальным венчиком, видимым сбоку, а также менее выпуклыми табличками чашечки и пропорционально меньшими размерами базальных табличек.

**О п и с а н и е** (рис. 16). Чашечка блюдцевидная, ширококоническая, инфрабазальный венчик небольшой, слегка вытянутый, виден сбоку. Базалии небольшие, вдвое меньше радиальных табличек. У голотипа и паратипа (ПИН экз. № 3678/533; рис. 16, а) руки сохранились практически полностью: в каждой из ветвей присутствуют в среднем около 10 секундибрахиалей, на которых поочередно справа и слева с промежутком в одну–две брахиалии расположены пиннулы. У голотипа одна пиннула состоит максимум из десяти пиннуляриев. Стеблевая фасетка круглая.

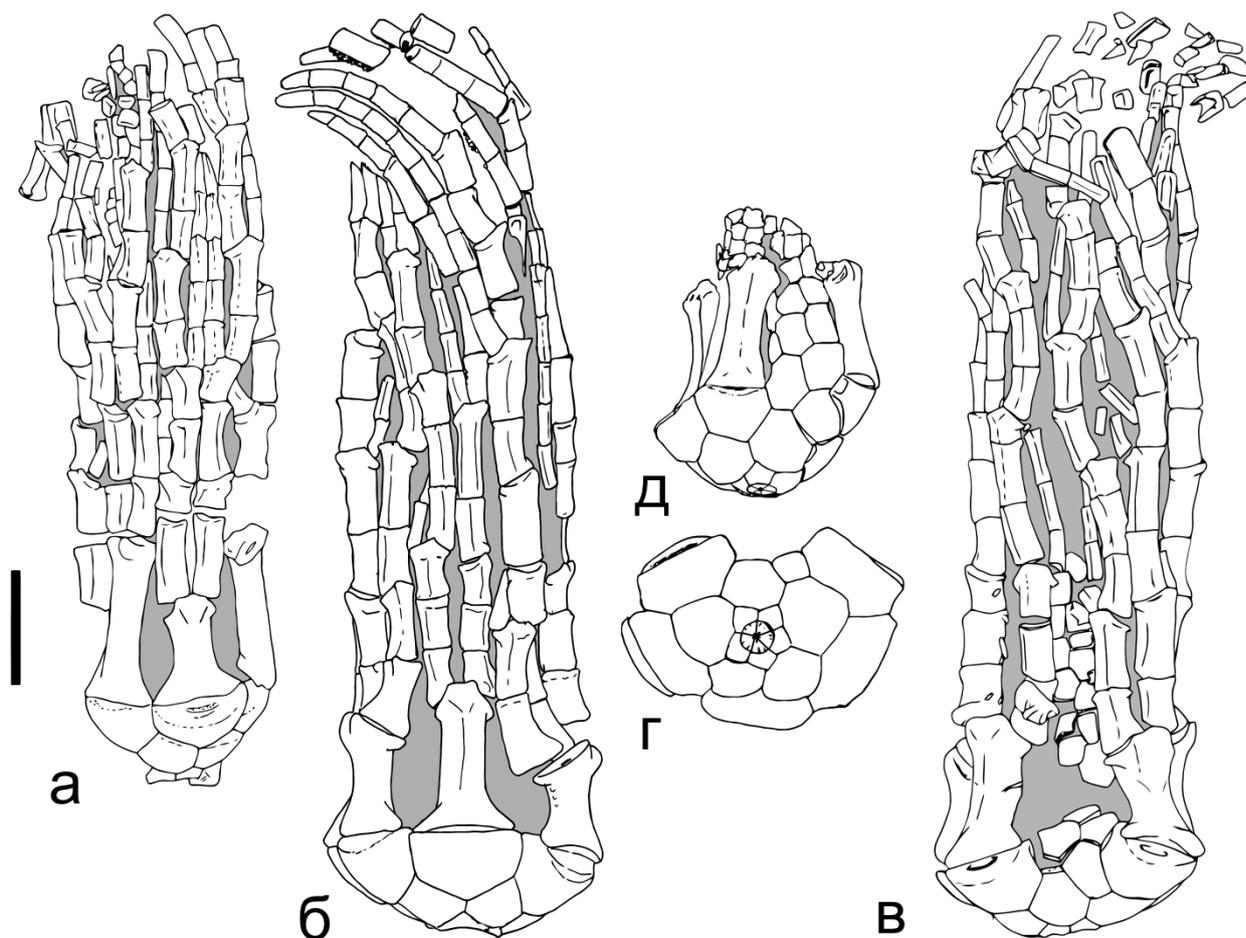


Рис. 16. *Tenuibrachiocrinus erlangeri* gen. et sp. nov., а – ПИН № 3678/533, корона, со стороны радиуса E; б, в, г – голотип (ПИН № 3678/518); б – со стороны радиуса A, в – со стороны интеррадиуса CD, г – снизу; д – ПИН № 5348/128, чашечка с основанием рук и анальным мешком со стороны интеррадиуса CD. Длина масштабного отрезка – 5 мм.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита; Московская синеклиза.

#### НАДСЕМЕЙСТВО CROMYOCRINOIDEA BATHER, 1890

#### СЕМЕЙСТВО CROMYOCRINIDAE BATHER, 1890

#### Род *Cromyocrinus* Trautschold, 1867

Т и п о в о й в и д - *Cromyocrinus simplex* Trautschold, 1867, московский - касимовский яруса, Московская синеклиза и Окско-Цнинский вал.

Д и а г н о з (по Webster, 1981, с изменениями). Чашечка округлая, почти сферическая, наиболее широкая у основания радиалей; основание чашечки плоское у более древних форм и

вытянутые у молодых форм. Швы между табличками могут присутствовать явно (в случае сильно выпуклых табличек) или отсутствовать вовсе; таблички чашечки гладкие либо со слабо выраженной грануляцией. В составе чашечки три анальные таблички. Пять массивных неветвящихся однорядных рук. Стебель круглый, гетероморфный, осевой канал пятилопастной (а не круглый, как указано в диагнозе у Вебстера).

**В и д о в о й с о с т а в.** *Cromyocrinus orbicularius* (Hall, 1961) нижний карбон (миссисипская подсистема), осейджский ярус, известняки Кеокук, Айова, США; *Cromyocrinus simplex* Trautschold, 1867, московский - касимовский яруса, Московская синеклиза и Окско-Цнинский вал; московский ярус Донбасса.

**С р а в н е н и е.** От всех остальных родов кромииокринид отличается наличием пяти неветвящихся массивных рук и более округлой, практически шаровидной формой чашечки.

**З а м е ч а н и я.** По одной чашечке, происходящей из отложений ?среднего карбона верховья Вычегды, Яковлевым (Яковлев, Иванов, 1956) был описан новый вид – *C. cuploformis*. Исследование голотипа (ВСЕГЕИ № 7191/10) показало, что данный вид имеет нехарактерную для рода, вытянутую, куполовидную форму чашечки, а также наличие скульптуры. Данный вид, по всей видимости, следует отнести к роду *Ulocrinus*.

Второй описанный в данной монографии вид – *C. geniculatus* также описан по одной чашечке (ВСЕГЕИ № 7191/3). На этикетке указано, что чашечка происходит из “центрального цементного завода” (в тексте монографии отмечено его расположение около Коломны), и возраст в работе указан как предположительно подольский горизонт. Однако, скорее всего привязка к Коломне и подольскому горизонту ошибочна и образец ввиду своей сохранности происходит из отложений неверовской свиты хамовнического горизонта окрестностей Воскресенска (например, карьер у д. Колуберево). Кроме того “центральный цементный завод около д. Колуберево” фигурирует на некоторых других этикетках из коллекции подмосковных морских лилий ВСЕГЕИ (№ 7191). В данной работе этот вид рассматривается как синоним типового вида.

*Cromyocrinus orbicularius* (Hall, 1961) – стратиграфически наиболее древний и единственный найденный на территории Северной Америки вид рода. По данным Каммера и Осича (Kammer, Ausich, 1993) диагноз данного вида в точности совпадает с диагнозом типового. Тем не менее, стоит учесть, что американский вид известен только по трем чашечкам, поэтому строение и особенности ветвления рук (весьма отличительный признак рода) неизвестны.

Все другие ранее отнесенные к этому роду экземпляры, происходящие из каменноугольных отложений Северной Америки, являются либо неправильно идентифицированными, ошибочными (Easton, 1942), либо слишком фрагментарными,

определенными лишь по отдельным табличкам, и не несут соответствующие диагностические признаки (Girty, 1915; Strimple, Nassichuk, 1974; Webster, 1981). Так, у изображенной Иастоном чашечки “*Cromyocrinus* sp.” из честерского яруса (штат Арканзас) базальные таблички крайне небольшого размера, существенно меньше радиалей (Easton, 1942). Вероятно, общая форма чашечки была блюдцевидной (к сожалению, экземпляр изображен только с одной стороны – снизу). Таким образом, нет никаких оснований говорить о принадлежности данного экземпляра к роду *Cromyocrinus* и к представителям семейства *Cromyocrinidae* вообще. Кроме того, из верхнего карбона Польши, была определена чашечка “*Cromyocrinus* sp.” (Korejwo, Teller, 1968). К сожалению, ее сохранность не позволяет подтвердить или опровергнуть правильность идентификации.

### ***Cromyocrinus simplex* Trautschold, 1867**

Табл. XXVII, фиг. 1-3; табл. XXVIII, фиг. 2-6; табл. XXX, фиг. 1-4.

*Cromyocrinus simplex*: Trautschold, 1867, p. 10, Pl. 3, figs. 1-4; Unnum. Fig.; 1879, p. 117, Pl. 14, figs. 6-8; 1882, p. 154, Pl. 14, figs. 5-7. Лагузен, 1895, с. 149, рис. 202. Яковлев, 1922b, p. 294, figs. 1-3. Иванов, 1926, с. 176. Яковлев, 1926в, с. 119, рис. 2-4; 1939а, с. 65, табл. 12, фиг. 1, 8-9; 1939б, с. 146, фиг. 1-7; Bassler, Moodey, 1943, p. 378. Яковлев, Иванов, 1956, p. 15, Pl. 3, figs. 3-5. Иванова, 1958, с. 132, рис. 2, 56b, табл. 11, фиг. 4, табл. 12, фиг. 5; Арендт, 1961, с. 102, рис. 1. Яковлев, 1964, с. 70, рис. 110. Арендт, Геккер, 1964, с. 90, табл. 12, фиг. 7-8. Webster, 1973, p. 88. Moore, Lane, Strimple, 1978, p. T694, Fig. 458, no. 2. Smith, 1985, p. 172, Pl. 7.4.30. Simms, 1999, p. 36, fig 59. Rozhnov, Mirantsev, 2014, fig. 1 (11, 13, 14, 18-19).

*Cromyocrinus geniculatus*: Яковлев, Иванов, 1956, с. 18, табл. 3, фиг. 2. Арендт, Геккер, 1964, с. 90, табл. 12, фиг. 6. Webster, 1973, p. 88.

*Cromyocrinus longimanus*: Иванов, 1926, с. 176 (*nomen nudum*). Bassler, Moodey, 1943, p. 377.

*Cromyocrinus verticillatus*: Иванов, 1926, с. 176 (*nomen nudum*). Bassler, Moodey, 1943, p. 378.

Г о л о т и п изначально не был выделен. Вся типовая коллекция Траутшольда, вероятно, была утеряна (Стародубцева, Митга, 2002). В качестве неотипа предложен экземпляр ПИН № 137/56, изображенный Яковлевым и Ивановым (1956; табл. III, фиг. 5) и в последующем неоднократно изображенный в разных работах (Арендт, Геккер, 1964; табл. 12, фиг. 1-8; Moore, Lane, Strimple, 1978, p. T694, Fig. 458, no. 2.), происходящий из отложений суворовской свиты окрестностей с. Мячково.

О п и с а н и е (рис. 24; 31, а; 32, 11, 13, 14, 18-19) данного вида было детально приведено в работах Траутшольда (Trautschold, 1867, 1879), а также Яковлева и Иванова (Яковлев, Иванов, 1956), поэтому в настоящей работе вид подробно не описывается. Ниже приводятся некоторые особенности, связанные с изменчивостью.

И з м е н ч и в о с т ь у подмосковных кромиокринусов была отмечена еще А.П. Ивановым. В своей рукописи Иванов, в составе рода *Cromyocrinus*, помимо собственно *C. simplex*, рассматривал еще три вида (“*C. longimanus*”, “*C. verticillatus*” и “*C. patulus*”). Поскольку все предложенные название не были опубликованы, их стоит рассматривать как *nomen nudum*. “*C. patulus*” в ходе переизучения (Миранцев, 2010) был отнесен к роду и семейству ошибочно, и на самом деле относится к роду *Allosocrinus* Strimple, 1949. В данной работе все подмосковные виды рассматриваются как вариации и изменчивость типового вида. В дальнейшем необходимо в деталях изучить вопрос изменчивости рода.

Отличия “*C. verticillatus*” от *C. simplex* заключаются, прежде всего, в “веретенovidных” руках (ширина рук в проксимальной части почти вдвое уже, чем в медиальной), а также более выпуклыми табличками чашечки. Описанный Яковлевым *C. geniculatus* может как раз представлять такую вариацию. В отложениях неверовской свиты встречаются оба морфотипа, как с гладкими (табл. XXX, фиг. 2) так и с выпуклыми табличками (табл. XXX, фиг. 3). Наиболее изменчивыми признаками у рода *Cromyocrinus* является форма основания чашечки и инфрабазального венчика. У наиболее древних форм (из низов московского яруса) основание чашечки и инфрабазальный венчик плоские и не видны сбоку, максимальная ширина чашечки приходится на верхнюю часть базальных табличек. У экземпляров происходящих из отложений мячковского горизонта максимальная ширина чашечки приходится на радиальные таблички (табл. XXX, фиг. 4). Начиная с самых низов касимовского времени основание чашечки становится вытянутым, а инфрабазальный венчик виден сбоку (табл. XXX, фиг. 1-3). Стоит отметить что данное “выпячивание” основания происходило одновременно у обоих вышеупомянутых морфотипов (“*C. verticillatus*” и собственно *C. simplex*).

Р а з м е р ы, в мм: В коллекции присутствуют экземпляры разных возрастных стадий. Самая маленькая чашечка в диаметре не превышает 5 мм. Диаметр наиболее крупных чашечек составляет около 35 мм (судя по изолированным табличкам чашечки, в редких случаях диаметр чашечки мог превышать 50 мм).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний – верхний карбон (верейский хамовнический горизонты), Московская синеклиза и Окско-Цнинский вал. Вид широко встречается, практически непрерывно во всех свитах, содержащих целые идентифицируемые находки морских лилий, за исключением коробчеевской свиты, где находки данного вида пока не отмечены.

М а т е р и а л. Несколько сотен чашечек и крон разной сохранности из среднего-верхнего карбона Подмосковья.

### Род *Mooreocrinus* Wright et Strimple, 1945

*Trautscholdicrinus*: Иванов, 1926, с. 176 [part., nomen nudum] (non *Trautscholdicrinus*: Яковлев, 1939; non *Trautscholdicrinus* Moore, Plummer, 1939).

*Mooreocrinus*: Wright and Strimple, 1945, p. 221. Strimple, 1966, p. 5. Strimple, Watkins, 1969, p. 160. Strimple, Moore, 1971a, p. 24. Webster, 1973, p. 177. Moore, Lane, Strimple, p. 699.

Т и п о в о й в и д - *Cromyocrinus geminatus* Trautschold, 1867, московский - касимовский яруса, Московская синеклиза и Окско-Цнинский вал.

Д и а г н о з (Webster, 1981, с изменениями). Чашечка полусферическая, таблички чашечки сильно выпуклые, наибольшая ширина чашечки приходится на уровень дистальной части базальных табличек. Основание чашечки плоское, либо слегка вытянутое. Радиальные фасетки горизонтальные. Таблички либо гладкие, либо с незначительной скульптурой в виде небольших бугорков. В составе чашечки две или три анальные таблички. Руки ветвятся один раз на первых примибрахиалиях. Руки однорядные, состоят из слабосклонных брахиалей. Стебель круглый, гетероморфный, осевой канал пятилопастной.

В и д о в о й с о с т а в. *M. geminatus* (Trautschold, 1867), московский - касимовский яруса, Московская синеклиза и Окско-Цнинский вал; (?)*M. glomerosus* Webster, Maples, Sevastopulo, Frest et Waters, 2004, нижний карбон, серпуховский ярус, Алжир; (?)*M. magdalensis* Strimple, 1975б, моурованский ярус, США (Техас); *M. mendesi* (Lane, 1964), московский ярус, Бразилия; *M. wilburni* Strimple et Watkins, 1969, атоканский ярус, США (Техас).

З а м е ч а н и я. Фрагмент кроны, предположительно относящейся к данному роду известен из отложений нижнебашкирского подъяруса центрального Ирана (Webster, et al., 2011). Из атоканского яруса штата Миссури (США) к этому роду был отнесен фрагмент дистальной части руки (Strimple, 1975б). Данная находка достаточно фрагментарна, и не несет диагностических признаков рода, кроме того, рука резко сужается к дистальному концу, а брахиальные членики заметно более низкие, чем таковые у *Mooreocrinus*. Североамериканские представители рода были установлены по изолированным чашечкам без сохранившихся рук (Strimple et Watkins, 1969, Strimple, 1975в), и поэтому их отнесение к роду весьма условно. Единственный нижекарбонный вид рода – *M. glomerosus* обладает значительно более уплощенной чашечкой и относительно небольшими базалиями (Webster, et. al., 2004), чем

таковые у типового вида. По всей видимости, данный вид принадлежит к более древней группе, чем типичные *Mooreocrinus*, и кромиокриниды вообще.

### ***Mooreocrinus geminatus* (Trautschold, 1867)**

Табл. XXVII, фиг. 6, 7; табл. XXXI, фиг. 1; табл. XXXII, фиг. 1-3.

? *Cupressocrinites nuciformis*: Fischer de Waldheim, 1837, табл. XLI, фиг. 5, 6.

*Cromyocrinus geminatus*: Trautschold, 1867, p. 25, plate IV, fig. 6 (non 7-8), unnum. fig. Trautschold, 1879, p. 22, plate III, fig. 5, 6. Wright, 1934, p. 243, pl. 13, figs. 1-3; fig. 1, 2; 1939, p. 30, pl. 8, figs. 14-15. Яковлев, 1939а, с. 66, табл. 12, фиг. 7. Bassler, Moodey, 1943, p. 377. Wright, Strimple, 1945, p. 222. Webster, 1973, p. 109, 178.

*Eupachyocrinus geminatus*: Wachsmuth, Springer, 1880(1879), p. 361. Bassler, Moodey, 1943, p. 471. Jaekel, 1918, p. 65, fig. 55.

*Trautscholdicrinus geminatus*: Иванов, 1926, с. 176 [nomen nudum].

*Dicromyocrinus geminatus*: Яковлев, Иванов, 1956, с. 19-20, рис. 3, табл. IV, фиг. 1-3. Strimple, 1961, p. 65. Арндт, Геккер 1964, с. 90, рис. 131, табл. XII, фиг. 11, 12. Webster, 1973, p. 178, 180.

*Mooreocrinus geminatus*: Wright, Strimple, 1945, p. 221-222. Strimple, 1966, p. 5. Webster, 1973, p. 178. Moore, Lane Strimple, 1978, p. 700, fig. 460, no. 3. Rozhnov, Mirantsev, 2014, fig. 1 (1-8, 10, 12, 15-17, 20), fig 2 (1, 10), plate 2 (1-3).

Г о л о т и п – не выделен, вся типовая серия вероятнее всего утеряна (Стародубцева, Митта, 2002); типовая серия происходит из окрестностей с. Мячково (? касимовский ярус, кревьякинский горизонт, суворовская свита; Алексеев, 2001а).

О п и с а н и е (рис. 3; 4; 32, 1-8, 10, 12, 15-17, 20; 33, 1, 10) данного вида было детально приведено в работах Траутшольда (Trautschold, 1867, 1879), а также Яковлева и Иванова (Яковлев, Иванов, 1956), поэтому в настоящей работе вид подробно не описывается.

И з м е н ч и в о с т ь. Обширные коллекции по данному виду позволяют выявить изменчивость вида. Наименее стабильным признаком является форма инфрабазального венчика. У более древних форм венчик и основание чашечки плоское. Начиная с самых низов касимовского времени основание чашечки становится вытянутым, а инфрабазальный венчик виден сбоку. Данная особенность была отмечена еще А.П. Ивановым (Яковлев, Иванов, 1956) Толщина табличек чашечки также довольно часто варьируется от толстой, образующей глубокие швы на границах между табличками, до более уплощенной, ввиду чего некоторые экземпляры можно легко спутать с чашечками *Ulocrinus*. Кроме того количество а также

положение анальных табличек в составе чашечки существенно варьируют у разных экземпляров, в том числе и внутри одной популяции (более подробно про изменчивость положения анальных табличек см. главу 5 текущей работы “абберантные формы морских лилий”).

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Средний – верхний карбон (подольский – хамовнический горизонты), Московская синеклиза и Окско-Цнинский вал. Вид широко встречается, практически непрерывно во всех свитах, содержащих целые идентифицируемые находки морских лилий.

**М а т е р и а л.** Несколько сотен чашечек и крон разной сохранности из среднего-верхнего карбона Подмосковья.

### **Род *Ulocrinus* Miller et Gurley, 1890**

**Т и п о в о й в и д** - *Ulocrinus buttsi* Miller et Gurley, 1890, миссурийский ярус, Пенсильваний, Миссури, Оклахома, Канзас, США.

**Д и а г н о з** (приведен по Moore, Lane, Strimple, 1978 и Webster, 1981, с изменениями). Чашечка от полусферической до вытянутой полусферической-конической формы, наибольшая ширина приходится на уровень дистальной части базальных табличек. Проксимальная часть чашечки меняется от почти плоской или слегка округлой до вытянутой округло-конической. Радиальные фасетки горизонтальные; таблички либо гладкие, либо с незначительной скульптурой в виде небольших бугорков. Швы на местах соединения табличек вдавлены. В составе чашечки две или три анальные таблички; у взрослых форм десять двурядных рук, двурядность может быть выражена в разной степени, обычно в зависимости от размеров чашечки – чем старше экз., тем с более нижних брахиалей проявляется двурядность. У самых маленьких, видимо молодых экземпляров, руки однорядные. Стебель круглый, гетероморфный, осевой канал пятилопастной (у *U. convexus* (Strimple) - круглый).

**В и д о в о й с о с т а в.** *U. buttsi* Miller et Gurley, 1890, миссурийский ярус, США (Миссури, Оклахома, Канзас); *U. ? convexus* (Strimple, 1939) миссурийский ярус, США (Айова, Миссури, Техас, Оклахома, Иллинойс); *U. elongatus* Strimple, 1961, демойнейский ярус, США (Оклахома); *U. extrorsus* Strimple et Watkins, 1969, демойнейский ярус, США (Техас, Колорадо); *U. grishini* Mirantsev et Rozhnov, 2011, верхний карбон, гжельский ярус, ногинский горизонт (Окско-Цнинский вал); *U. fistulosus* Strimple et Moore, 1971, миссурийский ярус, США (Канзас, Оклахома, Иллинойс); *U. karchevskyi* Mirantsev et Rozhnov, 2011, верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт (Московская синеклиза); *U. manzanitaensis* Webster et Kues, 2006, демойнейский ярус, США (Нью-Мексико); *U. neverovoensis* Mirantsev et Rozhnov, 2011, верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт (Московская синеклиза); *U. ? occidentalis*

Miller et Gurley, 1894, миссурийский ярус, США (Миссури, Техас); *Ulocrinus rockymontanus* Strimple et Moore, 1973, атоканский – демойнейский ярусы, США (Техас, Колорадо); *U. sangamonensis* (Meek et Worthen, 1860), миссурийский – вирджильский ярусы, США (Иллинойс, Айова, Нью-Мексико, Канзас); *U. zeschi* Strimple et Watkins, 1969, атоканский ярус, США (Техас).

**З а м е ч а н и я.** Находки, определенные как *Ulocrinus* из нижнего карбона Польши и Англии, скорее всего, принадлежат представителям других родов. К роду *Ulocrinus* была отнесена чашечка морской лилии из нижнего карбона Польши (Korejwo, Teller, 1968). У этого экз. удлиненные инфрабазальные таблички сходны с таковыми у *Ulocrinus*. Однако других оснований для отнесения данной чашечки к *Ulocrinus* нет, так как у него отсутствуют наиболее важные признаки: руки и анальная серия. Для нижнего карбона гораздо более характерными являются представители рода *Ureocrinus*, чашечки и инфрабазальные таблички которого схожи с *Ulocrinus*. Сомнение вызывают также формы, описанные из нижнего карбона Англии (Bather, 1920). *Ulocrinus uralensis*, описанный Н.Н. Яковлевым (1930), также (Webster, 1981) не относится к данному роду – у этого вида коническая форма чашечки, инфрабазальные таблички не видны сбоку, анальная серия представлена одной, крупной, симметричной радианальной табличкой. А.А. Штукенберг (1905) описал и привел изображение *Poteriocrinus nikitini* из верхнего карбона гжельского яруса Самарской Луки. По общей форме и строению чашечки, удлиненным инфрабазальным табличкам, характеру ветвления рук и их двурядности этот вид был условно отнесен к роду *Ulocrinus* (Миранцев, Рожнов, 2011). При детальном изучении самого экземпляра (ВСЕГЕИ, экз. № 79/337), оказалось, что имеются ветвления второго порядка. Таким образом, данный вид может быть близок к родам *Probletocrinus* или *Parulocrinus*.

### ***Ulocrinus grishini* Mirantsev et Rozhnov, 2011**

Табл. XVI, фиг. 3.

*Ulocrinus neverovoensis*: Миранцев, Рожнов, 2011, с. 51, табл. X фиг. 3.

**Г о л о т и п** – ПИН, № 5362/3, крона с основанием стебля хорошей сохранности; на плитке с голотипом имеется еще один экз. кроны с проксимальной частью стебля этого же вида; Владимирская область, окрестности г. Ковров, Мелеховский карьер; гжельский ярус, ногинский горизонт.

О п и с а н и е. У всех экз. чашечки деформированы и смяты, однако по форме отдельных табличек можно судить, что инфрабазальный венчик состоит из пяти удлиненных табличек и что в составе чашечки имеется лишь две анальные таблички.

Руки двурядные, ветвятся один раз на первых примибрахиалиях; двурядность проявляется на восьмых секундибрахиалиях. На наиболее целой ветви рук присутствует более 100 члеников, при общей длине ветви в 120 мм.

Стебель круглый, осевой канал пятилопастной. Диаметр осевого канала составляет  $\frac{1}{4}$  от общего диаметра стебля. Стебель построен чередующимися члениками трех порядков, различающихся по высоте: низких, средних и высоких. Низкие членики находятся между высокими и средними. На длину стебля, равную 10 мм при диаметре стебля в 5 мм, приходится 13-14 члеников.

Р а з м е р ы, в мм:

Экз., №	s	B	I	BR	B/I
голотип	6	18	11	6.5	1.6
5362/3 (б)	6	17	?	6.5	?
5362/4	6	15	8	8	1.87

С р а в н е н и е. От *U. neverovoensis* и *U. karchevskyi* отличается более удлиненной формой чашечки и высоким инфрабазальным венчиком (соотношение между высотой базальных и инфрабазальных табличек  $18/11 = 1.6$ ), от остальных представителей рода данный вид отличается первым проявлением двурядности начиная с восьмых секундибрахиалиях, а не на более нижних секундибрахиалиях (как например у *U. convexus* (Strimple)).

З а м е ч а н и я. Формы, отнесенные к данному виду, могут являться потомками *U. neverovoensis*, так как двурядность у них проявляется также не с первых брахиальных члеников рук выше плечевой таблички.

М а т е р и а л – помимо голотипа, еще один экз. кроны с проксимальной частью стебля на той же плитке и чашечка с проксимальными частями стебля и рук из типового местонахождения.

### ***Ulocrinus karchevskyi* Mirantsev et Rozhnov, 2011**

Табл. XVI, фиг. 1-2.

*Ulocrinus neverovoensis*: Миранцев, Рожнов, 2011, с. 52, рис. 1, к, табл. X фиг. 1-2.

Г о л о т и п – ПИН, № 5348/1, чашечка с основаниями рук хорошей сохранности; Московская область, Воскресенский район, ст. Шиферная, отвалы карьера; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

О п и с а н и е (рис. 17, κ). Крупные кромиокриниды с шириной чашечки до 35 мм. Чашечка массивная, полусферическая, с приплюснутым основанием, ширина чашечки составляет 2/3 ее высоты. Инфрабазальный венчик состоит из пяти небольших, плоских либо слабовыпуклых табличек. Анальная табличка X не соприкасается с базальной табличкой DE. Стеблевая фасетка круглая.

Руки двурядные, ветвятся один раз на каждой плечевой табличке; двурядность проявляется на третьей секундибрахиалии. Первые примибрахиалии низкие, снаружи имеют небольшой притупленный шип. Скульптура не сохранилась.

Стебель известен только по небольшим проксимальным фрагментам. Стебель круглый, осевой канал пятилопастной, его диаметр составляет 1/4 от общего диаметра стебля.

Р а з м е р ы, в мм:

Экз., №	L	H	H/L	S	B	I	BR
голотип	35	23	0.6571	6.5	16	6	6
5348/2	34	23	0.6765	6	17	6	7

С р а в н е н и е. От наиболее близкого *U. neverovoensis*, данный вид отличается сферической формой чашечки (соотношение ширины чашечки к ее высоте у *U. karchevskiy* – 0.66-0.67; для *U. neverovoensis* это соотношение в среднем 0.72), низким, почти плоским, инфрабазальным венчиком, из-за чего он не виден сбоку. *U. karchevskiy* также отличается от остальных представителей рода, сферической формой чашечки и двурядностью, проявляющейся начиная с 3 секундибрахиалей.

З а м е ч а н и я. У голотипа на руке обнаружено повреждение в виде цисты, возможно связанное с деятельностью мизостомид. Более подробно данные следы рассмотрены в главе “Палеоэкология”.

М а т е р и а л. Помимо голотипа, еще один экз. чашечки с основанием рук из того же местонахождения.

### ***Ulocrinus neverovoensis* Mirantsev et Rozhnov, 2011**

Табл. XV, фиг. 1-8; табл. XXXII, фиг. 4.

*Ulocrinus neverovoensis*: Миранцев, Рожнов, 2011, с. 49, рис. 1, а-и, табл. IX, фиг. 1-8. Rozhnov, Mirantsev, 2014, fig. 1 (9), plate 2 (4).

Г о л о т и п – ПИН, № 5348/3, чашечка с основаниями рук хорошей сохранности; Московская область, Воскресенский район, ст. Шиферная, отвалы карьера; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

О п и с а н и е (рис.17, *a-u*; 31, *a*; 32, 9). Крупные кромиокриниды с чашечкой, шириной до 35 мм. Чашечка массивная, полусферическая, с вытянутым основанием. Чашечка немного вытянута в сторону анального интеррадиуса, и поэтому слегка неравнобокая, ее максимальная ширина расположена в анальной плоскости ACD. Высота чашечки составляет в среднем 0.77 от ее длины. Инфрабазальный венчик состоит из пяти вытянутых табличек. Стеблевая фасетка круглая.

Анальных табличек в составе чашечки две или три. Радианальная табличка удлиненная, примыкает проксимально к базальным табличкам CD и BC, а дистально сбоку к радиальной табличке C. Анальная табличка X примыкает снизу к базальной CD, а с боков к радиальной D и двум другим анальным табличкам. У форм с двумя анальными табличками может соединяться также и с радиальной C. У некоторых форм радианальная и радиальная D таблички примыкают друг к другу так, что анальная X и базальная CD не соединяются. Третья анальная табличка сильно варьирует в размере, обычно клиновидной формы, соединяется слева с анальной табличкой X, справа может иметь контакт с радиальной C (рис. 17).

Скульптура, на табличках чашечки и члениках рук (особенно проксимальных) выражена обычно в виде невысоких округлых бугорков. У большинства экземпляров она выражена достаточно отчетливо (табл. XV, фиг. 2) но может и отсутствовать или быть менее выраженной (табл. XV, фиг. 1). Кроме бугорков на границах табличек между базальными и прилегающими табличками имеются характерные швы.

Руки двурядные, ветвятся один раз на каждом первых примибрахиалиях. Двурядность рук выражена в различной степени у разных экземпляров. При схожем размере чашечки у экз. №№ 3678/398, 5348/3 и 5348/7 двурядность начинает проявляться на уровне седьмых-десятих секундибрахиалей. У экз. №№ 3678/494, 3678/617 и 5348/6 двурядность проявляется ранее – с третьих-четвертых секундибрахиалей. Примибрахиалии низкие, снаружи имеют небольшой притупленный шип. Членики рук клиновидной формы.

В связи с отсутствием образцов с целыми руками нельзя точно определить число члеников в руке, однако, судя по наиболее полному ювенильному экз. (табл. XV, фиг 3), их было не менее 37.

Стебель круглый, с пятилопастным осевым каналом. Диаметр осевого канала составляет  $\frac{1}{4}$  от диаметра стебля. Кроны этого вида с фрагментами стебля в изученных коллекциях редки. Наиболее полно часть стебля около 15 мм представлен у экз. № 5348/7 (табл. XV, фиг. 5).

Стебель гетероморфный, построен чередующимися члениками нескольких порядков, различных по высоте.

Р а з м е р ы, в мм:

Экз., №	H	L	s	I	B	R	BR	H/L
голотип	24	31	5	7	15	8	7	0.77
5348/7	23	29	4.5	7	13	8	9	0.79
3678/494	21	29	5	6.5	13	7	8	0.72
3678/398	24.5	30	5	7	14	8	9	0.81
3678/450	24	29.5	5	8	15	?	8	0.81
3678/421	14	21	4	4.5	9.5	5	6.5	0.66
3678/632	23	28	5	6	14	?	9	0.82
3678/712	21	25	5	5	13	?	7	0.84
5362/1	19	25	4.5	7	12.5	8	?	0.76
5348/6	24	33	8	9	17	9	6	0.72
5348/12	7.5	9.5	1.5	2	5	3	?	0.79
5348/5	12	16	3	4	8	5	5	0.75

И з м е н ч и в о с т ь. Внутривидовая изменчивость выражена, главным образом, форме, строении и скульптуре чашечек и числе анальных табличек в анальной серии (рис. 17, а – и). Форма чашечки меняется от почти полусферической до конической (соотношение высоты чашечки к ее ширине колеблется от 0.6 до 0.8). У некоторых экземпляров таблички сильно выпуклые и швы в местах их соединения сильно углублены, но у большинства чашечек таблички слабовыпуклые и швы между ними значительно менее углубленные. Скульптура выражена в разной степени, от почти полного отсутствия до отчетливой. В составе анальной серии чашечки обычно две-три таблички, но имеется aberrantная форма с одной анальной табличкой. В последнем случае единственная табличка анальной серии симметрично примыкает с боков к радиальным D и C табличкам, а проксимально к базальной CD.

В коллекции имеется небольшая крона, видимо ювенильных экземпляров, (рис. 17, и; табл. XV, фиг. 8), отнесенная к описываемому виду исходя из общей формы чашечки и расположения анальных табличек. У этого экземпляра членики однорядных рук относительно более высокие, чем у взрослых индивидов. Их высота, в противоположность взрослым экземплярам, значительно превосходит ширину. Плечевые таблички удлиненные и по высоте приблизительно равны половине высоты всей чашечки. Чашечка экз. № 3678/623 больше чашечки экз. № 5362/2 почти в два раза, в строении рук сохраняется однорядность, но при этом высота члеников рук пропорционально к высоте чашечке становится меньше.

Возрастная изменчивость связана, в основном, с изменениями пропорций отдельных элементов рук. Общая форма и строение чашечки молодых и взрослых форм близки. У молодых экз. членики рук относительно выше, чем у взрослых форм. У молодых форм руки однорядные на всем протяжении, но тенденция к двурядности выражена в клиновидной форме члеников (табл. XV, фиг. 3). У взрослых форм двурядность проявляется на седьмом-восьмом брахиальных члениках выше плечевой таблички, а у некоторых крупных экз. (рис. 17, б; табл. XV, фиг. 6) на четвертом брахиальном членике выше плечевой таблички.

**С р а в н е н и е.** Новый вид отличается от *U. grishini* sp. nov. и *U. karchevskiyi* sp. nov. умеренно высоким инфрабазальным венчиком, который имеет промежуточную форму между этими двумя видами. От всех североамериканских представителей рода, *U. neverovoensis* отличается наличием скульптуры, а также менее выраженной двурядностью в строении рук у взрослых форм (проявление на седьмом-восьмом брахиальных члениках выше плечевой таблички) и однорядностью у молодых форм. У североамериканских видов однорядность у молодых экземпляров неизвестна.

**М а т е р и а л.** Более 60 чашечек (нередко с проксимальными частями рук и стеблей) преимущественно хорошей сохранности, а также их фрагменты; (Московская обл., Воскресенский р-н, ст. Шиферная, отвалы карьера; ст. Ратчино, Афанасьевский карьер цементного сырья; г. Москва, отвалы метро); верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

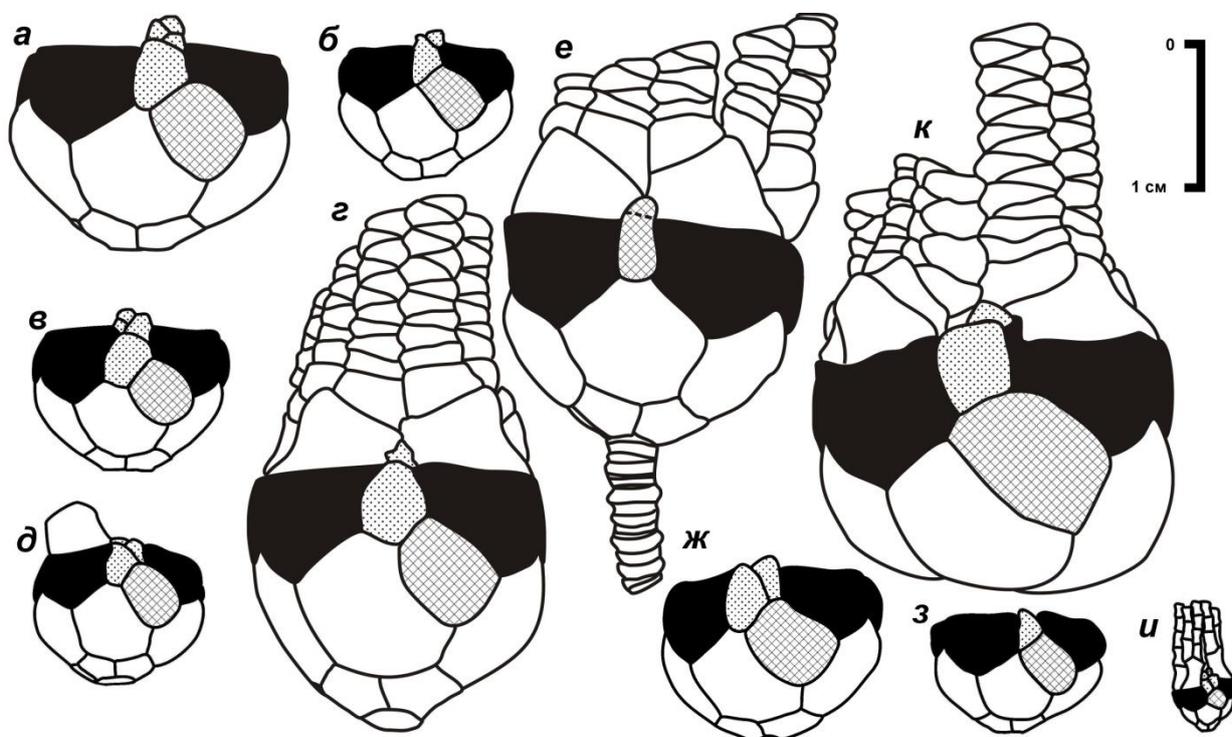


Рис. 17. Форма чашечек *Ulocrinus*: а-и *U. neverovoensis*: а – экз. ПИН, № 5362/1; б – экз. ПИН, № 5348/6; в – экз. ПИН, № 5348/10; г – экз. ПИН, № 5348/3; д- экз. ПИН, № 5348/11; е -

экз. ПИН, № 5348/7; ж - экз. ПИН, № 5348/8; з- экз. ПИН, № 5348/9; и – ПИН, № 5362/2; к- Ulocrinus karchevskyi; экз. ПИН, № 5348/2. Радиальные таблички закрашены черным цветом, радиальная табличка закрашена в штриховку, анальная X и другие таблички анальной серии закрашены мелкими точками (Миранцев, Рожнов, 2011; с измен.).

#### НАДСЕМЕЙСТВО ERISOCRINOIDEA WACHSMUTH ET SPRINGER, 1886

#### СЕМЕЙСТВО GRAPHIOCRINIDAE WACHSMUTH ET SPRINGER, 1886

Т и п о в о й р о д. Graphiocrinus de Konink et Le Hon, 1854, p. 115.

Д и а г н о з (по Moore, Lane, Strimple, 1978; Webster, 1987; с дополнениями). Небольшие криноидеи. Крона цилиндрическая, удлинённая, стройная. Чашечка от полушаровидной формы с наличием базальной вогнутости до дисковидной или низкоконической формы с удлинённым основанием. Пять небольших инфрабазалей, обычно невидимых сбоку (за исключением рода Sukhanovocrinus), могут располагаться в базальной плоскости чашечки или в небольшой базальной вогнутости, и скрыты за стеблевой фасеткой. Базальные таблички умеренного размера. Радиалии умеренно большие, их ширина превосходит высоту, артикулярная фасетка занимает всю дистальную поверхность радиалии. Поверхность радиалей горизонтальная у древних форм или наклонена наружу у более продвинутых форм. В составе чашечки одна анальная (анальная X) табличка, у более молодых форм анальная табличка может отсутствовать. На дистальной поверхности анальной таблички X присутствует фасетка для одной, реже двух вышележащих табличек анального хоботка. Руки однорядные, ветвятся в каждом радиусе один раз на первых примибрахиалиях. Примибрахиалии широкие. Высота примибрахиалей в каждом из радиусов может быть как одинаковой, так и варьировать (рода Permocrinus, Sukhanovocrinus). Секундибрахиалии прямоугольной формы либо слабклиновидные (у Holcocrinus клиновидные). Пиннулы небольшие, расположены поочередно на каждой брахиалии кроме аксилярной. Стебель в поперечном сечении округлый, иногда с густо расположенными циррами (род Holcocrinus).

С о с т а в. Graphiocrinus de Konink et Le Hon, 1854, нижний карбон (турнейский ярус), Европа (Бельгия, Англия, ?Ирландия); верхний девон (фаменский ярус), средний карбон (московский ярус), Китай; нижняя пермь (ассельский - артинский яруса), США; Contocrinus Кларк, 1969, средний-верхний пенсильваний (демойнский – вирджильский яруса), США; нижняя пермь (роудский ярус), Таиланд; ?Holcocrinus Kirk, 1945, нижний миссисипий (киндерхукский-осейджский яруса), США; нижний карбон, Ирландия; Permocrinus Wanner, 1949, верхняя пермь, о. Тимор, Sukhanovocrinus Mirantsev, gen. nov., ?средний - верхний карбон

(?московский – гжельский яруса), Московская синеклиза; *Tarinoscrinus* Webster, 1987, нижняя пермь (?сакмарский ярус); Австралия; верхняя пермь, о. Тимор.

**С р а в н е н и е.** Данное семейство является наиболее примитивным и, вероятно предковым к остальным семействам надсемейства эризокриноидей. От наиболее близкого и возможно предкового семейства *Decadocrinidae* Wachsmuth et Springer, 1886 графиокриниды отличаются слабо развитым анальным мешком, присутствием только одной анальной таблички а также более толстыми и массивными руками с небольшими пиннулами, более удлиненными члениками рук с разноразмерными примибрахиалиями, а также наличием двух а не одной дистальных фасеток на анальной табличке либо полной ее утратой из состава чашечки.

**З а м е ч а н и я.** Г. Вебстер и Б. Кьюс (Webster, Kues, 2006) на основании отсутствия базальной полости отнесли род *Holcoscrinus* к декадокринидам. В действительности базальная полость может отсутствовать у некоторых представителей семейства (например, у рода *Sukhanovocrinus*), основание чашечки при этом несколько вытянуто. Кроме того, для декадоринид характерны хорошо развитые анальные мешки, не обнаруженные у *Holcoscrinus*. Поэтому, в этой работе *Holcoscrinus* рассматривается в составе семейства графиокринид, как предлагалось ранее (Moore, Lane, Strimple, 1978).

Наиболее вероятно, что пермский род *Tarinoscrinus* произошел как раз от верхнекаменноугольного *Sukhanovocrinus*, а не от таких родов, как пенсильванский *Contocrinus*, и, что менее вероятно, *Graphiocrinus*, как предполагалось ранее (Webster, 1987). Для обоих родов *Tarinoscrinus* и *Sukhanovocrinus* характерно наличие двух фасеток на дистальной поверхности анальной таблички X, а также значительно менее развитая, по сравнению с вышеупомянутыми родами базальная полость, либо ее полное отсутствие.

### **Род *Sukhanovocrinus* Mirantsev, gen. nov.**

**Н а з в а н и е** рода по садовому товариществу “Суханово” (Воскресенский район, сев. часть Афанасьевского карьера), в окрестностях которого сделаны основные находки типового вида.

**Т и п о в о й** вид – *S. afanasievoensis* Mirantsev, sp. nov.

**Д и а г н о з.** Морские лилии небольшого размера; крона удлиненная, стройная. Форма чашечки у взрослых форм от низкоконической до блюдцевидной. Основание чашечки уплощенное или слегка вытянуто; базальная вогнутость отсутствует. Инфрбазальный венчик небольшой, плоский или слегка вытянутый состоит из пяти небольших табличек. Базальные таблички небольшие. Радиальные таблички у взрослых форм наиболее крупные в составе чашечки. Одна крупная анальная (X-анальная) табличка в составе чашечки, трапециевидной

формы, с дистальной стороны имеет две фасетки одинакового размера для крепления вышележащих табличек анального хоботка. Радиальные фасетки наклонены наружу. Десять рук, примибрахиалии аксилярные в каждом радиусе. Стебель круглый, в проксимальной части гетероморфный.

**В и д о в о й с о с т а в.** Типовой вид.

**С р а в н е н и е.** От наиболее близкого рода *Tarinoocrinus* Webster, 1987 отличается более вытянутой формой чашечки. От остальных родов семейства отличается присутствием двух, а не одной фасеток на дистальной поверхности анальной таблички X.

**З а м е ч а н и я.** Помимо находок в неверовской свите, в коллекции имеются отдельные находки чашечек и фрагментов крон из московского и гжельского ярусов предположительно принадлежащих этому роду. Поскольку описание и изучение этих находок выходит за пределы темы текущей работы, то ниже приводится описание материала происходящего исключительно из отложений неверовской свиты.

### ***Sukhanovocrinus afanasievoensis* Mirantsev, sp. nov.**

Табл. XX, фиг. 1-6; табл. XXIX, фиг. 1.

Graphiocrinidae gen. et sp. indet.: Rozhnov, Mirantsev, 2014, fig. 2 (9).

**Н а з в а н и е в и д а** по Афанасьевскому карьеру.

**Г о л о т и п** – ПИН, № 5450/50, крона с проксимальной частью стебля. Московская область, Воскресенский район, Афанасьевский карьер; верхний карбон; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита (табл. XX, фиг. 6).

**О п и с а н и е** (рис. 27; 33, 9). Чашечка дициклическая, у взрослых форм конусовидная, реже низкоконическая. Основание чашечки несколько вытянуто или уплощенное; базальная вогнутость отсутствует. Инфробазальный венчик небольшой, плоский или слегка вытянутый состоит из пяти небольших табличек. Пять базальных табличек, пятиугольной формы, базаль CD шестиугольной формы. Радиальные таблички пятигранные, у взрослых форм являются самыми большими табличками в составе чашечки; их ширина почти вдвое превосходит высоту таблички. Единственная анальная табличка относительно большая, трапециевидной формы, расширяется в верхней части, сильно выпячивается вверх за пределы радианального венчика. Табличка сбоку ограничена радиальными табличками, проксимальная грань соприкасается с дистальной гранью базальной таблички CD. Дистальная часть анальной таблички имеет небольшой выступ, на внутренней поверхности две фасетки для крепления вышележащих табличек анального хоботка.

На некоторых экземплярах сохранилась скульптура в виде мелкой грануляции на базальных, радиальных и анальных табличках. На проксимальной части первой брахиалии скульптура в виде грануляции, далее дистально переходит в тонкие струйки и ребрышки.

В каждом радиусе расположено по одной примибрахиалии, являющейся аксилярном. Высота примибрахиалей изменчива в разных радиусах. Наиболее высокие примибрахиалии расположены в радиусах А, С и D (при этом примибрахиаль С обычно несколько меньше чем примибрахиаль D). Несколько меньшие по высоте примибрахиалии расположены в радиусах В и Е. У сенильных форм примибрахиалии широкие, их ширина снизу равна ширине радиальной табличке. С обоих боков каждой примибрахиалии имеются небольшие прогибы, расположенные таким образом, что формируется своего рода медиальный гребень. Секундибрахиалии слабосклонной, почти прямоугольной формы. Высота секундибрахиалей уменьшается дистально (наиболее высокие секундибрахиалии расположены непосредственно сразу за примибрахиальями). У экземпляра ПИН № 5450/55 (табл. XX, фиг. 5) руки сохранились почти полностью. В наиболее полно сохранившейся ветви присутствует 16 секундибрахиалей. У данного экземпляра высота рук приблизительно в 15 раз больше высоты чашечки. Пиннулы небольшие, удлинённые и тонкие, расположены поочередно на каждой стороне секундибрахиалей.

Стебель круглый, гетероморфный. Проксистелла состоит из более плотно прилегающих друг к другу члеников, в районе в дальнейшем членики располагаются упорядоченно с чередованием один более крупный членик на пять-шесть более тонких членика.

Р а з м е р ы, в мм:

	голотип	5450/45	3678/610
Высота чашечки (макс.)	4,6	2,5	3,9
Ширина чашечки (макс.) (BC-E)	6,9	3,1	6,5
В/Ш соотношение	0,66	0,8	0,6
Высота инфрабазалии (радиус А)	0,65	0,35	0,49
Ширина инфрабазалии (радиус А)	1,37	0,6	1,2
Высота базалии (интеррадиус АВ)	1,9	0,83	1,72
Ширина базалии (интеррадиус АВ)	1,84	0,89	1,9
Высота радиалии (радиус А)	1,6	0,89	1,6
Ширина радиалии (радиус А)	3,1	1,37	3,0
Высота X-анальной таблички	1,8	0,98	1,37

Ширина X-анальной таблички	1,55	0,83	0,89
Диаметр стеблевой фасетки	1,72	0,89	1,2

**И з м е н ч и в о с т ь.** Возрастная изменчивость проявляется главным образом в пропорциональном различии отдельных элементов чашечки. Для молодых экземпляров характерна относительно высокая чашечка с пропорционально более высокими базалиями, отдельные таблички чашечки при этом сильно выпуклые. Кроме того, высота брахиалей пропорционально значительно больше, чем у взрослых форм, однако сами брахиалии значительно тоньше. Фактическая высота брахиалей у молодых экземпляров близка к таковой у взрослых форм. Таким образом, в ходе постларвального онтогенеза высота рук практически не менялась, изменялась главным образом лишь ширина брахиалей. У наиболее крупных экземпляров чашечка имеет более уплощенную конусовидную форму, при этом таблички чашечки обычно слабовыпуклы.

**Индивидуальная изменчивость.** На табличках одного экземпляра чашечки (ПИН, колл. № 5450) обнаружены относительно крупные (размером приблизительно до 0,5 мм) туберкулы. Данные туберкулы распределены относительно неравномерно, хаотично, по всей поверхности чашечки, однако они имеются на всех инфрабазальных, базальных, радиальных, анальных табличках и сохранившихся брахиалиях у изученного экземпляра. На других исследуемых экземплярах этого вида (всего более 30) подобные структуры не выявлены. Туберкулы заметно отличаются от имеющейся скульптуры своей массивностью и “однородностью” скелета. По этому признаку они несколько сходны с цистами, встречающимися на чашечках, однако какие-либо отверстия или сверления на туберкулах отсутствуют.

**М а т е р и а л.** Более 30 чашечек и крон из различных местонахождений Москвы (отвалы метро) и Московской области (Афанасьевский карьер и Станция Шиферная, отвалы карьера); верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

**З а м е ч а н и я.** От представителей рода *Arographiocrinus* встречающихся в тех же отложениях, что и *S. afanasievoensis* и имеющих также одну анальную табличку с двумя фасетками на дистальной крае а также сходное строение рук, описываемый вид отличается видимым с боку инфрабазальным венчиком, отсутствием базальной вогнутости (хотя у некоторых молодых *Arographiocrinus* базальная вогнутость развита слабо), сглаженными, а не выпуклыми табличками чашечки и радиальными фасетками, совпадающими по ширине с шириной радиалии.

СЕМЕЙСТВО TEXACRINIDAE MOORE ET STRIMPLE, 1943

**Д и а г н о з** (по Moore, Lane, Strimple, 1978, с изменениями). Крона удлиненная, может быть несколько расширена в верхней части. Чашечка, как правило, низкая, полушаровидная, либо коническая, обычно со слегка вогнутым основанием. Пять инфрабазальных табличек, невидимых сбоку, скрытых за стеблевой фасеткой. Радиальные фасетки, широкие, занимают всю ширину радиальной таблички, наклонены наружу. В состав чашечки входят три анальные таблички, в положении и размерах которых наблюдается изменчивость. Радиальная табличка обычно соприкасается с обоими радиалиями С и D. Анальный хоботок небольшой, с наружной стороны состоит из серии крупных полигональных табличек.

Руки однорядные, ветвятся изотомически в каждом радиусе на первой примибрахиалии, с двумя или тремя экзотомическими ветвлениями, расположенными выше, дающими до 40 ветвлений (по восемь ветвей на каждом радиусе). Членики рук слабосклонной формы. На каждом членике поочередно расположено по одной удлиненной пиннуле. Стебель в проксимальной части в поперечном сечении круглый.

**Т и п о в о й р о д.** *Texacrinus* Moore et Plummer, 1940, p. 143; пенсильваний (демойнский – вирджильский яруса) – нижняя пермь (вольфкампский ярус), США (Техас, Оклахома, Невада); средний – верхний карбон (московский – касимовский яруса), Московская синеклиза; нижняя пермь (верхи сакмарского-низы артниского ярусов) Омана; пермь (атринский-вучапинский яруса) Австралия.

**С о с т а в.** два рода – *Texacrinus* Moore et Plummer, 1940; ?*Marathonocrinus* Moore et Plummer, 1940.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** средний карбон (московский ярус) – верхняя пермь (вучапинский ярус).

**З а м е ч а н и я.** Кнэпп (Knapp, 1969) в составе этого семейства рассматривал четыре подсемейства: три из которых монотипичные (*Exterocrininae*, *Galanteacrininae*, *Triceracrininae*) и собственно *Texacrininae* с тремя родами *Texacrinus*, *Perimestocrinus* и *Separocrinus* (на основании более полных экземпляров два последних рода сейчас относятся к пирасокринидам). Род *Ulrichicrinus* Springer, 1926, обладающий конической чашечкой и как правило обычным изотомическим ветвлением был ранее ошибочно отнесен в это семейство (Strimple, Moore, 1971b). Второй род семейства – *Marathonocrinus* значительно отличается по форме чашечки и кроны от типового рода и возможно не относится к тексакринидам; для *Marathonocrinus* не известно количество и положение анальных табличек, а также форма анального мешка; единственный объединяющий признак с типовым родом это характер ветвления рук.

### **Род *Texacrinus* Moore et Plummer, 1940**

Т и п о в о й в и д. *Texacrinus gracilis* Moore et Plummer, 1940, демойнский ярус, Техас, США.

В и д о в о й с о с т а в. *T. associatus* Strimple, 1952; *T. coniformis* Strimple, 1961; *T. distortus* Webster et Lane, 1967; *T. gascoynensis* Webster et Jell, 1992; *T. gracilis* Moore et Plummer, 1940; *T. goochensis* Webster et Jell, 1992; *T. granulatus* (Webster, 1990); *T. hardmanensis* Webster et Jell, 1992; *T. haushiensis* Jell et Willink, 1993; *T. irradiatus* Strimple, 1952; *T. peskensis* Mirantsev, sp. nov.; *T. progressus* Strimple, 1952; *T. schmitowi* (Yakovlev in Yakovlev et Ivanov, 1956) Mirantsev, n. comb.; *T. uddeni* (Moore et Plummer, 1940).

Д и а г н о з: такой же, как и у семейства. Моором, Лейном и Стримплом (Moore, Lane, Strimple, 1978) было отмечено, что для некоторых видов характерны широкие руки с очень низкими брахиалиями.

С р а в н е н и е. От рода *Marathonocrinus* отличается, прежде всего более удлиненной и грациальной кроной, а также иной формой чашечки.

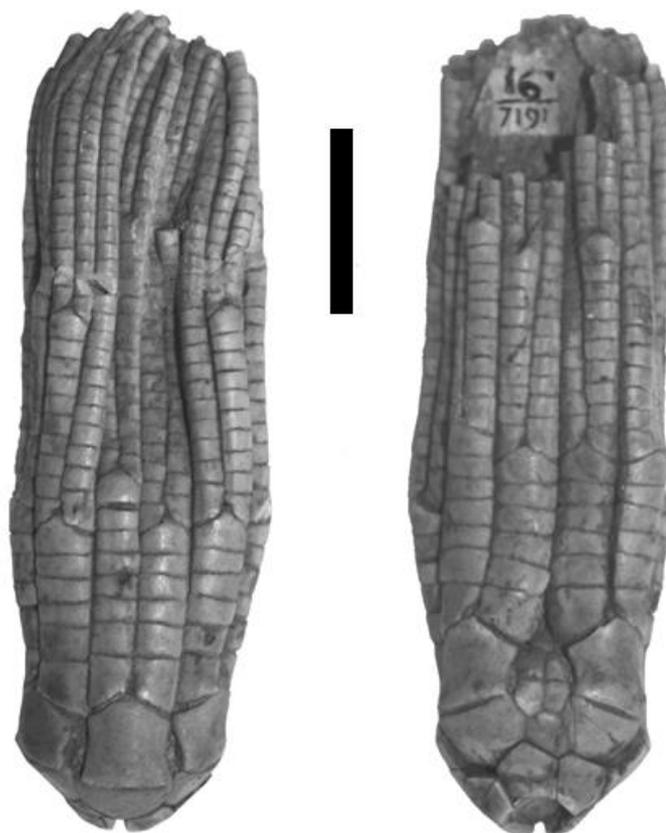


Рис. 18. *Texacrinus schmitowi* (Yakovlev, 1956) голотип (ВСЕГЕИ, № 16/7191) А – вид со стороны радиуса А; б – вид сзади. Длина масштабной линейки 10 мм.

З а м е ч а н и я. Из миссурийского яруса Оклахомы формации Фрэнсис Шэйл Х. Стримплом (Strimple, 1952) было описано три вида рода *Texacrinus*: *T. irradiatus*, *T. compactus*, *T. interruptus*. Стримплом и Муром (Strimple, Moore, 1971b) была предложена версия о синонимии этих видов. Впоследствии, Вебстером и Джеллом (Webster, Jell, 1992) был выбран вид *T. irradiatus* в качестве старшего синонима к остальным двум видам.

По одной чашечки из нижнего карбона (турнейский ярус) Китая Ченом и Яо (Chen, Yao, 1993) был установлен вид *T. phialoides*. В этой же работе бы установлен второй китайский вид рода – *T. discoides*, происходящий из нижнепермских отложений. Последующая ревизия показала, что первый экземпляр не относится к роду *Texacrinus*, и возможно, представляет отдельный новый, родственной декадокринидам род; второй вид был отнесен в состав рода *Separocrinus* (Webster, Waters, Chen, 2009).

### ***Texacrinus schmitowi* (Yakovlev, 1956) Mirantsev, n.comb.**

Табл. 3, фиг. 1б; табл. XVIII, фиг. 1; табл. XIX, фиг. 1-4.

(?) *Urnocrinus alternans*: Иванов 1926, с. 176 [nomen nudum]

(?) *Pachylocrinus tenuiramosus*: Яковлев 1939, с. 67, табл. XII, фиг.5. Яковлев, Иванов, 1956, с. 24, табл. VI, фиг.4. Иванова, 1958, с. 133. Арндт, Геккер, 1964, с. 88, табл. XI, фиг.4.

*Zeacrinus schmitowi*: Яковлев in Яковлев, Иванов, 1956, с. 26, рис. 4, табл. VII, фиг. 2. Иванова, 1958, с. 133.

(?) *Pachylocrinus baschmakowae* [part.]: Яковлев in Яковлев, Иванов, 1956, с. 26, табл. VI, фиг. 5; Арндт, Геккер 1964, с. 88, 89; табл. XI, фиг. 6.

*Zeacrinites schmitowi*: Арндт, Геккер 1964, с. 88, 89; табл. XI, фиг. 6. Webster, 1973, p. 268.

Г о л о т и п – ВСЕГЕИ, № 16/7191 (рис. 18); крона некрупного экземпляра очень хорошей сохранности; Московская область, Воскресенский район, карьер цементного завода у д. Колуберовой (в настоящее время полностью рекультивирован); верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

С р а в н е н и е. Х. Стрипл (Strimple, 1961, p. 94) отметил, что для миссурийских видов рода в отличие от демойнских, характерны более выраженная базальная полость, и попеременно расширенные проксимальные членики стебля, практически всегда скрывающие стеблевую фасетку (по положению анальных табличек в чашечке пермские виды рода значительно сильнее отличаются от каменноугольных). Подмосковный представитель по этим признакам наиболее близок к одновозрастным миссурийским видам рода. От наиболее близкого вида *T. irradiatus* подмосковная форма отличается менее выраженной “вздутостью” табличек

чашечки, отсутствием ямок на местах стыках табличек чашечки (морфотип “interruptus”) а также существенно более высокими примибрахиалиями.

О п и с а н и е (рис. 18; 19, а-и; 20). Чашечка коническая, дициклическая. Пять инфрабазальных табличек. Инфрабазальный венчик находится в углублении основания чашечки и снаружи полностью скрыт за стеблевой фасеткой. Членики рук слабоклиновидные. Три анальные таблички. Общая форма анального мешка неизвестна, однако, судя по имеющимся находкам, скорее всего он был небольшим, дистально сужающимся, конической формы. Стебель по всей вероятности в проксимальной части сильно гетероморфный.

И з м е н ч и в о с т ь. Для молодых форм (рис. 20; табл. XIX, фиг. 2) отмечены пропорционально более высокие удлинённые членики рук; с возрастом брахиальные членики становятся более низкими и клиновидными (табл. XIX, фиг. 3). Данная возрастная изменчивость наблюдается и у североамериканских видов рода (Strimple, Moore, 1971b). Индивидуальная изменчивость проявляется в положении анальных табличек. У некоторых из изученных экземпляров наблюдается процесс “выклинивания” X-анальной таблички из чашечки, при котором ее проксимальная грань не соприкасается с дистальной гранью базалии CD. Вследствие чего образуется контакт между радиалию С и RX-анальной табличкой (рис. 19; в). Кроме того, радианальная табличка может контактировать всей гранью с радиалию D (рис. 19; а, б, г, и), так и в одной точке или небольшом участке (рис. 19; д, з, е, к).

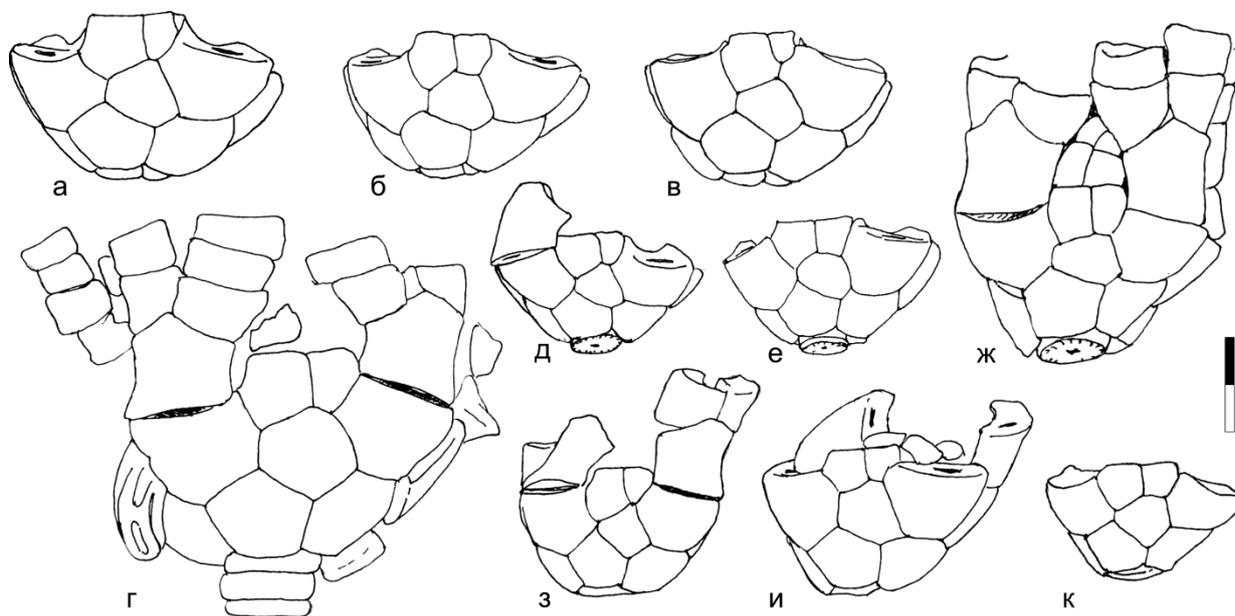


Рис. 19. *Texacrinus schmitowi* (а-и) и *T. peskensis* (к); чашечки, вид со стороны интеррадиуса CD. Показана вариабельность положения анальных табличек. А – ПИН, экз. № 3678/661; б – ПИН, экз. № 3678/743; в – ПИН, экз. № 3678/742; г – ПИН, экз. № 5362/49; д – ПИН, экз. № 5362/56; е – ПИН, экз. № 5348/77; ж – ПИН, экз. № 5348/73; з – ПИН, экз. №

3678/574; и – ПИН, экз. № 3678/662; к – ПИН, экз. № 5348/78. Длина масштабной линейки – 10 мм.

**Р а с п р о с т р а н е н и е:** верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита, Московская синеклиза.

**М а т е р и а л.** Более 10 крон а так же около 30 чашечек из отвалов метро г. Москвы и разных местонахождений Подмосковья (отвалы бывшего карьера у ст. Шиферная, Афанасьевский карьер, карьер цементного завода у д. Колуберовой).

**З а м е ч а н и я.** Данные морские лилии не могут относиться к нижнекарбонному роду *Zeacrinites*, как это изначально считалось, поскольку последние характеризуются блюдцевидной а не конической чашечкой, наличием дополнительных примибрахиалей в радиусе А (у “*Zeacrinites*” *schmitowi* имеется всего одна аксилярная примибрахиаль), а так же кроной с эндотомическим (а не экзотомическим) ветвлением рук и хорошо развитым анальным мешком (а не укороченным анальным хоботком).

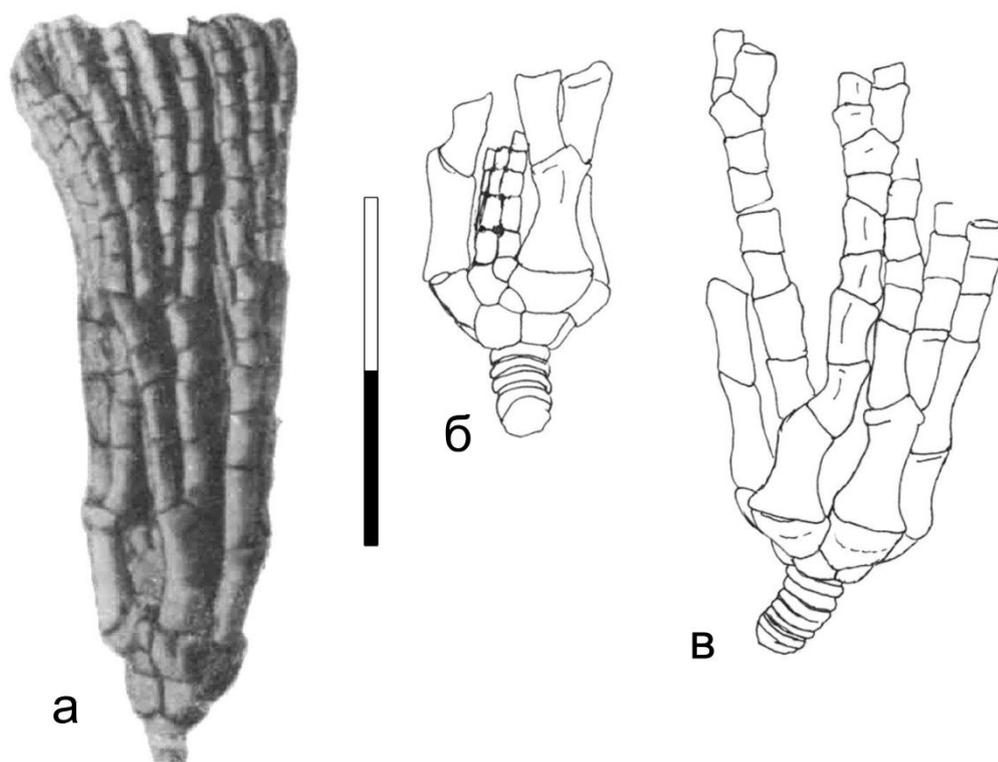


Рис. 20. ?*Техаскринус schmitowi* (“*Рачилокринус*” *tenuiramosus* Yakovlev, 1939): *а* – голотип, вид со стороны радиуса ?С (по Яковлев, Иванов, 1956); *б, в* – ПИН экз. № 137/5, корона со стороны интеррадиуса CD (*б*), со стороны интеррадиуса АВ (*в*); длина масштабной линейки 10 мм.

По-видимому, ювенильные экземпляры этого вида были приняты Яковлевым как отдельные самостоятельные виды криноидей рода *Pachylocrinus* - *P. tenuiramosus* и *P. baschmakowae* (Яковлев, 1939; Яковлев, Иванов, 1956). “*P.*” *tenuiramosus* Yakovlev, 1939 и “*P.*” *baschmakowae* Yakovlev, 1956 не могут относиться к нижнекаменноугольному роду *Pachylocrinus*, поскольку для последнего характерно наличие двух (а не одной) примибрахиалей в каждом радиусе.

Типовой экземпляр “*P.*” *tenuiramosus*, (указанный Н.Н. Яковлев под номером ВСЕГЕИ № 7191/21; рис. 20, а) не был обнаружен автором в ходе просмотра монографических коллекций во ВСЕГЕИ в 2012 году. Кроме того, в изданном каталоге голотипов видов, хранящихся в ЦНИГР Музее, вид *Pachylocrinus tenuiramosus* не указан (Кадлец, Романовская, 1985). Таки образом голотип, вероятно, утерян.

Паратип происходит из коллекции А.П. Иванова, его номер, в работе не упомянут, однако, по всей видимости, это экземпляр ПИН № 137/5 (рис. 20, б-в). Экземпляр представляет собой небольшую криноидею, внешне подходящую под описание, приведенное Яковлевым. На обеих этикетках к образцу (первая – оригинальная написана самим А.П. Ивановым, вторая – Е.А. Ивановой) в качестве местонахождения значится “р. Медведка”. На этикетке А.П. Иванова помимо этого указан еще и горизонт “*Ch. uralica*”, соответствующий хамовническому горизонту, а также предполагаемое название *Urnocrinus alternans*. В описании Н.Н. Яковлева (Яковлев Иванов, 1956, с 25) в качестве местонахождения экземпляра А.П. Иванова указан тегулиферинный горизонт карьера “Красный Строитель”. Однако сохранность образца, а также белый цвет вмещающей породы не характерен для отложений неверовской свиты хамовнического горизонта. Не исключено, что экземпляр происходит из окрестностей с. Мячково.

Ввиду отсутствия голотипа “*Pachylocrinus*” *tenuiramosus* проблематично говорить о его сопоставлении с предполагаемым паратипом, экземпляром ПИН, № 137/5. Удлиненные брахиалии свидетельствуют в пользу того, что эти морские лилии являются молодыми экземплярами других криноидей. Вероятнее всего они являются молодыми экземплярами *Texacrinus schmitowi* (Yakovlev). Для обеих форм характерно одинаковое расположение анальных табличек, наличие небольшое базальной полости, в которой располагаются инфрабазалии и сходных характер ветвления рук. Если эти формы действительно относятся к одному и тому же виду криноидей, то в этом случае видовое название “*Pachylocrinus*” *tenuiramosus* Yakovlev, 1939 имеет приоритет над *Zeacrinus schmitowi* Yakovlev, 1956. Однако ввиду утраты типового материала и нечеткого понимания диагноза “*P.*” *tenuiramosus*, видовое название “*Z.*” *schmitowi* следует оставить в качестве основного.

## ***Texacrinus peskensis* sp. nov.**

Табл. XVIII, фиг. 2.

**Название вида** по станции Пески и одноименному карьеру, где был обнаружен голотип.

**Голотип.** ПИН № 5348/78, чашечка хорошей сохранности. Московская область, Коломенский район, карьер около станции Конев Бор (“Пески-Г”); средний карбон, московский ярус, мячковский горизонт, домодедовская или песковская свиты.

**Описание** (рис. 19, κ). Таблички чашечки сравнительно тонкие. Чашечка конической формы с плоским базисом. Бока чашечки почти прямые, расположены под углом 50° к ее основанию. Инфрабазальный венчик располагается в базальной полости и полностью скрыт стеблевой фасеткой. В базальном венчике пять табличек. Базалии плоские, в проксимальной части слабо вдавлены внутрь чашечки. Радиальные фасетки наклонены наружу. Внешнее лигаментное поле в медиальной части шире, по сравнению с остальными представителями рода. Три анальные таблички. Радиальная табличка крупная, соединяется снизу с базалиями BC и CD, с боков с обеими радиалиями C и D, сверху с анальными табличками X и RX. Дистальные грани X и RX табличек находятся на одном уровне, несколько выше дистальных граней радиального венчика. К каждой из табличек сверху крепилось по одной табличке, примерно одинакового размера, выступающих наружную сторону анального хоботка в интеррадиусе CD. Строение рук неизвестно. Рядом с радиалию C находится смещенный брахиальный членик (предположительно дистальный), по своей морфологии сходный с таковыми у остальных представителей этого рода, и, возможно принадлежащий этому экземпляру. Стебелевая фасетка круглая, относительно широкая. Стебель круглый, осевой канал пятилопастной.

**Сравнение.** От наиболее близкого вида *T. schmitowii* отличается менее выпуклыми табличками чашечки. От *T. coniformis* из отложений демойнского яруса отличается небольшой округлой, а не пятиугольной базальной полостью. Радиальные фасетки наклонены наружу сильнее, чем у остальных видов.

**Распространение.** Московская синеклиза; средний карбон, московский ярус, мячковский горизонт, домодедовская или песковская свиты.

**Материал.** Голотип.

НАДСЕМЕЙСТВО APOGRAPHIOCRINACEA MOORE ET LAUDON, 1943

СЕМЕЙСТВО APOGRAPHIOCRINDAE MOORE ET LAUDON, 1943

**Род *Apographiocrinus* Moore et Plummer, 1940**

Т и п о в о й в и д – *A. typicalis* Moore and Plummer, 1940, p. 118, Pl. 3, figs. 4-5.

Д и а г н о з. Морские лилии небольшого размера; крона стройная, удлиненная, форма чашечки блюдцевидная с умеренно развитой базальной вогнутостью. Таблички чашечки выпуклые. Инфрбазальный венчик небольшой, уплощенный, расположен в базальной вогнутости. Радиальные таблички крупные, у взрослых форм наиболее крупные в составе чашечки. Одна анальная табличка в составе чашечки прямоугольной формы, сверху расположены фасетки для двух табличек. Десять рук, ветвящихся на первых примибрахиалиях. Высота примибрахиалей в разных радиусах разная. Стебель круглый, гетероморфный.

В и д о в о й с о с т а в. *A. angulatus* Strimple, 1948, *A. arcuatus* Strimple, 1949, *A. calycinus* Moore et Plummer, 1940, *A. carbonarius* (Meek et Worthen, 1861), *A. decoratus* Moore et Plummer, 1940, *A. exculptus* Moore et Plummer, 1940, *A. facetus* Moore et Plummer, 1940, *A. gracilis* Mirantsev, sp. nov., *A. kietzkei* Webster et Kues, 2006, *A. komukensis* (Webster et Jell, 1993), *A. obtusus* Strimple, 1948, *A. platybasis* Pabian et Strimple, 1980, *A. pumilus* (Wanner, 1916), *A. quietus* Strimple, 1948, *A. quinquelobus* (Wanner, 1916), *A. raderi* Strimple, 1975, *A. rimosus* Webster et Kues, 2006, *A. rotundus* Strimple, 1948, *A. rugosus* (Wanner, 1916), *A. typicalis* Moore et Plummer, 1940, *A. virgilicus* Pabian et Strimple, 1974, *A. ? scoticus* (Wright, 1942), *A. wolfcampensis* Moore et Plummer, 1940.

З а м е ч а н и я. В коллекциях ПИН РАН имеются экземпляры (преимущественно отдельные чашечки), происходящие из коробчеевской и русавкинской свит Московской синеклизы. По всей видимости, данные экземпляры относятся к другим видам (Mirantsev, 2014). Несколько экземпляров, относящиеся к этому роду, представленные, в том числе и целыми кронами, обнаружены в отложениях верхнего карбона в карьере у ст. Фролово (Волгоградская обл.) и в настоящее время хранятся у частных коллекционеров.

### ***Apographiocrinus gracilis* Mirantsev, sp. nov.**

Табл. XVII, фиг. 1-2; табл. XVIII, фиг. 3-4.

Н а з в а н и е в и д а от *gracilis* (лат.) – стройный.

Г о л о т и п – ПИН, № 5450/201, полностью сохранившаяся крона (включая дистальные части рук). Московская область, Воскресенский район, Афанасьевский карьер; верхний карбон; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита, 52 слой (табл. XVII, фиг. 2).

С р а в н е н и е с известными видами осложнено тем, что большая их часть описана исключительно по чашечкам. Поэтому, не исключено, что в ходе ревизии рода список

известных видов сократится. От наиболее близкого типового вида – *A. typicalis* отличается более стройной кроной и большим числом секундибрахиалей у взрослых форм.

**О п и с а н и е.** Чашечка дициклическая, блюдцевидная с уплощенным основанием и небольшой базальной вогнутостью. Таблички чашечки (базалии и особенно радиалии) выпуклые. Инфрабазальный венчик небольшой, уплощенный, состоит из пяти небольших табличек, располагается в базальной вогнутости. Пять базальных табличек, пятиугольной формы, наибольшая базальная табличка CD шестиугольной формы. Дистальные края всех базальных табличек завернуты внутрь базальной вогнутости. Радиальные таблички пятигранные, у взрослых форм являются самыми большими табличками в составе чашечки. Единственная анальная табличка небольшая, пятиугольная. Ее форма может меняться от удлиненной (табл. XVIII, фиг. 3б) до более короткой (табл. XVIII, фиг. 4б). Табличка сбоку ограничена радиальными табличками, дистальная ее грань соприкасается с верхней гранью базальной таблички CD. Верхняя (проксимальная) грань таблички может выходить за пределы радиального венчика (табл. XVII, фиг. 2). К дистальной части анальной таблички примыкают две таблички одинакового размера от небольшого анального хоботка. Сверху, к этим табличкам симметрично по центру примыкает, по-видимому, крайняя табличка анального хоботка (табл. XVII, фиг. 2).

В каждом радиусе расположено по одной примибрахиалии, являющейся аксилярмом. Высота примибрахиалей изменчива в разных радиусах. Наиболее высокие примибрахиалии расположены в радиусах А, С и D. Несколько меньшие по высоте примибрахиалии расположены в радиусах В и Е. Примибрахиалии широкие, их ширина в нижней части равна ширине радиальной табличке. ПBr1-2 наиболее длинные, их длина превышает высоту. Затем, высота секундибрахиалей резко сужается, и они приобретают с наружной стороны форму трапеции. В дистальной части секундибрахиалии снова пропорционально несколько удлиняются. У голотипа руки сохранились почти полностью. В разных радиусах присутствует от 23 до 25 секундибрахиалей. У самой маленькой кроны с полностью сохранившимися руками (экз. ПИН, № 5450/209; длина кроны – 23 мм) присутствуют 13-14 секундибрахиалей. Стебель круглый, гетероморфный, осевой канал пятилопастной. Скульптура, по-видимому, отсутствует.

**М а т е р и а л.** Помимо голотипа еще восемь крон, четыре чашечки с проксимальными частями рук и четыре чашечки из типового местонахождения, Ст. Шиферная, (уничтоженный карьер в устье р. Медведки) и отвалов метро.

**З а м е ч а н и я.** Возрастная изменчивость связана с увеличением числа секундибрахиалей. Кроме того, как и у остальных криноидей, у ювенильных форм брахиалии пропорционально более удлиненные по сравнению с взрослыми экземплярами.

Данные криноидеи имеют некоторое сходство с совместно встречающимися и более распространенными графиокринидами *Sukhanovocrinus* (табл. XX). Последние характеризуются иной, конической формой чашечки, отсутствием базальной вогнутости и наличием грануляции на табличках чашечки и брахиалиях.

НАДСЕМЕЙСТВО AMPELOCRINOIDEA KIRK, 1942

СЕМЕЙСТВО AMPELOCRINIDAE KIRK, 1942

**Род *Aesiocrinus* Miller et Gurley, 1890**

***Aesiocrinus patens* (Trautschold, 1867)**

Табл. XXI, фиг. 3; табл. XXXI, фиг. 2.

*Phialocrinus patens*: Trautschold, 1879, p. 123, unnum. fig., table IV, fig. 4. Bassler, 1938, p. 151.

Яковлев, 1939а, с. 67, табл. 12, рис. 6. Bassler, Moodey, 1943, p. 284. Webster, 1973, p. 41.

*Aesiocrinus patens*: Bassler, Moodey, 1943, p. 284. Яковлев, Иванов, 1956, с. 28, табл. 7, фиг. 3-5.

Арендт, Геккер, 1964, с. 89, табл. 11, рис. 7-8. Webster, 1973, p. 41. Rozhnov, Mirantsev, 2014, fig. 2 (5), fig 3(c), pl. 1(2).

**Г о л о т и п** изначально не был выделен. Вся типовая коллекция Траутшольда, вероятно, была утеряна (Стародубцева, Митга, 2002). В качестве неотипа предлагается выделить следующий экземпляр: ПИН, № 137/13; корона с чашечкой; Московская область, Раменский район, карьер у с. Мячково (в настоящее время не существует); верхний карбон, касимовский ярус, кревьякинский горизонт, суворовская свита, пачка “гарнаша” (экземпляр изображен в работах Яковлев, 1939а (табл. 12, фиг. 6), Яковлев, Иванов, 1956 (табл. 7, фиг. 3) и др.)

**О п и с а н и е** (рис. 33, 5; 34, в). Подробное описание вида было ранее приведено в работах Траутшольда (Trautschold, 1867, 1879), а также Яковлева и Иванова (1956). Имеющиеся экземпляры из отложений неверовской свиты по своей морфологии практически не отличаются от ранее изученных экземпляров из отложений суворовской свиты окрестностей Мячково. Отметим, что на некоторых экземплярах *A. patens* из отложений неверовской свиты (табл. XXI, фиг. 3) поперечное сечение стебля скорее округлое или округло-пятиугольное, чем пятиугольное.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** верхний карбон, касимовский ярус, кревьякинский-хамовнический горизонты, Московская синеклиза и Окско-Цнинский вал. Данный вид весьма

широко распространен в отложениях кревкинского горизонта (суворовская свита). В более молодых отложениях хамовнического горизонта находки этого вида единичны.

**М а т е р и а л.** Несколько десятков чашечек и крон, а также многочисленные отдельные таблички чашечек и брахиалии из разных местонахождений.

**З а м е ч а н и я.** У североамериканских представителей рода присутствуют крупные цилиндрические анальные мешки, состоящие из нескольких вертикальных рядов крупных орнаментированных шестигранных табличек. Данные структуры сохраняются как на самих экземплярах вместе с кронами (например, у *Aesiocrinus magnificus* Miller et Gurley, 1897; Moore, Lane, Strimple, 1978, fig. 488, 2a, b), так и весьма часто изолированно от них. В средне-верхнекаменноугольных отложениях Подмосковского бассейна, несмотря на относительно частую встречаемость рода *Aesiocrinus* в некоторых местонахождениях, подобные структуры до сих пор не обнаружены: в анальном интеррадиусе CD обычно сохраняется только анальная табличка, иногда с двумя вышележащими табличками мешка.

В коллекции ПИН РАН имеются три чашечки с проксимальными частями стеблей и рук *Aesiocrinus* sp (табл. XXI, фиг. 1-2). Их морфология несколько отличается от морфологии большинства подмосковных представителей рода. Два экземпляра происходят из отложений неверовской свиты (экз. ПИН, №№ 3678/517 и 5348/101), третий, вероятно, из отложений суворовской свиты окрестностей Тураево (колл. ПИН, № 5450). Несмотря на то что все три кроны слегка деформированные для всех характерно уменьшение размеров базалей (вплоть до полного размыкания базального венчика как у экз. ПИН, № 3678/517, табл. XXI, фиг. 1а, б, г), а так же наличие скорее звездчатого, а не пятиугольного стебля. Вероятно, данные экземпляры принадлежат к новому виду криноидей. В дальнейшем необходима тщательная ревизия всех подмосковных представителей рода. Не исключено, что в отложениях среднего-верхнего карбона Подмосковского бассейна встречаются представители нескольких родов ампелокринид, близких к *Aesiocrinus* (например, *Lecobasicrinus* или *Oklahomacrinus*).

### **Род *Syzigobrachiocrinus* Mirantsev, gen. nov.**

**Н а з в а н и е р о д а** по присутствию сизигийных пар брахиалей.

**Т и п о в о й в и д** – *Syzigobrachiocrinus ramulosus* Mirantsev, sp. nov.; верхний карбон, касимовский ярус, Московской синеклизы

**Д и а г н о з.** Морские лилии небольшого размера; форма чашечки от умеренно конической (у молодых форм) до низкоконической с вытянутым основанием. Инфрабазальный венчик небольшой, конусовидный. Радиальные таблички крупные, у взрослых форм наиболее крупные в составе чашечки. Одна крупная анальная табличка в составе чашечки

трапециевидной формы, за ней следует ряд из двух табличек. Анальный мешок хорошо развит. Радиальные фасетки наклонены наружу. Пять неветвящихся рук состоящих из сизигийных пар брахиалей соединенных между собой мускульным сочленением. Имеются массивные рамулы (пиннулы по терминологии Webster, Maples, 2008), расположенные поочередно с каждой стороны, на каждой четной брахиалии начиная с четвертой. Стебель в поперечном сечении круглый.

**С р а в н е н и е.** От остальных пятируких ампелокринид новый род отличается присутствием низко- умеренно конической формой чашечки с вытянутым основанием.

### ***Syzigobrachiocrinus ramulosus* Mirantsev, sp. nov.**

Табл. XXIII, фиг. 2-4.

**Н а з в а н и е** вида по наличию хорошо развитых рамул.

**Г о л о т и п** – ПИН № 5348/82, крона небольшого экземпляра с проксимальной частью стебля. Московская область, Воскресенский район, Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки; верхний карбон; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

**О п и с а н и е.** Чашечка дициклическая, умеренно коническая у молодых экземпляров (табл. XXIII, фиг. 3); у более крупного экземпляра форма чашечки низкоконическая (табл. XXIII, фиг. 4). Инфрбазальный венчик небольшой, слегка удлинённый состоит, по-видимому, из пяти небольших табличек. Базальные таблички удлинённые, неправильно пятиугольной формы (за исключением шестиугольной базалии CD) у молодых форм (табл. XXIII, фиг. 2, 3), с возрастом форма базалей приобретает очертание правильного пятиугольника. Радиальные таблички пятигранные; у молодых экземпляров высота радиалей сопоставима с их шириной; у взрослых экземпляров ширина радиалей превосходит высоту, а сами радиалии становятся наибольшими табличками в составе чашечки. Радиальные фасетки наклонены наружу. В составе чашечки одна анальная табличка, относительно большая, трапециевидной формы, расширяется в верхней части. Табличка сбоку ограничена радиальными табличками, нижняя грань соприкасается с верхней гранью базальной таблички CD. Сверху на табличке расположено две фасетки для крепления вышележащих табличек анального мешка, ограниченные друг от друга небольшим выступом. Анальный мешок сохранился почти полостью у голотипа, отсутствует лишь дистальная его часть (ПИН, экз., № 5348/82, табл. XXIII, фиг. 2). Анальный мешок цилиндрический, удлинённый, по длине примерно равен длине рук, состоит из 23 рядов табличек, по бокам имеются поры.

Руки выше второй брахиалии сохранились только у голотипа (ПИН, экз., № 5348/82, табл. XXIII, фиг. 2). Присутствуют пять неветвящихся однорядных рук с рамулами (пиннулами по терминологии Webster, Maples, 2008). Первые три брахиалии прямоугольной формы; рамулы появляются на четвертой и каждой последующей четной брахиалии поочередно с разных сторон. Брахиальные членики выше четвертого образуют сизигийные пары; членики умеренно клиновидной формы. В радиусе С сохранилось не менее 22 брахиалей. Брахиалии в каждой ветви рамул прямоугольной формы, удлиненные, их длина увеличивается проксимально; на не полностью сохранившейся ветви рамулы сохранилось восемь члеников. Небольшой фрагмент проксимальной части стебля сохранился у голотипа. Стебель в поперечном сечении круглый, гетероморфный, состоит из чередующихся тонких и толстых члеников.

На некоторых экземплярах (экз. ПИН № 5348/85) сохранилась скульптура в виде мелкой грануляции на базальных, радиальных и анальных табличках; на проксимальной части первых брахиалей скульптура в виде грануляции переходит в тонкие струйки.

**И з м е н ч и в о с т ь.** Возрастная изменчивость проявляется главным образом в пропорциональном различии отдельных элементов чашечки, приводящих к смене формы чашечки с умеренно конической на низкоконическую.

**М а т е р и а л:** помимо голотипа еще пять чашечек без инфрабазального венчика (экз. ПИН №№ 5348/83-5348/86) из типового местонахождения и из Афанасьевского карьера (экз. ПИН № 5362/61).

### **Род *Halogetocrinus* Strimple et Moore, 1971**

**Т и п о в о й в и д.** *Aesiocrinus paucus* Strimple, 1951, миссурийский ярус, Оклахома, Иллинойс, США.

**В и д о в о й с о с т а в.** *H.?* *boellstorffae* Pabian et Strimple, 1974, вольфкампский ярус, Небраска, США; *H. paucus* (Strimple, 1951), миссурийский ярус, Оклахома, Иллинойс, США, *H.?* *prudentia* (Strimple, 1963), вирджильский ярус, Канзас, США, *H.?* *subidus* (Strimple et Watkins, 1969), атокский ярус, Техас, США, *H.?* *tumidus* Strimple et Moore, 1971, миссурийский ярус, Оклахома, США, *H. yakovlevi* Mirantsev, sp. nov. касимовский ярус, Московская синеклиза и Окско-Цнинский вал.

**И с п р а в л е н н ы й д и а г н о з:** чашечка блюдцевидная с плоским основанием. Инфрабазальный венчик уплощенный, пятиугольный, состоит из пяти табличек, сбоку не виден. Базалии небольшие; могут быть не видны сбоку. Радиальные таблички наиболее крупные в чашечки. В составе чашечки одна анальная табличка, трапециевидной формы. Анальный мешок высокий, цилиндрической формы. Пять неветвящихся рук, каждая из которых

состоит из поочередно соединенных сизигийных связок из трех брахиалей. Пиннулы присутствуют у третьей брахиалии в связке. Стебель округло-пятиугольный, с многочисленными циррами.

**С р а в н е н и е.** От всех родов семейства отличается присутствием трех, а не двух брахиалей в сизигийной связке, вторая (средняя) из которых не несет пиннулы.

**Р а с п р о с т р а н е н и е:** Верхний карбон – нижняя пермь, США (атокский – вольфкампский ярусы); верхний карбон (касимовский ярус), Московская синеклиза и Окско-Цнинский вал. Отдельные находки этого рода известны из более молодых отложений гжельского яруса, и вероятно относятся к новым видам.

**З а м е ч а н и я.** Ранее приводимые диагнозы рода (Strimple, Moore, 1971a; Moore, Lane, Strimple, 1978) были неверными и не точными. Типовой вид род *Aesiocrinus raucus* – был установлен Стримплом в 1951 г. на основании чашечки, происходящей из формации Вэнн (Strimple, 1951). Впоследствии, в 1971 г. Стримпл и Мур (Strimple, Moore, 1971a) на основании новых экземпляров из формации Бонд выделили данный вид в состав нового рода *Halogetocrinus*. Новые экземпляры были существенно лучшей сохранности и имели целые ветвящиеся руки. Однако, форма чашечек типового экземпляра и экземпляров, из формации Бонд существенно различается – у “*Aesiocrinus raucus*” базальные и инфрабазальные таблички сбоку не видны, боковая стенка чашечки сформирована радиальными табличками. У экземпляров из формации Бонд, базалии сбоку отчетливо видны. Кроме того, различна и форма анальной таблички: у типового экземпляра оба края имеют разную длину, вследствие чего нижняя граница анальной таблички с базалью CD имеет косое соединение, в то время как у изображенных Стримплом и Муром экземпляров эта грань почти прямая, как и у большинства ампелокриид (Strimple, Moore, 1971a: fig. 9). Между тем, типовой экземпляр по форме чашечки проявляет большое сходство с подмосковными криноидеями. Таким образом, изображенные Стримплом и Муром экземпляры как *H. raucus* следует обособить в отдельный род, при этом диагноз рода *Halogetocrinus*, приведенный этими авторами, будет в большей степени совпадать с диагнозом нового рода. Для рода *Halogetocrinus* нами приводится новый исправленный диагноз.

Изображенный экземпляр *Halogetocrinus? tumidus* (Strimple, Moore, 1971b) по присутствию в проксимальной части рук строенных брахиалей напоминает подмосковных представителей. Однако в дистальной части (исходя из приведенных изображений) руки образуют сизигийные пары. Вполне возможно, что это результат крайней редукции центральной брахиалии в сизигийной тройке.

Остальные виды, ранее отнесенные к этому роду, основаны на изолированных чашечках, поэтому их соотношение с родом *Halogetocrinus* вызывает вопросы. Форма чашечки и анальной

таблички у “*Aesiocrinus*” *prudentia* сопоставима с таковой у *Halogetocrinus*, однако у этого вида был отмечен стебель не округлый, а пятилопастной формы (Strimple, 1963a).

### ***Halogetocrinus yakovlevi* Mirantsev, sp. nov.**

Табл. XXII, фиг. 1-3; табл. XXIII, фиг. 1.

*Trimerocrinus elegantulus*: Иванов, 1926, с. 176 [*nomen nudum*], Bassler, Moodey, 1943, p. 716.

**Н а з в а н и е** в и д а: в честь палеонтолога, специалиста по иглокожим Н.Н. Яковлева (1870-1966).

**Г о л о т и п** – 137/30-а; почти полностью сохранившаяся крона; Московская область, Раменский район, карьер у с. Мячково (в настоящее время не существует); верхний карбон, касимовский ярус, кревкинский горизонт, суворовская свита, пачка “гарнаша”.

**О п и с а н и е.** Чашечка блюдцевидная либо полусферическая; таблички чашечки плоские или слегка выпуклые; поверхность чашечки гладкая. Инфрабазальный венчик относительно крупный, состоит из пяти табличек, не виден сбоку. Базальные таблички небольшие. В некоторых случаях дистальный край радиальной таблички контактирует с проксимальным концом противоположной инфрабазалии того же радиуса. Радиальные таблички наибольшие в составе чашечки; радиальные фасетки совпадают по ширине с радиалиями.

Аральная табличка трапециевидной формы. Ее высота со стороны базалии D меньше, чем со стороны базалии C. В проксимальной части на табличке расположено две одинаковые фасетки для прикрепления вышележащих табличек арального мешка. Аральный мешок, сохранившейся только у голотипа, высокий, с задней стороны сложен двумя рядами табличек. Самые нижние таблички мешка прямоугольные, одинаковые по высоте между собой и совпадают с высотой нижних брахиалей. Далее, высота табличек в двух рядах постепенно становится различной, а у табличек по краям появляются складки.

Пять неветвящихся рук. Брахиалии соединены в тройки. Внутри каждой тройки каждые крайние брахиалии соединены с центральной посредством сизигийного сочленения. Центральная в тройке брахиаль имеет прямоугольное очертание и не имеет фасеток для пиннул. Каждая из троек соединена между собой мускульным соединением. Форма крайних брахиалей в сизигийной тройке меняется от дистальной к проксимальной части рук. Самый первый брахиальный членок руки с передней стороны имеет трапециевидное очертание. Третья брахиаль (последняя в первой сизигийной тройке) имеет треугольную форму, так, что с одной из боковых сторон высота брахиалии небольшая, в то время как с противоположной стороны ее

край расширен, и высота превышает в несколько раз противоположную. Подобное строение сохраняется для всех вышележащих крайних брахиалей в сизигийных тройках. Стоит отметить, что в сизигийных тройках у крайних брахиалей совпадает положение расширенных и суженных краев. Таким образом, соседние тройки между собой имеют наклонное сочленение, а сами руки слегка изломистый характер. Пиннулы имеются только у третьих в сизигийной тройке брахиалей, крепятся в латеральной части с расширенной стороны брахиалии. Пиннулярии небольшие, короткие, массивные.

Стебель округлый со слегка пятиугольным очертанием. На проксимальной части стебля присутствуют небольшие фасетки для цирр. Каждая фасетка расположена на отдельном членике стебля, с промежутком не менее трех свободных члеников. Осевой канал пятилопастной.

**И з м е н ч и в о с т ь.** В коллекции имеются несколько сильно уплощенных небольших чашечек. Одна из таких чашечек, с сохранившимися проксимальными концами рук и стебля, находится на одной плитке с голотипом (137/30-b). Вероятно, в ходе онтогенеза происходило выпячивание базалей у чашечки, так, что у взрослых форм чашечка приобретала более вытянутую форму. Кроме того, с ростом брахиалии становятся пропорционально шире, их рост в высоту замедляется (Табл. XXII, фиг. 1-3).

**С р а в н е н и е:** От наиболее близкого типового вида подмосковная форма отличается менее уплощенной формой чашечки и видимыми с боков базалиями.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Московская синеклиза и Окско-Цнинский вал; верхний карбон, касимовский ярус (кревьякинский – хамовнический горизонты).

**М а т е р и а л.** Около 15 чашечек а также несколько крон, нередко с проксимальной частью стебля, преимущественно хорошей сохранности из разных местонахождений верхнего карбона (Афанасьевский карьер, Шиферная, Мячково, Касимовский карьер, отвалы метро, и др.).

### **Род *Allosocrinus* Strimple, 1949**

**Т и п о в о й в и д.** *Allosocrinus bronoughi* Strimple, 1949; верхний карбон (Пенсильваний), миссурийский ярус, США (Оклахома, Канзас, Небраска, Иллинойс).

**Д и а г н о з.** Чашечка большая, чашевидная, тонкостенная, с широкой базальной вогнутостью. Пять уплощенных инфрабазальных табличек, расположенных в базальной вогнутости. Радиальные фасетки узкие. Одна анальная табличка с двумя фасетками на дистальной стороне, пять однорядных рук с чередующимися пиннулами; членики рук образуют сизигийные пары. Стебель пятиугольный, реже округло-пятиугольный.

**В и д о в о й с о с т а в.** *A. bronoughi* Strimple, 1949, миссурийский ярус, США (Оклахома, Канзас, Небраска, Иллинойс); *A. ivanovi* (Yakovlev) in Yakovlev et Ivanov, 1956 n. comb., ?московский – касимовский яруса, ?гжельский ярус Московская синеклиза, Окско-Цнинский вал; *A. libratus* Strimple, 1961, демойнейский ярус, США (Оклахома); *A. rocus* Strimple, 1951, миссурийский ярус, США (Оклахома).

**З а м е ч а н и я.** По мнению Вебстера и Джелла (Webster, Jell, 1999) данное семейство стоит разделить на две разные группы на основании различий в строении рук. Род *Allosocrinus* был отнесен при этом в состав семейства *Calceospongidae* Teichert, 1954. В их классификации этих криноидеи являются базальными представителями отряда артикулят. В данной работе мы придерживаемся более традиционных взглядов (Moore, Lane, Strimple, 1978), согласно которым данный род относится к семейству *Cymbiocrinidae* Strimple et Watkins, 1969 (младший синоним *Ampelocrinidae* Kirk, 1942).

#### ***Allosocrinus ivanovi* (Yakovlev) in Yakovlev et Ivanov, 1956 n. comb.**

Табл. XXIV, фиг. 1-5.

*Cromyocrinus patulus*: Иванов 1926, с. 176 [nomen nudum], Bassler, Moodey, 1943, p. 378.

*Aesioocrinus ivanovi*: Яковлев в работе Яковлев, Иванов, 1956, с. 29, табл. 7, фиг. 6. Strimple, Watkins, 1969, p. 195. Webster, 1973, p. 40.

*Allosocrinus* sp.: Миранцев, 2010, с. 32. Mirantsev, Rozhnov, 2011, p. 97.

**Г о л о т и п** – ВСЕГЕИ, № 7191/17; чашечка с проксимальными частями рук и стеблем; Московская область, Воскресенский район, ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита (см. замечание).

**О п и с а н и е.** Чашечка уплощенная, с небольшой базальной вогнутостью. Инфрабазальный венчик пятиугольный, уплощенный или слегка вогнутый внутрь чашечки, расположен в базальной вогнутости. Базальные таблички сильно выпуклые. Края радиальных и базальных табличек вдавлены в чашечку, между табличками имеется ярко выраженный шов.

Стебель в поперечном сечении округло-пятиугольный, гетероморфный. На нодальном членике располагаются по пять цирр. Цирры располагаются вплоть до проксимальных члеников стебля, непосредственно у чашечки. Цирры длинные.

На образцах с хорошей сохранностью на табличках чашечки и руках наблюдается мелкая ячеистая скульптура (табл. XXIV, фиг. 1).

**И з м е н ч и в о с т ь.** Возрастная изменчивость проявляется, главным образом, в различии формы чашечки. У молодых экземпляров (ПИН, № 3678/779) инфрабазальный венчик, как правило, пропорционально более развит, менее развита базальная депрессия (вогнутость), и базальные таблички в целом менее выпуклые. Один из экземпляров (ПИН, № 3678/780) в целом демонстрирует все характерные признаки данного рода, за исключением полного отсутствия базальной вогнутости. Инфрабазальные таблички у данного экземпляра выпуклой стороной обращены наружу и видны с боков, таким образом, инфрабазальный венчик слегка вогнут на наружную сторону.

**С р а в н е н и е.** От *A. roqus* отличается наличием скульптуры на табличках; от *A. libratus* отличается более крупной чашечкой с меньшим размером базальной вогнутости. От наиболее близкого вида – *A. bronoughi*, данный вид отличается более выпуклыми базальными табличками.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Московская синеклиза; средний-верхний карбон, московский-касимовский ярус (мячковский – хамовнический горизонты), Несколько единичных экземпляров а также отдельные таблички предположительно от этого или близких видов происходят из более древних отложений московского яруса (каширский-подольский горизонты) и из более молодых отложений гжельского яруса.

**М а т е р и а л.** Около 50 чашечек и фрагментов крон, нередко с проксимальной частью стебля, преимущественно хорошей сохранности из разных местонахождений среднего и верхнего карбона (Афанасьевский карьер, Шиферная, Мячково, Касимовский карьер, Домодедово, и др.).

**З а м е ч а н и я.** Голотип *Aesioocrinus ivanovi*, судя по всему, относится к небольшой особи морской лилии. По мнению Стримла и Уоткинса (Strimple, Watkins, 1969) этот экземпляр может представлять собой молодую особь *Aesioocrinus patens*. На наш взгляд *Aesioocrinus ivanovi* ли относится к роду *Aesioocrinus*, поскольку первые примибрахиалии не несут никаких следов последующих ветвлений, а дистальная поверхность первых примибрахиалей, несет следы сизигийного сочленения (как и у остальных представителей рода *Allosocrinus*, см. табл. XXIV, фиг. 3). Наличие базальной вогнутости у экземпляра Яковлева не позволяет отнести его к роду *Syzigobrachiocrinus*, для которого характерен вытянутый инфрабазис. Остальные различия голотипа с изображенными здесь экземплярами *Allosocrinus* вполне вписываются в возрастную изменчивость. Поэтому, видовое название *Aesioocrinus ivanovi* Yakovlev, 1956 перенесено в состав рода *Allosocrinus* Strimple, 1949.

Следует также отметить что, судя по этикетке и подписям к фототаблице (Яковлев, Иванов, 1956: с. 108), голотип происходит из “Центрального Цементного завода около г. Коломны”. В описании же вида указано, что экземпляр происходит из окрестностей с. Мячково

(Яковлев, Иванов, 1956: с. 30). Тем не менее, голотип, судя по своей сохранности, происходит из отложений неверовской толщи окрестностей Воскресенска.

В рукописи А.П. Иванова этот вид был описан как представитель нового вида рода *Stromyocrinus* – “*S. patulus*”. Данное название упомянуто в работе Иванова (1926: с. 176), а также в этикетке к ряду образцов. В связи с тем, что название было дано формально без описания, изображения и указания голотипа его следует принять как *nomen nudum*.

ПОДКЛАСС FLEXIBILIA VON ZITTEL, 1895  
ОТРЯД TAXOCRINIDA SPRINGER, 1913  
СЕМЕЙСТВО TAXOCRINIDAE ANGELIN, 1878

**Д и а г н о з.** Чашечка коническая с удлинёнными инфрабазалиями (у раннепалеозойских форм), либо уплощённая, с плоскими инфрабазалиями, в инфрабазальном венчике три таблички (пять у раннепалеозойских форм), обычно видны сбоку, радиальная табличка может присутствовать или отсутствовать; руки ветвятся строго изотомически, без дополнительных боковых ответвлений.

**Т и п о в о й р о д.** *Taxocrinus* Phillips in Morris, 1843.

**С о с т а в.** 8 родов: *Eutaxocrinus* Springer, 1906; *Gnorimocrinus* Wachsmuth et Springer, 1880; *Ladacrinus* Ausich et Cooper, 2010; *Meristocrinus* Springer, 1906; *Paraichthyocrinus* Springer, 1902; *Neotaxocrinus* Mirantsev, 2012; *Protaxocrinus* Springer, 1906; *Taxocrinus* Phillips in Morris, 1843.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Средний ордовик (Трентон) Канады (Онтарио) - верхний карбон, касимовский ярус Подмосковья.

**Род *Neotaxocrinus* Mirantsev, 2012**

**Т и п о в о й в и д** — *N. arendti* Mirantsev, 2012.

**В и д о в о й с о с т а в.** Типовой вид из среднего и верхнего карбона Московской синеклизы и Окско-Цнинского вала.

**Д и а г н о з.** Таксокриниды средних размеров с уплощённой чашечкой и плоскими инфрабазалиями у взрослых форм. Удлиненная задняя базальная табличка несет выемку для анальной таблички X, и следующей за ней анальной трубкой. Радиальная табличка отсутствует. Интеррадиальные таблички в каждом радиусе (кроме CD) представлены одной относительно крупной табличкой. Ветвление рук изотомическое, первый раз ветвление происходит на четвертых примибрахиалиях (реже на третьих), далее ветвления (не менее трех) могут происходить на разных члениках; пателлоидный отросток хорошо развит. Поперечно-

круглый стебель в проксимальной части состоит приблизительно из 36 очень низких члеников с волнообразными краями, дистально соединяющихся с несколькими более тонкими члениками, за которым следует умеренно гетероморфный стебель.

**С р а в н е н и е.** От всех известных представителей семейства род *Neotaxocrinus* отличается наличием четырех примибрахиалей (исключение составляет род *Meristocrinus*, некоторые экземпляры которого также имеют четыре примибрахиалии), а также сравнительно более удлиненными члениками рук, более вытянутыми анальными табличками и особым строением проксимальной части стебля в виде валика. Кроме того, от большинства родов (кроме *Eutaxocrinus* и *Paraichtyocrinus*) описываемый род отличается скрытым за стеблевой фасеткой инфрабазальным венчиком. От раннепалеозойских родов – *Meristocrinus*, *Protaxocrinus*, *Gnorigocrinus*, *Ladacrinus* описываемый род отличается уплощенной чашечкой с плоским инфрабазальным венчиком и наличием пателлоидного отростка; от последних двух таксонов отличается также отсутствием радианальной таблички. От большинства родов (кроме *Eutaxocrinus*) отличается наличием лишь одной интеррадиальной таблички в каждом интеррадиусе. Описываемый род наиболее близок к роду *Eutaxocrinus*, от которого отличается наличием четырех примибрахиалей.

### ***Neotaxocrinus arendti* Mirantsev, 2012**

Табл. XV, фиг. 1-3, табл. XVI, фиг. 1-6.

*Taxocrinidae* gen. et sp. indet.: Миранцев 2012б, с. 42, табл. I, фиг. 4.

*Neotaxocrinus arendti*: Миранцев, 2012в, с. 24, рис. 1, табл. IV, фиг. 1-3, табл. V, фиг. 1-6.

**Г о л о т и п** – ПИН, № 5362/19; крона с проксимальной частью стебля очень хорошей сохранности; Московская область, Воскресенский район, Афанасьевский карьер; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита (колл. С.В. Гришина).

**О п и с а н и е** (рис. 21). Чашечка уплощенная, с субгоризонтальным основанием. Инфрабазальный венчик небольшой, редуцирован, полностью скрыт за стеблевой фасеткой. Базальные таблички небольшие. Радианальная табличка отсутствует. Единственная анальная табличка (X) примыкает сверху, в расположенную в верхней части выемку в задней базальной табличке (CD), а также выемку таблички BC, образуя в дальнейшем серию более чем из четырех табличек (рис. 21; табл. XV, фиг. 3в). Интеррадиально, с обеих сторон от анальной трубки имеются многочисленные мелкие таблички (табл. XV, фиг. 3в).

Интеррадиальные таблички представлены одной относительно крупной межбрахиальной табличкой первого порядка (межрадиальной). К этим табличкам сверху примыкают

многочисленные небольшие таблички тегмена. Тегмен частично сохранился на одном из экземпляров (табл. XV, фиг. 2в), несколько смят и смещен от прижизненного положения в сторону анального интеррадиуса CD и DE, и состоит из небольших (не превышающих 0.5 мм) табличек.

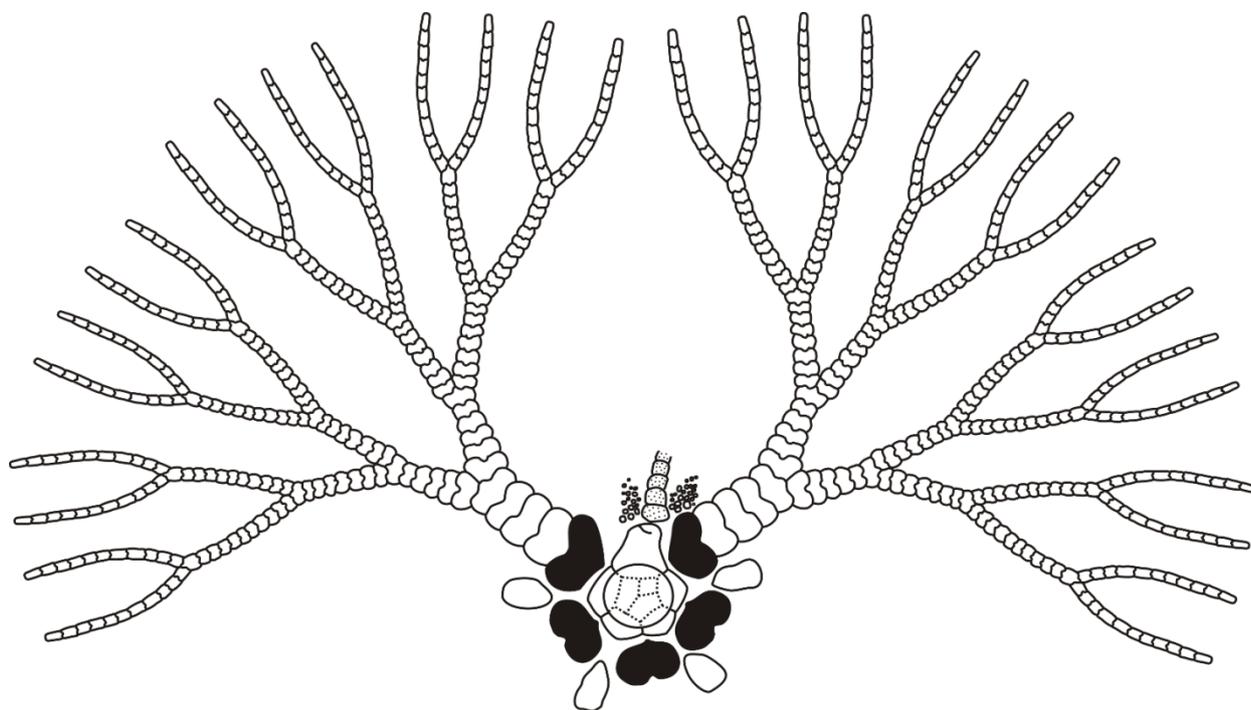


Рис. 21. *Neotaxocrinus arendti* Mirantsev, 2012; схематичная развертка чашечки и рук; руки изображены в радиусах С и D (из Миранцев, 2012; с измен).

Руки ветвятся изотомически. С ростом число ветвлений увеличивалось; у наиболее крупных экземпляров число таких ветвлений четыре. Сложность точного подсчета числа члеников рук, а также ветвлений, заключается в особенностях сохранности экземпляров, связанной с захоронением – ветви рук обычно неоднократно загибаются внутрь кроны (табл. XV, фиг. 1; табл. XVI, фиг. 1). У большинства экземпляров присутствует, как правило, четыре примибрахиальных членика рук, однако имеются экземпляры и с тремя (экз. ПИН, №№ 3678/460, 3678/580, 5348/30), при этом у одного и того же экземпляра в разных радиусах могут быть как четыре, так и три примибрахиальных членика (экз. ПИН, № 5348/30). Характер дальнейших ветвлений варьирует в значительной степени. На всех брахиалиях имеется хорошо развитый пателлоидный отросток, характерный для большинства флексибилий. У некоторых ювенильных и молодых форм дистальные брахиалии с латеральной стороны в средней части несут бугорок, переходящий плавно снизу в пателлоидный отросток (табл. XVI, фиг. 2). При этом, при переходе от дистальных к проксимальным брахиалиям высота бугорка, как правило, уменьшается и на проксимальных брахиалиях он отсутствует.

На одном из экземпляров имеется прижизненное повреждение (табл. XVI, фиг. ба-б). Правая вторичная ветвь радиуса А была повреждена, вероятно, вследствие нападения хищника. Сохранилось только несколько члеников в этой ветви; дистальный членик несет следы регенерации.

На некоторых экземплярах имеется скульптура в виде мелкой грануляции. Особенно заметна эта скульптура на наиболее крупных табличках – радиальных, базальных и нижних брахиалиях.

Стебель круглый, осевой канал пятилопастной, составляет примерно от 1/3 до 1/4 диаметра стебля. Стебель ксеноморфный. Проксимальная часть стебля расширена, представляет собой единое изогнутое валикообразное соединение, состоящее из приблизительно 36 тонких члеников с волнообразными краями. В дальнейшем стебель несколько сужается, резко переходя в чередование члеников разных порядков. Строение дистальной части стебля неизвестно. Наиболее полно стебель представлен у экз. № 5362/21 (табл. II, фиг. 3), где сохранился участок длиной около 78 мм.

**И з м е н ч и в о с т ь.** Возрастная изменчивость проявляется в основном в количестве ветвлений и пропорциях рук. У молодых форм брахиалии пропорционально несколько больше (особенно проксимальные членики; отношение высоты IBr1 к диаметру стебля у ювенильных и молодых форм составляет 0.66-0.75, у взрослых экземпляров обычно 0.46-0.54), и общее число ветвлений меньше, чем у взрослых экземпляров.

У молодых форм размеры базальных табличек пропорционально больше и общая форма чашечки слабоконическая. У всех экземпляров, в частности у ювенильного и молодого (экз. 3678/580 и 3678/460; табл. XVI, фиг. 4, 5) высота базальных табличек примерно одинаковая и составляет около 2 мм. Однако у взрослых форм базальные таблички значительно шире и ниже относительно высоты чашечки, чем у ювенильных. Вероятно, на ранних этапах онтогенеза базальные таблички активно росли в высоту, придавая чашечке слегка коническую форму, однако в дальнейшем их рост в высоту замедлялся, и чашечка становилась значительно более уплощенной.

Индивидуальная изменчивость проявляется, прежде всего, в вариации ветвлений рук. Первое ветвление происходит у большинства форм на 4 брахиалиях (изредка на 3). Дальнейшие ветвления рук происходят на разных этапах, в том числе у одного и того же экземпляра. Второе ветвление происходит, как правило, на 4 и 5 вторичных брахиалиях (секундибрахиалиях), реже на 3 и 6. Третье ветвление происходит обычно от 4 до 10 тертибрахиалии (у экз. ПИН, № 5348/26 третье ветвление в радиусе В в одной из ветвей происходит на 2 и 3 тетрабрахиалиях соответственно). У одного из экземпляров (ПИН, № 5362/20) анальная табличка X и

последующие таблички анальной серии несколько более вытянуты, нежели чем у типичных форм, в частности у голотипа.

Р а з м е р ы, в мм:

Экз., №	B (DE)		B (CD)		R		X-a		IBr1		s
	w	h	w	h	w	h	w	h	w	h	
голотип	4.5	2	5	5.5	7.5 (E)	4.5 (E)	3	2	7.5 (E)	4 (E)	7
3678/580	2.5	2	-	-	4.5 (E)	3 (E)	-	-	3.5 (E)	2 (E)	3
3678/460	3.5	2	4	4.5	6 (E)	3.5 (E)	2	1.6	5 (E)	3 (E)	4
5362/20	4	2	5	4.5	7 (E)	3.5 (E)	2	3.5	6.5 (E)	3.5 (E)	6.5
5348/26	4.5	2	5.5	6.5	7.5 (E)	4.5 (E)	-	-	6.5 (E)	3.5 (E)	7.5
5348/27	4.5	2	5.5	6	7.5 (E)	4.5 (E)	2	2.5	6.5 (E)	3.5 (E)	7

Р а с п р о с т р а н е н и е. Московская синеклиза, щуровская свита, подольский горизонт, московский ярус; неверовская свита, хамовнический горизонт, касимовский ярус; Окско-Цнинский вал, коробчеевская свита, мячковский горизонт, московский ярус.

М а т е р и а л. 12 крон, нередко с проксимальной частью стебля, преимущественно хорошей сохранности, а также отдельные таблички из отвалов метро г. Москвы и различных местонахождений Подмосковья (Афанасьевский карьер, отвалы бывшего карьера у ст. Шиферная, карьер у с. Акатьево) и Рязанской области (карьер у д. Акишино).

З а м е ч а н и я. По-видимому представители рода *Neotaxocrinus* ранее были неправильно идентифицированы как *Euonychocrinus* из отложений московского яруса России (Waters et. al., 2003). В действительности, *Neotaxocrinus* по ряду признаков схож с одновозрастным североамериканским *Euonychocrinus* из демойнского, миссурийского и вирджильского ярусов (в частности для обоих родов характерны небольшой инфрабазальный венчик, полностью скрытый за стеблевой фасеткой, наличие ярко выраженной проксистеллы и сравнительно удлиненные членики рук). Тем не менее, подмосковная форма значительно отличается, прежде всего, своим изотомическим ветвлением рук (отсутствием рамул) и наличием лишь одной межбрахиальной таблички первого порядка с отсутствием табличек более высоких порядков.

## Глава 4. Палеоэкология каменноугольных морских лилий

### 4.1. Функциональная морфология и экологические особенности подмосковных каменноугольных криноидей

Руки морских лилий несут пищесборную функцию, т.е. они собирают частицы пищи и переправляют их ко рту. У личинок морских лилий, а также у безруких форм морских лилий пищевые частицы поступают с током воды непосредственно к ротовому отверстию. По способу питания морских лилий можно условно разделить на две группы – реофобных и реофильных. К первой группе относится небольшая часть морских лилий. Для них характерно наличие широких амбулакров и более редкое расположенных пиннул, а также вертикальное ориентирование кроны в момент питания, благодаря чему они собирали падающие частицы. Большинство морских лилий являются реофильными (живущие в текущих водах). Во время питания крона морских лилий, раскрывается, направляется по направлению тока воды. Изгибание кроны происходит, главным образом, за счет подвижной проксистеллы, а застывание в позе питания за счет мутабельной соединительной ткани. Частицы пищи, благодаря создающимся завихрениям тока воды, в дальнейшем приклеиваются к амбулакальной ножке и смахиваются в высланный слизью амбулакальный желобок, откуда затем комки пищи транспортируются вниз ко рту (Рупперт и др., 2008).

Питание морских лилий осуществляется с помощью рук, в которых проходят пищесборные желобки. В основании пищесборных желобков протягивается радиальные амбулакральные каналы, от которых попеременно направо и налево отходят триады амбулакральных щупалец: большие, средние и маленькие. В слизь, выделяемую этими щупальцами, попадают пищевые частицы, из которых формируется пищевой комок, который передается средним и малым щупальцами в пищесборный желобок. С помощью мерцательного эпителия этот комок по пищесборному желобку попадает в рот. Эффективность пищесборного аппарата морских лилий зависит, прежде всего, от его общей длины.

Для многих верхнепалеозойских кладидных морских лилий характерно наличие двурядных (бисериальных) рук. Сами по себе двурядные руки возникали независимо несколько раз у разных групп морских лилий, впервые появившись у камерат с момента появления этой группы в ордовике. У продвинутых кладид (подотряда *Poteriocrinina*) двурядные руки известны у представителей семейств *Scytalocrinidae*, *Stellarocrinidae*, *Eupachyocrinidae*, *Phanocrinidae*, *Stromyocrinidae* и др. начиная с нижнего карбона.

По-видимому, кладидные криноидеи с двурядными руками обладали мускульным сочленением, расположенным вдоль всей длины руки (Lane, Burke, 1976). Подобное сочленение, особенно у кромииокриноидей и эрисокриноидей, обладало большей жесткостью и

не позволяло сворачивать руки внутрь тегмена - крышечки. Наибольшей подвижностью в руке обладало сочленение радиальной таблички с примибрахиялью (она почти всегда аксилярная у подобных форм). Сходным строением обладали и триасовые энкриниды *Encrinus liliformis* (Schlotheim), ранее считающиеся потомками одной из ветвей эризокриноидей (Cuenot, 1948; Jaekel, 1894; Кликушин, 1991). У бисериальных стелларокринид сворачивание рук внутрь тегмена происходило за счет большего числа ветвлений.

Морфологический переход от однорядных рук к двурядным у изученных представителей рода *Ulocrinus* из отложений неверовской свиты, как и у семейства кромиокринид в целом, представляет собой большой интерес. Для взрослых экземпляров *Ulocrinus* типичны двурядные руки с альтернативно чередующимися справа и слева члениками. Среди кромиокринид хорошо известны параллельные морфологические ряды, показывающие последовательность перехода от однорядности к двурядности. Морфологически такой переход выражается в утоньшении той части каждого членика, которая противоположна стороне с отходящей пиннулой. Так как пиннулы чередуются справа и слева, то членики сначала приобретают клиновидную форму, причем заострение едва достигает края рук, а затем членики постепенно укорачиваются вплоть до появления двурядности с зигзагообразным швом между правым и левым рядами члеников рук (Миранцев, Рожнов, 2011). Такой морфологический ряд можно проследить, например, среди десятируких родов при переходе *Moogeocrinus* (10 однорядных рук, брахиалии прямоугольной, реже слабоклиновидной формы) к *Dicromyocrinus* (10 однорядных рук с тенденцией к двурядности, брахиалии клиновидной формы) и *Ulocrinus* (10 двурядных рук, брахиалии клиновидной формы). С морфофункциональной точки зрения этот процесс приводит к более тесному расположению пиннул на руках, так как и у однорядных и у двурядных рук пиннулы отходят только от одного края каждого членика руки. Примечательно, что у двурядных форм длина рук пропорционально меньше, чем у однорядных при схожих размерах чашечки. При однорядности рук происходило альтернативное чередование пиннул справа и слева, что приводило к расположению пиннул с каждой стороны руки через один членик. При постепенном появлении двурядности пиннулы сближались и в конечном итоге располагались справа и слева на каждом членике. Это приводило к более эффективной фильтрации и к большему объему улавливаемой пищи за единицу времени. Интересно, что у молодых *Ulocrinus* руки были однорядные с клиновидными брахиолиями, схожие с *Dicromyocrinus* но с более высокими члениками (табл. XV, фиг. 3). Двурядность, и, соответственно, более густое расположение пиннул, появлялась, по-видимому, сначала на дистальных частях рук и, далее, по мере роста лилии продолжала формироваться, постепенно спускаясь проксимально к основанию рук. Это показывает, что формирование двурядного расположения члеников рук в филогенезе начиналось с появления двурядности на поздних стадиях онтогенетического

развития рук. В процессе филогенеза начало формирования двурядности постепенно спускалось на более ранние стадии онтогенеза. Это также имеет морфофункциональное объяснение. При увеличении линейных размеров объем тела растет в кубе. Поэтому потребление пищи и кислорода должно увеличиваться тоже в кубе по отношению к исходному организму. Для этого увеличивается число рук, их длина, а затем и густота расположения пиннул. В конечном итоге размер тела достигает своего возможного максимума.

Вместе с тем, процесс формирования двурядности выявляет достаточно жесткое ограничение морфогенеза рук, согласно которому от одного членика может отходить только одна пиннула. Это объясняется тем, что рост скелета рук и пиннул находится под организующим влиянием последовательного разветвления развивающегося амбулакального канала. Соответственно, скелет пиннулы представляет собой неравноценное ответвление скелета руки, которое может быть только единственным на членике при такой модели роста. В случае гиперпиннуляции (с расположением нескольких пиннул на одной брахиалии), как например у анобазикриниды *Parasciadiocrinus lacentospinosus* Mirantsev et Arendt, 2013, подобное расположение пиннул достигалось видимо за счет срастания нескольких соседних брахиалей в одну (рис. 11, г-е; Миранцев, Арндт, 2013).

Ранее было отмечено, что у североамериканских форм кромиокринид двурядность в строении рук обычно выражена сильнее, чем у подмосковных представителей того же рода (Миранцев, Рожнов, 2011). Кроме того, подмосковные формы отличаются от североамериканских наличием скульптуры. Поэтому не исключено, что подмосковные формы представляют отдельную филогенетическую ветвь, дивергировавшую от одного из родов, сходного с *Dicromyocrinus*, и в дальнейшем развивавшуюся независимо от североамериканской ветви и параллельно с ней. Если это предположение верно, то подмосковные виды, отнесенные к *Ulocrinus*, принадлежат к новому самостоятельному роду, независимо приобретшему черты североамериканского рода, а биогеографическая изоляция североамериканского и восточноевропейского регионов единого в то время континента была более значительной, чем это обычно предполагают. В подмосковных средне-верхнекаменноугольных фаунах крайне малочисленны эрисокриноидеи (семейства *Erisocrinidae* и *Protencrinidae* представлены единичными находками, представители *Diphuicrinidae* отсутствуют) – надсемейство, широко распространенное в пенсильванских отложениях Мидконтинента США с ярко выраженной двурядностью. Кроме того, двурядные руки отсутствовали и у подмосковных представителей семейства *Stellarocrinidae*, в то время как для североамериканских форм (рода *Stellarocrinus*, *Brychiocrinus* и *Vrabeocrinus*) двурядные руки были широко представлены (рис. 22).

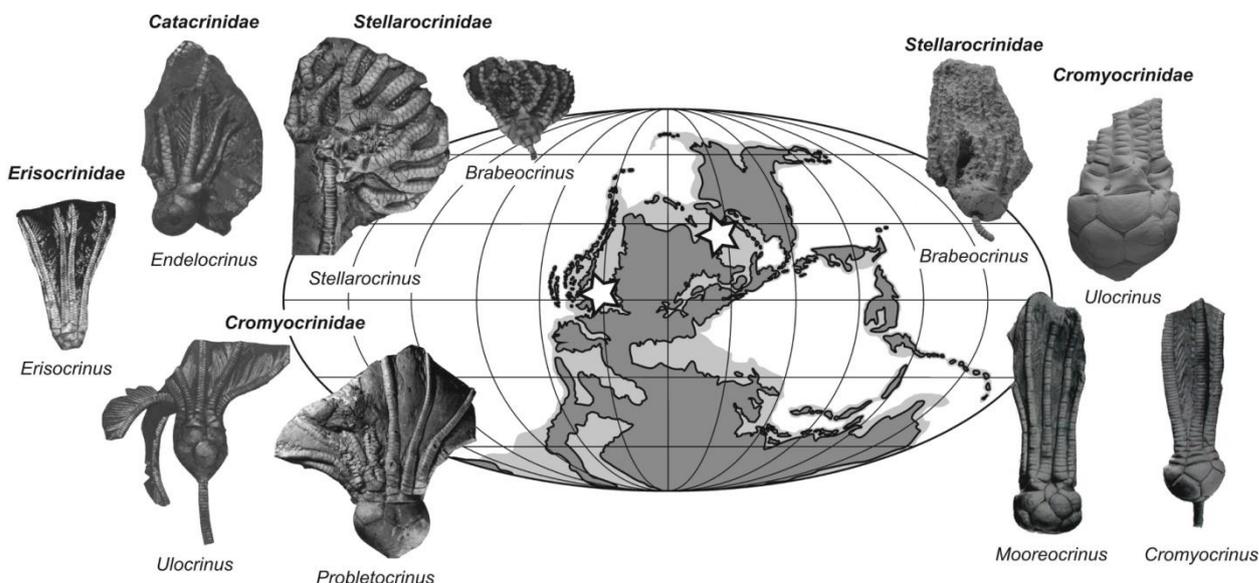


Рис. 22. Сравнение морских лилий с двурядными и однорядными руками из одновозрастных фаун мидконтинента Сев. Америки (миссурийский ярус, известняки ЛяСелль, формация Бонд, Иллинойс, США) и Подмосковного бассейна (касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита). Географическое положение обеих фаун показано звездочками. Кромиокриниды и стелларокриниды Сев. Америки представлены, главным образом, двурядными формами в отличие от представителей из Подмосковья. Кроме того, в среднем-верхнем карбоне Подмосковья крайне малочисленны (в отложениях неверовской свиты полностью отсутствуют) эрисокриноидеи с двурядными руками (семейства Erisocrinidae, Catacrinidae, и др.) Изображения морских лилий взяты из данной работы, а также работ: Яковлев, Иванов, 1956 и Strimple, Moore, 1971a, палеогеографическая карта модифицирована по R.C. Blakey (<http://www2.nau.edu/rcb7/300moll.jpg>).

Наличие базальной вогнутости в чашечке и положение проксимальных концов табличек чашечки относительно планарной плоскости ранее считались одними из важных морфологических особенностей, принятых за основу в систематике кладидных криноидей. В частности, надсемейство Pirasocrinoidea характеризовалось ярко выраженной базальной вогнутостью. При этом, в зависимости от положения проксимальных концов относительно планарной плоскости, выделялось несколько групп. Роды Sciadiocrinus и Parasciadiocrinus проявляют максимальное развитие базальной полости (во взрослом состоянии), когда проксимальные концы табличек всех венчиков лежат внутри нее. Подобное положение табличек также характерно для пирасокринид Aatocrinus, Eirmocrinus и Pirasocrinus. Однако данный признак является скорее проявлением гомеоморфии, нежели первостепенным систематическим признаком. Так, несмотря на практически идентичную морфологию кроны и тегмена между отдельными представителями Laudonocrinidae (например, род Anchicrinus;

Strimple, 1975; Moore, Lane, Strimple, 1978) и Pirasocrinidae, данные семейства были помещены в разные надсемейства, фактически лишь на основании отсутствия базальной полости и уплощенного основания у первого семейства и наличия полости у второго семейства. По нашему мнению, семейство Laudocrinidae является родственным семейству Pirasocrinidae, как это было предложено Г. Вебстером (Webster, 1990), и при дальнейшем изучении может оказаться младшим синонимом последнего. Стоит иметь в виду, что форма и, соответственно, положение проксимальных концов табличек чашечки относительно планарной плоскости менялось у ряда форм в ходе онтогенеза. В частности, на онтогенетических рядах Parasciadiocrinus видно, что у молодых форм данная полость отсутствует, и основание чашечки слегка вытянутое (рис. 13). Полость появляется с ростом морской лилии и максимально развита у наиболее крупных форм.

Еще одним из наиболее ярких проявлений гомеоморфии между рядом Anobasicrinidae (Parasciadiocrinus, Sciadiocrinus) и остальными Pirasocrinidae является развитие анального мешка грибовидной формы с окаймляющим рядом из краевых шипов. Подобное строение анального мешка характерно для многих других кладид, в частности для рода Hydreionocrinus и всех остальных нижнекаменноугольных представителей Hydreionocrinidae, а также многих Zeacrinidae. Существует ряд морфологических отличий между анальными мешками грибовидной формы пирасокринид и анобазикринид. Для первых характерно наличие уплощенной тегменальной крышки, состоящей из крупных полигональных плоских табличек, и удлиненные краевые шипы, образующие периферически замкнутое кольцо. У анобазикринид вершина тегмена всегда более или менее куполовидная и состоит также из крупных обычно многоугольных массивных табличек, имеющих, как правило, небольшие шиповидные выросты. У некоторых анобазикринид можно наблюдать значительное развитие подобных выростов (рис. 12, а, б). Данные выросты по периферии вершины тегмена могли в дальнейшем развиться в отдельные краевые шипы, сходные с таковыми у пирасокринид, как это произошло у родов Sciadiocrinus-Parasciadiocrinus. Однако краевые шипы пирасокринид и анобазикринид отличаются друг от друга (Lewis, Strimple, 1990). Для большинства пирасокринид характерны удлиненные, заостренные с дистальной стороны краевые шипы. У рода Sciadiocrinus краевые шипы сжаты медиально, дистально расширяясь, образуя лопатовидные окончания, при этом проксимальные основания шипов пропорционально несколько длиннее, чем у типичных пирасокринид (Lewis, Strimple, 1990). У Parasciadiocrinus форма краевых шипов ланцетовидная, также с расширенными дистальными окончаниями, однако, шипы, напротив, сжаты латерально. Стоит отметить, что при реконструкции формы краевых шипов рода Sciadiocrinus (Lewis, Strimple, 1990) рассматривался, главным образом, новый материал, в то время как у типового материала (являющегося кроной ювенильной морской лилии) точная форма шипов непонятна.

Таким образом, анальный мешок грибовидной формы у ряда анобазикринид появился независимо от пирасокринид.

Как предположил Дж. Лейн (Lane, 1984), гипертрофированные анальные мешки морских лилий размещали в себе гонады. Вероятно, краевые шипы несли защитную функцию, защищая удлинённый анальный мешок и руки морской лилии от нападения хищников. У *Sciadiocrinus*, судя по всему, длина рук не превосходила высоты анального мешка и медиально расширенные краевые шипы защищали крону сверху. Функциональное назначение латерально сжатых лопатовидных краевых шипов *Parasciadiocrinus* не очень ясно. Латерально сжатые краевые шипы вряд ли защищали дистальные части рук, которые располагались выше крышечки тегмена. Возможно, подобная форма шипов связана с адаптацией к условиям с высокой активностью воды и быстрой сменой направления течения.

Одним из наиболее важных отличий между пирасокринидами и анобазикринидами с анальным мешком грибовидной формы являются детали строения рук и радиальных фасеток (Lewis, Strimple, 1990). Можно добавить, что в отличие от *Anobasicrinidae*, представители семейства *Pirascrinidae* обладают иным, однорядным строением рук, с одной пиннулой на каждой брахиали (Strimple, 1961: fig. 14), в редких случаях наблюдается двурядность секундибрахиалей, связанная с общим уплотнением расположения нижних брахиальных члеников. Кроме того, членики рук большинства пирасокринид невысокие, их ширина в несколько раз превосходит высоту; у анобазикринид ширина члеников обычно, наоборот, меньше, либо соизмерима с высотой.

Формирование гиперпиннульных рук у *Anobasicrinidae*, вероятно, происходило путем срастания соседних брахиальных члеников, при этом минуя двурядную стадию, считающуюся обычно переходной (Ubaghs, 1978a). Об этом свидетельствует находка экземпляра со сросшимися гипертрофированными члениками на вторых секундибрахиалях (ПИН, экз. № 3678/5003; рис. 11, ж).

*Parasciadiocrinus* и *Sciadiocrinus*, вероятно, произошли от форм, сходных с *Anobasicrinus* путем впячивания базиса чашечки внутрь и одновременным изменением формы анального мешка с шаровидной на грибовидную, с утонченной проксимальной и расширенной дистальной частью. Об этом, в частности, свидетельствуют их онтогенетические ряды (рис. 13).

Столь сходный план строения, проявляющийся у нескольких групп криноидей грибовидной формы тегмена с расширенной дистальной частью, развился, по всей видимости, независимо друг от друга и одновременно с уменьшением высоты и уплощением чашечки, являющейся основой для поддержания массивного анального мешка, заполненного гонадами.

На одном из экземпляров флексибилии *Neotaxocrinus arendti* (№ 5348/26) имеется прижизненное повреждение (табл. XXVI, фиг. 6а, Миранцев, 2012). Правая вторичная ветвь

радиуса А была повреждена, вероятно, вследствие нападения хищника. Сохранилось только несколько члеников в этой ветви; дистальный членик несет следы регенерации. Подобные повреждения с последующими следами регенерации ветвей рук ранее уже были известны для различных палеозойских криноидей (Gahn, Baumiller, 2005; 2010), однако у флексибилий подобные повреждения встречены впервые. До этого были известны случаи регенерации целой кроны и стебля. Примечателен тот факт, что соседняя ветвь В не затронута (табл. XXVI, фиг. 6a) Это свидетельствует о том, что, руки морской лилии были широко раскрыты в момент нападения хищника. Данная находка подтверждает выдвинутую гипотезу о прижизненной позе питания флексибилий подобного плана строения (Meyer, Lane, 1976). Большинство флексибилий сохраняются с руками загнутыми внутрь тегмена, что, вероятно, является результатом посмертного сокращения мышц, а не исходным прижизненным положением. Согласно этой гипотезе, у ряда палеозойских криноидей, в частности у камерат и таксокринидных флексибилий, руки в позе фильтрации образовывали параболический фильтрационный веер и были повернуты аборально, как у современных криноидей и офиур семейства горгоноцефалид (*Gorgonosephalidae*). В момент опасности или в позе покоя руки могли сворачиваться внутрь в сторону рта или изгибались внутрь тегмена (рис. 23).

Для большинства флексибилий и таксокринид, в том числе и для *N. arendti*, характерно наличие пателлоидного отростка – особого выступа на дистальной части членика рук. Данный отросток помещался в ямку, расположенную в проксимальной части предыдущего членика руки, тем самым образовывая более жесткое сочленение. Считается, что данное сочленение существенно ограничивало боковые движения рук, и ограничивало движения рук на аборальную сторону, и при таком сочленении возможны были движения рук только внутрь тегмена (Ubaghs, 1978a). Однако, как было показано на примере флексибилий, обладающих пателлоидным отростком, руки при их полном раскрытии в момент питания, могли быть изогнуты аборально, соответственно образовывая параболический фильтрационный веер (Van Sant, Lane, 1964; Meyer, Lane, 1976).

Формирование фильтрационного веера в нормальном горизонтальном положении относительно течения осуществлялось за счет особого строения проксистелы – проксимальной части стебля. Данный участок стебля у флексибилий, в частности у *N. arendti*, состоит из члеников, как правило, значительно меньших по высоте, чем в мезостеле, и его подвижность по сравнению с мезостелой ниже (Baumiller, Ausich, 1996). Таким образом устроенная проксистела характерна для многих других флексибилий, в частности для рода *Nevadocrinus* (Lane, Webster, 1966). Авторы предположили, что такое необычное строение проксистелы является адаптацией к условиям с бурной подвижностью воды. Однако, по их мнению, дистальная часть стебля скорее располагалась горизонтально, нежели перпендикулярно к

субстрату. Вероятно, функционально проксистела являлась стабилизатором горизонтального положения кроны, так как обычно сохраняется в изогнутом состоянии, При резкой смене течения проксистела, будучи менее гибкой, чем остальная часть стебля, обеспечивала кроне вновь горизонтальное положение питания. Упрощенное строение кроны - наличие одной интеррадиальной таблички не препятствовало дополнительной подвижности рук и образованию веера.

Нами был изучен *Neotaxocrinus*, который представляет особый интерес, поскольку является самым поздним представителем семейства и первой его находкой на территории Русской платформы. Семейство таксокринид в среднем-верхнем карбоне заканчивает свое существование. Вероятно, это связано с их довольно примитивной особенностью строения, проявляющейся в простом изотомическом ветвлении рук. Таксокриниды, видимо, проигрывали в конкурентной борьбе другим крупным криноидеям-флексибилиям, таким как синерокриниды, с их адаптацией вторичных брахиалей (рамул), и крупным представителям отряда *Sagenocrinida* Springer, 1913 с, как правило, значительно более широким фильтрационным веером. Флексибилии в целом, значительно уступали кладидным криноидеям с их развитой системой пиннуляции. Наши исследования показали, что крупные флексибилии в криноидных поселениях в карбоне были представлены, как правило, одиночными формами, явно специализированными, судя по их размеру. Исходя из этого, можно реконструировать палеоэкологические аспекты, связанные с питанием этих морских лилий.

Стебель *Neotaxocrinus arendti* был длинным, лишенным циррусов (небольшое число корешковых циррусов располагалось на самой дистальной части стебля), и вероятно был направлен вертикально, а не стелился, как у некоторых форм с циррусами. В других криноидных поселениях, например в нижнекарбонных отложениях Кроуфордсвилля (Индиана) наибольшая длина стеблей наблюдается как раз у таксокринидных и родственных флексибилий (Lane, 1963). Таким образом, крона *Neotaxocrinus arendti* была приподнята, и находилась на верхнем экологическом ярусе, с большей проточностью и была менее подвержена засыпанию подвижными осадками по сравнению с остальными криноидеями. Благодаря этому, *Neotaxocrinus*, как и другие высокие флексибилии, избегали конкуренции со стороны более массовых кладидных криноидей, кроны которых располагались на более низких ярусах тех же биотопов.

В момент питания, руки *Neotaxocrinus* образовывали веер, а сама крона была несколько наклонена своей аброральной стороной против течения, благодаря изогнутой проксистеле (рис. 23). В момент покоя или опасности руки могли сворачиваться внутрь тегмена за счет мышц-сгибателей, подобно современным бесстебельчатым морским лилиям, а положение кроны становилось параллельным дну за счет выгибания стебля (рис. 23). Обратное расправление

кроны и образование веера происходило за счет эластичных лигаментов, расположенных между брахиалиями.

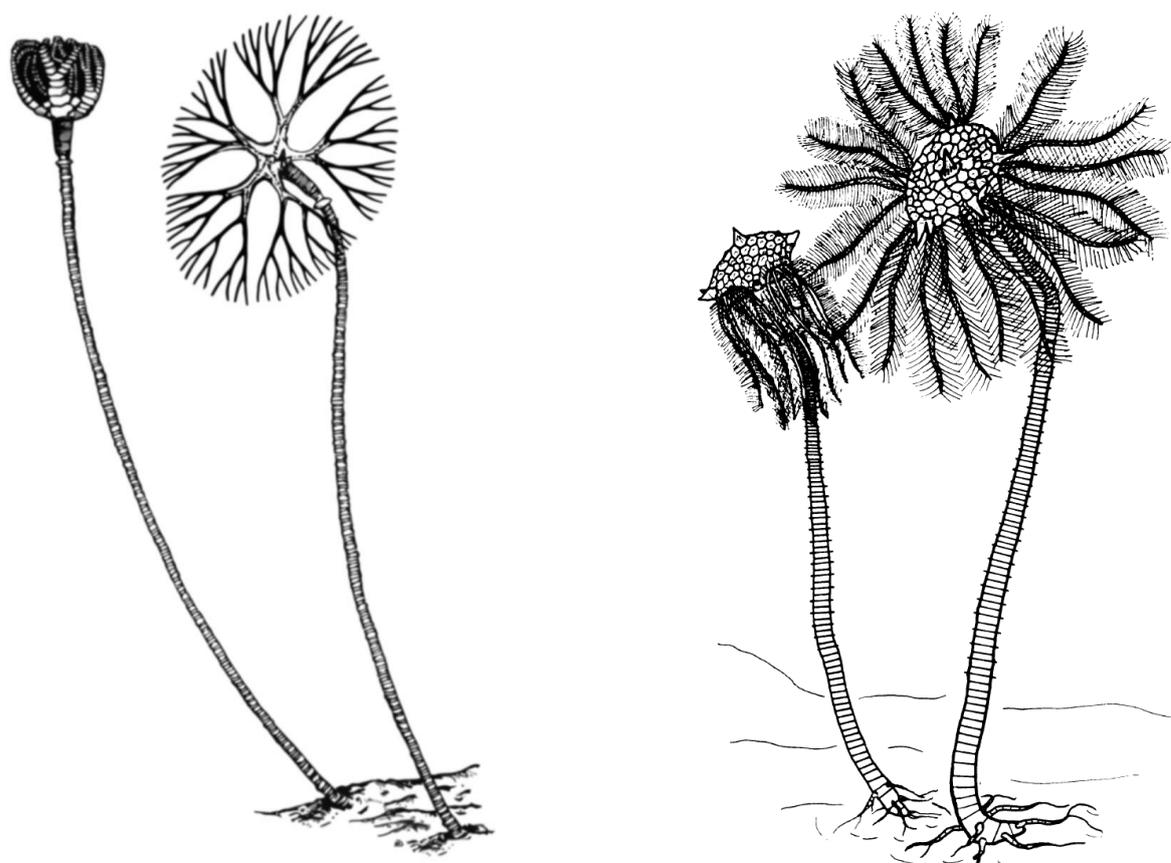


Рис. 23. Реконструкция морских лилии в позе питания и в позе покоя: а – флексибилия *Neotaxocrinus arendti*; б – нижнекаменноугольная камератная морская лилия *Hyrtanecrinus diabolus* (по Broadhead, Strimble, 1980); направление течения справа налево.

В.Г. Кликушиным (1991) было отмечено шесть сменяющих друг друга экологических типов прикрепления среди пентакринид: 1) цементное прикрепление к твердому дну (сессильный бентос), 2) якорение на мягком грунте с помощью дистального утолщения на стебле (сессильный бентос), 3) циррусное закрепление на мягком грунте или на твердых предметах (активный семисессильный бентос), 4) стеблевое закрепление (пассивный семисессильный бентос), 5) прикрепление к плавающим предметам (псевдопланктон), 6) открепленное существование (вагильный бентос). Нами выявлено, что для морских лилий неверовской свиты, как и большинства верхнепалеозойских морских лилий, наиболее характерным является четвертый из описанных способов – путь стеблевого закрепления (пассивный семисессильный бентос). У морских лилий с подобным типом основную функцию прикрепления выполнял стебель, но не без помощи циррусов (Кликушин, 1991). Кликушин (1991) разделил данный тип на две группы: первый вариант включает формы с дееспособными циррусами, второй с атрофированными циррусами. Крупные морские лилии вроде

кромииокринид (рода *Stromyocrinus*, *Ulocrinus*) обладали смешанным типом: их стебель был функционально разнородным, проксимальная часть была лишена циррусов, в отличие от дистальной (как у первой группы). Сами циррусы (в данном случае их аналоги - “корешковые” циррусы, длиной до 5 см), расположенные, как правило, на одной стороне стебля, располагались реже, чем у типичных представителей первой группы. Внешне данные циррусы являются миниатюрным продолжением стебля. Каждый из таких циррусов располагался на одном или на нескольких члениках без определенной последовательности. Циррусы располагались преимущественно на дистальной стороне стебля, примерно на 1/3 его длины. Таким образом, значительная часть стебля, включая проксимальную часть, была приподнята и располагалась вертикально. Подобный способ прикрепления характерен для большинства верхнекаменноугольных морских лилий Подмосковского бассейна.

У палеозойских предков артикулят и близких к ним таксонов вроде *Aesiocrinus* и *Allosocrinus*, найденных в отложениях неверовской свиты, циррусы располагались на всех пяти сторонах стебля, до пяти циррусов на один нодальный членик на протяжении всего стебля, вплоть до чашечки, а не только на дистальной стороне стебля. Вероятно, их способ прикрепления был сходен со способом, наиболее обычным среди современных пентакринид (как, например, у *Metacrinus* и *Cenocrinus*). Однако также не исключено что эти криноидеи в силу развитости циррусов обладали третьим способом прикрепления – путем циррусного закрепления на мягком грунте или твердых предметах (активный семисессильный бентос), как, например, современные *Neocrinus* и некоторые *Endocrinus*.

Несмотря на находки почти целых экземпляров морских лилий со стеблями, цементное прикрепительные образования (холдфасты), являющиеся наиболее примитивным способом прикрепления (“цементное прикрепление”; по Кликушину, 1991), встречены пока единично. Это становится понятным, учитывая преимущества циррусного или стеблевого закрепления. Последние два типа позволяют животному совершать передвижения, а не быть строго прикрепленным к определенному месту, во-вторых, циррусы более универсальны в «выборе» грунта – в отличие от холдфаста, подходящего исключительно только для твердых грунтов.

Находки холдфастов в среднем-верхнем карбоне Подмосковья крайне редки, и обычно относятся к небольшим криноидеям (Иванова, 1958: табл. XI, фиг. 2), определение систематической принадлежности которых затруднительно. В коллекции ПИН РАН имеются три экземпляра прикрепительных образований морских лилий (холдфаста), найденные автором в отложениях неверовской свиты в Афанасьевском карьере. Два экземпляра являются обрастаниями на кубковидных фенестеллидных мшанках, которые происходили с обеих сторон мшанки. На одном, большем, экземпляре имеются несколько “пеньков”, наиболее крупный из которых несет след от прикрепления стебля, и соединен с остальными, местами членистыми,

придатками (вероятнее всего специализированными циррусами; табл. XXVIII, фиг. 9). Некоторые более мелкие “пеньки” также имеют фасетки, но меньшего диаметра, служившие, вероятно, местом прикрепления цирралей. Наиболее крупный пенек со стеблевой фасеткой, расположен на внутренней поверхности мшанки, лишенной зооидов, но снабженной многочисленными игловидными отростками, которые обросли корневыми придатками морской лилии. Вероятно, личинка морской лилии осела на вертикально стоящий кубок мшанки. Дальнейший рост морской лилии, видимо, был губительным, по крайней мере, для той части зооидов, которые оказались окруженными прикрепительным образованием морской лилии. Таким образом, корневая система данной морской лилии была смешанной и сочетала в себе не только цементацию за счет холдфаста, но и якорение за счет циррусов, и внешне несколько напоминала “мангровое дерево” со множеством ответвляющихся к земле корней (в данном случае циррусов). Помимо функции дополнительного укрепления, этими циррусами морская лилия также могла прикрепиться к субстрату в случае внезапного отрыва стебля от него. Второй экземпляр по характеру прикрепления идентичен первому. Нижняя поверхность третьего экземпляра гладкая. Вероятно, при жизни морская лилия прикреплялась к раковине моллюска или брахиоподы.

Систематическая принадлежность подобных образований ввиду их изолированности проблематична, однако наиболее вероятно, что они принадлежат флексибилиям *Neotaxocrinus*. У близкородственных флексибилий рода *Synerocrinus* из позднемосковского комплекса в зависимости от типа субстрата выявлено несколько экологических стратегий: 1) заякоривание расширенной частью дистального конца стебля в мягком грунте, либо 2) заякоривание на твердом субстрате (например, на колониях хететоидей) в сочетании с закреплением циррусами. В последнем случае циррусы в дистальной части также нередко несут прикрепительные “диски” или “пеньки”.

Стоит отметить, что в характеристике подкласса флексибилий отмечено отсутствие циррусов (Ubaghs, 1978a). Действительно, настоящих циррусов, характерных для постпалеозойских артикулят, у флексибилий, как и у других групп, нет. Однако у ряда флексибилий хорошо развиты “корешковые” циррусы (например, у рода *Onychocrinus*; Springer, 1920).

Различные стратегии прикрепления, наряду с многоуровневостью поселения, минимизировали конкуренцию в очень разнообразных по видовому составу сообществах морских лилий, таких как сообщество неверовской свиты, насчитывающее около 30 видов. Наиболее высокий ярус занимали кромиокриниды (рода *Cromyocrinus*, *Ulocrinus* и *Moogocrinus*), анобазикриниды (*Parasciadiocrinus*) и флексибилии (*Neotaxocrinus*), стебли которых у взрослых форм превышали в длину один метр. Средний уровень занимали такие криноидеи, как *Trautscholdicrinus*, *Voskresenskicrinus*, *Allosocrinus* длина стеблей, которых была

около 50 см. Нижний уровень занимали разнообразные кладиды (*Apographiocrinus*, *Sukhanovocrinus* и др.) и редкие камераты (акрокриниды). Наименьшим размером обладали проблематичные мелкие кладиды – *Belskayaacrinus*, длина целых экземпляров, включая стебель, не превышала нескольких сантиметров. Сходная ситуация в виде “ярусности” наблюдается в нижнекаменноугольных (нижний миссисипий) сообществах морских лилий США (Ausich, 1980), где было отмечено три уровня в сообществе морских лилий.

Уменьшение конкуренции осуществлялось также за счет различных стратегий фильтраций. Например, пиннулы отсутствовали у флексибилий и ряда кладид: пищевые частицы поступали непосредственно по желобку боковых придатков рук (армлет или рамул), которые были шире, чем соответствующий размер пиннул у кладидных криноидей сходного размера. Это позволяло захватывать более крупные пищевые частицы, тем самым снижая конкуренцию. В то же самое время кладиды использовали преимущество густо расположенных пиннул для одновременного захвата большего объема пищи.

#### **4.2. Симбионты средне-верхнекаменноугольных морских лилий**

Стебли ископаемых (и отчасти современных) морских лилий после их гибели служили хорошим субстратом для прикрепления фораминифер, губок, кораллов, мшанок, некоторых брахиопод, серпулид, микроконхид, эдриоастероидей, а также других морских лилий (Berkowski, Klug, 2012).

На стеблях и значительно реже на других частях морских лилий обнаружены следы прикрепления, а также сами организмы–обрастатели и инкрустирующие организмы, прежде всего - мшанки. Прижизненный или посмертный характер данных ассоциаций часто недоказуем. Явным доказательством прижизненного характера ассоциаций является изменения в структуре стереома в области, примыкающей к эпибионту. Исходя из этого, всех эпибионтов морских лилий можно условно разделить на две группы: встраивающихся в стереом хозяина и обрастателей. Р. Пэбиан (Pabian, 2003) предположил, что все обрастания и сверления, которые затрагивают суставную поверхность члеников, являются посмертными (*post mortem*). В ряде случаев, когда обрастание происходило по всей поверхности стебля или по большей его части (затрагивая более 180° поверхности членика стебля), например инкрустирующими мшанками вроде *Fistulipora*, прижизненный характер ассоциаций не вызывает сомнений. В противном случае, если обрастание затрагивает менее 180° поверхности членика стебля, обрастание могло носить посмертный характер, и происходить на уже упавшем на дно стебле морской лилии. Однако даже в этом случае, ввиду обычной посмертной дефрагментации стебля на отдельные членики, посмертный характер подобных обрастаний ставится под сомнение. Кроме того, подобные находки морских лилий с обрастателями происходят, как правило, из штормовых

отложений (темпеститов), что является еще одним свидетельством в пользу их прижизненности. Поэтому, многие из изученных нами обрастаний, вероятно, являются прижизненными.

#### 4.2.1. Ассоциации криноидей и платицератид в среднем-верхнем карбоне Подмосковья

Отдельное место среди эпибионтов морских лилий занимают гастроподы рода *Platyceras* и другие близкие роды из семейства *Platyceratidae*. Криноидно-платицератидный симбиоз существовал на протяжении всего палеозоя, начиная с появления морских лилий в ордовике, вплоть до массового их вымирания в конце перми (Bowsher, 1955; Webster, Donovan, 2012). Кроме того, известны случаи сожительства платицератид с другими пельматозойными иглокожими, а именно: с бластоидеями и ромбиферами (Levin, Fay, 1964; Clarke, 1908; Bowsher, 1955; Kluessendorf, 1983). Криноидно-платицератидные ассоциации характерны, главным образом, для камератных морских лилий. Максимальное число их приходится на карбон (отмечены ассоциации более чем с 30 различными родами криноидей, преимущественно нижнекарбовыми; Baumiller, Gahn, Savill, 2004) – период расцвета всех морских лилий, и камерат в частности (Kammer, Ausich, 2006; Ausich, Kammer, 2013).

Случаи сожительства морских лилий и гастропод *Platyceras* в литературе описаны давно, в частности, хорошо известны ассоциации *P. parasiticum* (Trd.) с морской лилией *Cromyocrinus simplex* Trd. (Trautschold, 1867, 1879; Yakovlev, 1922b; Яковлев, 1926в, 1964; Yochelson, 1956; Геккер, 1957; Арендт, 1985; Арендт, Рожнов, Тюлина, 1975; Mazaev, 1996), встреченные во множестве в отложениях суворовской свиты (пачка “гарнаша”) кревьякинского горизонта Мячковских карьеров. Пребывание гастроподы на чашечке морской лилии легко опознается по характерным округлым эксцентричным следам от апертуры моллюска, образовавшимся при его росте (табл. XXX, фиг. 1, 4).

Всего из средне-верхнекаменноугольных отложений Подмосковского бассейна на данный момент известно шесть видов платицератид, относящихся к трем родам. Из них два вида встречено в отложениях неверовской свиты – *P. (P.) parasiticum* (Trautschold.) и *P. (P.) neverovoensis* Mazaev (Mazaev, 1996). Находки чашечек *C. simplex* Trd. с прикрепленными гастроподами *P. parasiticum* (Trd.) или следами от их прикрепления первоначально описаны Траутшольдом из отложений суворовской свиты окрестностей с. Мячково (Trautschold, 1867). Также данные ассоциации известны из отложений московского яруса (домодедовской и песковской свит) и из более молодых отложений, в том числе и из неверовской свиты (Mazaev, 1996: fig. 4i, j). В среднем-верхнем карбоне Подмосковья (с каширского горизонта московского яруса по русавкинский горизонт гжельского яруса) известны многочисленные изолированные раковины различных платицератид.

Можно отметить некоторое имеющееся несоответствие в размерах среди чашечек *Cromyocrinus* и гастропод *Platyceras*: на молодых экземплярах иногда можно обнаружить относительно крупные формы гастропод (Mazaev, 1996; fig. 4k) – в то время как на крупных чашечках зачастую можно найти гастропод средних размеров (табл. XXX, фиг. 2). Это можно объяснить тем, что платицерас мог поселиться на разных возрастных стадиях морской лилии, либо заселиться на морской лилии, будучи взрослым экземпляром. До сих пор остается неясным вопрос были ли улитки постоянно прикреплены к тегмену морской лилии, либо они были способны к переходу от одного хозяина к другому. Предполагалось, что платицерасы могли отваливаться от морских лилий, например в ходе более ранней гибели последних, а затем переползать по стеблям на кроны других морских лилий (Арендт, 1985). Имеются находки чашечек кромиокринусов одновременно как с прикрепленными платицерасами, так и со следами апертуры от другого платицераса (Mazaev, 1996). В качестве интерпретации было предложено, что платицератиды могли занимать место на морской лилии после смерти предыдущего моллюска. В пользу этого, например, свидетельствует тот факт, что на некоторых экземплярах (ПИН экз. № 3678/304) размер апертуры прикрепленного к чашечке платицераса меньше, чем след от второго платицераса. Однако некоторые следы могли принадлежать одному и тому же платицерасу, переползшему на небольшое расстояние по какой-то причине по чашечке морской лилии. На всех крупных экземплярах платицерасов имеется характерная линия нарастания, повторяющая общую форму хозяина. Это показывает, что моллюск рос непосредственно с хозяином и был постоянно к нему прикреплен.

Платицератиды и их следы встречены на большинстве экземпляров *C. simplex* Trd. Однако имеются сенильные формы морских лилий без каких-либо следов пребывания моллюска. Так, непосредственно раковины и следы от их апертур встречены у 42 из 59 экземпляров чашечек и крон *C. simplex* Trd. из отложений неверовской свиты с сохранившимся анальным интеррадиусом (что составляет примерно 71%). В отложениях суворовской свиты процентное соотношение морских лилий, заселенных платицерасами, судя по имеющимся в коллекции экземплярам, было примерно таким же.

В литературе описаны случаи заселения тегмена камератной морской лилии *Arthroacantha carpenteri* молодью платицератидных гастропод (Baumiller, 2002). На данный момент отсутствует информация об образе жизни на самых ранних стадиях подмосковных платицератид. Не известно ни одного экземпляра *C. simplex* Trd. с ювенильным платицерасом, кроме того, на ювенильных экземплярах *C. simplex* Trd. (с диаметром чашечки меньше 10 мм) пока не было обнаружено следов *Platyceras*.

До сих пор нет единой точки зрения насчет питания платицератидных гастропод и характера их взаимоотношений с морскими лилиями. Самые первые находки ассоциаций

морских лилий и платицератидных гастропод интерпретировались как следы хищничества морских лилий на гастропод (Austin, Austin, 1843-1847). Первым версию о питании моллюском экскрементами морской лилии высказал Г.А. Траутшольд (Trautschod, 1879). За ним ряд авторов склонялся к тому, что взаимоотношение между платицератидами и морскими лилиями было комменсализмом, а гастропода при этом была копрофагом, питаясь отходами морской лилии (Keyes, 1888a, b; Bowsher, 1955). Н.Н. Яковлев рассматривал данные сожительства как комменсализм. Р.Ф. Геккер (1957) также считал данные сожительства разновидностью комменсализма, а улиток – копрофагами. Ранее были описаны сверления платицератидных гастропод на тегмене нижнекаменноугольных морских лилий (Baumiller, 1990). Описанные сверления не являются следами хищничества, а взаимоотношения гастроподы и морской лилии было паразитическим. В этом случае отчасти подтверждается теория Роллинза и Брезински (Rollins, Brezinski, 1988) которые предполагали, что платицератиды не были копрофагами, а могли питаться органическим детритом поступающего потока, используя выгоду своего расположения. По предположению Г. Лейна (Lane, 1984) платицератидные гастроподы могли питаться гонадами морских лилий. Об этом, в частности, свидетельствуют близость их расположения с анальными мешками, в которых могли располагаться гонады.

Томпсона (Thompson, 1970) предположил что платицератида *Cyclonema*, в дополнение к копрофагии, могла быть "травоядной, очищая поверхностный слой глины и водорослей на детрите, или планктонным фильтратором", и что ее диета могла меняться с течением онтогенеза. Эти выводы можно распространить и на подмосковных *Platyceras*. Таким образом, в подмосковном карбоне платицератидные гастроподы, будучи сенильными формами, могли быть облигатно связаны только с родом *Cromyocrinus*, а также с криноидеями, обладающими крупными анальными мешками (вроде *Synophocrinus* и *Trautscholdicrinus*).

Вероятно, осевшие на чашечки молодые экземпляры платицератид в дальнейшем переползали на сторону анального интеррадиуса. Помимо *Cromyocrinus* у других кромииокринид прикрепленные платицератиды и следы от их апертур не обнаружены. Н.Н. Яковлев (Яковлев, 1964: с. 70-71) предположил, что у потомков *Cromyocrinus* (к которым он ошибочно относил австралийских пермских морских лилий *Jimbacrinus*) развилась особая скульптура, мешавшая плотному прикреплению гастроподы к чашечке. В действительности, у остальных подмосковных кромииокринид скульптура либо хорошо развита (*Dicromyocrinus*, *Ulocrinus*), либо таблички чашечки сильно выпуклые (*Mooreocrinus*), что мешает плотному прилеганию апертуры улитки к поверхности чашечки. Однако, скульптура на табличках чашечки и кроны сама по себе вряд ли препятствовала поселению улитки на морской лилии, судя по наблюдениям на представителях семейства *Stellarocrinidae*, с заметной скульптурой на табличках анальных мешков (табл. IX, фиг. 4; табл. XXX, фиг. 6).

Как уже было отмечено, криноидно-платицератидные сожительства на протяжении всего палеозоя характерны в большей степени для камератных морских лилий – их ассоциации с чашечками кладидных криноидей (преимущественно с *Cromyocrinus*), встреченные в Подмосковном бассейне, являются своего рода уникальным случаем. Совместное нахождение прикрепленных раковин платицератид с чашечками *Cromyocrinus* не единственные случаи сожительства криноидей и улиток в карбоне Подмосковского бассейна. Вторым опубликованным случаем сожительства среди подмосковных каменноугольных криноидей и платицератидных гастропод является находка анального мешка *Synphocrinus cornutus* Trd. с прикрепленным *Platyceras parsiticum* (Trd.) (Яковлев, Иванов, 1956; Mazaev, 1996), также происходящая из отложений суворовской свиты окрестностей Мячково. Из отложений неверовской свиты Афанасьевского карьера (сборы автора) имеется находка кроны *Trautscholdicrinus miloradowitschi* Yakov. с прикрепленной гастроподой *Platyceras* sp. (ПИН, экз. № 5450/205,; табл. XXX, фиг. 5). Крона несколько смята и чашечка раздавлена, поэтому положение анального интеррадиуса определить затруднительно. По-видимому, крона лежит на задней стороне (поскольку анальные таблички не видны спереди). Анальный мешок сохранился почти полностью, без дистальной части, апертюра гастроподы прилегает к сохранившемуся дистальному краю анального мешка, судя по аналогии с другими декадокринидами, в районе расположения анального отверстия. Стоит отметить, что согласно последним сводкам (Baumiller, Gahn, Saill, 2004) данная находка платицераса на кроне *Trautscholdicrinus*, это восьмой случай ассоциации кладидной морской лилии с платицерасом, известный из карбона. Еще один случай сожительства морских лилий и платицератидных гастропод в отложениях неверовской свиты, обнаружен на небольшом экземпляре *Brabeocrinus costatus* (ПИН, экз. № 5450/35, табл. XXX, фиг. 6). К деформированному, смятому тегмену с частично сохранившимся анальным мешком плотно прилегает небольшая раковина *Platyceras* sp. Вероятно, моллюск при жизни прикреплялся к удлинённому анальному мешку морской лилии. Для североамериканских представителей рода *Brabeocrinus* и некоторых других *Stellarocrinidae* (собственно рода *Stellarocrinus*) ранее уже были отмечены находки экземпляров с прикрепленными платицератидами. Вероятно, платицератидные улитки селились и на других криноидеях, обладающих хорошо развитыми анальными мешками. Непосредственная редкость находок платицератид, прикрепленных к другим морским лилиям, помимо *Cromyocrinus*, в карбоне Подмосковья может быть объяснена тафономическими особенностями. Находки морских лилий с целыми анальными мешками, на которых можно было бы установить факт присутствия моллюска, редки. Кроме того, апертюра моллюска более плотно прилегает к табличкам невысокого анального хоботка *Cromyocrinus*. Вследствие этого при засыпании морской лилии осадком во время шторма моллюск почти всегда оставался на своем месте.

#### 4.2.2. Деформации в скелете морских лилий, вызванные мизостомидами и другими организмами

К. Бретт (Brett, 1978) привел семь основных морфологических типов повреждений, встречающихся у палеозойских морских лилий. К ним он отнес:

1) припухлости неправильной формы и деформации швов табличек, вызванные прикреплением несимбиотических организмов, таких как аулопоры и ругозы, мшанки или другие морские лилии;

2) цисты настоящих мизостомид, встречающиеся на руках морских лилий;

3) парные отверстия, описанные как *Schizoproboscina*, встречающиеся на руках некоторых палеозойских морских лилий;

4) галлы *Phosphannulus*, встречающиеся на стеблях морских лилий;

5) своеобразные бочонковидные разрастания стеблей с овальными перфорациями в стеблях морских лилий, ассоциированные с кольцевидными трубочками вокруг аксиального канала;

6) ямки от сверлящих паразитов, таких как усонogie раки, мшанки или губки.

7) округло-параболические ямки с или без ассоциированных разрастаний в стереоме, встречающиеся на стеблях, табличках чашечки и руках морских лилий (т.н. *Myzostomites*).

Ниже будет детально рассмотрен каждый из типов на примере экземпляров, встречающихся в среднем-верхнем карбоне (преимущественно в отложениях неверовской свиты) Подмосковья. Стоит отметить, что нам удалось встретить большую часть описанных типов деформаций, кроме первого типа и пятого типа, отмеченного только один раз (Franzen, 1974).

На руках морской лилии *Cromyocrinus simplex* Trd. из окрестностей Мячковских карьеров Н.Н. Яковлевым (Яковлев, 1939б) были обнаружены своеобразные повреждения, описанные им как *Schizoproboscina ivanovi*. Имеющиеся в распоряжении Яковлева три экземпляра представляли собой малоподвижные части рук, расположенные чуть выше проксимальной области. Повреждения представляли собой округлые валикообразные вздутия, расположенные на краю руки, внутри которых располагались парные отверстия, каждое из которых вело к каналу, насквозь пронизывающему руку. На образцах заметно, что ширина канала расширяется посередине, второе отверстие канала расположено на боку амбулакralного желобка у места отхождения пиннулы (Арендт, 1961; рис. 24); при этом диаметр отверстия внутри был несколько шире, чем снаружи. Число и густота расположения таких вздутий, с парными отверстиями могли варьироваться, вздутия могли прижиматься друг к другу, либо быть расположены на расстоянии нескольких члеников.

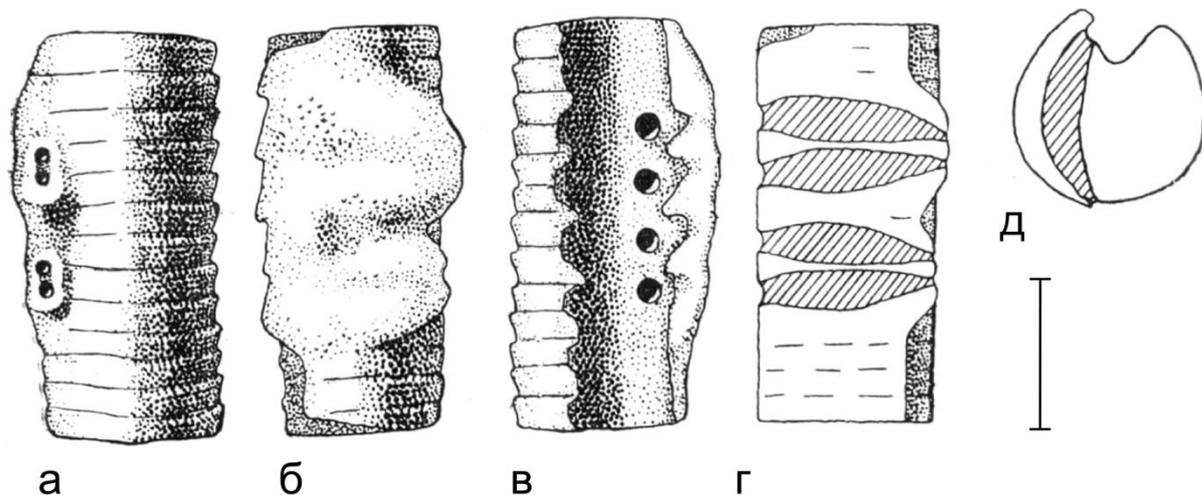


Рис. 24. Часть основания руки *Cromyocrinus simplex* Trd. с повреждениями, вызванными *Schizoproboscina ivanovi* Yakovlev (ПИН экз. № 137/2; по Арентту, 1961): а – наружная поверхность руки; б – боковая поверхность руки; в – внутренняя поверхность руки; г – предполагаемый разрез повреждений сбоку; д – членик руки с каналом паразита, вид сверху. Длина масштабного отрезка – 5 мм.

Систематическая принадлежность шизопробосцин остается дискуссионной. Яковлев предполагал, что данный паразит был червем и располагался на наружной стороне руки, имел двураздельный орган, вероятно хоботок (наподобие современного рода гефирей *Bonellia*) и питался половыми продуктами, содержащимися в пиннулах. По мнению Яковлева, канал возник не в результате просверливания паразитом, а первоначально возник вследствие разъедающего действия прилегающего к боковой поверхности руки мягкого тела паразита и уже потом с боков “залечивался” известковыми выделениями морской лилии. Как впоследствии правильно отметил Ю.А. Арентт “сближение их [представителей рода *Schizoproboscina*] с представителями непаразитического рода гефирей *Bonellia* главным образом лишь на основании того, что у последней имеется раздвоенный хоботок (служащий для собирания наилка), вряд ли можно считать достаточно обоснованным” (Арендт, 1961). По мнению Ю.А. Арентта вопрос о систематической принадлежности шизопробосцин трудно разрешим, однако вряд ли повреждения были оставлены организмами с твердым скелетом (например, сверлящими гастроподами); версия о принадлежности к червям “вполне вероятна” (Арендт, 1961). В этой же работе к этому ихнороду были отнесены также нередко встречающиеся фрагменты стеблей морских лилий с повреждениями. По мнению ряда специалистов (Brett, 1978; Franzen, 1974) подобные повреждения, ввиду их морфологических отличий и ассоциаций с другими частями скелета морских лилий, стоит рассматривать отдельно от ихнорода *Schizoproboscina*.

Помимо *Cromyocrinus simplex*, поселения шизопробосцин были обнаружены также и на других экземплярах морских лилий. Миранцев и Рожнов (2011: табл. X, фиг. 1г) указали на присутствие повреждения, по-видимому, вызванного *Schizoproboscina* у другого подмосковного представителя кромиокринид – рода *Ulocrinus* (*U. karchevskyi*). Повреждение присутствует на третьей секундибрахиали на левой стороне левой ветви руки радиуса A, и представлено единичным относительно крупным отверстием (табл. XVI, фиг. 1г). Повреждения, вызванные предположительно шизопробосциной были обнаружены на руках *Dicromyocrinus ornatus* (Trd.) из среднего карбона Подмосковья.

Экземпляры *Schizoproboscina* могут и не образовывать парные отверстия. Так, на экз. ПИН № 1641/299, представляющем собой фрагмент руки имеются шесть сквозных перфораций, однако они сгруппированы в две “цисты” по три отверстия в каждой.

Одной из вероятных групп организмов, которые могли паразитировать на ископаемых морских лилий, являются мизостомиды. Мизостомиды – один из современных классов кольчатых червей (аннелид), обитающие в тесном симбиозе с иглокожими. Большинство видов современных мизостомид являются эктокомменсалами морских лилий. Некоторые из мизостомид внедряются в скелетную ткань рук, пиннул и чашечки морских лилий, вызывая разрастания в виде характерных округлых углублений, окруженных выступающим валиком (называемые галлами или цистами). Подобные разрастания хорошо прослеживаются в геологической летописи, и были отмечены уже у кембрийских и ордовикских эокриноидей и солют (Rozhnov, 2006). Однако принадлежность ископаемых разрастаний к мизостомидам весьма дискуссионна. Известный специалист по мизостомидам фон Графф отмечал ископаемые находки только для мезозойских морских лилий.

Галлы мизостомид известны на руках, пиннулах и чашечках современных морских лилий; на стеблях мизостомиды не обнаружены (Graff, 1885). Графф отметил, что в отличие от современных, у ископаемых морских лилий утолщения, вызываемые мизостомидами, встречаются в стебле (Graff, 1885). Паразитирование предположительно мизостомидами на ископаемых стеблях морских лилий Яковлев объяснял наличием у последних значительно более широкого, чем у современных морских лилий, осевого канала, в котором располагались гонады, которыми питались паразиты (Yakovlev, 1922a; Яковлев, 1926b, 1956). К мизостомидом им были отнесены стебли со вздутиями и полостью, расположенной в центре вздутия. Наше переизучение показало, что данные вздутия были вызваны *Phosphannulus*, фосфатный скелет которого, располагающийся в полости, не сохранился.

Из верхнего карбона (миссурийский ярус) Оклахомы, США Дж. Велчем был изображен фрагмент руки морской лилии с двумя цистами, которые он отнес к деятельности “настоящих мизостомид” (Welch, 1976). Принадлежность подобных повреждений у палеозойских морских

лилий к мизостомидам была впоследствии принята разными авторами (Lane, 1978; Boucot, 1990; Ausich, Simms, 1999). От *Schizoproboscina* данные повреждения отличаются, прежде всего, отсутствием парных отверстий на цистах. Отметим также, что имеющиеся отверстия шизопробосцины округлой формы и расположены в углублении валика, в то время как у мизостомид отверстия не только круглые, но и нередко щелевидные, значительно меньше по диаметру и расположены непосредственно на поверхности цисты. В нашей коллекции имеются несколько экземпляров морских лилий из неверовской свиты с подобными цистами, которые мы также относим к мизостомидам. Ниже приведем описания некоторых из них.

У молодого экземпляра *Trautscholdicrinus miloradowitschi* (ПИН экз, № 5348/168; табл. XXVII, фиг. 4) правая первая секундибрахиаль в радиусе С вследствие деятельности мизостомид сильно раздута и образует цисту с тремя отверстиями. При этом соседняя левая первая секундибрахиаль плотно примыкает к данной цисте, что сильно ограничивало подвижность рук в этой области. Руки были подвижны только на более высоких вторых секундибрахиалиях.

У небольшой морской лилии, таксономическую принадлежность которой пока не удалось установить примибрахиаль, являющаяся аксиллярной, в дистальной своей части сильно раздута и имеется одно щелевидное отверстие.

На одном из экземпляров *Mooreocrinus geminatus* (Trd.) на руке в радиусе С имеется повреждение, вызванное предположительно мизостомидами. Данные повреждения затрагивают правую ветвь секундибрахиалей начиная со ПBr-2 до ПBr-5. В пределах этой области наблюдается некоторое расширение брахиалей, а также деформация стереома. Кроме того, в центре цисты, на ПBr-4 имеется отверстие.

В коллекции ПИН РАН имеются два экземпляра *Mooreocrinus geminatus* (ПИН №№ 3678/408, 3678/544; табл. XXVII, фиг. 6-7), демонстрирующие несколько иные деформации, чем свойственные мизостомидам цисты. Некоторые из секундибрахиалиев у этих экземпляров имеют разрастания стереома с расположенными на нем отверстиями, при этом вышерасположенные брахиалии на поврежденной ветви руки несут также заметное разрастание стереома и сильно выраженную, глубокую бороздку, расположенную в медиальной части ветви руки. Несколько схожая деформация присутствует и у одного экземпляра *Ulocrinus neverovoensis*. С левой стороны на левой ветви руки радиуса С имеются повреждения. На четвертой секундибрахиалии снизу и сверху расположено по одному отверстию. Выше край руки деформирован, и там простирается глубокая канавка сильно “въедающаяся” в стереом.

Как уже было отмечено, с деятельностью *Schizoproboscina* были ассоциированы многочисленные сверления, встречающиеся на стеблях подмосковных морских лилий (рис. 25, Арендт, 1961). Особенно много данных деформаций сверлений ассоциировано с дистальными

частями стеблей *Moscovicrinus* из суворовской свиты Мячковских карьеров. Подобные сверления, часто ассоциированные с разрастанием скелетной ткани, неоднократно приводились различными авторами (Girty, 1915; Branson, 1964; Lane, 1978 и др.).

Кларком (Clark, 1921) был изображен фрагмент стебля каменноугольной морской лилии с многочисленными округлыми отверстиями, которые он формально описал как повреждения вызванные “*Myzostomites*” (стоит отметить, что типовой вид *M. clarkei* Howell был выделен лишь в 1962 г. Ховеллом по изображению Кларка (Howell, 1962)). Само родовое название указывало на некое сходство с цистами и галлами современных криноидей, образующихся под воздействием мизостомид. У. Радваньска и А. Радваньский отметили большое сходство типового экземпляра “*Myzostomites*” с повреждениями на стеблях, отнесенными Ю.А. Арендтом к *Schizoproboscina* (Radwanska, Radwanski, 2005).

В сводке “*Treatise on the Invertebrate Paleontology*” данный ихнород был отнесен к классу мизостомид (Howell, 1962), однако нет никаких свидетельств, которые бы явным образом подтверждали данную интерпретацию. В последующем дополнении (Häntzschel, 1975) *Myzostomites* был отнесен в раздел проблематик без указания определенного систематического положения. К. Бретт выделил новый ихнород *Tremichnus*, с несколькими видами, в том числе, и *T. cysticus* (Brett, 1985). По своей морфологии этот ихновид совпадает с *Myzostomites*, а название “*Myzostomites clarkei*” является *nomen nudum*.

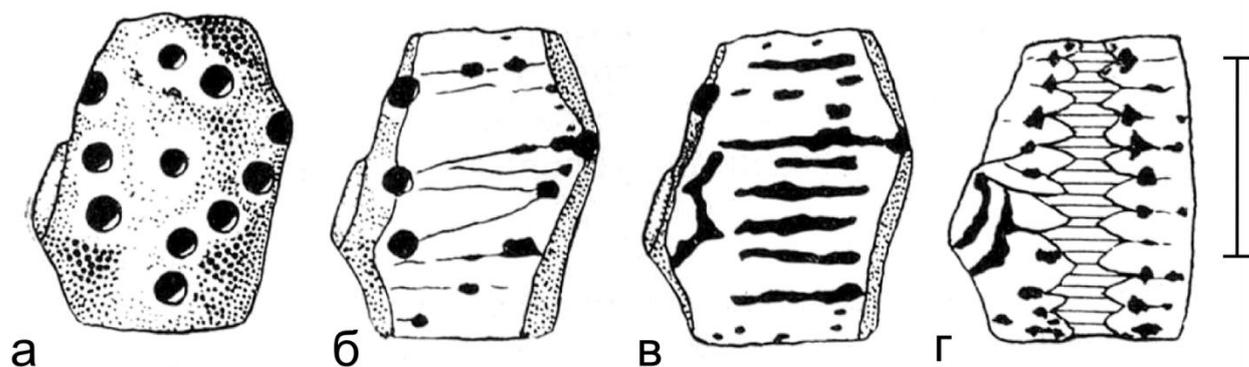


Рис. 25. Поэтапная шлифовка части стебля морской лилии с повреждениями *Myzostomites* (ПИН экз. № 137/279; по Арендту, 1961): а – первоначальный вид боковой поверхности стебля; б – шлифовка на  $\frac{1}{4}$  радиуса стебля; в – шлифовка на  $\frac{3}{5}$  радиуса стебля; г – шлифовка в области центрального канала. Длина масштабного отрезка – 5 мм.

В коллекции ПИН РАН имеются разрозненные таблички (две базальные и радиальная) и части рук (три фрагмента) морской лилии *Cromyocrinus simplex* Trd., происходящие из глинистой пачки воскресенской свиты Афанасьевского карьера (ПИН, экз. № 5450/1503; (табл. XXVIII, фиг. 2-6)). Исходя из размеров, сходного цвета, а также того факта что все скелетные

элементы были собраны в непосредственной близости друг от друга, можно сделать предположение об их принадлежности к одному экземпляру. На двух фрагментах рук сохранились следы повреждения *Schizoproboscina*. На наибольшем фрагменте (табл. XXVIII, фиг. 2) сохранилось две цисты (одна сохранилась не полностью). На целой цисте расположено два сквозных отверстия. На втором фрагменте (из четырех брахиалей, табл. XXVIII, фиг. 3) на сколе хорошо видно сквозное отверстие и боковой нарост стереома. Сверления на таблечках (табл. XXVIII, фиг. 4-6) округлой формы, параболические в сечении, относительно глубокие (глубина приблизительно соответствует диаметру). Сверления на табличках приурочены, главным образом, к их краям. Подобные сверления обычно сопровождаются небольшими вздутиями, бугорками, усилением скульптуры. Не исключено, что подобные сверления могли быть оставлены тем же организмом, что и *Schizoproboscina*. Ю.А. Арендт (1985) отмечал, что “прослеживается постепенный переход от типичных парных каналов *Schizoproboscina* в руках морских лилий к одиночным слабым лункам на их чашечках и стеблях”. Таким образом, вполне вероятно предложенная Ю.А. Арендтом (1961) гипотеза о принадлежности сверлений на стеблях криноидей сопровождающиеся разрастанием стереома (т.н. *Myzostomites*) и собственно *Schizoproboscina* к одному организму.

На двух экземплярах чашечек и фрагментах стеблей *Cromyocrinus simplex* Trd., происходящих из отложений неверовской свиты Афанасьевского карьера присутствуют многочисленные сверления, окруженные цистами (табл. XXVII, фиг. 1-3). Прижизненность данных повреждений не вызывает сомнений ввиду деформации стереома. Диаметр подобных сверлений сильно варьируется - от нескольких десятых миллиметра, до двух миллиметров. Вероятно, данные сверления принадлежат целой популяции паразитов. Особенно густое поселение цист наблюдается на фрагментах стеблей (табл. XXVII, фиг. 2). Ввиду подобного густого заселения и разрастания цист стебель становился менее подвижным. В районе чашечки цисты сосредоточены преимущественно в нижней ее части, в районе границ базальных и инфрабазальных табличек. Примечательно сильное, нетипичное развитие скульптуры на одном из экземпляров, возможно, связанное с деятельностью паразитов (табл. XXVII, фиг. 1). По своей морфологии данные повреждения очень напоминают повреждения, отнесенные Арендтом как *Schizoproboscina* и описанные Бреттом как *Tremichnus cysticus*.

На табличках чашечки, и несколько реже стеблях и брахиалиях у относительно крупных морских лилий нередко встречаются своеобразные сверления в виде неглубоких ямок. Подобные сверления редко бывают сквозными, чаще всего в виде небольших углублений с линзовидно выгнутым дном. Разрастание скелетной ткани при этом отсутствует. Создается впечатление, что сверления проделаны неким сверлильщиком “вслепую”. Эти сверления вряд ли были проделаны хищниками, пытающимися просверлить крону морской лилии насквозь.

Сверления практически никогда не бывают сквозными. Единичные имеющиеся экземпляры сквозных сверлений приходится на границы между табличками – где толщина табличек наименьшая, число экземпляров с подобными сверлениями - единицы. Гораздо более распространены сверления, расположенные по всей поверхности таблички, и весьма часто на одной и той же чашечке или даже табличке может присутствовать несколько сверлений. Как правило, диаметр сверлений в пределах одного экземпляра совпадает. У некоторых экземпляров диаметр сверлений, присутствующих на чашечке, может различаться, что свидетельствует о присутствии нескольких различных сверлильщиков.

Аналогичные сверления были отмечены и раньше (Moore, Plummer, 1940). Н.Н. Яковлев (1926в) предположил, что эти углубления оставлены платицерасом, ввиду “недостаточного еще развития сверлильной железы”. Аналогичные сверления у палеозойских морских лилий были описаны К. Бреттом (Brett, 1985) как *Tremichnus puteolus*.

В разновозрастных с касимовским ярусом отложениях миссурийского яруса формации Стэнтон для разных групп криноидей были выявлены разные типы сверлений. Для катакриинид и дифуикриинид отмечены крупные цилиндрические сверления без расширенной внешней части, в то время как для пирасокриинид отмечены сверления параболической формы меньших размеров с расширенной внешней частью (Pabian, 2003). Эти сверления были сделаны, вероятно, разными организмами, а их ассоциация с определенной группой морских лилий говорит о предпочтениях того или иного эпибионта.

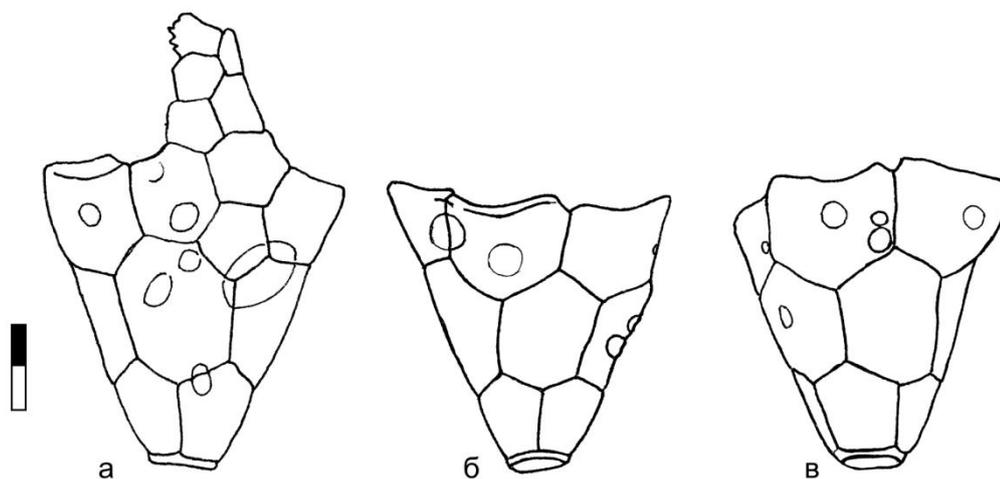


Рис. 26. Чашечка *Afanasievicrinus pentagonalis* (ПИН, экз. № 5450/80) со следами сверления; а – со стороны интеррадиуса CD, б – со стороны радиуса B, в – со стороны интеррадиуса DE; длина масштабного отрезка – 2 мм.

На экземпляре чашечки *Afanasievicrinus pentagonalis* (ПИН, экз. № 5450/80; рис. 26), с высотой чашечки около 8мм, по всей чашечки присутствуют около 15 ямок-углублений, большая часть примерно одинакового (около 0,5 мм) диаметра. Вероятно, что часть этих

сверлений проделана одним организмом, который периодически перемещался по поверхности чашечки морской лилии. Однако присутствуют и сверления как меньшего, так и большего (примерно вдвое) диаметров, принадлежащие явно организмам других размерных классов. У экземпляра *Texasinus schmitovi* (ПИН, экз. № 5362/50; табл. XIX, фиг. 1) на табличках чашечки и анального хоботка присутствуют аналогичные сверления, однако их диаметр различен. Сверления, с наименьшим диаметром сосредоточены на границах табличек в нижней части чашечки. В средней части чашечки, главным образом, по центру табличек расположены сверления более крупного диаметра. На двух нижних табличках анального хоботка в заднем интеррадиусе расположено, по видимому, четыре аналогичных сверления (три больших и одно небольшое), два из которых перекрываются, образуя продолговатую ямку.

#### 4.2.3. Сверления усоногих раков

На скелетах палеозойских бентосных беспозвоночных, особенно брахиопод, ругоз и двустворок нередко наблюдаются многочисленные сверления (Rodriguez, Gutschick, 1977). Сверления небольшие, вытянутой формы и, как правило, встречаются массово. Некоторые из подобных сверлений получили свои неформальные названия, как, например, описанный Х. Морнингстар ихнород *Bascomella* (Morningstar, 1922). Сверления *Bascomella* обнаружены на каменноугольных и пермских брахиоподах и двустворках. В среднекаменноугольных отложениях Подмосковья находки *Bascomella*, представленные типовым ихновидом *B. gigantea* отмечены на брахиоподах *Choristites* spp., *Orthotetes regularis* (Waagen) и кораллах *Ivanovia humboldtii* (Fischer) (Алексеев, 2001б).

Первоначально предполагалась принадлежность ихнорода *Bascomella* к ктеностоматным мшанкам, поскольку на некоторых образцах имелись как сверления, так и соединяющие их столоны (Condra, Elias, 1944). Впервые на большое сходство сверлений *Bascomella* и сверлений современных миниатюрных усоногих раков рода *Alcippe* Hancock, 1849 обратил внимание А. Зейлахер (Elias, 1957). Позже была принята точка зрения о более вероятной систематической принадлежности сверлений *Bascomella* к усоногим ракообразным, нежели чем к ктеностоматным мшанкам (Elias, 1957; Seilacher, 1969). Ранее обнаруженные ассоциации со столонами, являются, вероятно, случайными. Кондра и Элиас (Condra, Elias, 1944) дают следующий диагноз роду *Bascomella*: “ямки овальной или грушевидной формы, более узкий конец расположен ближе к поверхности, встречаются по отдельности или образуют неравномерные группы”.

Несколько шире представлены мезозойские сверления акроторацидных ракообразных, относящиеся обычно к роду *Rogerella*, морфологически не отличающиеся от рода *Bascomella*. Прижизненные следы сверления усоногих ракообразных на палеозойских иглокожих, и

морских лилий в частности, ранее в литературе не упоминались, и описываемый ниже пример является первым. До этого только были отдельные упоминания об их встречаемости на стеблях пермских морских лилий (Арендт, 1985). Известны посмертные следы сверления *Rogerella* на мезозойской морской лилии *Apiocrinites* (Ausich, Wilson, 2012).

На частично сохранившейся кроне *Sukhanovocrinus afanasievoensis* gen. et sp. nov. (экз. № 5450/44; рис. 27; табл. XXIX), обнаруженной автором в отложениях неверовской свиты Афанасьевского карьера, при ближайшем изучении на брахиолах были найдены многочисленные сверления. Все сверления небольшие, продолговато-овальной формы, длиной в среднем от 0,29 до 0,43 мм, ширина сверлений колеблется в пределах 0,09 – 0,17 мм; некоторые сверления округлой формы. В отличие от большинства описанных сверлений палеозойских акроторацид (Алексеев, 2001б, Schlaudt, Young, 1960), размеры сверлений у описываемого экземпляра морской лилии более чем вдвое меньше. Вероятно, это в некоторой степени можно объяснить зависимостью между размерами комменсала и хозяина и соответствующими небольшими размерами самой морской лилии.

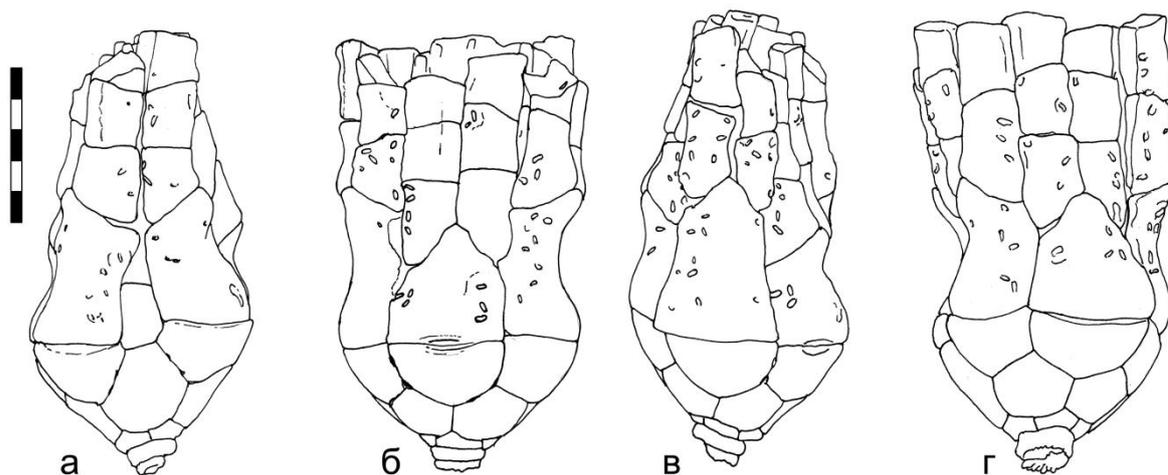


Рис. 27. Чашечка с проксимальными частями рук *Sukhanovocrinus afanasievoensis* со следами сверления *Vascomella* sp. (экз. ПИН № 5450/44); а – со стороны интеррадиуса CD, б – со стороны радиуса E, в – со стороны радиуса A, г – со стороны интеррадиуса BC; длина масштабного отрезка – 5 мм.

Прижизненный характер данных сверлений не вызывает сомнений. Об этом свидетельствует расположение отверстий по всей поверхности кроны, кроме того, в ряде случаев в районе сверлений наблюдаются незначительные, явно прижизненные, деформации стереома скелета, проявляющиеся, как правило, в виде слабых вздутий (залечиваний). Сверления сосредоточены, главным образом, на внешней стороне по обоим краям брахиальных члеников; сверления в средней части брахиалии отсутствуют. Некоторые сверления

расположены непосредственно на внешнем краю брахиалии. Вероятно, это связано с тем, что при жизни в позе питания с раскрытой кроной сверления располагались в зоне с повышенной проточности воды, и комменсал тем самым мог эффективнее производить процесс фильтрации. Примечательно, что на табличках чашечки, или анальной табличке сверления отсутствуют. Тем самым можно предположить возможный комменсализм между данными сверлильщиками и морской лилией. Ранее были предположены комменсальные взаимоотношения между акроторацидами и морскими ежами, а также раками-отшельниками (Seilacher, 1969).

Некоторые сверления плохо заметны, ряд “сверлений” являются недосверленными и об их присутствии можно догадаться по едва различимым вмятинам на брахиолах. Всего на экземпляре удалось обнаружить не менее 80 сверлений. Стоит отметить, что на голотипе *Sukhanovocrinus afanasievoensis* также присутствуют подобные сверления, однако в меньшем количестве (табл. XX, фиг. 6). Сверления аналогично расположены по обоим краям брахиальных члеников.

В отложениях неверовской свиты следы сверления акроторацид *Vascomella* также присутствуют на некоторых других организмах, в частности на раковинах платицератид и эуомфалид. Причем, раковина платицераса может быть прикрепленной к чашечке морской лилии *Cromyocrinus*, что свидетельствует о прижизненном характере данных сверлений. Сверления располагаются по всей поверхности раковины, в том числе и возле устья, в районе прикрепления к табличкам чашечки морской лилии. Кроме того, данные сверления часто встречаются у сенильных форм платицерасов. Из этого можно сделать вывод, что акроторакиды поселялись на улитке именно во время ее прикрепления к чашечке морской лилии. Однако на самих чашечках морских лилий *Cromyocrinus* явные следы сверлений *Vascomella* не встречены. Вероятно, наличие более толстого эпидермиса, а также скульптура табличек препятствовали заселению акроторацид.

#### **4.2.4. Повреждения стеблей, вызванные *Phosphannulus***

Среди многочисленных фрагментов стеблей морских лилий из неверовской свиты удалось обнаружить несколько десятков экземпляров со следами разрастания от проблематичных хиолительминт - *Phosphannulus Mullen, Nogami, et Lenz, 1974*, при этом в ряде случаев фосфатный скелет эпибионта сохранился. Такие находки с сохранившимся фосфатным скелетом эпибионта на стеблях морских лилий удалось обнаружить также и в нескольких других местонахождениях, относящихся к песковской свите мячковского горизонта. Значительно чаще и стратиграфически шире встречаются фрагменты стеблей с характерными следами пребывания эпибионта. Особенно много экземпляров *Phosphannulus*, в том числе и с

сохранившемся скелетом эпибионта, удалось собрать в отложениях русавкинской свиты добрятинского горизонта в окрестностях гжельского стратотипа (рис. 28).

Деформации стеблей, вызванные фосфаннулуsom из верхнекаменноугольных отложений Подмосковья, уже были ранее изображены и описаны (Иванова, 1958: табл. XIV, фиг. 6, 7). Однако данные разрастания интерпретировались Н.Н. Яковлевым как повреждения, вызванные предположительно представителями *Myzostomidae*. Стоит отметить, что на экземплярах из приведенной Е.А. Ивановой таблицы сам фосфатный скелет эпибионта отсутствует, что является обычным явлением ввиду особой хрупкости. Примечательно, что в отложениях русавкинской свиты Гжели, откуда происходит изображенный Е.А. Ивановой экземпляр, находки фосфаннулусов довольно обычны и всегда приурочены к стеблям определенного типа. Этому можно дать следующее объяснение: большинство морских лилий из русавкинской свиты Гжели небольшого размера – их стебли не подходили по размеру достаточно крупным фосфаннулусам. Наиболее часто встречающиеся стебли в Гжели (с которыми и ассоциирован фосфаннулуc) – из немногих более крупного размера. В неверовской свите фосфаннулуc обнаружен на нескольких различных типах стеблей морских лилий.

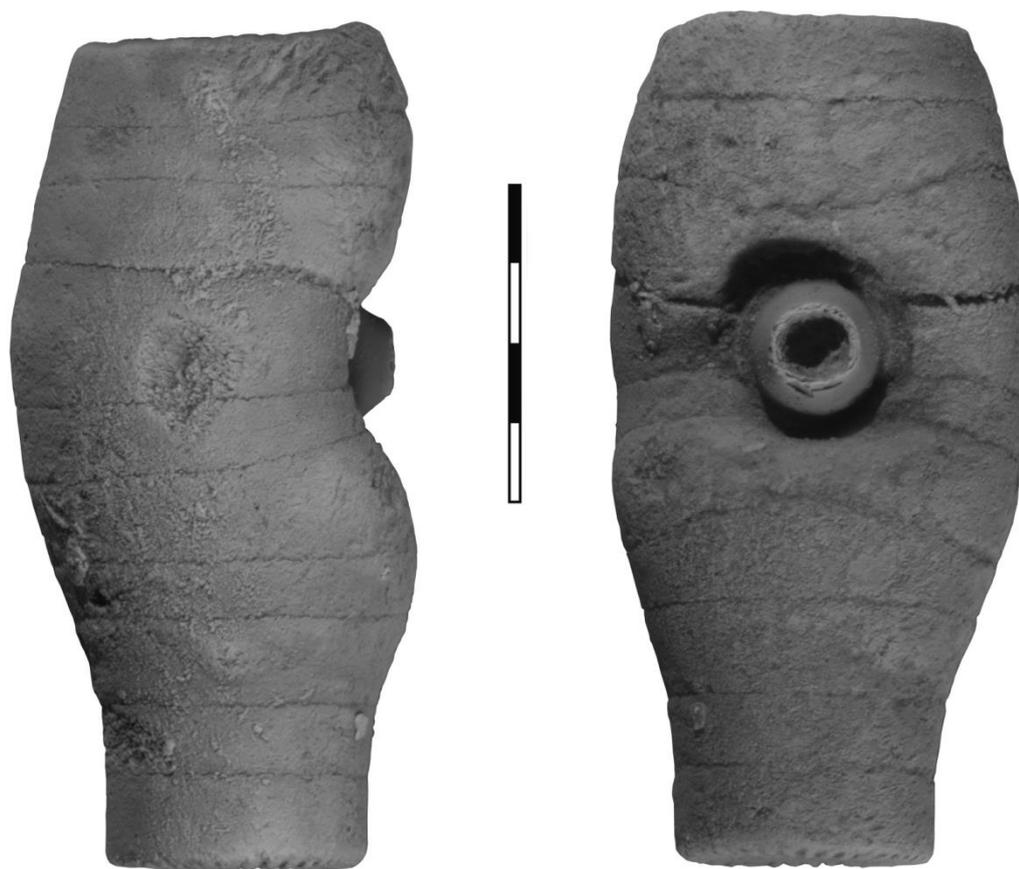


Рис. 28. Общий вид стебля морской лилии, разросшегося вследствие поселения *Phosphannulus*, фосфатный скелет эпибионта хорошо сохранился внутри воронки; вид сбоку и

спереди; с. Гжель; верхний карбон, гжельский ярус; добрятинский горизонт, русавкинская свита (коллекция ПИН РАН). Длина масштабного отрезка – 4 мм.

В ряде работ (Warn, 1974; Welch, 1976; Werle, Frest, Mapes, 1984) ранее были подробно рассмотрены повреждения на стеблях, вызванные *Phosphannulus* и изучены поперечные срезы. На исследованных в этих работах экземплярах видны разные варианты воздействия *Phosphannulus* на морскую лилию, с образованием небольшой полости в конце воронки или без нее. Однако ни в одном из случаев не было зафиксировано затрагивания осевого канала. Применяемые ранее методы исследования посредством поперечных срезов являются сложными в реализации и деструктивными, разрушающими сам образец. Именно поэтому было принято решение изучить подмосковный материал посредством микротомографии.

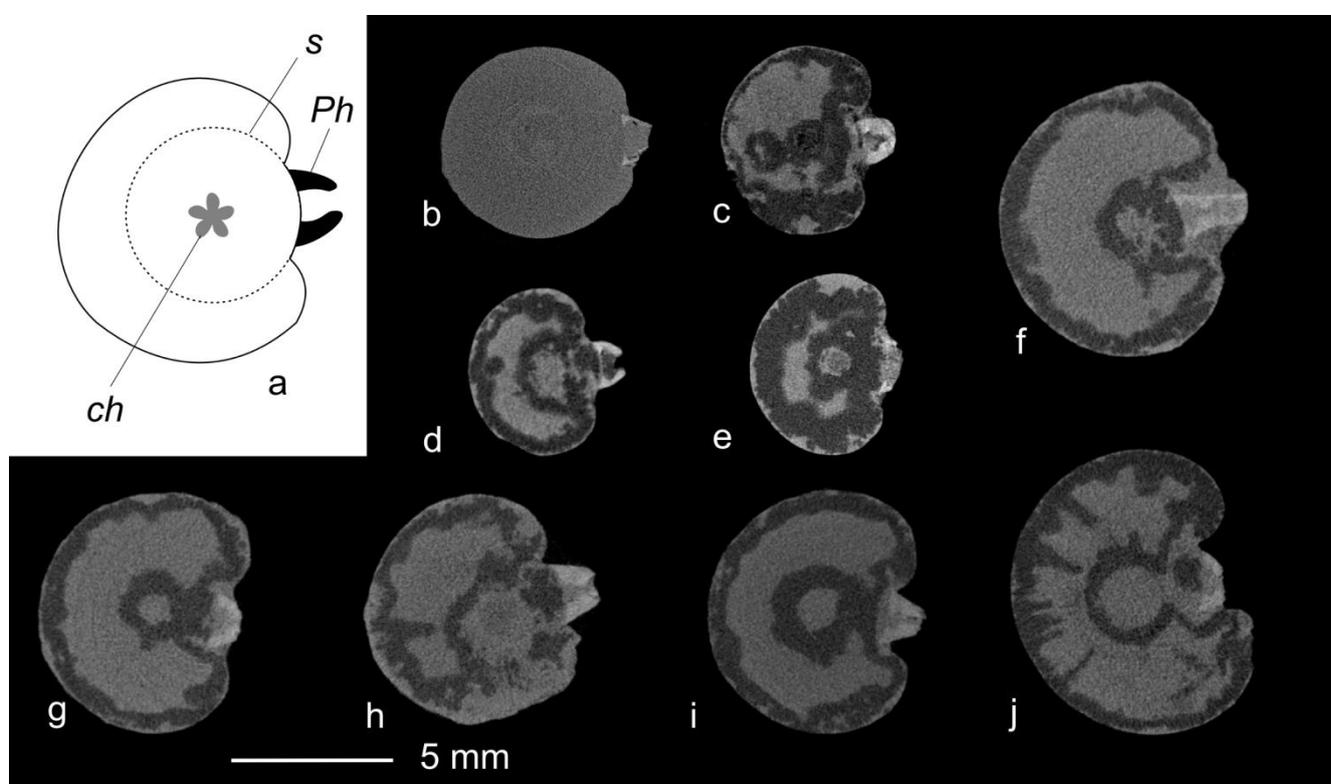


Рис. 29. А – схематичное изображение поперечного сечения стебля морской лилии через поселение *Phosphannulus*, основанное на полученных на томографе снимках (Ph – *Phosphannulus*, s – пунктирное обозначение границы стебля в момент поселения эпибионта, ch – центральный канал стебля морской лилии); b-j поперечные снимки изученных экземпляров; разница в цвете скелета стебля морской лилии у экземпляра из касимовского яруса (b) и у гжельских экземпляров (c-j) обусловлена частичным окремнением последних. Длина масштабного отрезка – 5 мм. Skyscan 1172.

В ходе работы были исследованы 10 экземпляров стеблей морских лилий с хорошо сохранившимся фосфатным скелетом *Phosphannulus* из двух разных местонахождений (1 из касимовского яруса Афанасьевского карьера и 9 из гжельского яруса Гжели). Благодаря своему фосфатному скелету, контрастному с кальцитом иглокожих, трубочки *Phosphannulus* хорошо видны на виртуальных срезах. Все экземпляры были изучены на рентгеновском микротомографе Skyscan 1172 в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН. Сканирование проводилось с использованием фильтра Al, с вращением на 180°, углом поворота 0,7°, шагом 18-22 мкм, при I = 100mA, U = 100 kV.

Во всех 10 изученных экземплярах на полученных срезах четко видно, что осевой канал морской лилий не затронут. Каких либо следов полостей, указанных в предыдущих работах выявлено не было. Примечательно, что на всех экземплярах из Гжели наблюдается сильное разрастание скелетной ткани морской лилии (диаметр стебля в районе воронки намного превышает диаметр стебля в примыкающих областях с нормальным ростом). Это хорошо видно на полученных виртуальных срезах (рис. 29), где это разрастание, имеющее подковообразную форму, облекает воронку эпибионта. На образце из касимовского яруса диаметр стебля практически не меняется. Это не может быть объяснено разной стадией поселения эпибионта, поскольку, как видно на виртуальных срезах, фосфатный скелет у данного экземпляра внедряется достаточно глубоко, аналогично некоторым гжельским экземплярам. Рост стебля у данного экземпляра проходил почти равномерно. Скорее всего, разные виды морских лилий по-разному реагировали на поселение эпибионта. Место соприкосновения *Phosphannulus* со стеблем (дно воронки) было выпуклым и фактически являлось поверхностью стебля меньшего диаметра в момент прикрепления *Phosphannulus* (рис. 29, 30). Последующий рост стебля происходил неравномерно (главным образом у гжельских экземпляров) – с сильным разрастанием стереома с боков в области соприкосновения со стенками эпибионта.

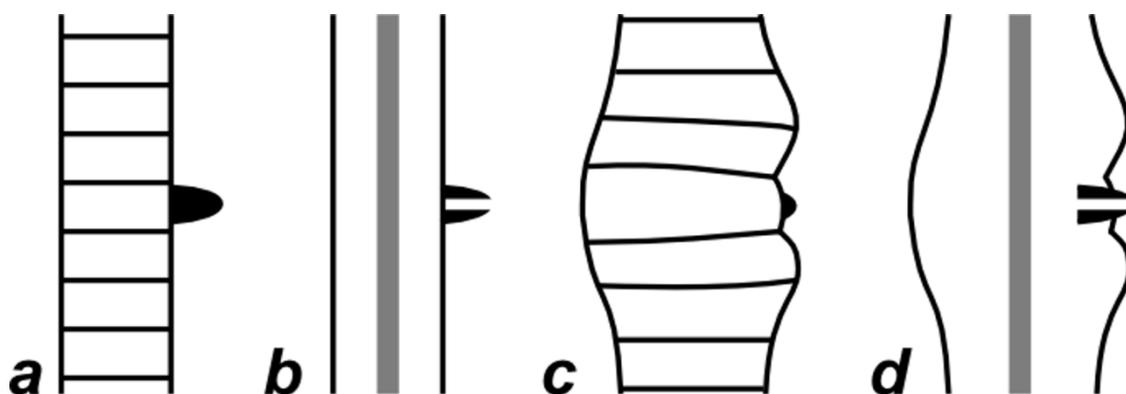


Рис. 30. А, б – предположительный начальный этап поселения *Phosphannulus* на стебле морской лилии; с, d – разросшийся стебель, вследствие поселения эпибионта. А, с – вид экземпляров сбоку; б, d – продольное сечение; серым цветом показан осевой канал. Основано на изученных экземплярах из Гжели.

Фосфаннулус находился в облигатных отношениях с хозяином, и являлся комменсалом, используя стебель морской лилии в качестве субстрата. Проведенное совместно с А.В. Пахневичем на микротомографе SkyScan исследование одного из образцов фосфаннулусов с сохранившимся скелетом (рис. 29), показало, что скелет комменсала не затрагивал осевой канал морской лилии (Миранцев, Пахневич, 2014). Находки фосфаннулусов на стеблях морских лилий известны начиная со среднего ордовика, а также в отложениях нижнего и верхнего карбона вплоть до нижней перми (Warn, 1974; Welch, 1976; Werle, Frest, Mapes, 1984; Powers, Ausich, 1990). Все вышеупомянутые находки происходят из Северной Америки, раздутые предположительно вследствие деятельности фосфаннулуса стебли морских лилий известны из среднего девона Польши (Gluchowski, 2005). Таким образом, находки *Phosphannulus* в верхнем карбоне Подмосковья расширяют прежние сведения о палеогеографическом ареале этого рода. Таким образом, полученные данные подтверждают непаразитический характер взаимоотношений морской лилии и *Phosphannulus*, показывая различную степень реакции криноидей на поселение эпибионта. Данные взаимоотношения рассматриваются как комменсализм.

#### **4.3. Следы хищничества и регенерации**

Морские лилии, как и другие иглокожие, обладают высоким потенциалом к регенерации своих органов. Ископаемый материал показывает, что способность к регенерации присутствовала уже у первых ордовикских морских лилий и была унаследована ими от кембрийских пельматозойных предков. Наиболее широко распространены и описаны случаи регенерации рук, хотя восстанавливаться может любая часть скелета. В нижнекаменноугольной формации Ле Гранд (США) у 9% всех изученных морских лилий была, по крайней мере, одна регенерированная рука. Регенерированные руки обычно отличаются меньшим размером, либо заметным сужением в области травмы. Следы регенерации рук обнаружены у представителей всех трех основных подклассов верхнепалеозойских морских лилий – *Camerata*, *Cladida* и *Flexibilia*. В ходе изучения коллекций морских лилий из среднего и верхнего карбона Подмосковного бассейна в фондах ПИН РАН следы регенерации рук удалось обнаружить, главным образом, у кладидных морских лилий (*Pegocrinus*, *Moscovicrinus*, *Cromyocrinus*, *Ulocrinus* и др.) и флексибилии *Neotaxocrinus*. У экземпляра *Aesiocrinus* sp. (ПИН № 3678/517, табл. XXI, фиг. 1) сохранились следы регенерации всех 10 рук. Примечательно, что руки были утрачены на одинаковом уровне, этот факт свидетельствует о том, что потеря рук произошла при сомкнутой кроне. У остальных изученных экземпляров с регенерированными руками регенерат обычно присутствует лишь на одной ветви (рис. 31), что свидетельствует о том, что

потеря произошла при широко раскрытой кроне. Некоторые экземпляры несут следы регенерации практически непосредственно с самой проксимальной части руки (рис.31, а).

У ископаемых морских лилий процесс восстановления после травмы нередко происходит путем заживления небольшими табличками поврежденной или утраченной области, без регенерации. Интересно, что при сходных повреждениях у разных морских лилий могла происходить либо регенерация, либо заживление. Различия в регенеративной способности у разных групп морских лилий обсуждались ранее (Gahn, Baumiller, 2005, 2010). Среди палеозойских стебельчатых морских лилий известны случаи утраты стебля с последующей регенерацией (флексибилия *Euonychocrinus simplex*; Strimple, Frest, 1979) и заживления стеблевой фасетки небольшими табличками без регенерации (кладида *Ancyrocrinus bulbosus*; McIntosh, Schreiber, 1971). Эти экземпляры показывают, что чашечка стебельчатых морских лилий могла какое-то время лежать на дне, будучи оторванной от стебля. Большой интерес представляет фрагмент чашечки *Dicromyocrinus subornatus* из среднего карбона Подмосковского бассейна. Сохранились только инфрабазальные и несколько базальных табличек. Внутренняя сторона чашечки полностью покрыта небольшими табличками, сходными с теми, что образуются при заживлении. Данные таблички почти вплотную прилегают к инфрабазальным, из чего следует, что все внутренние органы чашечки были утрачены. Судя по краям области заживления, идущим по базальным табличкам, можно сделать вывод, что при жизни у этого экземпляра остальные таблички чашечки, в частности радиальные, были потеряны. Данный экземпляр ясно показывает, что заживление могло происходить при полном отсутствии пицесборных органов. Примечательно, что ранее был описан случай регенерации кроны флексибилии *Tachocrinus*, у которой также была утрачена вся чашечка, за исключением инфрабазальных табличек и одной базальной таблички. Таким образом, морские лилии флексибилии обладали, вероятно, большим потенциалом к регенерации, чем остальные верхнепалеозойские морские лилии.

Эксперименты по определению роли абиотических механизмов повреждений и автотомии, проведенные на современных морских лилиях, показали, что подобные случаи могут произойти в условиях, сильно отличающихся от нормальных. Поэтому свидетельства регенерации у морских лилий в ископаемой летописи могут также являться хорошим подспорьем для изучения явления хищничества. У многих кладидных морских лилий имелись хорошо развитые анальные мешки, которые, как предполагается, размещали в себе гонады. Краевые шипы, окаймляющие тегмен, и выполняющие защитную функцию (например, у пермского *Hupermorphocrinus*) нередко имеют следы прижизненных повреждений и последующей регенерации и абнормального развития (Arendt, 2012). На одном взрослом экземпляре *Parasciadiocrinus* (ПИН, экз. № 5450/244) из отложений неверовской свиты

Подмосковного бассейна одна из сторон анального мешка несколько скошена. Кроме того, окаймляющие шипы, расположенные на этой стороне, существенно отличаются от остальных – они небольшие, заостренные, в то время как в остальной части тегмена располагаются типичные уплощенные лопастевидные шипы. Вероятно, анальный мешок данного экземпляра регенерировал после нападения хищника.

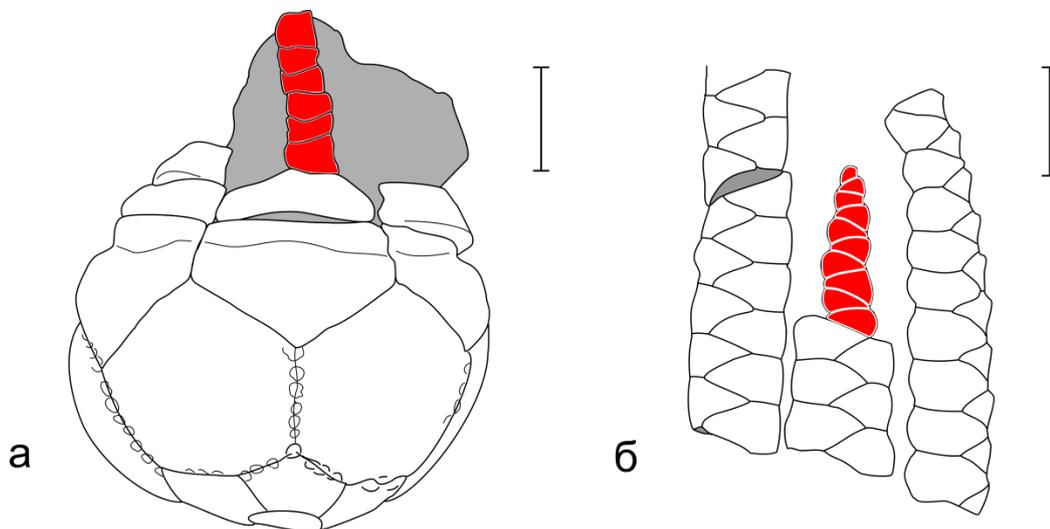


Рис. 31. Примеры следов регенераций у ископаемых Подмосковных криноидей (регенераты закрашены красным цветом). а - *Stromyocrinus simplex* (MfN, экз. № МВ.Е. 142, чашечка); б – дистальная часть рук *Ulocrinus neverovoensis* (ПИН, экз. 137/29, корона). Длина масштабного отрезка – 5 мм.

Большой интерес представляют работы на современной стебельчатой морской лилии *Metacrinus rotundus*, сделанные японскими специалистами (Oji, Amemiya, 1998). В ходе этих экспериментов у морской лилии, находящейся в аквариуме, были отрезаны чашечка с руками. Оставался только стебель с циррами. В течение года стебель находился в своем исходном положении (с подвешенной в воде проксимальной частью в вертикальном положении), а цирры оставались закрепленными в грунте. Более того, была отмечена регенерация в проксимальной части стебля и рост цирроподобных выростов (при полной утрате чашечки и, соответственно, всех жизненно важных органов). Питание при этом, вероятно, осуществлялось за счет внутриклеточных запасов. Проксимальный рост стебля у экземпляров с прижизненно оторванной кроной и чашечкой был впоследствии отмечен у некоторых батикринид (Donovan, Rawson, 1997). В. Осич и Т. Баумиллер (Ausich, Baumiller, 1993) описали проксимальный рост стебля (предположительно при прижизненной утрате чашечки) ордовикской морской лилии *Lichenocrinus dubius* Miller, 1880. Стоит обратить внимание на периодическую встречаемость изолированных стеблей без чашечек и крон в карбоне Подмосковья, в том числе и в отложениях неверовской свиты. Ранее подобные находки, как правило, образовавшиеся в

штормовых отложениях, интерпретировались как примеры отрыва массивной чашечка с кроной от стебля в момент захоронения. Если учесть новые данные, то часть подобных находок могла принадлежать “живым” морским лилиям, прижизненно потерявшим по какой-то причине чашечку с кроной еще до захоронения. Это частично объясняет их массовую встречаемость и заметное преобладание в породах по отношению к скелетным элементам кроны.

## Глава 5. Аберрантные формы морских лилий

Аберрантные формы среди современных и ископаемых животных и растений, которых нередко называют монстрами, привлекают внимание многих исследователей. Особенно это касается резких изменений дискретных признаков, так как их изменчивость может указывать на возможные магистральные эволюционные пути развития, как прошлые, уже осуществившиеся, так и будущие, «ждущие» подходящих условий в окружающей среде. Но главное значение каталогизации «монстров» и изучения особенностей их появления проявляется в понимании морфогенеза: сначала в индивидуальном, а затем и в историческом развитии. Изучение аберраций началось с известной сводки У. Бейтсона «Материалы для изучения вариаций», в которой он каталогизировал и описал большое число «монстров» из самых разных таксонов животного мира (Bateson, 1894). В ней были и лягушки с измененным числом позвонков, бабочки с необычным числом или размещением ярких глазков на крыльях, насекомые с ногой на месте антенны, люди с увеличенным числом пальцев на руках или ногах, и многие другие отклонения. Бейтсон разделил все известные ему аберрации на простые, связанные лишь с измененным числом повторяющихся частей, и на гомеотические, когда одни органы или части тела заменены на напоминающие другие.

В конце двадцатого века гомеотические мутанты были изучены на молекулярно-генетическом уровне. В результате были выявлены гомеотические гены, формирующие общую структуру тела животного, среди которых наиболее известны Хокс-гены.

Изучение аберраций среди ископаемых форм, особенно у позвоночных и иглокожих, имеет особое значение, так как позволяет выявить некоторые особенности «глубокого» онтогенеза. Примером могут служить: выявление особенностей онтогенеза позвонков у триасовых амфибий (Шишкин, 1987), доказательство перемещения рта с переднего конца личинки иглокожих на задний у ископаемых морских лилий и эокриноидей (Рожнов, 2012; Rozhnov, 1998). Изучение аберраций у иглокожих имеет свои особые проблемы, так как они могут отражать особенности морфогенеза при переходе от билатерально-асимметричных форм к радиально-симметричным (Rozhnov, 2012) как в онтогенезе, так и в филогенезе. Дискретные аберрации хорошо известны у некоторых пермских бластоидей (Macurda, 1980) и некоторых других пельматозойных иглокожих (Яковлев, 1948). Но наибольшее их число известно у морских лилий, прежде всего, у тех из них, которые встречаются в массовом количестве.

Кроме стандартных отклонений от пятилучевой симметрии, входящих в план строения того или иного таксона, среди морских лилий с различной частотой встречаются нарушения, связанные с изменением путей индивидуального развития отдельной особи. Эти нарушения

чаще всего выражены в изменении числа табличек в одном или нескольких венчиках чашечки или изменении величины и формы отдельных табличек. Подобные нарушения известны также в строении рук и стебля. Такие аберрации уверенно отличаются от изменений в скелете, вызванных прижизненным повреждением чашечек и последующим заживлением травм. Прежде всего, об этом свидетельствует отсутствие каких либо следов повреждений на скелете. Кроме того, при регенерации в поврежденной части чашечки возникают характерные многочисленные мелкие таблички, прикрывающую травмированную область. Характерная уменьшенная копия рук возникает при регенерации их поврежденной части (Миранцев, 2013).

Различные аберрации в строении морских лилий уже были детально описаны в литературе и в некоторых случаях позволили расширить данные о морфогенезе морских лилий. Например, удалось реконструировать порядок заложения рук и радиальных табличек при анализе отклонений морских лилий от пятилучевой симметрии (Rozhnov, 2002). Находка абберрантных форм у пизокринид (диспаридные морские лилии) позволила выявить происхождение их необычной нижней радиальной таблички (Рожнов, 1981). Многие отклонения от пятилучевой симметрии среди морских лилий собраны Ю.А. Арендтом в специальной монографии (Арендт, 1981). Описанию разнообразных аберраций среди палеозойских морских лилий Северной Америки посвящены работы Х. Стримпла по американских каменноугольным морским лилиям (Strimple, 1957; Pabian, Strimple, 1978). Анализ этих аберраций привел авторов к предположению, что большинство аберраций не имеют эволюционного значения и лишь небольшая их часть позволяет наметить общие тенденции дальнейшей эволюции группы. Некоторые интересные аберрации указаны при описании новых таксонов криноидей (Яковлев, 1926б; Арендт, 1981; Арендт, 1997; Арендт, Зубарев, 1993) или при анализе необычных форм (Рожнов, 1983). Изучение аберраций в строении чашечки кладидных морских лилий из Подмосковского каменноугольного бассейна значительно расширяет данные об отклонениях в индивидуальном развитии ископаемых морских лилий.

Аберрации в строении чашечки и рук морских лилий были выявлены при изучении коллекций каменноугольных криноидей Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН, Палеонтолого-стратиграфического музея кафедры динамической и исторической геологии СПбГУ (№ 83), а также Берлинского музея естественной истории (MfN). Среди примерно 3000 экземпляров чашечек было выявлено около 50 абберрантных экземпляров криноидей. Главные типы нарушений фотографировались и зарисовывались в виде детальных схем строения абберрантной чашечки. Выявленные аберрации были классифицированы по типу нарушений строения скелета в каждом таксоне. Для вида *Moscovicrinus multiplex* (Trd.) описаны вариации в ветвлении рук в разных радиусах и выявлены характерные и необычные

особенности ветвления. Полученные данные анализировались с морфогенетической точки зрения и сравнивались с известными данными по онтогенезу морских лилий.

Онтогенез современных морских лилий изучен лишь у нескольких форм, преимущественно у бесстебельчатых морских лилий. У большинства ископаемых морских лилий последовательность появления табличек и их перемещений в ходе онтогенеза неизвестна из-за отсутствия находок экземпляров на ранней стадии развития скелета. Исключением являются гипокриниды уникальной сохранности, на которых удалось построить онтогенетические последовательности (Арендт, 1970), а также некоторые диспаридные морские лилии (Sevastopulo, Lane, 1988).

Аберрации в строении чашечки оказались распределены неравномерно, как в процентном отношении, так и в абсолютном числе, среди разных родов морских лилий из каменноугольных отложений Подмосковного бассейна. Больше всего аберраций удалось выявить, прежде всего, у *Belashovicrinus gjelensis* (сем. *Agassizocrinidae*) и нескольких родов кромиокринид (*Mooreocrinus*, *Cromyocrinus*, *Ulocrinus*; рис. 32). Богатый материал по аберративной изменчивости, особенно по роду *Mooreocrinus*, происходит, главным образом, из отложений неверовской свиты ст. Шиферная. Среди остальных видов из общего списка таксонов морских лилий подмосковного карбона (Миранцев и др., 2012) аберрантных форм не обнаружено, даже при массовом материале. Процентное соотношение аберрантных экземпляров к нормальным различно у разных криноидей. В одной популяции, состоящей более чем из 200 экземпляров *Tenuibrachiocrinus domodedovoensis* gen. et sp. nov., происходящих из т.н. “рыбного слоя” карьера Домодедово (песковская свита) был обнаружен только один аберрантный экземпляр. По-видимому, сходным невысоким уровнем аберрантной изменчивости обладали широко распространенные в низах суворовской свиты морские лилии *Hydriocrinus pusillus* Trd. Из нескольких сотен экземпляров из Мячковских карьеров пока не было обнаружено ни одного аберрантного экземпляра (Ю.А. Арендт, перс. сообщение). Больше всего аберрантных форм (около 10% от общего числа) встречено у *Belashovicrinus gjelensis* Arendt et Zubarev, 1993 из русавкинской свиты Гжели.

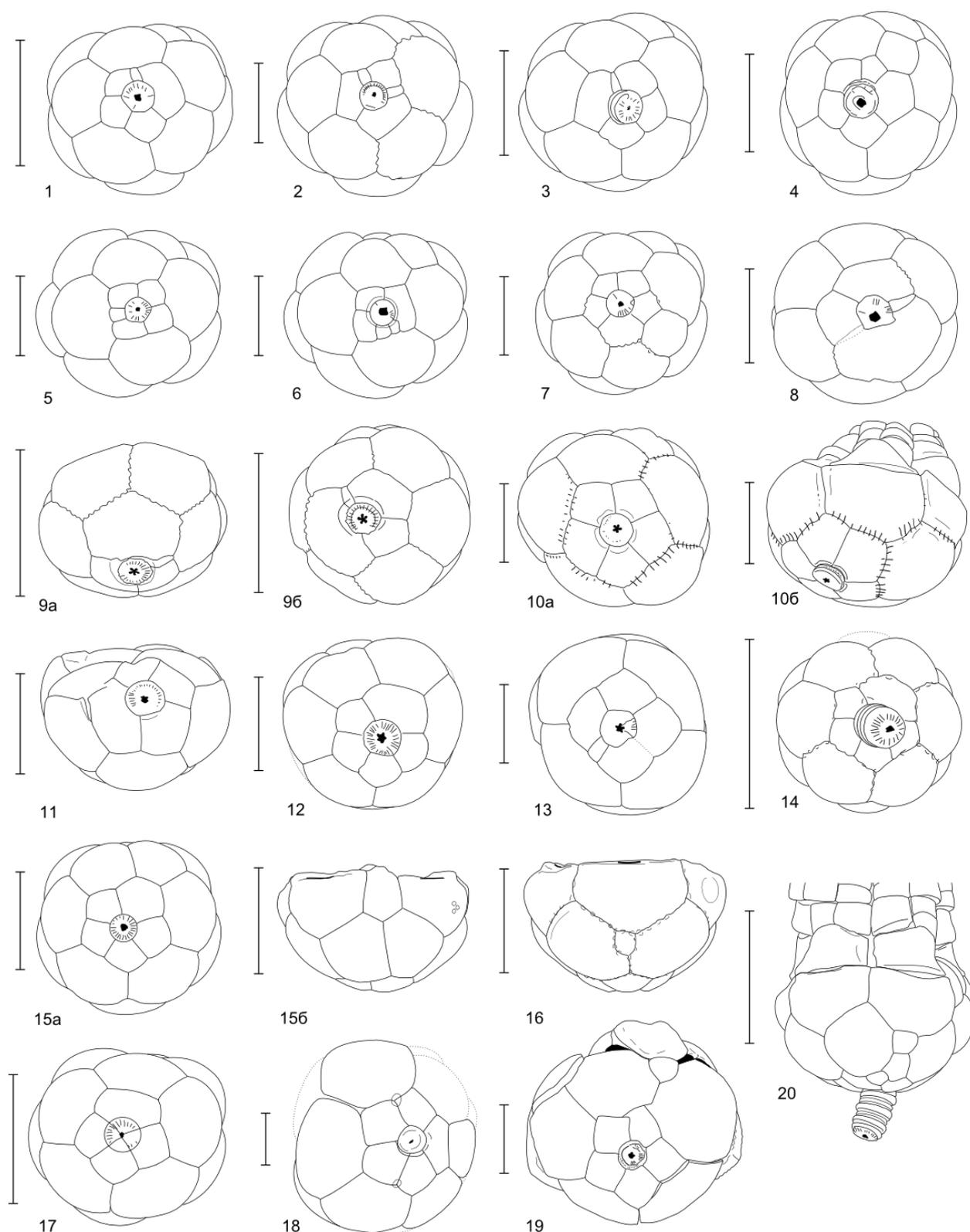


Рис. 32. Аберрантные экземпляры морских лилий семейства Cromyocrinidae из верхнего карбона Подмосковья: *Cromyocrinus simplex* Trautschold (11, 13, 14, 18-19); *Mooreocrinus geminatus* (Trautschold) (1-8, 10, 12, 15-17, 20) и *Ulocrinus neverovoensis* Mirantsev et Rozhnov (9). 1 – ПИН, экз. № 3678/794, чашечка снизу, инфрабазаль С уменьшена, а В увеличена; 2 – ПИН, экз. № 3678/795, чашечка снизу, инфрабазали В и D уменьшены, а А и Е увеличены; 3 – ПИН, экз. № 3678/455, чашечка снизу, инфрабазаль D уменьшена, а Е увеличена; 4 – ПИН, экз. №

3678/484, чашечка снизу, инфрабазаль С уменьшена, а В увеличена, в базальном венчике шесть табличек, шестая расположена под радианальной табличкой; 5 – ПИН, экз. № 3678/542, чашечка снизу, в базальном венчике четыре таблички (DE либо EA отсутствуют), инфрабазаль Е уменьшена; 6 – ПИН, экз. № 3678/797, чашечка снизу, базальная табличка ВС отсутствует, инфрабазалии А и В уменьшены, С – увеличена; 7 – ПИН, экз. № 3678/51, чашечка снизу, шесть табличек в базальном венчике, шестая, (? нижняя радиальная) располагается под радиалью В; 8 – ПИН, экз. № 5371/10, чашечка снизу, в инфрабазальном венчике четыре таблички (А и В слиты), табличка ?С сильно редуцирована, D увеличена; в базальном венчике четыре таблички – отсутствует базаль АВ; 9 – ПИН, экз. № 3678/591, а – сбоку, со стороны интеррадиуса DE, б – снизу, отсутствует базаль AE, в инфрабазальном венчике четыре таблички: D – редуцирована, С – увеличена, А и Е слиты; 10 – ПИН, экз. № 5348/35, а – снизу, б – сбоку, со стороны радиуса А, отсутствует базаль AE, радиаль А контактирует с инфрабазальными табличками А и Е, инфрабазальный венчик несколько увеличен; 11 – ПИН, экз. № 5348/36, чашечка снизу, инфрабазали D и Е слиты; 12 – ПИН, экз. № 3678/793, чашечка снизу, в базальном венчике шесть табличек, инфрабазаль С увеличена; 13 – ПИН, колл. № 5348/37, чашечка снизу, в базальном венчике четыре таблички (DE либо EA отсутствуют), инфрабазаль Е уменьшена; 14 – ПИН, колл. № 5348/38, чашечка снизу, в базальном венчике шесть табличек (шестая расположена под радианальной табличкой), инфрабазаль С увеличена; 15 – ПИН, экз. № 5348/39, чашечка, а – вид снизу, б – вид сбоку, со стороны анального интеррадиуса, инфрабазаль С увеличена, в базальном венчике шесть табличек, шестая - ?радианальная; 16 – ПИН экз. № 3678/658, чашечка сбоку, со стороны радиуса А, дополнительная маленькая табличка (? нижняя радиальная) под радиалью А; 17 – ПИН, экз. № 5348/46, чашечка снизу, инфрабазалии С и D слиты; 18 – ПСМ, экз. № 83/28, в базальном венчике шесть табличек; 19 – ПИН, колл. № 5348/40, чашечка снизу, в базальном венчике шесть табличек (небольшая шестая табличка расположена между базалиями ВС и CD под радианальной табличкой); 20 – ПИН, колл. № 5348/41, корона, вид сбоку, со стороны интеррадиуса DE, три маленькие таблички (?нижние радиальные) в базальном венчике под радиалью D. Длина масштабной линейки – 10 мм.

Полученные данные удобно показать, дифференцируя нарушения по их проявлению в разных венчиках, несмотря на то, что нарушения в одном венчике иногда влекли нарушения строения и в других венчиках.

### Инфрабазальный венчик

Всего обнаружено более 20 нарушений стандартного строения инфрабазального венчика. Большая часть нарушений связана с изменением формы некоторых табличек из-за нарушений строения базального венчика. Изменения числа инфрабазальных табличек редки, и известны только случаи уменьшения их числа до четырех у семи экземпляров (рис. 32: 9, 11, 17). В четырех случаях четырехраздельный инфрабазальный венчик сочетается с базальным венчиком из четырех табличек (рис. 32: 5, 6, 13). Уменьшение числа инфрабазалей происходило, по-видимому, за счет срастания соседних табличек. У экземпляра *Mooreocrinus geminatus* (ПИН, экз. № 5348/46; рис. 32: 17) произошло слияние табличек С и D. При этом, как и у нормальных экземпляров, общая форма инфрабазального венчика остается пятиугольной. Отсутствует лишь шов между инфрабазальями С и D, и объединенная табличка занимает точное место этих двух табличек.

Наиболее частые отклонения в строении инфрабазального венчика связаны с изменением строения базального венчика и приспособлением его к изменению формы базальных табличек. В этом случае при сохранении общего числа инфрабазалей обычно меняется их форма: отдельные таблички могут быть сильно сжаты за счет увеличения других (рис. 32: 4, 5, 6, 7, 8, 9, 12, 13, 14, 15, 18; рис. 33: 4а). Например, у экземпляров кромиокринид *Mooreocrinus geminatus* (ПИН экз. № 3678/542; экз. № 3678/397; рис. 32: 5, 6) и *Cromyocrinus simplex* (ПИН, экз. № 5348/37; рис. 32: 13) с четырьмя базальными табличками инфрабазалей пять, однако форма инфрабазального венчика становится прямоугольной за счет смещения отдельных табличек и отсутствия заостренной дистальной части у одной из инфрабазалей. Но изменения формы инфрабазального венчика не всегда одинаковы, даже при сходных нарушениях базального венчика. Так, у каждого из двух экземпляров *Mooreocrinus geminatus* (ПИН, экз. № 3678/542; экз. № 3678/397; рис. 32: 5, 6) форма и положение табличек в четырехугольном инфрабазальном венчике различается: у первого экземпляра самая маленькая табличка в инфрабазисе – E, остальные таблички примерно одинакового размера; в то время как у второго – B и C самые маленькие, а табличка D в два раза больше остальных табличек A и E. Следует отметить, что при недоразвитии отдельных табличек могло произойти смещение всего венчика влево или вправо, поэтому интерпретация гомологии отдельных табличек не всегда однозначна. У экземпляра *Cromyocrinus simplex* форма инфрабазального венчика и размеры составляющих его табличек сходны с таковыми с экземпляром *Mooreocrinus geminatus* № 3678/542: у обоих инфрабазаль E маленькая и сходно расположена. При появлении в базальном венчике дополнительных табличек (рис. 32: 4, 7, 12, 14, 15, 18; рис. 33: 7а) в инфрабазальном венчике сохраняются пять табличек, но отдельные таблички несколько увеличиваются в размере и изменяются в форме за счет появления новых граней. Однако изменение формы и

размеров табличек инфрабазального венчика могло происходить независимо от вышележащего базального. У трех экземпляров *Mooreocrinus geminatus* (экз. № 3678/794; экз. № 3678/795; экз. № 3678/455; рис. 32: 1, 2, 3) базальный венчик состоит из пяти табличек одинакового стандартного размера, а таблички инфрабазального венчика значительно различаются между собой размерами. У экз. № 3678/794 наименьшая инфрабазальная табличка расположена в радиусе С, тогда как инфрабазаль в радиусе В примерно вдвое шире каждой из остальных табличек нормального размера (рис. 32: 1). Сходная абберрация наблюдается у экз. № 3678/455, однако там наименьшая табличка расположена в радиусе D, а наибольшая – в E (рис. 32: 2). У экз. № 3678/794 присутствуют сразу две маленькие таблички в радиусах В и D, и две большие в А и E (рис. 32: 3). Такое несоответствие может быть объяснено недоразвитием одной или нескольких табличек в инфрабазальном венчике и соответствующей компенсацией за счет соседней таблички.

### **Базальный венчик**

Наиболее распространенной (более 35 экземпляров) абберрацией является появление дополнительных табличек в базальном венчике. Дополнительные таблички в базальном венчике располагались между главными и были обычно значительно меньшего размера (рис. 32: 16, 19, 20). В некоторых случаях в интеррадиусе на месте одной базалии присутствуют, располагаясь друг над другом, две-три относительно крупные таблички (верхние и нижние базалии, Рожнов, 1983). Подобные абберрации выявлены у трех экземпляров *Moscovicrinus multiplex* из Мячково (рис. 33: 6, 7). В этих случаях общая пятилучевая симметрия сильно не нарушалась. В более редких случаях имелись дополнительные серии табличек из вертикальных либо горизонтальных рядов (рис. 33: 3). У некоторых экземпляров *Belashovicrinus gjelensis* число дополнительных маленьких табличек в этих рядах доходило до 12 (рис. 34: е, ж). У экземпляра *Arographiocrinus gracilis* gen. et sp. nov. (ПИН № 5350/200, табл. XVII, 1а) в базальном венчике в интеррадиусе ?ЕА расположено несколько небольших лишних табличек. К сожалению, точное изучение данного экземпляра затруднено ввиду того, что одна из сторон скрыта в породе, и сам экземпляр невозможно извлечь, не повредив при этом лежащую рядом крону другой морской лилии (табл. XVII, 1б).

У абберрантного экземпляра *Voskresenskicrinus* имеется целый ряд из семи верхних базалей (рис. 33: 3; рис. 34: б). В базальном венчике в интеррадиусе АВ находится три таблички – одна большая, нижняя и две более мелкие, расположенные сверху. На месте радиальной таблички находятся две небольшие таблички. Не очень ясна интерпретация четырех табличек – крупной (?верхней базальной ВС) и трех более мелкого размера расположенных в интеррадиусе ВС под радиалью С, справа от анального интеррадиуса.

У ряда aberrantных экземпляров наблюдается разрыв базального венчика. При этом в месте разрыва происходит контакт радиальных и инфрабазальных табличек. У экз. *Moscovicrinus* (рис. 34: а) судя по всему, на ранней стадии онтогенеза было заложено четыре базальные таблички.

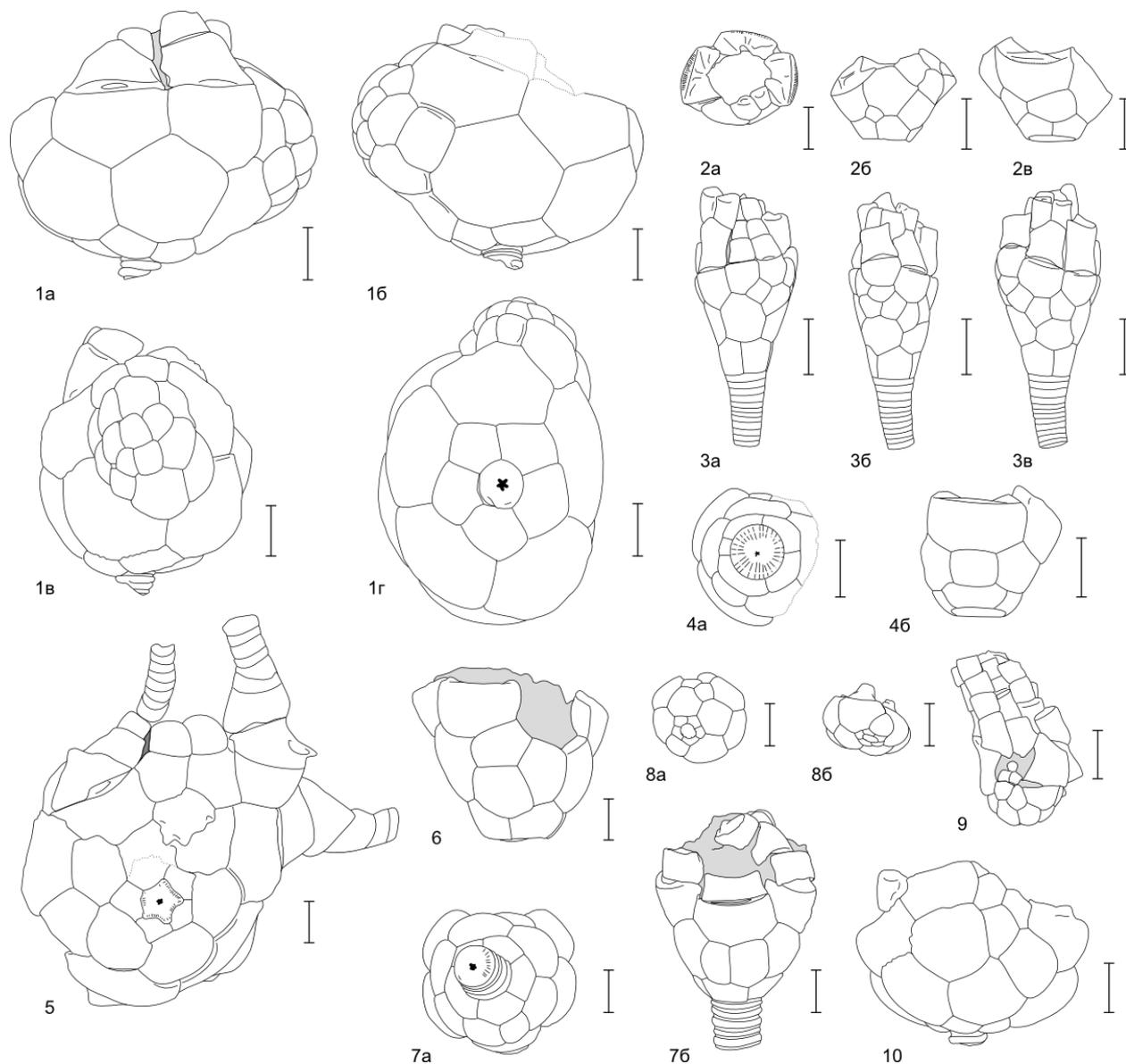


Рис. 33. Аберрантные экземпляры различных кладидных морских лилий из среднего и верхнего карбона Подмосковья. 1 – *Mooegocrinus geminatus* (Trautschold), ПИН, экз. № 5348/42, чашечка, а – сбоку, со стороны интеррадиуса DE, б – сбоку, со стороны интеррадиуса BC, в – сбоку, со стороны анального интеррадиуса, г – снизу, необычное разрастание анальной ареи; 2 – *Pegocrinus* cf. *bijugus* (Trautschold), ПИН, экз. № 5348/43, чашечка, а – сверху, б – сбоку, со стороны радиуса D, в – сбоку, со стороны интеррадиуса AB, трехрукий экземпляр, в базальном венчике четыре таблички (отсутствует базаль EA), в радиальном венчике четыре таблички (?A (или E), B, C и D), три которых, кроме D несут фасетки для прикрепления рук; 3 – *Voskresenskicrinus medvedkensis* gen. et sp. nov., ПИН, экз. № 5450/56, чашечка, а – сбоку, со

стороны анального интеррадиуса, б – сбоку, со стороны радиуса С, в – сбоку, со стороны радиуса D, в базальном венчике семь дополнительных (?нижних радиалей) табличек; 4 – *Pegocrinus bijugus* (Trautschold), ПИН, экз. № 5348/44, чашечка, а – снизу, б – сбоку, со стороны интеррадиуса EA, инфрабазаль E уменьшена, A увеличена, базальная табличка EA уменьшена, в радиальном венчике четыре таблички; 5 – *Aesiocrinus patens* (Trautschold), ПИН, экз. 137/23, чашечка снизу, шестирукий экземпляр, в базальном венчике ?шесть табличек, в радиальном венчике – семь табличек (первая дополнительная радиаль с рукой расположена между анальными табличками и радиалью С, вторая дополнительная радиаль без руки (?нижняя радиальная E) расположена между радиальями A и E), в состав чашечки вошли также две вышележащие таблички анального интеррадиуса; 6 – *Moscovicrinus multiplex* (Trautschold), ПИН, экз. 137/935, чашечка со стороны интеррадиуса AB, в базальном венчике семь табличек (две дополнительные таблички в интеррадиусе AB); 7 – *Moscovicrinus multiplex* (Trautschold), МfN, экз. № MB.E. 142, чашечка, а – снизу, б – сбоку, со стороны радиуса A, в базальном венчике семь табличек, две дополнительные таблички (?нижние радиалии) располагаются под радиалью A; 8 – *Tenuibrachiocrinus domodedovoensis* gen. et sp. nov., ПИН, экз. № 5450/501, чашечка, а – снизу, б – сбоку, со стороны радиуса A, в базальном венчике три таблички (базалии AB и DE отсутствуют); 9 – *Sukhanovocrinus afanasievoensis* gen. et sp. nov., ПИН, экз. № 3678/521, четырехрукая крона со стороны анального радиуса С, радиаль С сильно уменьшена и не имеет руки; 10 – *Mooreocrinus geminatus* (Trautschold), ПИН, экз. № 5348/45, чашечка, сбоку, со стороны анального интеррадиуса, между базальями CD и DE и радиалью D располагается нижняя радиаль D, радиаль D при этом несколько уменьшена в размере, в состав чашечки также вошли вышележащая четвертая анальная табличка. Длина масштабной линейки – 10 мм.

Разросшаяся дистальная часть радиальной таблички D заняла место отсутствующей базальной CD, при этом радиальная табличка была сдвинута вверх, так, что в итоге все вышележащие анальные таблички, включая анальную табличку X, оказались за пределами чашечки. У экз. *Mooreocrinus geminatus* (ПИН, экз. № 5348/36; рис. 32: 10) отсутствует базаль EA, сам венчик при этом несколько увеличен по сравнению с обычными экземплярами. Кроме того несколько увеличена радиаль A, контактирующая с инфрабазальными табличками A и E. У экземпляра *Ulocrinus* (ПИН, экз. № 3678/591; рис. 32: 9) отсутствует базаль DE, а ее место занимает сильно разросшаяся инфрабазальная табличка A+E, при этом инфрабазаль D сильно редуцирована в размере.

В ряде случаев уменьшение числа базалей ведет к заметному изменению формы чашечки. У *Tenuibrachiocrinus domodedovoensis* gen. et sp. nov. с тремя базальями, базаль EA

сильно редуцирована в размере (более чем вдвое). Базалии АВ и DE отсутствуют. Их место занимают соответственно радиалии А и Е, граничащие в нижней части с инфрабазальным венчиком. При этом форма чашечки несколько кособокая, скошенная в сторону радиуса С (рис. 33: 8). Сходная абберрация выявлена у экземпляра *Pegocrinus* sp. из Ямского карьера (колл. № 3678). Экземпляр неполной сохранности: сохранился только инфрабазальный венчик, три базалии – CD, DE и EA и одна радиаль. Но по граням сохранившихся табличек удается реконструировать полное строение чашечки. Ясно видно, что место базальной таблички АВ занимает разросшаяся радиаль А, контактирующая с инфрабазальным венчиком.

### Радиальный венчик

В радиальном венчике абберрации связаны с уменьшением (девять экземпляров) или, увеличением (восемь экземпляров) числа табличек в горизонтальном ряду и появлением в одном из радиусов одной или нескольких дополнительных табличек в вертикальном ряду (верхней или нижней радиалии, три экземпляра). У *Sukhanovocrinus afanasievoensis* gen. et sp. nov. (ПИН, экз. № 3678/521, рис. 33: 9) с четырьмя руками отсутствует фасетка на необычно маленькой радиальной табличке С. У одного из четырехруких экземпляров *Belashovicrinus gjelensis* радиаль С сильно редуцирована в размере (рис. 34: г). У второго четырехрукого экземпляра *Belashovicrinus* с 17 базальными табличками точно идентифицировать отсутствующую радиальную табличку затруднительно, но, по-видимому, отсутствует радиаль В (рис. 34: ж). Между тем, у всех трех изображенных ранее четырехруких *Belashovicrinus* отсутствовала радиальная табличка А (Арендт, Зубарев, 1993). У экз. *Mooreocrinus geminatus* (ПИН, экз. № 5348/45, рис. 33: 10) в радиальном венчике радиуса D находятся две таблички, расположенные одна над другой в вертикальном ряду. На верхней табличке имеется фасетка для прикрепления руки, по ширине значительно меньшего размера, чем в остальных радиусах. Нижняя табличка располагается на месте обычной радиальной таблички D. Вследствие некоторого увеличения высоты чашечки в радиусе D и прилегающих интеррадиусах, в состав чашечки вошла дополнительная четвертая анальная табличка, обычно располагающаяся вне пределов чашечки. Слева эта четвертая анальная табличка граничит с верхней радиалью D. У другого экземпляра *Mooreocrinus geminatus* (ПИН, экз. 5362/34) радиаль С сильно редуцирована и уплощена, и лежит большей своей частью на радиальной табличке, которая по своему происхождению является, очевидно, нижней радиальной (Philip, 1964, 1965; Rozhnov, 2002). Кроме того в базальном венчике расположено семь табличек, при этом одна из табличек лежит в радиусе В, и возможно является нижней радиальной к соответствующей табличке В.

У экземпляра *Pegocrinus* cf. *bijugus* (Trd.) имеются только четыре (?А (или Е), В, С и D) радиальные таблички, три из которых несут фасетки (ПИН, экз. № 5348/43; рис. 33: 2).

Четвертая радиаль D зажата слева между примыкающей радиалью и анальными табличками. Кроме того базальный венчик данного экземпляра разорванный: в базальном венчике четыре таблички, одна из которых (?DE) сильно редуцирована в размерах.

Большой интерес представляет аберрантный шестирукий (? семирукий) экземпляр *Aesiocrinus patens* (Trd.) из Мячково (ПИН, экз. № 137/23; рис. 33: 5; рис. 34: в). Его чашечка немного деформирована, тем не менее, удастся охарактеризовать почти все морфологические особенности чашечки. В радиусе С присутствуют две радиальные таблички, одна из которых расположена выше и смещена в сторону анального интеррадиуса. От нее отходит рука несколько меньших размеров, чем в других радиусах. Судя по положению таблички, она является по происхождению, видимо, верхней радиальной, поскольку примыкает своим дистальным концом слева к верхней части радиали С. Возможно, в радиусе Е тоже было две таблички, верхняя и нижняя, хотя верхняя радиаль и отходящие от нее руки не сохранились. На это указывает отсутствие явных следов фасетки для прикрепления руки на предполагаемой седьмой радиали, расположенной между радиальями А и Е. Однако, если эта табличка по происхождению действительно радиальная, то она является нижней радиальной Е, в то время как к более крупной верхней радиальной Е сверху прикреплена хорошо развитая рука. У этого экземпляра наблюдается целый комплекс aberrаций: в базальном венчике было, по-видимому, шесть табличек, небольшая табличка расположена между базалиями CD и DE, над радиалью D. Кроме того анальная арка смещена вниз, поэтому в состав чашечки, помимо анальной таблички X, дополнительно входят две вышележащие таблички анального хоботка.

### **Анальная арка**

Аберрации в анальной арке связаны, в основном, с изменением числа табличек, входящих в состав чашечки, и с расположением и формой радиальной таблички.

Экземпляры *Moogocrinus geminatus* (Trd.) из верхнекаменноугольных отложений ст. Шиферная проявляют большую изменчивость формы и размеров анальных табличек вплоть до их полного выхода за пределы дистальной границы радиальных табличек (рис. 32: 15 – одна табличка в составе чашечки). Один из экземпляров этого вида (ПИН, экз. № 5348/42) демонстрирует обратный процесс – разрастание анальной арки в пределах чашечки до 16 табличек вместо трех у нормальных экземпляров, образующих сильное боковое выпячивание (рис. 33: 1). Остальные таблички чашечки этого экземпляра имеют обычную форму размер и положение, за исключением слегка оттянутых краев радиальных и базальных табличек у границы разрастания табличек анальной области. Сходная aberrация, связанная с увеличением числа анальных табличек (вместо трех присутствуют шесть), описана у североамериканского *Laudonocrinus* sp. (Strimple, 1957: fig 1).

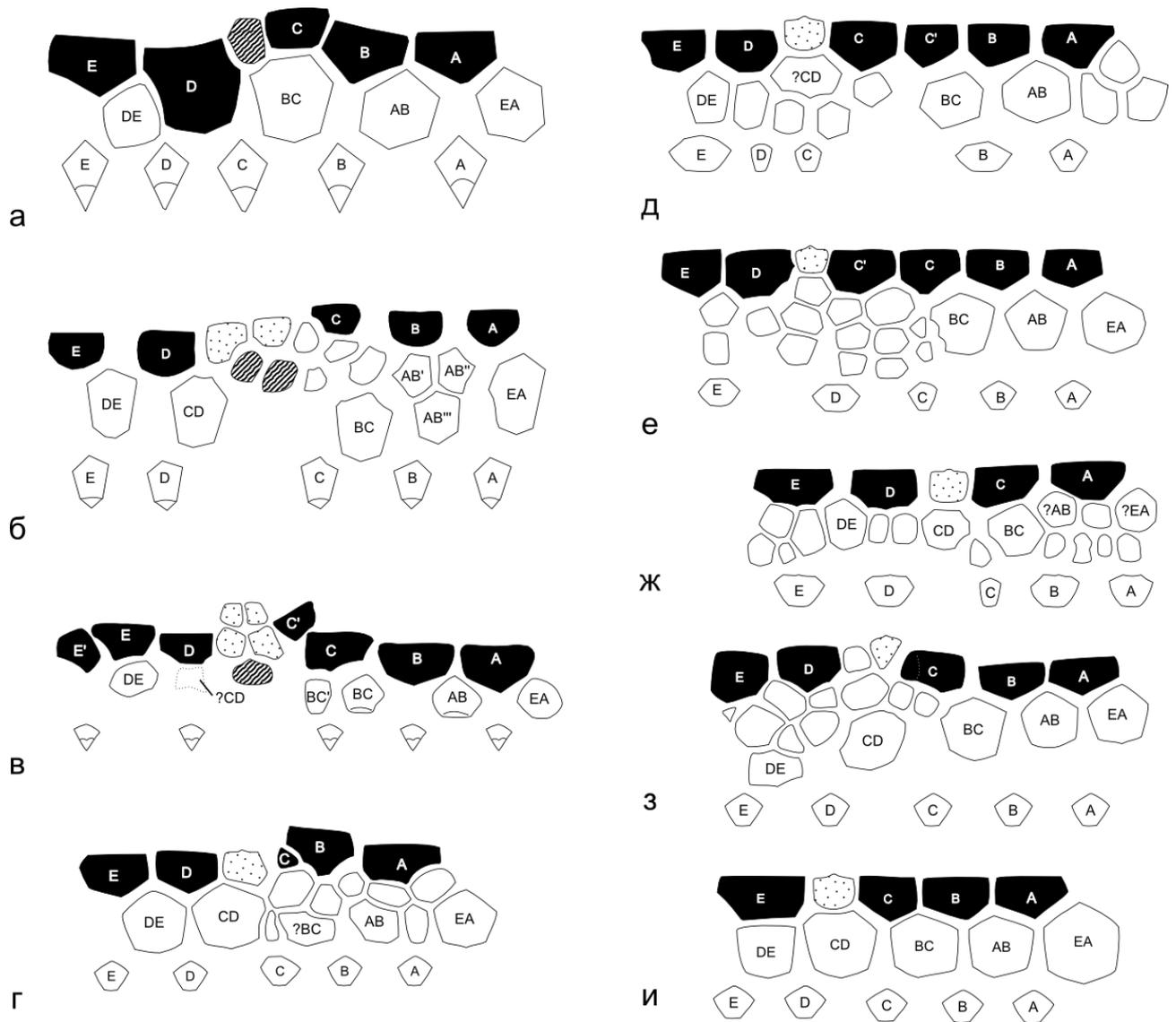


Рис. 34. Развертки aberrантных экземпляров кладидных морских лилий. а – *Moscovicrinus multiplex* Trd. (ПИН, экз. № 5450/1001) четыре базальные таблички (отсутствует базаль CD, ее место занимает разросшаяся радиаль D), анальный интеррадиус смещен вверх; б – *Voskresenskicrinus medvedkensis* gen. et sp. nov., ПИН, экз. № 5450/56, в базальном венчике семь дополнительных (?нижних радиалей) табличек; в – *Aesiocrinus patens* (Trd.), ПИН, экз. № 137/23, шестирукий экземпляр, семь радиальных табличек (на радиалии E'), шесть базальных табличек; г – и *Belashovicrinus gjelensis* Arendt et Zubarev, 1993: г – ПИН, экз. № 5348/47; четырехрукий экземпляр (рука в радиусе C не развита), с семью дополнительными табличками в базальном венчике; д – ПИН, экз. № 5348/48; шестирукий экземпляр (лишняя радиаль расположена между радиусами C и B), с шестью дополнительными табличками в базальном венчике; е – ПИН, экз. № 5348/49; шестирукий экземпляр (лишняя радиаль расположена между радиусом C и анальным интеррадиусом), с двенадцатью дополнительными табличками в базальном венчике; ж – ПИН, экз. № 5348/50; четырехрукий экземпляр (отсутствует радиаль B),

с двенадцатью дополнительными табличками в базальном венчике; 3 – ПИН, экз. № 5348/51; пятирукий экземпляр с (?) шестью радиальными (шестая расположена между анальным интеррадиусом и радиусом D) и девятью дополнительными табличками в базальном венчике; и – ПИН, экз. № 5362/33; четырехрукий экземпляр (отсутствует радиаль D).

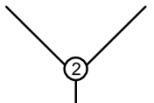
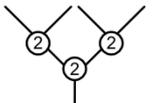
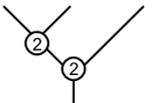
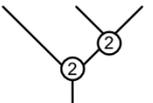
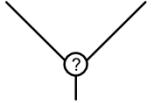
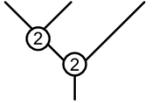
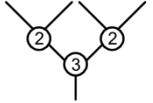
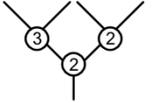
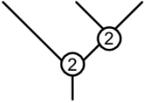
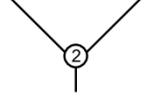
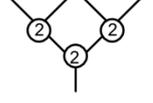
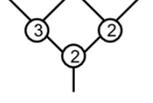
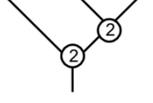
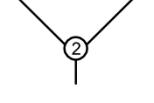
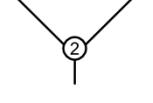
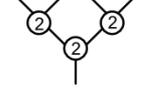
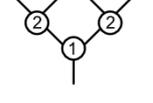
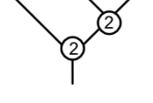
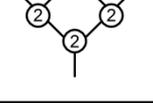
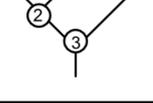
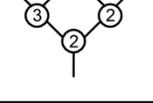
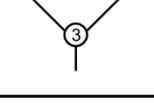
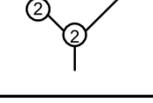
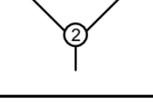
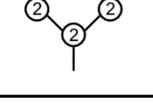
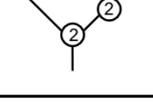
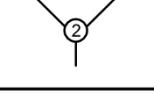
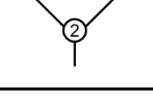
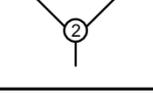
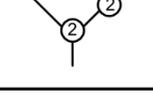
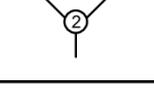
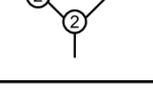
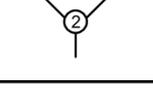
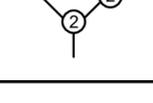
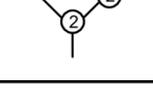
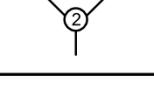
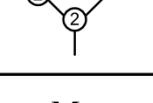
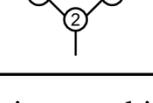
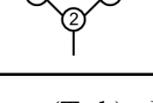
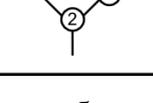
	A	B	C	D	E
			?		
					
					
					
					
					
				?	
					
					

Рис. 35. Схема ветвления рук *Moscovicrinus multiplex* (Trd.). В столбцах приведены схемы ветвления рук в соответствующих радиусах (A, B, C, D и E) для разных экземпляров.

Цифрами в кружке обозначено число соответствующих примибрахиалей и секундибрахиалей в разных радиусах для каждого экземпляра.

### **Особенности ветвления рук у *Moscovicrinus multiplex* (Trd.)**

Представители рода *Moscovicrinus multiplex* сравнительно часто встречаются в песковской и суворовской свитах, что позволило собрать представительную коллекцию этого вида. В ней представлены почти целые экземпляры крон хорошей сохранности, что позволило детально изучить морфологию и изменчивость строения рук. Вариации в ветвлении рук у *M. multiplex* были отмечены в литературе (Trautschold, 1879; Яковлев, Иванов, 1956). Однако, в этих работах, в основном, рассматривались лишь отдельные примеры изменчивости количества и положения примибрахиалей и секундибрахиалей. Было отмечено, что в каждом радиусе было обычно по два, реже три этих скелетных элемента; количество ветвлений в разных радиусах изменчиво, но обычно не больше трех (одно ветвление первого порядка и два - второго), и лишь крайне редко встречаются ветвления более высокого третьего порядка. Это, в частности нашло отражение на неполном и не совсем точном диагнозе рода приведенном в "Treatise" (Moore, Lane, Strimple, 1978).

### **ВЫВОДЫ**

Изучив коллекцию ПИН РАН и проанализировав достаточно большое количество экземпляров, удалось выявить интересные закономерности в расположении ветвей и особенностях их ветвления. Оказалось, что в радиусе А число ветвлений наименьшее – одно ветвление. Исключением является единственный экземпляр (ПИН, экз. № 137/1173) с четырьмя ветвями (ветвления двух порядков). В радиусах В и Е чаще всего расположено по три (реже четыре) ветви. В случае трех ветвей, их положение ассиметричное: в радиусе Е второе ветвление происходит только на правой ветви, а в радиусе В – только на левой (рис. 31). В двух других радиусах С и D расположено по четыре (реже три) ветви. В случае трех ветвей, второе ветвление наблюдается как слева, так и справа. Таким образом, в расположении ветвей выявляется двусторонняя симметрия относительно плоскости симметрии, проходящей через радиус А и интеррадиус CD. С морфофункциональной точки зрения, это могло быть связано с близким расположением этих ветвей к анальному отверстию, что делало нецелесообразным развитие здесь дополнительных ветвей из-за возможного засорения пищевых потоков в этих ветвях собственными фекальными пеллетами. Сравнение с другими морскими лилиями показывает, что ветвления в радиусе А у кладидных морских лилий в целом более переменны, чем в остальных радиусах, как и у *Moscovicrinus multiplex*. Кроме того, выявлен определенный порядок в изменчивости числа примибрахиалей: обычно их число равно двум во всех радиусах,

но иногда встречаются и три примибрахиалии, но только в радиусах А, С, Е (а не только в А, как отмечено в “Treatise”; Moore, Lane, Strimple, 1978). В радиусах В и D всегда по две примибрахиалии. Известен лишь один экземпляр с единственной примибрахией в радиусе D.

Основные aberrации в изученных чашечках кладидных морских лилий из каменноугольных отложений Подмосковского бассейна связаны с изменением числа и размеров табличек в одном или нескольких венчиках. Их частота и особенности сильно меняются в зависимости от таксона. Частота aberrаций может колебаться от долей процента (<0,5%) до 10%. Морфологические проявления aberrаций колеблются от небольших изменений размеров и формы табличек, исчезновения одной таблички или появления дополнительной таблички в одном из венчиков до комплексного изменения состава табличек и их формы в двух или трех венчиках.

Aberrации инфрабазального венчика преимущественно заключаются в общем изменении его формы при адаптации изменения формы на границе с aberrантным базальным венчиком. Например, известно появление новой грани у инфрабазали С из-за появления лишней базальной таблички между стандартными табличками АВ и ВС (рис. 32: 4). Эта лишняя табличка расположена непосредственно под радиальной В и по своему происхождению может оказаться нижней радиальной В, появившейся до начала формирования базального венчика. В некоторых случаях aberrации инфрабазального и базального венчиков скоррелированы. Встречен экземпляр с единой большой инфрабазалью на месте двух стандартных табличек D и E (рис. 32: 11). Эта объединенная инфрабазаль контактирует непосредственно с радиальным венчиком, занимая место в разорванном базальном венчике отсутствующей таблички DE. В другом случае при стандартном радиальном венчике инфрабазальный венчик сильно изменен (только 4 инфрабазали, все разного размера, самая большая на месте А и В, совсем маленькая С, видимо из-за значительно разросшейся D). Большая разросшаяся инфрабазаль (А и В) занимает место еще и базальной АВ, разрывая базальный венчик, и контактирует непосредственно с радиальным венчиком (рис. 32: 8). Известен случай, когда инфрабазалей 5, но две из них А и В необычно маленькие, а С сильно разраслась, но не разрывает базальный венчик из четырех табличек (отсутствует базаль АВ) (рис. 32: 6). В другом случае из пяти инфрабазалей одна табличка Е необычно маленькая, остальные примерно одинакового размера, но форма венчика почти квадратная, так как он контактирует с базальным венчиком из четырех одинаковых табличек – отсутствует базаль DE, либо AE (рис. 32: 5). Иногда aberrации захватывают все три венчика. Так, в инфрабазальном и базальном венчике по четыре табличке, а в радиальном имеются все пять табличек, но одна из них (D) заметно меньше остальных (рис. 32: 13). Нередко изменения в инфрабазальном венчике вообще не затрагивают базальный венчик, а тем более удаленный радиальный: при пяти инфрабазалиях может разрастаться табличка С за счет

маленькой D, остальные обычного размера (рис. 32: 1); могут разрастаться таблички E и A при маленьких B и D и обычной C (рис. 32: 2); известно слияние инфрабазалей C и D (рис. 32: 17) или D и E при остальных четырех обычного размера.

Возникает вопрос, какой из венчиков, базальный или инфрабазальный, развивается раньше в онтогенезе и при аберрации в обоих венчиках какая из них оказывает свое влияние на другой? Прежде, чем ответить на этот вопрос, рассмотрим основные аберрации базального венчика, которые не связаны с аберрациями инфрабазального венчика.

Базальный венчик оказывается наиболее подверженным разнообразным аберрациям. Сплошной базальный венчик из четырех одинаковых табличек, сочетающийся с инфрабазальным венчиком, был уже отмечен выше (рис. 32: 5, 6, 13). Может отсутствовать одна из табличек (AB или EA) и при этом венчик оказывается разорванным и место отсутствующей базали AB занимает либо сильно разросшаяся инфрабазаль (рис. 32: 8), либо на месте базали EA располагается дистальная часть радиальной таблички (рис. 32: 10). В одном случае базальный венчик разорван сразу в двух местах: базаль EA сильно редуцирована в размере, отсутствуют две базальные таблички AB и DE, и их место занимают дистальные части радиалей A и E, контактирующие со стандартным инфрабазальным венчиком (рис. 33: 8). В этом случае проксимальные части всех пяти радиальных табличек обычные и одинакового размера. Значительно чаще в базальном венчике появляется одна или несколько дополнительных табличек. Обычно дополнительная табличка в базальном венчике тесно связана с радиальной, располагаясь непосредственно на ее дистальном продолжении и внедряясь между базальными табличками в их проксимальной части или иногда достигая инфрабазалей: под радиальной A (рис. 32: 16), под радиальной C (рис. 32: 4, 14), под радиальной (рис. 32: 19), под радиальной D (рис. 33: 10). Известен базальный венчик с семью табличками (рис. 33: 7). В этом случае дополнительные таблички почти одинакового размера с остальными расположены между базальными EA и AB, EA и DE под соответствующими радиальными A и E. По происхождению все эти дополнительные таблички в базальном венчике могут быть нижними радиальными, внедрившимися в базальный венчик в результате, видимо, более ранней закладки радиального венчика в онтогенезе (одновременно с базальными). Но известен случай, когда базальная табличка разделена на верхнюю и нижнюю (рис. 34: e). Иногда происхождение дополнительных табличек между базальными может быть менее однозначно определенным. Например, случай с тремя маленькими дополнительными табличками под радиальной D между базальными табличками CD и DE (рис. 32: 20). Но весьма вероятно, что это серия нижних радиальных табличек D, заложившимися в онтогенезе раньше базальных. Из этого можно сделать вывод, что дополнительные таблички в базальном венчике обычно связаны с внедрением в базальный венчик нижних радиальных табличек, возникающих

при смещении закладки радиалей на более ранние онтогенетические стадии – одновременно с базальными, но после инфрабазальных. Такой вывод свидетельствует о том, что аберрации в базальном венчике могут определяться как изменениями в инфрабазальном венчике (редко), так и в радиальном венчике (чаще). Этот вывод подтверждается анализом комплексного изменения всех или только базального и радиального венчиков.

Аберрации радиального венчика, связанные с появлением дополнительных радиалей в горизонтальном ряду, в том числе, несущих фасетки для прикрепления рук, или исчезновением одной из радиалей, крайне редки в большинстве изученных таксонов. Исключение представляет *Belashovicrinus gjelensis* (рис. 1-10, табл. 3). У этого вида известно пять четырехруких чашечки и семь шестируких. Те и другие экземпляры имеют, как правило, дополнительные таблички в базальном венчике. При этом у всех aberrантных экземпляров инфрабазальный венчик остается всегда стандартным или лишь иногда слегка меняется форма и размеры проксимальных частей инфрабазалей, подстраивающихся к той или иной аберрации базального венчика. Из этого можно сделать вывод, что аберрации базального и радиального венчика были тесно связаны в своем онтогенетическом развитии, тогда как инфрабазальный венчик лишь слегка подстраивался к этим аберрациям, нормально закладываясь в онтогенезе, очевидно, раньше базального и радиального венчика. Многие дополнительные таблички без нарушения пятилучевой симметрии появляются как нижние радиальные таблички и даже как целые серии нижних радиальных табличек, иногда слегка смещенные в сторону от оси собственно радиальных табличек. Такое впечатление, что базальные и радиальные таблички в некоторых случаях закладывались без четко определенной системы или как вертикальные ряды одновременно возникающих табличек в течение онтогенеза смещающиеся относительно друг друга. И лишь соединение с радиальными табличками амбулакальных каналов организовывало их пятилучевой порядок.

Ветвление рук, подробно описанное в предыдущем разделе, иногда задерживалось в радиусах А и С, где происходило на третьем, а не на втором аксиллярном членике. Второе ветвление обычно отсутствовало в радиусе А. В целом, при всех отклонениях от обычного ветвления рук, в кроне сохранялась так называемая криноидная плоскость симметрии, проходящая через радиус А и анальный интеррадиус CD.

Аберрации в анальной арее заключаются в расположении радиальной таблички относительно радиальной С, ее размерах и степени включенности в анальных табличек в состав чашечки. Эти колебания могут быть объяснены изменчивостью их времени заложения относительно формирования радиальных табличек в онтогенезе.

Полученные данные по аберрациям совпадают с отрывочными литературными данными по онтогенезу некоторых ископаемых кладид, согласно которым в чашечке первыми

закладываются инфрабазальные и оральные таблички (Арендт, 1970). Радиальные таблички формируются на более поздних онтогенетических стадиях и по своему происхождению связаны скорее с брахиальями, чем с другими табличками чашечки (Арендт, 1970). Об этом, например, свидетельствует находка экземпляра *Delocrinus* sp. с аксилярными примибрахиальями на месте радиальной таблички (Pabian, Strimple, 1978: fig. 3, G–J).

Было показано (Арендт, 1970), что радиали у некоторых палеозойских морских лилий в разных радиусах появляются не одновременно, как у современных морских лилий, а последовательно. Чаще всего первыми появляются радиали С и D, разделенные анальным интеррадиусом. У четырехруких форм обычно имеется одна радиаль на месте радиусов D и E (Pabian, Strimple, 1978: fig. 1, R–T) или радиусов A и E (Pabian, Strimple, 1978: fig. 1, P–Q) либо отсутствует радиаль E (Pabian, Strimple, 1978: fig. 1, U–V). У трехруких форм редукция обычно происходила в радиусах D и B. Это согласуется с общей тенденцией уменьшения интеррадиусов DE и BC и соответствующих радиальных табличек D и B в ходе онтогенеза у ряда кладидных криноидей. В некоторых случаях в ходе нарушения нормального хода онтогенеза отдельные радиалии могли быть зажаты соседними табличками, помешав дальнейшему развитию руки. В таких случаях радиаль выполняла лишь функцию защиты внутренних органов в чашечке, образуя ее стенку, но не несла функцию опоры для руки. Подобный случай наблюдается на экземпляре *Apographocrinus* sp. (Pabian, Strimple, 1978: fig. 2, L–N), где радиальная табличка E с боков и сверху зажата соседними радиальями и не имеет дистальной фасетки.

Аберрации, затрагивающие один из венчиков, обычно почти не влияют на соседние венчики, за исключением пограничных частей. Это свидетельствует о значительной независимости их формирования друг от друга, которая ограничивается лишь подгонкой в онтогенезе пограничных частей соседних венчиков для полного закрытия чашечки. Тем не менее, в некоторых случаях дистальные части одной из инфрабазальных табличек или проксимальные одной из радиальных внедряются на территорию базального венчика, размыкая его, делая разорванным. Это может свидетельствовать о закладке базального венчика в онтогенезе после инфрабазального и даже радиального не только у таких абберрантных форм, но и, возможно, в ходе нормального онтогенеза.

Отдельную ветвь аберраций представляют экземпляры с атрофией анальных табличек. Уменьшение размеров анального мешка – одна из тенденций для верхнепалеозойских кладидных криноидей. При этом, нередко анальные таблички, являющиеся опорой небольшому хоботковидному анальному мешку, полностью исчезали, как например, у представителей *Erisocrinidae*. Подобные аберрации были ранее отнесены к числу так называемых к числу так называемых “portentum” или эволюционных, в которых могли прослеживаться общие

тенденции дальнейшей эволюции отдельных групп морских лилий (Strimple, 1963b; Pabian, Strimple, 1978).

Полученные данные по абберациям преимущественно дискретных признаков у каменноугольных морских лилий Подмосковского бассейна показывают неравномерное распределение аббераций по таксонам, относительное число которых колеблется от полного отсутствия в достаточно большой выборке до 10%. Причины этого, связаны, видимо, с разным уровнем стабилизации онтогенетических путей развития у таксонов, обусловленными какими-то внутренними особенностями, так как все изученные виды обитали примерно в одинаковых условиях нормально соленого мелководного моря. Изучение многочисленных абберантных форм, как и редких аббераций, дает большой материал для изучения и реконструкции возможных путей морфогенеза теки, как в индивидуальном, так и в историческом развитии. Этот материал, после его достаточно большого и таксономически широкого накопления для всех палеозойских морских лилий, как и для других пельматозойных иглокожих, может позволить создать для них морфогенетическую модель становления скелета.

## Глава 6. Анализ комплексов морских лилий в карбоне Подмосковья.

### 6.1. Смена комплексов морских лилий в карбоне Московской синеклизы

Ископаемые морские лилии являются парастратиграфической группой организмов. Отчасти это связано с хрупкостью их скелета, который сохраняется целиком только в определенных условиях, что значительно уменьшает число находок с пригодной для точной идентификации сохранностью. Тем не менее, разработанная классификация фрагментов стеблей в некоторых случаях помогает определить геологический возраст там, где другие группы организмов не работают. Поэтому исследования, в которых выделяются отдельные комплексы, имеют большое значение. Эти данные в дальнейшем можно использовать как вспомогательные при стратиграфических построениях. Первые попытки биостратиграфически охарактеризовать горизонты подмосковного среднего и верхнего карбона с привлечением криноидей были сделаны Е.А. Ивановой (1958). Эта характеристика основана преимущественно на сведениях, содержащихся в монографии Н.Н. Яковлева и А.П. Иванова (1956). В настоящее время, прежде всего, благодаря публикациям Ю.А. Арендта, а также ревизии коллекций ПИН РАН удалось выявить несколько последовательных комплексов криноидей, характеризующих горизонты и отдельные стратиграфические интервалы.

Нижнекаменноугольные морские лилии известны преимущественно из отложений стешевского горизонта серпуховского яруса Московской, Калужской и Тульской областей (Арендт, 1962, 1981; Arendt, 2002). Наиболее обычными формами в этих отложениях являются примитивные дендрокриниды - *Rhabdocrinus vatagini*. Таксономический состав нижнекаменноугольных морских лилий в значительной степени отличается от средне- и верхнекаменноугольных. На родовом уровне общих таксонов, за исключением флексибилии *Synerocrinus*, не обнаружено (верхнекаменноугольные "*Zeaocrinites*" *schmitowi* в данной работе ревизованы и рассмотрены в составе рода *Texacrinus*). Это можно объяснить отсутствием в Подмосковье башкирских отложений.

Значительное число родов и видов средне-позднекаменноугольных криноидей встречены в более чем одном горизонте, иногда их распространение охватывает несколько ярусов. Единичные находки криноидей (*Cromyocrinus*) известны из верейского горизонта (Альютово). В лопаснинской свите каширского горизонта обнаружены клаиды *Cromyocrinus simplex*, *Dicromyocrinus subornatus*, *Pegocrinus*, *Allosocrinus* и флексибилии *Synerocrinus incurvus*. Из отложений щуровской свиты подольского горизонта происходит богатый комплекс криноидей, относящихся к позднемосковскому комплексу. Камераты (акрокриниды и платикринитиды), кромиокриниды (*C. simplex*, *Mooreocrinus geminatus* и *Dicromyocrinus ornatus*), другие крупные (*Pegocrinus*, *Moscovicrinus*, *Synphocrinus*) и мелкие (*Hydriocrinus pusillus*, *Miatshkovocrinus*

trautscholdi, и др.) кладиды, а также флексибилии (*Synerocrinus*) входили в основу данного комплекса. В домодедовское и песковское время продолжает существовать позднемосковский комплекс криноидей. Развитие этого комплекса продлилось в начальную фазу кревыкинского века, во время интенсивной трансгрессии суворовского времени. Видовой состав криноидей изменился незначительно, лишь немного обогатившись за счет появления новых форм (*Erisocrinus*, *Protencrinus* и др.). Подобный позднемосковский комплекс морских лилий известен из одновозрастных отложений Окско-Цнинского вала.

Начальный этап мячковского века (коробчеевское время) характеризуется понижением уровня моря: значительная часть Подмосковного бассейна представляла собой отмели открытого моря с отсутствием терригенного материала и обильными колониальными кораллами и хететоидеями. Комплекс криноидей не претерпевает значительных изменений по сравнению с более ранними - наиболее характерными являются *Pegocrinus*, *Dicromyocrinus ornatus*, а также мелкие камераты акрокриниды и крупные *Platyplateium*. Примечательно, что в коробчеевское время неизвестны находки представителей двух наиболее характерных родов позднемосковского комплекса – *Cromyocrinus* и *Moscovicrinus*. В последующее домодедовское время эти роды вновь появляются на территории Московской синеклизы.

До недавнего времени определимые остатки криноидей из отложений воскресенской свиты не были известны. Однако недавно в этих отложениях в Афанасьевском карьере автору удалось собрать целый комплекс морских лилий. По наличию ряда таксонов (*Moscovicrinus*, *Dicromyocrinus*, *Hydriocrinus*, стебли *Synerocrinus*) данный комплекс можно отнести к позднемосковскому. Стоит отметить значительное преобладание мелких пахилокринид (предположительно относящихся к роду *Plummericrinus*) и нового вида рода *Hydriocrinus* в данном комплексе, несомненно требующем дальнейшего тщательного изучения.

Очень интересна своим обилием и разнообразием фауна криноидей хамовнического горизонта, приуроченная, главным образом, к верхней его части, а именно к неверовской свите. Именно данный комплекс детально рассматривается в текущей работе. Помимо ряда общих с позднемосковским комплексом форм (*Cromyocrinus*, *Moogocrinus*, *Allosocrinus* и др.), здесь широко распространены новые таксоны родового (*Brabeocrinus*, *Ulocrinus*, *Parasciadiocrinus*, *Neotaxocrinus* и др.) или видового рангов. При этом такие роды, как *Pegocrinus*, *Moscovicrinus* и *Synerocrinus*, свойственные нижележащему комплексу, полностью вымирают. Ранее отмечалось также некоторое сходство бентосной фауны верхов подольского – низов мячковского и хамовнического горизонтов, обусловленное наличием общих видов брахиопод (Иванова, 1958).



Табл. 3. Распределение родов морских лилий в карбоне Московской Синеклизы начиная с отложений серпуховского яруса. Серым цветом и цифрами обозначены комплексы морских лилий: 1 – серпуховский; 2 – каширский; 3 – позднемосковский (мячково-кревьякинский); 4 – хамовнический; 5 – добрятинский; 6 – ногинский. Жирным цветом показана достоверная встречаемость таксонов, темно-серым отмечены неподтвержденные находки. Курсивом показано первое появление конодонта *Idiognatodus sagittalis*.

Среди криноидей общими таксонами являются кладиды *Sulcatocrinus* и флексибилии *Neotaxocrinus*, единично представленные в подольском (щуровская свита) и самых низах мячковского горизонта, и более характерные для хамовнического горизонта. Вероятно, появление рекуррентной фауны объясняется медленным распространением вида внутри бассейна (Иванова, 1958) и возможным смещением его ареала в мячовско-кревьякинское время на северное крыло бассейна.

Смена фауны мячовско-кревьякинского времени на новое – хамовническое, происходила постепенно (Иванова, 1947). Ряд форм, например кромиокриниды (рода *Stromyocrinus*, *Moogeocrinus*), переходят из среднего карбона в верхний и продолжают процветать. Ранее преобладавшие формы мелких морских лилий – *Miatschkovocrinus*, *Hydriocrinus*, как и некоторые крупные (*Pegocrinus*, *Moscovicrinus*) полностью исчезают в Подмосковном бассейне к началу хамовнического времени, однако ряд родов продолжает существовать в других регионах (например, род *Hydriocrinus* в миссурийском ярусе Мидконтинета США). На их место приходят другие роды, как например *Trautscholdicrinus*, известные по единичным находкам из среднего карбона, и получившие массовое распространение в хамовническое время. Некоторые формы, например *Parasciadiocrinus* являются, судя по всему, вселенцами с Мидконтинета.

Комплекс криноидей из дорогомилловского горизонта еще недостаточно изучен в силу скудности сборов из-за редкости выходов данных отложений. В литературе из отложений дорогомилловского горизонта отмечены находки двух видов морских лилий: *Moscovicrinus multiplex* и *Hydriocrinus pusillus* (Иванова, 1958). В коллекции ПИН РАН имеются два экземпляра происходящие из сборов А.П. Иванова, найденные в районе Дорогомиллово. Первый экземпляр (ПИН № 137/231) представляет собой отпечаток крупной кроны в мелкодетритовом известняке, предположительно относящейся к роду *Texacrinus*; второй экземпляр (ПИН № 137/80), судя по всему, относится к небольшой особи *Voskresenskiocrinus*, и, вероятно, происходит из нижележащих отложений неверовской свиты. Кроме того, Иванова указывает на наличие “своеобразных форм, найденных в органогенно-обломочных известняках” р. Северная Двина (Иванова, 1958: с. 201). К сожалению, в имеющихся в

распоряжении автора коллекциях отсутствуют какие-либо материалы из указанных отложений данного региона. Из отложений яузского горизонта находки идентифицируемых морских лилий неизвестны.

Начало гжельского яруса характеризуется новым этапом в развитии бентосных сообществ. В Подмосковье из русавкинской свиты добрятинского горизонта (Гжель и Русавкино) определен довольно богатый комплекс криноидей, представленных, как правило, отдельными табличками, реже чашечками от ?*Oklahomacrinus*, *Allosocrinus*, *Halogetocrinus*, *Arographiocrinus*, *Cibolocrinus* и др. (Mirantsev, 2014), однако среди них в значительной мере преобладают чашечки агасицокририд *Belashovicrinus gjeliensis* (Арендт, Зубарев, 1993). Все криноидеи небольшого размера (формы с размером чашечки более 1,5 см единичны), представлены, как правило, новыми видами. Виды, общие с другими горизонтами, отсутствуют. Отдельные находки морских лилий известны и из отложений щелковской свиты добрятинского горизонта, однако ввиду малочисленности находок говорить о существовании отдельного комплекса морских лилий пока рано. Вышележащие слои карбона в Подмосковье не содержат идентифицируемых остатков морских лилий. Однако недавно в ногинском горизонте на Окско-Цнинском валу (Мелехово) была обнаружена богатая фауна иглокожих, сходная с хамовническим комплексом и представленная новыми видами родов *Halogetocrinus*, *Allosocrinus* и *Ulocrinus*, а также другими формами. Несомненно, в дальнейшем необходимо более детальное изучение данного комплекса.

Таким образом, благодаря многочисленным сборам удалось выявить несколько комплексов морских лилий, характеризующих отдельные горизонты (Mirantsev, Rozhnov, 2012). Данные комплексы, как правило, приурочены к определенным стратиграфическим интервалам, отражая этапы развития бентосных сообществ карбона Подмосковского бассейна. Однако на границе среднего и верхнего карбона продолжает существовать позднемосковский (мячковский) комплекс криноидей. В хамовническом горизонте, наоборот, происходит значительное обогащение комплекса новыми видами. Появление столь ярко выраженного комплекса криноидей хорошо соотносится с предлагаемым положением нижней границы касимовского яруса внутри неверовской свиты по появлению конодонта *Idiognathodus sagittalis* (Alekseev, Goreva, Isakova, Kossovaya, 2009).

## **6.2. Сравнение и связь с одновозрастными комплексами морских лилий других регионов.**

Морские отложения касимовского яруса, помимо Русской платформы представлены во многих других регионах (Западная Европа, США и др.). Наиболее богатые бентосной фауной и хорошо изученные отложения распространены в Мидконтиненте США. Касимовскому ярусу в

данном регионе в региональной стратиграфической шкале соответствует серия Миссури или миссурийский ярус (Алексеев, 2006).

В Иллинойсе богатый комплекс морских лилий происходит из пачки известняков ЛяСелль формации Бонд, вблизи Понтиака (Strimple, Moore, 1971a). В Миссури, Небраске, Айове и Канзасе богатые комплексы морских лилий известны из более молодых, сменяющих друг друга формаций: Виандот (Wyandotte), Платтсбург (Plattsburg) и Стэнтон (Stanton). В северо-западной Оклахоме данному интервалу соответствуют формация Ванн (Wann shale), в которой также отмечены находки морских лилий. Выше, в данном регионе расположены песчаники Торпедо, над которыми залегают отложения формации Барнсдалль (Barnsdall) с богатой криноидной фауной. Ниже остановимся подробнее на наиболее интересных комплексах и в целом охарактеризуем фауну морских лилий верхнего карбона Мидконтинента США.

Из известняков ЛяСелль формации Бонд указано 38 видов относящихся к 33 родам морских лилий (табл. 4; Strimple, Moore, 1971a). Как и в большинстве других верхнекарбонных криноидных комплексах, доминантами, как по видовому соотношению (34 вида), так и по численности являются кладиды. Не менее разнообразный комплекс морских лилий известен из отложений формации Барнсдалль Оклахомы. Таксономически данный комплекс не был исследован. Список таксонов морских лилий, встречающихся в отложениях данной формации, был приведен в магистерской работе Дж. Томпки (Thomka, 2010) на основе неопубликованных данных Р. Пэбиана (табл. 4). Данный список состоит из 50 таксонов, некоторые из которых определены только до рода или относятся к неописанным формам. По своему таксономическому составу данный комплекс схож с комплексом из известняков ЛяСелль и включает во многом ряд тех же самых родов. Тем не менее, данный комплекс несколько богаче, в комплексе встречены также и представители акрокринид, кодиакринид, катакринид и мепилокринид; пирасокриниды более многочисленны и разнообразны.

Несколько менее разнообразный комплекс известен из отложений формации Фрэнсис Шейл штата Канзаса (Strimple, Moore, 1971b). В данном комплексе встречены исключительно кладидные морские лилии (табл. 4).

Формация Стэнтон (Stanton) является наиболее молодой формацией миссурийского яруса в Миссури, Небраске, Айове и Канзасе и фактически коррелируется с низами гжельского яруса (поскольку нижняя граница гжельского яруса проходит внутри миссурийского яруса). Таким образом, хамовническому комплексу морских лилий из всех рассматриваемых формаций стратиграфически наиболее близка пачка известняков ЛяСелль. Стоит отметить, что Р. Пэбиан и Х. Стримпл (Pabian, Strimple, 1980: рис. 1) в качестве стратиграфического эквивалента пачки известняков ЛяСелль для группы Канзас-Сити (штаты Небраска, Канзас и Айова) указали

формацию Айола. В приведенной ранее схеме (Kosanke et al., 1960) с данной пачкой известняков соотнесены более молодые отложения формации Виандот группы Канзас-Сити.

В формации Ванн, в Оклахоме имеется два прослоя с комплексами морских лилий. Нижний прослой, по комплексу морских лилий эквивалентен пачке известняков Аргентин формации Виандот (Pabian, Strimple, 1980). Примечательно, что флексибилии, характерные для формации Ванн, в пачке известняков Аргентин не обнаружены. Верхний, более молодой из этих прослоев коррелируется с формацией Платтсбург, обнажающейся в Небраске, Канзасе и Айове (Moore, Plummer, 1940).

Анализ состава миссурийских формаций Северной Америки показывает, что наиболее характерными в комплексе являются рода *Elibatocrinus*, *Arographiocrinus*, стелларокиниды (*Brabeocrinus*, *Stellarocrinus*), кромиокриниды, пирасокриниды, анобазикриниды *Sciadiocrinus*, ампелокриниды (*Halogetocrinus*, *Allosocrinus*) а также экзокриниды, эризокриниды, парделокриниды. Последние три семейства в отложениях неверовской свиты Подмосковного бассейна неизвестны. Пенсильванские морские лилии Северной Америки более разнообразны по видовому составу, чем морские лилии из аналогичных комплексов Подмосковья. Например, кромиокриниды в отложениях миссурийского яруса представлены примерно 10 родами с несколькими десятками видов, а в Подмосковье, в отложениях касимовского яруса встречаются 4 рода кромиокринид с пятью видами. Многие семейства, характерные для миссурийского яруса США (пирасокриниды, парделокриниды, экзокриниды) в Подмосковном бассейне не встречены

К сожалению, на данный момент комплекс морских лилий других регионов, в частности Донецкого бассейна остается еще плохо изученным и неописанным, что затрудняет проведение полного сравнения с Подмосковным бассейном, построение палеобиогеографических реконструкций и прослеживание путей возможных миграций отдельных групп морских лилий и эволюцию сообществ в целом. Тем не менее, можно сказать, что в нижнем карбоне Донбасса (главным образом в отложениях серпуховского яруса) существовала богатая фауна морских лилий, сходная с западноевропейской и североамериканской (Яковлев, 1961). Известные из среднего карбона Донбасса морские лилии относятся либо к тем же видам что и Подмосковные формы, либо очень близки к ним.

Стоит отметить также, что фауна морских лилий среднего-верхнего карбона Подмосковного бассейна в частности неверовской свиты, отличается эндемизмом, который проявляется не только на уровне видов, но и на родовом и, в некоторой степени, семейственном уровне – в составе комплексов нередко присутствуют формы, часто доминирующие, находки которых за пределами Подмосковного бассейна неизвестны.

Тем не менее, появление новых видов в криноидных сообществах среднего-верхнего карбона Подмосковного бассейна во многом обусловлено миграцией, в частности с Северной Америки. Таким примером может служить представитель семейства анобазикринид *Parasciadiocrinus*, проявляющий значительное сходство с североамериканским родом *Sciadiocrinus*, и, возможно, являющийся потомком одного из его видов-мигрантов. Вероятно, существовали и обратные миграции из Подмосковного бассейна в Северную Америку. Например, единственный общий с Северной Америкой вид морских лилий из отложений неверовской свиты - *Echocrinus rugosus* (первоначально описанный из отложений миссурийского яруса формации Фрэнсис Шейл). В Подмосковье данный вид встречается нечасто, однако его находки отмечены из самых низов мячковского горизонта (т.е. из гораздо более древних отложений), что позволяет предположить первоначальное появление данного вида на территории Московской синеклизы.

Камераты в касимовском ярусе в обоих регионах редки и представлены единичными экземплярами акрокринид. Флексибилии, в целом более разнообразные в Северной Америке, представлены в обоих регионах родственными или сходными по экологии формами. Диспариды в отложениях касимовского яруса Подмосковья не известны, однако в Северной Америке присутствуют многорукие аллагекриниды. Примечательно, что в обоих регионах полностью отсутствуют такие таксоны, как платикринитиды и кальцеокриниды, которые позже встречены в ряде пермских формаций. По-видимому, это связано с тем, что ареал данных групп морских лилий сместился на юг.

Francis shale Fm.	Barnsdall Fm.	Bond Fm.
<p>CLADIDA</p> <p><i>Blothrocrinidae</i></p> <p>Elibatocrinus sp. cf. E. leptocalyx</p> <p><i>Pelecocrinidae</i></p> <p>Exoriocrinus rugosus</p> <p><i>Stellarocrinidae</i></p> <p>Stellarocrinus sp. cf. S. exsculptus</p> <p>Brabeocrinus sp.</p> <p><i>Pachylocrinidae</i></p> <p>Plummericrinus striatus</p> <p><i>Decadocrinidae</i></p> <p>Glaukosocrinus planus</p> <p><i>Cromyocrinidae</i></p> <p>Parethelocrinus sp.</p> <p><i>Diphuicrinidae</i></p> <p>Graffhamicrinus sp. cf. G. graphicus</p> <p><i>Apographiocrinidae</i></p> <p>Apographiocrinus sp. cf. A. facetus</p> <p><i>Pirasocrinidae</i></p> <p>Laudonocrinus sp. cf. L. subsinuatus</p> <p><i>Ampelocrinidae</i></p> <p>Aesiocrinus francisensis</p> <p>A. magnificus</p> <p>Chlidonocrinus ornatus</p> <p>C. (?) sp.</p> <p>Oklahomacrinus loeblichii</p> <p>O. loeblichii variabilis</p> <p>Halogetocrinus? tumidus</p> <p><i>Galateacrinidae</i></p> <p>Galateacrinus ornatus</p> <p><i>Texacrinidae</i></p> <p>Texacrinus compactus</p> <p>T. interruptus</p> <p>T. irradiatus</p> <p><i>Exocrinidae</i></p> <p>Exocrinus sp. cf. E. multirami</p>	<p>CAMERATA</p> <p><i>Dichocrinidae</i></p> <p>Dichocrinus sp. cf. D. nola</p> <p><i>Acrocrinidae</i></p> <p>Dinacrocrinus elegans</p> <p>DISPARIDA</p> <p><i>Allagecrinidae</i></p> <p>Kallimorphocrinus copani</p> <p>gen. and sp. undet.</p> <p>CLADIDA</p> <p><i>Codiocrinidae</i></p> <p>Lecythiocrinus sp. cf. L. ollicuaeformis</p> <p><i>Scytalocrinidae</i></p> <p>Melbacrinus sp.</p> <p>Hypselocrinus "littlecaneyensis"</p> <p><i>Blothrocrinidae</i></p> <p>Elibatocrinus leptocalyx</p> <p>Terpnocrinus sp.</p> <p><i>Pelecocrinidae</i></p> <p>Exoriocrinus sp. cf. E. rugosus</p> <p><i>Stellarocrinidae</i></p> <p>Stellarocrinus virgilensis</p> <p>Celonocrinus sp. cf. C. angulatus</p> <p>"Copanicrinus platulus"</p> <p><i>Pachylocrinidae</i></p> <p>Plummericrinus sp.</p> <p><i>Anobascicrinidae</i></p> <p>Sciadiocrinus sp. A</p> <p>Sciadiocrinus sp. B</p> <p>Sciadiocrinus sp. C</p> <p><i>Decadocrinidae</i></p> <p>Glaukosocrinus sp.</p> <p>Trautscholdicrinus carinatus</p> <p><i>Clathrocrinidae</i></p> <p>Clathrocrinus clathratus</p> <p><i>Cromyocrinidae</i></p> <p>Aglaocrinus sp. cf. A. compactus</p> <p>Ulocrinus sp. cf. U. buttsi</p> <p><i>Erisocrinidae</i></p> <p>Erisocrinus typus</p> <p><i>Diphuicrinidae</i></p> <p>Graffhamicrinus sp.</p> <p><i>Catacrinidae</i></p> <p>Delocrinus subhemisphericus</p> <p><i>Graphiocrinidae</i></p> <p>Contocrinus sp. cf. C. stantonensis</p> <p><i>Apographiocrinidae</i></p> <p>Apographiocrinus typicalis</p> <p><i>Pirasocrinidae</i></p> <p>Laudonocrinus subsinatus</p> <p>Perimstocrinus granuliferus</p> <p>Plaxocrinus crassidiscus</p> <p>Plaxocrinus sp.</p> <p>Polygonocrinus baumani</p> <p>Stenopecrinus planus</p> <p>Triceracrinus spinosus</p> <p>Triceracrinus sp. cf. T. altamontensis</p> <p>Vertigocrinus parilis</p> <p>gen. sp. undet.</p> <p><i>Galateacrinidae</i></p> <p>Galateacrinus ornatus</p> <p>Galateacrinus sp. cf. G. allisoni</p> <p>"Amphitritocrinus acis"</p> <p>"Amphitritocrinus poolerensis"</p> <p><i>Ampelocrinidae</i></p> <p>Aesiocrinus detrusus</p> <p>Allosocrinus bronoughi</p> <p>Halogetocrinus sp. cf. H. paucus</p> <p><i>Exocrinidae</i></p> <p>Exocrinus multirami</p> <p>FLEXIBILIA</p> <p><i>Synerocrinidae</i></p> <p>Euonychocrinus magnus</p> <p>Gen. and sp. undet.</p> <p><i>Mespilocrinidae</i></p> <p>Cibolocrinus detectus</p> <p><i>Dactylocrinidae</i></p> <p>Aexitrophocrinus washingtonensis</p> <p><i>Euryocrinidae</i></p> <p>Paramphricrinus oklahomaensis</p>	<p>CAMERATA</p> <p><i>Dichocrinidae</i></p> <p>Dichocrinus nola</p> <p>DISPARIDA</p> <p><i>Allagecrinidae</i></p> <p>Isoallagecrinus lasallensis</p> <p>CLADIDA</p> <p><i>Blothrocrinidae</i></p> <p>Elibatocrinus elegans</p> <p>Haeretocrinus wagneri</p> <p>Haeretocrinus macoupinensis</p> <p>Terpnocrinus ocoyaensis</p> <p><i>Pelecocrinidae</i></p> <p>Exoriocrinus lasallensis</p> <p><i>Stellarocrinidae</i></p> <p>Brabeocrinus christinae</p> <p>Stellarocrinus bilineatus</p> <p>S. sp. cf. S. virgilensis</p> <p><i>Pachylocrinidae</i></p> <p>Plummericrinus erectus</p> <p><i>Anobascicrinidae</i></p> <p>Anobasicrinus brevis</p> <p>Sciadiocrinus tegillum</p> <p><i>Clathrocrinidae</i></p> <p>Clathrocrinus clathratus</p> <p>C. clinatus</p> <p><i>Cromyocrinidae</i></p> <p>Parulocrinus poniacensis</p> <p>Probletocrinus curtus</p> <p>Ulocrinus convexus</p> <p>U. fistulosus</p> <p>U. sangamonensis</p> <p><i>Erisocrinidae</i></p> <p>Erisocrinus typus</p> <p><i>Diphuicrinidae</i></p> <p>Endelocrinus tumidus</p> <p>Endelocrinus tumidus spinosus</p> <p><i>Graphiocrinidae</i></p> <p>Contocrinus coupi</p> <p><i>Apographiocrinidae</i></p> <p>Apographiocrinus typicalis</p> <p><i>Pirasocrinidae</i></p> <p>Laudonocrinus subsinatus</p> <p>Polygonocrinus spiniferus</p> <p>Stenopecrinus sp. cf. S. planus</p> <p>Stenopecrinus sp.</p> <p><i>Galateacrinidae</i></p> <p>Galateacrinus coacervatus</p> <p><i>Ampelocrinidae</i></p> <p>Allosocrinus bronoughi</p> <p>Chilidocrinus erectus</p> <p>Moundacrinus sp. cf. M. osagensis</p> <p>Polusocrinus avanti</p> <p>Halogetocrinus paucus</p> <p><i>Staphylocrinidae</i></p> <p>Microcaracrinus conjugulus</p> <p><i>Exocrinidae</i></p> <p>Exocrinus wanni</p> <p>FLEXIBILIA</p> <p><i>Synerocrinidae</i></p> <p>Euonychocrinus simplex</p> <p><i>Euryocrinidae</i></p> <p>Paramphricrinus oklahomaensis</p>

Суворовская свита	Неверовская свита	Argentine limestone
CAMERATA <i>Acrocrinidae</i> Paracrocrinus mjatschkowensis <i>Platycrinidae</i> “Platyplateium” sp. CLADIDA <i>incertae sedis</i> Belskayacrinus turaevoensis <i>Blothrocrinidae</i> Moscovicrinus multiplex Pegocrinus bijugus <i>Hydriocrininae</i> Hydriocrinus pussilus <i>Pelecocrinidae</i> ?Exoriocrinus rugosus rossicus <i>Cromyocrinidae</i> Cromyocrinus simplex Mooreocrinus geminatus Dicromyocrinus ornatus <i>Decadocrinidae</i> ?Trautscholdicrinus sp. <i>Anobasicrinidae</i> Synyphocrinus magnus ?Synyphocrinus cornutus <i>Erisocrinidae</i> Erisocrinus cernuus <i>Proentcrinidae</i> Protencrinus mosquensis <i>Agassizocrinidae</i> Belashovicrinus sp. <i>Galateacrinidae</i> Miatshkovocrinus trautscholdi <i>Ampelocrinidae</i> Aesiocrinus patens ?Syzygobrachiocrinus sp. Halogetocrinus yakovlevi Allosocrinus ivanovi FLEXIBILIA <i>Synerocrinidae</i> Synerocrinus incurvus	CAMERATA <i>Acrocrinidae</i> ?Moscoviacrocrinus grishini Acrocrinidae indet. CLADIDA <i>incertae sedis</i> Belskayacrinus turaevoensis <i>Scytalocrinidae</i> Voskresenskicrinus medvedkensis <i>Blothrocrinidae</i> Neverovocrinus decadoramosus Nizhnekotlovicrinus grandis <i>Bridgerocrinidae</i> Afanasievocrinus pentagonalis Gracilicrinus chertanovoensis <i>Pelecocrinidae</i> Exoriocrinus rugosus rossicus <i>Stellarocrinidae</i> Brabeocrinus costatus <i>Anobasicrinidae</i> Parasciadicrinus lacentospinosus <i>Agassizocrinidae</i> Belashovicrinus medvedkaensis <i>Decadocrinidae</i> Trautscholdicrinus miloradovitschi Sulcatocrinus sinusoids <i>Clathrocrinidae</i> Clathrocrinus sp. <i>Tenuibrachyocrinidae</i> Tenuibrachyocrinus erlangeri <i>Cromyocrinidae</i> Cromyocrinus simplex Mooreocrinus geminatus Ulocrinus karchevskiy Ulocrinus neverovoensis <i>Graphiocrinidae</i> Sukhanovocrinus afanasievoensis <i>Texacrinidae</i> Texacrinus schmitovi <i>Apographiocrinidae</i> Apographiocrinus gracilis <i>Ampelocrinidae</i> Aesiocrinus patens Syzygobrachiocrinus ramulosus Halogetocrinus yakovlevi Allosocrinus ivanovi FLEXIBILIA <i>Taxocrinidae</i> Neotaxocrinus arendti	CLADIDA <i>Scytalocrinidae</i> Hydriocrinus turbinatus <i>Blothrocrinidae</i> Haeretocrinus missouriensis Terpnocrinus ellipticus <i>Stellarocrinidae</i> Stellarocrinus exsculptus <i>Pirasocrinidae</i> Aatocrinus hexagonus Laudonocrinus subsinuatus Perimestocrinus nodulifer Plaxocrinus crassidiscus Stenopeocrinus planus <i>Cromyocrinidae</i> Paracromyocrinus pustulosus Parethelocrinus expansus Ulocrillus buttsi <i>Erisocrinidae</i> Erisocrinus obovatus E. typus <i>Paradelocrinidae</i> Delocrinus hemisphericus Neocatacrinus protensus <i>Apographiocrinidae</i> Apographiocrinus typicalis <i>Exocrinidae</i> Exocrinus multirami

Таблица 4. Сравнение списка таксонов морских лилий из отложений неверовской и суворовской свит, с комплексами из миссурийских формаций США (Strimple, 1952, 1954; Strimple, Moore, 1971a, 1971b; Thompka, 2001, Webster, 2003).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного исследования сделаны следующие выводы:

1. Таксономическое разнообразие морских лилий неверовской свиты составляет 27 видов морских лилий, относящихся к 26 родам, 18 семействам, 11 надсемействам, 3 отрядам и трем подклассам: Camerata, Cladida и Flexibilia. Среди 28 описанных таксонов установлено 19 новых видов, 11 новых родов, 1 новое подсемейство в семействе Scytalocrinidae Moore et Laudon, 1943 и 1 новое семейство в надсемействе Decadocrinoidea Bather, 1890, а также уточнены систематическое положение и диагноз некоторых ранее описанных таксонов из каменноугольных отложений Московской синеклизы.
2. Ревизия коллекций ПИН РАН выявила шесть комплексов морских лилий, характеризующих горизонты и отдельные стратиграфические интервалы (серпуховский, каширский, позднемосковский (мячковско-кревьякинский), хамовнический, добрятинский и ногинский). Детальное изучение состава, палеоэкологии и морфологии представителей обильного и разнообразного комплекса морских лилий неверовской свиты показало, что хамовнический комплекс включает как формы из предшествующего позднемосковского комплекса, так и ряд новых таксонов-мигрантов с мидконтинента США. Появление данного комплекса криноидей хорошо соответствует предлагаемому положению нижней границы касимовского яруса внутри неверовской свиты по появлению конодонта *Idiognathodus sagittalis* (Alekseev, et al., 2009).
3. На основе изучения онтогенетических стадий развития скелета рук у рода *Ulostinus* и близких к нему других родов кромиокринид была выявлена модель становления двурядности у кладидных морских лилий. Описание типов прикрепления морских лилий из исследуемого комплекса показало присутствие преимущественно стеблевого способа закрепления. Для флексибилий рода *Neotaxocrinus* реконструирован способ питания.
4. Изучение разнообразных комменсалов на изученных морских лилиях позволило впервые обнаружить и описать следы поселений усконогих раков акроторацид на кронах палеозойских морских лилий, а с помощью микротомографии впервые выявить и изучить поселения проблематичных хиолительминт рода *Phosphannulus* на стеблях морских лилий Московской синеклизы.
5. Среди примерно 3000 чашечек каменноугольных морских лилий выявлено около 50 аберрантных экземпляров. Установлено, что аберрации неравномерно распределены по таксонам. Их относительное число колеблется от полного отсутствия в достаточно большой выборке до 10% от общего числа экземпляров. В большинстве изученных случаев аберрации

в одних структурах не влияют на их наличие в соседних структурах. Изучение абберантных форм дает большой материал для реконструкции возможных путей морфогенеза теки, как в индивидуальном, так и в историческом развитии. В дальнейшем это может позволить создать для них морфогенетическую модель становления скелета.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Айзенберг Д.Е., Астахова Т.В., Берченко О.И. и др. Верхнесерпуховский подъярус Донецкого бассейна / Д.Е. Айзенберг, Т.В. Астахова, О.И. Берченко и др., отв. ред. В.Я. Дидковский – АН УССР; Институт геологических наук.– Киев: Наукова Думка, 1983. – 273 с.
2. Алексеев, А.С. Прочие группы / А.С. Алексеев; под ред. А.С. Алексеева, С.М. Шик. // Средний карбон Московской синеклизы (южная часть). Том 2. Палеонтологическая характеристика. – М.: Научный мир, 2001а. – С. 105-110.
3. Алексеев, А.С. Описание новых и наиболее характерных таксонов. Прочие группы / А.С. Алексеев; под ред. А.С. Алексеева, С.М. Шик. // Средний карбон Московской синеклизы (южная часть). Том 2. Палеонтологическая характеристика. – М.: Научный мир, 2001б. – С. 202-203.
4. Алексеев, А.С. Двучленное деление каменноугольной системы / А.С. Алексеев, под ред. С.В. Рожнова. // Эволюция биосферы и биоразнообразие: К 70-летию А.Ю. Розанова. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – С. 527–539.
5. Алексеев А.С., Коссовая О.Л. О внесении изменений в Региональную стратиграфическую схему средне- и верхнекаменноугольных отложений центра Восточно-Европейской платформы / А.С. Алексеев, О.Л. Коссовая; под ред. А.И. Жамойда // Постановления межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. – Выпуск 41. – СПб., ВСЕГЕИ, 2012. – С. 20-24.
6. Арендт, Ю.А. О повреждениях морских лилий, вызванных *Schizoproboscina* // Палеонтологический журнал. – 1961. – № 2. – С. 101-106.
7. Арендт, Ю.А. *Rhabdocrinus vatagini* sp. nov. из подмосковного нижнего карбона // Палеонтологический журнал. – 1962. – № 2. – С. 117-121.
8. Арендт, Ю.А. Морские лилии гипокриниды / Ю.А. Арендт // Труды ПИН АН СССР. – 1970. – Т. 128. – 220 с.
9. Арендт, Ю.А. Трехрукие морские лилии / Ю.А. Арендт // Труды ПИН АН СССР. – 1981. – Т. 189. – 196 с.
10. Арендт, Ю.А. Мячковская камератная морская лилия *Paramegaliocrinus* gen. nov. // Бюллетень МОИП. Отдел геологический. – 1983а. – Т. 58, № 4. – С. 90-101.
11. Арендт, Ю.А. Новый род среднекаменноугольных подмосковных криноидей – камерат // Палеонтологический журнал. – 1983б. – № 4. – С. 101-105.
12. Арендт, Ю.А. О биотических связях криноидей // Палеонтологический журнал. – 1985. – № 2. – С. 69-76.
13. Арендт, Ю.А. Морские лилии акрокриниды (*Camerata*) из карбона Москвы и Подмосковья // Палеонтологический журнал. – 1995. – № 2. – С. 63-74.

14. Арендт, Ю.А. Новые Подмосковные каменноугольные криноидеи с четырьмя-шестью руками // Палеонтологический журнал. – 1997. – № 4. – С. 56-62.
15. Арендт, Ю.А., Геккер, Р.Ф. Класс Crinoidea. Морские лилии. Систематическая часть / Ю.А. Арендт, Р.Ф. Геккер под ред. Р.Ф. Геккера // Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Том 10. Иглокожие, гемихордовые, погонофоры и щетинкочелюстные. – Москва. – Недра. – 1964. – С. 80-102.
16. Арендт, Ю.А., Зубарев, Д.В. Аберрантные криноидеи // Палеонтологический журнал. – 1993. – № 1. – С. 25-35.
17. Арендт, Ю.А., Рожнов, С.В., Тюлина, Е.В. Монолит с морскими лилиями из Мячкова // Бюллетень МОИП. Отдел геологический. – 1975. – Т. 50, № 4. – С. 149.
18. Арендт, Ю.А., Ступаченко, А.В. Новые данные об акрокринидах // Палеонтологический журнал. – 1983. – № 2. – С. 69-80.
19. Геккер, Р.Ф. Введение в палеоэкологию / Р.Ф. Геккер. – ГОСГЕОЛТЕХИЗДАТ, Москва, 1957. – 126 с.
20. Геккер, Р.Ф. Слово об ископаемых иглокожих и иглокожниках / Р.Ф. Геккер, под ред. Д.Л. Кальо // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. – Талин. – АН ЭССР. – 1989. – С. 9-12.
21. Гоффеншефер С.Я. Каменноугольная система. Верхний отдел // Геология СССР. Т. 4. Центр Европейской части СССР. Кн. 1. Геологическое описание. – М.: Недра, 1971. – С. 291–299.
22. Иванов, А.П. Определитель ископаемых верхне- и среднекаменноугольных отложений Московской губернии / А.П. Иванов. – Москва. – Типография Императорского Московского Университета. – 1910. – 96 с.
23. Иванов, А.П. Средне- и верхнекаменноугольные отложения Московской губернии // Бюллетень МОИП. Отдел геологический. – 1926. – Т. 36, № 1-2. – С. 133-180.
24. Иванова, Е.А. Биостратиграфия среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины / Е.А. Иванова // Труды ПИН АН СССР. – 1947. – Т. 12. № 1. – 54 с.
25. Иванова, Е.А. Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины / Е.А. Иванова // Труды ПИН АН СССР. – 1949. – Т. 21. – 144 с.
26. Иванова, Е.А. Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей. Книга. 3. Развитие фауны в связи с условиями существования / Е.А. Иванова // Труды ПИН АН СССР. – 1958. – Т. 69. – 303 с.
27. Кадлец, Н.М., Романовская, Л.В. Каталог голотипов видов фауны и флоры, хранящихся в ЦНИГР Музее. Вып. II. Часть 1. Палеозой / Н.М. Кадлец, Л.В. Романовская. – Л., 1985. – 352 с.

28. Кликушин, В.Г. Ископаемые морские лилии пентакриниды и их распространение в СССР / В.Г. Кликушин. – Л.: Ленинградская Палеонтологическая лаборатория, 1992. – 358 с.
29. Лагузен, И.И. Краткий курс палеонтологии. Палеозоология // И.И. Лагузен - СПб. : Типография Императорской Академии наук, 1895. – 326 с.
30. Махлина, М.Х. Средний карбон Московской синеклизы (южная часть). Том 1. Стратиграфия / Махлина М.Х. и др. – М. : ПИН РАН, 2001. – 244 с.
31. Миранцев, Г.В. Представители рода *Allosocrinus* (Cladida, Crinoidea) в среднем-верхнем карбоне Московской Синеклизы // Палеострат-2010. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. М.: ПИН РАН. – 2010. – С.32-33.
32. Миранцев, Г.В. Смена комплексов морских лилий и границы в карбоне Московской синеклизы и Окско-Цнинского вала // Материалы LVIII сессии палеонтологического общества. СПб. – 2012а. – С. 91-92.
33. Миранцев, Г.В. Коллекции подмосковных каменноугольных морских лилий в ПИН РАН // ПАЛЕОНТОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ В ИСТОРИИ ЗЕМЛИ (в музейном контексте). М.: ГЕОС. – 2012б. – С. 41-43.
34. Миранцев, Г.В. Новый род таксокринид (Crinoidea, Flexibilia) из среднего и верхнего карбона Подмосковья // Палеонтологический журнал. – 2012в. – № 6. – С. 23-27.
35. Миранцев, Г.В. Случаи регенерации у верхнепалеозойских морских лилий // Актуальные проблемы биологии развития. Тезисы докладов XVI школы-конференции 28-1 ноября 2013 года и IX конференции молодых ученых Института биологии развития им.Н.К. Кольцова РАН 5-6 декабря 2013 г. М. – 2013. – С. 41-43.
36. Миранцев, Г.В. Арендт, Ю.А. Новый род анобазикринид (Crinoidea, Cladida) из верхнего карбона Московской синеклизы // Палеонтологический журнал. – 2013. – № 5. – С.15-22.
37. Миранцев Г.В., Кокорин А.И., Рожнов С.В. Иголкожие в морских сообществах верхнего палеозоя по материалам с территории России и сопредельных регионов // Палеозой России: региональная стратиграфия палеонтология гео- и биособытия. СПб.: ВСЕГЕИ. – 2012. – С. 152-157.
38. Миранцев, Г.В. Пахневич, А.В. Микротомографическое исследование стеблей морских лилий, поврежденных *Phosphannulus* // Всероссийская конференция “Практическая микротомография”. Сборник тезисов. СПб. – 2014. – С. 111-114.
39. Миранцев, Г.В., Рожнов, С.В. Первые представители рода *Ulocrinus* Miller et Gurley (Crinoidea, Stromyocrinidae) в верхнекаменноугольных отложениях Московской Синеклизы и Окско-Цнинского вала // Палеонтологический журнал. – 2011. – № 1. – С.48-54.
40. Рожнов, С.В. Морские лилии надсемейства *Pisocrinacea* / С.В. Рожнов // Труды ПИН АН СССР. – 1981. – Т. 192. – 127 с.

41. Рожнов, С.В. Индивидуальная изменчивость дискретных признаков чашечки инадунатных криноидей // Палеонтологический журнал. – 1983. – № 4. – С.105-109.
42. Рожнов, С.В. Переднезадняя ось иглокожих и перемещение рта в их историческом и индивидуальном развитии // Известия РАН. Серия биологическая. – 2012. – № 2. – С. 203-212.
43. Рупперт, Э.Э., Фокс, Р.С., Барнс, Р.Д. Зоология беспозвоночных: функциональные и эволюционные аспекты. Т 4: Циклонейралии, щупальцевые и вторичноротые. / Э.Э. Рупперт, Р.С. Фокс, Р.Д. Барнс. – М.: Издательский центр «Академия», 2008. – Т. 4. – 352 с.
44. Стародубцева, И.А., Митта, В.В. Герман Адольфович Траутшольд (к 185-летию со дня рождения) // Бюллетень МОИП. Отдел геологический. – 2002. – Т. 77, № 6. – С. 78-86.
45. Ступаченко, А.В. Новые находки морских лилий в Гжели // Бюллетень МОИП. Отдел геологический. – 1976. – Т. 51, № 2. – С. 151.
46. Ступаченко, А.В. Акрокриниды (Camerata) среднего-верхнего карбона Подмосковья // Бюллетень МОИП. Отдел геологический. – 1981. – Т. 56, № 3. – С. 145-146.
47. Фишер, Г.А. Исследование об ископаемых, в Московской губернии находящихся. Об энкринитах, полицератитах (многорогах) и умбеллюларитах или щитоносках. М.: Унив. тип., 1812. – 32 с.
48. Шишкин, М.А. Эволюция древних амфибий / М.А. Шишкин. – М.: Наука, 1987. – 143 с.
49. Штукенберг, А. Фауна верхнекаменноугольной толщи Самарской луки //Труды Геологического комитета, новая серия. – 1905. – №. 23. – С. 3-144.
50. Эйхвальд, Э. Палеонтология России. Древний период. Фауна граувакковой, горноизвестковой и медистосланцеватой формаций России / Э. Эйхвальд. – Санкт-Петербург. – Тип. Р. Голике, б. тип. Я. Ионсона. – 1861. – 521 с.
51. Яковлев, Н.Н. О *Cystoblastus*, *Nymphaeoblastus*, и *Acrocrinus* // Известия Геологического Комитета. – 1926а. – Т. 45, № 2. – С. 43-49.
52. Яковлев, Н.Н. Об аномалиях в строении чашечки морских лилий // Ежегодник Русского Палеонтологического общества. – 1926б. – Том IV, (1922-1924). – С. 29-31.
53. Яковлев, Н.Н. Явления паразитизма, комменсализма и симбиоза у палеозойских беспозвоночных // Ежегодник Русского Палеонтологического общества. – 1926в. – Том IV, (1922-1924). – С. 113-117.
54. Яковлев, Н.Н. Фауна иглокожих пермокарбона из Красноуфимска на Урале. III // Известия Геологического Комитета. – 1930. – Т. 49, № 8. – С. 95-104.
55. Яковлев, Н.Н. Класс морские лилии - *Crinoidea* // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. 5. Средний и верхний отделы каменноугольной системы. – М.-Л.: Госгеолиздат. – 1939а. – С. 64-67.
56. Яковлев, Н.Н. Об открытии оригинального паразита каменноугольных морских лилий // ДАН СССР, новая серия. – 1939б. – Т. XXII, № 3. – С. 146-148.

57. Яковлев, Н.Н. Случай неотении у цистоидеи *Hemicosmites* и его значение // ДАН СССР, новая серия. – 1948. – Т. LIX, № 5. – С. 949-951.
58. Яковлев, Н.Н. Морские лилии из нижнего карбона Донбасса // Геологический сборник Львовского геологического общества. – 1961. – № 7-8. – С. 417-420.
59. Яковлев, Н.Н. Класс Crinoidea. Морские лилии. Общая часть / Н.Н. Яковлев, под ред. Р.Ф. Геккера // Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Том 10. Иглокожие, гемихордовые, погонофоры и щетинкочелюстные. – Москва. – Недра. – 1964. – С. 54-74.
60. Яковлев, Н.Н., Иванов. А.П. Морские лилии и бластоидеи каменноугольных и пермских отложений СССР / Н.Н. Яковлев, А.П. Иванов. – Труды ВСЕГЕИ. – Нов. сер., Т. 11. – 1956. – 143 с.
61. Alekseev, A.S., Goreva, N.V., Isakova, T.N., Kossovaya, O.L. Afanasievo section. Neostatotype of Kasimovian Stage // Type and reference Carboniferous sections in the South part of the Moscow Basin: Field trip guidebook of International Field Meeting of the I.U.G.S. Subcommittee on Carboniferous Stratigraphy “The historical type sections, proposed and potential GSSP of the Carboniferous in Russia”. Moscow, August 11–13, 2009. – Moscow: Borissiak Paleontological Institute of RAS, 2009. – P. 91–114.
62. Arendt, Yu.A. Early Carboniferous Echinoderms of the Moscow region // Paleontological Journal. – 2002. – Vol. 36. - Suppl. 2. – P. S115–S184.
63. Arendt, Yu.A. The early Permian Crinoid *Hypermorphocrinus magnospinosus* from Cisuralia // Paleontological Journal. – 2012. – Vol. 46. – № 8. – P. 877–885.
64. Ausich, W.I. A model for niche differentiation in lower Mississippian crinoid communities // Journal of Paleontology. – 1980. – Vol. 54, № 2. – P. 273-288.
65. Ausich, W.I., Baumiller, T.K. Column regeneration in an Ordovician crinoid (Echinodermata): paleobiologic implications // Journal of Paleontology. – 1993. – Vol. 67, № 6. – P. 1068-1070.
66. Ausich, W.I., Kammer, T.W. Mississippian crinoid biodiversity, biogeography, and macroevolution // Palaeontology. – 2013. – Vol. 56. – P. 727-740.
67. Ausich W.I., Simms, M.J. Ecology and ecological interactions /W.I. Ausich, M.J. Simms in H. Hess, W.I. Ausich, C.E. Brett, M.J. Simms (eds.) // Fossil Crinoids. – Cambridge University Press, 1999. – P. 55-59.
68. Ausich, W.I., Wilson, W.A. New Tethyan Apiocrinitidae (Crinoidea, Articulata) from the Jurassic of Israel // Journal of Paleontology. – 2012. – Vol. 86, № 6. – P. 1051-1055.
69. Austin, T., Austin T. Monograph on Recent and Fossil Crinoidea / T. Austin, T. Austin. – Bristol and London. – 1843-1847. – 128 p.
70. Bassler, R.S. Pelmatozoa Palaeozoica / R.S. Bassler in W. Quenstedt (ed.) // Fossilium catalogus, I: Animalia. Part 83. – W. Junk, s'Gravenhage, 1938. – 194 p.

71. Bassler, R.S., Moodey, M.W. Bibliographic and faunal index of Paleozoic pelmatozoan echinoderms // Geological Society of America Special Paper. – 1943. – Vol. 45. – 734 p.
72. Bateson W. Materials for the Study of Variation: Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species / W. Bateson. – London: Macmillan & Company, 1894. – 598 p.
73. Bather, F.A. Some British specimens of *Ulocrinus* // Transactions of the Glasgow Geological Society. – 1920. – Vol. 16. – P. 207-219.
74. Baumiller, T.K. Multi-snail infestation of Devonian crinoids and the nature of platyceratid-crinoid interactions // Acta Palaeontologica Polonica. – 2002. – Vol. 47, № 1. – P. 133-139.
75. Baumiller, T.K., Ausich, W.I. Crinoid stalk flexibility: theoretical predictions and fossil stalk postures // Lethaia. – 1996. – Vol. 29, № 1. – P. 47–59.
76. Baumiller, T.K., Gahn, F.J., Savill, J. New data and interpretations of the crinoid-platyceratid relationship / T.K. Baumiller, F.J. Gahn, J. Savill in T. Heinzeller, J.H. Nebelsick (eds.) // Echinoderms: Munchen. – Taylor and Francis, London, 2004. – P. 393-398.
77. Berkowski, B., Klug, C. Lucky rugose corals on crinoid stems: unusual examples of subepidermal epizoans from the Devonian of Morocco // Lethaia. – 2012. – Vol. 45, № 1. – P. 24–33.
78. Boucot, A.J. Evolutionary paleobiology of behavior and coevolution / A.J. Boucot. – Elsevier, Amsterdam, 1990. – xxiii+725 pp.
79. Bowsher, A.L. Origin and adaptation of platyceratid gastropods // University of Kansas, Paleontological Contributions. – 1955. – Mollusca. Vol. 5. – P. 1–11.
80. Branson, C.C. Traces of a shell-boring organism // Oklahoma Geology Notes. – 1964. – Vol. 24, № 7. – P. 166-167.
81. Brett, C.E. Host-specific pit-forming epizoans on Silurian crinoids // Lethaia. – 1978. – Vol. 11, № 3. – P. 217-232.
82. Brett, C.E. Tremichnus, a new ichnogenus of circular-parabolic pits in fossil echinoderms // Journal of Paleontology. – 1985. – Vol. 59, № 3. – P. 625-635.
83. Broadhead, T.W., Strimple, H.L. Hyrtanecrinus, a new Carboniferous camerate crinoid genus from eastern North America // Journal of Paleontology. – 1980. – Vol. 54, № 1. – P. 35-44.
84. Chen, Z., Yao, J. Palaeozoic echinoderm fossils of western Yunnan, China / Z. Chen, J. Yao. – Beijing, Geological Publishing House, 1993. – 102 P.
85. Clarke, J.M. The beginnings of dependent life // Bulletin of the New York State Museum. – 1908. – Vol. 121. – P. 1–28.
86. Clarke, J.M. Organic dependence and disease: their origin and significance // Bulletin of the New York State Museum. – 1921. – Vol. 221-222. – P. 1–113.
87. Cuénot, L. Anatomie, éthologie et systématique des Echinodermes, Crinoïdes / L. Cuénot in P.-P. Grassé (ed.) // Traité de Zoologie. Vol. 11. – Paris, 1948. – P. 3-77.

88. Condra, G.E., Elias M.K. Carboniferous and Permian ctenostomatous Bryozoa // *Geological Society of America Bulletin*. – 1944. – Vol. 55, № 5. – P. 517-568.
89. Donovan, S.K., Pawson, D.L. Proximal growth of the column in bathyocrinid crinoids (Echinodermata) following decapitation // *Bulletin of Marine Science*. – 1997. – Vol. 61, № 3. – P. 571-579.
90. Easton, W.H. Pitkin Limestone of northern Arkansas // *Arkansas Geological Survey Bulletin*. – 1942. – Vol. 8. – 115 p.
91. Eichwald, E. *Lethaea Rossica, ou paléontologie de la Russie, Ancienne Période* / E. Eichwald. – Stuttgart. – E.Schweizerbart. – 1860. – 1657 P.
92. Elias, M.K. Late Mississippian fauna from the Redoak Hollow Formation of southern Oklahoma, part I // *Journal of Paleontology*. – 1957. – Vol. 31, № 2. – P. 370-427.
93. Fischer de Waldheim, G. Notice des fossiles du Gouvernement de Moscou. III. Recherches sur les Encrinites, les Polycères et les Ombellulaires etc. // *Moscou : impr. de l'Univ.* – 1811. – 32 p.
94. Fischer de Waldheim, W. *Oryctographie du Gouvernement de Moscou* / G. Fischer de Waldheim // *M.: Soc. Imp. Natur. Moscou*, 1837. – 202 p.
95. Franzén, C. Epizoans on Silurian-Devonian crinoids // *Lethaia*. – 1974. – Vol. 7, № 4. – P. 287-301.
96. Gahn, F.J., Baumiller, T.K. Arm regeneration in Mississippian crinoids-evidence of intense predation pressure in the Paleozoic? // *Paleobiology*. – 2005. – Vol. 31, No 1. – P. 151-164.
97. Gahn, F.J., Baumiller, T.K. Evolutionary history of regeneration in crinoids (Echinodermata) [электронный ресурс] / F.J. Gahn, T.K. Baumiller // *Integrative and Comparative Biology*. – 2010. – Режим доступа <http://icb.oxfordjournals.org/content/early/2010/11/30/icb.icq155.full>
98. Girty, G.H. Fauna of the Wewoka Formation of Oklahoma // *U.S. Geological Survey Bulletin*. – 1915. – Vol. 544. – 271 p.
99. Głuchowski, E. Epibionts on upper Eifelian crinoids columnals from the Holy Cross Mountains, Poland // *Acta Palaeontologica Polonica*. – 2005. – Vol. 50, № 2. – P. 315-328.
100. Goreva, N.V., Alekseev, A.S., Isakova, T.N., Kossovaya, O.L. Biostratigraphical analysis of the Moscovian/Kasimovian transition in the neostatotype of Kasimovian Stage (Afanasiovo section, Moscow Basin, Russia) // *Palaeoworld*. – 2009. – Vol. 18, № 2-3. – P. 102-113.
101. Graff, L. von. Ueber einige Deformaten an Fossilen Crinoiden // *Palaeontographica*. – 1885. – Vol. 31. – P. 183-192.
102. Häntzschel, W. Trace fossils and problematica; Borings // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt W. Miscellanea. Supplement 1.* – Geological Society of America and University of Kansas, 1975. – P. 122-136.

103. Howell, B.F. Worms / B.F. Howell in R.C. Moore, C. Teichert (eds.) // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt W. Miscellanea.* – Geological Society of America and University of Kansas, 1962. – P. 144–177.
104. Jaekel, O. Über die Morphogenie und Phylogenie der Crinoiden // *Sitzungsberichten der Gesellschaft Naturforschender Freunde, Jahrgang.* – 1894. Vol. 4. – P. 101-121.
105. Jaekel, O. Über einige paläozoische Gattungen von Crinoiden // *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, Verhandlungen Jahrgang.* – 1898. Vol. 49. – P. 44-48.
106. Jaekel, O. Phylogenie und System der Pelmatozoen // *Paläontologische Zeitschrift.* – 1918. – Vol. 3, № 1. – P. 1-128.
107. Kammer, T. W., Ausich, W. I. Advanced cladid crinoids from the Middle Mississippian of the east-central United States: intermediate-grade calyces // *Journal of Paleontology.* – 1993. – Vol. 67, № 4. – P. 614-639.
108. Kammer, T.W., Ausich, W.I. The “Age of Crinoids”: A Mississippian Biodiversity Spike Coincident with Widespread Carbonate Ramps // *PALAIOS.* – 2006. – Vol. 21., № 3. – P. 238-248.
109. Keyes, C.R. On the attachment of *Platyceras* to Paleocrinoids, and its effects in modifying the form of the shell // *American Philosophical Society Proceedings, Transactions.* – 1888a. – Vol. 25. – P. 231–243.
110. Keyes, C.R. The sedentary habits of *Platyceras* // *American Journal of Science.* – 1888b. – Vol. 36. – P. 269–272.
111. Kluessendorf, J. Observations on the commensalism of Silurian platyceratid gastropods and stalked echinoderms // *Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters.* – 1983. – Vol. 71, № 1. – P. 48–55.
112. Knapp, W.D. Declinida, a new order of late Paleozoic inadunate crinoids // *Journal of Paleontology.* – 1969. – Vol. 43, № 2. – P. 340-391.
113. Korejwo, K., Teller, L. Stratygrafia karbonu zachodniej czesci niecki lubelskiej // *Acta Geologica Polonica.* – 1968. – Vol. 18, № 1. – P. 153-177.
114. Kosanke, R.M., Simon, J.A., Wanless, H.R., Willman, H.B. Classification of the Pennsylvanian Strata of Illinois // *Illinois State Geological Survey Reports of Investigation.* – 1960. – № 214. – 84 p.
115. Lane, G.N. The Berkeley crinoid collection from Crawfordsville, Indiana // *Journal of Paleontology.* – 1963. – Vol. 37, № 5. – P. 1001-1008.
116. Lane, G.N. Inadunate crinoids from the Pennsylvanian of Brazil // *Journal of Paleontology.* – 1964. – Vol. 38, № 2. – P. 362-366.
117. Lane, G.N. Mutualistic relations of fossil crinoids / G.N. Lane in R.C. Moore, C. Teichert (eds.) // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt T. Echinodermata 2. Vol 1.* – Geological Society of America and University of Kansas, 1978. – P. 345–347.

118. Lane, G.N. Predation and survival among inadunate crinoids // *Paleobiology*. – 1984. – Vol. 10, No 4. – P. 453-458.
119. Lane, G.N., Burke, J.J. Arm movement and feeding mode of inadunate crinoids with biserial muscular arm articulations // *Paleobiology*. – 1976. – Vol. 2, No 3. – P. 202-208.
120. Lane, G.N., Webster, G.D. New Permian crinoid fauna from southern Nevada // *University of California Publications in Geological Sciences*. – 1966. vol. 63, 1966. P. 1-87.
121. Levin, H.L., Fay, R.O. Relationship between *Diploblastus kirkwoodensis* and *Platyceras* (*Platyceras*) // *Oklahoma Geology Notes*. – 1964. – Vol. 24, № 1. – P. 22–29.
122. Lewis, R.D., Strimple, H.L. *Sciadiocrinus*, convergence on the family *Pirasocrinidae* (*Crinoidea*: *Echinodermata*) // *Journal of Paleontology*. – 1990. – Vol. 64, № 2. – P. 293-300.
123. Macurda, D.B. Abnormalities of the Carboniferous blastoid *Pentremites* // *Journal of Paleontology*. – 1980. – Vol. 54, № 6. – P. 1155-1162.
124. Mazaev, A.V. Middle and Upper Carboniferous gastropods from the central part of the Russian Plate: part 2. *Platyceratidae* // *Ruthenica*. – 1996. – Vol. 6, № 2. – P. 85-106.
125. McIntosh, G.C., Schreiber, R.L. Morphology and taxonomy of the Middle Devonian crinoid *Ancyrocrinus bulbosus* Hall, 1862 // *University of Michigan Museum of Paleontology, Contributions*. – 1971. – Vol. 23. – P. 381-403.
126. Meyer, D.L., Lane, G.N. The feeding behaviour of some Paleozoic crinoids and recent basketstars // *Journal of Paleontology*. – 1976. – Vol. 50, № 3. – P. 472-480.
127. Mirantsev, G.V. Echinoderms from the Rusavkino Formation of the Gzhel stratotype // *Carboniferous and Permian Earth systems, stratigraphic events, biotic evolution, sedimentary basins and resources*. Kazan: Kazan Federal University. – 2014. – P. 56-58.
128. Mirantsev, G.V. New data on the distribution of the Upper Carboniferous (Pennsylvanian) flexible crinoid *Cibolocrinus* (*Crinoidea*, *Flexibilia*) // *Palaeoworld*. [in press]
129. Mirantsev, G.V. Rozhnov, S.V. New data on Carboniferous crinoids from the Moscow Region // *Zoosymposia*. – 2012. – Vol. 7. – P. 91–100.
130. Moore, R.C. New genera of Pennsylvanian crinoids from Kansas, Oklahoma, and Texas // *Denison University Bulletin. Journal of the Scientific Laboratories*. – 1940. – Vol. 35. – P. 32-54.
131. Moore, R.C., Lane, G.N., Strimple, H.L. *Cladida* / R.C. Moore, G.N. Lane, H.L. Strimple in R.C. Moore, C. Teichert (eds.) // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt T. Echinodermata 2. Vol 2*. – Geological Society of America and University of Kansas, 1978. – P. 572–759.
132. Moore, R.C., Laudon, L.R. Evolution and classification of Paleozoic crinoids // *Geological Society of America Special Paper*. – 1943. – Vol. 46. – 158 p.
133. Moore, R.C., Plummer, F.B. Upper Carboniferous crinoids from the Morrow Subseries of Arkansas, Oklahoma and Texas // *Denison University Bulletin. Journal of the Scientific Laboratories*. – 1939. – Vol. 32. – P. 209-314.

134. Moore, R.C., Plummer, F.B. Crinoids from the Upper Carboniferous and Permian strata in Texas // University of Texas Publication. – 1940. – № 3945. – P. 1-468.
135. Moore, R.C., Strimple, H.L. Explosive evolutionary differentiation of unique group of Mississippian-Pennsylvanian camerate crinoids (Acrocrinidae) // University of Kansas Paleontological Contributions. Papers. – 1969. – Paper 39. – P. 1-44.
136. Morningstar, H. Pottsville fauna of Ohio // Ohio Geological Survey, Bulletin, series. 4. – 1922. – Vol. 25. – P. 1-312.
137. Pabian, R.K. Taphonomic analysis of crinoids from the Stanton Formation (Late Pennsylvanian, Missourian) of the North American midcontinent: Evidence for predation, parasitism, and commensalism // Geological Society of America. Abstracts with Program, Vol. 35. – 2003. – P. 7-8.
138. Pabian, R.K., Strimple, H.L. Aberrant Pennsylvanian and Permian crinoids // Transactions of the Nebraska Academy of Sciences. – 1978. Vol. 5. – P. 45-57.
139. Pabian, R.K., Strimple, H.L. Some crinoids from the Argentine Limestone (Late Pennsylvanian-Missourian) of southeastern Nebraska and southwestern Iowa // Transactions of the Nebraska Academy of Science. – 1980. – Vol. 8. – P. 155-186.
140. Philip, G.M. Australian Fossil Crinoids: 1. Introduction and Terminology for the Anal Plates of Crinoids // Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. – 1963(1964). – Vol. 88. – P. 259–272.
141. Philip, G.M. Plate Homologies in Inadunate Crinoids // Journal of Paleontology. – 1965. – Vol. 39, № 1. – P. 146-149.
142. Powers, B.G., Ausich, W.I. Epizoan associations in a Lower Mississippian Paleocommunity (Borden Group, Indiana, U.S.A.) // Historical Biology. – 1990. – Vol. 4. – P. 245–265.
143. Oji, T., Amemiya, S. Survival of crinoid stalk fragments and its taphonomic implications // Paleontological Research. – 1998. – Vol. 2. – P. 67-70.
144. Radwanska, U., Radwanski A. Myzostomid and copepod infestation of Jurassic echinoderms: A general approach, some new occurrences, and/or re-interpretation of previous reports // Acta Geologica Polonica. – 2005. – Vol. 55, № 2. – P. 109-130.
145. Rodriguez, J., Gutschick, R.C. Barnacle borings in live and dead hosts from the Louisiana limestone (Famennian) of Missouri // Journal of Paleontology. – 1977. – Vol. 51, №. 4. – P. 718–724.
146. Rollins, H.B. and Brezinski, D.K.. Reinterpretation of crinoid–platyceratid interaction // Lethaia. – 1988. – Vol. 21. – P. 207–217.
147. Rozhnov, S.V. Crookedness of the stem and crown of pelmatozoan echinoderms as resulting from different kinds of heterochrony // Proceedings of the Fifth European Conference on Echinoderms. – Milan: Balkema, 1998. – P. 385–390.

148. Rozhnov, S.V. Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // *Paleontological Journal*. – 2002. – Vol. 36. – Suppl. 6. – P. 525–674.
149. Rozhnov S.V. Appearance and evolution of marine benthic communities in the Early Palaeozoic // *Paleontological Journal*. – 2006. – Vol. 40. – Suppl. 4. – P. 444-452.
150. Rozhnov, S.V. Development of Symmetry and Asymmetry in the Early Evolution of the Echinoderms // *Paleontological Journal*. – 2012. – Vol. 46. – № 8. – P. 780–792.
151. Rozhnov, S.V., Mirantsev, G.V. Structural aberrations in the cup in cladid crinoids from the carboniferous of the Moscow region // *Paleontological Journal*. – 2014. – Vol. 48. – № 12. – P. 1243-1257.
152. Schlaudt, C.M., Young, K. Acrothoracic barnacles from the Texas Permian and Cretaceous // *Journal of Paleontology*. – 1960. – Vol. 34, № 5. – P. 903-907.
153. Seilacher, A. Paleocology of boring barnacles // *American Zoologist*. – 1969. – Vol. 9. – P. 705-719.
154. Sepkoski Jr J.J. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record // *Paleobiology*. – 1981. – Vol. 7, № 1. – P. 36-53.
155. Sevastopulo, G.D., Lane, N.G. Ontogeny and Phylogeny of Disparid Crinoids / G.D. Sevastopulo, N.G. Lane, in C.R.C. Paul, A.B. Smith (Eds.) // *Echinoderm Phylogeny and Evolutionary Biology*. – Clarendon Press, 1988. – P. 245–254.
156. Simms, M.J. Systematics, phylogeny and evolutionary history / M.J. Simms in H. Hess, W.I. Ausich, C.E. Brett, M.J. Simms (eds.) // *Fossil Crinoids*. – Cambridge University Press, 1999. – P. 31-40.
157. Smith, A.B. Crinoidea. In *Echinodermata, Chapter 7* / A.B. Smith in J.W. Murray (ed.) // *Atlas of invertebrate microfossils – The Palaeontological Association*, 1985. – P. 153-181.
158. Springer F. *The Crinoidea Flexibilia (with an Atlas of ABC and 76 Plates)* / F. Springer. – Smithsonian Institution, 1920. – Vol. 2501, № 1. – 486 P.
159. Strimple, H.L. A group of Pennsylvanian crinoids from the vicinity of Bartlesville, Oklahoma // *Bulletins of American Paleontology*. – 1939. – Vol. 24, № 87. – P. 1-26.
160. Strimple, H.L. Some new species of Carboniferous crinoids // *Bulletins of American Paleontology*. – 1951. – Vol. 33, № 137. – P. 1-40.
161. Strimple, H.L. Notes on *Texacrinus* // *Journal of the Washington Academy of Science*. – 1952. – Vol. 42. – P. 216-220.
162. Strimple, H.L. New species of *Plummericrinus* // *Journal of Paleontology*. – 1954. – Vol. 28, № 2. – P. 204-207.
163. Strimple, H.L. Two aberrant crinoid specimens // *Journal of the Washington Academy of Sciences*. – 1957. – Vol. 47. – P. 369.

164. Strimple, H.L. Late Desmoinesian crinoids // Oklahoma Geological Survey Bulletin. – 1961. – Vol. 93. – 189 P.
165. Strimple, H.L. Class Crinoidea / H.L.Strimple in M.R. Mudge, E.L. Yochelson (eds.) // Stratigraphy and paleontology of the uppermost Pennsylvanian and lowermost Permian Rocks in Kansas – U.S. Geological Survey. Professional Paper. Vol. 323, 1963a. – P. 67-74.
166. Strimple, H.L. Crinoids of the Hunton Group (Devonian-Silurian) of Oklahoma // Oklahoma Geological Survey Bulletin. – 1963b. – Vol. 100. – 169 P.
167. Strimple, H.L. New species of cromyocrinids from Oklahoma and Arkansas // Oklahoma Geology Notes. – 1966. – Vol. 26. – P. 3-12.
168. Strimple, H.L. Upper Pennsylvanian anobasicrinid from New Mexico // University of Kansas Paleontological Contributions. Papers. – 1969. – Paper 42, № 2. – P. 8-10.
169. Strimple, H.L. The occurrence of Hydriocrinus in Oklahoma and Russia // University of Kansas Paleontological Contributions. Papers. – 1971. – Paper 56, № 3. – P. 16-18.
170. Strimple, H.L. A rare inadunate crinoid from the Barnsdall Formation (Upper Pennsylvanian) of Oklahoma // Oklahoma Geology Notes. – 1975a. – Vol. 35, № 1. – P. 23-26.
171. Strimple, H.L. Middle Pennsylvanian (Atokan) crinoids from Oklahoma and Missouri // University of Kansas Paleontological Contributions. Papers. – 1975b. – Paper 76. – P. 1-30.
172. Strimple, H.L. A Morrowan crinoid fauna from the Hueco Mountains of Texas // Journal of Paleontology. – 1975c. – Vol. 49, № 4. – P. 702-705.
173. Strimple, H.L., Frest, T.J. Points of generation and partial regeneration of the column of *Euonychocrinus simplex* (Crinoidea: Flexibilia) // Journal of Paleontology. – 1979. Vol. 53, № 1. – P. 216-220.
174. Strimple, H.L., Moore, R.C. Crinoids of the LaSalle Limestone (Pennsylvanian) of Illinois // University of Kansas Paleontological Contributions. Articles. – 1971a. – Article 55, Echinodermata 11. – P. 5-48.
175. Strimple, H.L., Moore, R.C. Crinoids of the Francis Shale (Missourian) of Oklahoma // University of Kansas Paleontological Contributions. Papers. – 1971b. – Paper 55. – P. 1-20.
176. Strimple, H.L., Nassichuk, W.W. Pennsylvanian crinoids from Ellesmere Island, Arctic Canada // Journal of Paleontology. – 1974. – Vol. 48, № 6. – P. 1149-1155.
177. Strimple, H.L., Watkins, W.T. Carboniferous crinoids of Texas with stratigraphic implications // *Palaeontographica Americana*. – 1969. – Vol. 6, № 40. – P. 139-275.
178. Thomka, J.R. Genesis and Taphonomy of a Crinoid Lagerstätte in the Upper Pennsylvanian Barnsdall Formation of Northeastern Oklahoma. Unpublished M.S. thesis. Auburn University. – Auburn, Alabama. – 2010. – 210 p.

179. Thompson, E.H. Morphology and taxonomy of *Cyclonema* Hall (Gastropoda), Upper Ordovician, Cincinnati Province // *Bulletins of American Paleontology*. – 1970. – Vol. 58. – P. 219–283.
180. Trautschold, H. Einige Crinoideen und andere Thierreste des Jüngerer Bergkalks im Gouvernement Moskau // *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. – 1867. – Vol. 40, № 3. – P. 1–49.
181. Trautschold, H. Die Kalkbrüche von Mjatschkowa, Part 2: Eine Monographie des Oberen Bergkalks // *Nouveaux mémoires de la Société impériale des naturalistes de Moscou*. – 1879. – Vol. 14, № 1. 1879. P. 1–82.
182. Trautschold, H. Über *Synphocrinus* // *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. – 1881. – Vol. 55, № 4. – P. 390–396.
183. Trautschold, H. Über den muthmasslichen Geschlechtsapparat von *Poteriocrinus multiplex* Trd. // *Nouveaux mémoires de la Société impériale des naturalistes de Moscou*. – 1882. – Vol. 14, № 3. – P. 139–156.
184. Ubaghs, G. Skeletal morphology of fossil crinoids / G. Ubaghs in R.C. Moore, C. Teichert (eds.) // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt T. Echinodermata 2. Vol 1.* – Geological Society of America and University of Kansas, 1978a. – P. 59–216.
185. Ubaghs, G. Camerata. / G. Ubaghs in R.C. Moore, C. Teichert (eds.) // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt T. Echinodermata 2. Vol 2.* – Geological Society of America and University of Kansas, 1978b. – P. 408–519.
186. Van Sant, J.F., Lane, G.N. Crawfordsville (Indiana) crinoid studies // *University of Kansas Paleontological Contributions. Articles*. – 1964. – Article 7. Echinodermata. – P. 1–136.
187. Wachsmuth, C., Springer, F. Revision of the Palaeocrinoidea. Pt. I. The families Ichthyocrinidae and Cyathocrinidae // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. – 1880(1879). – P. 226–378,
188. Warn, J.M. Presumed myzostomid infestation of an Ordovician crinoids // *Journal of Paleontology*. – 1974. – Vol. 48, № 3. – P. 506–513.
189. Waters, J.A., Maples, C.G., Lane, G.N., Marcus, S., Liao Zhou-Ting, Liu Lujun, Hou Hong-Fei, Wang Jin-Xing. A Quadrupling of Famennian Pelmatozoan Diversity: New Late Devonian Blastoids and Crinoids from North-west China // *Journal of Paleontology*. 2003. Vol. 77, № 5. P. 922–948.
190. Webster, G.D. Bibliography and index of Paleozoic crinoids, 1942–1968 // *Geological Society of America, Memoir 137*. – 1973. – 341 p.
191. Webster, G.D. New crinoids from the Naco Formation (Middle Pennsylvanian) of Arizona and a revision of the Family Cromyocrinidae // *Journal of Paleontology*. – 1981. – Vol. 55, № 6. – P. 1176–1199.

192. Webster, G.D. Permian crinoids from the type-section of the Callytharra Formation, Callytharra Springs, Western Australia // *Alcheringa*. – 1987. – Vol. 11. – P. 95-135.
193. Webster, G. D. New Permian crinoids from Australia // *Palaeontology*. – 1990. – Vol. 33. – P. 49-73.
194. Webster, G.D. Bibliography and index of Paleozoic crinoids, coronates, and hemistreptocrinoids, 1758–1999 // *Geological Society of America Special Paper*. – 2003. – Vol. 363, № 2. – 335 p. – Режим доступа <http://crinoid.gsajournals.org/crinoidmed/>
195. Webster, G.D., Donovan, S.K. Before the extinction – Permian platyceratid gastropods attached to platycrinid crinoids and an abnormal four-rayed *Platycrinites* s.s. *wachsmuthi* (Wanner) from West Timor // *Palaeoworld*. – 2012. – Vol. 21, № 3-4. – P. 153-159.
196. Webster, G.D., Jell, P.A. Permian echinoderms from Western Australia // *Memoirs of the Queensland Museum*. – 1992. – Vol. 32, № 1. – P. 311-373.
197. Webster, G.D., Kues, B.S. Pennsylvanian crinoids of New Mexico // *New Mexico Geology*. – 2006. – Vol. 28. – P. 3-36.
198. Webster, G.D., Maples, C.G. Cladid crinoid radial facets, arm development, and arm appendages – a terminology solution for studies of lineage, classification, and paleoenvironment / G.D. Webster, C.G. Maples in W.I. Ausich, G.D. Webster (eds.) // *Echinoderm Paleobiology*. – Indiana University Press, Bloomington, 2008. – P. 197-227.
199. Webster, G.D., Maples, C.G., Sevastopulo, G.D., Frest, T., Waters, J.A. Carboniferous (Visean – Moscovian) echinoderms from the Bechar Basin area of western Algeria // *Bulletins American Paleontology*. – 2004. – Vol. 368. – 111 p.
200. Webster, G.D., Maples, C.G., Yazdi, M., Marcus, S., Waters, J.A. Early Pennsylvanian, Bashkirian, echinoderms from eastern Iran, a potential transitional fauna between Laurentia/Avalonia and the Paleotethys, and a Permian cromyocrinid from central Iran // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. – 2011. – Vol. 91. – P. 1-61.
201. Webster, G.D., Waters, J., Chen, X. Revision of the Chen and Yao Devonian to Permian crinoids from western Yunnan // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. – 2010. – Vol. 89. – P. 119-160.
202. Welch, J.R. Phosphannulus on Paleozoic crinoid stems // *Journal of Paleontology*. – 1976. Vol. 50, № 2. – P. 218-225.
203. Werle, N.G., Frest, T.J., Mapes, R.H. The epizoan Phosphannulus on a Pennsylvanian crinoid stem from Texas // *Journal of Paleontology*. – 1984. – Vol. 58, № 4. – P. 1163-1166.
204. Wright, J. New Scottish and Irish fossil crinoids // *Geological Magazine*. – 1934. – Vol. 71. – P. 13-15.
205. Wright, J. The Scottish Carboniferous Crinoidea // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. – 1939. – Vol. 60, № 1. – P. 1-78.

206. Wright, J., Strimple, H.L. Mooreocrinus and Ureocrinus gen. nov., with notes on the family Cromyocrinidae // Geological Magazine. – 1945. – Vol. 82. – P. 221-229.
207. Yakovlev, N.N. Über den Parasitismus der Wurmer Mysostomidae auf den paläozoischen Crinoiden // Zoologischer Anzeiger. – 1922a. – Vol. 54, № 11/13. – P. 287-291.
208. Yakovlev, N.N. Über den Commensalismus der paläozoischen Gastropoden der Gattung Platyceras mit den Crinoiden // Zoologischer Anzeiger. – 1922b. – Vol. 54, № 11/13. – P. 291-294.
209. Yochelson, E.L. Permian Gastropoda of the southwestern United States. 1. Euomphalacea, Trochonematacea, Pseudophoracea, Anomphalacea, Craspedostomatacea, and Platyceratacea // Bulletin of the American Museum of Natural History. – 1956. – Vol. 110, № 3. – P. 173-276.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

### Объяснения к фототаблицам

Везде где не указано длина масштабного отрезка – 10 мм.

#### Таблица I

*Acrocrinidae* gen. et sp. indet.

1 – ПИН, экз. № 5348/54; раздавленная тека, 2 – ПИН, экз. № 5348/58; тека (2а – со стороны радиуса D, 2б – со стороны радиуса E, 2в – орально, 2г – аборально, 2д – со стороны радиуса B, 2е – со стороны интеррадиуса CD); 3 – ПИН, экз. № 5348/55; раздавленная тека (3а – со стороны радиуса A, 3б – со стороны интеррадиуса CD). Московская область, Воскресенский район, Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки. Длина масштабного отрезка – 2мм.

#### Таблица II

*Voskresenskiocrinus medvedkensis* gen. et sp. nov.

1 – ПИН, экз. № 5450/56; аберрантная чашечка с проксимальными частями стебля и рук, 1а – со стороны интеррадиуса CD, 1б – со стороны радиуса C, 1в – со стороны радиуса B. 2 – ПИН, экз. № 3678/574, крона молодого экземпляра с сохранившимся анальным мешком, 2а – со стороны интеррадиуса AB, 2б – со стороны интеррадиуса CD. 3 – голотип, ПИН, экз. № 5450/57; часть кроны с проксимальной частью стебля и сохранившимся анальным мешком, 3а – со стороны радиуса E, 3б – со стороны радиуса C. Московская область, Воскресенский район (1, 3 – Афанасьевский карьер; 2 – Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки); верхний карбон; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

#### Таблица III

1а – *Neverovocrinus decadoramosus* gen. et sp. nov., голотип, ПИН, экз. № 5348/52-а почти полностью сохранившаяся крона с проксимальной частью стебля;

1б – *Texacrinus schmitowi* (Yakovlev, 1956) n. comb., деформированная крона со стеблем (ПИН, экз. № 5348/52-б).

Отвалы шахт Серпуховского радиуса Московского метрополитена (ст. Чертановская); касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

#### Таблица IV

##### *Neverovocrinus decadoramosus gen.et sp. nov.*

1, 2 – ПИН, экз. № 5362/35: 1 – проксимальные части рук, 2 – чашечка с проксимальной частью стебля. 2а – со стороны интеррадиуса ВС, 2б – со стороны радиуса Е, 2в – со стороны интеррадиуса CD, 2г – снизу, 2д – сверху. Московская область, Воскресенский район, Афанасьевский карьер; верхний карбон; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

3 – ПИН, экз. № 3678/776: часть чашечки, 3а – со стороны интеррадиуса DE, 3б – сверху, детали строения радиальных фасеток.

Московская область, Воскресенский район, Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки; верхний карбон; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита. Длина масштабного отрезка на 3б – 5 мм.

#### Таблица V

##### *Nizhnekotlovicrinus grandis gen.et sp. nov.*

1 – голотип, ПИН, экз. № 5362/36: чашечка с проксимальной частью стебля; 1а – со стороны интеррадиуса CD, 1б – со стороны радиуса А, 1в – снизу.

2 – ПИН, экз. № 5348/59: деформированная чашечка с проксимальными частями рук; 2а – со стороны радиуса С, 2б – со стороны интеррадиуса EA.

Отвалы шахт Серпуховского радиуса Московского метрополитена (ст. Нижние Котлы); касимовский ярус, ?хамовнический горизонт, ?неверовская свита.

#### Таблица VI

##### *Gracilicrinus chertanovoensis sp. nov.*

1 – голотип, ПИН, экз. № 5362/71: крона, со стороны интеррадиуса CD.

2 – ПИН, экз. № 5362/72, чашечка, а – со стороны, б – со стороны интеррадиуса CD, в – сверху, г – снизу.

3 – ПИН, экз. № 5348/108: чашечка с частично сохранившимся анальным мешком, а – со стороны интеррадиуса DE, несколько снизу, б – со стороны интеррадиуса CD, в – со стороны радиуса В.

4 – ПИН, экз. № 5348/109: частично сохранившаяся крона на матриксе, вид снизу.

Отвалы шахт Серпуховского радиуса Московского метрополитена (ст. Чертановская); касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита. Длина масштабного отрезка – 2мм (2, 3), 5 мм (1, 4).

## Таблица VII

### *Afanasievocrinus pentagonalis* gen. et. sp. nov.

1 – голотип, ПИН, экз. № 5350/75: крона с проксимальной частью стебля; Московская область, Воскресенский район, Афанасьевский карьер цементного сырья; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

## Таблица VIII

### *Echoriocrinus rugosus rossicus* subsp. nov.

1 – ПИН, экз. № 3678/293: базальная табличка; 2 – ПИН, экз. № 3678/377: инфрабазальный венчик; 3 – ПИН, экз. № 3678/342: радиальная табличка с проксимальной частью руки; 4 – ПИН, экз. № 3678/343: радиальная табличка, 4а – сбоку, 4б – сверху. 1 – 4: Московская область, Воскресенский район, Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки, верхний карбон; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита; длина масштабного отрезка на – 5 мм. 5 – ПИН, экз. № 5362/37: чашечка с проксимальными частями стебля и рук, Рязанская область, Касимовский район, Касимовский карьер около д. Ташенка; ?касимовский ярус, ?кревьякинский горизонт, ?суворовская свита. 6 – ПИН, экз. № 5348/60: деформированная крона. Отвалы шахт Серпуховского радиуса Московского метрополитена (ст. Чертановская); касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

## Таблица IX

### *Brabeocrinus costatus* sp. nov.

1 – ПИН, экз. № 5450/30: радиальная табличка, а – сверху, б – сбоку; 2 – ПИН, экз. № 5450/33: чашечка, а – снизу, б – со стороны интеррадиуса CD; 3 – ПИН, экз. № 5348/61: чашечка, вид снизу; 4 – ПИН, экз. № 5362/38: дистальная часть анального мешка; 5 – ПИН, экз. № 5450/22: деформированная чашечка с сохранившимися проксимальными частями рук и стеблем; 6 – ПИН, экз. № 5348/62: чашечка с сохранившимися проксимальными частями рук, вид снизу.

Все экземпляры происходят из отложений неверовской свиты Москвы (отвалы метро: 3, 6) и Московской области (Воскресенский район, Афанасьевский карьер: 1, 2, 4, 5); длина масштабного отрезка – 2 мм (1-4), 5 мм (5, 6).

## Таблица X

### *Brabeocrinus costatus* sp. nov.

1 – голотип, ПИН, экз. № 5371/5;: крона со стороны интеррадиуса CD; 2 – ПИН, экз. № 5450/23: чашечка, а – со стороны интеррадиуса CD, б – снизу; 3 – ПИН, экз. № 3678/777: деформированная чашечка, вид снизу; 4 – ПИН, экз. № 5450/29: деформированная чашечка, вид снизу; 5 – ПИН, экз. № 3638/776: деформированная чашечка, вид снизу; 6 – ПИН, экз. № 3678/775: чашечка, вид снизу.

Все экземпляры происходят из отложений неверовской свиты Москвы (отвалы метро: 1) и Московской области (Воскресенский район, Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки: (3, 5, 6) и Афанасьевский карьер (2, 4)); длина масштабного отрезка – 10 мм (1), 5 мм (2 – 6).

#### Таблица XI

*Parasciadiocrinus lancetospinosus* Mirantsev et Arendt, 2013, молодые экземпляры (из Миранцев, Арендт, 2013):

1 – ПИН, экз. № 5362/30: крона; Московская обл., Афанасьевский карьер: 1а – сзади, 1б – со стороны радиуса А, 1в – крышечка тегмена сверху.

2 – ПИН, экз. № 3678/5000: крона; Москва, отвалы метро: 2а – сзади, 2б – со стороны интеррадиуса DE, 2в – со стороны интеррадиуса AE.

Верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита. Длина масштабного отрезка – 5 мм.

#### Таблица XII

*Parasciadiocrinus lancetospinosus* Mirantsev et Arendt, 2013, сенильные формы (из Миранцев, Арендт, 2013):

1 – голотип, ПИН, экз. № 5348/32: крона; 1а – сзади, 1б – чашечка снизу.

2 – ПИН, экз. № 5348/31: крона с частично реконструированным тегменом; 2а – сзади, 2б – со стороны интеррадиуса AE, 2в – крышечка тегмена сверху.

Москва, отвалы метро; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

#### Таблица XIII

*Trautscholdicrinus miloradowitschi* Yakovlev et Ivanov in Yakovlev, 1939

1 – ПИН, экз. № 3678/462: крона. 1а – со стороны интеррадиуса CD, б – со стороны радиуса А, в – со стороны радиуса С, г – снизу, д – увеличенный участок дистальной части рук.

2 – ПИН, экз. № 3678/607: частично сохранившаяся крона. а – со стороны интеррадиуса CD, б – со стороны радиуса А.

Воскресенский район, Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита. Длина масштабного отрезка – 5 мм.

#### Таблица XIV

1 – 2: *Tenuibrachiocrinus domodedovoensis* gen. et sp. nov.

1 – голотип, ПИН, экз. № 5450/502: крона со стороны интеррадиуса CD.

2 – ПИН, экз. № 5450/518: чашечка, 2а – со стороны интеррадиуса CD; 2б – снизу.

Ленинский район, Домодедовский карьер; московский ярус, мячковский горизонт, песковская свита.

3: *Tenuibrachiocrinus erlangeri* gen. et sp. nov.; голотип, ПИН, экз. № 3678/518: 3а – со стороны интеррадиуса CD, 3б – снизу; Воскресенский район, Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

4 – 5: *Sulcatocrinus sinusoides* gen. et sp. nov. 4 – чашечка с проксимальной частью стебля и примибрахиалью, голотип, ПИН, экз. № 5362/39: 4а – снизу, 4б – со стороны интеррадиуса CD; Воскресенский район, Афанасьевский карьер; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита. 5 – частично сохранившаяся крона с проксимальной частью стебля, ПИН, экз. № 5450/500: Коломенский район, Щуровский карьер; московский ярус, мячковский горизонт, коробчеевская свита.

Длина масштабного отрезка – 5 мм (2, 3б, 4) и 10 мм (1, 3а, 5).

#### Таблица XV

##### *Ulocrinus neverovoensis* Mirantsev et Rozhnov, 2011

1 – ПИН, экз. № 5362/1: 1а – чашечка сверху, 1б – сзади, 1в – снизу;

2 – ПИН, экз. № 5348/4: 2а – чашечка сверху, 2б – сзади, 2в – снизу;

3 – ПИН, экз. № 5348/5: крона сбоку.

4 – голотип, ПИН, экз. № 5348/3: крона, 4а – вид со стороны радиальной таблички D, 4б – сзади, 4в – снизу.

5 – ПИН, экз. № 5348/7: крона сзади.

6 – ПИН, экз. № 5348/6: часть кроны сбоку.

7 – ПИН, экз. № 5348/12: чашечка сзади.

8 – ПИН, экз. № 5362/2: крона сзади.

Все экземпляры происходят из отложений неверовской свиты Москвы (отвалы метро: 6, 7, 8) и Московской области (Воскресенский район, Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в

устье р. Медведки: (1, 2, 4, 5) и Афанасьевский карьер (3)). Длина масштабного отрезка 10 мм (1-6) и 2 мм (7-8).

#### Таблица XVI

1–2: *Ulocrinus karchevskyi* Mirantsev et Rozhnov, 2011: 1– голотип, ПИН, экз. № 5348/1, 1а – крона сбоку, 1б – снизу, 1в – со стороны интеррадиуса CD, 1г – увеличенный фрагмент, показывающий цисту с одиночным отверстием; 2 – ПИН, экз. № 5348/2, 2а – крона со стороны интеррадиуса CD, 2б – снизу. Воскресенский район, Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

3 - *Ulocrinus grishini* Mirantsev et Rozhnov, 2011, голотип (а) и паратип (б) экз. ПИН, № 5362/3; Владимирская область, окрестности г. Ковров, Мелеховский карьер; гжельский ярус, ногинский горизонт.

Длина масштабного отрезка 10 мм (для фиг. 1г длина линейки 5 мм).

#### Таблица XVII

##### *Arographiocrinus gracilis* sp. nov.

1 – ПИН, экз. № 5450/200: аберрантная крона: а – вид снизу, б – вид со стороны интеррадиуса ?AB (справа вверху расположена небольшая крона ?*Voskresenskiocrinus*).

2 – голотип, ПИН, экз. № 5450/201: крона, вид со стороны радиуса С.

Воскресенский район, Афанасьевский карьер; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

#### Таблица XVIII

1: *Texacrinus schmitowi* (Yakovlev, 1956) n. comb., ПИН, экз. № 3678/742, чашечка, а – сверху, б – снизу, в – со стороны интеррадиуса CD. Воскресенский район, Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

2: *Texacrinus peskensis* sp. nov., голотип, ПИН, экз. № 5348/78, чашечка, а – сверху, б – снизу, в – со стороны интеррадиуса CD. Коломенский район, Песковский карьер около ст. Конев Бор; московский ярус, мячковский горизонт, ?песковская свита.

3 – 4: *Arographiocrinus gracilis* sp. nov., 3 – ПИН, экз. № 5450/203, чашечка, а – сверху, б – снизу, в – со стороны интеррадиуса CD. 4 – ПИН, экз. № 5348/91, чашечка, а – сверху, б – снизу, в – со стороны интеррадиуса CD Воскресенский район, Афанасьевский карьер; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

Длина масштабного отрезка – 2 мм.

#### Таблица XIX

*Texacrinus schmitowi* (Yakovlev, 1956) n. comb.

1 – ПИН, экз. № 5362/50: крона: а – со стороны интеррадиуса CD, б – со стороны интеррадиуса EA;

2 – ПИН, экз. № 5348/76: крона: а – со стороны радиуса A, б – со стороны интеррадиуса CD;

3 – ПИН, экз. № 5348/70: частично сохранившаяся крона, со стороны интеррадиуса CD;

4 – ПИН, экз. № 5348/74: частично сохранившаяся крона, со стороны интеррадиуса CD.

Отвалы метро; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

Таблица XX

*Sukhanovocrinus afanasievoensis* gen. et sp. nov.

1 – ПИН, экз. № 5450/45: крона, а – со стороны интеррадиуса CD, б – со стороны радиуса A, в – снизу.

2 – ПИН, экз. № 5348/184: крона, а – со стороны радиуса A, б – со стороны интеррадиуса CD, в – снизу.

3 – ПИН, экз. № 5348/181: крона, со стороны интеррадиуса EA.

4 – ПИН, экз. № 5348/187: чашечка, а – сверху, б – со стороны интеррадиуса CD, в – снизу.

5 – ПИН, экз. № 5450/55: крона, ?со стороны радиуса A.

6 – голотип, ПИН, экз. № 5450/50: крона, со стороны радиуса A.

Московская область, Воскресенский район, Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки (2, 3, 5), Афанасьевский карьер (1, 4, 6,); верхний карбон; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита. Длина масштабного отрезка – 2 мм (1-4), 5 мм (6), 10 мм (5).

Таблица XXI

*Aesiocrinus* sp.

1 – ПИН, экз. № 3678/517: чашечка с проксимальными брахиалиями, а – вид со стороны интеррадиуса CD, б – вид со стороны интеррадиуса EA, в – сверху, г - снизу.

2 – ПИН, экз. № 5348/101: чашечка с проксимальными брахиалиями, а – вид со стороны интеррадиуса CD, б – вид со стороны радиуса A, в – сверху, г - снизу.

*Aesiocrinus patens* (Trautschold, 1867)

3 – ПИН, экз. № 5348/99: две частично сохранившиеся кроны с проксимальными частями стеблей.

Московская область, Воскресенский район, Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки (1), ст. Чертановская, отвалы шахт Серпуховского радиуса Московского метрополитена (2-3); верхний карбон; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

#### Таблица XXII

##### *Halogetocrinus yakovlevi* sp. nov.

1 – ПИН, экз. № 137/30-а: крона, вид со стороны интеррадиуса CD.

2 – ПИН, экз. № 5362/69: крона.

3 – ПИН, экз. № 5362/70: крона.

Московская область, Раменский район, Мячково (1); Воскресенский район, Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки (2); Рязанская область, Касимовский район, Касимовский карьер (3); верхний карбон; касимовский ярус, кривякинский горизонт, суворовская свита (1); хамовнический горизонт, неверовская свита (2-3). Длина масштабного отрезка – 5 мм.

#### Таблица XXIII

##### *Halogetocrinus yakovlevi* sp. nov.

1 – ПИН, экз. № 5362/68: чашечка, а - вид со стороны интеррадиуса CD, б - снизу.

##### *Syzigobrachiocrinus ramulosus* gen. et sp. nov.

2 – ПИН, экз. № 5348/82: крона небольшого экземпляра, со стороны интеррадиуса CD.

3 – ПИН, экз. № 5348/85: чашечка небольшого экземпляра (инфрабазальный венчик отсутствует), а – сверху, б – со стороны интеррадиуса EA, в – со стороны интетрадиуса CD.

4 – ПИН, экз. № 5362/61: чашечка крупного экземпляра (инфрабазальный венчик отсутствует), а – сверху, б – со стороны интеррадиуса CD, в – снизу.

Московская область, Воскресенский район, Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки (2-3); Афанасьевский карьер (1, 4); верхний карбон; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита. Длина масштабного отрезка – 1 мм (3), 2 мм (1, 4), 5 мм (2).

#### Таблица XXIV

##### *Allosocrinus ivanovi* (Yakovlev, 1956) n. comb.

1 – ПИН, экз. № 3678/810: деформированная чашечка с хорошо сохранившейся скульптурой, а – вид со стороны радиуса A, б – вид со стороны интеррадиуса CD.

2 – ПИН, экз. № 5348/79: деформированная чашечка, вид со стороны радиуса E.

3 – ПИН, экз. № 3678/811: сочленованная поверхность первой брахиалии.

4 – ПИН, экз. № 3678/787: чашечка, а – вид со стороны интеррадиуса CD, б – снизу, в – сверху.

5 – ПИН, экз. № 3678/601: частично сохранившаяся крона, вид снизу.

Московская область, Воскресенский район, Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки (1, 3-5), Афанасьевский карьер (2); верхний карбон; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита. Длина масштабного отрезка – 5 мм.

#### Таблица XXV

##### *Neotaxocrinus arendti* Mirantsev, 2012

1 – ПИН, экз. № 5362/20: крона; отвалы метро г. Москвы; 1а – вид со стороны интеррадиуса DE, 1б – вид со стороны радиуса В.

2 – ПИН, экз. № 5348/27: крона; отвалы метро г. Москвы; 2а – вид снизу, 2б – сзади, 2в – частично сохранившийся тегмен.

3 – голотип, ПИН, экз. № 5362/19: крона; Афанасьевский карьер; 3а – вид снизу, 3б – вид сверху, 3в – участок, с сохранившейся анальной трубкой.

Верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита; длина линейки 5 мм (из: Миранцев, 2012).

#### Таблица XXVI

##### *Neotaxocrinus arendti* Mirantsev, 2012

1 – ПИН, экз. № 5348/29: частично сохранившаяся крона, вид со стороны радиуса ?А; станция Шиферная, отвалы карьера.

2 – ПИН, экз. № 5348/28; дистальная часть кроны сбоку; отвалы метро.

3 – ПИН, экз. № 5362/21: частично сохранившаяся чашечка без базальных и анальных табличек с 3 члениками руки и стеблем; ?отвалы метро.

4 – ПИН, экз. № 3678/460: частично сохранившаяся крона молодой формы, вид со стороны интеррадиуса DE; станция Шиферная, отвалы карьера.

5 – ПИН, экз. № 3678/580: частично сохранившаяся крона ювенильной формы, вид со стороны радиуса ?Е; станция Шиферная, отвалы карьера.

6 – ПИН, экз. № 5348/26: частично сохранившаяся крона; Афанасьевский карьер; ба – увеличенный участок со следами регенерации руки, бб – общий вид со стороны радиуса А.

Верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита; длина линейки 5 мм, кроме фиг. 3; для фиг. 3 длина линейки 10 мм (из: Миранцев, 2012).

## Таблица XXVII

### Прижизненные деформации на кронах и стеблях морских лилий из отложений неверовской свиты

1 – ПИН, экз. № 5348/164: *Cromyocrinus simplex* Trautschold, 1867, чашечка с цистами и следами сверлений; вид снизу.

2 – ПИН, экз. № 5348/166: *Cromyocrinus simplex* Trautschold, 1867, фрагмент стебля с многочисленными цистами и следами сверлений.

3 – ПИН, экз. № 5348/165: *Cromyocrinus simplex* Trautschold, 1867, деформированная чашечка с цистами и следами сверлений; вид со стороны радиуса В.

4 – ПИН, экз. № 5348/168: *Trautscholdicrinus miloradowitschi* Yakovlev et Ivanov in Yakovlev, 1939; чашечка с проксимальными частями рук со стороны интеррадиуса CD; на правой ПBr-1 в радиусе С присутствует прижизненное повреждение в виде цисты.

5 – ПИН, экз. № 5348/169: *Trautscholdicrinus miloradowitschi* Yakovlev et Ivanov in Yakovlev, 1939; чашечка с ?прижизненной перфорацией между радиальной табличкой D, базальной CD и анальной табличкой X.

6 – ПИН, экз. № 3678/544: *Mooreocrinus geminatus* (Trautschold, 1867), чашечка с проксимальными частями рук со стороны радиуса D; на обеих секундибрахиалиях в радиусе D присутствуют повреждения в виде цист с щелевидными углублениями и расположенными внутри отверстиями (?ямками).

7 – ПИН, экз. № 3678/408: *Mooreocrinus geminatus* (Trautschold, 1867), чашечка с проксимальными частями рук со стороны интеррадиуса CD; на левой ПBr-2 в радиусе С присутствует повреждения в виде цисты с щелевидным углублением и расположенными внутри отверстиями (?ямками).

Московская область, Воскресенский район (1-3: Афанасьевский карьер; 4-7: Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки), верхний карбон; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита. Длина масштабного отрезка – 5 мм.

## Таблица XXVIII

1 – ПИН, экз. № 5450/1494: стебель криноидеи с многочисленными перфорациями.

2–6 – ПИН, экз. № 5450/1503: *Cromyocrinus simplex* Trautschold, 1867, брахиалии и таблички чашечки от одной особи криноидеи с разными повреждениями; 2 – ПИН, экз. № 5450/1503-7, фрагмент руки с повреждениями *Schizoproboscina*, циста с двумя сквозными отверстиями видна вверху, фрагмент второй цисты с одним отверстием сохранился в дистальной части (2а – вид изнутри; 2б – вид сбоку); 3 – фрагмент руки в поперечном расколе; видны заметные утолщения стереома и сквозное отверстие от *Schizoproboscina* (3а – ПИН, экз.

№ 5450/1503-4; 3б – ПИН, экз. № 5450/1503-5); 4 – ПИН, экз. № 5450/1503-1, радиальная табличка со следами перфораций (в правой нижней части); 5 – ПИН, экз. № 5450/1503-2, базальная табличка со сквозным сверлением на границе таблички (показано стрелкой); 6 – ПИН, экз. № 5450/1503-3, базальная табличка с двумя следами перфораций.

7 – ПИН, экз. № 5450/1493: брахиаль криноидеи с крупной цистой и двумя сквозными отверстиями от *Schizoproboscina* (7а – вид снаружи; 7б – вид изнутри).

8 – ПИН, экз. № 5450/1502: стебель морской лилии с сохранившимся фосфатным скелетом *Phosphannulus*.

9 – ПИН, экз. № 5450/1495: прикрепительное образование морской лилии (?*Neotaxocrinus*), расположенное на фенестеллидной мшанке.

Московская область, Воскресенский район, Афанасьевский карьер; верхний карбон; касимовский ярус, кревьякинский горизонт, воскресенская свита (2-6); хамовнический горизонт, неверовская свита (1, 7, 8, 9). Длина масштабного отрезка – 2 мм.

#### Таблица XXIX

Чашечка *Sukhanovocrinus afanasievoensis* gen. et sp. nov. с проксимальными частями рук и прижизненными следами сверления усоногих *Vascomella* sp. (экз. ПИН, № 5450/44); 1а – со стороны интеррадиуса CD, 1б – со стороны интеррадиуса BC, 1в – со стороны радиуса A, 1г – со стороны радиуса E; верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита, Афанасьевский карьер. Длина масштабного отрезка – 2 мм.

#### Таблица XXX

##### Ассоциации криноидей и платицератид

из каменноугольных отложений Подмосковского бассейна:

1 – ПИН, экз. № 5362/79: чашечка *Cromyocrinus simplex* Trautschold, 1867 с концентрическими следами прикрепления, оставленными платицератидой; а – со стороны радиуса D; б – со стороны анального интеррадиуса CD.

2 – ПИН, экз. № 5348/159: чашечка *Cromyocrinus simplex* Trautschold, 1867 с прикрепленной раковиной *Platyceras parasiticum* (Trautschold, 1867); а – со стороны радиуса E; б – со стороны анального интеррадиуса CD. На чашечке присутствуют следы сверлений.

3 – ПИН, экз. № 5348/155: чашечка *Cromyocrinus simplex* Trautschold, 1867 со стороны анального интеррадиуса CD (примечание: отсутствуют следы апертуры платицератиды).

4 – ПИН, экз. № 3678/479: чашечка *Cromyocrinus simplex* Trautschold, 1867 с деформациями стереома в области анальных табличек, оставленными вследствие длительного пребывания платицераса; вид со стороны анального интеррадиуса CD.

5 – ПИН, экз. № 5450/205: крона *Trautscholdicrinus miloradowitschi* Yakovlev et Ivanov in Yakovlev, 1939 с прикрепленной к анальному мешку раковины *Platyceras* sp. (контур сохранившейся раковины гастроподы показан рядом).

6 – ПИН, экз. № 5450/35: тегмен *Brabeocrinus medvedkaensis* gen. et sp. nov. с прикрепленной к анальному мешку раковины *Platyceras* sp. (контур сохранившейся раковины гастроподы показан рядом).

Московская область, Коломенский район (4 – Пески), средний карбон, московский ярус; мячковский горизонт, домодедовская свита; Воскресенский район (?1, 5, 6 – Афанасьевский карьер; 2, 3 – Ст. Шиферная, уничтоженный карьер в устье р. Медведки), верхний карбон; касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита.

#### Таблица XXXI

Аберрантные экземпляры верхнекаменноугольных морских лилий из Подмосковского бассейна:

1 – ПИН, экз. № 5348/42: *Mooreocrinus geminatus* (Trautschold, 1867), чашечка с необычным разрастанием анальной ареи; 1а – сбоку, со стороны интеррадиуса DE, 1б – сбоку, со стороны интеррадиуса BC, 1в – сбоку, со стороны анального интеррадиуса CD, 1г – снизу, 1д – сверху. Верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита, ст. Шиферная;

2 – ПИН, экз. № 137/23: *Aesiocrinus patens* (Trautschold, 1867), чашечка снизу, шестирукий экземпляр, в базальном венчике ?шесть табличек, в радиальном венчике – семь табличек (первая дополнительная радиаль с рукой расположена между анальными табличками и радиалью С, вторая дополнительная радиаль без руки (?нижняя радиальная Е) расположена между радиальями А и Е), в состав чашечки вошли также две вышележащие таблички анального интеррадиуса; Верхний карбон, касимовский ярус, кривякинский горизонт, суворовская свита, с. Мячково (из: Rozhnov, Mirantsev, 2014).

#### Таблица XXXII

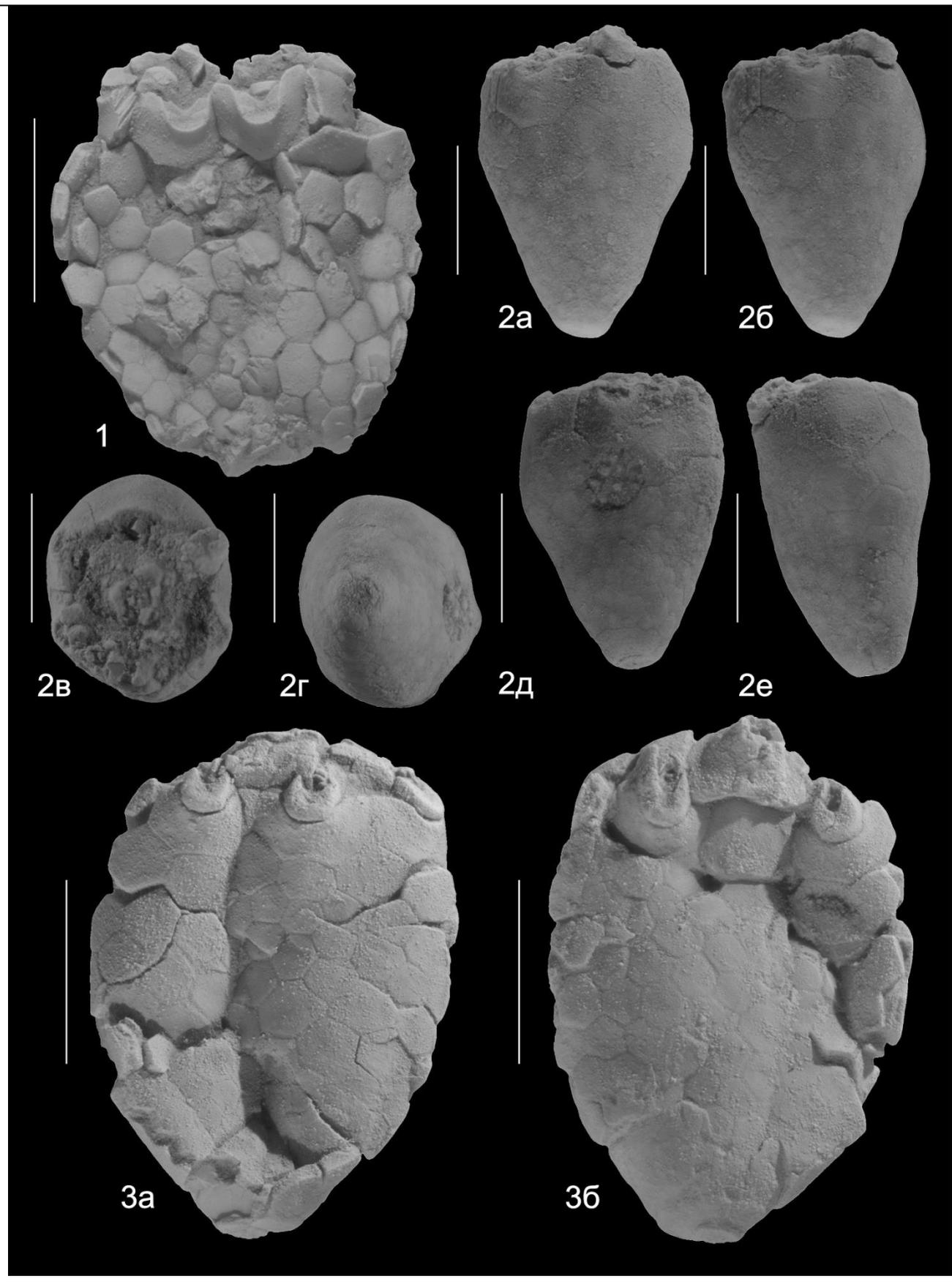
Аберрантные экземпляры верхнекаменноугольных морских лилий из Подмосковского бассейна:

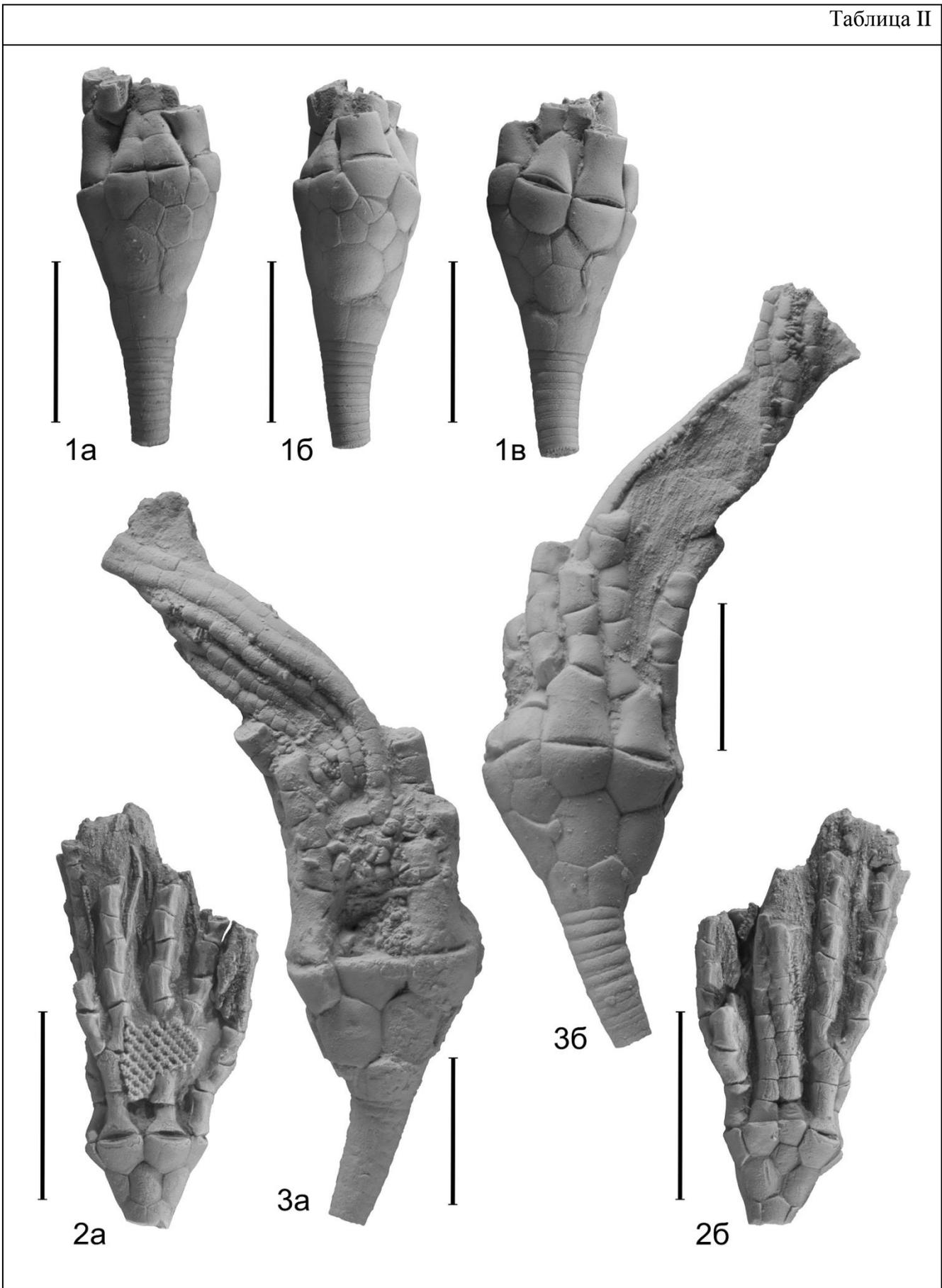
1 – 3: *Mooreocrinus geminatus* (Trautschold, 1867). 1 – ПИН, экз. № 5348/45: чашечка, сбоку, со стороны анального интеррадиуса, между базальными CD и DE и радиалью D располагается нижняя радиаль D, радиаль D при этом несколько уменьшена в размере, в состав чашечки также вошли вышележащая четвертая анальная табличка. 2 – ПИН, экз. № 5348/35, чашечка, сбоку, со стороны радиуса А, отсутствует базаль AE, радиаль А контактирует с инфрабазальными табличками А и Е, инфрабазальный венчик несколько увеличен. 3 – ПИН, экз.

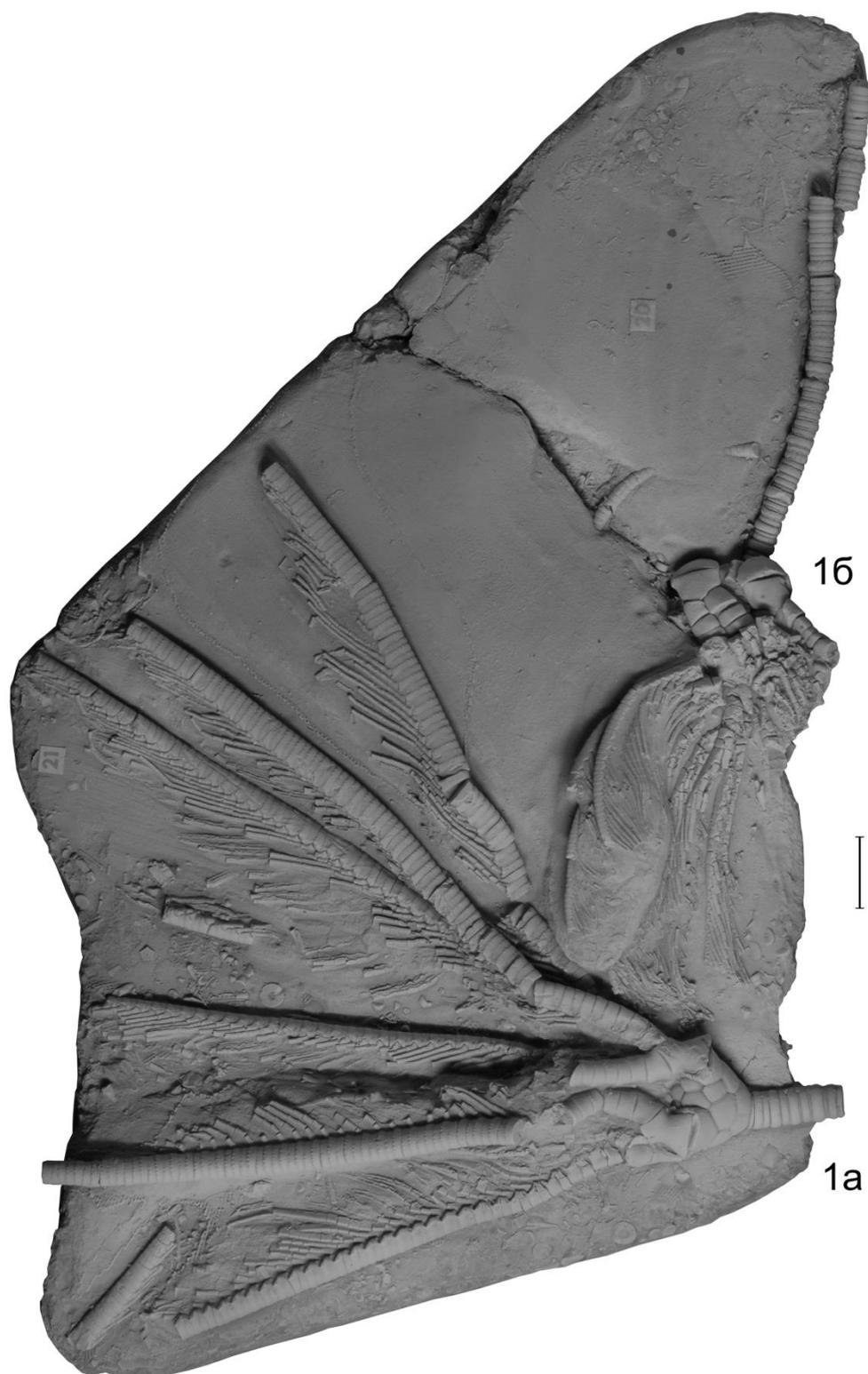
№ 5348/39, чашечка, сбоку, со стороны анального интеррадиуса, инфрабазаль С увеличена, в базальном венчике шесть табличек, шестая - ?радианальная.

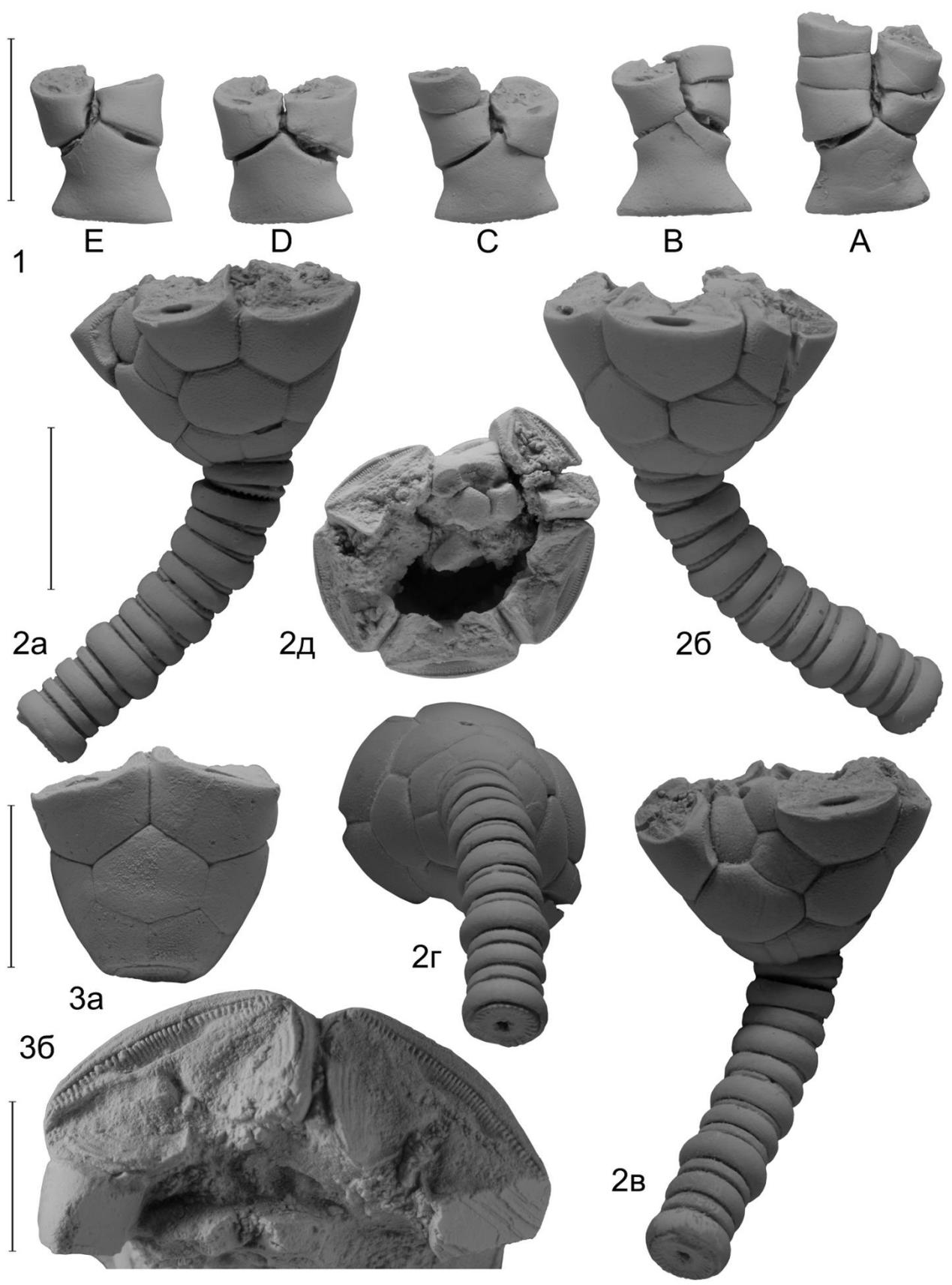
4 – ПИН, экз. № 3678/591: *Ulocrinus neverovoensis* Mirantsev et Rozhnov, 2011, а – сбоку, со стороны интеррадиуса DE, б – снизу, отсутствует базаль AE, в инфрабазальном венчике четыре таблички: D – редуцирована, C – увеличена, A и E слиты.

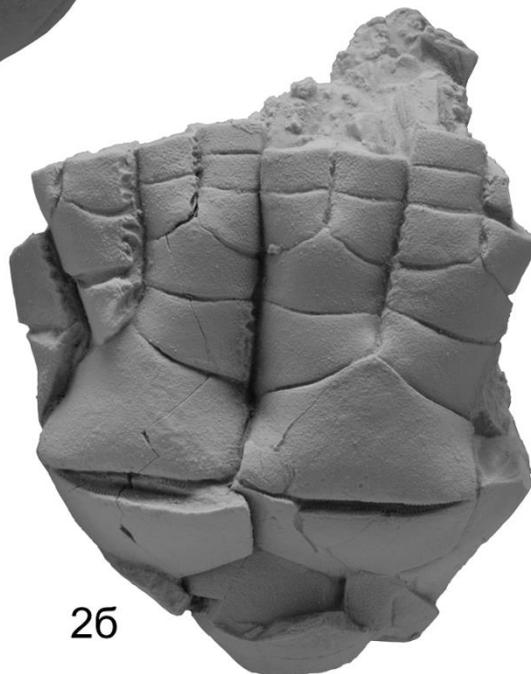
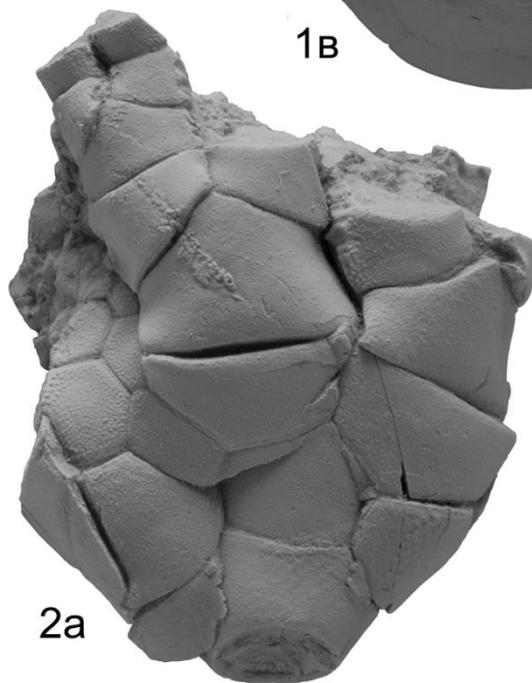
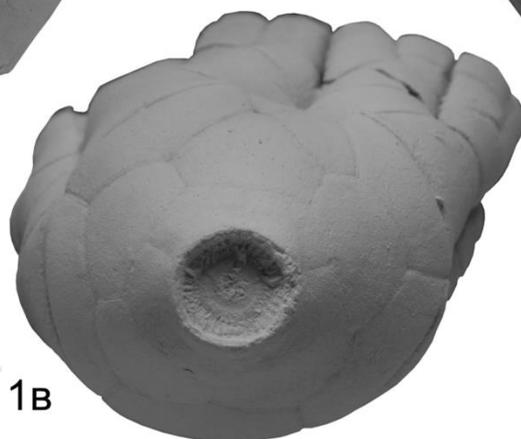
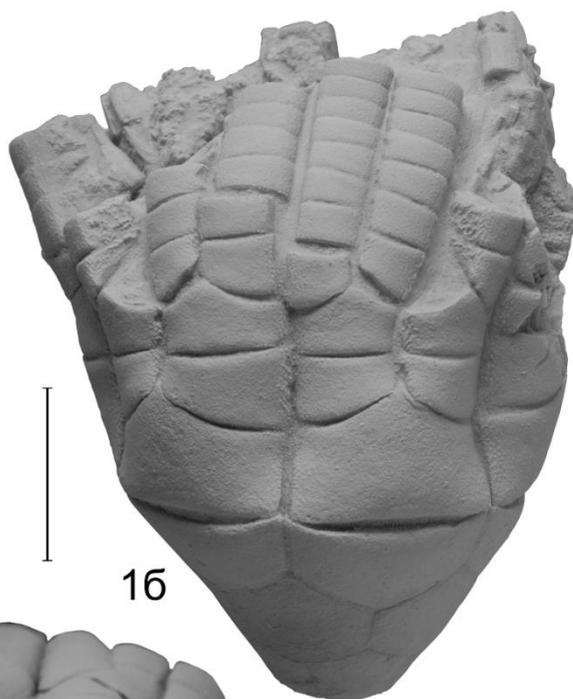
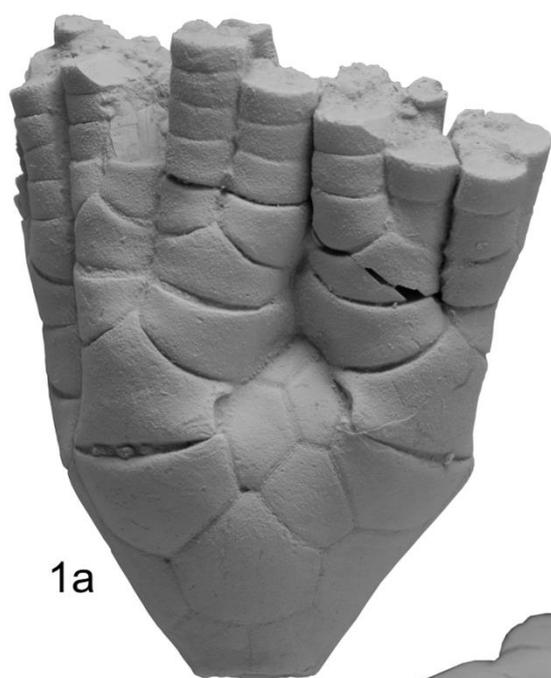
Верхний карбон, касимовский ярус, хамовнический горизонт, неверовская свита, ст. Шиферная (из: Rozhnov, Mirantsev, 2014).

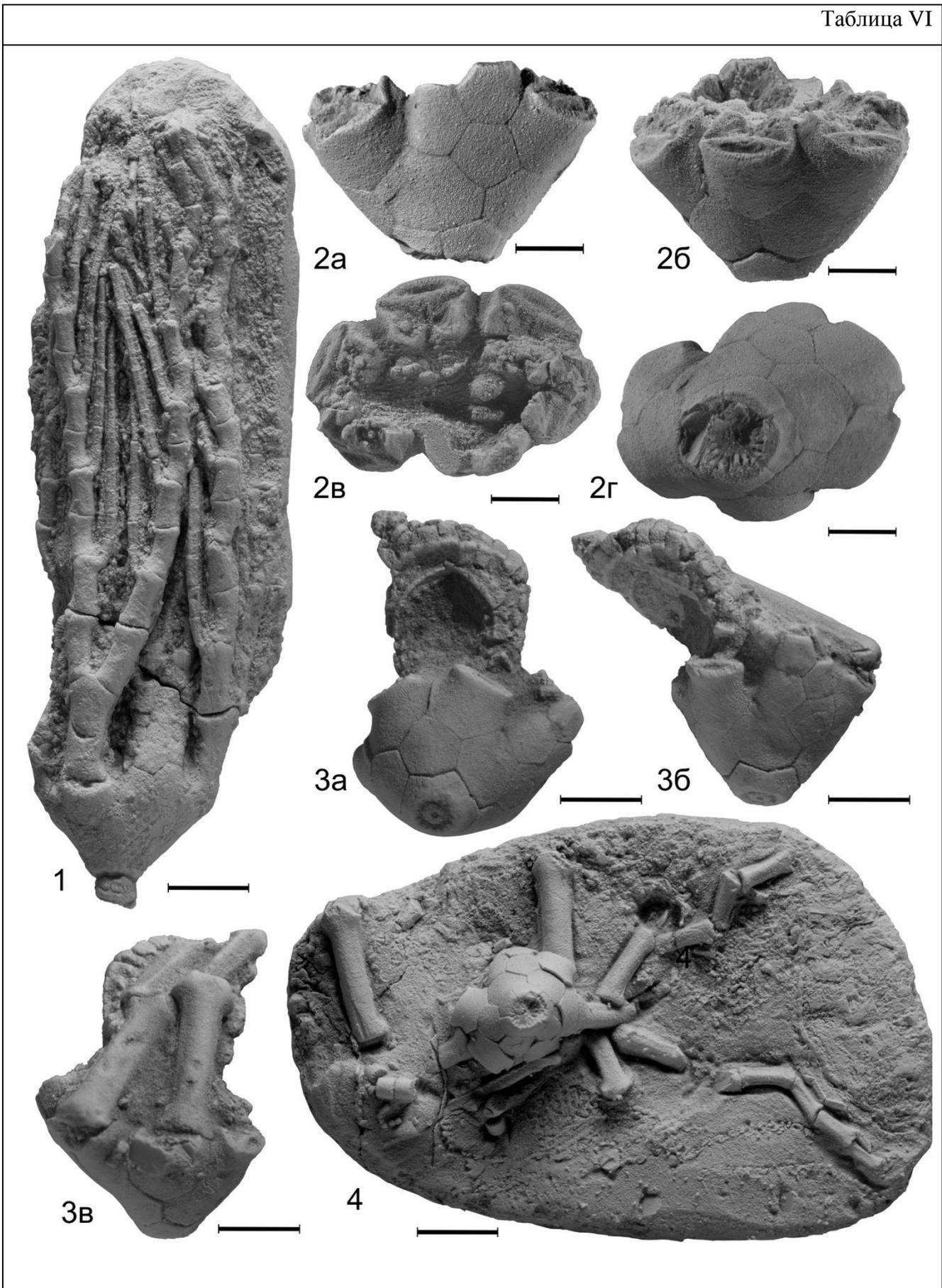


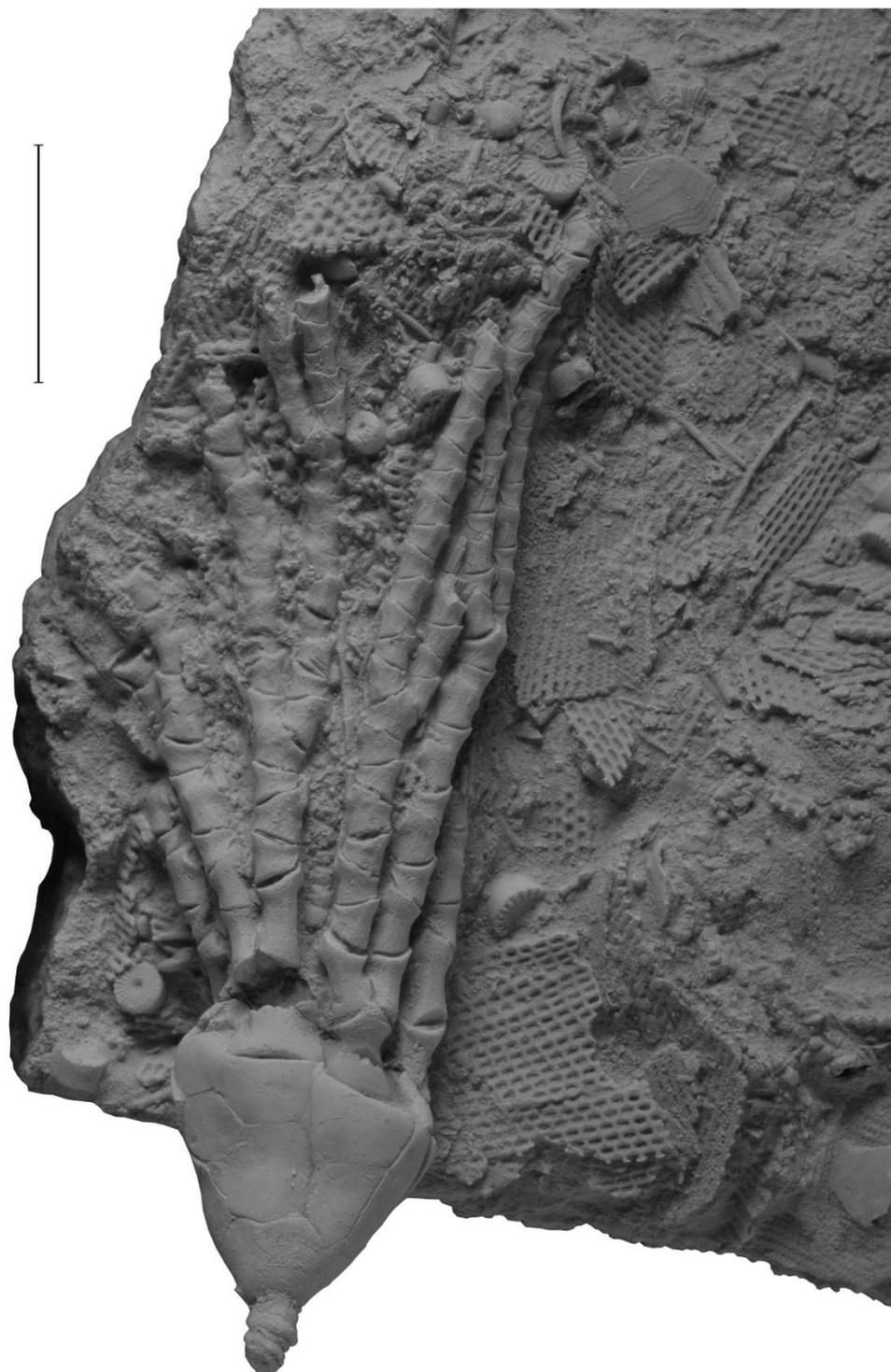


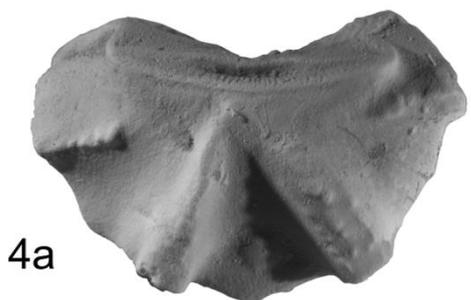
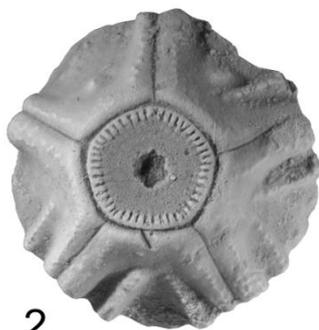
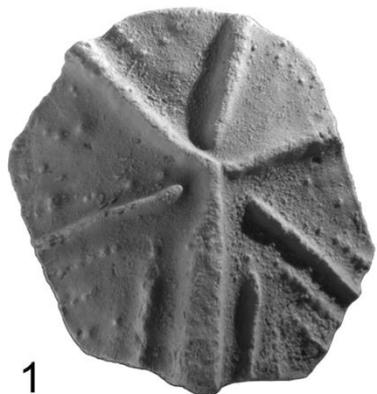


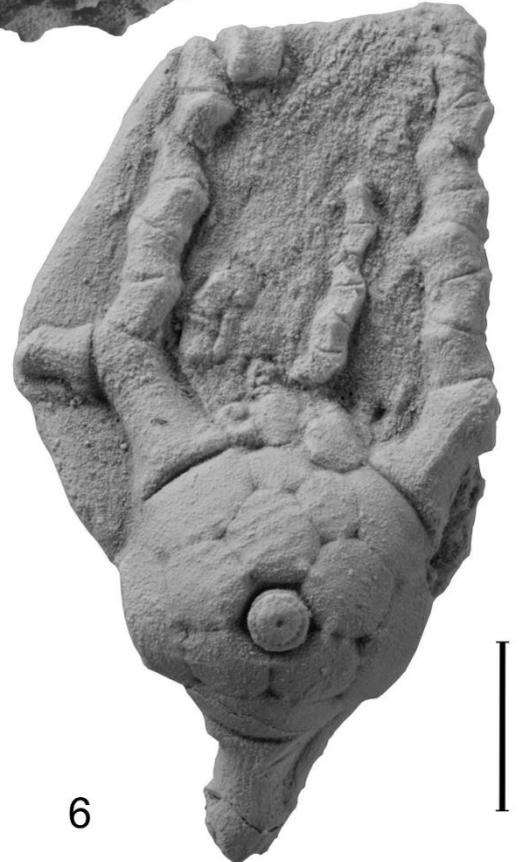
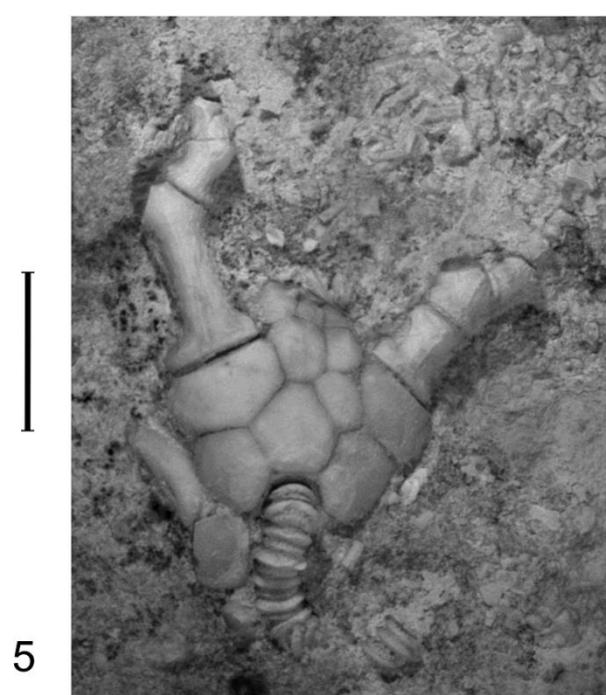
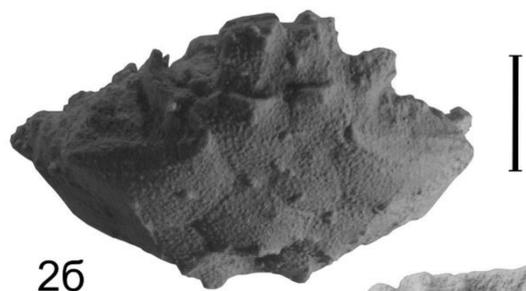
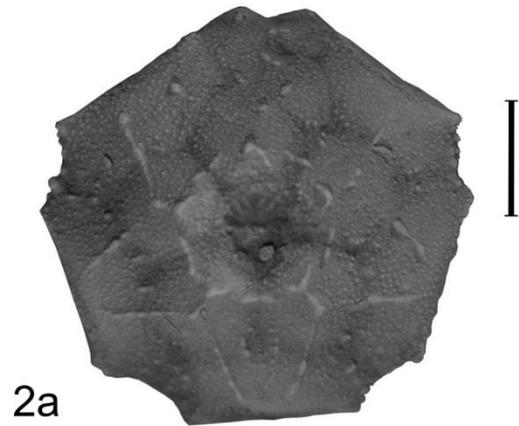
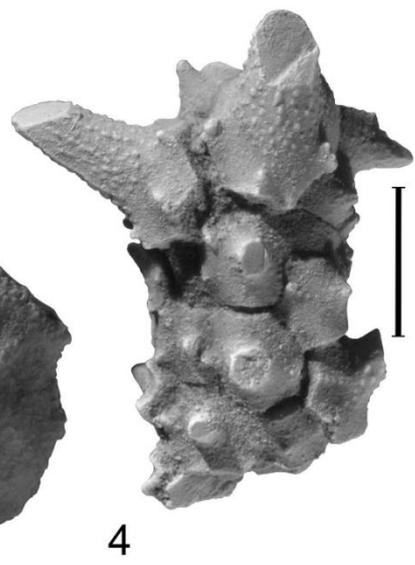
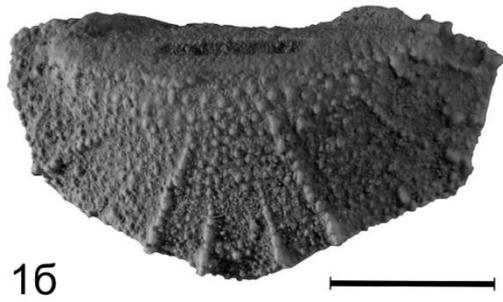


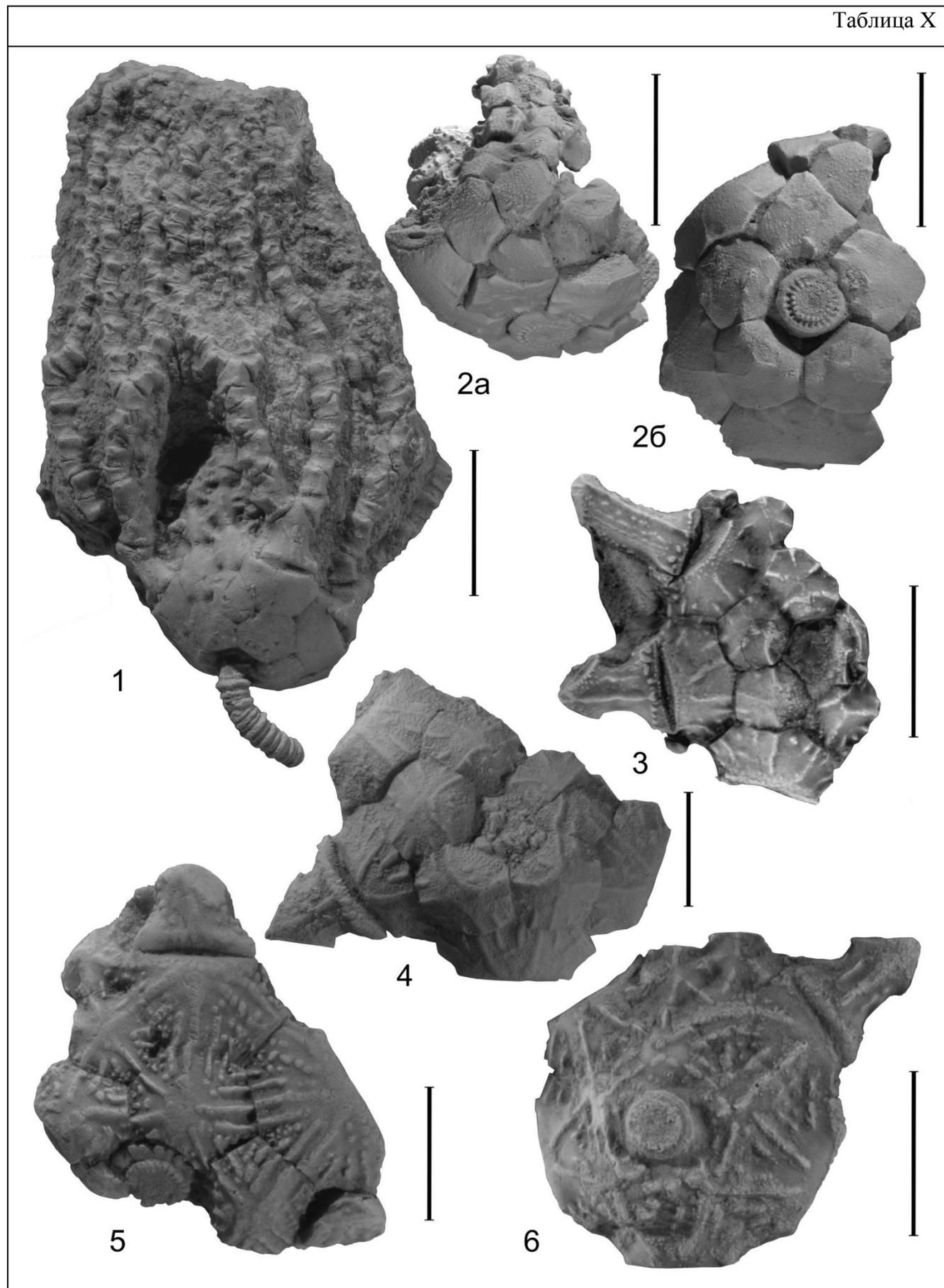


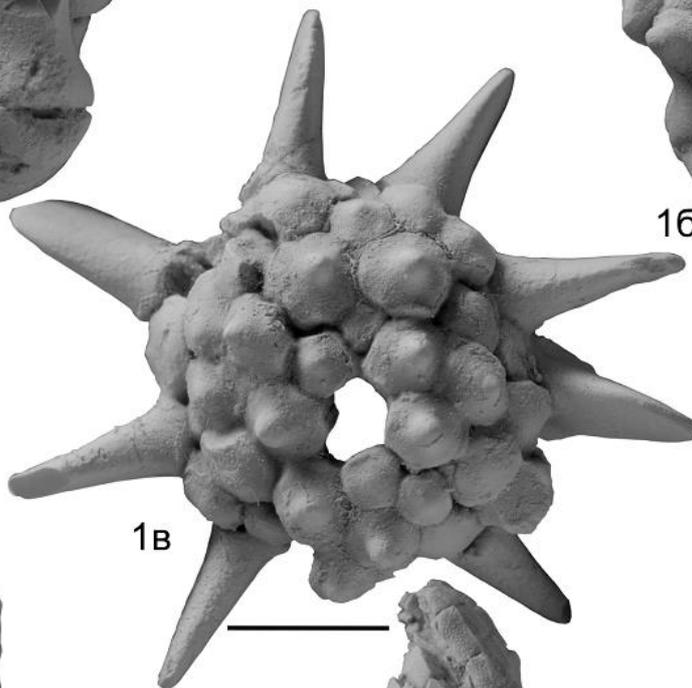
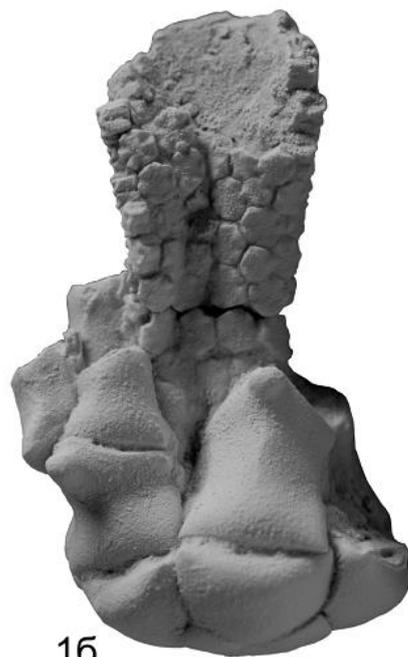


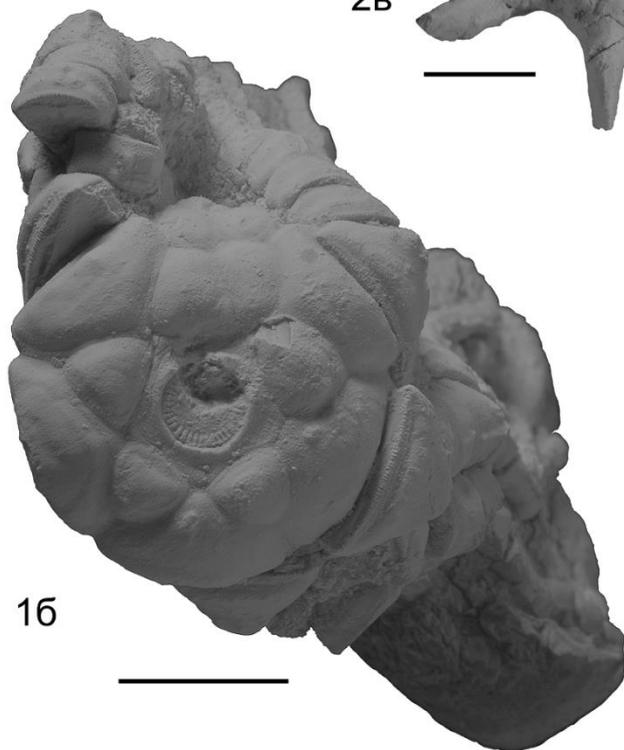
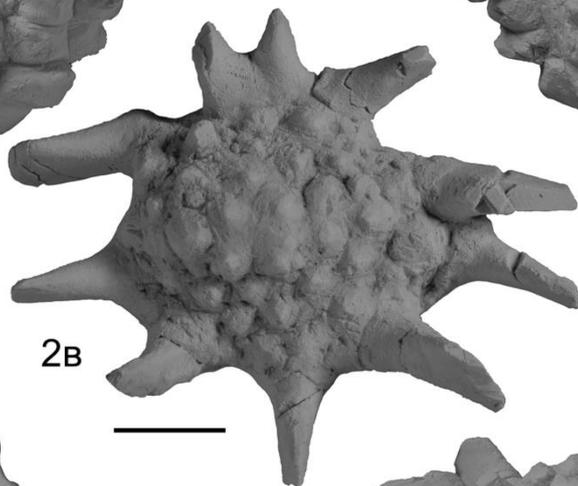
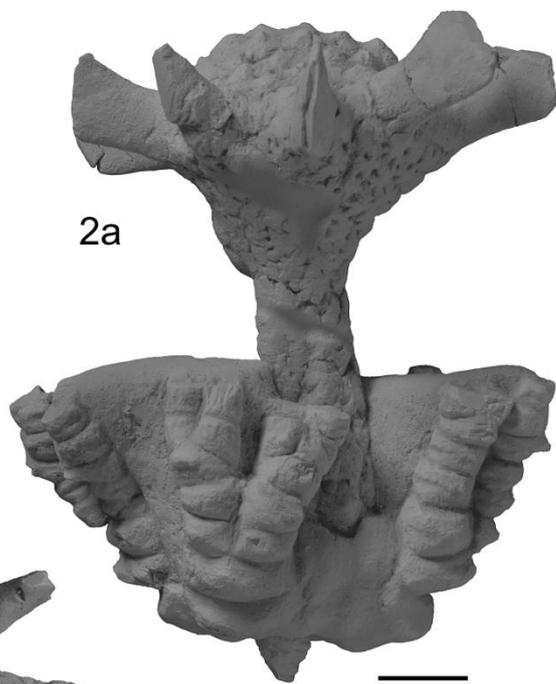


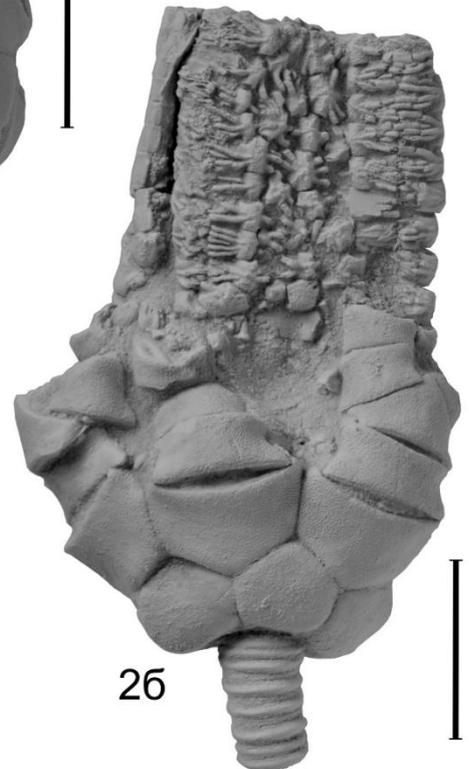
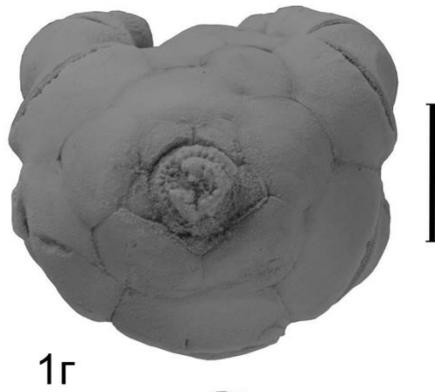
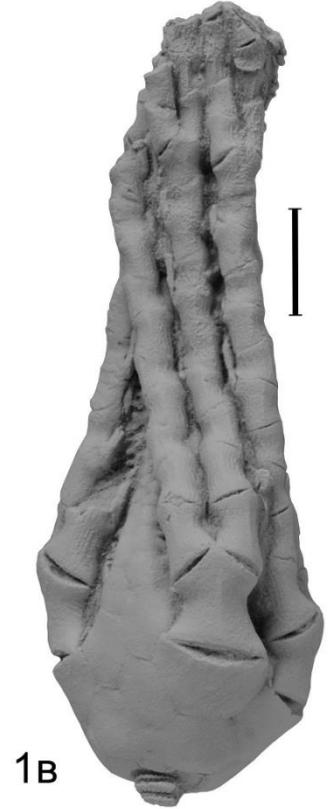
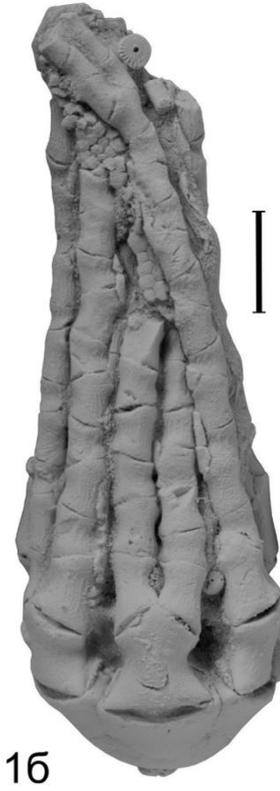
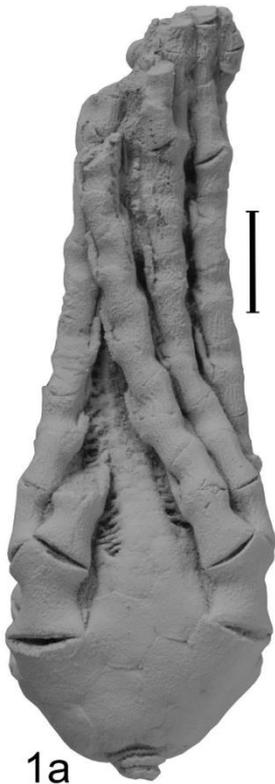






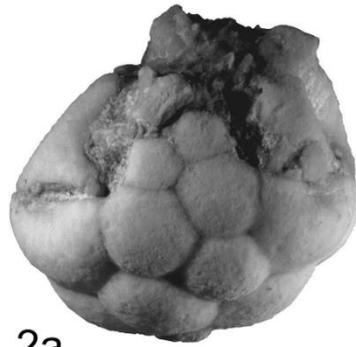








1



2a



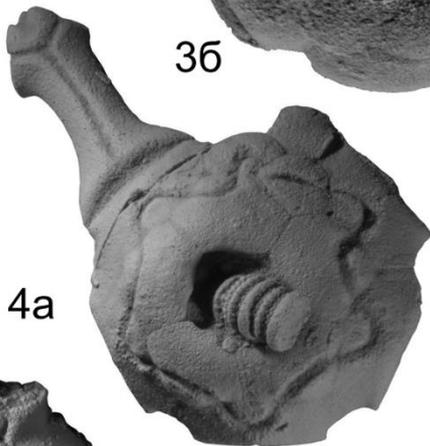
26



3a



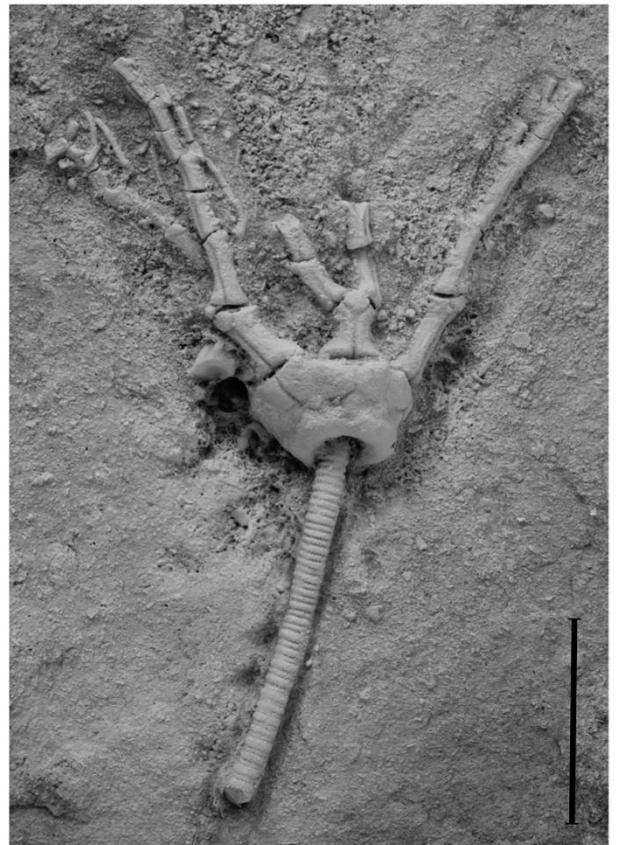
36



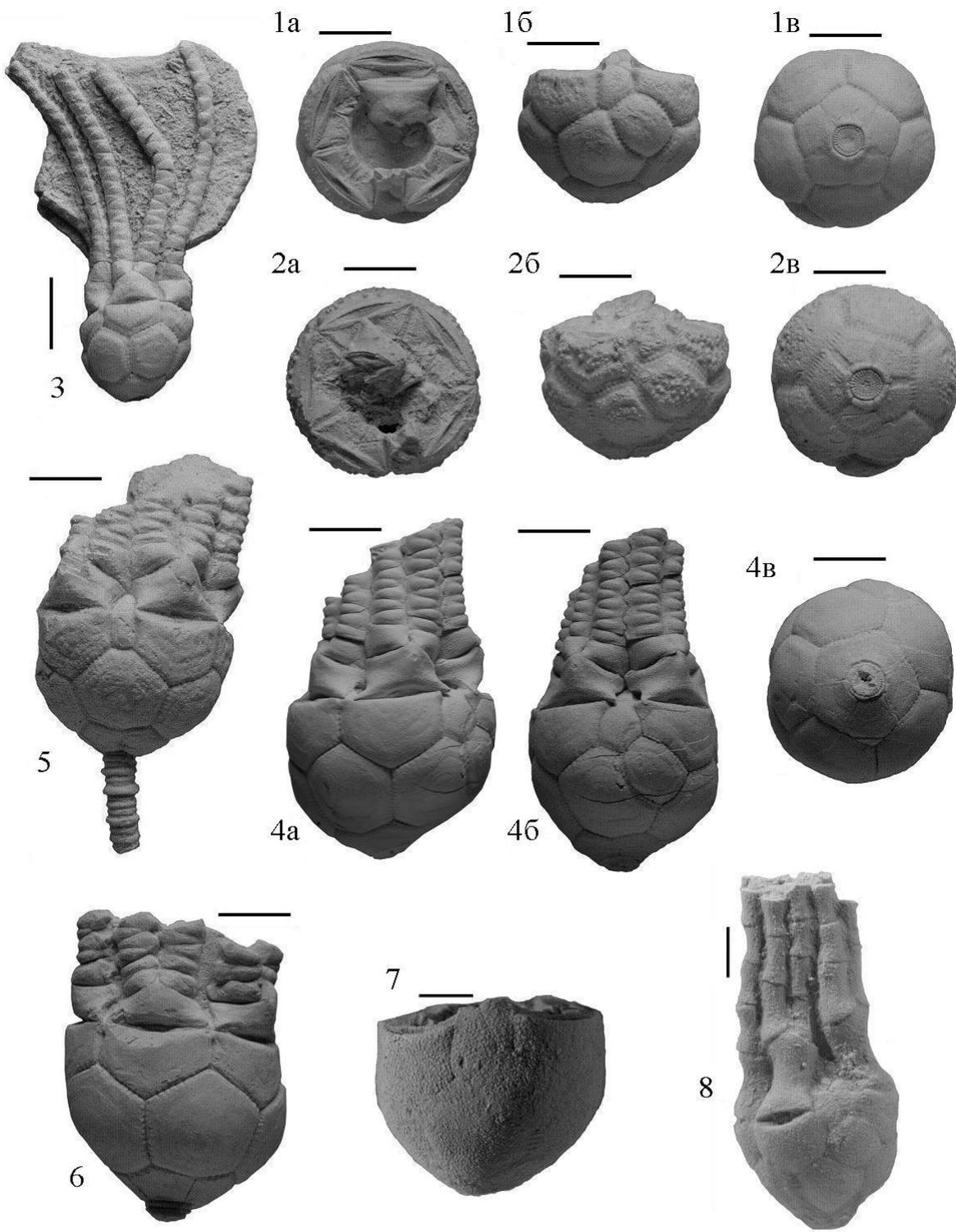
4a



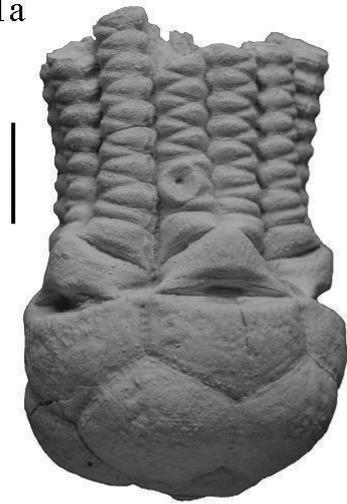
46



5



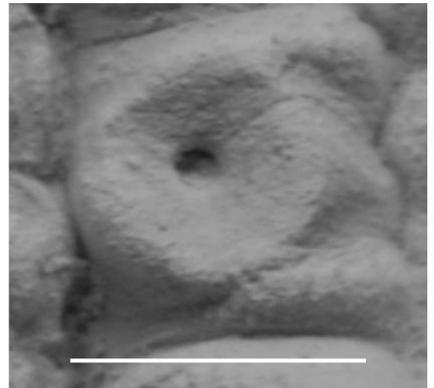
1a



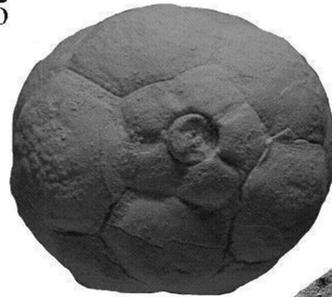
2б



1г



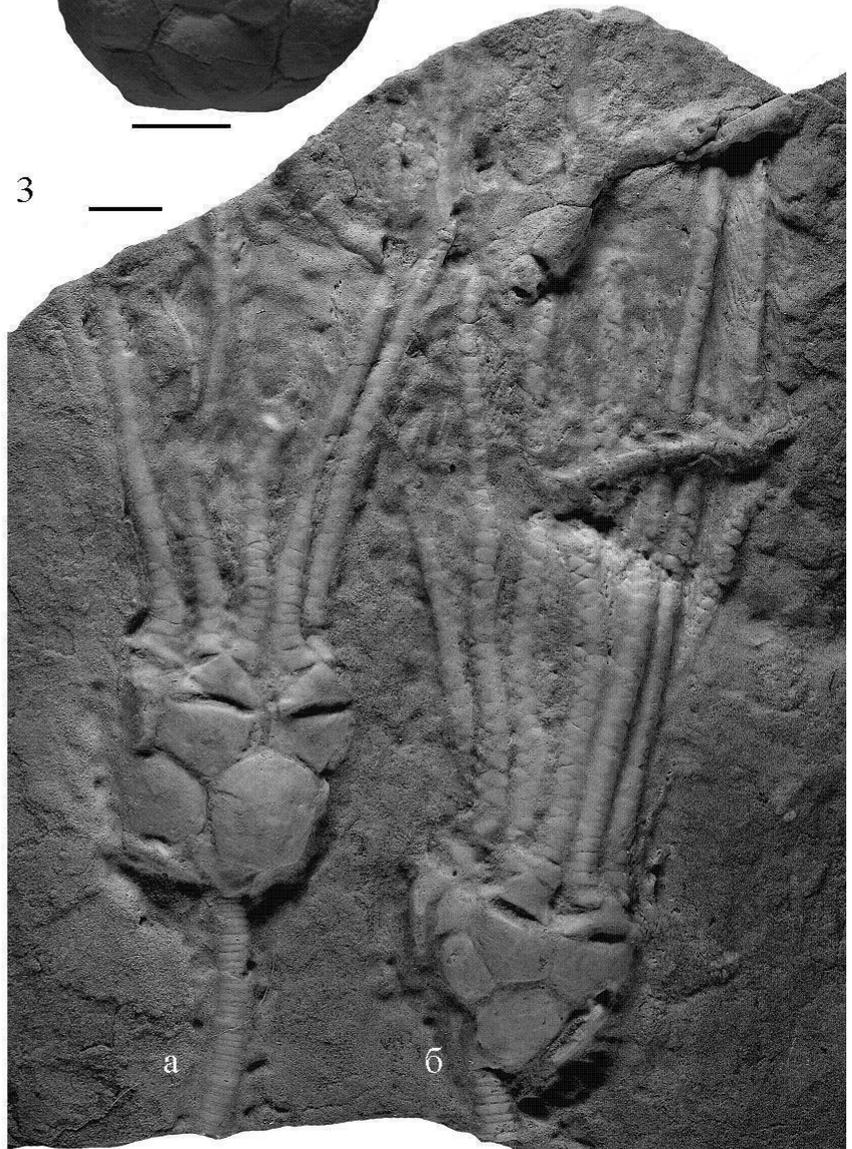
1б



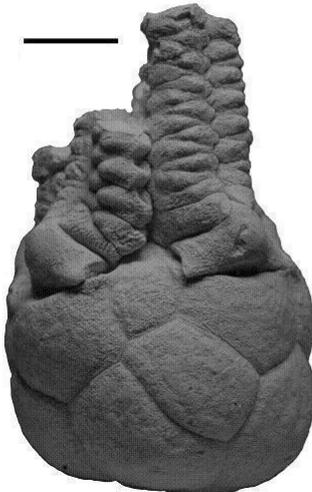
1в

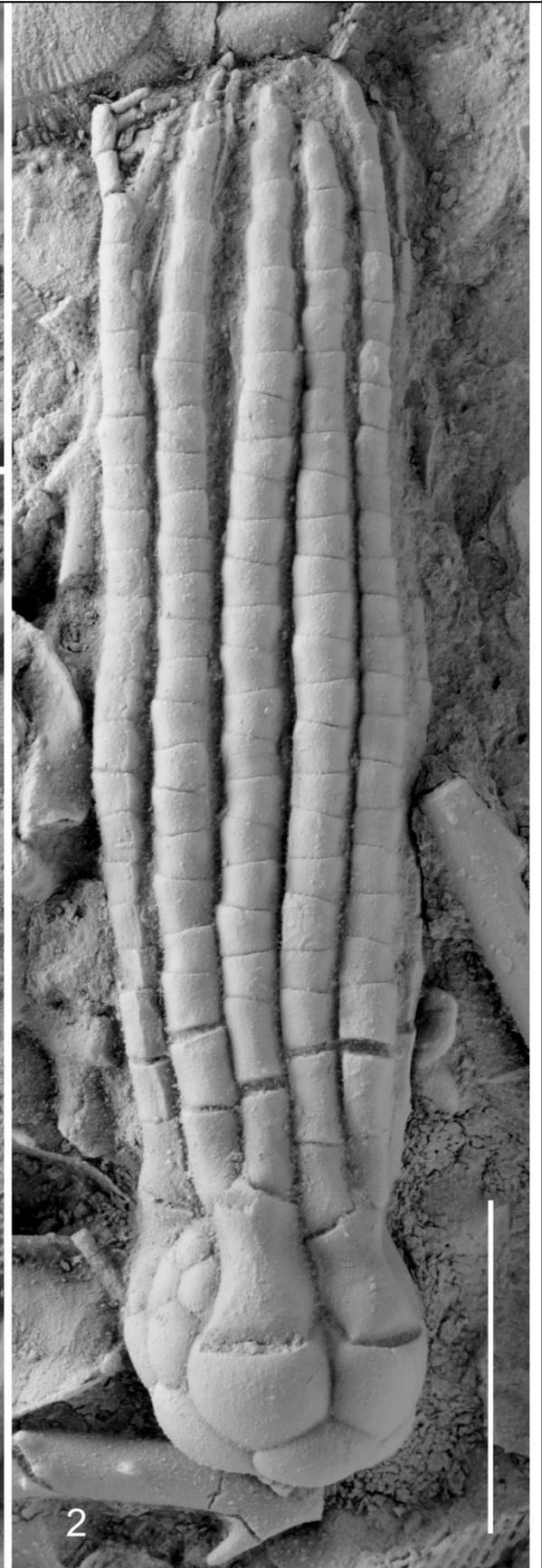


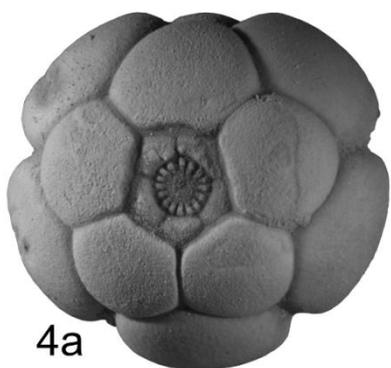
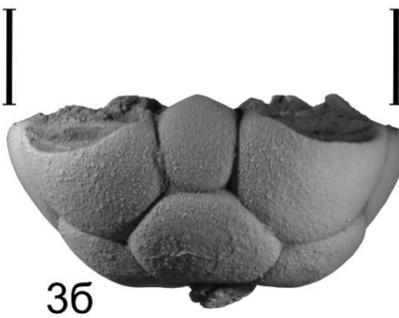
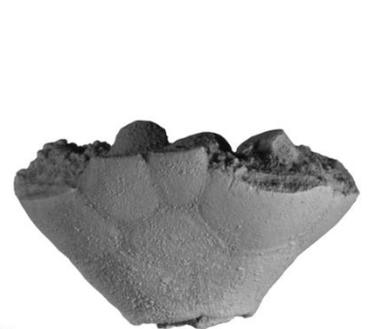
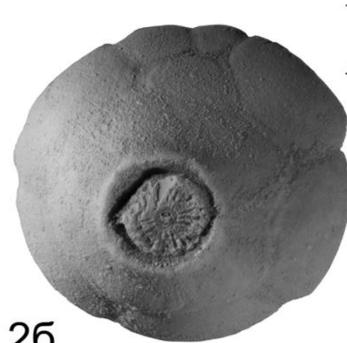
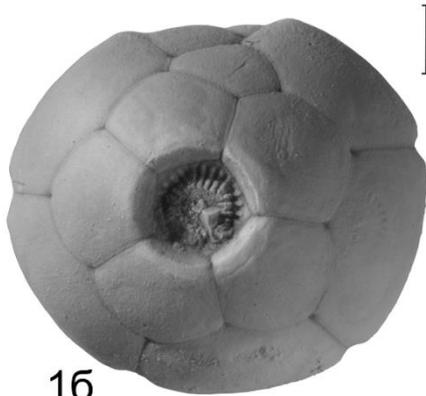
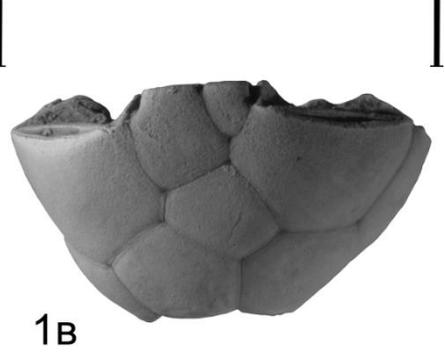
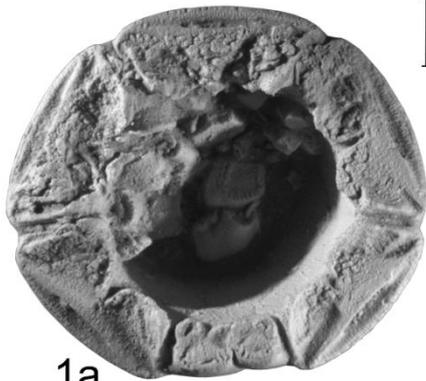
3

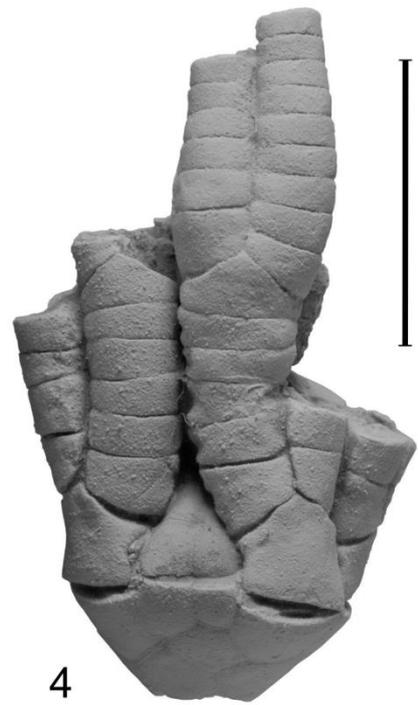
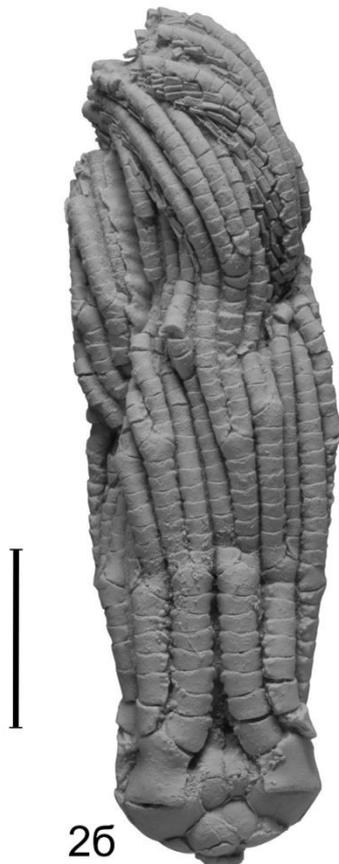
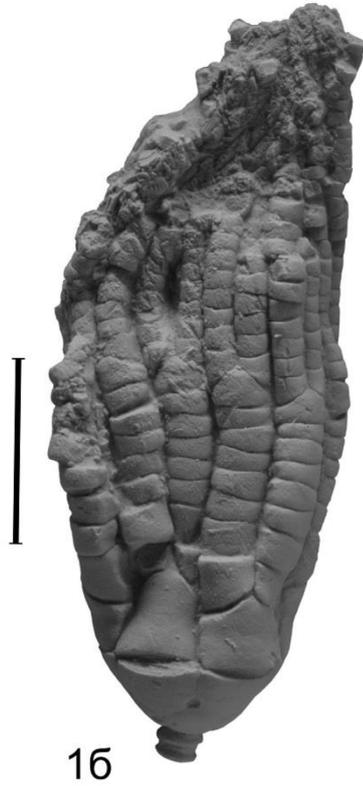


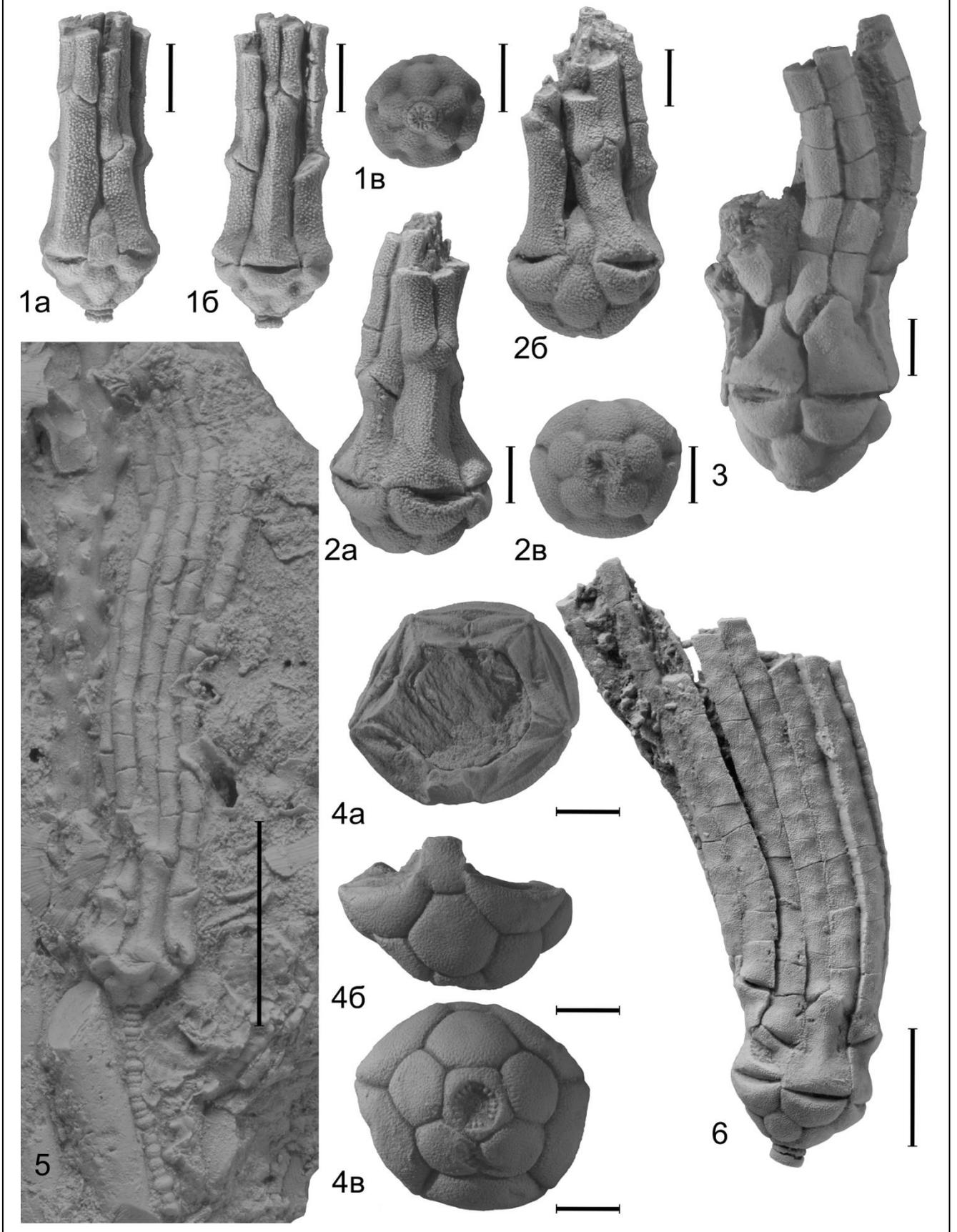
2a

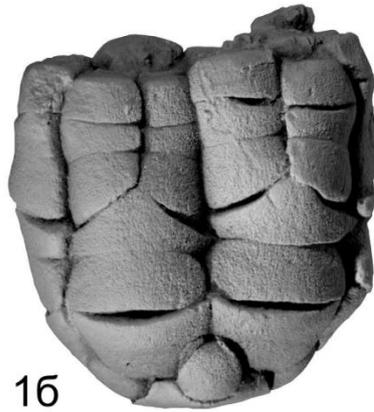
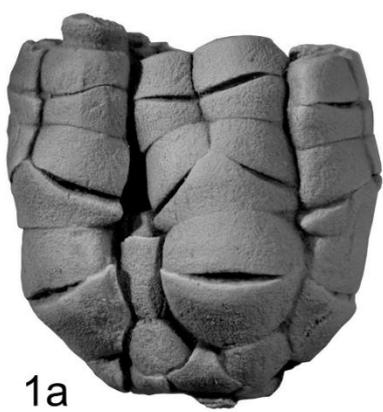




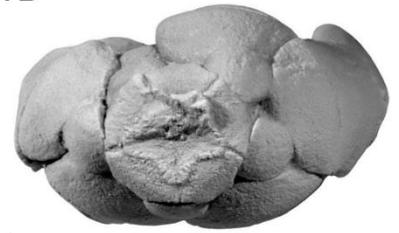




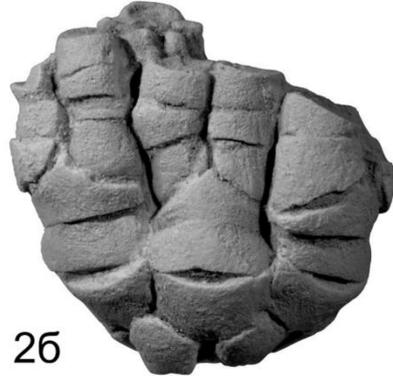




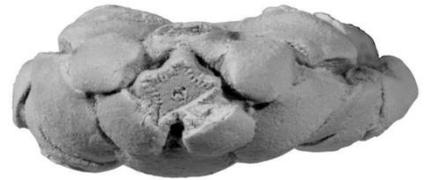
1в



1г



2в



2г

