

УДК 563.911

АРЕНДТ Ю. А.

О БИОТИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ КРИНОИДЕЙ

Обсуждаются биотические отношения у современных и вымерших криноидей. Описаны патологические изменения в чашечке пермской двурукой морской лилии из Приуралья, вызванные длительным совместным существованием с паразитами, возможно, принадлежавшими представителям класса *Muzostomia*.

Для вымерших и современных криноидей (наряду с остальными иглокожими), как известно, характерны разнообразные совместные и длительно существующие биотические отношения с другими организмами [5, 7, 13, 14 и др.]¹. Для вымерших форм более точный характер этих связей — симбиоз, комменсализм, паразитизм, хищничество — далеко не всегда поддается расшифровке. Из биотически связанных с современными криноидеями животных исследователями различаются случайные (казуальные) или постоянные (перманентные) паразиты или комменсалы, временные и постоянные полупаразиты-комменсалы, временные паразиты и гости, эктопаразиты, немногие эндопаразиты, а также хищники.

Современные формы, имеющие биотические отношения с криноидеями, — это динофлагелляты, ресничные инфузории, гидроиды, октокораллы, аннелиды (особенно представители класса *Muzostomia*), гастроподы, низшие ракообразные, офиуры, рыбы и некоторые другие животные. Мелкие гастроподы меланеллиды, перемещаясь по жертве, просверливают скелет и питаются мягкими тканями коматулид. Для одного из видов амфипод характерно паразитирование самок и молоди в кишечнике *Antedon*, тогда как самцы — свободноживущи. Некоторые амфиподы всверливаются в диск *Iridiometra*. Паразитические аскоторациды прикрепляются к наружной поверхности *Metacrinus*. Пильчатые креветки обычно живут парами на диске коматулид. Известны роды и виды мизостомий, связанные также с представителями других современных классов иглокожих: так, мизостомии *Protomyzostomum polynephris* сосуществуют с офиурами *Gorgonocephalus eucnemis* и т. д.

Многообразны биотические отношения криноидей и мелких aberrantных олигомерных мизостомий, все виды которых, связанные с криноидеями, принадлежат единственному роду *Muzostomum* [5, 9]. Заражение ими морских лилий может быть иногда очень велико, и, например, каждая особь антедонов у западного побережья Швеции может содержать до 400 мизостомумов одного вида. Эти аннелиды преимущественно дискообразные, реже удлинённые, с сенсорными выростами и присосками по краю и укороченными пароподиями с крючочками. Они свободно перемещаются, но могут быть и прикрепленными, а изредка являются эндопаразитами. Обычно они живут на наружных частях морских лилий — пиннулах и руках (реже на диске) — и делают сверления, вызывающие различные деформации скелета криноидей: раздувы, цисты и галлы. Мизостомумы приспособлены к высасыванию пищи (в том числе половых продуктов), содержащейся в амбулакральных желобках и генитальных пиннулах. В цисте может обитать пара этих своеобразных аннелид, и при раздельнополости самцы обычно много меньше самок. По Л. Хаймену [13], мизостомумы — эктопаразиты, но есть указания на случаи их эндопаразитизма.

¹ Публикацию Д. Мейера и В. Аузича [16], появившуюся после сдачи в печать данной статьи, к сожалению, не оказалось возможности в ней использовать.

Остатки вымерших морских лилий, свидетельствующие о длительном совместном существовании с другими организмами, очень разнообразны и встречаются во множестве; в частности, многие сотни их собраны автором в палеозойских и мезозойских отложениях. Эти патологические проявления не всегда могут быть уверенно расшифрованы, особенно потому, что чаще всего вызывавшие повреждения организмы были бесскелетны или скелет не сохранился.

Наиболее известны и убедительно интерпретируются отношения палеозойских криноидей (и некоторых других стебельчатых иглокожих) с гастроподами платицератидами, раковины которых либо отпечатки их устья сохраняются непосредственно на криноидеях. Платицератиды сопровождали криноидей в течение их палеозойской истории — с ордовика до перми [4 и др.]. Древнейших платицератид, представленных несколькими родами и подродами, находят между основаниями рук криноидей чаще без определенной ориентировки. Возможно, они использовали крышечку криноидей просто как «живой субстрат». Начиная с девона моллюски располагались в интеррадиусе CD с апертурой над анусом криноидей, прикрывая его. Они были комменсалами-копрофагами, проводившими на морской лилии большую часть жизни. Анальная трубка или конус криноидей могли резорбироваться на конце вследствие деятельности платицератид. Возможно, они были способны просверливать анус, несколько проникая вглубь. Не исключено, что платицератидам принадлежали и многие цилиндрические сверления с линзовидно вогнутым дном в самых разных частях скелета криноидей, не вызывавшие его деформаций; крайне редко эти сверления пронизывают скелет насквозь. Платицератиды могли отваливаться от криноидей при более ранней гибели последних, при разрыве стеблей, сильных движениях воды и пр. Их раковины встречаются во множестве как на теках морских лилий, так и отдельно от них. После отпадения они, вероятно, нередко снова могли взбираться на криноидей и рассверливать их «вслепую» до тех пор, пока не находили наиболее подходящее для постоянного пребывания место, иногда рассверливая и его. Разные подроды и виды платицератид были связаны с разными видами криноидей. В карбоне и перми известен лишь род и подрод *Platyceras*, возможно, являющийся сборным. Для эволюции платицератид характерно упрощение морфологии раковины, постепенно утрачивавшей диссимметрию и становящейся билатеральной и колпачковидной (возможно, это сопровождалось общим морфофункциональным регрессом). Очень богаты платицератидами силурийско-девонские местонахождения криноидей в Таджикистане и в Подолии, средне- и позднекаменноугольные «мячковские» в Подмоскowie и раннепермские «красноуфимские» на Урале.

Известны находки офиур, обвивающих основания длинных анальных трубок миссисиппских криноидей. Очень многочисленны у криноидей разного геологического возраста округлые сверления неясного происхождения часто на границах члеников и табличек, нередко очень густо расположенные (встречаются они и у «цистоидей»). Хотя эти образования и получили название *Muzostomites*, принадлежность их мизостомиям мало вероятна и недоказуема. Эти образования почти всегда недосверлены, а скелет часто без разрастания, так что создается впечатление деятельности каких-то хищных гастропод (? *Naticopsis*, *Platyceras* и др.), перемещавшихся в поисках пищи. Ранее автором описаны подобные образования в стеблях и чашечках среднекаменноугольных криноидей Московского бассейна (с. Мячково) [1]. Однако сверления нередко пронизывали стебли до их осевого канала, а таблички чашечки — насквозь и вызывали деформации скелета. Значительное число глубоких каналов сгруппировано попарно и окаймлено снаружи общими валиковидными разрастаниями. Это навело на мысль о возможной принадлежности их к *Schizoproboscina* — загадочным организмам, образовывавшим парные сквозные каналы того же диаметра в руках *Stromyocrinus*, описанные Н. Н. Яковлевым тоже из Мячково [3]. Х. Францен [8] сочла, что указанные каналы в стеблях и чашечках несомненно принадлежали другим

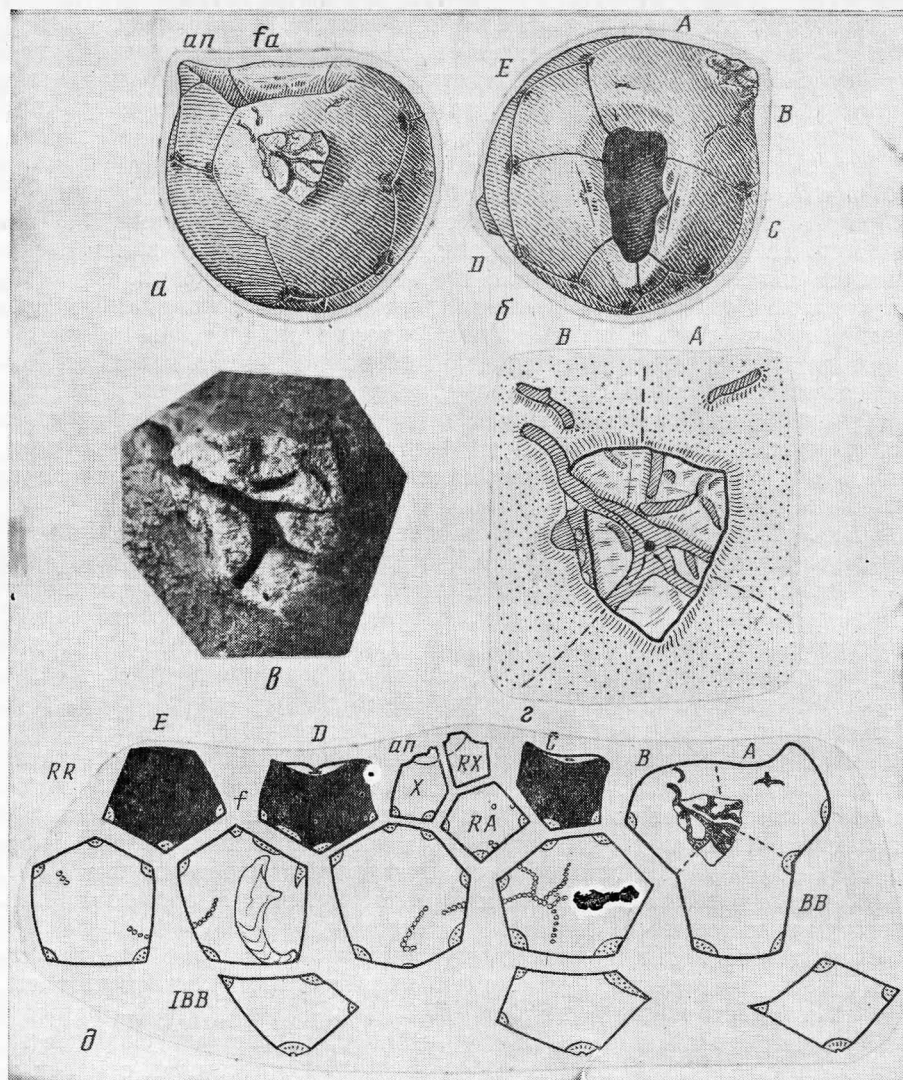
организмам, однако вопрос остается открытым. По Яковлеву, схиэпробосцины имели раздвоенный хоботок подобно современным эхиуридам рода *Bonnelia*, не являющимся, однако, ни хищниками, ни паразитами. Диаметр «сверлений» снаружи руки много уже, чем изнутри в амбулакральном канале, и, значит, две ветви предполагаемого хоботка были бы пережаты и затем расширялись дистально, что довольно трудно допустить. Не исключено, что в каждой паре каналов, внедрявшихся в мягкую ткань амбулакров, помещались самец и самка (мизостомий?). У *Muzostomum* известно поселение парами; но в данном случае самец и самка были бы близких размеров в отличие от современных форм. Однако такая трактовка не в пользу принадлежности схиэпробосцинам (мизостомиям?) как указанных парных (возможно, возникших «конвергентно»), так и непарных каналов и впадин чашечек и стеблей подмосковных мячковских криноидей. Прослеживается постепенный переход от типичных парных каналов *Schizoproboscina* в руках криноидей к одиночным слабым лункам на их чашечках и стеблях. Вся эта ситуация — типичный пример трудности или даже невозможности интерпретации многих следов жизни.

Мизостомии поселяются в руках и пиннулах современных криноидей и часто считается, что то же имело место у древних. Большой знаток современных мизостомий Л. фон Графф признавал существование этих аннелид с юры [9, 10]. Нет четких указаний на то, что современные мизостомии питаются только половыми продуктами, в связи с миграцией у криноидей гонад из тек в руки и их умножением в руках. Древние мизостомии тем более не должны были бы быть столь стенотрофны и, видимо, могли питаться за счет морских лилий достаточно разнообразно. Тека древних криноидей, как правило, была гораздо больше развита по отношению к рукам с пиннулами, а в стебле осевой канал типично был относительно много шире, чем у современных. Следовательно, есть основания предполагать, что мизостомии поселялись также в теке и стеблях древних, особенно палеозойских, криноидей. Поэтому почти все «деформации» в стеблях и чашечках древних криноидей обычно приписывались деятельности мизостомий.

В последнее время появились публикации, в которых следы жизнедеятельности различных организмов на вымерших криноидеях стали объектами пристального внимания [6, 8, 17, 18 и др.]. Так, цистообразные раздувы стеблей палеозойских криноидей, связывавшиеся ранее тоже с мизостомиями, как выяснилось, были вызваны животными с маленьким «гольфовым» Т-образным («golf tee-shaped») фосфатным скелетом, которых Дж. Уэлч [18] отнес к хиолительминтам и к роду *Phosphannulus*. О недавнем уровне изучения следов жизнедеятельности на вымерших криноидеях можно составить представление по соответствующим разделам тома «*Treatise on Invertebrate Paleontology*» [11, 12].

Считается, что у современных криноидей нет врагов, поедающих их, в отличие от некоторых морских ежей (*Strongylocentrotus*) и звезд, которыми питаются гиבודонтные акулы. Иногда это объясняют особенностями токсических выделений желез у криноидей. Однако Л. Лаудон [15] полагал, что миссисипская (раннекаменноугольная) криноидная фауна Берлингтонских известняков США была объектом питания акулорыб с дробящими зубами — брадиодонтов и гиבודонтов. Остатки тех и других встречаются массами, и скелеты криноидей попадают раздробленными и с покусками: по-видимому, рыбы питались кронами морских лилий в криноидных «лугах»; поэтому в некоторых слоях найдено много стеблей и мало крон. Похожая ситуация, вероятно, существовала и в «мячковских» средне- и позднекаменноугольных криноидных «лугах». Подмосковья (встречается немало остатков криноидей с покусками и разломанными кронами и много зубов акул, гиבודонтов и брадиодонтов), а также в «красноуфимских» раннепермских ассоциациях на Урале.

Присутствие мизостомий в палеозое определено не доказано. Однако имеется изображение их галла в руке каменноугольной криноидеи и другие указания [14, 17 и др.]. В неопisanном пока красноуфимском ма-



Следы жизнедеятельности *Crinophagus permianensis* sp. nov. на чашечке криноидеи *Proindostginus piszowi* (Yakovlev); голотип № 1786/8766; радиальные таблички А, В и базальная АВ слились, рука А не развилась, к чашечке приросли цепочки фораминифер и серпула: а — чашечка сбоку, интеррадиус АВ (×5); б — сверху (×5); в — г — платформовидное разрастание сверху, видно место внедрения паразита в полость чашечки — черный маленький кружок в центре (×8); д — развертка чашечки; Приуралье, окрестности г. Красноуфимска, д. Рябиновка; нижняя пермь, верхнеартицкий подъярус, саргинский горизонт, дивья свита. Обозначения: А, В, С, D, E — радиусы, IBB — инфрабазальные таблички, BB — базальные, RR — радиальные (зачернены, кроме А и В), RA, X, RX — анальные, ап — анальный лоток, fa — фасетки рук; f — впадины на стыках табличек; места, где должны быть границы табличек, показаны штриховыми линиями

териале есть остатки леканокринид, между чашечкой и проксимальным члеником стебля которых скелет сильно изменен и имеет глубокие, достигающие до осевого канала полости, где скорее всего длительно обитали мизостомии. Для вымерших криноидей ранее не отмечались и биотические отношения с ракообразными, но в том же материале есть прижизненно деформированные остатки стеблей, длительно служившие местобитаниями множества особей акротораид, которые наносили криноидеям большой вред.

Следы жизнедеятельности различных организмов на вымерших криноидеях и других иглокожих заслуживают гораздо большего внимания, чем им до сих пор уделялось. Многие такие следы столь характерны, что несомненно должны получить хотя бы самую приближенную рас-

шифровку принадлежности их тем или иным группам организмов, а также наименования. Один из таких объектов (рисунок, а-д) анализируется ниже². До сих пор подобные следы жизнедеятельности не были известны. Но, вероятно, существовало много вымерших родов и видов мизостомий, связанных с необычайно разнообразными древними криноидеями.

На чашечке типичной для Приуралья артинской криноидеи-потериокринины *Proindocrinus pizowii* (Yakovlev) обнаружены ярко выраженные патологические изменения. Для *P. pizowii* характерна трехрукость — руки А, С и D, а В и Е отсутствовали. У этих форм укороченные неширокие стебель и руки при захоронении распадались на членики. Чашечки встречаются целыми, и на дистальных частях их радиальных табличек, несших руки, как это обычно для криноидей, имеются хорошо развитые фасетки рук, с характерным рельефом для мускульных сочленений. Выпуклые или уплощенные суженные дистальные края тех двух радиальных табличек чашечки, где руки атрофировались и фасеток нет, представляют собой гладкие «культи». Кроме того, характерно усиление билатеральной симметрии, связанное с реофильностью: отчетливая симметричная разноразмерность табличек в венчиках чашечки, сагиттальная вытянутость ее устья и анального лотка. Довольно крупные впадины наружной поверхности рельефа чашечки находятся в местах стыка каждых трех смежных ее табличек. Для криноидей, в том числе *Proindocrinus pizowii*, характерно, что радиальная табличка А, ее фасетка и рука образуются в ходе онтогенеза в последнюю очередь, но все же достаточно рано и они есть у самых маленьких известных чашечек данного вида (высота чашечек 0,6—1,0 см). Эти криноидеи так ориентировались относительно течения, что оно направлялось со стороны радиуса А вдоль сагиттальной плоскости, причем руки несколько откидывались наружу, крона наклонялась в сторону интеррадиуса CD и скошенная часть устья чашечки с анальным лотком становилась близкой к горизонтальной.

В правой переднебоковой части рассматриваемой здесь чашечки, выше ее амбитуса на месте стыка трех табличек — радиалей А и В и базали АВ, где обычно находится впадина скелета, имеется платформовидное возвышение треугольного очертания в плане, с несколько выпуклыми сторонами. В центральной части возвышения имеется круто сужающееся углубление с очень узким каналом посередине, видимо, пронизывающим стенку чашечки насквозь. Отсюда расходятся несколько желобовидных борозд, местами раздваивающихся, достигающих краев платформы и несколько выходящих за нее. Несущая платформу часть чашечки вздута, таблички здесь плотно слиты, и рука А не возникла — криноидея осталась двурукой. Впадин на поверхности чашечки близ платформы нет, но они лучше всего развиты в самой удаленной от нее части. Весь скелет оплывший, необычного грязно-серого цвета. На чашечку еще при жизни криноидеи narосли серпула устьем вверх и цепочки фораминифер, опоясывающие в основном базальный венчик.

Паразитический организм, скорее всего своеобразная мизостомия, поселился, должно быть, на постларвальном *Proindocrinus pizowii* с еще не сомкнутыми табличками (в углах, где потом, как правило, возникают впадины наружной поверхности чашечки) на месте одной из будущих впадин. Образованный им канал для извлечения пищи проникал глубже скелета чашечки (может быть, достигая целома) и сохранился при полном смыкании табличек в углах. Паразит располагался под эпидермисом, возможно, в этом месте перфорированным для аэрации и выхода половых продуктов, и перемещался по образованным вследствие его жизнедеятельности желобкам, питаясь пригодным для этого содержимым пораженного участка. Возможно, после размножения здесь обитали уже тричетыре мелких паразитических аннелиды. Патологическое разрастание привело к образованию платформовидного возвышения, на котором уже находились паразиты, а желоба за его пределами отчасти зарастали. Над платформой могла образоваться кожная циста (галл), помещавшаяся

² Краткое описание и изображение есть в публикации автора [2].

в верхнебоковой части чашечки близ радиуса А, со стороны которого направлялось течение.

Нарушение нормальной функции эпидермиса и, вероятно, даже его частичное исчезновение способствовало прирастанию к чашечке других организмов, использовавших ее как твердый приподнятый над морским дном субстрат и место, благоприятное для их пассивного питания. Очень крупные патологические изменения криноидей свидетельствуют о длительной совместной жизни с паразитами, наносившими ей большой вред и, скорее всего, вызвавшими ее гибель.

Если бы руки были хорошо развиты и с пиннулами, содержащими половые продукты, как у современных криноидей, то паразит, подобно современным мизостомидам, должен был бы поселиться на руках. Однако часть рук *Proindocrinus* атрофирована, остальные сильно редуцированы и без пиннул, и место внедрения паразита в данном случае наиболее благоприятное для его жизнедеятельности. Особенности рук *Proindocrinus* и подобных форм, а также существование разнообразных, полностью лишенных рук древних криноидей показывают, что гонады могли располагаться только в теке: либо сохранялось их исходное положение, либо переместившиеся в руки гонады олигомеризовались в связи с глубоким морфологическим регрессом этих форм, возможно, приведшим в конечном счете к вторичному обретению единственной текальной гонады, имевшейся у древнейших примитивных иглокожих. Надо отметить, что отсутствие руки А крайне нетипично для раннепермского *Proindocrinus pizowii* и, напротив, очень обычно для его позднепермского потомка *Indocrinus crassus*.

Род *Crinophagus* Arendt, gen. nov.

Название рода от *crinon* греч.— лилия и *phagus* греч.— пожиратель.

Типовой вид — *C. permianensis* sp. nov.; нижняя пермь, верхнеартинский подъярус, саргинский горизонт; Урал.

Диагноз. Уплощенное субтреугольное разрастание на стыке скелетных элементов чашечки криноидей, имеющее неправильно выпуклые угловатые боковые стороны. В его срединной, наиболее углубленной части находится очень узкое отверстие, вероятно, насквозь пронизывающее стенку чашечки. Отсюда расходится несколько умеренно широких и глубоких траншеевидных борозд, достигающих края поднятия и в отдельных местах переходящих на чашечку за его пределы, раздваивающихся, кое-где сужающихся и почти прерывающихся узкими приподнятиями.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Структура и форма чашечки значительно менялись под влиянием длительного сосуществования с паразитами. Возможно, поднятие помещалось подкожно и входило в эпидермальный перфорированный галл.

Формальное сравнение для описанного образования в настоящее время не может быть дано. Для современных поселяющихся с криноидеями мизостомий, относимых к единственному роду *Myzostomum*, хорошо известны галлы, образованные за счет скелетного вещества криноидей, но без траншеевидных ветвящихся борозд. Чаще мизостомии являются эктопаразитами на руках и пиннулах, в случае же эндопаразитизма сквозные перфорации в скелете чашечки не характерны. Из ископаемых образований таксономический статус имеют лишь довольно крупные цилиндрические, обычно «недосверленные», густо расположенные перфорации скелета каменноугольных криноидей, относимые к роду *Myzostomites*, хотя их принадлежность к мизостомиям отнюдь не доказана. Эти перфорации могут в некоторых случаях напоминать следы жизнедеятельности среднекаменноугольных *Schizoproboscina*, типично развитые в виде парных каналов, насквозь пронизывающих руки, и резко отличные от описываемых здесь образований.

Г о л о т и п — ПИН, № 1786/8766; патологическое разрастание чашечки *Proindocrinus piszowi* (Yakovlev); Приуралье, окрестности г. Красноуфимска, д. Рябиновка; нижняя пермь, верхнеартинский подъярус, саргинский горизонт, дивья свита.

О п и с а н и е (рисунок, *a—d*). Патологическое разрастание чашечки *Proindocrinus piszowi* в месте соединения базальной таблички АВ и радиальных А и В, вероятно, возникшее на юной стадии криноидеи. Это платформовидное невысокое поднятие с уплощенной, но довольно неровной поверхностью, немного наклоненной от радиуса В к А, в плане в виде треугольника с неправильно выпуклыми сторонами. Поднятие несет в общем умеренно широкие и глубокие расходящиеся из центра борозды, в отдельных местах по периферии раздваивающиеся, уменьшающиеся и кое-где почти прерывающиеся узкими приподнятиями. Центральная часть поднятия, максимально углубленная, переходит в очень узкий канал, видимо, пронизывающий насквозь чашечку. Наиболее крупные траншеевидные борозды находятся в нижней левой части платформы; вдоль средин вблизи канала они углублены резче. Борозды вверх (глубокие и относительно длинные) и слева (мелкие и короткие) прослеживаются на поверхности чашечки за пределами платформы, вблизи нее.

Это образование принадлежало, возможно, мизостомиям, и паразиты длительно сосуществовали с хозяином. Базальная табличка АВ и радиальные А и В полностью слились, и чашечка здесь значительно вздулась. Радиальная фасетка и рука А не возникли, и криноидея осталась двурукой. Впадины на стыках табличек близ поднятия исчезли, но по мере удаления от поднятия становились ясно выраженными. Общий контур поднятия определялся, вероятно, расположением на стыке табличек чашечки, где в норме должна быть впадина округленно-треугольного очертания.

Р а з м е р ы в мм: наибольший поперечник разрастания — 3,1, наибольшая его высота — 1,2, поперечник центральной впадины — 0,32, диаметр центрального отверстия — 0,12, ширина борозд — 0,12—0,39, глубина борозд — 0,1—0,32.

З а м е ч а н и я. На противоположной от платформы части чашечки (высота чашечки 8,8 мм), на базальной табличке DE выросла серпула устьем вверх. К базальной табличке ВС и в некоторые другие части чашечки приросли цепочки фораминифер. Все это, вероятно, прижизненные прирастания, которые могли возникнуть лишь благодаря нарушению нормальных защитных функций эпидермиса, вызванных главным патологическим образованием. Ячеистая микроструктура скелета криноидеи, насколько это видно с поверхности, выражена гораздо хуже обычного. Скелет грязно-серого цвета, непрозрачный в отличие от сотен других чашечек этого вида, у которых он обычно слегка прозрачный, светло-серый или желтоватый.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижняя пермь, верхнеартинский подъярус, саргинский горизонт, дивья свита; Приуралье.

М а т е р и а л. Голотип хорошей сохранности.

Выражаю большую признательность Т. Н. Бельской, сделавшей полезные замечания к статье.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. *Арендт Ю. А.* О повреждении морских лилий, вызванных *Schizoproboscima*. — Палеонтол. журн., 1961, № 2, с. 101—106.
2. *Арендт Ю. А.* Трехрукие морские лилии. — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М., 1981, т. 189. 196 с.
3. *Яковлев Н. Н.* Организм и среда: Статьи по палеоэкологии беспозвоночных 1913—1960 гг., 2-е доп. изд. М.—Л.: Наука, 1964. 148 с.
4. *Bowsher A. L.* Origin and adaptation of platyceratid gastropod. — Univ. Kansas Paleontol. Contrib., Mollusca, 1955, art. 5, p. 1—11.
5. *Breimer A.* Ecology of recent crinods. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Echinodermata 2. Pt T, v. 1. Lawrence: Geol. Soc. America.— Univ. Kansas Press, 1978, p. T316—T330.

6. Brett C. E. Host-specific pit-formig epizoans on Silurian crinoids.— *Lethaia*, 1978, v. 11, p. 217–232.
7. Clarke J. M. Organic dependence and disease: their origin and significance.— *Bull. N. Y. State Museum*, 1921, № 221, 222. 113 p.
8. Franzén Ch. Epizoans on Silurian-Devonian crinoids.— *Lethaia*, 1974, v. 7, p. 287–301.
9. Graff L. Report on the Myzostomida collected during the voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873–1876.— *Rep. sci. results voyage Challenger, Zool.*, 1884, v. 10, p. 1–246.
10. Graff L. Über einige Deformitäten and fossilen Crinoiden.— *Palaeontographica*, 1885, n. ser. 11, H. 31, L. 3–4, S. 185–192.
11. Häntzschel W. Trace fossils and problematica.— In: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Miscellanea. Supplement 1.* Lawrence: Geol. Soc. America.— Univ. Kansas Press, 1975. 269 p.
12. Howell B. F. Worms.— In: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Miscellanea. Pt W.* Lawrence: Geol. Soc. America.— Univ. Kansas Press, 1962, p. W144–W177.
13. Hyman L. H. The invertebrates. V. 4. Echinodermata. The coelomate Bilateria. N. Y.: McGraw-Hill, 1955. 763 p.
14. Lane N. G. Mutualistic relations of fossil crinoids.— In: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Echinodermata 2. Pt T*, v. 1. Lawrence: Geol. Soc. America.— Univ. Kansas Press, 1978, p. T345–T347.
15. Laudon L. R. Crinoids.— In: *Treatise on marine ecology and paleoecology.* Ed. Ladd H. S. Geol. Soc. America, 1957, Mem. 67. v. 2, p. 961–971.
16. Meyer D., Ausich W. I. Biotic interact. among recent and among fossil crinoids.— In: *Biotic interactions recent and fossil bentic commun.* N. Y., 1983, p. 377–427.
17. Warn J. M. Presumed myzostomid infestation of an Ordovician crinoid.— *Palaeontology*, 1974, v. 48, p. 506–513.
18. Welch J. R. Phosphannulus on Palaeozoic crinoid stems.— *J. Paleontol.*, 1976, v. 50, p. 218–225.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
23.II.1982