

Ю. А. АРЕНДТ

О ПОВРЕЖДЕНИЯХ МОРСКИХ ЛИЛИЙ, ВЫЗВАННЫХ
SCHIZOPROBOSCINA

Патологические изменения скелетных частей ископаемых криноидей, в частности те, которые приписывают сейчас действию кольчатых многощетинковых червей из подкласса *Muzostomida*, известны давно.

Еще в конце XVIII в. Р. Юром¹ был изображен стебель криноидеи с раздутием и расположенным на нем ведущим к центральному каналу стебля отверстием, с образованием которого, как он указывал, было связано возникновение раздутия.

Подобные явления отмечал позже ряд исследователей, из которых Дж. Миллер¹, например, считал, что раздутия происходили вследствие обламывания циррей и последующего заживления повреждений, а неизвестный автор, назвавшийся «Corresponding Member», объяснял их болезнями, возникшими из-за сильных движений стеблей, благодаря которым последние испытывали частичное разрушение и расширение (8).

Р. Этеридж показал, что причины этих явлений могут быть разнообразными. Однако он отрицал возможность болезней, вызванных сильным движением стеблей, а обламывание циррей считал пригодным для объяснения лишь в редких случаях. Главная причина, по его мнению, — действие на криноидей организмов, использующих их для своего существования. Этеридж привел много примеров патологических изменений стеблей (из карбона Англии), вызванных прирастанием к ним отдельных видов кораллов, мшанок, продуктид, криноидей, и указал на возможность воздействия на них некоторых паразитов, в частности аннелид. Кроме того, он упомянул и изобразил два стебля, покрытых многочисленными круглыми отверстиями неизвестного происхождения² (9). Эти стебли напоминают те, которым посвящена данная статья.

В дальнейшем Л. Графф объяснил многие случаи повреждений ископаемых криноидей деятельностью мизостомид, поселявшихся в образуемых ими полостях в стеблях (10). Такие повреждения теперь известны начиная, по-видимому, уже с ордовика (13). У современных криноидей мизостомиды паразитируют только на руках, в чашечках и крышках. Из отечественных авторов изучением современных мизостомид много занимался Д. М. Федотов (2). Паразитирование ископаемых мизостомид именно на стеблях Н. Н. Яковлев объяснял наличием у ископаемых криноидей более широкого, чем у современных, центрального стеблевого канала, куда входили внутренности (осевой орган); из него извлекались продукты (главным образом половые, а может быть, и кровь), используемые паразитами для питания (3, 6).

В 1939 г. Н. Н. Яковлев описал следы деятельности «оригинального паразита каменноугольных морских лилий», названного им *Schizoprobosc-*

¹ Данные из работ Юра (R. D. Ure, 1793) и Миллера (J. S. Miller, 1821) приведены по Р. Этериджу (9).

² Изображение подобного же стебля имеется в работе Дж. Кларка, считавшего, что расположенные на нем отверстия принадлежат, возможно, мизостомидам (7).

сина иванови. Три имевшихся в его распоряжении экземпляра рук, на которых были обнаружены эти следы, были собраны А. П. Ивановым в среднекаменноугольных отложениях у с. Мячкова под Москвой. Этот паразит, не относившийся к мизостомидам, образовывал на наружной стороне малоподвижной части рук *Stromyocrinus simplex* Trautschold (немного выше проксимальной подвижной части) парные отверстия, окруженные валико-

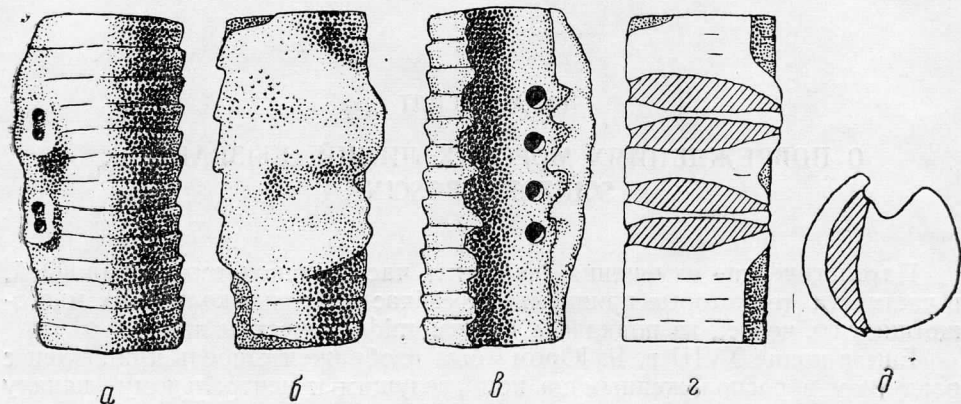


Рис. 1. Часть основания руки *Stromyocrinus simplex* Trautschold с повреждениями, вызванными *Schizoroboscina ivanovi* Yakovlev; Подмосковный бассейн, с. Мячково; средний карбон, мячковский горизонт S_2^m ; оригинал Н. Н. Яковлева, ПИН, экз. № 137/2 ($\times 2,5$): а — наружная поверхность руки; б — боковая поверхность; в — внутренняя поверхность; г — предполагаемый разрез повреждений сбоку (пришлифовка не производилась); д — членник руки с каналом *Schizoroboscina* в плане; штриховкой показаны каналы

образными возвышениями (табл. XIV, фиг. 11, 12; рис. 1). Каждое отверстие вело в несколько изогнутый, расширяющийся посредине канал, проходящий вблизи поверхности руки и открывающийся на ее внутренней стороне, на боку амбулакального желобка у места отхождения пиннулы, более широким, чем снаружи, отверстием; парные каналы открывались у основания двух соседних пиннул. Яковлев считал, что паразит был червем, располагался на наружной стороне руки, имел «двураздельный орган, вероятно хоботок» (как у современного непаразитического рода *Вонеллия*, относящегося к гефиреям, предком которого он, возможно, являлся) и питался половыми продуктами, содержащимися в пиннулах (5, 6). По мнению Яковлева, канал получался не в результате пробурывания паразитом руки, а первоначально возникал в виде открытого желоба, вследствие разъедающего действия прилегающего к боковой поверхности руки мягкого трубчатого органа паразита и потом облекался известковыми выделениями криноидей.

* * *

В среднекаменноугольных отложениях, в толще переслаивания известняков и мергелей (мячковский горизонт S_2^m) у с. Мячкова было собрано два десятка частей стеблей криноидей, на наружной поверхности каждого из которых имеется от двух (реже одного) до тридцати округлых или почти округлых отверстий, находящихся поблизости друг от друга³ (табл. XIV, фиг. 1—8). Отверстия располагаются, как правило, по границам между членами стеблей, ведут в более или менее прямые и цилиндрические или иногда несколько расширяющиеся посредине каналы разной глубины, составляющие обычно не менее половины расстояния от поверхности до центрального канала стебля. Первоначально создается впе-

³ Несколько сходных остатков из с. Мячкова и г. Щурова было затем обнаружено в коллекции криноидей А. П. Иванова (ПИН, колл. № 137).

чатление, что они почти никогда непосредственно не доходят до последнего (табл. XIV, фиг. 26), отделяясь иногда тонкой стенкой. Однако при внимательном изучении видно, что в основании каналов часто наблюдаются доходящие до центрального канала стебля и заметные на многих экземплярах расширения пространства между смежными члениками. На одном из экземпляров с многочисленными отверстиями были сделаны

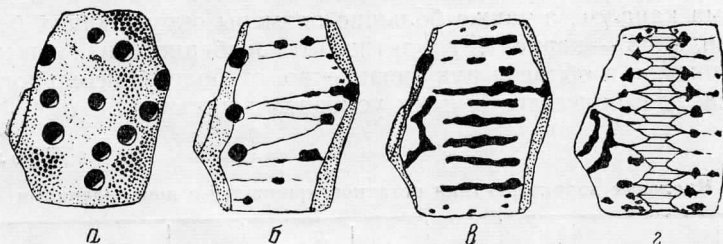


Рис. 2. Пришлифовки части стебля криноидеи с повреждениями; Подмосковский бассейн, с. Мячково; средний карбон, мячковский горизонт S_2^m ; ПИН, экз. № 137/1279 ($\times 2,5$): а — первоначальный вид боковой поверхности стебля; б — шлифовка на $\frac{1}{4}$ радиуса стебля; в — шлифовка на $\frac{3}{5}$ радиуса стебля; з — шлифовка в плоскости центрального канала; полости, образовавшиеся в результате повреждений, зачернены; полость центрального канала показана штриховкой

последовательные шлифовки параллельно боковой поверхности стебля, показавшие, что по направлению к центральному каналу стебля эти расширения значительно усиливаются, сливаются друг с другом и в виде полостей неправильной формы вытягиваются вдоль границ члеников, во многих местах достигая центрального канала (табл. XIV, фиг. 86; рис. 2). С другой стороны, нередко случаи, когда отверстия оканчиваются слепо.

Характерной особенностью является то, что отверстия (и каналы) обычно группируются попарно (табл. XIV, фиг. 16, 1в, 3, 6, 7, 8; рис. 2). Каждый канал уходит в глубокие части скелета криноидеи, не имея петлевого соединения с соседним. В паре, которая часто окружена возвышающимся валиком, одно из смежных отверстий большей частью немного шире и канал глубже другого (табл. XIV, фиг. 1 б, 3). Иногда снаружи они соединены неглубокой впадиной (там же, фиг. 2, 5). Там, где отверстий много, окружающие валики бывают слиты в одно общее возвышение и пары распознать труднее (там же, фиг. 1а, 4, 5). Подобные же отверстия, но, как правило, менее значительно углубляющиеся, были обнаружены и на чашечках (там же, фиг. 9, 10).

Наблюдаются две группы отверстий — большого (табл. XIV, фиг. 1—3, 5, 6, 8—10) и маленького (фиг. 3, 4, 8, 10) диаметра, причем те и другие встречаются чаще совместно, но иногда и обособленно на разных остатках криноидей. Первоначально, в момент образования, они представляют собой обычно маленькие, правильной, более или менее полусферической формы округлые впадины (табл. XIV, фиг. 3, 10), которые либо углубляются и расширяются, либо только углубляются, не расширяясь (там же, фиг. 7). Иногда вначале возникает широкий кольцеобразный желобок, и затем образуется впадина более или менее полусферической формы или несколько уплощенная посередине (там же, фиг. 9).

Поражение стебля вызывает обычно увеличение диаметра члеников (иногда в два и более раза), некоторое утолщение их, искривление границ между ними, частичное или полное слияние, выклинивание. Каналы, несмотря на наличие нередко сильного расширения стеблей, большей частью сохраняют свою первоначальную форму, не зарастая.

* * *

Нахождение изученных Яковлевым, а также описанных в настоящей статье остатков криноидей с характерными сходными повреждениями в виде парных отверстий и каналов в одних и тех же слоях свидетельствует о том, что все эти повреждения принадлежали одним и тем же организмам, а именно: *Schizoproboscina ivanovi* Yakovlev. Некоторые отличия поврежденных рук *Stromyocrinus simplex* — большая длина и несколько иная форма каналов, а также большие размеры окружающих парные отверстия валиков — зависят, вероятно, от особенностей существования этих организмов в области рук (возможно, от более длительного пребывания в связи с более выгодными условиями питания).

Таблица 1

Числовые характеристики остатков криноидей с повреждениями

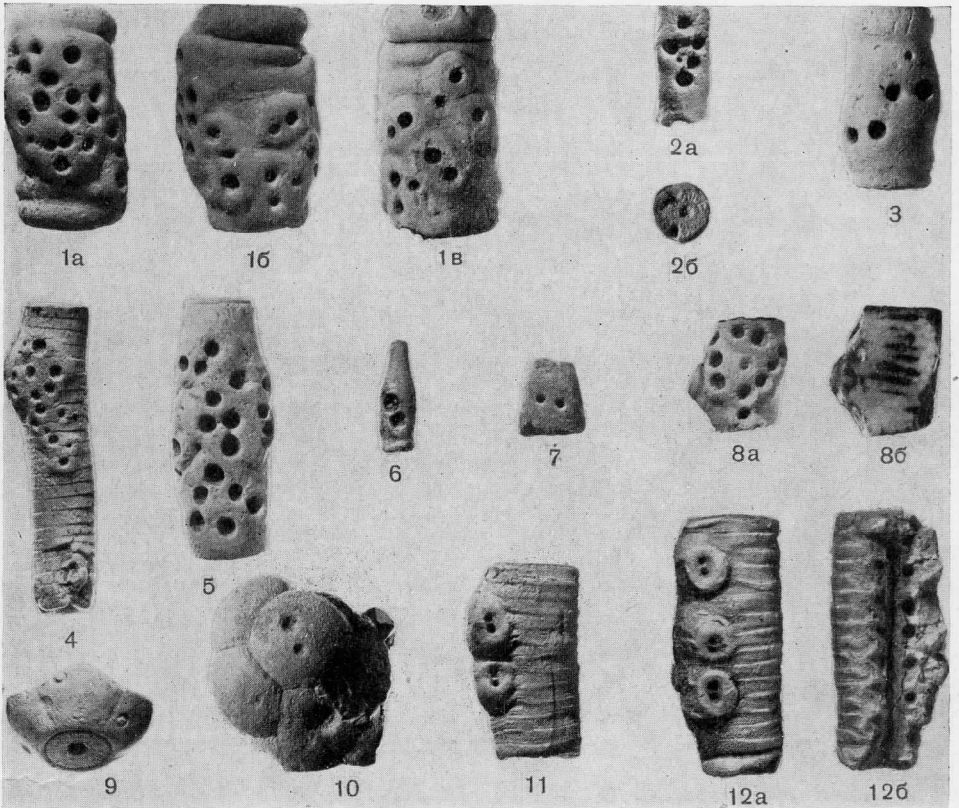
Части скелета	№ обр.	Высота, мм	Кол-лич. члеников	Первонач. диаметр, мм	Максимальный диаметр в поврежд. участке, мм	Кол-лич. пар отверстий	Диаметр отверстий, мм	Расстояние между отверстиями в паре, мм
Стебли	1641/21	21	8	9	14	15	0,8—2	0,1—2
	137/1238	28	23	6	8	10	0,2—1,2	0,4—1
	1641/22	18	8(?)	7	10	3	0,6—1,8	0,9
	1641/30	24	22	6,6	10,5	9	0,5—2	0,1—1,5
	1641/13	10,4	13	1,8	3,6	2	1,6—1,8	0,1
	137/1279	17	13	7,7	11	9	0,3—1,9	0,5—1,4
	137/436	14	7	7	8,5	4	0,8—1,8	0,6—1
	1641/20	11	6(?)	5,5	5,7	5	1,2—1,6	0,3—0,8
	1641/18	7,2	7	3,9	6,3	3	0,1—0,5	0,8
Чашечки	1641/28	—	—	—	—	3	0,8—2	1,3
	1641/29	—	—	—	—	1	1—1,6	1,4
Руки	137/2	18	13	8	11	2	0,4—0,8*	0,2—0,4*
	137/1616	23	16	7	10,5	3	1,0—1,8** 0,4—0,6* 1,3—1,6**	1,0—1,2** 0,4—0,5* 0,7—1,5**

* Одна звездочка — с наружной стороны руки, две звездочки — с внутренней стороны руки.

Шизопробосцины могли питаться не только половыми продуктами рук криноидей, но и содержимым центрального канала стебля и, возможно, веществами, выделявшимися в пораженных участках стебля. Не исключена возможность, что располагавшиеся на руках шизопробосцины питались не половыми продуктами, а (находясь целиком внутри канала) улавливали частицы пищи, гонимые вместе с током воды по амбулакральному желобку, как это наблюдается у некоторых современных мизостомид (2).

При изучении экземпляров криноидей с повреждениями, представляющими собой начальные стадии деятельности шизопробосцин, может создаться впечатление, что это не относящиеся к паразитизму сверления и, возможно, результат работы немногих или даже одного достаточно активного хищника, начинавшего сверлить на нескольких участках стебля или кроны криноидей в поисках наиболее подходящего. Однако анализ остатков криноидей, поврежденных в сильной степени, — рук с проходящими насквозь каналами, стеблей, центральный канал которых явно достигался, сильных разрастаний скелета и обычно не зараставших вторично каналов (свидетельствующих о длительном пребывании шизопробосцин на криноидеях), — показывает, что повреждения вызваны паразитами.

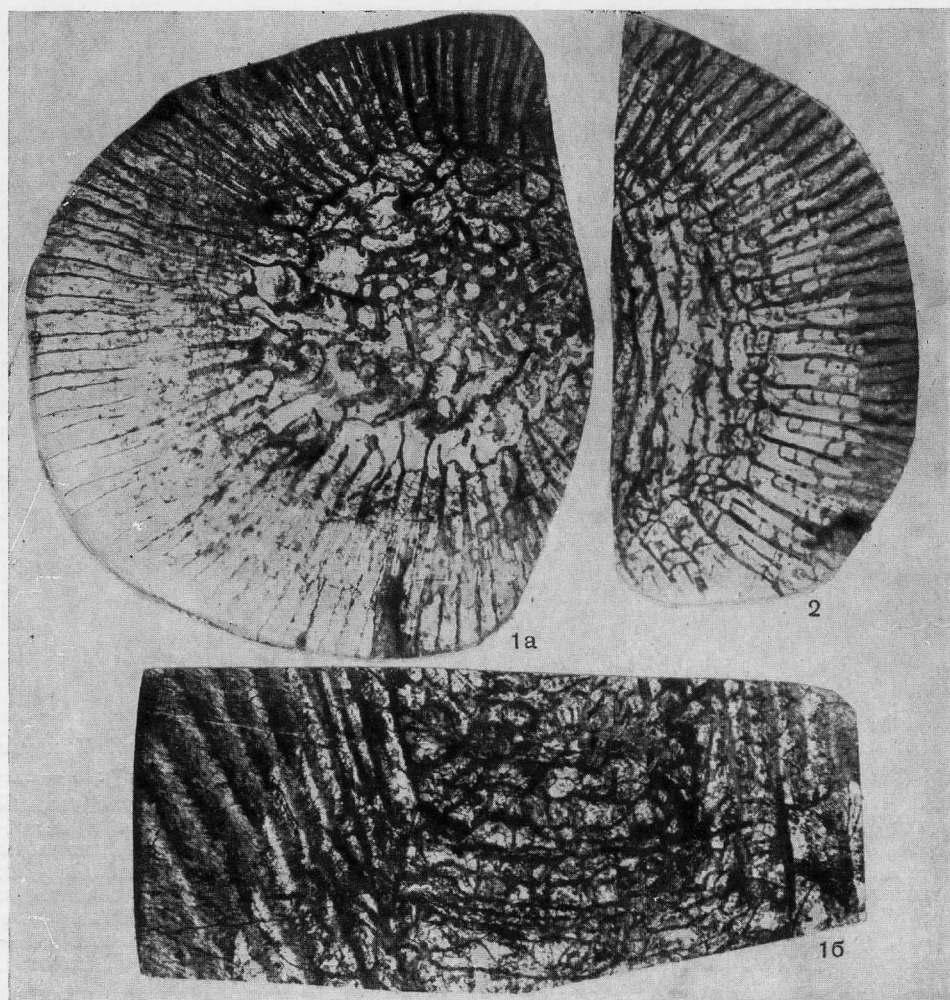
Если считать, как думал Яковлев, что каждая пара отверстий принадлежала одному паразиту, то последних могло быть до пятнадцати на одном небольшом участке стебля (табл. XIV, фиг. 1). При этом паразит мог,



Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1—12. Остатки криноидей, поврежденные *Schizoproboscina ivanovi* Yakovlev ($\times 1,5$); Подмосковский бассейн; средний карбон, мячковский горизонт C_2^m : 1 — стебель, содержащий 30 отверстий (три последовательных поворота на 90° по часовой стрелке); ПИН, экз. № 1641/21; колл. автора, с. Мячково: 1а — массовое скопление отверстий, пары распознать трудно; 1б, 1в — более редко расположенные отверстия, пары отчетливо различимы; 2 — стебель с несколькими отверстиями; ПИН, экз. № 1641/20; колл. автора, с. Мячково: 2а — боковая поверхность; 2б — поверхность сочленения, видны полости, не достигающие до центрального канала; 3 — стебель с двумя парными и одним одиночным отверстием; ПИН, экз. № 1641/22; колл. автора, с. Мячково; 4 — стебель с многочисленными отверстиями; ПИН, экз. № 137/1238; колл. А. П. Иванова, г. Щурово; 5 — стебель с многочисленными отверстиями; ПИН, экз. № 1641/30; колл. автора, с. Мячково; 6 — стебель (цирри?) с парой отверстий; ПИН, экз. № 1641/13; колл. автора, с. Мячково; 7 — стебель с парой отверстий; ПИН, экз. № 1641/18; колл. автора, с. Мячково; 8 — стебель с многочисленными отверстиями; ПИН, экз. № 137/1279; колл. А. П. Иванова, с. Мячково: 8а — до шлифовки; 8б — шлифовка на $\frac{3}{4}$ толщины стебля до центрального канала; 9 — часть базиса чашечки *Moscovicrinus multiplex* (Trautschold) с начальными стадиями образования отверстий; ПИН, экз. № 1641/29; колл. автора, с. Мячково; 10 — часть чашечки *Dicromyocrinus geminatus* (Trautschold) с парой неглубоких отверстий разного диаметра посреди базальной таблички (В); ПИН, экз. № 1641/28; колл. автора, с. Мячково; 11 — наружная поверхность основания руки *Sromyocrinus simplex* Trautschold с двумя парными отверстиями, имеющими выходы на внутренней стороне руки; ПИН, экз. № 137/2; колл. А. П. Иванова, оригинал Н. Н. Яковлева (5, 6), с. Мячково; 12 — часть руки *Sromyocrinus simplex* Trautschold с тремя парными отверстиями, имеющими выходы на внутренней стороне руки; ПИН, экз. № 137/1616; колл. А. П. Иванова, оригинал Н. Н. Яковлева (5, 6), с. Мячково: 12а — наружная сторона; 12б — внутренняя сторона.

К статье А. Б. Ивановского



Объяснение к таблице XV

Фиг. 1, 2. *Syatholasma perforata* sp. nov. ($\times 4$); Салаир; верхний ордовик; 1—голотип № 4/1: 1а — поперечный разрез зрелой стадии онтогенеза; 1б — то же, продольный разрез; 2 — экз. № 4/2, поперечный разрез зрелой стадии.

вероятно, иногда использовать одно из отверстий пары, образованное другим паразитом. Наличие парных отверстий, должно быть, облегчало извлечение питательных веществ. То, что, помимо парных отверстий, довольно часто встречаются и одиночные, вызывает некоторые сомнения в наличии у шизопробосцин раздвоенного хоботка. Против мнения о расположении паразита (за исключением хоботка) с наружной стороны руки говорит то, что с внутренней стороны диаметр отверстий на руках значительно больше, чем с наружной. Возможно, что паразит целиком находился в длинном и вместительном канале руки, имеющем наибольшую ширину в своей средней части. При этом в паре каналов могли находиться два биологически тесно связанных между собой паразита.

Не все остатки, поврежденные шизопробосцинами, удалось определить, так как стебли подмосковных среднекаменноугольных криноидей довольно плохо изучены и, кроме того, часто сильно деформированы паразитами. С достоверностью можно утверждать, что повреждения были обнаружены на представителях по крайней мере семи видов криноидей [*Cromyocrinus simplex* Trautschold, *Dicromyocrinus geminatus* (Trautsch.), *Moscovicrinus multiplex* (Trautsch.) и др.], относящихся к подклассам *Inadunata* и *Camerata*. Количество таких остатков было не велико — не более 1% от общего числа собранных экземпляров.

Наличие значительного дополнительного материала по сравнению с теми тремя экземплярами, которые имелись у Яковлева, показало, что для шизопробосцин было характерно поселение не только на руках, но и на других частях криноидей, питание не только половыми продуктами, но, по-видимому, любыми пригодными для этого извлекаемыми из организма хозяев веществами и использование в качестве хозяев разных видов криноидей.

Вопрос о том, к какой группе организмов относились шизопробосцины, в настоящее время является трудноразрешимым и требует изучения нового материала.

Вряд ли описанные выше повреждения могли быть сделаны какими-нибудь организмами, жившими совместно с мячковскими криноидеями и сохранившимися в ископаемом состоянии. Начальные стадии повреждений иногда можно принять за сверления гастропод. Одиночные отверстия на мячковских криноидеях, изображенные в работах Г. Траутшольда и упоминаемые Яковлевым, а также сходные отверстия, изредка встречаемые на морских ежах и брахиоподах из подмосковного среднего карбона, данные о которых приводит Е. А. Иванова, связывали всегда с деятельностью гастропод⁴ (1, 4, 12). По мнению Яковлева, сверления такого рода, возможно, принадлежали гастроподам *Naticopsis* или иногда *Platyceras*. Ядра и отпечатки первой и целые раковины второй нередко встречаются в отложениях мячковского горизонта. Однако вопрос о том, могли ли сверлить эти гастроподы (и в особенности *Platyceras*), остается спорным. То, что шизопробосцины, как считал Яковлев, относились к червям, которые часто являются паразитами иглокожих, вполне вероятно. Однако сближение их 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.

ЛИТЕРАТУРА

1. Иванова Е. А. Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей. Кн. 3. Развитие фауны в связи с условиями существования. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 69, стр. 141—142, 1958.
2. Федотов Д. М. Специализация и деградация в строении мизостомид под влиянием образа жизни. Юбилейн. сборн. АН СССР в честь акад. Н. В. Насонова, стр. 49—81, 1937.

⁴ В литературе по криноидеям встречаются изображения сверлений, иногда, возможно, парных, обычно приписываемых гастроподам (11, 14).

3. Яковлев Н. Н. Явление паразитизма, комменсализма и симбиоза у палеозойских беспозвоночных. Ежегодн. Русск. палеонтол. о-ва, т. 4 (1922—1924), стр. 113—124, 1926.
4. Яковлев Н. Н. О древнейших сверлящих гастроподах. Ежегодн. Русск. палеонтол. о-ва, т. 6, (1926), 1927.
5. Яковлев Н. Н. Об открытии оригинального паразита каменноугольных морских лилий. Докл. АН СССР, т. 2, № 3, стр. 146—148, 1939.
6. Яковлев Н. Н. Организм и среда. Статьи по палеоэкологии беспозвоночных, 1919—1956 гг., стр. 114—123. Изд. Отд. биол. наук АН СССР, 1956.
7. Clarke J. M. Organic Dependence and Disease: Their Origin and Significance. New Haven, 1921.
8. Corresponding Member. Notes and observations on injured or diseased crinoids. Proc. Natur. History. Soc. Glasgow, vol. 3, Pt. 1, p. 91—95, 1876.
9. Etheridge R., jr. Observation on the swollen condition of carboniferous crinoid stems. Proc. Natur. History Soc. Glasgow, vol. 4, Pt. 1, p. 19—36, 1880.
10. Graff von L. Über einige Deformitäten an fossilen Krinoiden. Paleontographica, 31, L. 3—4, S. 185—192, 1885.
11. Moore R. C. and Plummer F. B. Crinoids from the Upper Carboniferous and Permian strata in Texas. Univ. Texas Public., No. 3945, 1939.
12. Trautschold H. Einige Crinoideen and andere Thierreste des jüngeren Bergkalks im Gouvernement Moskau. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou, vol. 40, No. 3, 1867.
13. Ubaghs G. Classe des Crinoïdes. В кн.: Traité de Paléontologie, publié sous la direction de J. Piveteau, t. 3, p. 731—732. Paris, 1953.
14. Wanner J. Die permischen Krinoiden von Timor. 2-e Nederl. Timor-Exped. 1916. II. 1924.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
23 VI 1960