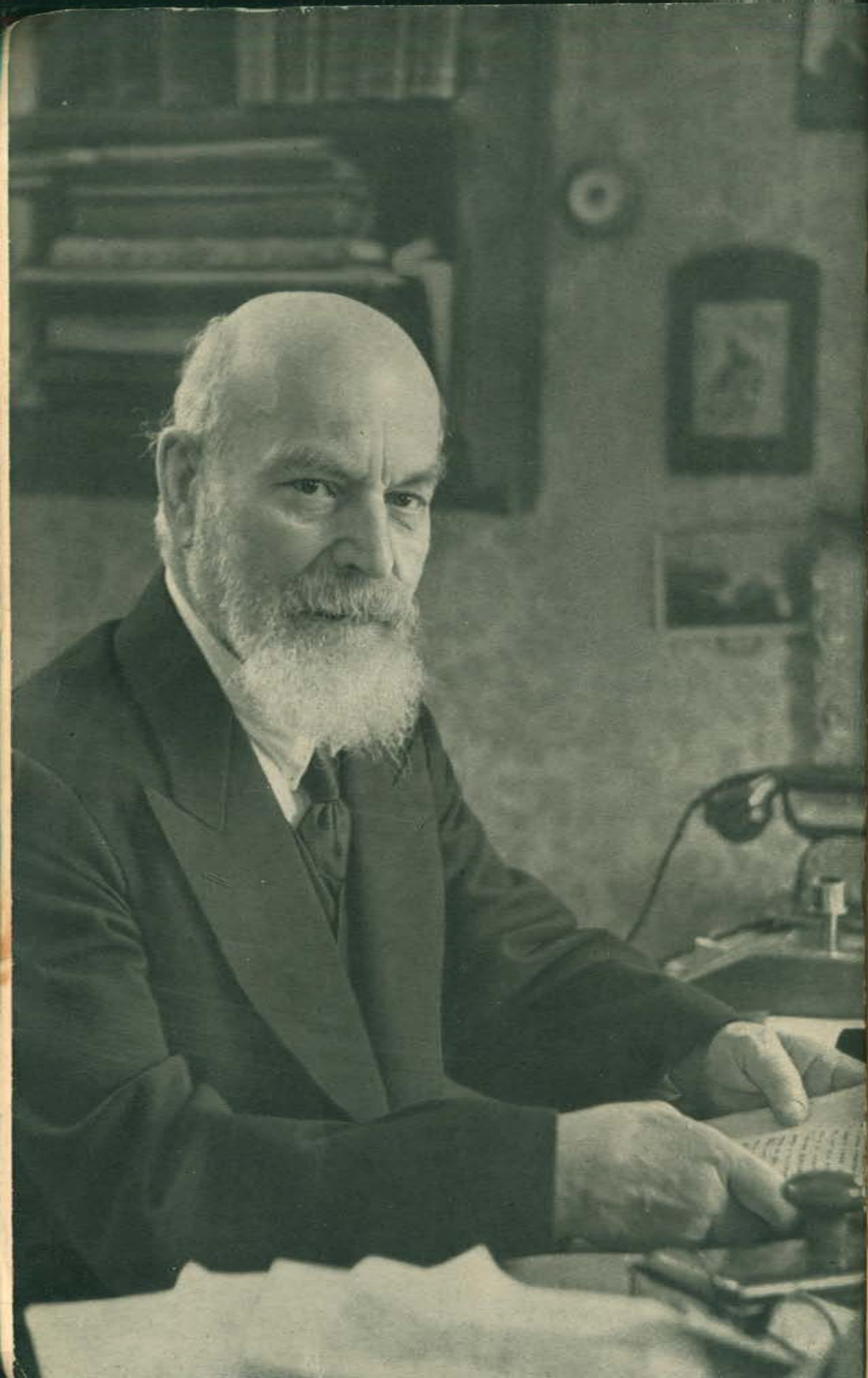


АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Н. Н. Яковлев

ОРГАНИЗМ И СРЕДА





АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

1965
Яковлев

Н. Н. ЯКОВЛЕВ

ЧЛЕН-КОРРЕСПОНДЕНТ АН СССР

ОРГАНИЗМ И СРЕДА

СТАТЬИ
ПО ПАЛЕОЭКОЛОГИИ
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
1913—1960 гг.

Второе, дополненное издание

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА · ЛЕНИНГРАД
1964

Ответственный редактор

Р. Ф. ГЕКЕР

Член-корреспондент АН СССР Николай Николаевич Яковлев

ОРГАНИЗМ И СРЕДА. СТАТЬИ ПО ПАЛЕОЭКОЛОГИИ
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ. 1913—1960 гг.

Второе, дополненное издание

Утверждено к печати Палеонтологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства А. В. Жирмунский. Художник Д. А. Андреев
Технический редактор Н. Ф. Виноградова. Корректоры М. А. Горилас и Н. М. Шилова

Сдано в набор 16/X 1963 г. Подписано к печати 17/1 1964 г. РИСО АН СССР № 112—39В.
Формат бумаги 60×90^{1/16}. Бум. л. 4^{1/2}. Печ. л. 9^{1/4} = 9,25 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 9.19.
Изд. № 2027. Тип. зак. № 413. М-24823. Тираж 4500.

Цена 62 коп.

Ленингр. отд. издательства «Наука». Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 лин., д. 12

ОТ РЕДАКТОРА ПЕРВОГО ИЗДАНИЯ

Научные работы старейшего отечественного палеонтолога члена-корреспондента АН СССР Николая Николаевича Яковлева отличаются весьма широким диапазоном тематики и создали ему заслуженный авторитет и широкую известность среди палеонтологов и геологов, а также среди биологов.

Публикуемый сборник статей Н. Н. Яковлева посвящен теме «Организм и среда» и в основном содержит работы, касающиеся исследований ископаемых брахиопод, четырехлучевых кораллов и морских лилий.

Н. Н. Яковлев более чем кто-либо из наших палеонтологов занимался палеобиологическими вопросами, особенно интересуясь явлениями воздействия среды на организм и приводя многочисленные примеры влияния среды на формирование тех или иных признаков животного.

С полным правом он может быть назван одним из основоположников палеоэкологии. Развивая данную отрасль науки, он является прямым продолжателем дела В. О. Ковалевского и А. П. Карпинского.

Несмотря на то что некоторые работы, помещенные в сборнике, были написаны полвека назад, они не только не утратили своего значения теперь, но даже приобретают новый, особый интерес в связи с тем вниманием, которое уделяется сейчас проблемам палеоэкологии.

На большом палеонтологическом материале исключительной сохранности Н. Н. Яковлеву удалось наглядно показать значение прикрепления брахиопод в формировании видовых и даже родовых признаков и объяснить не только изменение наружной формы раковин, но и появление некоторых особенностей внутреннего строения. Так, например, удлинение замочного отростка у рода *Aulosteges* развилось как компенсация возросшей длины раковины в макушечной части. К этой же категории явлений относится, по Н. Н. Яковлеву, развитие спондилиума и срединной перегородки у некоторых брахиопод, обладающих сильно вздутой раковиной.

Большой заслугой Н. Н. Яковлева является объяснение своеобразных морфологических особенностей палеозойских четырех-

лучевых кораллов. Исходя из условий жизни кораллов на мелководье со значительными течениями, Н. Н. Яковлев объяснил появление бокового прикрепления кораллов, более прочного, чем осевое. Тем самым он обосновал неизбежность образования рогообразно изогнутого кораллита с более быстрым ростом на выпуклой стороне. Так же логично доказана обусловленность появления своеобразного расположения перегородок в квадрантах кораллита.

Эффектным подтверждением неодинаковой скорости роста различных частей кораллита является расположение знаков нарастания на нижней поверхности плоских дискообразных кораллов. При этом характерно, что превращение рогообразного конического кораллита в плоский дискообразный связано с поселением кораллов на илистых грунтах, на которых отсутствовали участки твердого субстрата, пригодные для прирастания кораллов и дальнейшего роста в виде рога.

Исследуя современные коралловые рифы Красного моря, Н. Н. Яковлев подметил многие особенности строения колоний и отдельных индивидов, находившиеся в зависимости от положения исследуемого объекта на внутренней или внешней стороне рифа, от положения по отношению к прибою, к устьям рек и т. д.

Большое количество палеонтологических работ выполнено Н. Н. Яковлевым на палеозойских морских лилиях. В данном сборнике они оставляют больше половины общего числа статей.

Обращает на себя внимание разнообразие затронутых вопросов, однако общая их направленность остается неизменной — это стремление понять и объяснить различного рода морфологические изменения, наблюдаемые у ископаемых морских лилий на основе взаимосвязи организма и среды.

Нередко, как например в работе о лоболитах, чтобы понять значение особенностей их строения, Н. Н. Яковлеву приходилось немало трудиться над выяснением значения ряда признаков и вести весьма тщательное и тонкое исследование микроструктуры стенок.

Нет сомнения, что публикуемый сборник вызовет интерес у читателей, поможет пробудить стремление к палеоэкологическим исследованиям и даст ценный материал для биологов по проблеме «Организм и среда», взятый из природы давно минувших времен.

Ив. Горский.

ОТ РЕДАКТОРА ВТОРОГО ИЗДАНИЯ

Предлагаемый читателю сборник содержит 19 статей по палеоэкологии и смежным вопросам, написанных старейшим палеонтологом нашей страны членом-корреспондентом АН СССР, профес-

сором Николаем Николаевичем Яковлевым, 90-летний юбилей которого недавно отмечала наша научная общественность.

Палеоэкология — наука об образе и условиях жизни организмов геологического прошлого — является одним из наиболее молодых разделов палеонтологии, в настоящее время успешно развивающимся у нас и за рубежом.

Николай Николаевич начал работать в этой области в самом начале века, когда палеоэкология как наука еще не существовала и когда даже термина «палеобиология», в дальнейшем замененного на «палеоэкология», еще не было. Не вышла тогда еще в свет книга известного бельгийского палеонтолога Л. Долло «Этнологическая палеонтология» (1909) и не была опубликована книга О. Абея «Основы палеобиологии позвоночных» (1912); первые статьи палеоэкологического содержания были опубликованы Н. Н. Яковлевым в 1904 г. (о кораллах) и в 1907 г. (о брахиоподах).

Н. Н. Яковлева, как и другого крупнейшего палеонтолога — академика Н. И. Андрусова, с полным правом считают основателем палеоэкологии беспозвоночных в России.

Наука эта многогранна. Палеонтолог может изучать с экологическим подходом ископаемые организмы в отдельности или же целые их группы, связанные узами родства; далее, он может изучать комплексы ископаемых форм, состоящие из представителей различных систематических групп животных или растений, или же, наконец, он может изучать целые фауны или флоры ископаемых организмов или отдельные систематические их группы, исследуя одновременно и горные породы, которые содержат их остатки.

Эти направления исследований дают возможность с нескольких сторон подойти к освещению проблем палеоэкологии: путем изучения организации самих организмов, путем экологического анализа одновременно с ними существовавших других организмов и путем литологического анализа древних пород, в которых загорнялись органические остатки.

Второе и третье направления исследований более полно освещают содержание проблемы «Организм и среда» (как другими словами можно передать значение термина «палеоэкология»), так как одновременно исследуется и сама среда — органическая (биотическая) и неорганическая (абиотическая). Однако и экологический, морфофункциональный и морфогенетический анализы одних лишь ископаемых остатков вымерших растений и животных могут дать очень много. (Исторически это направление исследований предшествовало другим).

Н. Н. Яковлев проводил исследования преимущественно в первом направлении палеоэкологии, прокладывая в нем новые пути. Объектами его работ были главным образом палеозойские брахиоподы, четырехлучевые кораллы и морские лилии. Этим группам организмов и посвящены почти все статьи настоящего сборника.

Сборник невелик по объему, но очень содержателен. Ценен он тем, что в нем в сжатом написании небольших статей, очень богатых фактами и выводами, затрагиваются многие, притом наиболее глубокие и сложные проблемы палеонтологии и биологии вообще и все это излагается простым, доходчивым языком. В этом сказан большой опыт Н. Н. Яковлева — превосходного лектора и педагога, в конце прошлого столетия преподававшего на воскресных рабочих курсах, а позже на протяжении 30 лет читавшего курс палеонтологии в Ленинградском горном институте.

Статьи Н. Н. Яковлева наглядно показывают, как можно осмыслить, понять и объяснить особенности строения давно вымерших ископаемых животных.

Н. Н. Яковлев с большим мастерством «вдохнул жизнь» в науку об ископаемых остатках организмов и показал другим исследователям новые пути в области палеонтологии.

В большинстве случаев Н. Н. Яковлев брался за трудные палеонтологические объекты, в том числе и за такие, с которыми не могли справиться маститые зарубежные ученые. Проникновенность и целеустремленность в исследованиях помогали Н. Н. Яковлеву находить убедительные решения даже очень сложных вопросов: изменчивости внешних и внутренних морфологических особенностей вымерших организмов, ее направленности и причин; значения изменчивости для систематики; критериев вида и рода; формообразования, в частности путем скачкообразных изменений; происхождения особенностей строения (морфогенез) и их причин; причин эволюционных изменений; факторов, определяющих развитие, в особенности механических факторов; явлений конвергенции и параллелизма и других вопросов.

Добавим еще, что в статьях Н. Н. Яковлева мы найдем первое в палеонтологической литературе описание находки прижизненной группы брахиопод (*Meekella*), а также описание нескольких случаев тесных отношений между различными беспозвоночными геологического прошлого.

Таково содержание сборника. Включенные в него статьи необходимо изучать, а не просто читать: на них можно учиться, как надо работать, чтобы лучше понять мир древних организмов и биологические закономерности, для познания которых ископаемый материал зачастую представляет более благодарные объекты, чем современный мир организмов.

Первое издание сборника вышло в свет в 1956 г. Второе издание дополнено двумя статьями, написанными автором в последние годы.

Р. Геккер.

Организм без внешней среды, поддерживающей его существование, невозможен... споры о том, что в жизни важнее — среда ли или самое тело, — не имеют ни малейшего смысла.

(Сеченов, 1861, стр. 142).

ПРЕДИСЛОВИЕ

Статьи, помещенные в настоящем сборнике, — палеоэкологические, и для характеристики их, я думаю, не лишне использовать часть моей речи на открытии Русского палеонтологического общества в 1916 г. (Яковлев, 1917).

Палеонтология есть наука биологическая — зоология и ботаника прошлых геологических периодов, или, как говорят, палеозоология и палеоботаника. К палеозологии и палеоботанике с начала XX в. присоединилась еще одна отрасль знания, получившая название палеобиологии, а затем палеоэкологии, причем под этим подразумевается исследование образа жизни ископаемых организмов в связи с условиями окружающей среды.

При палеоэкологическом исследовании идут различными путями. С одной стороны, изучается организация ископаемых животных и оценивается с точки зрения приспособленности к известному образу жизни.

Об этой приспособленности мы можем судить прежде всего по аналогии с ныне живущими представителями родственных групп. Зная, например, как смертоносно для ныне живущих кораллов присутствие мути в воде, мы можем считать, что и ископаемые кораллы жили только в чистой, свободной от мути воде.

Это предположение легко можно проверить на основании характера осадков на дне моря в месте жительства ископаемых кораллов. Каменная порода, заключающая ископаемые кораллы, есть, так сказать, кусок окаменелого морского дна, на котором росли кораллы в соответствующую геологическую эпоху. С этим дном, извлекая из него остатки ископаемых организмов, мы приходим в соприкосновение неизбежно. И палеонтолог, оценивая то обстоятельство, что ископаемые кораллы встречаются в основном

в известняках, но не в глинистых и никоим образом не в песчаных породах, независимо от данных современной зоологии должен будет прийти к заключению, что кораллы жили в чистой, лишенной мути воде, где осадки состояли главным образом из не дающего мути детрита известковых раковин и скелетов морских животных, образующегося тут же на месте и потому представляющего собой более крупные частицы, чем частицы мути, выносимой в море с поверхности суши.

Наконец, к выяснению образа жизни мы можем подойти, руководствуясь приспособленностью организма к влияниям окружающей среды. В настоящее время есть кораллы больших глубин и спокойной воды, с одной стороны, и малых глубин и полосы значительного волнения морской воды — с другой.

Современные кораллы больших глубин являются одиночными неколонизальными кораллами и отличаются тонкостью своей конструкции в соответствии со спокойным состоянием воды на большой глубине.

Типичными кораллами мелководья в современной фауне являются рифовые колонизальные кораллы, благодаря размножению делением и почкованием образующие значительные массивы, которые страшны кораблям, но для которых не страшны морские бури.

В древние геологические периоды тоже были кораллы-рифобразователи, хотя не из тех групп, что живут в настоящее время, были и иные кораллы прибрежной полосы, образовывавшие небольшие колонии из сравнительно массивных индивидов или же оставшиеся одиночными, причем они изгибались наподобие рога так, что навстречу прибою была обращена выпуклая сторона, очерчивавшаяся такой же кривой, какой очерчивается нос морского судна, оконечность артиллерийского снаряда и пр. и которая известна в механике под именем кривой наивыгоднейшего сопротивления. При движении тело испытывает благодаря этой кривой минимум сопротивления со стороны жидкой или газообразной среды; при неподвижном положении тела, как это имеет место с прирастающими кораллами, оно получает минимум удара и разрушительного действия со стороны прибоя.

Таким образом, законы механики дают нам возможность уяснить образ жизни вымерших палеозойских кораллов так же, как и аналогия с ныне живущими родственными группами и исследования характера морского дна.

Заключения относительно образа жизни различных вымерших групп животного царства делаются на основе того или другого из трех указанных путей, но не всегда в одинаковой степени полно.

Есть группы почти совершенно вымершие, почти не имеющие представителей в современной фауне, и при обсуждении образа жизни этих групп, когда-то бывших очень распространенными,

почти исключена возможность опираться на аналогии с формами, ныне живущими.

В течение ряда геологических периодов были весьма распространены четырехжаберные головоногие моллюски, разнообразные аммоноидеи и наутилоидеи, единственным представителем которых, дожившим до настоящего времени, является наутилус, живущий в теплых частях Индийского и Тихого океанов.

Нельзя сказать, чтобы образ жизни современного наутилуса был уже вполне выяснен зоологами. Некоторые зоологи, например, считая наутилуса придонным животным, в то же время находят возможным, что в известное время года он делается животным пелагическим (Давыдов, 1906).

Таким образом, при обсуждении образа жизни ископаемых аммоноидей и наутилоидей мы лишены возможности уверенно опираться на аналогии с наутилусом, тем более что ископаемые формы весьма разнообразны по строению раковины и, возможно, в связи с этим могли вести различный образ жизни.

Второй путь выяснения образа жизни — путь изучения фации моря, т. е. условий образования морских осадков, содержащих раковины, в данном случае также не приводит к уверенным заключениям. Дело в том, что у рассматриваемой группы головоногих моллюсков благодаря присутствию так называемых воздушных камер после смерти животного раковина может долго странствовать по морю по воле ветра и течений.

Вследствие этого немудрено, что раковины современного наутилуса находили там, где он вовсе не живет, например на побережье Японии и Мадагаскара.

Вот почему раковины ископаемых четырехжаберных могут быть найдены в осадках совершенно не той фации, где они жили, и заключения относительно образа жизни этих животных, сделанные на основании исследования фации, а также фаунистического сообщества могут быть ошибочными.

Остается третий путь суждения об образе жизни ископаемых моллюсков — на основе оценки приспособленности раковины к механическим факторам, действующим при ползании или плавании животного.

В этом отношении интересны работы профессора механики А. Я. Миловича (1912, 1914), который исследовал форму раковин аммоноидей и наутилоидей с точки зрения механики и пришел к заключению, что древнейшие представители четырехжаберных только ползали, тогда как раковины современного наутилуса, являясь с точки зрения механики более совершенным поплаком, свидетельствуют о возросшей способности к плаванию.

Таким образом, при изучении образа жизни ископаемых животных надо иметь в виду все три способа исследования, используя в каждом отдельном случае подходящий или даже комбинируя их.

Вопросы связи организма и среды еще в XIX в. привлекали внимание ряда русских биологов; они получили еще большее внимание в нашей стране за последние десятилетия. Этими вопросами я занимался в течение большей части моей научной деятельности в связи с работами по брахиоподам и кораллам, а в последние годы и по морским лилиям.

Первая моя работа по брахиоподам «О прирастании раковин некоторых *Strophomenacea*» появилась в 1907 г.

Работы по кораллам были напечатаны в 1904, 1910, 1915 гг. и позже. В работе 1915 г. «Строение кораллов *Rugosa* и происхождение их характерных особенностей» я дал сжатое изложение вопроса.

Несколько статей были напечатаны в журнале «Природа»: «Подвижное и неподвижное прикрепление сидячих животных» (1923), «О факторах морфогенеза (1946б)», «Влияние механических условий на строение морских лилий» (1947); в «Докладах Академии наук СССР»: «Происхождение рода *Indocrinus* от *Ulocrinus* и факторы эволюции» (1949), «Саморегулирование и формообразование у морских лилий» (1952б). В статье «О превращении *Chonetes* в *Productella*» (1920) дается пример скачкообразного развития, и сторонники эволюции лишь путем постепенных изменений напрасно будут ждать выявления предков *Productella* соответственно этой концепции. Пример скачкообразного развития представляет также происхождение рода *Indocrinus* от *Ugeocrinus* (*Ulocrinus*).

В последние годы тема «Организм и среда» была поставлена в основу конференции Всесоюзного геологического института, где мною был сделан соответствующий доклад, напечатанный затем в «Журнале общей биологии» в 1952 г. В этом докладе на примерах брахиоподы *Meekella* и коралла *Actinocystis* мною показано, какие грубые ошибки можно сделать в определении вида, основываясь на недостаточном материале и не принимая во внимание характера породы, содержащей ископаемые организмы, т. е. характера морского дна. В нем показано также, что, кроме характера морского дна, для кораллов и лилий факторами формообразования являются морской прибой и определенные постоянные течения морской воды.

Упомяну еще статью «О „червяковых“ известняках» (1948а). Она выясняет происхождение пород на основании характера находящихся в них следов фауны, состоявшей почти исключительно из червей.

В статье «Организм и среда» (1952а), а также в других статьях настоящего сборника делаются выводы относительно критериев для определения видов и родов. В свою очередь точное определение руководящих форм дает возможность выяснить возраст горных пород, чем палеонтология и призвана помогать геологии.

Статьи настоящего сборника можно читать независимо одну от другой, но лучше в том порядке, как они напечатаны, так как последующие имеют связь с предыдущими.

Статьи, напечатанные в разное время, пересмотрены, изменены некоторые фразы, опущен или прибавлен абзац, как например абзац, прибавленный в конце статьи «О факторах морфогенеза», взятый из другой статьи, не вошедшей в сборник. Но эти изменения и дополнения не меняют сути печатанного ранее.

За просмотр рукописи и помощь при ее оформлении приношу благодарность Д. В. Наливкину, И. И. Горскому, В. П. Нехорошеву, Р. Ф. Геккеру, А. В. Жирмунскому, а также Е. Л. Аренсу, проверившему библиографические данные.

15 августа 1955 г.

Н. Яковлев.

Для второго издания в сборник добавлены две новые статьи: «О параллелизме в эволюции организмов и о его значении для систематики» (1959) и «Планктон — основа развития морской фауны» (1960).

12 сентября 1962 г.

Н. Яковлев.

ОРГАНИЗМ И СРЕДА¹

Первым палеонтологом, давшим пример связи организма с условиями его существования, является выдающийся русский ученый, основатель эволюционной палеонтологии В. О. Ковалевский. Занимаясь изучением ископаемых копытных, Ковалевский выяснил (1875) происхождение малокопытных млекопитающих — однокопытных лошадей и парнокопытных оленей — от многопалых предков и объяснил их эволюцию, имевшую место в третичном периоде, связав ее с развитием и распространением травянистых растений (злаков) вследствие изменения климата и образования возвышенных плато. Из-за слабого развития листвы у злаков питание ими требует передвижения животного на значительные расстояния. В связи с этим возникает потребность в быстроте передвижения, что достигается у лошадей и оленей соответствующим устройством ног.

Соотношения организма и среды изучает отдел биологии, называемый экологией (от греческого слова *oikos* — жилище). Некоторые соотношения общеизвестны. В частности, соленость моря влияет на размер и величину как беспозвоночных, так и позвоночных животных. Работая на Балтийском побережье, я видел, что у Паланги камбала имела размер вдвое больший, чем около Виндавы, расположенной много ближе к опресненному Рижскому заливу.

Укажем на соотношение между температурой воды, количеством растворенной в ней извести и образованием животными раковин и коралловых рифов. Известь растворена в теплых водах в избытке, поэтому естественно, что коралловые рифы образуются именно в тропиках. Раковины самых больших из ныне живущих двустворчатых моллюсков — *Tridacna*, обитающих на коралловых рифах, достигают более метра длины.

Мы коснемся менее известных, менее изученных соотношений, а именно тех, которым я посвятил добрую половину своей научной, более чем полувековой работы, — изучения экологии трех больших групп ископаемых морских беспозвоночных, прикрепленных к месту обитания, — кораллов, плеченогих и морских лилий.

¹ Доклад, сделанный на конференции Всесоюзного геологического института 21 марта 1951 г. (Журн. общ. биологии, 13, № 2, 143, 1952).

Изучение этих групп имеет большое значение для геологов, в особенности для занимающихся палеозоем, потому что последним приходится иметь дело главным образом с морскими фаунами мелководья, где прикрепление к месту обитания является весьма распространенным.

Сходство в условиях жизни, создаваемое прикреплением, вызывает аналогичные приспособления к внешней среде, несмотря на весьма различную организацию животных названных групп.

Вследствие прикрепления создаются некоторые черты сходства с растениями, что выражается даже в названиях животных: анемоны (или актинии), морские лилии, мшанки и т. д. В связи с этим сходством с растениями кораллы лет 100 назад относились к так называемым зоофитам, животным-растениям — группе, впоследствии упраздненной.

Палеонтология воссоздает строение организма, геология — физико-географические условия прошедших периодов, стало быть среду, условия существования организма в этих периодах. Одним из главных условий для прикрепления морских животных, живущих в полосе мелководья, является характер субстрата, морского дна, к которому они прикрепляются. И в отношении субстрата палеонтолог всегда имеет точные данные, так как ископаемый организм находится в куске породы, представляющем часть затвердевшего морского дна, да и внутренность ископаемого заполнена отвердевшим илом того же дна. Кроме того, для прикрепленных животных имеет большое значение движение воды — прибой волн и морские течения.

Рассмотрение вопросов экологии ископаемых беспозвоночных начнем с брахиопод.

Изменчивость и формообразование у брахиопод

У брахиопод наблюдается большая индивидуальная изменчивость, что объясняется прежде всего прикреплением к месту обитания. Прикрепленные животные не могут переменить свое местонахождение, в связи с чем при изменении внешних условий они или изменяются, или вымирают.

Я имел возможность показать, что излишнее изобилие описанных видов брахиопод является следствием того, что некоторые исследователи описывают экземпляры, по малочисленности не связанные между собой переходами. При этом не создается верного представления о степени видовой изменчивости, которое получилось бы, если бы имелось большое количество индивидов из одного и того же местонахождения. Об этом ясно свидетельствует большой материал по брахиоподе *Meekella eximia* Eichw. из нижнепермских отложений с. Корульки в Донбассе.

Основываясь на изучении этого материала, я пересмотрел многочисленные виды *Meekella* — уральские, установленные

Ф. Н. Чернышевым (1902), и альпийские, установленные Шельвином (Schellwien, 1900), для чего побывал в Вене, где находятся оригиналы Шельвина, и в результате сократил более чем в два раза число русских и альпийских видов (Яковлев, 1907).

К одному лишь виду *M. eximia* я отнес 6 уральских и альпийских видов этого рода. Это было сделано свыше 40 лет назад, при жизни Ф. Н. Чернышева, и аннулированные виды не были восстановлены ни им, ни другими исследователями.

Между прочим, изучение *Meekella* показало, что нельзя придавать значение как видовому признаку, например, наклону *area*¹ большой створки брахиопод по отношению к плоскости соединения обеих створок. Вследствие этого представляется ненужной терминология наклонов *area*: *anacline*, *orthocline*, *arsacline* и т. д. Эта терминология, хотя и приведена в русском издании руководства Циттеля (1934), но там имеется оговорка, что мною показана ее неосновательность.

Различия в положении *area* не имеют видového значения; кроме того, следует упростить терминологию и обозначать наклоны, как тупой, прямой или острый.

Как я отмечал еще в 1907 г., при установлении видов *Meekella* надо соблюдать большую осторожность и производить его на основании изучения большого количества индивидов, причем размеры *area*, ее наклоны и характер кривизны поверхности большой створки в значительной степени не могут считаться признаками видовых отличий, поскольку они обуславливаются прирастанием створки. Видовые отличия определяются главным образом общей формой раковины, ее размерами, отношениями размеров между собой, скульптурой раковины и т. п.

Как уже говорилось, причиной изменчивости брахиопод является прикрепление их на морском дне, причем различные индивиды в одной и той же местности в разной степени подвергаются опасности быть засыпанными илом в связи с различиями в рельефе субстрата. Опасность заноса илом устраняется удлинением брюшной створки в направлении от макушки створки к противоположному — лобному краю с соответствующим увеличением высоты *area*, так что брюшная створка у *Meekella* приобретает вид более или менее деформированного полукопруса значительной высоты. Малая створка, являющаяся как бы крышкой для большой створки, мало изменчива по форме и величине, так как представляет часть раковины, более удаленную от морского дна, не соприкасающуюся с ним.

Собственно говоря, *Meekella* не имеет обычного признака раковин прикрепленных брахиопод — рубца прирастания к твердому субстрату морского дна или к предметам, на нем находя-

¹ *Area* — площадка между макушкой большой створки и ее замочным краем.

щимся. К убеждению о прикреплении *Meekella* меня привела счастливая находка нескольких экземпляров *Meekella*, соединенных в один пучок (рис. 1, 1). В этом пучке макушки больших створок, обращенные к субстрату, соприкасаются почти в одной точке, в результате чего боковые поверхности створок прилегают вплотную друг к другу, так что ранее прикрепившиеся экземпляры оказывают формирующее влияние на позже прикрепившиеся (выпуклости и впадины на первых бывают причиной возникновения соответственно впадин и выпуклостей на последних). Этот образец показывает, что *Meekella* росли вместе, прикрепляясь макушкой больших створок. Такое прикрепление пучками обратило на себя внимание, и данная мною фотография пучка из трех экземпляров *Meekella* воспроизведена в работах Абеля (Abel, 1920), Дакке (Dacqué, 1921) и Пеккельмана (Paeckelmann, 1932). Имелись пучки и из четырех экземпляров, хотя худшей сохранности. Оставался невыясненным вопрос, как же прикреплялись *Meekella* к субстрату, если это не было прирастанием вплотную поверхностью раковины (так называемое прикрепление цементацией).¹

Как известно, раковина многих брахиопод пронизана каналами, прикрытыми снаружи лишь тонким слоем органического вещества; так построена раковина и у рода *Meekella*. Органическое вещество на ископаемых экземплярах не сохраняется, и каналы обнаруживаются на поверхности раковины в виде пор, различимых в лупу, а иногда и невооруженным глазом. Мое внимание обратило на себя то обстоятельство, что у *Meekella* поры на макушке брюшной полости, иногда приплюснутой, особенно велики, что позволило предположить, что через эти поры происходило усиленное выделение органического вещества, служившего для прикрепления раковины к субстрату, причем после смерти животного на поверхности раковины не оставалось рубца прикрепления, который бывает в случаях прикрепления цементацией. Такие же расширенные поры я наблюдал потом на макушках верхнепермских закавказских *Meekella*.

Сильно варьирующие и обыкновенно асимметричные донецкие *Meekella* были найдены в изобилии в одном из доломитизированных известняков в верхних горизонтах нижнепермской доломитовой толщи Донбасса у с. Корулька (рис. 1, 2—7а, 7б). Но в нижней части этой толщи, у с. Покровского, в глинистом мергелистом пропластке я собрал *Meekella*, характеризующиеся правильно построенными, симметричными раковинами, мало разнящимися друг от друга по величине и форме (рис. 1, 8а и 8б), с малой пористостью в области макушки и имеющие при макушке большой створки при-

¹ В случае прикрепления цементацией раковины, отделившиеся от субстрата после смерти животного, имеют обыкновенно сглаживающий скульптуру, резко выраженный рубец прирастания, что бывает, например, у *Crania* и *Strophalosia*.

плюснутую площадку значительной величины. Эта площадка отделена резким перегибом от остальной части брюшной створки, имеющей уже не плоскую, а выпуклую поверхность. Это позволило сделать заключение, что на более рыхлом, глинистом грунте морского дна *Meekella* не могли прирастать к нему так, как они прирастали к плотному известняковому дну в районе Корульки; у Покровского они оставались свободно лежащими, опираясь на дно моря расширенной приплюснутой околумакушечной частью. Ареа у них была относительно низкая, что позволяет предположить медленность накопления тонкого ила, не создававшего опасность для животного быть засыпанным и потому не вызывавшего необходимость роста брюшной створки. Интересный материал по таким мало варьирующим *Meekella* из мергелистого слоя был собран в 1949 г. в донецких пермских отложениях геологом Ленинградского нефтяного института Е. И. Максимовой.

Значительные различия прикрепленных экземпляров, по-видимому, индивидуальны; они возникали в зависимости от различий в условиях прикрепления каждого экземпляра в отдельности, в зависимости от неровностей субстрата; эти различия не передавались по наследству. Но можно полагать, что возникшие подобным образом индивидуальные особенности, повторяясь в ряду многих поколений, в конце концов закрепляются в организме и становятся уже наследственными. Это является примером наследования приобретенных изменений.

Мною было указано (Яковлев, 1908), что пермских *Spirifer rugulatus* и *S. curvirostris* (из которых первый считался характерным для востока европейской части СССР, а второй — для запада) надо считать за один вид, так как разница в высоте брюшной створки недостаточна в качестве видового различия; такое же заключение позже сделала независимо от меня и М. Е. Мирчинк (1935).

От внешних особенностей брахиопод, возникающих в связи с прикреплением (удлиненности створки, развития при макушке усиленной пористости и т. д.), я перешел к рассмотрению внутренних особенностей раковин, которые можно было предположительно поставить в связь с их прирастанием и происходящим при этом углублением брюшной створки. Уже *Meekella* отличается разросшимся, довольно длинным замочным отростком спинной створки, к которому прикрепляются мускулы — открыватели раковины; с другой стороны, мускулы прикрепляются ко дну брюшной створки. При увеличении глубины брюшной створки эти мускулы растягиваются и их положение относительно различных частей мягкого тела изменяется. Вследствие этого они могут давить на мягкие части, которые ранее не подвергались такому давлению, чем создается ненормальное и, возможно, болезненное состояние. Оно устраняется тем, что удлиняется замочный отросток спинной створки и мускулы, прикрепляющиеся к его оконечности, оказываются той же длины и в том же положении относительно

мест их прикрепления на брюшной створке, как это было до увеличения ее глубины.

Необыкновенно большое удлинение замочного отростка происходит у рода продуктид *Aulosteges*, отличающегося очень высокой ареа брюшной створки. Род *Aulosteges* является производным от рода *Strophalosia* — с меньшей ареа и менее длинным замочным отростком, и подобно тому, как нельзя отделять экземпляры *Meekella* с очень высокой ареа от экземпляров с менее высокой ареа, так нет основания считать родовыми различия между *Aulosteges* и *Strophalosia*; самое большее эти различия можно считать подродовыми.

Иногда вместо удлинения замочного отростка происходит образование в брюшной створке возвышенной срединной перегородки, на которую со дна створки переносятся места прикрепления мускулов; таким образом, мускулы приближаются к замочному отростку и сохраняют свою первоначальную длину и относительное положение в теле.

У рода *Stringocephalus*, встречающегося в девонских отложениях, мы имеем срединную перегородку брюшной створки, на которую перенесено место прикрепления мускулов, и удлиненный замочный спинной отросток.

Срединная перегородка существовала, например, у рода *Tscherpnuschewia* из продуктид. Вместо ординарной перегородки, возникшей заново со дна створки, бывают двухслойные перегородки, получавшиеся путем разрастания зубных и замочных пластин и слияния их по плоскости симметрии створки. Так, у *Pentamerus* перегородка имела в брюшной створке, а образующие ее пластины с приближением к плоскости соединения двух створок снова расходились, образуя этим расхождением желобовидный или корытообразный спондилиум, на который передвигались места прикрепления мускулов.

У *Stringocephalus* срединная перегородка находилась в брюшной створке и удлиненный замочный отросток — в спинной. Как *Pentamerus*, так и *Stringocephalus* отличались вздутостью раковины, вследствие чего дно одной створки было значительно удалено от дна другой. Это обстоятельство могло бы вызвать растяжение межстворочных мускулов, не будь описанных выше приспособлений для переноса места прикрепления мускулов ближе друг к другу.

Руководствуясь указанными положениями, в ряде случаев приходится делать заключение о недостаточности оснований даже для установления родов. Так, мною было отмечено, что выделение рода *Curtia* на основании удлинения ареа с закрытием при этом псевдодельтидиумом сильно увеличившейся дельтириальной щели¹

¹ Дельтириальная щель — треугольная выемка, идущая от замочного края к макушке створки; псевдодельтидиум — сводчатая пластинка, закрывающая дельтириальную щель.

в брюшной створке неосновательно. Силурийская *Cyrtia exprorecta* есть *Spirifer cyrtana* с постепенно возрастающей ареа. Образование псевдодельтидиума не всегда может служить родовым признаком.¹

Итак, на формообразование брахиопод влияют характер субстрата морского дна и волнение морской воды. Волнение воды вызывает прикрепление к субстрату: гибкое, если оно происходит посредством мясистой ножки, малогибкое, как у *Meekella* и *Derbya*, и совершенно негибкое прикрепление цементацией, как у *Crania*, *Irboskites* и *Richthofenia*.

Гибкое прикрепление, как отмечалось ранее (Яковлев, 1923; см. наст. сборник, стр. 29), наблюдается там, где волнение воды сильнее, т. е. ближе к береговой линии, а негибкое — подальше от нее, хотя все-таки на небольших глубинах.

Палеозойские кораллы *Tetracoralla*

Вторая группа, которой я занимался в течение долгого времени, — это палеозойские кораллы *Tetracoralla* (*Rugosa*) (Яковлев, 1903, 1904, 1910б, 1914, 1915, 1937, 1945а, 1945б).

При конической форме тела и скелета *Tetracoralla* прикрепление острым концом конуса перпендикулярно к его геометрической оси было бы непрочным. Поэтому *Tetracoralla*, жившие на небольших глубинах, при значительном волнении воды прикреплялись у вершины конуса его боковой поверхностью, причем прикрепление могло быть на значительном протяжении боковой стороны коралла. Прикрепившись к морскому дну или к предметам, на нем находящимся, коралл рос далее, отгибаясь от субстрата широким концом конуса — устьем, где находилось ротовое отверстие. Это было необходимо, чтобы избежать попадания ила морского дна внутрь коралла через его ротовое отверстие, так как ил, проникший внутрь, вызывает гибель животного. Поэтому коралловые рифы могут существовать только там, где абсолютно чистая вода. У устьев рек линия коралловых рифов, тянущаяся вдоль берега, прерывается.

Вследствие бокового прирастания и отгибания от субстрата коралл приобретает согнутую наподобие рога форму. Лучшее сопротивление действию прибоя достигается тем, что коралл растет, располагаясь выпуклой стороной этого рога навстречу действию прибоя. Это мое предположение (Яковлев, 1914) получило подтверждение в работе В. Ю. Черкесова (1935), который описал прирастание силурийских кораллов к волноприбойным гребням известнякового дна.

¹ Между прочим, Гюрх, считавший *Cyrtia* за самостоятельный род, после опубликования моей работы о прикреплении брахиопод напечатал короткую заметку с указанием, что *Cyrtia exprorecta* есть *Spirifer*, но не упомянул при этом, что эта поправка уже была сделана мною.

При расположении коралла выпуклой стороной навстречу прибюю действие последнего, отрывающее кораллы от субстрата, бывает меньше, чем если бы коралл был обращен к прибюю вогнутой стороной (Яковлев, 1946б; см. наст. сборник, стр. 51). Кроме того, у позднейших палеозойских кораллов полипник нередко приобретает эллиптическое поперечное сечение вместо первоначального круглого. Длинная ось эллипса располагается в плоскости симметрии коралла от его выпуклой стороны к вогнутой, чем достигается большая обтекаемость коралла водой, стало быть, лучшее сопротивление удару волн и большая его прочность.

У кораллов, как и у брахиопод, надо различать два случая расположения на субстрате: 1) на твердом известняковом грунте, к которому возможно плотное прирастание цементацией, причем субстрат оставляет следы своей поверхности на поверхности коралла; 2) на рыхлом, в значительной степени глинистом дне, к которому прирастание невозможно.

Рис. 2 воспроизведен из работы К. В. Маркова (1921), который несколько лет производил разведку на западном склоне Урала и собрал необыкновенный по изобилию и хорошей сохранности материал. Эта работа мало известна, потому что третий том Ежегодника Русского палеонтологического общества, в котором она напечатана, сохранился лишь в небольшом количестве экземпляров.

На рисунке изображены различные экземпляры коралла *Actinocystis versiformis* конической и цилиндрической формы. На рис. 2, 1 представлен коралл, основная часть которого коническая, но который рос с так называемым омолаживанием, суживая свой поперечник, чтобы не слишком расширяться, что невыгодно с механической точки зрения. Это сужение диаметра повторялось несколько раз, и в общем получилась неправильная форма с пережимами. На рис. 2, 5—7 изображены дискообразные плоские кораллы из того же местонахождения. Из современных плоских кораллов можно отметить так называемый грибовик (*Fungia*), который растет на коралловых рифах и представляет собой как бы шляпку гриба, обращенную кверху нижней стороной.

Плоские кораллы Марков склонен был считать за вполне взрослые, но потом оказалось, что они являются начальной стадией цилиндрических кораллов. Это основание отличается тем, что линии нарастания коралла идут в виде эксцентрических кругов, охватывающих друг друга.

Диск представляет собой как бы распластанный по рыхлому субстрату конус и образуется именно в случае рыхлого субстрата, к которому конический полипник не может прирасти, а погружение в него было бы для организма невыгодно. Дискообразный же полипник, опирающийся широкой поверхностью всего диска на дно, погружаться в ил не будет.

Надо сказать, что и при рыхлом дне полипник бывает не дискообразным, а конически согнутым, причем согнутая форма способствует меньшему погружению в ил, чем форма прямого конуса. Среди экземпляров одного и того же вида в одном и том же местонахождении одни могут быть конически согнутыми, а другие — дискообразными. Это обуславливается различиями в реакции различных индивидов на характер дна.

У *Actinocystis versiformis* Markov [родовое определение впоследствии было изменено Е. Д. Сошкиной (1949) на *Pseudozoporhyllum*] из среднего девона Урала полипник если и бывает дискообразный, то лишь в молодых стадиях, и то не всегда. Дискообразное состояние здесь индивидуально и не наследственно. Но, по-видимому, у некоторых кораллов дискообразная форма сохраняется постоянно, например у девонского *Microcylus*, у каменноугольного *Gymnophyllum*, как и у некоторых из ныне живущих *Hexacoralla*.

Бэсслер (Bassler, 1937) опубликовал статью о дискообразных палеозойских кораллах, объединяя их в семейство *Palaeocyclusidae*, хотя сам же пишет следующее: «Септальная структура *Palaeocyclusidae*, конечно, имеет большое сходство с *Heliophyllum*; сходство может также быть намечено между другими палеоциклоидными родами и некоторыми циатофиллидными кораллами. Эти так называемые простые кораллы, обыкновенно рассматриваемые как простейшие из *Tetracoralla*, могут быть производными от видов совершенно различного происхождения».

Я бы сказал определеннее: эти кораллы являются, по-видимому, производными от различных семейств, так что объединение их в семейство *Palaeocyclusidae* является неестественным и необоснованным.

Такой вывод можно сделать на основании изучения *Actinocystis versiformis* Markov. Как уже отмечалось, на первых стадиях роста полипник *A. versiformis* иногда бывает дискообразным, а затем становится цилиндрическим. Если коралл погиб в молодости в дискообразной стадии, то его можно принять за представителя *Palaeocyclusidae*, к чему и склонялся в разговоре со мной К. В. Марков. Однако в собранном им в течение нескольких лет при разведке в одном и том же месте обильном материале не было представителей палеоциклоид. Для последних, между прочим, кроме внешней дискообразной формы, считается характерным отсутствие диссепиментов и днищ. Но диссепименты и днища и не могут быть в полипнике, пока он дискообразен и не имеет внутренней полости и углубленной чашечки, так как они служат для заполнения ее и бывают поэтому только в высоких полипниках. В том же *A. versiformis* в зрелом возрасте эта полость заполнена пузырчатой эндотекой, т. е. диссепиментами и днищами (рис. 2, 3).

К *Palaeocyclusidae* Бэсслер относит и некоторые конические кораллы малой высоты. Мне представляется возможным, что

у них могут оказаться диссепименты или днища, хотя и в слабой степени развития в связи с малой высотой. К сожалению, Бэсслер на приводимых им рисунках не дает шлифов и разрезов кораллов. Кроме того, при значительном материале по кораллам из одного пункта, где кроме дискообразных имеются и другие кораллы, надо посмотреть, не соответствуют ли эти последние дискообразным кораллам и не являются ли те и другие одними и теми же видами в различных стадиях индивидуального развития. При этом может поубавиться не только число видов, но и родов. Бэсслер описывает 37 видов, из которых 13 новых, причем сам отмечает, что обыкновенно указывают лишь 4 вида. Тем более изобилие описываемых им видов вызывает сомнение.

Изложенное выше касалось лишь одиночных, или, как говорит Бэсслер, простых кораллов. В отношении сложных колониальных полипников некоторые данные о зависимости формы кораллов от среды имеются в работах зоологов (Wood-Jones, 1910; Gravies, 1911). К ним примыкают и мои наблюдения, сделанные на современных коралловых рифах Красного моря в Порт-Судане. Еще в 1913 г. я писал, что изменчивость колониальных кораллов проявляется как в общей форме колонии, зависящей от особенностей размножения бесполом путем, так и в характере скелета отдельных индивидов колонии — кораллитов — и в строении промежутков между ними на общей поверхности полипника. Во всех этих отношениях нет хороших признаков для обособления видов. Различные формы вегетативного роста колонии, проявляющиеся у одного и того же вида, возникают вследствие таких условий, как большая или меньшая глубина воды, наличие сильного прибоя или спокойное состояние воды, изобилие и даже излишек осадков или полное отсутствие их на дне.

Колониальные кораллы, которые живут в полосе, где имеется постоянный прибой волн, имеют тенденцию образовывать полипник сфероидальной формы (*Porites*), так как эта форма лучше всего выдерживает действие прибоя. Формы, живущие в спокойной воде, отличаются сильным и тонким разветвлением кустообразного полипника. Обилие осадков в море губительно для зооидов, неблагоприятно расположенных в отношении осадкоотложения, в результате чего образуются полипники неправильной формы. Обилие осадков приводит также к тому, что отдельные зооиды становятся меньше и потому резче выделяются на общей поверхности полипника. Промежутки между отдельными зооидами на поверхности полипника становятся желобчатыми, что облегчает выведение ила, который осаждается на верхней поверхности полипника. Кораллы обладают чрезвычайной пластичностью, безграничной способностью изменяться, варьировать, приспособляться к требованиям окружающей среды. Условия, которые определяют изменчивость кораллов, сами варьируют как в пространстве, так и во времени. Пространственные изменения

условий могут быть уже на небольших расстояниях, а изменения во времени проявляются в течение жизни одной и той же колонии, так что кораллы *Madreporagia* имеют чрезвычайную пластичность, которая приводит в изумление натуралиста, занимающегося их систематикой.

Соответственно условиям жизни кораллы могут принимать формы, которые на первый взгляд производят впечатление не имеющих отношения друг к другу и принадлежащих различным видам. Ни в какой другой группе животного царства не является столь очевидным искусственный, в высокой степени субъективный характер наших подразделений на виды и переходящее значение наших определений, как у *Madreporagia*. Также и подразделение на роды немногим более определено, даже у наиболее известных и широко распространенных родов.

Морские лилии

Перейдем, наконец, к рассмотрению условий существования морских лилий.

Морские лилии прикрепляются обыкновенно ко дну моря более или менее длинным стеблем, иногда свыше 10 м. Стебель отходит от чашечки — той части тела, расширенной по сравнению со стеблем, в которой содержатся все жизненно важные органы животного, так что чашечка с ее ротовым отверстием удалена от дна и характер последнего не влияет на строение чашечки. В случае длинного стебля характер дна влияет лишь на строение его корневой части, которой стебель прирастает ко дну или при якоревидной форме (*Ancyrocrinus*, *Myrtillocrinus*) зацепляется за него.

Для морских лилий имеют значение морской прибой и морские течения. От разрушительного действия прибоя морские лилии, по-видимому, лучше всего предохранялись переходом от прикрепленного состояния к свободному с утратой стебля, после чего они передвигались, плавая или ползая по дну, при помощи «рук». Подобные бесстебельчатые морские лилии были уже в палеозое (*Agassizocrinus*, *Petschoracrinus*), но до плавания они еще не дошли, и если передвигались, то, должно быть, лишь ползанием. Чашечка их имела стенки необыкновенной толщины, равной поперечнику внутренней полости чашечки, которые защищали животное от разрушения при перекачивании волнами по дну моря.

В настоящее время в противоположность прошлому преобладают утратившие стебель лилии коматулиды, отличающиеся тонкостенностью, легковесностью чашечки и способные свободно плавать. Зоологи, специалисты по морским лилиям, указывают, что из 600 ныне живущих видов лилий 525 принадлежат к коматулидам. Изредка и в прошлых геологических периодах немногие лилии обладали способностью свободно плавать в открытом море.

Таковы *Scyphocrinus* в силурийском и *Saccosoma* в юрском периодах.

В некоторых случаях, подобно тому как это происходит у брахиопод, гибкое прикрепление членистым стеблем сменяется негибким. Тогда стебель укорачивается и даже совершенно атрофируется; чашечка прирастает к субстрату своим основанием; как у усоногих раков, известковые таблички, покрывающие мягкое тело и свободные при первоначально гибком прикреплении ножкой (у *Lepas*), срastaются между собой в одно целое (у *Balanus*); из-за срастания табличек швы между ними исчезают (*Palaeoholopus*, ныне живущий *Holopus*). Гибкое прикрепление ослабляет силу удара волн, тогда как при негибком прирастании сила удара воспринимается полностью и скелетные образования должны быть прочнее. В связи с этим животные с негибким прикреплением находятся там, где действие прибоя менее сильно — подалее от берега.

На строение чашечки морских лилий имеют влияние морские течения, если они определено выражены в зоне моря, где живут морские лилии. Морские лилии принадлежат к числу пассивно питающихся животных. Морские течения приносят ко рту лилии микроскопические организмы, которые составляют пищу этого животного. Обычно морские лилии имеют подобно цветкам многих растений радиальную, пятилучевую симметрию строения, выражающуюся особенно четко в присутствии 5 придатков-рук, имеющих желобки на верхней поверхности. Колебательные движения мерцательных ресничек, находящихся на дне желобков, вызывают ток воды ко рту, приносящий пищевые частицы. Так бывает в особенности в спокойных, большей частью глубинных водах. Морская лилия в этом случае одинаково ориентирована во всех направлениях, так как вода струится одинаково по желобкам всех рук. При наличии определенного морского течения оно может не совпадать по направлению с током воды в некоторых из 5 рук; тогда эти руки становятся менее полезными, менее активными, а потому атрофируются, исчезают. Морская лилия оказывается с уменьшенным числом рук; вместо пятируких морских лилий получают трехрукие, однурукие и даже безрукие. В случае малоруких лилий — однуруких и трехруких — радиальная пятилучевая симметрия сменяется двусторонней симметрией, плоскость которой расположена по направлению течения. Такие морские лилии в отношении симметрии можно поставить в параллель двусторонне симметричным цветкам, например, бобовых и губоцветных растений.

Рассмотрим ближе строение трехруких морских лилий и происхождение трехрукости. Из нескольких родов этой категории лилий (*Indocrinus*, *Sundacrinus* и др.) остановимся на роде *Indocrinus*, в изобилии встречающемся в пермских отложениях на Урале (например, в Красноуфимске) и в Индонезии.

О вероятном происхождении этого рода от каменноугольного *Ureocrinus globularis* (или *Stromyocrinus*, *Ulocrinus*, как его раньше называли) я недавно писал (Яковлев, 1949; см. наст. сборник, стр. 86). Есть, однако, более определенный и более близкий предок этих форм. Это установленный мною из тех же пермских отложений род *Hemiindocrinus*. При одинаковой общей форме и составе чашечки *Hemiindocrinus* отличается от *Indocrinus* главным образом присутствием 5 рук, а не 3, как у *Indocrinus* (рис. 3). Между руками на краю чашечки находится анальный лоток, служивший для удаления экскрементов. Предполагая наличие течения морской воды в определенном направлении, мы должны принять ориентировку чашечки *Hemiindocrinus* по этому течению так, чтобы навстречу течению была обращена передняя сторона (противоположная анальной). Такая ориентировка была рациональной, потому что при этом экскременты животного уносились полностью прочь от чашечки; при обратном расположении загрязненная вода могла бы попасть в ротовое отверстие.

Предполагаемая нами ориентировка чашечки по отношению к направлению морского течения несомненно существовала, потому что околотовое поле (перистом), а следовательно, и ротовое отверстие у *Hemiindocrinus* и *Indocrinus* имеют необычный наклон от задней, анальной стороны к передней, так что перистом не составляет прямого угла с осью чашечки. Подобный наклон чашечек морских лилий навстречу течению был еще в конце прошлого века установлен для некоторых морских лилий из юры Чехословакии Иекелем (Jaekel, 1891) и объяснен тем, что при нем происходило лучшее улавливание питательного материала.

Однако при таком наклоне перистома руки у морских лилий использовались не в равной степени. Вероятно, хорошо действовала передняя рука (*III*; см. рис. 3), противоположная анальному лотку, представляющему, по всей вероятности, редуцированный хоботок, нередко встречающийся у морских лилий. При горизонтальном положении руки *III*, соответствующем на рисунке плоскости последнего, вода протекала от вершины руки по ее желобчатой поверхности ко рту и полностью использовалась. Руки, ближайšie к ней (*II* и *IV*), оказываются в невыгодном положении, так как они обращены к течению не желобком, а боковой стенкой руки, как это видно из рисунка, и вода, приносимая течением, в желобок не попадает. Руки *I* и *V*, ближайšie к анальному мешку, обращены к течению наполовину боком, наполовину амбулякральным желобком, доставляют с помощью последнего воду ко рту и потому сохраняются вместе с рукой *III*, тогда как руки *II* и *IV* атрофируются. Это следует из того, что соответствующие им поддерживающие руки таблички наверху чашечки, там, где должны быть на них площадки, сочлененные с руками, редуцированы, сужены и утрачивают

особенности сочленения. Таким образом, из пятирукого *Hemiindocrinus* получился трехрукий *Indocrinus* с руками *I*, *III* и *V*. Меньшее число рук возмещается отчасти большим притоком к ним воды с пищей вследствие морского течения. Следует полагать, что развитие лишь 3 рук при 5 околотовых амбулякральных желобках у сидурийской морской лилии *Hybocystis* имело то же происхождение.

У некоторых морских лилий, вместе с *Indocrinus* живших на рифах, аналогичных нынешним коралловым рифам, сохранились все руки, но чашечка приобрела крутой наклон, прямо в упор к морскому течению, потому что стебель, хотя бы в своей верхней части, приобрел постоянную изогнутость в одну сторону. Такая изогнутость стебля достигалась благодаря клиновидной форме члеников, главным образом самых верхних, как я это установил для уральской морской лилии *Calycocrinus* (Яковлев и Иванов, 1956). Чашечка наклонена к течению подобно тому, как цветочная корзинка подсолнечника к солнцу.

Итак, если для брахиопод и кораллов жизненными условиями являются характер морского дна, а также действие морского прибоя, то у морских лилий определяющим условием является наличие или отсутствие прибоя или морского течения.

Рассмотрим еще вопрос о критериях рода в связи с изменчивостью у морских лилий.

При небольших различиях родов иглокожих фаун перми Урала и о. Тимора характер некоторых уральских форм позволил мне считать фауну о. Тимора более поздней, чем уральскую; к этому мнению присоединился и Ваннер (Wanner, 1921), ранее склонный приписывать одинаковый возраст этим фаунам. Первичный характер уральских родов выражен в родах *Hemimollocrinus* и *Hemiindocrinus*, у первого в присутствии 3 анальных табличек вместо 2, имеющих у *Mollocrinus*.

Таким образом, для иглокожих достаточно небольших различий, чтобы на основании их устанавливать не только новые виды, но и роды. Кроме указанных различий в числе анальных табличек, существенными являются различия в числе табличек базиса чашечки, которые обыкновенно характерны для различных родов. Так, у *Graphiocrinus* имеется 5 табличек, а у *Sibolocrinus* — 3 таблички (3 таблички базиса у *Sibolocrinus* получаются из 5 вследствие слияния попарно 4 табличек).

Таким образом, для морских лилий — животных со сложным строением скелета — небольшие изменения в строении чашечки являются достаточными для установления новой систематической единицы подобно изменениям в строении зубов у млекопитающих или позвонков у пресмыкающихся.

«Дайте мне коренной зуб млекопитающего или позвонок пресмыкающегося, и я определю вам животное», — говорил крупнейший французский палеонтолог Кювье. И это было

верно, так как у млекопитающих коренные зубы, а у пресмыкающихся позвонки характеризуются сложностью и разнообразием форм, небольшие различия которых дают указания на значительные — систематические — отличия животных. Из беспозвоночных наряду с иглокожими то же можно сказать о головоногих моллюсках и некоторых ракообразных, но едва ли о двусторчатых и брюхоногих моллюсках.

О критериях вида и рода

Среди палеонтологов имеются сторонники более узкой и более широкой трактовки видов и родов. Как это следует из материала, приведенного в настоящей статье, для характеристики и обособления систематических групп важное значение имеет установление экологии ископаемых организмов.

Надо отдавать себе отчет в происхождении тех или иных особенностей организации, тогда выясняется и их роль для решения вопроса об отнесении организма к определенной систематической группе.

Занимаясь нижнепермскими брахиоподами Донбасса, я выяснил степень изменчивости брюшной створки в связи с прирастанием, а последнее поставил в зависимость от характера морского дна, выяснил необходимость закрытия дельтириальной щели при значительном возрастании размеров организма, необходимость изменения таких внутренних особенностей, как длина замочного отростка, возникновение спондилиума в связи с удлинением или углублением брюшной створки или степени ее вздутости. Это дало мне руководящие основания для оценки самостоятельности родов.

Изучение палеозойских кораллов позволило объяснить причины развития характерного для *Tetracoralla* двусторонне симметричного расположения перегородок, образования ямок (*fosulae*), так называемого омолаживания коралла, утолщения перегородок стереоплазмой, расположения главной перегородки на выпуклой или вогнутой стороне, происхождения дискообразных кораллов и т. д.

В результате этих исследований я пришел к выводу, что способ прирастания коралла к субстрату не является родовым признаком (Яковлев, 1948б).

Перейдя к изучению морских лилий, я выяснил причины перехода радиальнолучистой симметрии в двустороннюю, а при последней — причины встречающейся редукции числа рук, значение для характеристики родов уменьшения числа анальных табличек.

Таким образом, палеоэкологические данные зачастую дают руководящие указания для решения систематических вопросов. Однако наряду с экологией надо иметь в виду и стратиграфию.

Нахождение ископаемого в различных, хотя бы и близких стратиграфически горизонтах должно заставить особенно внимательно отнестись к поискам различий формы.

Осенью 1950 г. мне были доставлены морские лилии из каменноугольных отложений Донбасса киевским геологом Д. Е. Айзенвергом. Одну из морских лилий, происходящую из известняка N_1 , по первому взгляду я принял за ранее доставленную мне форму из горизонта L, которую я описал как *Dicromyocrinus domgeri* sp. n. Может быть, причиной идентификации форм из L и N_1 было слабеющее у меня уже зрение. Но при последующем, более внимательном изучении я нашел хотя и небольшие, но определенные различия в форме поперечного сечения канала стебля (в одном случае пятилопастного, в другом лишь пятиугольного с намеком на былую пятилопастность) и в скульптуре чашечки, хотя однотипной, но более тонкой у позднейшего вида, которому я даю название *D. aysenwergi* sp. n. По всей вероятности, этот вид является производным от *D. domgeri*, хотя и близким к последнему. Было бы интересно поискать морских лилий в промежуточном горизонте M. Не найдется ли там формы с еще более тонкими различиями?

Некоторые исследователи, исходя из теории постепенного изменения организмов в течение геологического времени («мутации» Ваагена), высказывали точку зрения, что самые малые изменения формы уже соответствуют новому геологическому горизонту и потому должны отмечаться новым латинским названием. Но термин «мутации» в смысле Ваагена не получил широкого распространения, во-первых, потому, что позже он стал усиленно употребляться в другом смысле (по почину ботаника де Фриза), и, во-вторых, потому, что идея постепенного развития путем накопления мелких изменений в одном направлении в некоторых случаях должна была уступить место идее скачкообразных изменений.¹

У нас С. Н. Никитин, работавший одновременно с Ваагеном, согласно господствующим тогда воззрениям, также стоял за дробность видов в соответствии с мелкими стратиграфическими подразделениями.

Указаниям стратиграфии, конечно, нужно следовать, как было отмечено выше. Но сторонники узкого понимания вида в конечном счете устанавливают виды вовсе без стратиграфии, размножая их без оглядки в одних и тех же слоях.

Палеонтологу следует далее заботиться о достаточно большом числе экземпляров одной и той же формы. Сказанное выше об изменчивости брахиоподы *Meekella eximia* и коралла *Actinosystis versiformis* показывает, что для составления полного поня-

¹ К этой идее в отношении иглокожих присоединился и я и дал некоторые новые примеры (Яковлев, 1949; см. наст. сборник, стр. 86).

тия о виде надо иметь количественно значительный материал. Если бы вместо нескольких десятков и даже не одной сотни экземпляров *Meekella eximia* из одного местонахождения в моем распоряжении было лишь несколько экземпляров этого вида, они, возможно, были бы отнесены к различным видам. Лишь изобилие экземпляров и наличие большой изменчивости позволили установить связь особей и принадлежность их к одному виду. Думаю, хотя другие брахиоподы (например, прикрепляющиеся эластичной мясистой ножкой) менее изменчивы, но и для них при достаточном количестве материала возможно установить характер этой изменчивости посредством построения вариационных кривых, позволяющих сказать, имеется ли у вас однородный материал, принадлежащий одному виду, или разнородный. Для построения таких кривых надо иметь, однако, сотни или хотя бы десятки экземпляров из одного местонахождения.

К брахиоподам, прираставшим прямо раковиной к субстрату, как *Meekella*, а не прикреплявшимся с помощью ножки, построение вариационных кривых едва ли применимо, так как этот материал не даст постепенных переходов. Во всяком случае установление вида по единичным экземплярам — дело шаткое и может быть допустимо лишь в редких случаях.

Понятию об «индивидах-типах» вида натуралисты-эволюционисты, говорит Пирло (Pirlot, 1949), противопоставляют понятие о «популяциях-типах». Последнее понятие, конечно, труднее укладывается в описание.

Выделение одного экземпляра в качестве так называемого «голотипа» часто представляется делом неосновательным. Когда налицо только один экземпляр нового вида, нетрудно обозначить его как «голотип», но когда мы располагаем десятком экземпляров одного и того же вида из одного местонахождения, значительно различающихся (как это было с *Meekella* и *Actinocystis*), на каких основаниях вы будете обозначать как «голотип» один экземпляр, а не другой? Употребление понятия «голотип» ведет лишь к ненужному и вредному размножению числа видов.

ПОДВИЖНОЕ И НЕПОДВИЖНОЕ ПРИКРЕПЛЕНИЕ СИДЯЧИХ МОРСКИХ ЖИВОТНЫХ¹

Животные, ведущие постоянно сидячий (прикрепленный) образ жизни с пребыванием на одном и том же месте, встречаются исключительно в водной среде. Это объясняется, по-видимому, тем, что в воде добыча приносится к организму течениями или производимым животным водоворотом, чего не бывает на суше. Кроме того, в водной среде количество пищи больше, чем в соответствующем объеме воздуха. Наконец, сидячий образ жизни делал бы у наземных животных невозможным или очень затруднительным перекрестное оплодотворение, наиболее благоприятное для жизни вида. У водных прикрепленных животных оплодотворение достигается выводом половых клеток в воду, где они могут двигаться, пока не встретят половую клетку другого пола. Сидячий образ жизни вследствие отказа от активного передвижения не предъявляет больших запросов к организации и делает возможным более слабый обмен веществ в организме, что представляет определенные преимущества.

Прикрепление с прирастанием к субстрату (дну бассейна или предметам, на нем находящимся) встречается во всех типах животного царства — от простейших до хордовых. Сидячий образ жизни встречается не только у животных прибрежной полосы моря, где прикрепление дает защиту против сильного волнения морской воды, но и у глубоководных морских животных. Это естественно при наличии, можно сказать, дождя трупов, падающих сверху на дно моря в глубоких его частях, где животные или роются в иле, отыскивая этого рода пищу, или ловят падающий сверху питательный материал, для чего сидячий образ жизни является подходящим.

Прикрепленные животные по отсутствию активного передвижения до известной степени приближаются к растениям. Прикрепление ведет за собой атрофию органов животной жизни, в частности органов движения и органов чувств. Органы движения атрофируются, если только они не оказываются полезными вследствие приспособления к другой функции.

¹ Природа, № 1—6, 53, 1923.

Так, редуцируются ножные бугорки и щетинки у кольчатых червей в группе трубкожилов (*Tubicolae*). Редуцируется нога у прикрепленных (*Ostrea*, *Gryphaea*, *Chama*) и у сверлящих (*Teredo*, *Pholas*) двустворчатых моллюсков.

У брюхоногих при не так часто встречающемся сидячем образе жизни нога сохраняется и служит в качестве присоски (*Patella*, *Acmeae*, *Chiton*, *Haliotis*, паразитическая *Thyca*). У прикрепленных ракообразных усонюгих (*Balanus*, *Lepas*) туловищные конечности приобретают форму усонюжек, непригодных для передвижения животного; они служат исключительно для создания тока воды (для улавливания пищи и для дыхания). Некоторые из упомянутых животных представлены на рис. 4—8.

Кроме редукции органов движения, у сидячих животных наблюдается редукция органов чувств, очевидно, в связи с тем, что сидячему животному они не нужны для поисков пищи или для того, чтобы избежать неприятеля. У усонюгих раков, например, редуцируются органы осязания — сяжки или антенны (передние рудиментарны, задние совсем отсутствуют), отсутствуют органы зрения (последние отсутствуют также у морских лилий). Для тех из сидячих животных, которые прячутся в раковины или сжимаются, втягивая голову с щупальцами в туловище, органы зрения все-таки имеют значение. При этом они иногда развиваются на необычных местах — на выдвигающихся наружу жабрах у червей-трубкожилов или на краю мантии (у края раковины) у двустворчатых моллюсков.

Прикрепленные животные, а также некоторые из медленно передвигающихся животных питаются большей частью планктоном — микроскопическими организмами, приносимыми током воды и более или менее автоматически поступающими в ротовую полость. При таком питании, естественно, отсутствуют или редуцируются жевательные органы (например, у усонюгих, морских лилий, а также у плеченогих и двустворчатых моллюсков).

Если при сидячем образе жизни животные функции значительно понижаются, что может считаться признаком регресса с физиологической точки зрения, то с другой стороны вся организация животных приспособляется к тому, чтобы сделать более успешным вылавливание и удерживание пищевых частиц. Для этого развиваются особые приспособления: у сидячих червей и кишечнополостных — околотротоые придатки, покрытые ресничками для создания тока воды, приводящего пищу ко рту, у сидячих иглокожих и у плеченогих — так называемые руки, у мшанок — вибраккули и авикулярии, у пластинчатожабренных — реснички на жабрах и на околотротоых щупальцах, у усонюгих раков — усонюжки.

У большей части кораллов и актиний рот не круглый, но двусторонне симметричный, щелевидный и глоточная трубка не вполне цилиндрическая, но несколько сплюснутая. Там, где

плоские боковые стороны глотки переходят одна в другую, образуются желобки, проходящие вдоль глоточной трубки. Когда края ротового отверстия сжимаются, углы рта, лежащие над желобками, все-таки остаются открытыми, а желобки превращаются в открытые трубки, сохраняющие сообщение между желудочной полостью и внешней средой. Один желобок снабжен длинными ресничками и вообще более развит, чем другой. В нем вызывается ресничками течение воды снаружи внутрь, тогда как направление течения в другом желобке или в остальной части глотки обратное. У некоторых актиний (*Siphonoactiniae*) углы рта вытянуты в сифоны, выдающиеся над околотротоым полем и разрезанные на стороне, обращенной к оси тела актинии. У палеозойских кораллов *Rugosa* (*Tetracoralla*) направляющие желобки на поверхности околотротоого поля полипа, по-видимому, развивались в связи с так называемыми ямками — *fossulae* (Яковлев, 1915).

Весьма оригинальную форму тела имела каменноугольная мшанка *Archimedes*, пластинкообразное тело колонии которой по краям было вытянуто в вертикальном направлении и свернуто спирально по типу архимедова винта (*Condra* and *Elias*, 1944). Такое приспособление заставляло воду пробегать по всему телу снизу доверху; так что находящиеся в ней питательные вещества использовались наиболее полно.

Прикрепление, характерное для большинства сидячих животных, бывает двойного рода: подвижное — посредством гибкого стебельчатого органа («ножка» — у плеченогих, «стебли» различного характера — у морских лилий и усонюгих ракообразных *Pedunculata*; рис. 9 и 10) или корневидных отростков (биссусовые нити — у двустворчатых моллюсков; рис. 11) и неподвижное — прирастанием непосредственно раковины (у плеченогих, усонюгих ракообразных *Opeculata*, двустворчатых моллюсков, изредка у морских лилий; рис. 12).

* * *

Подвижное прикрепление представляет в известных отношениях преимущества перед неподвижным. Прикрепленные животные встречаются часто скоплениями в одном месте. При этом подвижное прикрепление дает возможность отдельным особям отгибаться друг от друга и тем самым лучше использовать субстрат.

Как отмечает Лэнг (*Lang*, 1888), при сильном волнении воды подвижное прикрепление дает морским животным возможность качаться на волнах, что ослабляет механическое действие последних. С другой стороны, неподвижное прикрепление выгоднее в том отношении, что при нем животные менее уязвимы со стороны неприятеля. Предположение Лэнга о преимуществах подвижного прикрепления при более сильном движении воды подтверждается, если рассматривать распространение прикрепленных

животных по зонам различной глубины в море; мы приходим тогда к заключению, что подвижное прикрепление встречается на меньшей глубине, чем неподвижное. Так, у пластинчатожаберных, снабженных биссусом, роды *Mytilus*, *Modiola*, *Pinna*, *Meleagrina* встречаются в ближайшей к берегу по глубине зоне, тогда как прикрепляющиеся цементом — *Ostrea*, *Anomia*, *Spondylus*, *Chama*, *Myochama* — в зонах, лежащих далее от берега.

Точно так же, если взять плеченогих, то из беззамочных (*Ecardines*) снабженные ножкой *Discina* живут на меньшей глубине, чем прикрепленные цементом *Crania*, а из замочных (*Testicardines*) наиболее мелководны снабженные ножкой *Terebratulina* и *Waldheimia*, тогда как прикрепленный цементом *Theicidium* встречается опять-таки на большой глубине. Несколько иначе обстоит дело с усоногими ракообразными: прирастающий раковиной *Balanus* встречается в прибрежной полосе, однако он является хорошо приспособленным к условиям сильного прибоя, имея прочную куполовидную раковину, хорошо обтекаемую, прирастающую широким основанием к субстрату (рис. 8). *Balanus* является хорошо приспособленным к жизни на скалистых берегах, где прибой особенно силен. Вообще *Balanidae* помещаются иногда так высоко на скалах, что, например, *Chtalmus* бывает покрыт водой всего 2 часа в сутки. При этом для животного существенно быть целиком замкнутым в раковину, что предохраняет его от высыхания. Из 4 родов семейства *Balanidae* 2 живут в прибрежной зоне и 2 — в следующей за ней, тогда как прикрепленные стеблем *Lepadidae* не живут в полосе мелководья.

Что касается филогенетической последовательности в отношении способа прикрепления, то животные с подвижным прикреплением предшествовали животным с неподвижным прикреплением.

У двустворчатых моллюсков подвижное прикрепление имеется главным образом у разномускульных (*Heteromyaria*), а неподвижное — у одномускульных (*Monomyaria*), причем последние являются производными от первых. Разномускульные были распространены преимущественно в палеозойской эре, а одномускульные с прикреплением цементом (*Ostrea*, *Spondylus* и др.) появляются лишь в конце палеозоя, но широкое распространение получают лишь впоследствии. У сем. *Myochamidae* неподвижное прикрепление появляется с верхнетретичного времени, а у *Unio* (*род Aetheria*) — лишь в современную эпоху. Что касается замочных плеченогих, то неподвижное прикрепление у них становится распространенным тоже сравнительно поздно, в верхнем палеозое. У силурийских *Strophomenacea* прикрепление цементом представляет редкость, у девонских встречается чаще, но наиболее часто оно у каменноугольных и пермских, а именно у специализированной группы *Productidae*, к которой принадле-

жит и представляющая крайнюю степень специализации *Richtohofenia*.

Среди беззамочных плеченогих прикрепление цементом возникает рано (*Craniidae*) — с силура, но развитие беззамочных происходило, вероятно, в большей своей части в докембрийское время.

У морских лилий редко встречающееся неподвижное прикрепление появляется лишь в пермском периоде (*Holopidae*).

Так как неподвижное прикрепление в общем как бы приходит на смену подвижному, то естественно рассмотреть вопрос, насколько подвижное прикрепление являлось удачным. По мнению Шухерта (*Schuchert*, 1897), у брахиопод прикрепление гибкой ножкой являлось неудачным, так как она была окружена раковиной, ограничивающей ее рост в толщину, что обрекало ножку на дегенерацию. Замечу от себя, что прикрепление цементом развивается у *Strophomenacea* и *Spiriferacea*, у которых отверстие для ножки находится не на макушке раковины, и не развивается у имеющих отверстие на макушке или близ нее *Rhynchonellacea* и *Terebratulacea*. Не потому ли, что последнее положение удобнее, менее стеснительно для ножки? С этим, вероятно, связано и то, что главным образом две последние группы дожили доныне.¹

Можно сказать, что подобным образом биссус у двустворчатых моллюсков тоже обречен на дегенерацию. Развитие разномускульных (*Anisomyaria*) из равномускульных (*Homomyaria*) и одномускульных (*Monomyaria*) из разномускульных, как известно, связано с присутствием биссуса у равно- и разномускульных. Биссус у равномускульных, стесняя в развитии передний мускул, был причиной его редукции и развития разномускульных, в дальнейшем этот же процесс привел к атрофии переднего мускула и к возникновению одномускульных.

Для последних при перемещении единственного оставшегося мускула в центральное положение (а оно является наивыгоднейшим для действия одного мускула) и приобретении в связи с этим раковиной округлого очертания была предпочтительнее возможность прикрепления разными местами раковины и нередко ее центром, как это бывает при цементации и невозможно при прикреплении биссусом, так что последний, вероятно, был обречен на дегенерацию. Впрочем, надо сказать, что неподвижное прикрепление встречается и у равномускульных — у *Chama*, *Myochama*, *Chamostrea*, *Dimya*, *Aetheria*, и у рудистов, так что прикрепление цементом, может быть, происходило и независимо от того, прикреплялись ли биссусом ближайшие предки животного или нет. Между прочим, прикрепленные биссусом формы не

¹ А может быть и с тем, что прикрепление цементом происходит чаще макушкой раковины, а при наличии ножки, проходящей через макушку, прикрепление цементом невозможно.

могли достигать такой углубленности прикрепленной створки, какая наблюдается у прикрепленных цементацией рудистов, устриц и родов *Spondylus*, *Chama*, *Chamostrea*, *Aetheria*.

При наличии прямого замочного края на углубляющейся створке под макушкой получается треугольная площадка — ареа, как у брахиопод; при его отсутствии раковина становится конической (*Stania*, рудисты).

Биссус свойствен главным образом более примитивным и более древним по происхождению двустворчатым моллюскам — *Taxodonta* и *Plagiodonta*, у высших — *Heterodonta* (производных от *Plagiodonta*) его нет. Присутствие биссуса у низших двустворчатых моллюсков естественно в виду того, что биссусная железа считается аналогичной так называемой ножной железе гастропод, выделяющей слизь. Очевидно, и та и другая железы унаследованы от общего древнего предка.

Если подвижное прикрепление у плеченогих и двустворчатых моллюсков обречено на дегенерацию, то на смену ему может явиться лишь прикрепление цементацией, но его возникновение, по-видимому, не всегда возможно. Прикрепление цементацией у двустворчатых моллюсков и плеченогих встречается главным образом в странах с жарким и умеренным климатом, но не в холодном поясе. Это объясняется большим содержанием извести в воде теплых морей.

Аналогичную с прикреплением цементацией роль играет состояние сверлящих двустворчатых моллюсков *Desmodonta*, для которых прикрепление цементацией было непригодно ввиду тонкости их раковины, отмечаемой уже для палеозойских форм. Пребывание в высверленных полостях, по-видимому, как и цементация, появляется также на смену биссусного прикрепления и притом сравнительно поздно, так как сверлящие двустворчатые моллюски достоверно известны лишь с мезозоя.

Таким образом, хотя подвижное прикрепление и имеет ряд преимуществ перед неподвижным, тем не менее в филогенезе первое обычно сменяется вторым, что, однако, в силу большой специализации заводит линию развития в тупик и ведет к вымиранию некоторых неподвижно прикрепленных групп, например рудистов из двустворчатых моллюсков или *Richthofenia* из плеченогих.

О ПРЕВРАЩЕНИИ *CHONETES* В *PRODUCTELLA*¹

В связи с изучением прикрепления как фактора, создающего у плеченогих признаки, достигающие степени видовых и даже родовых, меня давно занимал вопрос о происхождении рода *Productella*. Всеми признается, что первичным из *Productidae* является род *Chonetes*; многими исследователями указывалось, что первичным из *Productinae* можно считать *Productella* (Стойнов, 1915), но, как отмечает Земпер (Semper, 1912) «непосредственная связь между *Productella* и *Chonetes* отсутствует». Я присоединяюсь к этому мнению.

Собственно говоря, *Chonetes* считается за исходный род в развитии *Productidae*, потому что среди них он самый древний (с силура), наиболее приближающийся к *Strophomenidae* и наименее снабженный шипами на поверхности раковины (шипы, как известно, представляют отличительную особенность семейства *Productidae*).

Productella естественно также считать за наиболее близкий к *Chonetes* род уже по времени его распространения (от среднего девона до нижнего карбона), хотя некоторые авторы сближают *Chonetes* больше с *Productus*, чем с *Productella* (Oehlert, 1887).

Во всяком случае никто определенно не утверждал, что такой-то вид *Productella* или *Productus* происходит от такого-то вида *Chonetes*, и почти никто не занимался вопросом о том, как скульптура и внутренние особенности рода *Chonetes* перешли в соответствующие особенности производного от него рода *Productella*. Относительно скульптуры в цитированной выше статье Земпер высказывается, что лучше всего было бы считать *Chonetes* с гладкой, без ребрышек поверхностью раковины за исходные для *Productella*. Но сам же видит препятствие этому в том, что во время возникновения *Productella* не имелось гладких *Chonetes*.

Изучение скульптуры плеченогих заставило меня заняться вопросом о переходе от рода *Chonetes* к роду *Productella* в отношении внутренних особенностей, чем еще никто не занимался. В коллекциях из девона Польши, собранных по моему поручению студентом Горного института Кнапским, мне бросилось

¹ Изв. Росс. АН, VI сер., 14, 261, 1920.

в глаза то, что некоторые экземпляры *Chonetes zeuschneri* (*Ch. crepulata*) были очень похожи на экземпляры *P. subaculeata*.

Прежде всего бросилось в глаза сходство менее вздутых экземпляров *Productella* с экземплярами *Chonetes* по величине и по общей форме, так что на первый взгляд иногда было трудно их отличить. Главное внешнее отличие — это наличие шипов (или бугров от них) на раковине *Productella*. Но, как я имел случай наблюдать, этот признак не может считаться стойким отличием для различных *Productidae*.

У *Ch. carbonifera*, описанных мною из Донецкого бассейна (Яковлев, 1912б), вопреки норме для рода *Chonetes*, иногда бывают довольно резко выраженные сосочковидные шипы, располагающиеся на ребрышках. Отсюда естественно было сделать вывод, что если ребрышки способны исчезать, уступая место шипам, то последние, вероятно, будут группироваться радиальными рядами в числе, соответствующем ребрышкам. Это предположение вполне подтвердилось на экземплярах *Productella* и *Chonetes*, особенно близких по размерам раковины, притом таких *Productella*, на которых радиальная группировка шипов не ступевалась, как это бывает на экземплярах с более беспорядочным расположением шипов.¹ Именно число ребрышек и рядов шипов на соответственных экземплярах оказывалось около 32.

В общем *Productella* бывает несколько крупнее *Chonetes*, что, однако, нисколько не противоречит идее происхождения первого рода от второго. Такое же соотношение наблюдается при сравнении свободнолежащих *Meekella* и производных от них прирастающих *Meekella*, при сравнении *Productus cancrini* и *Strophalosia horescens*, из которых второй вид я считаю производным от первого (Яковлев, 1910а). И это возрастание размеров, сопровождаемое появлением некоторых неправильностей в строении раковины, вполне естественно при переходе от свободнолежащих раковин к прикрепленным.

Оставалось проверить предположения относительно связи *Productella* и *Chonetes* сравнением их внутренних особенностей. Я мог это сделать благодаря наличию в моем материале хорошо сохранных отдельных створок, а также благодаря Д. Н. Соболеву, с обычной любезностью приславшему мне свои оригиналы *Ch. zeuschneri*. Результаты сравнения оказались интересными и оправдали ожидания.

¹ Подтверждение моим взглядам на соотношение шипов и ребрышек я нахожу в работе Томаса (Thomas, 1914). «Шипы и ребрышки, — пишет он, — очевидно, являются лишь различными выражениями одного и того же стимула и развиваются в зависимости от интенсивности и направления первоначального импульса. Когда импульс к росту является внезапным и энергия более обыкновенной, развиваются шипы. Когда импульс к росту не является внезапным и спорадическим, образуются ребрышки».

Брюшная створка *Ch. zeuschneri* не отличается по своим внутренним особенностям и от таковой типичных каменноугольных *Chonetes*, с одной стороны, и от *Productella* — с другой: везде имеется короткая срединная перегородка и ничего больше.

Другое дело — спинная створка. Едва ли не главным отличием ее у *Ch. zeuschneri* по сравнению с типичными *Chonetes* и *Productella* является присутствие двух ребровидных возвышений, или килеватостей, начинающихся на внутренней поверхности створки приблизительно там, где кончается низкая срединная перегородка, немного расходящихся по направлению к переднему краю и оканчивающихся недалеко от последнего. Д. Н. Соболев (1904) описывает эти ребровидные возвышения («высокие тонкие пластинки») как ручные поддержки, но я не усматриваю основания для этого. Ручные поддержки у *Productidae* идут изгибаясь, так что ими очерчиваются с наружных боковых сторон так называемые почковидные впечатления (от места прикрепления мускулов). По-видимому, в данном случае упомянутые ребровидные возвышения следует считать за ограничивающие мышечные впечатления со стороны плоскости симметрии створки. Такие возвышения сильно развиты у *Leptaena*.

Итак, ребровидные возвышения, ограничивающие мышечные впечатления на их краях, обращенных друг к другу и к плоскости симметрии, имеются у *Chonetes* и отсутствуют у *Productella*. Но у последней имеется срединная перегородка, отсутствующая у первого. Весьма вероятно, что срединная перегородка, как это вообще принимается для подобных образований, служит для прикрепления к ней мускулов, причем при смещении с положения, занимаемого ими у *Chonetes*, при сдвиге их к перегородке ребровидные возвышения, о которых идет речь, могли исчезнуть.¹

С другой стороны, как было выяснено ранее, развитие перегородки является необходимой компенсацией увеличения глубины брюшной створки, каковое и наблюдается у *Productella* (Яковлев, 1907).

Кроме сходства в общей форме раковины и одинакового числа радиальных ребрышек или рядов бугорков, у обоих родов имеется сходство в четырехветвистом замочном отростке и наличии хорошо развитых зубов.

Из изложенного ясно, что переход от *Chonetes* к *Productella* носит скачкообразный характер и в отношении развития скульптуры, и в отношении развития внутренних особенностей. Он и должен быть скачкообразным, так как это переход от свободнолежащей раковины к прирастающей; нельзя представить себе промежуточную, так сказать, полуприрастающую раковину.

¹ Интересно существование подобных парных образований, аналогичных рассматриваемым килеватостям, у *Richthofenia* и *Scacchinella* (Стоянов, 1915).

Если в одном поколении мы имели *Chonetes*, то при развитии из него *Productella* этот род получался в ближайшем следующем поколении.

Мне представляется, что развитие группы родов *Chonetes*, *Productella*, *Productus* и *Strophalosia* шло именно в той последовательности, в какой эти роды здесь перечислены. *Productus* следует считать происшедшим от *Productella* путем атрофии ареа и зубов. В отношении их геологического распространения надо отметить, что *Productus* появился именно тогда, когда еще существовали последние *Productella* — в раннекаменноугольную эпоху.

Из *Productus* в каменноугольном периоде, в известных условиях отложения осадков, вызывавших увеличение глубины брюшной створки, развились полифилетически¹ (так же, как, вероятно, развивались и *Productella* из *Chonetes*) *Strophalosia* с ареа лишь на брюшной створке в связи с увеличением глубины последней.²

Геологическое распространение *Ch. zeuschneri* и *P. subaculeata* также соответствует предположению о происхождении второго от первого. По Соболеву (1904), *Ch. zeuschneri* (и близкий к нему, даже, может быть, тождественный вид *Ch. crenulata*) встречается в среднем, а *P. subaculeata* — в среднем и верхнем девоне.

Добавлю еще несколько слов о систематике *Productidae*. По моему мнению, за основу может быть принято подразделение на *Chonetinae* и *Productinae*, данное Ваагеном (Waagen, 1882), с тем изменением, что надо перенести *Productella* из *Productinae* в *Chonetinae*, а *Strophalosia* — обратно. Тогда к *Chonetinae* будут принадлежать роды, снабженные зубами (как это, собственно говоря, и считал нужным сделать Вааген, но впал в противоречие отнесением *Productella* к *Productinae*), а к *Productinae* — лишенные зубов.³

У снабженных зубами *Chonetes* и *Productella* ареа находится на обеих створках (у *Productella*, если не у всех, то у некоторых видов). У *Productella*, лишенных зубов, ареа находится лишь на брюшной створке (у *Productus* ареа бывает иногда и на спинной створке, что, по-видимому, представляет возврат к типу предков).

¹ Это писалось в 1920 г. В настоящее время я полагаю, что правильное объяснение, данное Лэнгом (Lang, 1938) и Труменом (Truman, 1940), которые считают, что такое образование признаков возникает вследствие параллелизма в развитии (Яковлев, 1959).

² Замечу, что *Strophalosia*, указываемые в девоне [например *S. productoides*, изображенные Холлом и Кларком в их известной работе по палеонтологии штата Нью-Йорк (Hall and Clark, 1892)], неясны в отношении их внутренних особенностей и, может быть, даже окажутся принадлежащими к роду *Productella*, подобно тому как брахиоподы, описанные когда-то как *Strophalosia*, впоследствии были обозначены как *Productella subaculeata* (Thomas, 1914). Полагаю, что *Strophalosia marginalis* Kon. из нижнекаменноугольных отложений также принадлежит к роду *Productella*, как имеющая ареа на обеих створках.

³ Зубы у *Strophalosia* если и есть, то развиты слабо.

Говорить о том, что в пермском периоде с возникновением рода *Strophalosia* мы имеем возврат к древнейшим формам девона (Стойнов, 1915), нет основания, как видно из изложенного. Из особенностей *Productella* — ареа на обеих створках и зубы — у *Strophalosia* лишь частично воспроизводится первая, а именно имеется ареа на брюшной створке. Но эта особенность у разных родов могла возникать независимо, конвергентно, не из-за родства, но вследствие являвшейся в разное время необходимости углубления створки.

Род *Productus* может возбуждать недоумение вследствие сильного развития замочного отростка при атрофии в то же время зубов. Но хотя замочный отросток, как указывает само название, представляет собой часть замка и служит для соединения обеих створок раковины между собой подобно зубам, его назначение не только в этом. Назначение замочного отростка главным образом в прикреплении к нему мускулов-открывателей. При таком понимании значения замочного отростка становится понятным, почему он сохраняется и даже увеличивается в размерах при происходящей одновременно редукции и атрофии зубов у *Productidae*. Замок у *Productidae* редуцируется, вероятно, в связи с вогнутым в сильной степени характером спинной створки. При этом исчезает опасность смещения одной створки относительно другой вследствие бокового давления и вместе с тем исчезает необходимость в замке. Исчезают зубы, но замочный отросток сохраняется как основание для прикреплении мускулов и даже увеличивается по причинам, выясненным выше. Название «замочный отросток», таким образом, является неудачным, указывая на менее постоянную его функцию и давая повод к недоумению в случае атрофии замка или главной его части — зубов.

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ БРАХИПОД ПЕРМСКИХ РИФОВ И ОБ ИЗМЕНЕНИИ ГЛУБИНЫ МЕСТООБИТАНИЯ БРАХИПОД В МОРЕ В ТЕЧЕНИЕ ГЕОЛОГИЧЕСКИХ ПЕРИОДОВ¹

Прожив несколько месяцев в 1945 г. в Красноуфимске на Урале я собрал материал по беспозвоночным из рифовых известняков саргинского горизонта нижней перми, среди которого у некоторых брахиопод обнаружил из ряда вон выходящее возрастание раковины в длину по сравнению с другими размерами.

Это относится, во-первых, к *Martinia uralica* Tschern. var. *longa* (Чернышев, 1902), самое название которой характерно в указанном смысле. Длина раковины более ширины, тогда как у ее ближайших предков, например, у *Martinia orientalis* Tschern., и вообще обычно у *Martinia* соотношение этих размеров обратное.

Другой брахиоподой, также необычно удлиненной, является найденный мною на Дивьей горе в Красноуфимске *Spirifer* (*Choristites*) *nikitini* Tschern. Он немного отличается от типичных представителей этого вида меньшей относительной длиной замочного края — 15 мм при ширине раковины в 37 мм; отношение 0.4 — минимальное для хориститов, тогда как у типичных *S. nikitini* оно равно 0.5, а у *S. supramosquensis* — 0.7. Ф. Н. Чернышев отмечает, что происходит именно удлинение раковины в околомакушечной части, причем увеличивается высота арка и уменьшается ее ширина.

Эта вытянутость створок *Martinia uralica* Tschern. var. *longa* и красноуфимского *S. nikitini* должна быть объяснена жизнью в условиях быстрого нарастания рифового субстрата вверх, причем живущие на рифе беспозвоночные подвергаются опасности быть преждевременно замураванными в толще рифа.

Той же причиной, по-видимому, объясняется и возникновение трубчатого выроста на переднем крае некоторых видов *Productus*, что дало повод для установления различных родов — *Proboscicella* Oehl. и *Kutorginella* Ivanov. Первый род установлен для вида из нижнекаменноугольных отложений, а Ф. Н. Чернышевым (1902) описан из верхнекаменноугольных отложений.² А. П. Иванов (1935) описал *Kutorginella* из подмосковного верхнего карбона.

¹ ДАН СССР, 87, № 2, 281, 1952.

² В действительности, из саргинского горизонта пермских отложений.

Е. А. Иванова (1951) говорит о возможности установления *Kutorginella* на том основании, что типовые виды названных родов не сравнимы между собой и не связаны генетически.

Я полагаю, что в установлении различных родов для *Proboscicella* и *Kutorginella* нет надобности. Появление раструба на лобном крае надо считать не родовым, а самое большее видовым признаком, возникающим у продуктид в условиях быстрого накопления осадков, когда трубчатый вырост служит, вероятно, для помещения сифона аналогично двустворчатым моллюскам.

Представляется вероятным даже, что *Proboscicella* и *Kutorginella* являются лишь индивидуальными вариациями форм, находящихся в тех же отложениях и не имеющих раструба. Этому соответствует и малочисленность экземпляров *Proboscicella*. На р. Сарге в Красноуфимске на разработке известняка для обжига на известь я обнаружил несколько экземпляров *Proboscicella*, редких вообще и по сравнению с количеством раковин крупных *Producti* в особенности. Эти-то *Producti* и могли дать в некоторых случаях раструбу, подобно тому как у одних экземпляров *Meekella eximia*, описанных мною из с. Корульки в Донбассе (Яковлев, 1912), длина брюшной створки невелика, а у других — очень велика, в зависимости от условий прикрепления каждого экземпляра.

* * *

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что брахиоподы жили на рифах палеозоя и не живут на современных рифах, как я это видел на коралловых рифах Красного моря и как это следует, например, из описания Большого барьерного рифа восточного берега Австралии (Saville-Kent, 1893). В мезозое, по крайней мере в триасовом периоде, брахиоподы также жили на рифах Альп в Европе и в Северной Америке. Так, Мёллер (Muller, 1936) указал на наличие в мезозойских отложениях Северной Америки нескольких видов *Spiriferina* и *Terebratula*.

Из этого приходится сделать заключение, что жившие в палеозое и триасе в полосе мелководья брахиоподы затем частично вымерли, а частично переселились в более глубокие воды. Некоторые из современных брахиопод живут на больших глубинах; это послужило основанием для общего мнения, распространенного полвека назад, что ископаемые брахиоподы вообще указывают на глубоководность содержащих их отложений даже в палеозое.

По данным зоологов (Borradaile and Potts, 1936), *Waldheimia* и *Terebratula* в настоящее время живут в глубоких водах, а беззамочные *Crania* и *Lingula* — в полосе мелководья. Конец триаса или начало юры связывают с началом диастрофизма. Таким образом, весьма вероятно, что причиной отсутствия брахиопод на современных рифах является диастрофизм в середине мезозоя.

Следует отметить, что миграция на большие глубины была и у морских лилий, и у одиночных кораллов *Zoantharia*.

О НЕКОТОРЫХ РЕЗУЛЬТАТАХ ИССЛЕДОВАНИЙ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА И КРАСНОГО МОРЯ¹

Оживление интереса к вопросам биологии, проявляющееся в последнее время, сказалось и в области изучения ныне живущих кораллов. За последнее время появились работы, в основе которых изучение биологии кораллов занимает место, можно сказать, в небывалой степени большое. Я имею в виду работы, посвященные кораллам Индийского океана: Гардинера (Gardiner, 1906) о коралловых рифах Мальдивских и Лаккедивских островов, Гравье (Gravier, 1911) о коралловых рифах Джибути и Вуд-Джонса (Wood-Jones, 1910) об атолле, расположенном на юго-запад от Суматры и Явы и ранее изученном Дарвином.

Мы изложим главные результаты этих работ, переворачивающие многие наши представления по систематике кораллов.

Существует много вопросов, связанных с развитием рифовых кораллов и их биологией, которые изучены совершенно недостаточно. Способы питания, роста и воспроизведения, т. е. все основные жизненные отправления кораллов, весьма мало поняты, так как кораллы изучаются обыкновенно в музеях, где они находятся в высушенном состоянии. Поэтому-то, пишет Вуд-Джонс, проживший более года на кокосовом острове-атолле, научная работа, выполненная на живущем рифе, способна помочь в разрешении упомянутых выше вопросов.

Интересные данные приводит Вуд-Джонс по вопросу о росте колониальных кораллов. Сделанные им измерения показали, что длина ветвей кустовидного коралла за 100 дней увеличивается на 2.74 см.

Далее он отмечает, что разрастание колониального полипняка зависит от увеличения числа индивидов-зооидов, входящих в состав колонии, что происходит путем почкования и деления. Вуд-Джонс констатирует, что различные способы деления, хотя и характерны для определенных форм роста, но не являются неизменно фиксированными, и что всякий коралл может иметь любую форму деления. Колония может расти как: 1) сферическая масса,

2) корковидно нарастающий слой, 3) свободная пластинка, 4) ветвящееся кустовидное образование, 5) масса неправильной формы. Хотя зародышу всегда свойственна врожденная тенденция к известной определенной форме роста, но действием окружающих условий может быть вызван тот или другой тип вегетативного роста.

Если все индивиды колонии обладают одинаковой способностью бесполого размножения (самое простое — дихотомическое) и если местом прикрепления первого индивида является выступ или, что бывает нередко, небольшой изолированный обломок мертвого коралла, то в результате равных делений проявится склонность к образованию сферической массы. При разрастании колонии сферическая форма не может долго сохраняться, так как индивиды, растущие с нижней стороны, неизбежно будут погибать от давления. Таким образом, масса делается полушаровидной и будет продолжать свой рост, как округлый булыжник. Иногда такая форма имеется с самого начала, если колония начала расти на более или менее плоской поверхности.

Но даже у тех кораллов, которые имеют врожденную склонность к равному участию в размножении всех индивидов, эта склонность часто не осуществляется, что может быть следствием чисто местных причин. В таких случаях колония вместо типичной полусферы приобретает форму пластины, корковидно стелющейся слоя или неправильно шишковатой массы.

Существуют кораллы, индивиды которых с самого начала своего существования различаются: одни способны, другие не способны к бесполому размножению. В колониях этих кораллов существует врожденная склонность к проявлению различных форм вегетативного роста в зависимости от расположения размножающихся зооидов; этой-то категории кораллов и свойственны колонии в виде пластин, ветвящихся кустов и пр. Если растущие индивиды расположены в линейный ряд, то в результате получается пластинчато возвышающаяся над субстратом колония или корковидно его облегающая.

Такая форма создается при однообразно и непрерывно растущем крае, но линейный ряд молодых растущих зооидов может не выдерживать этой непрерывности и, достигнув известного размера, иногда начинает делиться, в результате чего колония может образовать пластину, расщепленную на краях или ветвящуюся в одной плоскости. Такая форма свойственна *Montipora* и приводит к кустообразно ветвящимся колониям.

Переходя к вопросу о том, насколько формы роста могут быть характерны как видовые признаки, Вуд-Джонс отмечает, что тут возникают большие трудности, так как хотя после долгого знакомства с живущими кораллами уверенно чувствуешь, что две совершенно различные вегетативные формы принадлежат одному и тому же виду, но решительного доказательства может и не быть.

¹ Изв. Геол. ком., 32, № 2, 251, 1913.

Я полагаю, однако, что это происходит вследствие того, что зоологи ограничиваются одними особенностями внешнего вида коралла, не прибегая, как делают палеонтологи, к изучению анатомических особенностей скелета на шлифах.

Вуд-Джонс считает, что один и тот же вид дает различные формы вегетативного роста в зависимости от таких условий, как большая или меньшая глубина воды, наличие или отсутствие волнения, изобилие или отсутствие осадков в воде. Бывают крайности в отношении этих условий, и под влиянием этих крайностей кораллы могут быть на первый взгляд совершенно различными. Однако промежуточные условия могут быть найдены на одном и том же атолле, в различных его местах, и им соответствуют некоторые изменения формы.

Тип вегетативного роста, наиболее приспособленный к сопротивлению ударам волн, — это тип округленной или приплюснутой глыбы. Воплощением этого типа являются массивные полипники *Porites*. У *Porites* и других кораллов, где вследствие равенности зооидов в отношении размножения существует тенденция к образованию сферы, последняя является нормальной формой роста; такие кораллы встречаются обычно в бурных водах, а в других условиях дают отклонение от типа.

Все ветвящиеся формы в бурных водах также подвергаются изменению характера вегетативного роста. Так, у *Madrepora*, живущих в бурной воде, вместо разветвленного полипника с длинными ветвями получается округлая масса, в которой ветви различимы, но крайне укорочены и имеют вид шишковидных выступов на общей поверхности.

Могут быть найдены все переходы от этих округлых масс *Madrepora* к хорошо развитым типам спокойных вод с ветвями иногда свыше метра длиной. Кроме изменения общего вида колонии, для кораллов бурных вод характерна плотная структура, а их кораллиты имеют наклонность сливаться с общей поверхностью полипника, мало выдаваясь на ней. Последняя особенность, как будет отмечено далее, зависит также от количества осадков в воде.

Для кораллов, живущих в тихой воде, преобладающей особенностью является их хрупкость. Эти кораллы крайне легко подвергаются обызвестлению. Их ветви длинные и тонки, структура гораздо более пориста, весь облик совершенно отличен от колоний того же самого вида, находящихся в зоне прибоя.

Кроме форм тихой воды и бурной воды, Вуд-Джонс различает еще формы глубокой воды. Эти формы являются наиболее хрупкими, их полипники наиболее вытянутыми вверх, а ветви весьма редкими.

Мне удалось собрать коллекцию *Madrepora* и *Pocillopora* в Порт-Судане, в общем соответствующую описаниям Вуд-Джонса. Так, по выходе из бухты Порт-Судана я достал чашевидный полипник *Madrepora* с массивной центральной частью и не особенно

длинными и довольно прочными ветвями на краю (рис. 13, 1); экземпляр этот был взят не на самом краю рифа, удаленном от берега, но на небольшом расстоянии от края в сторону берега.

Также вне бухты, хотя несколько ближе к выходу из нее, был взят экземпляр *Madrepora*, по форме напоминающий трут, растущий на деревьях, с ветвями, аналогичными ветвям предыдущего образца. Далее в бухте я достал полипник такой же формы, но более кустовидный, и еще далее, в самой бухте, совершенно кустовидный и весьма непрочный (рис. 13, 2).

Первые два экземпляра могли бы быть отнесены к виду *Madrepora corumbosa* Lam., а вторые — к *M. pharaonis* M. Edw. a. H. Но поскольку первый вид находился в менее спокойной воде, вне бухты, а второй в более спокойной, в бухте, то для меня возник вопрос, не должны ли быть синонимизированы эти два вида, подобно тому как это произошло с многочисленными видами, близкими *M. pharaonis* (Wood-Jones, 1910, стр. 264), и не правильнее ли говорить лишь об индивидуальных отличиях, постепенно изменяющихся при переходе из открытого моря в бухту.

В отношении *Stylophora palmata* Blainv., собранных в бухте и вне ее, приходится также отметить большую тонкость ветвей и меньшие размеры полипника в бухте.

Итак, мы рассматривали значение степени волнения вод при образовании полипника. Перейдем теперь к рассмотрению степени загрязненности воды.

Выпадение даже сравнительно малых количеств осадков является важнейшим фактором, вызывающим гибель кораллов; если последние и оказываются способны противостоять этому влиянию, то претерпевают глубокие изменения. Коралловый песок изменяет форму роста колоний: под его воздействием образуются приплюснутые сверху, неправильных форм роста полипники; при этом самые верхние зооиды погибают.

Песок производит также большие изменения в структуре поверхностей полипника. Его действие лучше всего выясняется при сравнении верхних и нижних поверхностей отдельных плоских ветвей. Верхние поверхности подвержены воздействию осаждающихся осадков, и здесь кораллиты становятся маленькими и в то же время значительно выдаются над общей поверхностью, а промежуточные между ними пространства приобретают наклонность к развитию скульптуры и к усложнению различными путями. Снизу кораллиты имеют большие размеры и сливаются с общей поверхностью, а промежуточные пространства являются плоскими. Форма и положение самых верхних зооидов выгодны для противодействия вредному влиянию песка, так как они сводят к минимуму возможность проникновения песка внутрь зооида.

Промежуточные между зооидами части полипника приобретают различную скульптуру и бороздчатость, что способствует

тому, чтобы песок, не задерживаясь на поверхности колонии, сползал вниз. Так возникают изумительные серии изменений. Один и тот же вид может дать крайние формы по величине кораллитов и по степени возвышения их над общей поверхностью, если сравнить экземпляры, собранные из различных местонахождений (рис. 14). Таким образом, величина кораллитов и степень их возвышения над общей поверхностью не могут считаться хорошими видовыми признаками, так как экземпляры одного и того же вида из воды, содержащей песок, и из воды, свободной от осадков, будут сильно отличаться друг от друга по этим особенностям.

Итак, общая форма полипняка, строение его поверхностей, способ бесполого размножения и характер кораллитов не являются хорошими видовыми признаками. Кораллы, пишет Вуд-Джонс, отличаются пластичностью, беспредельной способностью изменяться и варьировать. Кораллы, если можно так выразиться, представляют группу животного царства, «чрезвычайно впечатлительную и отзывчивую. Они готовы считаться с требованиями окружающей среды, в известных пределах они способны к приспособлению, к замечательным компромиссам между наличными силами врожденных форм роста и изменениями, требуемыми условиями внешней среды».

Исходя из критерия, применяемого к высшим животным, мы можем определенно сказать, что молодой слон, выросши, не перестанет быть слоном и не будет никаким другим животным, но мы не можем сказать, выйдет ли из зародыша *Milleroga* при его росте ветвящаяся *M. alcicornis*, пластинкообразная *M. complanata* или *M. verrucosa*; мы не можем быть уверенными, что молодая колония *Pocillopora* будет непременно *P. brevicornis*, а не *P. nobilis*; она может стать той или другой в зависимости от условий окружающей среды. Эти условия могут изменяться не только на незначительном расстоянии в пространстве, но и во времени, даже в течение жизни одной и той же колонии. Физические условия окружающей среды изменяются постоянно. Определения — бурная и спокойная, глубокая и мелкая, мутная и чистая вода — имеют лишь относительное значение, так как место, свободное сегодня от осадков, может стать спустя несколько недель местом их обильного отложения. Сезонные изменения приливов и отливов неизбежно должны создавать большие различия в условиях жизни кораллов, так что колония, найденная в спокойном участке моря, могла в течение известного периода своей жизни подвергаться сильному действию волн. Кораллы различной формы могут быть найдены в близком соседстве; но это свидетельствует лишь о непостоянстве условий окружающей среды.

Если, говорит Вуд-Джонс, процессы, которые мы описали, и заключения, которые мы вывели из них, могут считаться установленными, то они послужат тому, чтобы сделать более ясным

тот факт, что морфология животного типа есть результат необходимости и требований необходимости производят изменения не только в историческом развитии вида, но и в жизни индивида.

В этом-то установлении наличия широких индивидуальных изменений в зависимости от условий внешней среды, изменений, не передающихся потомству, центр работы Вуд-Джонса.

Эта широта изменчивости создается прикреплением к месту обитания.

Вуд-Джонс не остался одиноким в отношении своих выводов. Французский исследователь Гравье (Gravier, 1911) в монографии о коралловых рифах и кораллах Аденского залива пишет следующее:

«Вопреки первому впечатлению, даваемому их известковым скелетом, *Madreporaria* обладают из ряда вон выходящей пластичностью, совершенно приводящей в недоумение натуралиста, занимающегося обособлением видов. В зависимости от условий окружающей среды они могут принимать формы, которые, на первый взгляд, для непредуведомленного человека кажутся не имеющими связи одна с другой и, следовательно, должны быть отнесены к различным видам. Бернард, которому мы обязаны весьма хорошими работами относительно этих животных, после тщательного изучения в течение трех лет коллекции *Porites* Британского музея нашел необходимым оставить бинарную номенклатуру и, следовательно, обыкновенно практикуемое разделение видов; он описывал просто „формы“, не пытаясь установить степень их родства. Ничто, в самом деле, не является стойким у этих животных: ни общий вид колонии, ни цепенхима, ни даже чашечки, как это показали Вуд-Джонс, которой долго пробыл на Килинг-атолле, и Пэйс (Pace, 1901), который в течение многих лет наблюдал в Торресовом проливе тысячи *Turbinaria* во всех стадиях роста и изменений и констатировал, что все вариации формы могут быть объяснены условиями, в которых растет полипняк: положением на рифе, количеством осадков, степенью волнения воды и т. д.

«Правда, до сих пор исследователи занимались только скелетом, оставляя в стороне мягкие части тела так, как будто бы имели дело с окаменелостями. Можно думать априори, что полипы доставили бы интересные данные с точки зрения таксономии».

Изменчивость кораллов, по словам Гравье, весьма значительна. «Нет группы животного царства, где бы искусственный характер, в значительной степени субъективный, наших видовых различий или совершенно временное значение наших определенных были бы так очевидны, как в отношении *Madreporaria*».

При таких условиях не следует удивляться, видя теперь соединенными под одним названием более или менее значительное количество форм, в свое время описанных как самостоятельные виды выдающимися зоологами. Таким образом, например, фон Ма-

ренцеллер соединил под одним названием *Madrepora pharaonis* Milne Edwards a. Haime следующие виды: *Madrepora pharaonis*, *M. pustulosa*, *M. arabica* Milne Edwards a. Haime, *M. scandens*, *M. spinulosa*, *M. microcyathus*, *M. subtilis* Klunzinger, *M. laxa* Lam. И этот случай не является исключительным. Родовые отличия являются не более отчетливыми даже для родов, наиболее распространенных повсюду, наиболее общеизвестных. Чтобы привести типичный пример, мне достаточно напомнить, что, согласно Гардинеру (Gardiner, 1906), род *Favia* почти сливается с родом *Coeloria*, с одной стороны, а с другой стороны, с родом *Goniastrea* и что род *Orbicella* тоже очень близок к ним.

После всего этого не будешь изумлен разногласиями, существующими относительно фауны кораллов одной и той же области. Чтобы составить себе представление об этом, можно, например, сравнить работы о *Madreporaria* Красного моря или различных частей запада Индийского океана, принадлежащие различным натуралистам — Эренбергу, Ключингеру, Маренцеллеру, Орманну, Гардинеру и др. Это сравнение обнаружит глубокие различия воззрений у специалистов относительно видовых и даже родовых определений коралловых полипов.

Гардинер и Воган (Vaughan, 1919) отличают «вегетативную» изменчивость, о которой мы говорим все время, от «видовой», т. е. лежащей в основе обособления видов.

Цитированные выше исследователи занимались колониальными кораллами, но естественно ожидать, что изложенные явления изменчивости должны иметь место и в отношении одиночных кораллов. И действительно, плоские кораллы вроде *Stephanotrochus* возникают как приспособленные формы коралла к илистому дну, на котором нет возможности прирастания. К такому заключению я пришел относительно ископаемых форм палеозоя, не зная еще, что оно подтверждается и данными, полученными на основе изучения современной фауны (Joubin, 1912).

Изложенное выше имеет, конечно, значение и для палеонтологии; руководствуясь точкой зрения современных зоологов, следовало бы пересмотреть соотношения между близкими ископаемыми видами; возможно, например, что отличия между *Syathophyllum caespitosum* и близкими к нему девонскими же видами (*Syathophyllum minus* и др.) потеряют свое значение.

Эти явления резкой индивидуальной изменчивости кораллов, столь отличные от более обыкновенной индивидуальной изменчивости представителей других групп животного царства, находят себе аналогию в изменчивости брахиопод, изучением которой я занимался (Яковлев, 1907, 1908).

В отношении брахиопод я являюсь, вероятно, первым исследователем, установившим широкую изменчивость их в связи с прикреплением и давшим объяснение многих особенностей строения раковины, исходя из условий жизни.

Вот что я писал в последней работе: «Прикрепление брахиопод к месту обитания является для них, как общее правило, морфогенетическим фактором. Прикрепление вследствие невозможности при нем для животного свободно перемещаться и при быстром накоплении осадков на дне моря является причиной развития у брахиопод этой местности (одновременно у нескольких представителей фауны) удлиненности брюшной створки, уклонений ее от симметрии и возникновения особенностей строения раковины (суженная дельтириальная щель, псевдодельтидиум, спондилиум, удлиненный замочный отросток спинной створки), особенностей, не возникающих у индивидов тех же самых видов, живущих хотя и поблизости, но в условиях медленного отложения осадков» (1908, стр. 22).

Я писал также, что различия этого характера не являются ни видовыми, ни родовыми с той точки зрения, что прикрепление брахиопод к месту обитания создает значительную изменчивость раковины вследствие необходимости для животного обезопасить себя от покрытия плом путем удлинения брюшной створки. При этом у рядом живущих индивидов могут быть значительные различия в зависимости от условий прикрепления каждого в отдельности индивида. Один мог находиться во впадине морского дна и более заноситься осадками, чем другой индивид, помещавшийся, например, на валуне, возвышающемся над дном. Ясно, что различия раковины, при этом возникающие, не могут считаться даже различиями разновидностей; носители этих различий не имеют определенной непрерывной области географического распространения, какую имеют виды и разновидности; расстояния в какой-нибудь десяток сантиметров здесь достаточно, чтобы исчезли причины, вызвавшие резкое изменение формы.

Найденные мною высокостворчатые формы встречались спорадически в области распространения давших им происхождение низкостворчатых форм. Важнейшие особенности их строения не передавались по наследству.

Мною был приведен ряд брахиопод, сильно отличающихся друг от друга, изменения которых тем не менее не могут считаться ни видовыми, ни родовыми. Это имеет место для *Meekella*, для *Spirifer verneuili* и *S. rugulatus*, для *S. plicatella* — *Cyrtia exporrecta*, для *Spiriferina impressula* — *Cyrtina calceola*, для *Reticularia dorsoplana* — *Cyrtina parva*, для *Terebratella* — *Trigonosemus* — *Terebratrostra* и т. д.¹

При изучении прирастания брахиопод я искал аналогий там, где их, казалось, на первый взгляд всего естественнее искать,

¹ О развитии девонских спириферов, в том числе *S. verneuili*, теперь имеются работы С. В. Обручева (1915) и Д. В. Наливкина (1925), более полно и точно освещающие этот вопрос с точки зрения палеонтологии и стратиграфии.

среди внешне сходных и также нередко прирастающих двустворчатых моллюсков. Эти аналогии я нашел между *Meekella* и *Spondylus*, придя в то время к заключению, что среди двустворчатых моллюсков такие явления не часты, что объясняется прикреплением двустворчатых моллюсков, обыкновенно более подвижным (посредством биссусовых нитей), нежели прикрепление брахиопод (короткой ножкой или прирастанием раковины).

Мне не были тогда известны гораздо большие аналогии изменчивости брахиопод с изменчивостью кораллов, которые дают новую опору для моих воззрений на значение прикрепления как фактора, создающего исключительно большую изменчивость брахиопод.

Хотя тогда мне не пришло в голову искать для брахиопод аналогий у кораллов, но в сущности эти аналогии естественны, как ни разнятся кораллы и брахиоподы по своей организации и внешнему виду. И те и другие животные характеризуются прикреплением как свойством, если не универсальным, то доминирующим в их биологии. И в той и в другой группе животное прикрепляется у самого субстрата в противоположность двустворчатым моллюскам, и прикрепление вполне или без малого лишает животное подвижности. Словом, если искать аналогий для явления прикрепления брахиопод с его последствиями, то эти аналогии могут быть найдены прежде всего и в наиболее высокой степени у кораллов.

1—13 января 1913 г. Порт-Судан.

О ФАКТОРАХ МОРФОГЕНЕЗА¹

К решению вопроса о факторах морфогенеза (формообразования) животных дает возможность подойти изучение низкоорганизованных многоклеточных животных — кишечнополостных. Вследствие большой простоты их строения установление определяющих это строение моментов является делом сравнительно простым, чего нельзя сказать в отношении более высокоорганизованных животных — червей, моллюсков, позвоночных и др. Прототипом кишечнополостных можно считать гидру — полипа пресных вод. Совершенно мягкое тело этого маленького животного, как известно, представляет собой мешок, основанием прикрепляющийся ко дну или к предметам, на нем находящимся, а ротовым отверстием обращенный в противоположную сторону.

Организация родственных гидре актиний, живущих в море, усложняется вследствие больших размеров этих животных. При этом в мешкообразном теле развиваются радиально расположенные перегородки, направляющиеся от стенки цилиндрического тела к его оси и обыкновенно несколько до нее не доходящие. Перегородки делают мягкое тело более устойчивым в вертикальном положении, дают ему возможность не спадаться. Следующая стадия в усложнении организации создается образованием твердого известкового скелета соответственно стенке и перегородкам. Эти кишечнополостные, обладающие скелетом, носят название коралловых полипов, скелет их сохраняется в ископаемом состоянии и называется полипняком.

Гидра и актиния — животные, обладающие способностью лишь слабого перемещения с места на место переползанием при действии мускулов мягкой стенки тела. Коралловые полипы обыкновенно прикреплены к месту нахождения прирастанием ко дну моря или к предметам, на нем находящимся, и этим лишены способности передвижения. Родственные полипам медузы являются производными от полипов; их тело имеет колоколообразную форму с ротовым отверстием, обращенным вниз, что естественно, так как медузы в противоположность полипам держатся в поверхностных водах морей, причем плавают посредством сокращения стенки тела. Но эта способность плавания не особенно значительна: ме-

¹ Природа, № 9, 31, 1946.

дузы не могут противостоять течениям и волнению воды и зачастую увлекаются ими.

Как и полипы, медузы имеют радиальнолучистую симметрию строения, характерную для животных, обладающих слабой способностью передвижения или даже совсем лишенных ее вследствие прикрепления к месту нахождения. Подобно кишечнополостным животным, радиальнолучистую симметрию имеют иглокожие, например морские лилии и морские звезды. Животные, приспособленные к быстрому передвижению с места на место, обладают двусторонней симметрией (как, например, черви, членистоногие, позвоночные).

То, что является простым и ясным в отношении современных кишечнополостных, оказалось совершенно неприменимым к объяснению организации палеозойских кораллов *Rugosa* (или *Tetracoralla*), которые имеют двустороннюю симметрию. Как выразился по этому поводу известный германский палеонтолог Иекель, организация *Tetracoralla* «насмехается» над попытками ее рационального объяснения.

Как будет видно из дальнейшего, рациональное объяснение может быть дано, причем является возможность выяснить, какие факторы действовали при возникновении оригинальных особенностей двусторонней симметрии кораллов *Tetracoralla*, а вместе с тем, какие факторы действуют вообще у низкоорганизованных многоклеточных при формировании их организации.

Двусторонняя симметрия *Tetracoralla* проявляется и во внешней форме полипняка, и в его внутреннем строении.

Двусторонняя симметрия во внешнем строении полипняка кораллов *Tetracoralla*

Едва ли не первым, подчеркнувшим двустороннюю симметрию во внешнем строении полипняка *Tetracoralla*, был известный австрийский палеонтолог Неймайр (Neumaug, 1889), указавший, что типичным для *Tetracoralla* надо считать конический и притом рогоподобно согнутый полипняк. Неймайр не дал, однако, объяснения согнутости.

Приняв это положение о согнутости, я сделал, как будет видно далее, некоторые выводы относительно происхождения внутренней двусторонней симметрии в полипняке (Яковлев, 1904), а в 1910 г. установил факт прирастания полипняка *Tetracoralla* к субстрату боком (рис. 15 и 16), а не основанием, как это всегда бывает у мезозойских и кайнозойских кораллов *Zoantharia* *Hexacoralla* и как это ошибочно было принято и для *Tetracoralla*. Для меня стало очевидным, что боковое прирастание было причиной рогоподобной согнутости конического полипняка. Прикрепленный боком полипняк во избежание губительного для кораллов проникновения ила в ротовое отверстие неизбежно отклонялся устьем от

субстрата, становясь при этом согнутым в одной плоскости, с выпуклой стороной, обращенной к субстрату. Это боковое прирастание отличает полипняк *Tetracoralla* от полипняка *Hexacoralla* с его осевым прикреплением. При осевом прикреплении рубец прикрепления как бы срезает вершину по всей линии кругового сечения конуса и ось конуса проходит через середину рубца; при боковом прирастании вершина конуса не срезается, не притупляется рубцом прикрепления и ось не проходит через рубец. Рубец у *Tetracoralla* касается перегородок лишь одного бока полипняка, у *Hexacoralla* рубец затрагивает перегородки по всей периферии сечения коралла.

Конечно, математически правильные, конические полипняки встречаются, может быть, не в большинстве случаев: не всегда и согнутость настолько правильна, что геометрическая ось будет согнута в одной плоскости. Но как в прикладной механике, так и в наших соображениях в расчеты теории практика вносит значительные поправки; тем не менее исходным пунктом служит теория.

При исследовании 33 хорошо сохранных экземпляров девонского коралла *Syathophyllum ceratites* из одного местонахождения, представляющих значительную изменчивость формы полипняка в связи с прирастанием, оказалось, что рубец прикрепления находится чаще всего на выпуклой стороне полипняка, почти столь же часто на боковых поверхностях, причем чаще в частях, близких к выпуклой стороне, реже всего в частях боковых поверхностей, близких к вогнутой стороне, и никогда не находится на вогнутой стороне. У других кораллов изредка приходится наблюдать рубец прирастания на вогнутой стороне, когда полипняк, прикрепленный, например, к ветке колониального коралла, должен обогнуть ее, чтобы далее расти устьем кверху. Так как ветка колониального коралла возвышалась над дном, то прикрепившийся к ней одиночный коралл мог сделать на некотором протяжении изгиб вниз без опасности пострадать от ила. Таким образом, было бы неправильно утверждать, как это делает Шиндевольф (Schindewolf, 1930), что прирастание происходит одинаково любой стороной. Встречаются конические, согнутые *Tetracoralla*, без следов прикрепления; вероятно, это явление вторичное и происходило оттого, что коралл утрачивал прикрепление вследствие рыхлости дна моря, но сохранял согнутость, препятствующую погружению в ил.

Согнутое состояние является результатом преимущественного роста стенки коралла на одной стороне. Наклонность к наращиванию стенки преимущественно с одной стороны полипняка *Tetracoralla* получает выражение также в характере дискообразных полипняков (у *Palaeocyclus*, *Microcyclus*). Эта дискообразность, подобная той, что имеет место среди *Hexacoralla*, наблюдается у родов *Deltocyathus*, *Stephanophyllia* и обуславливается одинаковой для обеих групп причиной — необходимостью удерживать полипняк

от погружения в ил рыхлого морского дна. Есть, однако, как я отмечал еще в 1910 г., существенная разница между дискообразными полипниками *Hexacoralla* и *Tetracoralla*: у первых нижняя поверхность полипника покрыта концентрическими линиями нарастания (рис. 17, 1), у вторых при той же круговой форме диска исходная точка роста полипника лежит не в центре его, а эксцентрично (рис. 17, 2); иначе говоря у *Hexacoralla* расстояние между какими-либо двумя круговыми линиями нарастания везде одинаково, у *Tetracoralla* оно больше по направлению одного из радиусов, чем по другим радиусам, т. е. полипник больше нарастает с одной стороны. Это обстоятельство, ранее незамеченное (дискообразные полипники *Palaeocyclus*, *Microcyclus* и другие неправильно изображались как имеющие центрально лежащую начальную точку роста), показывает, что дискообразные полипники *Tetracoralla* получают такую форму вторично, что первичной формой их предков была форма согнутого конуса; хотя дискообразные полипники утратили эту форму вследствие утраты прирастания при расположении их на рыхлом или морском дне, они сохранили от своих предков наклонность к преимущественному росту с одной стороны, у них уже не имеющую смысла. Итак, у дискообразных полипников *Tetracoralla* двусторонняя симметрия сохраняется и наблюдается с нижней стороны диска.

Двусторонняя симметрия сохраняется и проявляется еще у свободно лежащих на морском дне *Tetracoralla*, в частности у полипника *Calceola sandalina*, имеющего форму согнутого полуконуса или носка туфли азиатского образца, так что коралл лежит на приплюснутой стороне одного бока. Иногда эта приплюснутость имеется лишь посредине боковой стороны, как у *Holophragma calceoloides*. Распространению приплюснутости на всю длину бока способствует наличие у *Calceola* крышечки, соединяющейся прямым замочным краем с приплюснутой стороной полипника. У *Holophragma* этой крышечки нет, приплюснутость имеется лишь посредине ее боковой стороны и возникает несомненно лишь как приспособление для устойчивого лежания на морском дне. Характерная туфелькообразная форма полипника *Calceola* является следствием двусторонней симметрии *Tetracoralla* и, естественно, не встречается у не имеющих такой симметрии *Hexacoralla*.

Еще в 1910 г. я писал, что боковое прикрепление полипника у *Rugosa* определено распространенностью у них, в отличие от *Hexacoralla*, конической формы полипника. При конической форме естественно могло выработаться и упрочиться боковое прикрепление, более прочное, чем осевое прикрепление острым нижним концом конуса. Боковое прикрепление могло стать необходимым также и вследствие жизни *Rugosa* в полосе мелководья палеозойских морей, в то время как современные одиночные *Hexacoralla* в общем являются обитателями больших глубин (Яковлев, 1910а).

Исходя из тех же соображений о приспособленности полип-

ника *Tetracoralla* к жизни в полосе со значительным волнением морской воды, в 1914 г. я высказал предположение, что полипники *Tetracoralla* должны были расти так, что выпуклая сторона их была обращена в сторону прибоя, так как при этом получалась меньшая опасность поломки полипника действием прибоя (рис. 18). Это предположение получило подтверждение в наблюдениях В. Ю. Черкесова (1935), который описал и изобразил расположение одиночных *Tetracoralla* на поверхности напластования полого лежащего силурийского известняка, т. е. на поверхности бывшего дна моря. Судя по характеру волноприбойных знаков и некоторым другим особенностям, кораллы были обращены выпуклостью в сторону прибоя. Наилучшая обтекаемость достигается более поздними — каменноугольными — кораллами, которые приобрели эллиптическое поперечное сечение с длинной осью эллипса, лежащей в плоскости симметрии коралла, в то время как у более древних *Tetracoralla* поперечное сечение круговое. Эллиптическое сечение, по всей вероятности, было приобретено кораллами со временем в результате естественного отбора.

Двусторонняя симметрия во внутреннем строении полипника кораллов *Tetracoralla*

Двусторонняя симметрия во внутреннем строении полипника *Tetracoralla* проявляется в расположении перегородок и в образовании так называемых ямок (*fossulae*).

Что касается перегородок, то они бывают двоякого рода: первичные, возникавшие ранее остальных и начинавшиеся от острого конца конуса коралла, и вторичные, развивавшиеся позже и начинавшиеся в полипнике ближе к устью, чем первичные. Первичных перегородок имелось 4. 2 расположены в плоскости симметрии рогоподобно согнутого конического полипника, из которых лежащая на выпуклой стороне называется главной (рис. 19, *H*), а на вогнутой стороне — противоположной (*G*); кроме того, имеются 2 боковые первичные перегородки *S*, расположенные по бокам коралла, вне плоскости его симметрии. Эти 4 первичные перегородки делят внутреннюю полость полипника на 4 камеры, называемые квадрантами — главными и противоположными, по расположению их при главной или противоположной перегородках. Возникшие после первичных вторичные перегородки обозначаются цифрами (1, 2, 3, 4, 5) соответственно порядку их возникновения (рис. 19); они развиваются парами — 2 перегородки в главных и 2 в противоположных квадрантах, затем еще по паре в тех и других квадрантах и т. д., по мере роста полипника в высоту и в ширину.

Новые вторичные перегородки при этом начинаются все выше в конусе. Устье конического согнутого полипника обыкновенно перпендикулярно к его вогнутой стороне или по крайней мере накло-

нено к ней под бóльшим углом, чем к выпуклой стороне. При этом и получается усиленное нарастание полипняка с выпуклой стороны, которое сообщает ему согнутое состояние (рис. 20).

Перегородки имеют наклонность расти перпендикулярно к устью коралла; при этом получается лучшая циркуляция воды, поступающей через ротовое отверстие во внутреннюю полость полипа и доставляющей кислород, необходимый для дыхания, и мелких животных, служащих пищей.

Перпендикулярное к устью расположение вторичных перегородок может быть осуществлено лишь в противоположных квадрантах. В главных квадрантах вторичные перегородки не могут принять такого положения, так как им препятствуют в этом наклонные к устью боковые первичные перегородки *S*; однако максимального приближения к указанной перпендикулярности вторичные перегородки могут здесь достигнуть, располагаясь своим основанием на стенке коралла параллельно основанию боковой перегородки. Таким образом, вторичные перегородки в первичных квадрантах параллельны трем первичным перегородкам, основания которых находятся на вогнутой и боковых сторонах (*G*, *S* и *S*). Так как вследствие конусовидного характера полипняка при виде сбоку, в плоскости рисунка, квадранты имеют треугольное очертание, то вторичные перегородки, идущие параллельно одной из сторон треугольника, будут располагаться под углом, или, как говорят, перисто к другой его стороне, т. е. вторичные перегородки будут расположены перисто в противоположных квадрантах по отношению к первичной боковой перегородке *S*, а в главных квадрантах по отношению к главной перегородке *H*. Расположение вторичных перегородок в противоположных квадрантах параллельно противоположной и под углом к боковой перегородкам, а в главных квадрантах параллельно боковой и под углом к главной перегородкам является отличительной особенностью *Tetracoralla*, сообщает им резко выраженную двустороннюю симметрию и носит название закона Кунта.

Эта двусторонняя симметрия идет вразрез с радиальной симметрией большинства кораллов и потому ставила в тупик многих исследователей. Иекель находил объяснение этому явлению лишь в предположении, что *Tetracoralla* происходит с двусторонней симметрией, а именно от кольчатых червей. Предположение, что *Coelenterata* вообще происходят от двусторонне симметричных животных, высказывалось и некоторыми зоологами, но не получало распространения.

Как видно из изложенного выше, для объяснения двусторонней симметрии *Tetracoralla* нет надобности прибегать к предположению, что эта симметрия унаследована от предков. Мы видели, что согнутость полипняка *Tetracoralla* является следствием прирастания его боком к субстрату, а характерное расположение перегородок — следствием этой согнутости.

Итак, расположение в полипнике *Tetracoralla* вторичных перегородок определяется расположением ранее возникающих первичных перегородок и находится с ними в топографической корреляции.

Если коралл, бывший на первых стадиях роста коническим, в дальнейшем переходил к цилиндрической форме, приобретая таким образом определенный постоянный диаметр, то новых перегородок при этом уже не образовывалось, так как лишь увеличение диаметра поперечного сечения требует и дает возможность введения новых перегородок вдобавок к уже имеющимся. При сохранении полипником определенного диаметра число перегородок становилось постоянным, они выравнивались по размерам и расположение их становилось радиальным без проявления двусторонней симметрии. Это являлось общим правилом для колониальных полипников, бравших начало от одного индивида конической формы, от которого почкованием получались ветви — цилиндрические индивиды. Таким образом, с указанным изменением формы полипника получило приближение к послепалеозойским кораллам, к *Hexacoralla*.

Еще одна особенность внутреннего строения *Tetracoralla* может быть поставлена в связь с коническим согнутым состоянием их полипника. Это существование у них так называемых ямок (*fossulae*) — углублений в устье чашечки около первичных перегородок, не всегда и не одинаково отчетливо выраженных (рис. 19). Наиболее сильно и часто бывает развита ямка при главной перегородке (*H*), слабее — при боковых (*S*). Главная перегородка помещается посредине ямки, при ней находящейся; боковые перегородки ограничивают ямки со стороны главных квадрантов. Главная перегородка при наличии ямки иногда бывает подавлена в своем развитии — укорочена в радиальном направлении. Эта особенность объясняется тем, что в первичных квадрантах у первичных перегородок при росте конического полипника возникает пространство, в известный момент расширенное (рис. 20) по сравнению с прочими межперегородочными камерами; тогда здесь начинает развиваться новая перегородка, но в то же время ее развитие несколько стесняется опускающимся в расширенное пространство мягким телом животного, облекающим скелетные части, но не срастающимся с ними. Мягкие части, нависающие со стороны первичной перегородки и оказывающие давление на новообразующуюся вторичную, заставляют последнюю расти, отклоняясь от строго радиального направления (от первичной перегородки в сторону вторичных). Таким образом и получается расширенная ямка при первичной перегородке. При оттеснении вторичных перегородок концы их, как это видно на рис. 19, 2, налегают на предшествующие перегородки. На выпуклой стороне коралла, у главной перегородки, ямка особенно сильно выражена как вследствие особенно сильного отвисания в эту сторону мяг-

ких частей, так и потому, что она является здесь двойной по сравнению с ямками у боковых первичных перегородок, возникая в месте соприкосновения двух квадрантов в плоскости симметрии.¹

Отвисание мягкого тела, которое должно быть особенно сильным к выпуклой стороне коралла, иногда бывает здесь причиной оригинальных утолщений перегородок, наблюдающихся у некоторых кораллов в различных геологических отложениях. Эти утолщения перегородок в главных квадрантах (так называемые утолщения стереоплазмой) хорошо известны у некоторых каменноугольных родов кораллов, например у *Caninia*, а также и у некоторых силурийских кораллов.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что предки, указываемые Т. А. Добролюбовой (1948) для *Caninia*, не имели утолщений и той правильной согнутости полипняка, которую имеют кораллы рода *Caninia*. При равномерном изгибе по правильной кривой прилегание мягких частей к скелету выпуклой стороны вследствие отвисания может быть более длительно и непрерывно, чем при неправильной изогнутости. Этим и можно объяснить значительность утолщения перегородок и стенки у *Caninia* и других родов.

Как уже отмечалось, характерные для *Tetracoralla* особенности — перистое и параллельное расположение перегородок и образование ямок — исчезают, если коралл, в первых стадиях своего индивидуального развития конический, в дальнейшем становится цилиндрическим; перегородки при этом утрачивают двустороннесимметричное расположение и становятся расположенными радиально. То же самое происходит и в филогенетическом развитии кораллов — *Tetracoralla* под конец палеозоя проявляют тенденцию утраты бокового прирастания и согнутости и переходят к цилиндрической форме полипняка с таким расположением перегородок, как у послепалеозойских *Hexacoralla*, причем одиночные *Hexacoralla*, как это характерно для их ныне живущих представителей, становятся глубоководными животными. Естественно, что при этом не требуется прочного бокового прикрепления полипняка. Граница палеозоя и мезозоя характеризуется значительным горообразованием и сносом с суши в море больших количеств грубозернистых, песчаных осадков. Это могло и должно быть причиной миграции кораллов из прибрежной полосы морей в большие глубины. Когда же указанный период горообразования прекратился, а с ним и снос в море грубозернистого материала, то кораллы смогли снова получить распространение в прибрежной полосе, но это уже были колониальные кораллы, образующие рифы, каких не было в палеозое.

¹ Некоторые подробности относительно ямок, не вошедшие в настоящую статью, см. в моей статье 1915 г.

Итак, организацию *Tetracoralla* определял ряд факторов морфогенеза. Прежде всего это была реакция со стороны прираставшего боком полипа на проникновение ила во внутреннюю полость тела — полип отгибался устьем от морского дна, так что полипняк становился рогоподобно согнутым. То, что полипняк получал ориентированное положение по отношению к направлению ударов волн, объясняется реотропизмом; а то, что он обращался в сторону открытого моря выпуклой, а не вогнутой стороной, надо приписать действию естественного отбора. Действие естественного отбора проявилось также в приобретении некоторыми из позднейших полипняков хорошо обтекаемой эллиптической формы поперечного сечения с длинной осью эллипса, расположенной в плоскости симметрии полипняка. Возникновение характерного расположения перегородок *Tetracoralla* было обусловлено конической формой полипняка и его согнутостью; соотношение первичных и вторичных перегородок явилось результатом топографической корреляции. Исходным моментом для развития организации послужила внешняя среда: условия жизни в полосе мелководья. Изменение этих условий дало толчок к миграции в глубокие воды, опять-таки с соответствующим изменением организации, прежде всего с утратой бокового прирастания.

Есть одна особенность перегородок у *Hexacoralla*, проявляющаяся во время возникновения их от *Tetracoralla* и требующая объяснения. Как видно по изображениям, данным Вейссермелем (Weissermel, 1927), у некоторых пермских кораллов (а именно у тех, которые, как полагают, дали происхождение *Hexacoralla* — *Gerthia*, *Pterophyllum* и др.; см. рис. 21) эта особенность состоит в образовании оригинальной булавовидной утолщенности на краях перегородок. Такой утолщенности нет у более древних *Tetracoralla*, нет и у позднейших *Hexacoralla*. Она возникает, вероятно, вследствие быстрого перехода от *Tetracoralla* к *Hexacoralla*, вызывающего некоторую укороченность перегородок, преждевременную остановку их роста в радиальном направлении вследствие перехода от сравнительно ширококонического полипняка к узкоконическому и цилиндрическому. Между тем гормон роста, вызывавший рост перегородок до определенной длины в радиальном направлении у предков, благодаря наследственности продолжает оказывать действие и у потомков, в результате чего на концах перегородок получается отложение известкового вещества — теперь уже с избытком. Этот избыток и образует упомянутые булавовидные утолщения. С течением времени выделение гормона и отложение известка регулируются, и булавовидные утолщения исчезают.

Таким образом, факторами, определяющими морфогенез кораллов *Tetracoralla*, являются: жизнь в полосе мелководья с волнением воды, влияние расположения органов, ранее образовавшихся, на органы, развивающиеся позднее (топографическая

корреляция), трофизмы, естественный отбор, действие гормонов.

Что касается бокового прирастания с вытекающими из него для организации последствиями, то является вопрос, передавалось ли оно по наследству или приобреталось в каждом поколении индивидуально. Последнее кажется верным, но приходится отметить инерцию в сохранении особенностей, являвшихся следствием бокового прирастания, — инерцию в сохранении преимущественного роста коралла с одного бока даже тогда, когда исчезало боковое прирастание, первоначально послужившее причиной такого роста.

О СВЯЗИ МЕЖДУ АРХЕОЦИАТАМИ И КОРАЛЛАМИ¹

Вопрос о связи между археоциатами и кораллами до сих пор не разрешен, хотя затрагивался неоднократно (Taylor, 1910; Twenhofel and Shrock, 1935).

Считается, что археоциаты встречаются в кембрии, затем исчезают, а в нижнем силуре появляются кораллы *Zoantharia* *Tetrastogalla*, как бы на место археоциатов.

Э. В. Толль причислил археоциатов к известковым водорослям, но его взгляды не получили одобрения.

Наиболее полно сопоставление археоциатов с другими группами организмов по работам предыдущих исследователей и своим собственным сделано Тейлором (Taylor, 1910). Тейлор считает, что археоциаты наиболее близки к губкам, хотя сравнивает их и с кораллами, и говорит, что сходство с кораллами проявляется главным образом у 2—3 родов археоциатов, которые вместе с тем значительно отличаются от других археоциатов. Таков род *Anthomorpha*, отличающийся отсутствием отверстий в стенках и перегородках.

А. Г. Вологдин (1934) не приводит *Anthomorpha* в числе археоциатов, по-видимому, считая его кораллом, но сам устанавливает род археоциатов *Archaeophyllum*, скорее всего принадлежащий кораллам.

Я не нахожу возражений против связи археоциатов с кораллами. Для перехода к кораллам археоциатам надо было лишь утратить характерные для них поры в стенках и перегородках. Мне представляется эта утрата делом несложным, тем более что утрата вообще легче, чем приобретение нового. Чем же вызывалась эта утрата пор? Возможно, что она произошла в связи с переменой питания. Археоциаты, вероятно, подобно губкам питались микроорганизмами, проходившими через поры, а кораллы, по-видимому, стали питаться несколько более крупными организмами, хотя бы низшими ракообразными, вроде дафний и циклопов, которые составляют пищу ныне живущей пресноводной гидры. Поры археоциатов для такого питания не годились; у кишечнополостных пища стала поступать через ротовое отверстие, в со-

¹ ДАН СССР, 94, № 4, 771, 1954.

ответствии с чем и форма тела приняла мешковидный характер в отличие от большинства археоциатов.

Обращает на себя внимание тот факт, что у известных групп археоциатов полипники имеют коническую форму, такую же, как и у большинства кораллов *Tetracoralla*. Однако у археоциатов полипник имеет главным образом вид прямого конуса, а у *Tetracoralla* он рогоподобно согнутый.

Причина этого различия может быть в том, что полипник археоциатов прикреплялся острым концом конуса, что было возможно без опасности его поломки волнением морской воды при избытии довольно крупных пор в стенках. У *Tetracoralla*, лишенных пор, конус подвергался этой опасности, почему эти кораллы перешли к прикреплению полипника на субстрате боком конуса (Яковлев, 1910б), последствием чего явилось отгибание полипника от субстрата и его согнутость. Наружная двусторонняя симметрия рогоподобного полипника *Tetracoralla* повлекла за собой развитие двустороннесимметричного расположения перегородок, для них столь характерного (Яковлев, 1904).

Надо сказать, что у некоторых *Tetracoralla*, как и у археоциатов, имеется пористость перегородок, что я наблюдал на хорошо сохраненном экземпляре нижнесилурийского *Kiaerophyllum* из буровой скважины в Эстонии. Полагаю, что немногочисленные, довольно крупные отверстия в перегородках *Kiaerophyllum* можно считать за поры археоциатов, видоизмененные слиянием нескольких пор в одно отверстие, получившее при этом неправильную форму.

Несколько неясен вопрос о способе прикрепления археоциатов к субстрату. По-видимому, оно было осевым — острым концом полипника, который, однако, не притулялся, так как прикрепление происходило при помощи выроста — каблучка, как выражается А. Г. Вологдин.

Этот термин был мною употреблен для характеристики прикрепления *Tetracoralla*, для которых он является более подходящим, так как каблучок находится на боку коралла (на конце его «подшвы»; см. рис. 16), а у археоциатов, как видно по рисунку Тейлора, воспроизведенному и А. Г. Вологдиным (1934, рис. 253, е), прикрепление происходило массивным выростом, состоявшим из отчетливо различных параллельных пластин, отлагавшихся со всех сторон конического конца полипника.

В соответствии с этим Туенхофель и Шрок (Twenhofel and Schrock, 1935) дают реставрацию археоциата с совершенно симметрично построенным основанием (рис. 21, А) из параллельных пластин. Это основание имеет вид конуса, в который как бы всажен скелет собственно археоциата. На том же рисунке изображен весьма похожий на коралл *Archaeocyathus profundus*, даже согнутый подобно *Tetracoralla*.

На рис. 253, f А. Г. Вологдин дает изображение прикреплена

русского *Archaeocyathus*, кажется действительно с каблучком на одном боку конуса; этот рисунок, однако, не отличается ясностью. Интересно, что на другом рисунке (256, f) Вологдин дает изображение поперечного сечения *Archaeocyathus facilis*, имевшего 6 перегородок, которые можно считать первичными и соответствующими по числу перегородкам кораллов *Zoantharia*. Тейлор не дал поперечного сечения со столь малым числом перегородок, может быть потому, что сечения в полипнике были сделаны им относительно выше.

Итак, я нахожу возможным считать, что *Tetracoralla* вышли из одной группы археоциатов, вероятно из семейства *Archaeocyathidae*.¹ Это могло произойти в нижнем кембрии, а в конце палеозоя, как следует из работы Вейссермеля (Weissermel, 1927), *Tetracoralla* дали происхождение *Hexacoralla* в виде единичных полипников, мигрировавших в спокойные глубокие воды. При этом от бокового прикрепления *Tetracoralla* перешли к осевому прикреплению, или концом полипника, как это было изображено мною у *Balanophyllia* (Яковлев, 1910б), или же развивающимся у основания полипника пластинчатым образованием, подобным изображенному Тейлором. Такое образование, по-видимому, имеется у ныне живущей *Thecopsammia socialis* Pourtales (Twenhofel and Shrock, 1935), родственной *Balanophyllia*.

Hexacoralla являются или рифовыми кораллами прибрежной полосы, или одиночными глубоководными. В первом случае они защищены от действия прибоя колониальным состоянием, во втором — вообще не подвержены волнению воды. В обоих случаях их полипник, в отличие от *Tetracoralla*, снова является пористым, что, по-видимому, служит просто для экономии строительного материала.

Большинство *Tetracoralla* вымерло в конце палеозоя, и как на предков *Hexacoralla* указывают обычно лишь на представителей более примитивных семейств, главным образом на *Zaphrentidae* (роды *Pterophyllum* и *Soshkineophyllum*).

Подобным образом археоциаты вымирают в кембрии, и как на возможных прародителей *Tetracoralla* указывают на семейство *Archaeocyathidae*.

Если коническая форма полипника *Tetracoralla* была им воспринята от археоциатов, естественно ожидать, что родоначальники *Tetracoralla* имели не согнутый конус, а прямой.

¹ Палеонтологи не занимались вопросом о происхождении кораллов *Tetracoralla*. Этим вопросом занялись зоологи — американец Дюерден (Duerden, 1902) и француз Форо (Faurot, 1909). На основании некоторого сходства в числе и расположении первичных перегородок на ранних стадиях развития оба полагали, что четырехлучевые кораллы произошли от актиний, причем Дюерден считал за прародительскую одну группу ныне живущих актиний, а Форо — другую. Но едва ли можно представить себе актиний с конической формой тела, как у *Tetracoralla*, а вот археоциаты по форме тела сходны с четырехлучевыми кораллами.

О ПАРАЛЛЕЛИЗМЕ В ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЗМОВ И О ЕГО ЗНАЧЕНИИ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ¹

О существовании прямого и кумулятивного влияния факторов окружающей среды на организмы убедительно высказывались Ламарк, Дарвин, Геккель, Генслоу и многие другие. Вероятно, большинство палеонтологов придерживается этого взгляда, часто не сформулированного ясно и в общем не подкрепленного удовлетворительным представлением о механизме воздействия факторов, обозначаемых в совокупности словом «среда».

Недавно два видных британских палеонтолога Лэнг (Lang, 1938) и Трумен (Trueman, 1940) высказались за то, что лучше было бы заменить несколько скомпрометированный термин «ортогенез» термином «тенденция развития» (trend), как не ассоциирующимся «с навязыванием причинности» и обозначающим широкое поле явлений, которые палеонтолог, с их точки зрения, не надеется разграничить. Последнее едва ли может служить аргументом для установления нового названия, так как только прикрывает наше незнание в какой-то части вопроса.

Тенденция для какого-либо признака изменяться сходным образом в различных линиях развития несомненно зависит как от влияния внешней среды, так и от внутренних факторов. Что касается внутренних факторов, то нельзя пройти мимо данных генетики, основанных на изучении ныне живущих организмов. Надо указать, однако, что данные генетики о сходных и повторных изменениях скудны, хотя некоторые авторы считают такие изменения возможными. Следует также отметить, что некоторые генетики утверждали, что за единичной мутацией может последовать медленная эволюция (Форд, Холден).

Палеонтологу трудно судить о физиологических процессах, протекавших у ископаемых животных, но он располагает некоторыми данными о физических, в частности механических, влияниях среды, как это следует из изучения формообразования у морских лилий, для которых механические влияния на скелет сказывались не менее, чем у позвоночных. Об этом говорится в ряде статей настоящего сборника.

¹ Вопросы палеобиологии и биостратиграфии (Тр. II сессии Всесоюз. палеонтол. общ.), 18, М., 1959.

Но возвратимся к явлениям параллелизма в развитии организмов, которые рассматриваются в работах Трумена о моллюсках и Лэнга — о кораллах. Трумен (Trueman, 1922) рассмотрел эволюцию вида устриц *Gryphaea incurva*. В своей работе он привел доказательства, что этот вид весьма постепенно развивался из форм, подобных *Ostrea irregularis*. Изменения в форме раковины возникли в связи с изменением образа жизни. Образ жизни устриц, прирастающих к каменистому субстрату или к другим раковинам, достаточно известен. Что касается *Gryphaea*, то существует мнение, что раковины этого рода были приспособлены к лежанию на мягком грунте выпуклой и сильно изогнутой левой створкой. С этим согласуются наблюдаемые скопления *Gryphaea* в глинистых осадках. Подобное же заключение было сделано мной для выпуклых раковин брахиопод *Stringocephalus* и *Pentamerus* (Яковлев, 1908).

Трумен полагает, что в мезозое у устриц была тенденция производить повторно почти тождественные раковины *Gryphaea* по параллельным линиям развития. Схема (рис. 22) Трумена иллюстрирует этот процесс параллелизма в отщеплении *Gryphaea* от *Ostrea*.

Перейдем теперь к рассмотрению результатов работ Лэнга по кораллам. По наблюдениям этого автора (Lang, 1938), различные особенности кораллов, единичные или коррелятивно связанные, проходят в разных случаях — в одних независимо от других — сходный путь в онтогении и филогении групп, более или менее близких систематически. Например, во многих полипниках *Rugosa* осевой скелет может исчезнуть и перегородки могут укоротиться с осевого конца; у различных полипников перегородки, наоборот, могут отступить от наружной стенки коралла и стать отделенными от этой стенки зоной больших диссепиментов.

Считается, что каменноугольный коралл *Amplexus coralloides* произошел от *Zaphrentis*-подобной формы путем оттягивания перегородок от оси полипника и уплощения дна, а также путем превращения конической формы полипника в цилиндрическую и червеобразную. Или *Caninia* (*Siphonophyllia*), *Lonsdaleia*, *Carruthersella* и *Lithostrotionella* — каменноугольные кораллы различных линий происхождения — все могут рассматриваться как возникшие независимо друг от друга от форм с вполне развитыми перегородками, причем у этих родов возникала обширная зона больших диссепиментов, располагавшаяся между стенкой и ближайшими к ней концами перегородок.

Хилл (Hill, 1942) показала, что силурийские кораллы *Acanthocyclusidae*, у менее специализированных форм которых перегородки состоят из соприкасающихся шипов, имели тенденцию производить формы с перегородками, состоявшими из обособленных друг от друга шипов; следовательно, виды рода *Tryplasma* возникали неоднократно от видов рода *Acanthocyclus*.

«Таким образом, — пишет Лэнг (Lang, 1938, стр. 149), — стало очевидным, что данная структура в той или иной группе способна развиваться в одном или немногих направлениях; это явление получило название „тенденции развития“. Однако возникает вопрос: чем определяются такие тенденции? Мы этого еще не знаем. Без сомнения, определяющий стимул доставляется окружающей средой, но причина того, почему организм дает подходящий ответ, лежит в природе самого организма».

Я неоднократно высказывался относительно дискоидальных кораллов семейства Palaeocyclusidae, что они не являются естественной систематической группой, что в Palaeocyclusidae, по-видимому, включены формы, представляющие начальные стадии кораллов, в зрелом возрасте недискоидальных и принадлежащих к различным семействам (Яковлев, 1952а). Их дискоидальная форма является приспособлением к жизни на рыхлом глинистом или морского дна, где коралл обычной для Rugosa конической формы легко мог бы погрузиться в ил. Коралл начинал развиваться с плоской дискоидальной формы и, достигнув достаточного поперечника, при котором он приобретал опору для дальнейшего, так сказать, нормального роста, наращивал верхнюю часть в виде возвышавшегося цилиндра. Так это было с девонским кораллом *Actinocystis versiformis* Markov (Марков, 1921).

Объединение дискоидальных кораллов в одно семейство аналогично объединению производных рода *Productus*, различные виды которого при жизни на рыхлом морском дне наращивали ара на брюшной створке, лежавшей на дне, и превращались в *Strophalosia* или при большей высоте ара даже в *Aulosteges*. Следовательно, в этих примерах «тенденция» Лэнга представляет собой обычное приспособление, простую реакцию животного на засыпание его илом, а термин «тенденция» является излишним.

«Таким образом, получается, — пишет Лэнг (Lang, 1938, стр. 152—153), — что последовательные ступени тенденции обыкновенно соответствуют видам различных родов или являются ступенями в развитии различных особей одного и того же вида. Иначе говоря. . . ортодоксальные роды пересекают поперек различные, хотя и родственные, линии развития и охватывают те точки, в которых достигнута одна и та же степень развития. Или, иначе говоря, роды являются скорее структурными ступенями, чем категориями систематики».

Лэнг считает (Lang, 1938, стр. 153), что прекрасную иллюстрацию сказанному дают юрские *Hexacoralla*, происходящие из нижнего оолита Англии. Он дает таблицу (см. далее), из которой следует, что род *Microsolena* составляет последовательные по времени виды — байосский *Microsolena* sp. и батский *M. excelsa* sp.; *Kobyua* составляют виды — ааленский *K. terquemi*, байосский *Kobyua* sp. и батский *Kobyua* sp.; *Thecosmilia* представлена видами — ааленским *Th. rugosa*, байосским *Th. gregaria* и батским

Th. obtusa; *Montlivaltia* — видами: ааленским *M. painswicki*, байосским *M. smithi* и батским *M. slatteri*.

Роды	Ярусы		
	ааленский	байосский	батский
<i>Microsolena</i>	—	<i>Microsolena</i> sp.	<i>M. excelsa</i>
<i>Kobyua</i>	<i>K. terquemi</i>	<i>Kobyua</i> sp.	(<i>Kobyua</i> sp.)
<i>Thamnasteria</i>	(<i>Thamnasteria</i> sp.)	<i>T. wrighti</i>	<i>T. lyelli</i>
<i>Isastraea</i>	<i>I. flemingi</i>	(<i>Isastraea</i> sp.)	<i>I. limitata</i>
<i>Thecosmilia</i>	<i>Th. rugosa</i>	<i>Th. gregaria</i>	<i>Th. obtusa</i>
<i>Montlivaltia</i>	<i>M. painswicki</i>	<i>M. smithi</i>	<i>M. slatteri</i>

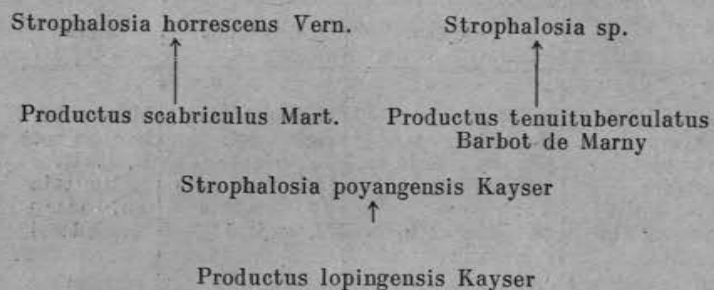
Тенденция к образованию более компактных колоний проявляется как среди *Rugosa*, так и среди *Hexacoralla*. У кустообразных производных одиночных кораллов кораллиты в дальнейшем плотно примыкают друг к другу (*Isastraea*), затем благодаря утрате соприкасающихся стенок между кораллитами получают астреевидные кораллы (*Thamnasteria* и др.), причем перегородки становятся дырчатыми с малым количеством отверстий у *Kobyua* и ситовидно-дырчатые — у *Microsolena* (рис. 23).

Опять-таки и здесь мне кажется неуместным термин «тенденция», имеющий некоторый оттенок мистицизма. Смена *Isastraea* на *Thamnasteria* и на *Microsolena* может быть объяснена просто экономией строительного материала и энергии на постройку скелетов.

Лэнг пишет далее (Lang, 1938, стр. 164): «Нет сомнения, что виды, включенные в вышеперечисленные роды в породах аалена, более близки друг к другу, чем к байосским или батским формам, и что байосские формы более близки друг к другу, чем к ааленским или батским формам. Употребляя термин „линии развития“ в очень широком смысле, можно считать, что виды, найденные в разных ярусах, а именно *Montlivaltia painswicki*, *Thecosmilia rugosa*, *Isastraea flemingi* и *Kobyua terquemi*, образуют одну линию, виды, указанные выше из байоса, — другую линию, а из бата — третью».

Роды пересекают линии развития поперек, а если линии верны, тогда роды полифилетичны, но на самом деле они являются только морфологическими ступенями. «Я, — пишет Лэнг, — рассмотрю далее практические выводы из вышеизложенного, но приведенный пример послужил для показа „тенденции“, в данном случае тенденции к образованию компактных колоний, проявляющейся в пределах семейства, или даже более широкой систематической категории».

Еще в 1907 г. мною был приведен пример параллельного развития трех видов рода *Strophalosia*, каждый из которых развивался независимо от других отдельных видов рода *Productus* (Яковлев, 1907):



Тогда я также отмечал полифилетическое происхождение рода *Strophalosia*, но правильнее было бы говорить о параллельном развитии видов рода *Productus*, переходящих в стадию *Strophalosia*, подобно тому как это установил Лэнг в отношении кораллов. В последнее время аналогичный пример был приведен для видов рода *Productus*, с сифональным раструбом брюшного края, относимых другими авторами к родам *Kutorginella* и *Proboscidella* (Яковлев, 1952в).

Приводя указанные выше примеры параллельного развития для рода *Productus*, я отмечал, что причиной такого развития можно считать необходимость образования ареа на брюшной створке брахиопод и роста ее в высоту с углублением брюшной створки во избежание засыпания илом при расположении на рыхлом илистом и быстро накапливаемом грунте морского дна. Подобные условия жизни вызывали также образование дискоидальной формы у кораллов, которая сохранялась, если не на всю жизнь особи, то на начальных стадиях ее развития.

«Мы видели, — пишет Лэнг (Lang, 1938, стр. 156), — как тенденции проявляются в филогении семейств и родов и в онтогении индивидов, которые слагают вид, и как они создают затруднения для систематики, когда он стремится создать действительно монофилетические роды. Может быть, у кораллов более, чем у большинства групп ископаемых, давно установленные роды оказываются агрегатами далеких друг от друга видов, находящихся в одной и той же стадии развития, а поэтому трудно установить удовлетворительную классификацию».

Два вида рода *Diphyphyllum* — *D. concinnum* Lonsdale и *D. lateseptatum* McCoy — соответствуют двум видам рода *Lithostrotion* — *L. affine* Martin и *L. martini* Edwards and Haime, — найденным в том же горизонте, и отличаются от них только более короткими перегородками и отсутствием столбика. Но столбик

может отсутствовать по крайней мере временно у всякого коралла рода *Lithostrotion*. И чем больше материал исследуется, тем больше создается впечатление, что *Diphyphyllum concinnum* не может быть обособлен от *Lithostrotion martini*, а *Diphyphyllum lateseptatum* — от *Lithostrotion martini* даже в видовом отношении. Поэтому *Diphyphyllum* следует рассматривать не как отдельный от *Lithostrotion* род, а лишь как синоним. У Лэнга возникает вопрос: должно ли название *Diphyphyllum* просто исчезнуть? Как единица систематики, да. Но в то же время без этого названия трудно обойтись. В *Diphyphyllum concinnum* всякий видит форму, отличную от *Lithostrotion affine*. Отбрасывая *Diphyphyllum* как термин систематики, он все-таки считает нужным сохранить его как морфологический термин.

«Станлей Смиг и я (Smith and Lang, 1930), — пишет Лэнг (Lang, 1938, стр. 157), — уже высказались по практическим соображениям, что отброшенное родовое название вроде *Diphyphyllum* должно быть использовано как морфологический термин, и назвали его геноморфой (производное от слова *genus* — род, а не от слова *gen*, — Н. Я.). Оно должно писаться после родового названия, но в квадратных скобках, для указания, что это название не систематическое и что это не подрод (тогда бы оно заключалось в круглые скобки). Так, *Diphyphyllum concinnum* должно писаться *Lithostrotion [Diphyphyllum] affine* (Martin).¹

«Опыт показал, — пишет далее Лэнг, — что термин геноморфа, как морфологический, применимый к соответствующим ступеням в параллельных линиях развития, является подходящим; он заменяет термин «род (genus)» в тех родах, которые оказываются агрегатами видов с более отдаленным родством, но достигли одной и той же морфологической ступени».

Лэнг указывает, что если данная структура в какой-либо группе способна развиваться в одном или немногих определенных направлениях, то он это и называет «тенденцией развития». Он отмечает, что термин «тенденция развития» точно соответствует тому, что Эймер подразумевал под «ортогенезом».

Теория ортогенеза возникла уже давно в связи с работами ботаника Негели и зоолога Эймера. Эта теория основана на принятии Негели принципа прогрессивного развития (принцип усовершенствования — *Vervollkommnungsprinzip*), будто бы существующего органическому миру, который создает в каждом организме силу или фактор, действующий в направлении специализации, приспособления, т. е. прогрессивной эволюции.

По этому поводу Келлог (Kellog, 1907, стр. 277—278) писал следующее: «Другие авторы, которые принимают такую теорию наследственно действующей силы в организмах, говорят об этом

¹ Нагляднее было бы ставить не скобки: а слово *genomorpha*, как в соответствующих случаях у вида ставится слово *varietas* (Н. Я.).

факторе различно, как о некоторой „внутренней направляющей силе“, о „внутреннем законе развития“ или „врожденной тенденции к прогрессу“ и т. п.». Негели считает, что организмы развивались бы так, как оно есть, если бы даже не было борьбы за существование, а климатические и геологические условия и перемены были совершенно отличны от тех, которые существовали. Коржинский тоже считает, что органическая эволюция была управляема и теперь направляется неизвестной внутренней силой, существующей в самих организмах и независимой от влияния внешнего мира. Линии развития постоянны, неизменны и ведут к некоторой идеальной цели.

«Бесполезно говорить, — пишет далее Келлог, — что лишь немногие геологи исповедуют такое верование. Как бы мы ни блуждали в потемках относительно всего великого секрета биологии, как бы ни было частично и фрагментарно наше знание процессов и механизма эволюции, такое предположение о мистической, по существу телеологической, силе, совершенно независимой и доминирующей над всеми физико-химическими силами и влияниями, которые мы знаем, и реакциями живого вещества на эти влияния, реакциями, которые мы начинаем понимать с некоторой ясностью и полнотой, такой отказ от всех достижений современного научного знания в угоду неизвестности, недосказанной мистической жизненной силы мы не хотим делать».

Эта критика Келлогом ортогенеза полностью справедлива и для нового обозначения того же понятия — «тенденция развития».

Заключение ¹

1. Параллелизм в развитии организмов выражается в том, что вследствие влияния сходных внешних условий, например быстрого накопления илистых осадков на морском дне, различные виды одного и того же рода, например *Productus* среди брахиопод палеозоя, дают новые формы, относимые к новым родам. Предполагалось, что различные виды рода *Strophalosia* (*S. horrescens* и др.) имеют монофилетическое происхождение от одного прародительского вида *Productus*. На самом деле главная особенность рода *Strophalosia* — высокая арка брюшной створки с псевдодельтидумом — возникает независимо у разных видов рода *Productus* вследствие необходимости углубления брюшной створки при опасности для неподвижного животного быть засыпанным быстро накапливающимся илом на морском дне.

Поэтому при установлении новых видов *Strophalosia* необходимо сравнивать их не с другими видами этого рода, а с видами рода *Productus*, причем сравнивать, конечно, спинные створки, которые, играя роль крышки на брюшной створке, не изменяются.

При таком установлении родства бывает полезен и тип скульптуры, характерный, например, для пермского *Productus tenuituberculatus* Barbot de Marny из окрестностей г. Кириллова на Белом озере. Подобное явление имело также место при повторном возникновении *Gryphaea* из *Ostrea* в юрском периоде (Трумен). Роды *Strophalosia* и *Gryphaea* и их виды, не будучи монофилетического происхождения, не могут считаться самостоятельными родами и видами, но представляют лишь морфологические ступени и могут быть обозначены, согласно предложению Лэнга и Трумена, как геноморфы (новый термин) в отличие от вариететов. Таким образом, число родов может быть значительно сокращено. Подобным образом *Proboscidella* и *Kutorginella* являются геноморфами рода *Productus* карбона и перми.

2. Прогрессивное развитие кораллов *Hexacoralla* и *Tetracoralla* представляет независимый параллелизм в развитии предков и потомков при переходе их от состояния одиночного коралла в состояние сложного полипняка, сначала кустовидно ветвившегося, но затем переходившего в массивный полипняк с вилотную соприкасающимися стенками отдельных индивидов колонии и сраставшихся. Это давало полипняку большую прочность и возможность освободиться от ставшей излишней постройки отдельных индивидов, как это имело место у мезозойских *Thamnastrea* и палеозойских астреовидных кораллов *Phillipsastrea*. Кроме того, у мезозойских кораллов в дальнейшем развилась пористость перегородок (у *Microsolena*). Таким образом, происходило уменьшение затрат энергии коралла на выработку скелетного материала (принцип экономии строительного материала и энергии).

Прогрессивное развитие отдельных групп животных, обозначаемое некоторыми учеными как «ортогенез» или «тенденция развития», трактуется ими как выражение принципа самоусовершенствования или следствие действия каких-то таинственных внутренних сил. Такой трактовке указанных явлений следует противопоставить естественное их объяснение в зависимости от внешней среды, сходные условия которой могут приводить к близким изменениям, что и объясняет приведенные примеры параллелизма.

¹ J. Paleontol. soc. India, 1, 189, 1956.

ВЛИЯНИЕ МЕХАНИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА СТРОЕНИЕ МОРСКИХ ЛИЛИЙ¹

Механические условия, создаваемые главным образом движениями морских лилий, влияют на строение их скелета подобно тому, как это проявляется у позвоночных животных.

Морские лилии являются прикрепленными животными: с помощью стебля они прирастают к субстрату, к морскому дну или к предметам, на нем находящимся. Стебель отходит от нижнего конца тела и поддерживает чашечку с твердой вследствие отложения известки стенкой (рис. 10). В чашечке находятся внутренние органы животного: органы кровообращения, пищеварения, размножения, нервная и так называемая амбулякральная (водоносная) системы; последняя служит для дыхания и движения подвижных щупальцеобразных органов.

Сверху чашечки в центре расположено ротовое отверстие, окруженное подвижными придатками — «руками», членистыми, гибкими, обычно ветвящимися и опирающимися начальной частью на верхний край чашечки.

Стенки чашечки имеют скелет, образованный одним слоем известковых табличек, располагающихся венцами — замкнутыми круговыми рядами, параллельными верхнему краю чашечки. Минимальное число табличек в таком круговом ряду — 5, соответственно радиальной пятилучевой симметрии тела иглокожих и числу рук.

У современных морских лилий и у значительного большинства лилий прошлых геологических периодов чашечка состоит из 2 или 3 венцов табличек (рис. 24). Таблички верхнего венца, служащие опорой для основания рук, называются радиальными (*R*), а нижележащие таблички одного или двух венцов — базальными (*B* и *IB*).

Сверху, между основаниями рук, чашечка как бы прикрыта крышкой, составляющей с ней одно целое и состоящей в одних случаях из многочисленных мелких табличек, в других — из 5 крупных оральных (околоротовых) табличек, сходящихся в центре; границы между оральными табличками совпадают с осями сим-

метрии — радиусами, мысленно проведенными через руки и радиальные таблички от центра чашечки.

Зависимость строения чашечки от принципов механики сознавалась, хотя и не очень отчетливо, некоторыми учеными, изучавшими морских лилий. Наиболее известными из них в конце XIX и начале XX вв. были Иекель в Германии и Бэзер в Англии. Иекель (Jaekel, 1918) приводит схему распределения в табличках чашечки силовых линий, давления рук при их движении, не обсуждая, однако, этой схемы и не делая выводов общего характера. Бэзер (Bather, 1900) отмечает, что строение чашечки, должно быть, находится в связи с законами механики.

В настоящей работе рассматривается несколько конкретных случаев соответствия строения морских лилий принципам механики, что особенно хорошо обнаруживается при отступлении строения от нормы — в случаях дегенерации и атрофии рук и стебля.

Изменения чашечки в случаях недоразвития стебля и его атрофии

Таблички чашечки в смежных венцах располагаются в шахматном порядке: оральные таблички — интеррадиально, таблички следующего радиального венца — радиально, верхнего базального — интеррадиально и нижнего базального — снова радиально. Такое расположение табличек в смежных рядах соответствует кирпичной кладке и имеет то же значение — повысить сопротивление разъединяющему усилию, направленному поперек слоев кладки; у морских лилий разъединяющее усилие создается весом рук и давлением, оказываемым при движении последних на стенку чашечки.

Давление передается через чашечку на обызвествленный стебель, который состоит из сегментов и является еще более гибким, чем позвоночный столб у позвоночных животных. В зависимости от давления рук на стенку чашечки и на стебель получались любопытные вариации в расположении табличек.

Так, морские лилии, жившие в полосе мелководья, подверженной волнению воды, часто утрачивали прикрепление к субстрату, причем стебель их укорачивался и даже атрофировался. Вследствие этого нарушалась передача давления в чашечке: оно почти исчезало к основанию чашечки, что вело к нарушению расположения ее табличек. Таблички нижнего базального венца, на которые уже не передавалось давление от верхней части морской лилии, свободно лежавшей на дне моря, утрачивали пятилучевую симметрию, как это видно на рис. 25.

У каменноугольной морской лилии *Agassizocrinus* (рис. 26), утратившей стебель, таблички нижнего базального венца срастались между собой; швами разделены лишь таблички верхнего базального и радиального венцов. Свободное состояние табличек верхних венцов находилось в связи если не с весом рук, то с их

¹ Природа, № 11, 41, 1947.

движениями, оказавшими влияние, хотя и слабеющее по мере удаления от рук, до нижнего венца чашечки.

Наконец, морская лилия *Petschoracrinus* из угленосных отложений пермского периода в Печорском крае (Яковлев, 1930), близкая к *Agassizocrinus*, является особенно интересной в отношении нарушения равновесия в строении чашечки вследствие почти полной утраты стебля. Она была найдена в известковом песчанике; песчаники же являются отложениями полосы мелководья и даже прибрежной полосы моря, где волнение воды особенно сильно и где морские лилии, прикрепленные стеблем, подвержены опасности его разрыва, так что утрата стебля в этом случае может быть полезна.

В противоположность *Lichenoides* и *Agassizocrinus* у *Petschoracrinus* (рис. 27) стебель еще имелся, хотя находился на пути к уничтожению. Так как он был очень тонок, то не мог поддерживать чашечку. Вероятно, он был короткий и не прикреплявшийся к субстрату. Морская лилия вследствие этого могла без особенного ущерба перекачиваться волнами по дну моря. В связи с этим таблички чашечки отличались необыкновенной толщиной, что делало чашечку прочной. В соответствии с переходным состоянием стебля морской лилии (неполная атрофия) отмечается неустойчивость строения чашечки, состоявшей первоначально из трех венцов, причем в венце радиальных табличек находилась еще одна особенная табличка — так называемая анальная. Кроме экземпляров описанного выше (нормального) строения, в том же местонахождении были собраны многочисленные экземпляры того же вида, но изменчивого строения (рис. 28). Верхний венец у них такой же, как и у нормальных *Petschoracrinus*, а нижние венцы в такой степени изменчивы, что, пожалуй, трудно найти два одинаковых экземпляра — таблички базальных венцов в разной степени проявляют наклонность к слиянию. В непосредственном соприкосновении с венцом радиальных табличек насчитывается, как полагается, 5 нижележащих базальных табличек, но они против правила, неодинаковой величины и формы: одни имеют величину, близкую к нормальной, а другие приблизительно вдвое большую, и тогда в нижнем базальном венце не досчитывается соответствующего числа табличек. Естественным является предположение, что двойные таблички получились в результате слияния некоторых табличек верхнего и нижнего базальных венцов, почему в нижнем венце и получается недостача табличек против нормального числа, а иногда даже весь нижний венец как самостоятельный может отсутствовать (5). На экземпляре 4 сохранилась лишь одна нижняя базальная табличка и имеются 3 двойные таблички, хотя можно было ожидать 4 двойных; возможно поэтому, что одна из нижних базальных табличек атрофировалась или, может быть, срослась с одной из «двойных» табличек, так что последняя является не «двойной», а «тройной».

С другой стороны, экземпляр 6 с 2 двойными табличками имеет не 3, как следовало ожидать, но 4 нижние базальные таблички, так что можно думать, что одна из больших табличек получилась не путем слияния 2 табличек (одной верхнего и другой нижнего венца), но просто разрастанием одной из табличек верхнего венца, что могло быть причиной стесненного развития 2 табличек нижнего венца, имеющих необыкновенно малые размеры. Нормальной из этих вариаций, удовлетворяющей условиям равновесия и симметрии чашечки, является экземпляр 5. Это состояние монокликового базиса с одним лишь венцом базальных табличек получилось слиянием попарно всех табличек верхнего и нижнего базальных венцов.

Изменения, происходящие в строении чашечки безруких морских лилий

Как уже отмечалось, в смежных венцах чашечки таблички чередуются, середины табличек одного венца расположены против швов между табличками другого венца. В случае атрофии одного из промежуточных венцов приходят в соприкосновение венцы, лежащие выше и ниже атрофированного, и их таблички оказываются не чередующимися, но расположенными одни над другими в вертикальных рядах, т. е. имеют «сериальное» расположение, применяя к ним термин из остеологии млекопитающих, употребленный В. О. Ковалевским (1875) в отношении костей запястья и предплюсны.

У млекопитающих указанное расположение костей оказалось неадаптивным, т. е. исключая возможность приспособления, и такие формы вымерли. Иголкообразные, более пластичные и обладающие в большей степени способностью к скачкообразным изменениям организации, оказались в данном случае способными поправить положение. В каменноугольном и пермском периодах существовала группа безруких морских лилий. Такие морские лилии жили в полосе прибоя, на рифах и, по-видимому, из-за недостатка пищи имели малые размеры и сокращенный ручной аппарат. Известны возникшие из нормальных пятируких морских лилий морские лилии с тремя руками, с одной и не имевшие ни одной руки; существовали также морские лилии хотя и с 5 руками, но короткими, неразветвленными, имевшими тенденцию дальнейшей атрофии (например, *Tenagocrinus*; рис. 29).

В связи с атрофией рук атрофировались и поддерживающие их радиальные таблички. Так, известен род *Embryocrinus* (рис. 30), у которого радиальные таблички хотя еще и имелись, но в деградированном, рудиментарном состоянии; другие роды были лишены и рук, и радиальных табличек. При этом оральные таблички располагались прямо против табличек верхнего базального венца, не чередуясь с ними, т. е. сериально. Таков род *La-*

geniocrinus (рис. 31), вымерший и не давший значительной линии развития.

С другой стороны, имеются роды, восстановившие расположение табличек в отдельных венцах, если не с максимально выраженным чередованием, то с более или менее четким сдвигом в направлении чередования. Сдвинуты таблички орального венца по отношению к табличкам базального венца; это совершилось благодаря повороту всего орального венца у одних морских лилий справа налево, по направлению движения часовой стрелки, у других — в обратном направлении. Такой поворот был установлен мною в 1926 г. для родов *Hemisteptacron* (рис. 32) и *Streptostomocrinus* (*Acariacrinus*), что в переводе с греческого означает «полуповоротная вершина» и «морская лилия с повернутым ртом»; тогда же этому повороту было дано объяснение, которое приводится здесь (Яковлев, 1926а, 1927). Впоследствии поворот был найден и другими исследователями в Европе и Америке (например, Weller, 1930) для других родов морских лилий.

Влияние механических условий на строение чашечки в зависимости от ее общей формы

Некоторые морские лилии имели чашечки конической формы с острым углом внизу и с боковыми сторонами, в вертикальном разрезе представлявшими прямую или почти прямую линию. Таковы, например, чашечки *Moscovicrinus* (рис. 33), *Hexacrinus* и др. У других морских лилий чашечки были шарообразно вздуты и в вертикальном разрезе дают кривую; иногда чашечка цилиндрическая, с резким перегибом от боков к широкому основанию, иногда — коническая, с уклоном боков под тупым углом к широкому основанию. Основание было плоским или вдавленным в средней части.

При конической чашечке с узким основанием (рис. 33) давление от рук на стенку чашечки должно целиком передаваться от верхнего венца табличек нижним венцам. Естественно, что при этом толщина табличек разных венцов почти одинакова и во всяком случае не уменьшается к основанию чашечки. В случае криволинейности боков чашечки давление рук не передается ее основанию целиком, а лишь частично, как это видно на рис. 34, справа, где давление рук (*a*) при подходе к основанию разлагается на две слагающие: одну, не играющую роли вследствие того что она направлена во внешнюю сторону от поверхности чашечки (*c*), и другую, направленную к середине основания чашечки (*b*). Последняя слагающая меньше силы первоначального давления рук, и в соответствии с этим толщина табличек, испытывающих ее давление, меньше толщины радиальных табличек. Но этим дело не ограничивается. Слагающие *b*, направленные к середине основания чашечки, заставляют его, как указал мне механик академик А. П. Герман, втяги-

ваться внутрь чашечки. На рис. 34 представлены различные стадии этого процесса втягивания. Оно облегчалось еще тем, что стебель удлинялся путем образования новых члеников на верхнем конце, что оказывало давление на чашечку снизу.

Что могло быть причиной приобретения чашечкой широкого основания и в связи с этим втягивности в центре? Мне представляется возможным, что такой причиной могло быть опускание внутренних стенок, главным образом пищеварительного канала, что бывает, например, и у человека вследствие ослабления брюшного пресса. У морских лилий опускание могло произойти также вследствие понижения довольно объемистого пищеварительного канала, висящего спиральной петлей вниз в полости тела. Таким образом, исходным моментом для образования «брюшистой» чашечки явилось, может быть, патологическое состояние.¹

Не удивительно при этом, что все роды морских лилий, имевшие такую форму чашечки, вымерли, а среди немногих ныне живущих родов нет морских лилий с расширенной внизу чашечкой и втягивным основанием; все ныне живущие морские лилии, снабженные стеблем, имеют коническую чашечку с узким основанием. Приобретение чашечкой брюшистой формы заводило линию развития в тупик, следствием чего было вымирание соответствующих морских лилий.

Брюшистая форма чашечки, притом со втягивностью в середине основания, наблюдается не только у морских лилий, но и у цистоидей (*Mesocystis*) и бластоидей (*Nymphaeobocastus*), причем такие цистоидеи и бластоидеи также представляют конечные точки филогенетических линий, роды, подвергшиеся вымиранию без оставления потомков.

Морские лилии со втягивностью средней части основания известны не только среди порядка *Inadunata*, к которому главным образом относятся приведенные выше роды, но и среди *Camerata* (например, *Eucalyptocrinus*, *Paragaricocrinus*), и опять-таки втягивность основания появляется в связи с утратой конической формы, которая имеется у силурийского *Hurathocrinus* (подрод рода *Eucalyptocrinus*) и отсутствует у девонского *Eucalyptocrinus* (*sensu stricto*).

Таким образом, исходя из принципов механики, можно получить не только объяснение происхождения форм со втягивным основанием, но и указание на то, что такие формы не связаны между собой генетически, что они могли возникнуть в разных линиях развития.

¹ Таким состоянием известный палеонтолог Нопча (Nopsca, 1926) приписывал большое значение в образовании новых форм.

О строении стебля в связи с механическими условиями

Нам остается сказать еще несколько слов о строении стебля. Обычно он состоит из многочисленных дискообразных круглых или пятиугольных члеников небольшой высоты.

Длина такого стебля доходит до нескольких метров (у одной современной морской лилии до 17 м); он отличается большой гибкостью, и морские лилии с таким стеблем живут на больших глубинах. Полоса мелководья с сильным волнением воды для них неподходящее место обитания, так как длинный тонкий стебель легко может быть разорван при действии прибою.

Изредка встречаются морские лилии, прирастающие коротким стеблем из немногочисленных высоких члеников сравнительно большого поперечного сечения. Эти членики бывают иногда вздуты посредине, иногда слегка согнуты по продольной оси, тогда сочлененные поверхности членика наверху и внизу могут быть непараллельными (рис. 35). Чашечки таких морских лилий бывают двустороннесимметричными: один бок у них ниже другого и околоротовое поле имеет наклон в сторону низкого бока (рис. 36), расположенного под углом к продольной оси чашечки и стебля, вместо того чтобы быть перпендикулярным к ним, как это обычно бывает.

Такие морские лилии были найдены в рифовых отложениях ряда геологических периодов, например в нижнепермских отложениях на Урале и в верхнеюрских отложениях в Чехословакии. Короткий стебель из длинных члеников не отличается гибкостью и не может быть так легко разорван силой прибою, как длинный стебель. Вследствие непараллельности верхней и нижней сочлененных поверхностей члеников стебель несколько согнут дугообразно (рис. 35), причем обращен вогнутой стороной дуги в сторону прибою. В эту же сторону постоянно наклонена околоротовым полем и ротовым отверстием чашечка, что оказывается полезным для лучшего улавливания пищи — микроорганизмов, приносимых волнением воды. Боченкообразность удлиненных члеников стебля возникает в результате давления сверху, со стороны чашечки, а также, может быть, действия мускулатуры, удерживающего наклон чашечки и стебля навстречу прибою, и сообщает им большую прочность.

ЕЩЕ ОДНА КАТЕГОРИЯ ВЛИЯНИЯ МЕХАНИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА СТРОЕНИЕ МОРСКИХ ЛИЛИЙ¹

В предыдущих статьях о влиянии механических условий на строение скелета морских лилий (Яковлев, 1947а, 1947б) были рассмотрены две категории изменений в строении чашечки морских лилий отряда *Inadunata*: 1) изменения при атрофии стебля, если даже не полной, то во всяком случае лишаящей морскую лилию прикрепления, и 2) изменения при атрофии рук (у *Embryocrinidae*).

В настоящей статье разберем изменения, наблюдаемые у морских лилий отряда *Flexibilia*, происходящие от поворота рук с приобретением ими постоянного наклона, при котором осевые линии рук отклонены вбок от первичного, нормального положения.

Радиальные таблички чашечки, служащие опорой рукам, у некоторых *Flexibilia* имеют резко выраженное отклонение (рис. 37, 2, 4, 5) от обычной для этих табличек двусторонней симметрии (рис. 37, 3). Это наблюдается у пермских родов *Flexibilia*, установленных Ваннером в фауне о. Тимор, у родов *Loxocrinus*, *Prophylocrinus* и иногда у *Calycocrinus*, встречающегося также в СССР.

У морских лилий этих родов правая сторона радиальных табличек короче, чем левая, и соответственно сочлененные с руками площадки имеют необычный наклон в ту же сторону, направо (рис. 37, 2). Ваннер (Wanner, 1916, стр. 252) пишет, что руки повернуты направо соответственно наклону этих площадок, как бы считая наклон площадок первичным явлением, а поворот рук — вторичным, производным. На самом деле, конечно, надо принимать обратное соотношение: руки формируют сочлененную площадку радиальных табличек чашечки своим поворотом и зависящими от этого поворота движениями. Ваннер (Wanner, 1916, 1921), собственно говоря, приводит факты, не вдаваясь в объяснение их причин.

Руки упомянутых *Flexibilia* повернуты направо (рис. 37, 1 и 5), притом так, что конечная часть руки, более узкая и поэтому более слабая, упирается в лежащую относительно ближе к основанию часть соседней справа руки. Эта часть соседней руки шире,

¹ ДАН СССР, 66, № 2, 265, 1949.

массивнее и поэтому устойчивее, чем давящая на нее конечная часть левой руки. Вследствие этого страдает и редуцируется слева верхняя часть руки. Редукция выражается в том, что упирающаяся правая сторона руки несколько менее развита, чем противоположная сторона, так что оконечность руки является скошенной, как бы срезанной справа. В левой половине ущербленной руки при этом сохраняются части, лежащие выше, чем в правой половине, так что, например, у *Calycocrinus curvatus subturbinatus* (рис. 37, 1) слева имеются не только ручные членики *brachialia* I и II порядков, имеющиеся и справа, но также III порядка (*I, II, III Br*).

Руки упомянутых *Flexibilia* укорочены по сравнению с руками многих других представителей этого отряда, и можно думать, что большая длина является первичным состоянием, так что между длиннорукими предками и короткорукими потомками существует соотношение, подобное тому, как между *Dactylocrinus* и *Wachsmuthicrinus* в девоне (Яковлев, 1941, 1946а).

Вероятно, быстрота редукции рук была причиной их изменения только в конечной части; руки потеряли здесь ряд члеников и стали короче, так что плотное смыкание их концов с образованием при этом вершинного купола стало возможным лишь при заострении концов, а последнее произошло вследствие явившейся к стати скошенности одного бока этих как бы обрубленных рук.

Кроме того, поворот рук вправо имел последствием усиленное давление их на правую сторону сочлененных с ними площадок радиальных табличек, несущих руки, вследствие чего эти площадки понижаются или целиком слева направо (у *Calycocrinus*, рис. 37, 2), или лишь правым концом радиальной таблички, заостренным кверху (у *Prophylocrinus*, рис. 37, 4). В этом случае сочлененная с руками площадка горизонтальна, узка и находится на дне глубокой выемки верхнего края радиальной таблички.

Горизонтальность есть первичное состояние площадки, сохранение ее объясняется узостью и глубоким залеганием площадки; при этом упор руки при наклоне их вправо осуществлялся главным образом на выступ правого края радиальной таблички. Глубокая выемка верхнего края образовалась для помещения в ней рук и для защиты их от действия прибоев, подобно тому как это бывало у других морских лилий, например *Eucalyptocrinus* из девона, с той разницей, что у *Eucalyptocrinus* выступы на поверхности чашечки были более высокие и образованы несколькими табличками, лежащими одна над другой.

Поворот рук направо был вызван, по всей вероятности, тем, что так называемый анальный мешок, возвышающийся на верхней поверхности чашечки, рассматриваемых *Flexibilia* расположен не посередине ее анального интеррадиуса, как обыкновенно бывает, а справа. Поэтому, когда руки смыкались между собой у вершины, прилегая в то же время к анальному мешку, левая рука, соседняя с ним и более удаленная от него, чем правая, значительно наклоня-

лась к нему, а за ней наклонялись вправо и остальные руки.

Поворот вправо, должно быть, происходил вместе с некоторым поворотом руки относительно ее продольной оси, по часовой стрелке, но это тоже отразилось на характере сочлененной поверхности радиальных табличек: она не только понижается слева направо, но несколько скручена, так что в правой ее половине имеется некоторый наклон наружу.

Что могло быть причиной укорочения рук *Flexibilia*? Первичное состояние рук, как отмечено выше, было более разветвленным; при смыкании укороченных рук между ними и их ветвями оставались свободные промежутки. Через эти промежутки был возможен доступ врагу к незащищенной брюшной стороне чашечки с щепчириводными амбулякральными желобками и ртом.

Уменьшение разветвленности и укорочение рук давали возможность более плотного смыкания их с образованием замкнутого куполовидного покрова над брюшной стороной чашечки, которая, таким образом, становилась более защищенной.

О НАПРАВЛЕНИИ ИЗМЕНЕНИЯ БАЗИСА ЧАШЕЧКИ МОРСКИХ ЛИЛИЙ И О ПРИЧИНАХ ЭТОГО ИЗМЕНЕНИЯ¹

Об изменении базиса чашечки имеются лишь 2—3 работы американских авторов. Эти авторы, говоря о различных вариациях в строении базиса, состоящего из различного числа табличек (вследствие чего изменяется форма остающихся табличек), не касаются вопроса о причинах этих изменений (например, Bather, 1900; Laudon and Severson, 1953).

В фаунистических работах по морским лилиям верхнего палеозоя я уже касался этого вопроса (Яковлев, 1939б; Яковлев и Иванов, 1956). В настоящей работе он будет рассмотрен более подробно на основании данных других авторов.

Ордовикские морские лилии мало изучены по сравнению с силурийскими, представленными находками с о. Готланд (Швеция), из Дадлей (Англия) и Соединенных Штатов Америки.

По морским лилиям США имеется большая работа Спрингера (Springer, 1926). Уже на основании этой работы можно прийти к заключению, что уменьшение числа табличек базиса происходит вследствие их сращения между собой в той или другой степени, а причиной сращения является увеличение давления в анальном интеррадиусе при возникновении анального хоботка. Пока не является этот хоботок, сращения не происходит.

Возникновение указанного хоботка у морских лилий есть явление прогрессивное. У древнейших морских лилий хоботка не было, а анальное отверстие располагалось поблизости от ротового на верхней стороне чашечки, причем вода, входившая через ротовое отверстие и приносящая пищу в виде микроорганизмов, могла легко смешиваться с водой, выходящей из анального отверстия и несшей экскременты, вследствие чего могла загрязняться. Развитие более или менее длинного хоботка, на конце которого находилось анальное отверстие, удаленное при этом от ротового отверстия, устранило возможность такого загрязнения.

¹ ДАН СССР, 99, № 6, 1087, 1954.

Как уже отмечалось, у древнейших морских лилий хоботка еще не было и базис имел 5 табличек. Так, морские лилии, описанные в упомянутой работе Спрингера, имели следующий характер. 5 табличек *IBB* сохранились у родов *Camerata* — *Dimerocrinus* Phill., *Gazacrinus* S. A. Miller, *Paragazacrinus* Springer, встречающихся в США в формации Beech River Laurel, в нижней и средней частях силура. Все морские лилии, относящиеся к этим родам, не имели анального хоботка.

У *Paulocrinus* Springer имелось 5 *IBB* и анальный хоботок на верхней поверхности чашечки, расположенный почти центрально (subcentral). Такое расположение хоботка, по-видимому, было выгодно для животного, так как давление, которое получала чашечка, оказывалось равномерным. В противном случае, когда имелось преобладание давления на один бок чашечки, оно вызывало сращение базальных табличек, обыкновенно по 2 лежащих вправо и влево от анального интеррадиуса, так что из 5 получались 3 таблички — две больших и одна маленькая (лежавшая в переднем интеррадиусе).

У *Syathocrinidae* можно указать следующие ступени перехода от пятираздельного базиса к трехраздельному. У рода *Syathocrinus* базис еще пятираздельный (Bather, 1900; у нас рис. 38, 1), хотя уже заметно увеличение в размерах базальной таблички, лежащей под табличкой *x*. Эта базальная табличка (*B*) у *Gissocrinus* увеличилась в размерах, особенно в поперечном направлении, так что в противоположность *Syathocrinus* она имела ширину более высоты (рис. 38, 2); 2 увеличенные нижние стороны этой таблички у силурийского рода *Gissocrinus* сильно давили вниз, направо и налево, вызывая сращение попарно 4 *IBB* из 5. Кроме получавшихся таким образом 2 двойных табличек, оставалась одна малая, первичная, лежавшая в переднем радиусе. На переднем радиусе, наиболее удаленном от анального интеррадиуса, давление хоботка, естественно, не сказывалось.

У девонского *Codiacrinus* (рис. 38, 3) исчезла единственная анальная табличка его предков, но *IBB* остались по-прежнему сросшимися, так что базис состоял, как у *Gissocrinus*, из 3 табличек. В этом сохранении трехраздельного базиса я усматриваю наследование приобретенных особенностей, сохранение их даже тогда, когда исчез первоначально вызвавший их фактор. Некоторые авторы (Помпецкий, Рихтер) считают это просто инерцией, но ведь наследственность вообще инертное начало, противоположное изменчивости, и Абель прямо называет наследственность инерцией.

У пермских морских лилий, богатая фауна которых с о. Тимор тщательно описана Ваннером (Wanner, 1916, 1921), преобладают морские лилии *Poteriocrinidae* с уменьшенным вследствие сращения числом табличек базиса и с 2—3 анальными табличками. Но была и другая линия развития морских лилий, у которых

число табличек базиса осталось первичным — 5, анальные же таблички (у предков их было 2—3) атрофировались, в соответствии с чем хоботок, если и имелся, то, вероятно, был незначительной величины. Это роды *Protencrinus* Jaekel, *Erisocrinus* White и *Encrinus* C. F. Schultze.

Есть роды — *Lopadiocrinus* Wanner и *Jenaicrinus* Jaekel, у которых все *IBB* сливались в одно целое. Трудно сказать, чем вызывалось это слияние, когда неизвестен стебель. Вероятно, когда рудиментарный стебель не служил для прикрепления к субстрату, как у *Petschoracrinus*, или когда стебель совершенно был атрофирован, как у *Agassizocrinus*, то из-за отсутствия механической передачи давления от кроны к субстрату терялся смысл большого числа венцов табличек с чередованием их в соседних венцах. У обоих этих родов таблички *IBB* слились в одно целое и даже вследствие механической ненужности весь венец *IBB* атрофировался, и из двуциклового *Petschoracrinus* получился одноцикловый *Eripetschoracrinus* (Яковлев, 1939б; Яковлев и Иванов, 1956). Укажем, наконец, что в случаях развития не просто хоботка, но объемистого анального мешка (содержавшего, вероятно, кроме кишки, и другие органы и притом опиравшегося не столько на таблички анального интеррадиуса, входящие в состав чашечки, сколько на нижние части рук), уменьшения числа табличек базиса путем слияния не происходило, как например у *Syathocrinus* (Bather, 1900, стр. 120).

В случае планктонных морских лилий, к которым принадлежат, например, морские лилии с лоболитами, опять-таки не было давления на субстрат, так как такового при плавании нет. *Scyphocrinus*, к которому принадлежат лоболиты, имел, правда, уменьшенное число табличек базиса (4), но эта особенность, вероятно, была унаследована от предка *Scyphocrinites*, прикреплявшегося к субстрату.

Данные о присутствии или отсутствии анального хоботка имеются далеко не для всех морских лилий; при сомкнутых вместе в ископаемом состоянии руках хоботок может быть ими совершенно закрыт, и вопрос о его присутствии остается нерешенным. Считалось, что у давно установленного и, казалось, вполне изученного рода *Supressocrinus* хоботка нет. Действительно, на экземплярах, имеющих лишь чашечки без рук, хоботка нет, но, сделав продольный разрез в плоскости двусторонней симметрии, едва уловимой на верхних концах сомкнутых рук, я обнаружил присутствие стенки хоботка, обращенной к ротовому отверстию и состоящей из немногочисленных крупных табличек, тогда как стенка, обращенная к периферии чашечки, не сохранилась. Вероятно, она состояла из мелких табличек, как это изображено для морских лилий *Camerata* в монографии Уэксмута и Спрингера (Wachsmuth and Springer, 1897). Возможно также, что анальное отверстие находилось на боку хоботка, а не на верхнем его конце.

Есть типы базиса чашечек с уменьшенным числом табличек, отклонявшиеся от указанного выше типа с 3 табличками, из которых две большие, равные между собой, и одна маленькая. Так, у *Hexacrinus* венец *IBB* имел форму правильного шестиугольника и состоял из 3 равных по величине табличек, что находится, вероятно, в соответствии с тем, что единственная анальная табличка, входившая в состав чашечки, приобрела необыкновенно большие размеры, достигнув по величине радиальные. Шестиугольник более удовлетворяет требованиям двусторонней симметрии, чем пятиугольник.

Другой вариант базиса чашечки морской лилии представляет *Dichocrinus* (родственной *Hexacrinus*), у которого было всего 2 *BB* при таком же характере анальной таблички, как у *Hexacrinus*. Надо думать, что у *Dichocrinus* происходило не только уменьшение числа табличек базиса путем их слияния, но и увеличение третьей малой таблички *Hexacrinus*, и, наконец, образование в базисе всего лишь 2 табличек, что тоже соответствует шестиугольной форме базиса.

Hexacrinidae примыкает к *Platycrinidae*. У *Platycrinus* нет анальных табличек, входящих в состав чашечки, и *BB* у него составляют правильный пятиугольник, состоящий из двух больших табличек и одной маленькой. Но в Музее естествознания в Берлине мне удалось видеть аномальный экземпляр *Platycrinus* с одной сверхсчетной табличкой в венце радиальных табличек, маленькой, вклинивающейся между ними наверху, вероятно в анальном интеррадиусе; таким образом, намечается переход к *Hexacrinidae*.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ РОДА INDOCRINUS ОТ UREOCRINUS И ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ¹

Ранее мною был установлен филогенетический ряд *Hemiindocrinus* Yakovl.—*Proindocrinus* Yakovl.—*Indocrinus* Wanner, проходящий из нижней перми в верхнюю (Яковлев, 1939а). Однако на основании изучения *Ureocrinus globularis* de Kon. (до сих пор бывшего неизвестным в СССР, а недавно доставленного мне из каменноугольных отложений на р. Мсте заведующим краеведческим музеем в г. Боровичи С. Н. Поршняковым) род *Ureocrinus* следует поставить в начале указанного выше филогенетического ряда.

Все эти роды принадлежат к *Poteriocrinidae*, имеют сферическую форму чашечки, тонкий стебель, 3 анальные таблички и покатые внутрь чашечки, сочлененные с руками площадки радиальных табличек.

Постепенность изменений при переходе от *Ureocrinus* к *Indocrinus* видна из рис. 39 и таблицы.

Возраст	Род	Положение перистомы по отношению к оси чашечки	Число рук	Поверхность чашечки	Число базальных табличек	Число анальных табличек
C ₁	<i>Ureocrinus</i>	Перпендикулярное	5	Гладкая	5	3
P ₁	<i>Hemiindocrinus</i>	Наклонное	5	»	3	3
P ₁	<i>Proindocrinus</i>	»	3	С углублениями в углах табличек	3	3
P (?)	<i>Indocrinus</i>	»	3	То же	3	1 (?)

Из таблицы следует, что при сравнении родов *Hemiindocrinus* и *Ureocrinus* отмечаются некоторые изменения, в частности

¹ ДАН СССР, 67, № 5, 897, 1949. В этой статье, напечатанной в 1949 г., *Ureocrinus globularis* имел родовое название *Ulocrinus*. *Ureocrinus* — новое родовое название, данное Райтом (Wright, 1927).

приобретение перистомом наклона к передней стороне чашечки и сокращение числа табличек базиса с 5 до 3. При этом одна базальная табличка, находящаяся в переднем радиусе, сохраняет первоначальные размеры, а 2, лежащие позади ее, становятся удвоенными; очевидно, они образовались вследствие слияния попарно 4 табличек.

Указанные изменения приводят к мысли о связи между приобретением перистомом наклона и слиянием попарно лежащих сзади табличек базиса. Связь эта представляется возможной и понятной.

Изменение наклона околоротового поля привело к тому, что давление рук на чашечку, которое ранее распространялось равномерно параллельно ее вертикальной оси, переместилось на заднюю сторону чашечки. Последнее обстоятельство и следует считать причиной срастания табличек.

Дальнейшее изменение (у рода *Proindocrinus*) состояло в уменьшении числа рук до 3 и в появлении углублений в углах табличек. Опять-таки представляется возможным связать коррелятивно эти изменения между собой и с приобретением перистомом наклона.

Приобретение наклона, как было показано еще Иекелем (Jaekel, 1918) для морских лилий мезозоя и в настоящее время общепризнано, надо рассматривать в связи с жизнью на рифах, где существует береговое течение воды в определенном направлении. Морские лилии приобретают наклон перистомы с ротовым отверстием навстречу этому течению, чем достигается лучшее улавливание планктона, приносимого водой. При этом является возможность экономии в построении организма, возможность обойтись 3 руками вместо обычных 5. Из 5 рук атрофируются 2 средние, по своему положению в отношении течения имеющие менее шансов на улавливание добычи, так как эти руки, находясь с боковой стороны чашечки, обращены к течению боком, а не той стороной, где находятся амбулякральные желобки, приводящие воду. Этой стороной, хотя и в полуоборот, обращены к течению при вертикальном положении позади лежащие руки и при положении, близком к горизонтальному, передняя рука (рис. 3).

Но уменьшение числа рук имеет и невыгодные последствия, так как руки служат и для дыхания посредством поглощения поверхностью амбулякральных желобков кислорода из морской воды. Еще в 1926 г. я обратил на это внимание и рассматривал возникновение тонкостенных углублений в углах табличек чашечки как компенсацию уменьшения числа рук в отношении процесса дыхания (Яковлев, 1926в). В этих углублениях толщина табличек не более 0.5 мм, тогда как по соседству она равна 1.5 мм и более.¹

¹ См. в работе Ваннера (Wanner, 1916) рис. 18 и другие на той же странице; сетчатое строение скелета, обычное для иглокожих, отличается в углублениях необыкновенно крупными петлями сетки, различимыми простым глазом.

что дает основание считать возможным проникновение кислорода окружающей чашечку морской воды в мягкую ткань, заполняющую петли сетки скелета, и, возможно, диффузию его через петли сетки скелета внутрь чашечки. Это соответствует кожному дыханию, имеющему весьма большое значение у беспозвоночных, и тем более необходимо, что руки, известные пока лишь для *Ureocrinus*, должны быть, как у этого рода, коротки и неразветвлены (Jaekel, 1918; Wright, 1927).

Остается еще одно изменение организации, находящееся в связи с условиями жизни на рифах, с наличием определенно направленного морского течения. Это — возникновение анального лотка (для выведения экскрементов) вместо анального мешка. Последний предполагается Райтом у *Ureocrinus globularis* (Wright, 1927; фиг. 57а), и это соответствует присутствию анального мешка (хотя и небольшого), наблюдавшегося мною у родственного *Ureocrinus* рода *Stomocrinus* (Яковлев, 1926а). Обыкновенно этот мешок не сохраняется, а сохраняются лишь находящиеся в его основании у *Ureocrinus* 2—3 анальные таблички чашечки (Wright, 1927; фиг. 1—50); у пермских родов, начиная с *Hemiindocrinus*, анального мешка нет, имеются лишь 3 анальные таблички чашечки, из которых 2 верхние образуют анальный лоток.

Можно думать, что анальный мешок или хоботок, отодвигавшие анальное отверстие от чашечки и ротового отверстия, более свойственны морским лилиям, живущим в спокойных водах, причем расположение анального отверстия на хоботке выше ротового отверстия предохраняло животное от попадания экскрементов в рот. У рифовых морских лилий при наличии постоянного, определенно направленного течения морской воды не было надобности в таком приспособлении, особенно при наклоне перистомы навстречу течению, так как вода притекала сначала ко рту, а затем уже к все-таки немного выше лежащему анальному лотку и уносила с последнего экскременты по течению. Принцип экономии строительного материала при образовании лотка вместо анального мешка сказывается здесь подобно тому, как он сказан в уменьшении числа рук.

Как отмечалось выше, анальный лоток, открытый сверху, образован двумя анальными табличками. У *Ureocrinus* это таблички, лежащие рядом, над *RA*, слабо выдающиеся кверху над краем чашечки, образованным радиальными табличками (рис. 39, 1). У *Hemiindocrinus* и *Proindocrinus* эти таблички, образуя анальный лоток, удлинены по сравнению с табличками у *Ureocrinus*. Обыкновенно анальный лоток у ископаемых экземпляров обломан (что могло произойти даже до заключения их в ил при перекачивании чашечки мертвой морской лилии по дну), а если и бывает

сохранен в породе, то легко обламывается при извлечении из нее морской лилии. По всей вероятности, так было и с материалом по *Indocrinus*, так как весь этот материал, как говорил мне Ваннер, собиравший в осыпи, причем, естественно, он был более или менее окатан. Понятно, что при этом Ваннер показал у *Indocrinus* лишь одну нижележащую анальную табличку (*RA*), которая имеется и у описанных мною родов этой группы морских лилий. Я сначала не отличал *Proindocrinus* от *Indocrinus* по числу анальных табличек, а затем усмотрев, что лоток отделяется швом от таблички *RA* и что он образован 2 табличками, лежащими рядом и над *RA*, отделил русские экземпляры от *Indocrinus*, указав, что у них 2 анальные таблички, и установил род *Proindocrinus*, который может быть упразднен,¹ если у *Indocrinus* тоже окажется не одна, а 2 или 3 анальные таблички и лоток.

Ваннер (Wanner, 1921) предполагал у *Indocrinus* присутствие анального мешка, не приводя в пользу этого никаких доводов. В этом случае, по-видимому, может повториться то же, что было при установлении рода *Acariaocrinus*, который Ваннер описал сначала как лишенный анального отверстия, а затем, когда я установил род *Streptostomocrinus*, отличавшийся лишь анальным отверстием, Ваннер нашел *Acariaocrinus* с анальным отверстием, как у *Streptostomocrinus*.

В библиографическом указателе палеозойских *Pelmatozoa* Бесслера и Муди (Bassler and Moodey, 1943) *Hemiindocrinus* и *Proindocrinus* поставлены почему-то со знаком вопроса; то же сделали немного позже в том же году Мур и Лаудон (Moore and Laudon, 1943) в своей сводной работе по морским лилиям; вероятно, Мур просто следовал Бесслеру. Как самостоятельный род *Hemiindocrinus* признан Ваннером в 1931 г. (Wanner, 1931).

Из изложенного следует, что рассмотренные пермские роды ближе всего к *Poteriocrinidae* и, собственно говоря, могли бы быть объединены в подсемействе этого семейства. Помещать их в *Basleocrinidae*, как это сделал Ваннер, можно было лишь, исходя из неверного представления о наличии только одной анальной таблички *RA*.²

¹ См. также: Яковлев, 1926; наст. сборник, стр. 92.

² Относительно самостоятельности рода *Hemiindocrinus* см. на стр. 93.

зом на рисунках Ваннера; я наблюдал такую же сетку у *Proindocrinus pisowii* с р. Колвы.

О ТЕРАТОЛОГИИ И МОРФОГЕНИИ БЕЗРУКИХ МОРСКИХ ЛИЛИЙ¹

Среди 960 экземпляров описанной ранее (Яковлев, 1926в) морской лилии *Hemistreptacron abrachiatum* Yakovl. из пермских отложений Красноуфимска имеется 7 аномальных экземпляров. Их аномалия должна рассматриваться как результат задержки в индивидуальном развитии; эта аномалия дает указания на характер и филяцию их предков. Прежде всего надо отметить экземпляр, соответствующий роду *Lageniocrinus* (рис. 40, 1), у которого анальное отверстие отсутствует и оральные таблички расположены прямо над верхними базальными. Этот род морской лилии, установленный де Коненком и Ле Гоном (de Koninck et Le Hon, 1854), рассматривался Уэксмутом и Спрингером (Wachsmuth and Springer, 1886) и Безером (Bather, 1900) как эмбриональная форма, но Ваннер (Wanner, 1921), описывая новую форму из перми о. Тимора, отнес ее снова к самостоятельному роду де Коненка, хотя и цитировал мнения названных выше авторов. То же делает и Кирк (Kirk, 1940). Наш экземпляр я рассматриваю так же, как Уэкмут и Спрингер и Безер, но допускаю, как и Кирк, что существовал и самостоятельный род *Lageniocrinus*, чего я сначала был не склонен признавать. У нас численное соотношение экземпляров лагениокринусовой формы и *Hemistreptacron* таково, что правильнее всего признать первую за экземпляр второго, испытывавший задержку в развитии анального отверстия и положения оральных табличек. Аргументация Кирка по поводу этой моей статьи в первоначальном виде (1928) убеждает меня, что *Lageniocrinus* представляет самостоятельный род, распространенный главным образом в нижнем карбоне, но наш единственный экземпляр — аномальный *Hemistreptacron*, у которого оральные таблички подвижны на своих горизонтальных швах, а рот и анальное отверстие находятся под сводом, образуемым ими.

Второй из изображенных здесь экземпляров (рис. 40, 2) представляет по сравнению с первым приближение к *Hemistreptacron*, так как имеет анальное отверстие между оральными и верхними базальными табличками, но вертикальные швы между теми и дру-

гими у него совпадают, как у *Lageniocrinus*. Наконец, у нормальных *Hemistreptacron* (рис. 40, 3) происходит поворот венца оральных табличек по направлению часовой стрелки, так что вертикальные швы их не совпадают с вертикальными швами базальных, а чередуются с ними. Это чередование отмечается и у других родов безруких морских лилий — *Coenocystis* и *Acariaiocrinus* — и соответствует условиям кирпичной кладки с точки зрения большей прочности.¹ К этому расположению стремились в филогенетическом развитии все роды *Hurocrininae*, и эти линии имели шансы на развитие до поздней перми включительно, тогда как *Lageniocrinus* представлял собой неудачную неадаптивную попытку формообразования и от этого рода не произошло никакой филогенетической ветви, как это видно на филогенетической схеме развития *Hurocrininae*, данной Ваннером в 1921 г.

¹ Поворот оральных табличек по отношению к верхним базальным происходит на 12° у *Hemistreptacron* и на 36° у *Coenocystis* и *Acariaiocrinus*. Итак, можно думать, что безрукие морские лилии проходят в индивидуальном развитии: 1) стадию *Lageniocrinus*; 2) стадию с наружным анальным отверстием; 3) стадию поворота оральных табличек по отношению к базальным.

¹ ДАН СССР, сер. А, № 16—17, 313, 1928.

САМОРЕГУЛИРОВАНИЕ И ФОРМООБРАЗОВАНИЕ У МОРСКИХ ЛИЛИЙ¹

Мною было выяснено происхождение пермского рода морских лилий *Indocrinus* как производного от каменноугольного рода *Ureocrinus* (Яковлев, 1949); оба рода сходны по общей форме чашечки, по ее строению и даже по ее величине. Разница в том, что у *Ureocrinus* перистомальное поле перпендикулярно к продольной оси чашечки, проходящей через центр перистома и через центр основания чашечки (как бывает вообще у морских лилий), а у *Indocrinus* перистомальное поле наклонно к этой оси, причем наклон идет от заднего, анального края перистома к переднему краю. Я объяснил это тем, что морская лилия жила на мшанково-брахиоподовых рифах, вдоль которых существовало постоянное морское течение: морская лилия обращалась по направлению к течению ротовым отверстием и руками, подводющими ко рту воду с пищей.

При этом одни руки (всего их 5, располагаются они почти под равными углами одна к другой) оказались в выгодном по отношению к морскому течению положении в смысле приема пищи. Таких рук 3, а 2 руки оказались в невыгодном положении и поэтому совершенно атрофировались, так что морская лилия из пятирукой стала трехрукой (Яковлев, 1952а). Пищи она получала с помощью этих трех рук, по-видимому, достаточно, потому что в верхней перми о. Тимор наблюдается изобилие видов *Indocrinus*, развившихся чуть ли не из единственного вида *Indocrinus* русской ранней перми. Вода, однако, не только приносит пищу, но необходима и для дыхания организма. Трех рук для дыхания, по-видимому, было недостаточно, и у *Indocrinus* одновременно с утратой двух рук развились как компенсация в отношении дыхания тонкостенные углубления в точках соприкосновения смежных венцов табличек, очень напоминающие по строению и особенно по внешнему виду ромбопоры цистоидей, служащие для дыхания. В общем животное выиграло от утончения табличек в углах и от атрофии рук.

Мы видим в данном случае весьма быстрое превращение пятируких морских лилий без углублений при углах табличек в трехрукие с углублениями.

¹ ДАН СССР, '86, № 4, 827, 1952.

Я полагаю, что это изменение надо приписать способности организма к саморегуляции. Надо сказать, что наряду с изобилием *Indocrinus* в небольшом количестве экземпляров встречается форма, промежуточная между *Ureocrinus* и *Indocrinus*. От *Ureocrinus* она отличается косым положением перистома, а от *Indocrinus* — наличием 5 рук и отсутствием углублений в углах табличек. Я дал ей название *Hemiindocrinus*, но, может быть, вернее считать ее за индивиды *Ureocrinus*, которые вследствие какой-то задержки в онтогенетическом развитии только частично прошли путь превращения в *Indocrinus*. Эта задержка была у сравнительно немногих индивидов.

Считать, что в данном случае изменения морской лилии вызваны естественным отбором, не приходится, так как нет постепенного изменения и, главное, нет различных вариаций, из которых выживают наиболее приспособленные.

О факторах формообразования мне пришлось думать в результате долгих занятий палеозойскими кораллами, а затем — морскими лилиями, причем вследствие того что кораллы принадлежат к низшим многоклеточным и поэтому более просто организованы, для них представляется возможным определить все факторы формообразования, тогда как для морских лилий, относящихся к высшим беспозвоночным, определяются только некоторые из них. Конечно, у морских лилий играет большую роль наличие центральной нервной системы, отсутствующей у кишечнополостных, играет роль, по выражению физиологов, нервизм.

В отношении высшего из позвоночных — человека — И. П. Павлов неоднократно указывал на существование в его организме саморегуляции и, между прочим, заметил: «Но наша система в высочайшей степени саморегулирующаяся, сама себя поддерживающая, восстанавливающая, поправляющая и даже совершенствующая» (1932, стр. 188).

Другой наш известный физиолог — Н. Е. Введенский — установил, что реакции живого субстрата (организма, тканей, клеток), включая осуществляемые главным образом рефлекторным механизмом реакции сложного организма высших животных, определяются дозами и качественными особенностями раздражителей, исходящих из среды, и функциональным состоянием живого субстрата (Введенский, 1901, 1906).

Анализ междуорганных приспособлений показывает, что они выполняются многими различными реакциями. Гормоны, витамины, механические влияния и напряжения, импульсы нервной системы, продукты выделения, даже такие простые, как углекислый газ, являются действующими факторами в процессах приспособления.

У морских лилий должны быть все вышеперечисленные компоненты саморегуляции. Вообще палеонтологу необходимо постоянно иметь в виду связь морфологии с физиологией, связь формы и функции.

О НАХОДКЕ ЛОБОЛИТОВ В СССР И О ИХ БИОЛОГИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ¹

В 1931 г. одной из партий Института геологической карты (бывш. Геологический комитет) при съемке в южной части Карагандинской области у юго-западной окраины г. Кос-Агач на р. Айна-Су в толще темно-зеленых и бурых песчаников и сланцев была обнаружена богатая фауна, редкая для силура Казахстана. Кроме трилобитов, брахиопод, мшанок, кораллов и т. д.,² фауна эта содержала большое количество так называемых лоболитов — корневых образований морских лилий, впервые обнаруженных на территории СССР.

Данные об этих находках приводит в своем отчете М. А. Борисяк, передавая в последнее время мне для окончательного изучения большое количество лоболитов, а также и рукопись своей статьи. У некоторых из этих лоболитов я исследовал микроскопическое строение стенки, что еще никем до сих пор не делалось и что, как будет далее видно, дало весьма интересные данные для решения вопроса о биологическом значении лоболитов.

Изучению строения лоболитов помогло получение хорошего экземпляра, присланного мне Национальным музеем в Праге, так как этот экземпляр благодаря более мягкой породе можно было лучше препарировать, чем казахстанские.

История изучения лоболитов

Лоболиты впервые были найдены около 100 лет назад в Чехии; они встречаются, между прочим, около самой Праги, близ так называемой скалы Барранда, где в 1927 г. я их видел, хотя и на недостаточной высоте, на экскурсии с доктором Колига, бывшим тогда хранителем Баррандовских коллекций.

Барранд (Barrande, 1899) принимал лоболиты за полные скелеты иглокожих, близких к цистоидеям, но все-таки выделял их в особый класс. Однако описание лоболитов Барранд сделать

¹ Ежег. Всес. палеонтол. общ., 14, 18, 1953.

² Из этого местонахождения мною ранее был описан новый род граптолитов — *Planctograptus* (Яковлев, 1933).

не успел. Впоследствии Иекель (Jaekel, 1904) отметил, что, по его мнению, странно считать полноценным иглокожим образование, на котором нельзя найти ротового и анального отверстий.

Описание лоболитов впервые было дано американским палеонтологом Джемсом Голлом (Hall, 1875). Голл отнес лоболиты к морским лилиям и дал им поэтому название *Samatogripius* — морская лилия с камерами. Он описал их как образование лопастное снаружи (наподобие большого помидора), имеющее внутри полые камеры соответственно наружным пережимам, варьирующие от сплюснуто-сферической формы до почти сферической; иногда эти камеры бывают несимметричными по форме вследствие неодинакового развития.

Основание лоболита почти круглое, находится на одной из его приплюснутых сторон (центрально по отношению к лопастям тела) и окружено как бы воротником — возвышенным продолжением стенки (рис. 41, 1). Это основание состоит из 5 лучей, расходящихся от осевой линии тела, дихотомически разветвляющихся и соединенных неправильными полигональными табличками. Лучи состоят из члеников, подобных членикам стебля морской лилии, и являются, по Голлу, корневыми разветвлениями стебля, так как примыкают к его концу. Стебель цилиндрический, с внутренним пятилопастным каналом, разветвляющимся и продолжающимся в основные лучи с их разветвлениями.

Голл дал истолкование биологическому значению лоболитов как воздухоносному плавательному аппарату, пневматофору. К этому истолкованию не раз возвращались (Zittel, 1895; Waagen et Jahn, 1899; Bather, 1900; Springer, 1917, и др.), и я полагаю, что теперь, три четверти века спустя, к нему нужно возвратиться окончательно, несмотря на ряд других предположений, появившихся за это время.

Голл считал лоболиты за прикорневой орган морской лилии, чашечка которой (в то время еще бывшая неизвестной), по его предположению, примыкала к противоположному концу стебля.

Для иллюстрации мы помещаем здесь реконструкцию морской лилии с лоболитом (рис. 41, 2), выполненную по моей просьбе Б. В. Наливкиным.

Эрнст Геккель (Haeckel, 1896) сделал сразу два различных предположения о значении лоболитов. Он считал их или за камеры для выращивания молодежи, или за патологические цисты, подобные образуемым паразитическими червями *Myzostomidae*, давно известные на руках современных морских лилий, а незадолго до указанной работы Геккеля найденные Граффом (Graff, 1885) на стеблях ископаемых морских лилий.

Базер уже в 1900 г. склонялся к тому, что лоболиты представляют пневматофоры (Bather, 1900), а в 1928 г. он окончательно высказался в пользу этого мнения. По Базеру (Bather, 1928), отверстия, имеющиеся в основной части и ведущие в камеры

(рис. 41, 1), при плавании были расположены внизу и давали выход избытку газа, находившегося в камерах.

В этой же статье Бэзер высказывается против гипотезы образования лоболитов в результате воздействия паразитов на организм хозяина, считая, что сложность и постоянство их структуры противоречат этому предположению.

Иекель (Jaekel, 1904) в трактовке лоболитов исходил из высказанного им ранее предположения, что первичной формой корня *Pelmatozoa* был раздутый полый мешок, в котором помещались половые органы.

В своем учебнике палеонтологии Абель (Abel, 1920) считает *Samatocsinus* придонным животным, а камеры — раздутиями вызванными присутствием червей-паразитов. К этой точке зрения присоединился и Эренберг (Ehrenberg, 1926).

Между прочим, сторонники мнения о паразитарном происхождении лоболитов не указывают, как эти паразиты могли проникнуть внутрь морской лилии; известные в настоящее время паразиты, в частности черви *Muzostomidae*, проникали, делая в стенках стебля отверстия неправильной формы, а морская лилия, как я имел случай наблюдать (Яковлев, 1926б), заделывала такое отверстие хотя бы тонкой перемычкой. У лоболитов таких отверстий нет.

Высказывалось также предположение, что при бентосном образе жизни лоболиты являлись как бы грузилом. Приспособления этого рода известны, но они не имеют такого сложного строения, как лоболиты.

Микроструктура стенок

Проведенное мной исследование микроскопической скульптуры наружных стенок лоболитов показало, что они имеют правильную кавернозную и губчатую структуру, что, как я полагаю, окончательно решает вопрос об их планктонном образе жизни.

Уже М. А. Борисяк обратила внимание на присутствие многочисленных мелких углублений на поверхности внутренних ядер лоболитов. Борисяк правильно пришла к заключению, что эти углубления соответствуют выступам на внутренней поверхности стенки лоболитов. Сделав отпечаток поверхности ядра на воске, я убедился, что эти выступы имеют небольшую высоту (около 0.5 мм), а затем различил их и на радиальных разрезах некоторых экземпляров лоболитов с сохранившейся стенкой. Выступы эти расположены в определенном порядке. Я предположил, что они имеют связь с тонким строением стенки лоболитов (до сих пор не исследованным, хотя иногда отмечалась как бы пористость его), и потому занялся изучением стенки в шлифах.

Оказалось, что в тангенциальном разрезе стенка переполнена правильно расположенными мелкими полостями характерного строения. Эти полости находятся в полигональных участках, составляющих сетку, напоминающую сетку колоний кораллов

фавозитид (рис. 42, 3 и 4). При увеличении видно, что стенки полигональных ячеек пронизаны тонкими капиллярными канальцами, идущими более или менее перпендикулярно к стенкам ячеек; ширина канальцев обычно немного более 0.1 мм. Промежутки, разделяющие эти канальцы, опять-таки не являются сплошными, но имеют отверстия — неправильно расположенные поры. Вообще строение стенок полигональных ячеек является как бы филигранным.

Внутри полигональных ячеек находятся полости, разделенные промежутками. Число этих полостей в ячейке колеблется от 2 до 6, форма их в тангенциальном разрезе стенки варьирует — иногда неправильная, но всегда с закруглениями в целом и в частях.

Если сравнивать тангенциальные сечения близ наружной и внутренней поверхностей стенки лоболита, то оказывается, что у внутренней поверхности стенки полигональных ячеек почти вдвое толще, а число округленных полостей меньше (см. далее цифровые данные). В связи с этим следует принять, что округленные полости принадлежат каналам, пересекающим стенку и разветвляющимся к периферии.

К сожалению, этого разветвления на продольном разрезе каналов в радиальном сечении лоболита и стенки установить не удалось. Ясность сечения нарушается здесь перекристаллизацией и вторичным отложением минеральных веществ, в особенности водной окиси железа. Каналы, проходящие радиально по отношению к центру лоболита и перпендикулярно к поверхности его стенки, в радиальном сечении обнаружены — они идут криволинейно (рис. 43), а снаружи закрыты общим наружным таблитчатым покровом.

По-видимому, сначала были образованы полигональные ячейки, сообщавшиеся через поры и канальцы, которые, как и самые ячейки, были выполнены мягкой тканью, выстилавшей стенки, а затем уже в полигональных ячейках были отложены стенки каналов округленного сечения; стенки этих каналов, в отличие от стенок полигональных ячеек, пор не имеют. Соединение каналов округленного сечения, вероятно, осуществлялось покровом мягкой ткани, выстилавшей внутреннюю поверхность стенки лоболита. Должно быть, вся мягкая ткань выделяла газ в камеры лоболита, который вследствие этого мог служить плавательным аппаратом при планктонном образе жизни животного. Мягкая ткань, выстилавшая внутреннюю поверхность стенки лоболита, образовала на ней маленькие выступы, оставившие при разрушении стенки от выветривания на внутренних ядрах лоболитов следы в виде ямок, как отмечалось выше. У описываемого экземпляра эти ямки хорошо сохранились благодаря чрезвычайной твердости породы (алеврита), заполняющей внутренние камеры.

Кроме выделения газа, происходившего, по-видимому, подобно тому, как это происходит у наутилуса и сифонофор, значительное распространение мягкой ткани также уменьшало вес лоболита

и таким образом облегчало плавание животного. Шухерт (Schuchert, 1904) приводит соображения, из которых следует, что даже при сплошной, как считалось до сих пор, стенке вес лоболита не явился бы препятствием для плавания.

Приведем некоторые цифровые данные, характеризующие сетчатое строение стенки лоболитов.

В тангенциальном сечении, сделанном близ наружной поверхности стенки лоболита (рис. 42, 4), наружный поперечник полигональных ячеек составляет 1.5—2 мм, поперечник из внутренней полости — 1.3—1.8, толщина стенок ячеек — 0.18—0.25 мм.

В сечении, сделанном близ внутренней поверхности стенки лоболита, толщина стенки полигональных ячеек — 0.38—0.67 мм, т. е. в 2 с лишком раза более, чем близ наружной поверхности лоболита. Толщина стенки лоболита всего 3 мм, так что указанные выше сечения находятся на расстоянии примерно 2 мм одно от другого.

Стенка лоболита снаружи покрыта мозаичным покровом из тонких табличек — многоугольных, неодинаковой величины и формы, до 3 мм в поперечнике (в небольшом экземпляре до 2 мм).

У казахстанского экземпляра на противоположных сторонах лоболита таблички не различаются по величине, тогда как у чешского экземпляра таблички на противоположной стороне меньше, чем на прилежащей.

Образ жизни морских лилий с лоболитами

При обсуждении вопроса об образе жизни морских лилий, имеющих лоболиты, пробовали исходить из положения лоболита в породе: был ли он обращен стороной с остатком стебля вверх или вниз; положение с остатком стебля вверх находили возможным считать за указание на бентосный образ жизни. Однако данные разных авторов относительно положения лоболита в породе расходятся.

Полагаю, что иначе и не могло быть. При планктонном образе жизни, когда морская лилия с заполнявшимся водой лоболитом после смерти опускалась на дно моря, она могла при этом не раз перевернуться и очутиться на дне в том или другом положении, что не дает, однако, основания для решения вопроса о бентосном или планктонном образе жизни. Если морская лилия перевернулась только один раз, то стебель или оставшийся при лоболите обрывок его был обращен вверх, но было бы неправильно делать из этого заключение, что такое положение указывает на придонный образ жизни морской лилии с назначением лоболита как грузила.

Множественность камер, разделявшихся перегородками, уподобляет лоболит кораблю с разделением его на отсеки, так что вода, проникнувшая в одну камеру, не проникала из нее в сосед-

ние, что также может быть расценено как приспособление к планктонному образу жизни.

Число камер лоболитов, как известно, различно даже у экземпляров одного и того же вида морской лилии, из одного и того же местонахождения и доходит до 11. В казахстанских экземплярах, по данным М. А. Борисяк, число камер бывает чаще всего 4, иногда 2, 3 или 5, в редких случаях 6 и более.

Плавающие животные имеют обычно симметричное строение тела. Относительно симметрии в строении лоболитов в литературе нет полной определенности. Так, по Голлу (Hall, 1875), лоболиты бывают иногда несимметричными вследствие неодинакового развития камер. Действительно, неодинаковое развитие камер обычно имеет место, но вместе с тем имеется и симметрия, притом двусторонняя, что характерно для животных, способных к активному плаванию.

Двусторонняя симметрия весьма четко выражена на рисунке чешского лоболита, данного Абедем (рис. 44, 2). Этот лоболит имеет 7 камер, из которых 6 являются парными по величине и форме, причем члены каждой пары лежат направо и налево от плоскости симметрии, совпадающей на рисунке со срединной вертикальной линией. Седьмая камера — непарная (на рисунке она расположена внизу) — делится плоскостью симметрии пополам.

Двусторонняя симметрия имеется также у *Samatocrinus*, изображенных Шухертом (Schuchert, 1904; стр. 264, рис. 43; табл. XLI, фиг. 3; табл. XLII, фиг. 3).

В отношении казахстанских лоболитов можно сказать, что только на деформированных экземплярах симметрия не ясна. Деформированные экземпляры многочисленны, пожалуй, даже преобладают, и это понятно при сравнительной тонкости стенок лоболита. Но на всех хорошо сохранных экземплярах из Казахстана с любым числом камер мы могли наблюдать отчетливо выраженную двустороннюю симметрию (рис. 42, 1 и 2; рис. 44, 1 и 4).

Итак, приведенные данные о микроструктуре стенок, не известные доньше, и симметрия лоболитов, на которую обращали мало внимания, представляют новые (и, как я полагаю, решающие) аргументы в пользу планктонного образа жизни морских лилий с лоболитами.

Исходя из признания планктонного образа жизни, можно объяснить и назначение оригинального образования, находящегося на основании лоболитов, так называемого воротника. Воротник окружает прикорневую часть стебля с его разветвлениями, находясь на некотором расстоянии от стебля, на нашем экземпляре, например, на расстоянии 9 мм. В связи с корневыми разветвлениями образуются двухпластинчатые стенки камер лоболита, причем каждая пластина состоит из табличек, подобных тем, которые покрывают наружную поверхность лоболита и промежутки между его корневыми ветвями. Стенки камер состоят из двух слоев пластин потому, что стенки соседних камер, хотя и образуются не-

зависимо одна от другой, но примыкают друг к другу. Это такого же рода двухпластинчатость перегородок, как у некоторых фораминифер. Корневые разветвления бывают двух порядков (рис. 41, 1). Разветвления первого порядка отходят от конца стебля, и промежутки между ними в пределах воротника затянуты покровом из табличек подобно перепонке, соединяющей пальцы плавающей птицы. При дальнейшем же разветвлении промежутки между ветвями невелики и образуют отверстия, соединяющие полость камер с наружной средой.

Шухерт (Schuchert, 1904) полагал, что воротник служил защитой для отверстий. Я думаю, что дело не только в том, что наличие воротника препятствовало потере газа камерами. При покачивании лоболита на волнующейся поверхности воды, когда он мог довольно сильно отклоняться от вертикального положения, пузырьки газа могли вырываться из камер через находящиеся внизу их отверстия, но могли и не улетучиваться, будучи задерживаемы воротником, а при выпрямлении лоболита снова входить в камеры через отверстия. Это предохраняло лоболит от заполнения камер водой и затопления. Таким образом, воротник был важным приспособлением морских лилий с лоболитами к планктонному образу жизни.

Scyphocrinites

При вторичном посещении тех мест, где были собраны лоболиты, М. А. Борисьяк нашла и чашечки морских лилий, принадлежащие к роду *Scyphocrinites*, который был найден в одних слоях с лоболитами в Чехии и известен также из Марокко и Бирмы; этот род обычно ставится в связь с лоболитами. Ярослав Ян в переписке с Шухертом (Schuchert, 1904) высказал предположение, что лоболиты могли образовываться у разных родов морских лилий, так как, например, в Северной Америке, там, где были найдены лоболиты, остатков *Scyphocrinites* обнаружено не было. Но надо сказать, что в Северной Америке лоболиты были найдены главным образом в нижнедевонских отложениях (гельдербергские слои), тогда как в Казахстане и Чехии — в силуре. В соответствии с этим казахстанские и чешские лоболиты довольно близки друг к другу, а североамериканские от них значительно отличаются (и по общей форме, и по характеру табличек, покрывающих поверхность лоболита).

Хотя казахстанские и чешские лоболиты имеют сходные соотношения между вертикальными и горизонтальными попереками и характер табличчатого покрова (таблички примыкают друг к другу вплотную и имеют гладкую поверхность), я все-таки не решусь утверждать, что они принадлежат к одному виду. Поэтому казахстанским лоболитам я даю видовое название *Samocrinites mariannae* (в честь М. А. Борисьяк).

Что касается *Scyphocrinites*, найденных в Казахстане в одних и тех же слоях и в одном и том же местонахождении с лоболитами,

то они также, как определила уже М. А. Борисьяк, наиболее сходны с чешскими *Scyphocrinites*.

Казахстанскую форму морской лилии можно сравнить с некоторыми чешскими видами, но едва ли отождествить с ними, тем более, что хотя казахстанские и чешские лоболиты найдены в силуре, но казахстанские, по определению М. А. Борисьяк, находятся в верхней части толщи венлока и нижнем лудлове, а чешские — в среднем лудлове и в слоях e_3 . Казахстанской форме я даю название *Scyphocrinites mariannae*, предполагая ее связь с лоболитами, найденными там же.

Следует отметить, что таблички чашечки *Scyphocrinites mariannae* имеют скульптуру в виде различных простым глазом бугорков, в некоторых местах расположенных рядами, перпендикулярными к швам, между табличками, подобно тому как у *S. sudornatus* Waag. et Jahn. Только у казахстанской формы бугорки более многочисленны. По-видимому, они иногда не сохраняются, но всегда имеется некоторая фестончатость краев табличек. В ряду, упирающемся в шов, на расстоянии 6 мм я насчитал 8 таких бугорков.

До сих пор лоболиты были найдены в Чехии, Марокко, Северной Америке и Бирме (Cowper Reed, 1906; Termier, 1936), и находка их в Средней Азии попадает на промежуточную площадь, где они ранее не были известны. По-видимому, казахстанские морские лилии с лоболитами были связаны с океаном Тетис или, может быть, с его ветвью к северу.

В Чехии лоболиты известны из слоев e_3 среднего лудлова (известняки буднани), в Северной Америке — из группы нижних гельдербергских слоев нижнего девона, в Марокко — из силура — венлока, лудлова. Позднейшие лоболиты — девонские (американские) — отличаются от силурийских, по-видимому, тем, что таблички покрова при линиях соприкосновения в углах имеют поры; у некоторых форм таблички в связи с этим становятся звездчатыми, с выемками между лучами. И поры, и эти выемки, вероятно, облегчают кожное дыхание. Это можно считать прогрессивным изменением.

Итак, лоболиты имеют небольшое вертикальное распространение, являясь поэтому хорошими руководящими формами.

Вместе с лоболитами и *Scyphocrinites* М. А. Борисьяк собраны обломки стеблей морских лилий разного вида, в том числе и стеблей, аналогичных описывавшимся за границей как принадлежащих *Scyphocrinites*. Они отличаются пятилопастным осевым каналом, подобным венчику пятилепестного цветка, с округленными на периферии лопастями и остальной поверхностью, покрытой тонкими радиальными струйками. Толщина члеников стебля около 1.5 мм при диаметре их около 10 мм. Это наибольшие размеры. Отметим, что на этих обломках стебля, всегда коротких (до дюжины члеников), имеются рубцы от прикрепления довольно толстых усиков (*cirri*; см. рис. 41, 3).

СИМБИОЗ И ПАРАЗИТИЗМ У МОРСКИХ ЛИЛИЙ ПРОШЛЫХ ГЕОЛОГИЧЕСКИХ ПЕРИОДОВ¹

Понятие о паразитизме перешло в естествознание из быта человека. Слово «паразит» греческого происхождения, производное от двух слов: *sitos* — хлеб и *para* — около, так что слово паразит в переводе означает околохлебник или прихлебатель. В зоологии паразитами называют животных, которые получают за счет своего хозяина готовую пищу в виде крови или питательных соков.²

Паразитами морских лилий являются черви, притом разного рода, но мы займемся сначала рассмотрением явлений симбиоза и комменсализма, так как они часто предшествуют паразитизму и являются исходными для него; таким образом, последний получает лучшее объяснение своего происхождения. Надо сказать, что не всегда между различными животными существуют отношения враждебные, отношения хищника и его жертвы. Нередки случаи, когда одно животное получает пользу от другого, не принося ему вреда (комменсализм); бывают также случаи, когда от сожительства представителей двух видов получается обоюдная польза — такое сожительство называется симбиозом.

О сожительстве гастропод рода *Platyceras* с палеозойскими морскими лилиями

Уже давно указывались случаи сожительства палеозойских брюхоногих моллюсков с морскими лилиями, но вначале им давалось неверное истолкование из-за отсутствия правильного представления о способе питания морских лилий.

¹ Первые два раздела настоящей статьи ранее входили в статью «Явления паразитизма, комменсализма и симбиоза у палеозойских беспозвоночных», напечатанную в *Ежг. Русск. палеонтол. общ.*, 4, 113, 1926; третий раздел под названием «Об открытии оригинального паразита каменноугольных морских лилий» был напечатан в *ДАН СССР*, 22, № 3, 146, 1939.

² Ряд зоологов дает иное определение паразитов. Подробное рассмотрение этого вопроса см.: Догель, 1947а.

Вследствие того что между основаниями рук морской лилии на ее брюшной поверхности иногда находили брюхоногого моллюска *Platyceras* (рис. 45), предполагалось, что морская лилия захватывала улитку руками и пожирала ее, причем некоторые морские лилии умирали во время этого, не успев освободить раковину моллюска (Austin and Austin, 1843).

Это явление наблюдалось у ряда морских лилий: *Ollacrinus*, *Actinocrinus*, *Physetocrinus*, *Strotocrinus*, *Dorycrinus*, *Marsupiocrinus*, *Eucladocrinus*, *Platycrinus*, *Arthroacantha*, *Pteretocrinus*, *Cromyocrinus*.

Более верные представления о значении нахождения *Platyceras* вместе с морскими лилиями мы находим у де Коненка и Ле Гона (de Koninck et Le Hon, 1854), Мика и Уорсена (Meek and Worthen, 1866) и Траутшольда (1879). Авторы первых двух работ указывали на то, что при строгом соответствии формы устья раковины *Platyceras* скульптуре поверхности чашечки морских лилий не может быть речи о кратковременном соприкосновении между этими животными, как это должно было быть в случае предполагаемого пожирания моллюска морской лилией. Траутшольд отметил нахождение *Platyceras* в области анального отверстия морской лилии и высказал предположение, что *Platyceras* перепадало кое-что из ее пищи или что моллюск питался ее экскрементами, что встречается у некоторых животных.

В настоящее время никто не делает предположения, что морские лилии могут пожирать моллюсков: для этого у них нет соответствующих ротовых органов, и теперь известно, что морские лилии питаются исключительно микроскопическими организмами.

Относительно упомянутого выше соответствия между краем устья раковины улитки и поверхностью чашечки иглокожего отмечалось, что оно сказывается особенно резко при наличии ребристой скульптуры на поверхности табличек чашечки; при этом край устья раковины улитки представляет соответственно волнистую линию. Отмечалось далее, что большей частью *Platyceras* прикреплялись к морским лилиям, у которых отсутствовал анальный хоботок, возвышающийся над чашечкой; указывалось также присутствие замкнутых круговых бороздок — «впечатлений» от апертуры (устья раковины) улитки на поверхности чашечки и делалось заключение, что улитка прикреплялась к иглокожему на долгое время и даже на всю жизнь, так что эти все большие охватывающие друг друга круговые впечатления соответствуют увеличению размеров раковины при ее росте (рис. 45, 1).

Упомянутые круговые впечатления от апертуры на поверхности чашечки эксцентричны, сближены на том краю, где находилось ротовое отверстие улитки. Это объясняется тем обстоятельством, что при росте улитки и расширении апертуры ее раковины изменял положение не столько передний край устья раковины, сколько задний, почему впечатления апертуры разделены здесь

большими промежутками, чем при переднем (околоротовом) крае раковины.

Отметим, что когда *Platyceras* прикреплялся к морским лилиям, имевшим хотя бы небольшой хоботок, он находился сбоку чашечки лилии (рис. 45, 2), а у морских лилий без хоботка — между руками на брюшной поверхности, т. е. хоботок препятствовал их прикреплению на этой поверхности. Кроме того, хоботок бывает иногда разъеден на конце, по-видимому, моллюском, так как при слишком большой длине хоботка улитка, сидящая сбоку чашечки, не могла бы доставать ротовым отверстием до анального отверстия морской лилии. Хоботок, вероятно, разъедался выделявшейся из улитки кислотой, подобно тому как это наблюдается у некоторых ныне живущих гастропод, сверлящих таким образом раковины различных моллюсков, чтобы добраться до их мягкого тела, которым они питаются.

Что касается продолжительности прикрепления улитки к морской лилии, то это прикрепление, по-видимому, было на всю жизнь. Этим и объясняется их постоянное совместное нахождение в ископаемом состоянии. На вопрос, почему это сожителство было таким тесным, ответ может быть дан двоякий.

Тесная связь на всю жизнь между хозяином и нахлебником свойственна явлению паразитизма. С другой стороны, представители семейства *Capulidae*, к которому относится род *Platyceras*, живут подобно морским блюдечкам (*Patellidae*), почти не сдвигаясь с места в течение всей своей жизни, если даже и не находятся в отношениях паразитизма к другому животному, а просто присасываются к его раковине. Может быть, иногда это же имело место и в отношении *Platyceras*: есть виды последнего, помещавшиеся, по-видимому, в течение всей жизни на стеблях морских лилий просто как на субстрате и не бывшие паразитами.

Надо полагать, что *Platyceras* находится в состоянии такого сожителства с морской лилией, при котором оба сожителя получали выгоду друг от друга, т. е. в состоянии симбиоза. *Platyceras* получал питание от морской лилии (ее экскременты), а морская лилия избавлялась улиткой от выброса своих экскрементов (при отсутствии моллюска экскременты могли частично увлекаться внутрь тела морской лилии током воды, приносящим пищу и кислород для дыхания, что, конечно, было для нее неблагоприятно). Но нельзя считать доказанным, что *Platyceras* не находился к лилии в отношении паразитизма, тем более что среди современных моллюсков есть представитель *Capulidae* (род *Thusa*), являющийся эктопаразитом морских звезд и прикрепляющийся к ним снаружи.

Соответственно этому некоторые ученые, например Фишер (Fischer, 1887), предполагали паразитизм *Platyceras* в отношении морских лилий, а Зимрот (Simroth, 1907) — комменсализм; впрочем, ни тот, ни другой не мотивировали своего мнения и не входили

в рассмотрение, аналогичное сделанному мною выше. Возможно, что отношения между *Platyceras* и морскими лилиями следует обозначить как симбиоз, который мог развиваться из такого состояния, когда один организм просто находил на другом место жительства. Таков указанный выше случай нахождения *Platyceras* на стеблях морских лилий.

О паразитизме червей *Myzostomidae* на стеблях палеозойских морских лилий

Явление паразитизма червей *Myzostomidae* на ископаемых морских лилиях было установлено зоологом фон Граффом (Graff, 1885) главным образом на находках из мезозойских отложений. В настоящей заметке я укажу на некоторые наблюдения, сделанные мною на палеозойском материале, и приведу некоторые соображения общего характера.

К явлениям этого рода мое внимание было привлечено одним обломком стебля морской лилии *Cromyocrinus simplex* Trautsch., находящимся в музее Ленинградского горного института и происходящим из каменноугольных отложений села Мячкова около Москвы. Это местонахождение отличается, между прочим, изобилием на редкость хорошо сохранных остатков морских лилий. Упомянутый обломок стебля является боченкообразным вздутым, причем между члениками стебля, нормально развитыми во всю его ширину, находящимися на концах обломка, в месте наибольшего утолщения с двух противоположных сторон входят клиновидные участки с мелкими мозаично расположенными табличками (рис. 46, 1). Последние, очевидно, представляют новообразование в связи с утолщением.

Продольный разрез этого боченкообразного участка стебля обнаруживает полость со стороны одного бока внутреннего канала стебля, надо думать, вследствие расположения паразита в этой полости. Полость расширяет просвет стебля; на противоположной стенке замечается лишь искривление внутренних килеватостей полости стебля.

Интересно отметить, что у палеозойских морских лилий полости, приписываемые *Myzostomidae*, были найдены лишь у родов *Cromyocrinus* и *Poteriocrinus*, принадлежащих к *Syathocrinacea*, а *Syathocrinacea* считаются группой, давшей происхождение *Pentacrinacea*, являющихся теперь хозяевами, кормящими современных *Myzostomidae*. *Myzostomidae*, следовательно, перешли от первичной группы морских лилий к производной.

В стеблях некоторых мезозойских морских лилий были констатированы две полости (с противоположных сторон стебля), что было объяснено как одновременное присутствие двух паразитов.

Графф (Graff, 1885) отметил, что у ископаемых морских лилий утолщения, вызываемые *Myzostomidae*, встречаются всегда в стебле,

тогда как у современных морских лилий утолщения бывают в руках. Относительно причины этого различия Графф высказал недоумение.

Однако эта причина становится ясной, если иметь в виду различие в характере стебля у палеозойских и у позднейших морских лилий. Подобно сифону у древнейших головоногих *Nautiloidea* стебель у древнейших морских лилий имел более широкий просвет внутренней полости, чем у более поздних, так что можно думать, что в него входили внутренности (осевой орган), отсутствующие в стебле у современных морских лилий, и притом внутренности, имеющие жизненное значение не только для стебля, но и для всего организма морской лилии (Bather, 1900).

В осевом органе развиваются половые клетки и находятся сосуды, аналогичные по своему питающему значению кровеносным сосудам. Половые клетки (как это наблюдается у ныне живущих морских лилий), а может быть и кровь, могли служить для питания паразита. У позднейших морских лилий просвет стебля суживается, и стебель содержит лишь нервы и кровеносные сосуды: половые клетки сосредоточиваются в так называемых пиннулах (перышках) рук. Таким образом, если паразитирующие *Muzostomidae* у ископаемых морских лилий помещались в стебле, а у современных обнаруживаются в руках, то причина этого, по всей вероятности, в сужении осевого канала стебля у современных морских лилий, вследствие чего мизостомиды стали устраиваться выше, на руках.

Оригинальный новый паразит каменноугольных морских лилий

Этот паразит был открыт в 1938 г. на материале из упоминавшегося уже Мячкова под Москвой (коллекция А. П. Иванова) и опять-таки на морской лилии *Cromyocrinus simplex* Trautsch.

Новый паразит не имеет сходства ни с какими ныне живущими паразитами. Как обыкновенно бывает с ископаемым материалом по мягкотелым животным, мы можем судить о паразите лишь по последствиям его деятельности на хозяине, сам паразит не сохранился.

Следы деятельности рассматриваемого паразита выражаются в присутствии на наружной стороне нижней части рук морской лилии парных отверстий, окруженных валикообразными возвышениями (рис. 47, 1 и 2). На разных экземплярах морской лилии эти парные порождения имеются в различном числе, очевидно соответствуя числу индивидов паразита на одном и том же хозяине. Именно на 3 морских лилиях, на которых было открыто присутствие паразитов, их находится от 2 до 4. Рука в той части, где находятся паразиты, является несколько вздутой, деформированной, поверхность ее становится неровной (рис. 47, 2—4), границы

между отдельными члениками исчезают. Все это несомненно следствие болезненной реакции морской лилии на присутствие и жизнедеятельность паразита.

Парные отверстия, окруженные валиком, являются отверстиями каналов, дугообразно проходящих сбоку руки от ее наружной поверхности к внутренней, где они открываются на боку амбулякрального (водоносного) желобка (рис. 47, 3). Каналы идут через толщу руки, изгибаясь соответственно боковой стенке членика, и имеют форму, близкую к полулунной (рис. 47, 5), будучи посредине шире, чем к концам. Отверстие канала на внутренней стороне шире, чем на наружной.

Как уже отмечалось, паразиты располагались немного выше основания рук. Нижние части рук у *Cromyocrinus* имеют подвижное сочленение между члениками, которого нет у вышележащих члеников (Яковлев и Иванов, 1956). Нижний паразит на рис. 47, 1 членика на 3 выше последнего подвижного членика руки. Следовательно, паразит располагался в том месте руки, где гибкость ее была наименьшей, вследствие чего спокойствие паразита не нарушалось.

По бокам амбулякрального желобка расположены пиннулы — членистые придатки, в которых у ныне живущих морских лилий созревают половые продукты: последними питаются описанные выше паразиты современных морских лилий — черви мизостомиды. Очевидно, аналогичное явление имело место и с рассматриваемым паразитом каменноугольной морской лилии: пробуравливая каналы к основанию пиннул, он питался ее половыми продуктами.

Хотя канал, ведущий с внешней поверхности руки к основанию пиннулы, замкнут на всем протяжении, не следует думать, что он получился в таком виде пробуравливанием руки. В поперечном сечении членика канал располагался несколько выходя за пределы сечения, если восстановить его нормальное очертание, нарушенное деформацией (рис. 47, 5 и 6). Надо думать, что канал возникал открытым в виде желоба вследствие разъедающего действия прилегавшего к боковой стенке членика мягкого трубчатого органа паразита, но отложение твердого вещества вследствие реакции организма морской лилии на раздражение со стороны паразита облекло трубчатый орган паразита снаружи твердым покровом, так что канал стал замкнутым.

Таким образом, мы приходим к заключению, что паразит был наружным, получавшим питание через двойной трубчатый канал, образовавшийся действием двураздельного органа, вероятно хоботка.

К какой группе животного царства принадлежит этот паразит? Паразитами иглокожих обычно являются черви и моллюски, причем черви бывают зоопаразитами чаще, чем моллюски. В данном случае предположение о принадлежности паразита к червям является тем более вероятным, что известны черви с раздвоенным хо-

ботком. Такова, например, *Volcellia* из гефирей, у которой ветви хоботка несут открытые желобки в связи с питанием планктоном. Описанный паразит, которому я дал название *Schizoproboscina ivanovi* gen. n. sp. n.,¹ по-видимому, существовал только во время каменноугольного периода и прекратил свое существование с вымиранием рода *Cromyocrinus*.

Подвергся ли паразит тоже вымиранию в карбоне или для него оказалось возможным дальнейшее существование с некоторым изменением организации и переходом к другому образу жизни? Последнее представляется возможным, так как эктопаразитизм мог быть связан с небольшим изменением организации, с малой специализацией, а потому возврат к непаразитическому образу жизни мог быть возможен.

Предположение, что *Schizoproboscina* не вымерли совершенно, а дали немного измененное потомство, тем более естественно, что паразитические роды отличаются продолжительностью жизни в течение ряда геологических периодов. Черви *Muzostomidae*, также паразитирующие на морских лилиях, появившиеся в силуре, живут и доныне. Зоологами установлено, что родственные, хотя бы и очень далеко друг от друга живущие виды хозяев (например, некоторые лягушки, обитающие только в Южной Америке и в Австралии), имеют сходных, почти тождественных в видовом отношении паразитов из простейших (*Zelleriella* из *Opalinidae*), встречающихся также лишь в тех же местностях. Поэтому на основании изучения паразитов принимается, что эти лягушки всегда имели лишь южное распространение и распространялись от одного из названных континентов к другому неведомым южным путем в давно прошедшие времена (Metcalf, 1929).

¹ *Schizoproboscina* в переводе значит расщепленнохоботный.

ДВЕ ЛИНИИ РАЗВИТИЯ МОРСКИХ ЛИЛИЙ КРОМИОКРИНИД В СВЯЗИ С ИХ ГЕОГРАФИЧЕСКИМ РАСПРОСТРАНЕНИЕМ¹

В пермских отложениях северо-западной Австралии Тейхерт (Teichert, 1954) собрал экземпляры новой морской лилии, которой он дал название *Jimbacrinus bostocki*.

Тейхерт дает следующий диагноз рода *Jimbacrinus*. Дорзальная чашечка широкая, характеризующаяся шиповатыми базальными табличками (рис. 48, 1), каждая базальная табличка несет один или более шипов, направленных наружу и вентрально. 5 нижних базальных табличек почти квадратные и отчасти видимые на боковом виде чашечки. Радиальные таблички различные, меньшей высоты, чем базальные, слабобугорчатые.

В анальном интеррадиусе имеется одна большая анальная табличка, поддерживающая короткий анальный мешок, состоящий из сравнительно больших, симметрично расположенных табличек. Сочлененные с руками площадки радиальных табличек имеют поперечные ребра.

Руки неветвящиеся, однородно членистые, первый и второй членики рук широкие, трапециевидные, бугорчатые; второй членик менее высокий, чем первый. За вторым члеником следует ряд клиновидных члеников, снабженных пиннулами, постепенно уменьшающихся по ширине к дистальному концу руки. Стебель по сравнению с величиной чашечки небольшой, состоит из чередующихся более и менее высоких члеников.

Что касается систематического положения рода *Jimbacrinus*, то Тейхерт считает, что этот род представляет специализированную и в некоторых отношениях упрощенную ветвь подотряда *Dendrocrinoidea*, как его определяют Мур и Лаудон (Moore and Laudon, 1943). Однако это недостаточно определенное указание. Подотряд *Dendrocrinoidea*, согласно названным авторам, содержит 39 семейств, а к какому семейству близок *Jimbacrinus*, Тейхерт не указывает.

¹ Доклад, сделанный на сессии Всесоюзного палеонтологического общества 24 января 1955 г. [Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии (Тр. I сессии Всесоюз. палеонтол. общ.), 11, М., 1957].

Я нахожу, что в характеристике рода *Jimbacrinus* не следует делать упор на скульптуру табличек чашечки, как это делает Тейхерт. Усиленная скульптура может развиваться вследствие миграций в более теплые моря, вода которых содержит много извести. Поэтому усиленная скульптура может быть лишь видовым признаком.

Если откинуть шиповатость табличек *Jimbacrinus* в качестве родового признака, то по особенностям чашечки и рук этот род примыкает к роду *Cromyocrinus* Trd.

Определения этого рода у новейших исследователей таковы. Иекель (Jaekel, 1918) определяет *Cromyocrinus* как морские лилии с неразделяющимися или один раз разделяющимися, внизу с широкими, вверху — толстыми руками, с шарообразной или кубкообразной чашечкой, с 5 нижними базальными и 2—3 анальными табличками. Анальный мешок, вероятно, заключен в поднятой наверх крышке чашечки (т. е. невысок). В частности, *Cromyocrinus* Иекель определяет как имеющего неразделяющиеся руки (тип *Cr. simplex*).

Отмечу как общую особенность *Jimbacrinus* и *Cromyocrinus* характер сочленения первых члеников рук. В статье о *Schizoproboscina* — паразите каменноугольных морских лилий *Cromyocrinus* (Яковлев, 1939в; см. наст. сборник, стр. 106) — я отмечал, что этот паразит никогда не устраивался на самых нижних члениках рук, так как они были подвижно сочленены между собой. По описанию Тейхерта, первый членик рук соединен подвижно как с нижележащими радиальными табличками, так и с вышележащими члениками рук. Полагаю, что эта способность, унаследованная от каменноугольного предка, может считаться родовым признаком.

Наконец, существует сходство между *Jimbacrinus* и *Cromyocrinus* в характере анального мешка. У *Jimbacrinus* высота его невелика, менее высоты чашечки. У *Cromyocrinus* характер анального мешка долго оставался невыясненным, пока я не отпрепарировал его на одном экземпляре. Мешок оказался невелик (рис. 48, 2), с анальным отверстием вверху сбоку, так что *Platyceras*, столь часто находимый в сожительстве с *Cromyocrinus simplex* и, по-видимому, питавшийся его экскрементами, легко мог, помещаясь на чашечке, примыкать своим ротовым отверстием к анальному отверстию морской лилии, сохраняя это положение в течение всей жизни.

Если бы не различное число табличек анального интеррадиуса (у *Cromyocrinus* 2—3, у *Jimbacrinus* — 1), то различия между этими родами можно было бы считать не родовыми, а лишь видовыми. Уменьшение числа анальных табличек в чашечке морских лилий вообще характерно для конца палеозоя.

Итак, *Jimbacrinus* можно отнести к семейству *Cromyocrinidae*, чем определяется точное его положение в подотряде *Dendrocrina-*

sea, так что Тейхерт напрасно выделяет его вместе с родом *Calceolispongia* Etheridge в новое семейство *Calceolispongiidae*. Таким образом, род *Cromyocrinus*, мигрируя через океан Тетис к югу, дал происхождение новой форме, подобно тому как род *Ureocrinus*, тоже в пермском периоде, путем такой же миграции дал происхождение многочисленным видам тиморских *Indocrinus* (Яковлев, 1949, 1952б), вышедшим из *Ureocrinus* через посредство единственного уральского вида *Indocrinus pizovi*.

Переселение в более теплые моря вызвало образование своеобразной скульптуры чашечки в виде шиповатости у *Jimbacrinus*¹ и развитие многочисленных видов *Indocrinus*, достигавших большой величины в тиморской фауне.

Широкое распространение рода *Ureocrinus* (Северная Америка, Европа, Восточная Сибирь) поставило его представителей в различные условия жизни, что благоприятствовало возникновению рода *Indocrinus* с его многочисленными видами.

От уральского *Indocrinus*, жившего в глубоких водах Уральской геосинклинали, произошли многочисленные виды *Indocrinus*, жившие в глубоких водах Малайского архипелага, а от *Cromyocrinus* Подмосковного каменноугольного бассейна, жившего в неглубоких водах эпиконтинентального моря, произошел *Jimbacrinus*, поселившийся в пермском периоде в водах океана Тетис у берегов западной Австралии.

¹ Развитие шиповатости, вероятно, имело значение приспособительное, препятствуя помещению мягкого тела *Platyceras* на чашечке лилии.

О «ЧЕРВЯКОВЫХ» ИЗВЕСТНЯКАХ¹

«Червяковыми» известняками я называю известковистые породы — известняки или плотные мергели, — возникшие из органических остатков, иногда почти исключительно содержащие трубки сидячих червей *Spirorbis* (вероятно прикреплявшихся к водорослям, как это обыкновенно бывает у их ныне живущих потомков) или следы пребывания свободно двигавшихся кольчатых червей *Annelida* в виде ходов, ими оставленных в иле морского дна и заполненных выбросами ила, освобожденного в кишечнике червей от питательных органических веществ (органического детрита).

Мне пришлось сталкиваться с такими породами в араукариевой толще верхнего карбона Донбасса (серые, глинистые, сливные, иногда доломитизированные известняки со *Spirorbis*), в нижнепермских артинских отложениях Урала (фукоидные мергели) и в нижнетриасовых глинистых известняках Закавказья (Яковлев, 19126).

Кроме червей в «червяковых» известняках Донбасса и Закавказья встречаются единичные виды двустворчатых и брюхоногих, и это представляет интерес в том отношении, что эти моллюски и черви питаются микроскопическими животными и растениями и обрывками органического вещества — детритом, частично сносимым с суши в море, частично образующимся в море, хотя бы за счет водорослей (Borradaile and Potts, 1936).

Такая бедность фауны, надо думать, является следствием неблагоприятных условий жизни, возможно в водоемах лагунного характера, вода которых зачастую не отличается чистотой и нормальностью солевого состава и имеет недостаточную аэрацию, причем в ней задерживаются продукты разложения органического вещества, более вредные для одних групп животных и менее вредные для других, в частности для некоторых червей и двустворчатых моллюсков.

Действительно, судя по современным пресноводным бассейнам, некоторые черви и двустворчатые живут в водоемах, максимально загрязненных, в которых не живут никакие другие организмы. В Неаполитанском заливе и в Черном море у Сева-

¹ Изв. АН СССР, сер. геол., № 2, 121, 1948.

стополя в загрязненных водах живут черви *Arenicola*, *Capitella*, *Nereis* и двустворчатые *Tapes*, *Pectinaria*, *Syndesmia*.

По данным Зернова (1934), взятые из черного гниющего ила одной бухты у Севастополя черви *Nereis*, *Capitella* и некоторые другие жили без кислорода от 7 до 10 дней и при значительном содержании в воде сероводорода — от 3 до 8 дней, в то время как другие черви, живущие в чистой воде, не выживают без кислорода более одного дня и совершенно не выдерживают даже следов сероводорода.

Интересны наблюдения на берегу моря в искусственных бассейнах при получении самосадочной соли. Морская вода, проходя в эти бассейны, с течением времени вследствие испарения дает все более концентрированный раствор соли.

В первый, ближайший к морю бассейн морская вода приносит массу мелких животных, личинок, спор, водорослей. Как только рассол начинает концентрироваться, в первую очередь гибнет так называемая стеногалиновая часть популяции, весьма чувствительная к изменению условий жизни. Остается небольшое число менее чувствительных существ, из беспозвоночных — черви (annelиды и немуртины), двустворчатые (*Cardium*, *Littorina*), креветки. В следующих бассейнах население все более уменьшается и остаются только *Cardium*, annelиды и креветки, а под конец только черви рода *Nereis* (Joubin, 1912).

При более высоких температурах в водах морей в конце палеозоя по сравнению с настоящим временем разложение трупов морских животных на дне должно было происходить быстро со значительным выделением углекислого аммония. Последний осаждает углекислый кальций из растворов сернистого и хлористого кальция. Так объясняется происхождение известковистых пород, которые по бедности и мягкотелости фауны не могли быть органогенными, т. е. происходящими путем накопления раковин, их обломков и частей скелета различных других беспозвоночных (Яковлев, 1912а).

В Донбассе около границы пермского и каменноугольного периодов началось горообразование, причем в начальном периоде образования кряжа в результате еще слабой складчатости на окраине кряжа могли быть мелководные лагуны. Позже в тех же местах в связи с резкой выраженностью синклиналей и антиклиналей появились заливы, например заливы Бахмут-Славянской и Кальмиус-Торевской котловин. Если даже эти заливы находились в ограниченном сообщении с открытым морем, то они были глубокими, с достаточной аэрацией, так что в них могла существовать уже значительная и разнообразная фауна позднейшей пермской известняково-доломитовой толщи.

В Красноуфимске на Урале за прибрежными рифовыми известняками раннеартинского возраста следуют мергели с фауной морских лилий, главным образом малоруких и безруких, притом

незначительной величины, что принимается за свидетельство неблагоприятных условий питания, тем более что и остальная, меньшая часть фауны — мшанки, кораллы, моллюски — также отличается малой величиной.

Выше идет большая толща плитняковых мергелей, в нижней части фукоидных, т. е. со следами жизни червей аннелид. Эта толща в верхней части содержит остатки редких брахиопод, ортоцератитов и гониатитов, которыми, вероятно, питались акулы *Helicorion*, а также древовидных растений, что указывает на близость берега.

В Закавказье, за верхней пермью, в которой я констатировал наличие хотя и небольших выделений гипса, следуют залегающие согласно с пермью светло-серые глинистые сливные известняки нижнего триаса, обыкновенно немые, но местами содержащие в изобилии ходы червей аннелид, ранее никем не указывавшиеся.

Куски этого известняка с ходами изображены на рис. 49 и 50. Как видно на рисунках, на поверхность напластования (т. е. на поверхность бывшего морского дна) выходят многочисленные круглые отверстия ходов червей и менее многочисленные круглые отверстия в этой плоскости по длине. С нижней стороны плитки имеются отпечатки однообразных двустворчатых моллюсков.

Изученный Э. Е. Федоровым шлиф, изготовленный из этих известняков и содержащий разрезы ходов червей с заполняющей их массой, показал, что в последней и в окружающей породе находятся карбонат и глинистое вещество, причем в заполняющей ходы массе глинистого вещества несколько больше, чем в окружающей породе, вероятно потому, что в кишечнике червя вследствие действия кислых соков происходило частичное растворение извести.

На основании характера фауны все упомянутые выше «червяковые» известняки я считаю возникшими в аналогичных условиях в полосе мелководья морей.

ПЛАНКТОН — ОСНОВА РАЗВИТИЯ МОРСКОЙ ФАУНЫ¹

Как известно, кембрийская морская фауна характеризуется почти тем же разнообразием типов, что и погнейшая фауна раннего палеозоя, а в докембрийских отложениях почти нет остатков организмов. Этому обстоятельству уделил большое внимание Чарльз Дарвин (1859), посвятив ему в «Происхождении видов» специальный раздел под названием «О внезапном появлении групп родственных видов в самых нижних из известных нам слоев, содержащих остатки ископаемых». Дарвин писал по этому поводу следующее: «Не может быть сомнения в том, что, прежде чем отложился самый нижний кембрийский слой, прошли продолжительные периоды, столь же продолжительные или, вероятно, еще более продолжительные, чем весь промежуток времени между кембрийским веком и нашими днями, и что в продолжение этих огромных периодов мир изобилует живыми существами... На вопрос, почему мы не находим богатых ископаемыми отложений, относящихся к этим предполагаемым древнейшим периодам, предшествовавшим кембрийской системе, я не могу дать удовлетворительного ответа» (стр. 416).

Затруднения по рассматриваемому вопросу, о которых писал Дарвин, стали еще более значительными в начале XX в., так как в это время наши знания о кембрийской фауне были обогащены работами Уолкотта (Walcott, 1899, 1914), который установил, что большая часть ныне существующих типов животных была представлена в кембрийской фауне. Из американских видов этой фауны, по мнению Уолкотта, 4 принадлежат к губкам, 2 — к гидроидам, 11 — к другим кишечнополостным, 3 — к двустворчатым моллюскам, 13 — к брюхоногим, 15 — к крылоногим, 51 — к трилобитам, 8 — к другим ракообразным, а следы ползания и полые ходы в иле морского дна, вероятно, принадлежат червям. К этому перечню надо добавить еще стебельчатых иглокожих, остатки которых были найдены позже.

Почему же мы не находим в докембрийских слоях ископаемых остатков?

Геологи подходят к решению этого вопроса обычно с точки зрения явлений метаморфизма горных пород. При контактном

¹ Природа, № 1, 107, 1960.

метаморфизме осадочные породы соприкасаются с раскаленными массами вулканических пород. При этом происходят перекристаллизация и изменение структуры осадочных пород — превращение известняков в мраморы, а составных частей глинистых сланцев — в элементы кварца, роговой обманки и пр. Следует, однако, заметить, что контактный метаморфизм оставляет ненарушенной форму раковин и изменяет лишь их микроструктуру, как это мне приходилось наблюдать, например, в известняках силура и девона в Нижнем Тагиле на Урале. При соприкосновении с сиенитовой магмой известняки превратились в мраморы, но в этих мраморах попадаются раковины моллюсков, сохранившие свою форму.

Некоторые геологи полагают, что ископаемые остатки могли быть уничтожены в результате динамометаморфизма (изменения горных пород под влиянием высокого давления) при горообразовательных процессах. Но это также представляется сомнительным: хотя при таких процессах и имеет место разогревание горных пород, но оно не доходит до температуры их плавления.

Биологи подходили к объяснению отсутствия остатков организмов в породах докембрия с других точек зрения. Дарвин, обсуждая этот вопрос, выдвинул гипотезу, что формации, гораздо более древние, чем те, которые нам известны, могут быть погребены под океанами.

Не исключая такой возможности, мне кажется более вероятным предположение, высказанное выдающимся американским зоологом Бруксом (Brooks, 1899), по мнению которого первичная фауна была планктонной и состояла из бесскелетных животных, от которых после их смерти не сохранилось ископаемых остатков. Брукс полагает, что докембрийские животные были исключительно планктонными, свободноплавающими или пассивно носимыми морскими течениями и ветрами; при таком образе жизни тяжелые известковые раковины были бы обременительны. Довольно внезапно, приблизительно в начале кембрийского периода, животные начали приспособляться к жизни на морском дне; тогда и стали образовываться твердые плотные раковины и панцири.

Археоциаты кембрия были сидячими животными с известковым скелетом. Медузы и большая часть червей вели активный образ жизни и не имели скелета. Цистоидеи, морские лилии и замочные плеченогие прикреплялись к морскому дну и выделяли известковые скелеты или раковины, а беззамочные плеченогие выделяли лишь хитиновые скелеты, слегка уплотненные фосфорнокислым кальцием. Большая часть брюхоногих моллюсков возникла не в прибрежной полосе, а в мелких водах, где дно было не так удалено от поверхности моря, причем беллерофонтиды с симметрично построенной раковиной, возможно, плавали подобно наутилидам.

Прибрежные осадки разрушительны для сидячих животных, живущих в прибрежной полосе моря. Приспособление к жизни на дне первоначально происходило, как это отмечал еще Дарвин, на участках, достаточно отдаленных от берега, куда не достигали грубые прибрежные осадки, и в то же время на достаточной глубине, чтобы позволить пелагической фауне нормально развиваться.

Возможно, что первичный океан был безбрежным — покрывал всю поверхность земного шара. Безбрежность океана создавала именно те условия для жизни на дне, которые, по мнению Брукса, были благоприятными для развития и дифференциации планктонных организмов. Земная кора того времени, хотя и была вся покрыта морем, имела все-таки неровности, одни более отдаленные от поверхности моря, другие более близкие к ней. Возвышенные участки дна и могли быть тем местом, где пелагическая фауна могла постепенно приспособиться к жизни на дне. Это произошло до образования глубоких океанических впадин, ограниченных прибрежными полосами мелководья, куда затем распространилась донная жизнь.

Точка зрения, согласно которой планктон является основой развития морских животных, разделяется также другими учеными, среди которых можно назвать американского палеонтолога Перси Реймонда (Raymond, 1947), австрийского зоолога Кори (Cori) и советского геохимика А. В. Виноградова (1944). Кори дал схематические рисунки, сравнение которых показывает возможность выведения разных типов животных от планктонных организмов.

В работе «Химический элементарный состав организмов моря» А. П. Виноградова (1944) высказывается предположение, что древнейшие протерозойские животные не только не имели минерального скелета, но были вместе с тем планктонными организмами. В качестве доказательства этой точки зрения он ссылается на то, что у беспозвоночных всех типов известны личинки, а также взрослые животные отдельных видов, не имеющие минерального скелета. Кроме того, виды с органическим скелетом, как правило, наиболее примитивны в пределах каждого класса.

Указанные соображения позволяют относиться к предположению о происхождении всех типов животных от пелагических предков как к весьма вероятному. Это предположение дает вместе с тем ответ на вопрос, волновавший Чарльза Дарвина, почему мы не находим ископаемых остатков в докембрийских отложениях.

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ

Рис. 1. *Meekella eximia* Eichw. Нижнепермские отложения Дюбасса (1 : 1).

1 — пучок, состоящий из трех сросшихся вместе брахиопод, приросших макушками к одной точке, с. Покровское; 2—7а, 7б — прираставшие, сильно варьирующие по форме и асимметричные *Meekella* из с. Корюльки; 8а и 8б — неприраставший симметричный экземпляр *Meekella* из с. Покровского.

Рис. 2. *Actinocystis versiformis* Markov, из кальцеоловых слоев Урала. (Из: Марков, 1921; 1 : 1).

1 — конический экземпляр с омолаживанием; 2 — цилиндрический экземпляр; 3 — продольный разрез; видно, что внутренняя полость заполнена пузырчатыми диссипиментами и дннцами; 4 — поперечный разрез; 5—7 — дискообразные плоские экземпляры из того же местонахождения.

Рис. 3. Схематическое строение чашечек морских лилий с отнятыми руками (I—V).

1 — пятирукая лилия — вид сверху (по: Bather, 1900); 2 — чашечка морской лилии *Indocrinus* — вид сверху; 3 — та же морская лилия — вид сбоку; стрелками показано направление течения; а — анальное отверстие; ал — анальный лоток.

Рис. 4. Молодые устрицы (*Ostrea*), прикрепившиеся к куску дерева. (Из: Догель, 19476; уменьшено).

Рис. 5. Корабельный червь (*Teredo navalis*) в куске дерева. (Из: Догель, 19476; 1 : 1).

Рис. 6. Изящные хитоны (*Chiton elegans*), прикрепившиеся ногой к субстрату. (Из: Брем, 1948; 1 : 1).

Рис. 7. Морские уточки (*Lepas anatifera*), прикрепившиеся к плавающему куску дерева. (Из: Goette, 1902; 1 : 1).

Рис. 8. Скопление морских желудей (*Balanus balanoides*) на камне. (Из: Брем, 1941; уменьшено).

Рис. 9. Прикрепление к субстрату ножками у плеченогих (*Waldheimia*) (уменьшено).

Рис. 10. Прикрепление стеблям у морских лилий (*Calamocrinus diomedae*). (Из: Cuénot, 1948; 2 : 3).

Рис. 11. Прикрепление биссусовыми нитями у двустворчатых моллюсков (*Mytilus*). (Из: Догель, 19476; 1 : 1).

Рис. 12. Неподвижное прикрепление к субстрату у морских лилий (*Syathidium holopus*). (Из: Pivetau, 1953).

1 — вид сверху; 2 — вид сбоку.

- Рис. 13. Экземпляры *Madrepora*, собранные в зоне приобия и в условиях спокойной воды.
1 — по выходе из бухты Порт-Судана (1 : 1); 2 — в бухте Порт-Судана (4 : 5).
- Рис. 14. Конечные разветвления *Madrepora pulchra*. (Из: Wood-Jones, 1910; 1 : 1).
1 — из прозрачной воды; 2 — из мутной воды.]
- Рис. 15. Боковое прирастание пермского коралла *Petraia permiana* Netsch. к обломку спинной створки *Strophalosia* (1 : 1).
- Рис. 16. Каменноугольный коралл *Caninia verneuili* Stuck. из Донецкого бассейна.
Острый кончик коралла справа внизу представляет собой вершину конуса коралла; выступ на выпуклой стороне полипника внизу близ этой вершины — каблук — служил для прирастания (1 : 1).
- Рис. 17. Расположение линий нарастания у дискообразных полипняков.
1 — *Hexacoralla*; 2 — *Tetracoralla*.
- Рис. 18. Действие силы приобия по линии M_1-M на полипник *Tetracoralla*. Эффективна слагающая n , перпендикулярная к поверхности полипника; при давлении с вогнутой стороны она значительнее слева, чем справа.
- Рис. 19. Схема строения полипника *Tetracoralla*. (По: Войновский-Кригер, 1928).
1 — вид сбоку, со следами перегородок на боковой поверхности; 2 — вид сверху. *H, G, S* — главная, противоположная и боковые первичные перегородки; 1—5 — вторичные перегородки; *F* — ямки (*fossulae*).
- Рис. 20. Схема молодого полипника *Tetracoralla* при наличии одной вторичной перегородки в каждом квадранте.
Пунктирной линией показано направление вторичной перегородки в главном квадранте, которое ей следовало бы иметь, не будь уже перегородки *S*.
- Рис. 21. Поперечные разрезы кораллов *Pterophyllum* (1; 1 : 1) и *Polyscoelia* (2; 4 : 1) с утолщениями концов перегородок, имеющих наклонность располагаться в 3 цикла. (Из: Gerth, 1921).
- Рис. 22. Схема отщепления видов *Gryphaea* от разных видов *Ostrea*. (По: Trueman, 1940).
- Рис. 23. Строение стенок кораллитов.
а — *Isastraea*; б — *Thamasteria*; в — *Microsolena*. (По: Lang, 1937).
- Рис. 24. Схемы строения чашечек морских лилий.
1 — с одноцикловым основанием; 2 — с двухцикловым. *R* — радиальные; *B* — базальные; *IB* — нижние базальные таблички.
- Рис. 25. Основания чашечки двух экземпляров (1, 2) бесстебельчатой кембрийской морской лилии *Lichenoides*.
Вид снизу. Между пятью крупными верхними базальными табличками зажаты изменчивые по числу и расположению нижние базальные таблички (1 : 1).
- Рис. 26. Чашечка бесстебельчатой морской лилии *Agassizocrinus*.
Наверху — радиальные таблички (1) с мелкими анальными (2) между ними, ниже — верхние базальные таблички (3), совсем внизу — венец слившихся в одно целое нижних базальных табличек (4) (1 : 1).

- Рис. 27. Чашечка морской лилии *Petschoracrinus* с одной анальной табличкой. Вид сбоку (1 : 1).
- Рис. 28. Схемы строения чашечек шести экземпляров (1—6) морской лилии *Petschoracrinus* (уменьшено).
- Рис. 29. Чашечка морской лилии *Tenagocrinus* с редуцированными руками и радиальными табличками (*R*).
Сохранилась одна рука (*B_r*), лежащая справа, в углублении, целиком видимом слева; *O* — оральные таблички, *A* — анальное отверстие (увеличено).
- Рис. 30. Чашечка безрукой морской лилии *Embryoocrinus* с рудиментарными радиальными табличками (показано стрелкой) (увеличено).
- Рис. 31. Чашечка морской лилии *Lageniocrinus* с атрофированными руками и радиальными табличками (увеличено).
- Рис. 32. Схема строения чашечки безрукой морской лилии *Hemistreptacron* с атрофированными руками и радиальными табличками и с оральными табличками (*верхний венец*), смещенными влево по отношению к нижележащим табличкам среднего венца — верхним базальным. Между этими двумя венцами расположено анальное отверстие (*заштриховано*), также сместившееся влево относительно базальной таблички (увеличено).

Рис. 33. Вертикальный разрез чашечки *Moscovicrinus*.

Полости чашечки и стебля (3 членика которого показаны внизу) *заштрихованы* (увеличено).

- Рис. 34. Вертикальные разрезы брюшистых чашечек морских лилий с вдавленным основанием: сильно — у *Endelocrinus* (*слева*), слегка — у *Plaxocrinus* (*справа*) (увеличено).
- Рис. 35. Морская лилия *Eugeniocrinus* из юрских отложений Чехословакии. (По: Abel, 1920; 1 : 1).
- Рис. 36. Двустороннесимметричная чашечка морской лилии *Calycocrinus* из пермских отложений о. Тимора. Вид сбоку. (Из: Wanner, 1921; 1 : 1).
- Рис. 37. Изменения радиальных табличек у морских лилий отряда *Flexibilia*.
1 — схема строения кроны *Calycocrinus curvatus subtrubatus*; 2 — чашечка *Calycocrinus major* без руки; 3 — симметричная радиальная табличка представителя сем. *Poteriocrinidae*; 4 — асимметричная радиальная табличка *Pterophyllocrinus*; 5 — чашечка *Mespilocrinus* с руками, вид сверху (1, 2, 4 — из: Wanner, 1921, уменьшено; 5 — из: Pivetau, 1953, увеличено).
- Рис. 38. Переход от пятираздельного базиса к трехраздельному у *Cyathocrinidae*.
Схемы строения чашечки морских лилий *Cyathocrinus* (1), *Gissocrinus* (2) и *Codiocrinus* (3). (Из: Bather, 1900). *R* — радиальные таблички; *B* — базальные; *IB* — нижние базальные; точкой над схемой *Codiocrinus* отмечен интеррадиус, в котором у первых двух морских лилий находилась табличка *x*.
- Рис. 39. Постепенный характер изменений при переходе от *Ureocrinus* к *Indocrinus*.
1 — *Ureocrinus globularis* с р. Мсты; 2 — *Indocrinus* с косым положением перистомы; 3 — *Indocrinus* со слабо выраженными углублениями в углах табличек; 4 — *Indocrinus* с резко выраженными углублениями; 5 — английский экземпляр *Ureocrinus globularis* (1—4 — вид сбоку, 1 : 1; 5 — вид с задней стороны; по: Wright, 1927; увеличено).

Рис. 40. Схематическое изображение трех экземпляров безрукой морской лилии *Hemistreptacron*, соответствующих трем стадиям индивидуального развития.

1 — стадия *Lageniocrinus*; 2 — стадия с наружным анальным отверстием; 3 — стадия поворота оральных табличек по отношению к базальному.

Рис. 41. Морские лилии с лоболитами.

1 — базальная часть лоболита *Samagocrinus saffordi* Hall с воротником, обломанным на большую часть высоты. Воротник окружает пять прикорневых разветвлений стебля с дальнейшими разветвлениями их и отверстиями между ними, ведущими в камеры. (Из: Hall, 1875, увеличено); 2 — реконструкция морской лилии с лоболитом, выполненная Б. В. Наливкиным (уменьшено); 3 — обломок стебля *Scyphocrinus mariannae* с сохранившимся сбоку рубцом прикрепления усика (2 : 1).

Рис. 42. Наружный вид лоболита и строение его стенки.

1 и 2 — шестикамерный экземпляр лоболита *Samagocrinus mariannae*: 1 — вид сверху; 2 — вид сбоку (3 : 4). 3 и 4 — шлифы стенки лоболита в тангенциальном разрезе, ближе к наружной поверхности. Видны полигональные камеры и в них округленные сечения каналов (3 — $\times 5$; 4 — $\times 17$).

Рис. 43. Радиальный разрез лоболита с открывающимися в его внутреннюю полость устьями каналов (с).

a — часть внутренней поверхности стенки.

Рис. 44. Лоболиты в плане (1 : 2).

1, 4 — казахстанские; 2 — чешский (по: Abel, 1920); 3 — американский (по: Hall, 1875).

Рис. 45. Три экземпляра морской лилии *Cromyocrinus simplex*.

1 — с круговыми вдавленностями от устья раковины *Platyceras*, отвалившейся от чашечки морской лилии; 2 и 3 — с сохранившейся на чашечке морской лилии раковины *Platyceras*.

На экземпляре, изображенном на рис. 1, сохранились нижние части рук (*B*) и анальный мешок (*A*) с анальным отверстием; крестиками на рис. 1 и 3 отмечены по две соответствующие апальные таблички; 1 и 3 — вид с апальной стороны; 2 — вид сбоку. (4 : 5).

Рис. 46. Утолщение стебля морской лилии *Cromyocrinus* в месте нахождения паразитического червя *Muzostoma*.

1 — часть стебля, вздутая боченкообразно вследствие находившегося внутри него червя *Muzostoma*, из подмосковных отложений; 2 — подобный же американский экземпляр из штата Канзас с отверстием, проделанным червем для проникновения во внутреннюю полость стебля; 3 — разрез стенки стебля через канал, проделанный червем для проникновения во внутреннюю полость стебля; канал *C* снаружи закрыт тонкой пластинкой *p*; в стенке стебля *W* видны границы *d* трех разъединенных члеников стебля, находящихся выше канала. (1 и 3 — увеличено; 2 — 1 : 3).

Рис. 47. Наружный паразитизм червя *Schizoproboscina* на руках морской лилии *Cromyocrinus simplex*.

1 — два паразита на средней руке; 2 — три паразита на обломке руки; 3 — рука со стороны амбулякрального желобка; видны шесть отверстий каналов, проделанные тремя паразитами, находившимися на наружной (выпуклой) стороне руки; *p* — начальные членики пиннулы; 4 — часть руки с утраченной вследствие присутствия паразитов членистостью; 5—7 — обломок третьего экземпляра руки с одним паразитом; 5 — излом по трещине, которая видна на рис. 7 наверху, прошедшей через канал *c*; 6 — вид с противоположной стороны обломка; справа — наплыв известкового вещества, вызванный паразитом. (1 — 1 : 1; 2—7 — увеличено).

Рис. 48. Морская лилия *Jimbacrinus* из пермских отложений Австралии. (Из: Teichert, 1954; 1 : 1).

1 — чашечка с основанием рук, вид с передней стороны; 2 — крона другого экземпляра той же морской лилии с анальным мешком (*a*) между двумя руками, вид с задней стороны.

Рис. 49. Ходы червей в известняке, заполненные экскрементами; разрез сделан перпендикулярно к плоскости напластования (1 : 1).

Рис. 50. Ходы червей в известняке; вид с поверхности напластования, т. е. с поверхности бывшего морского дна (1 : 1).

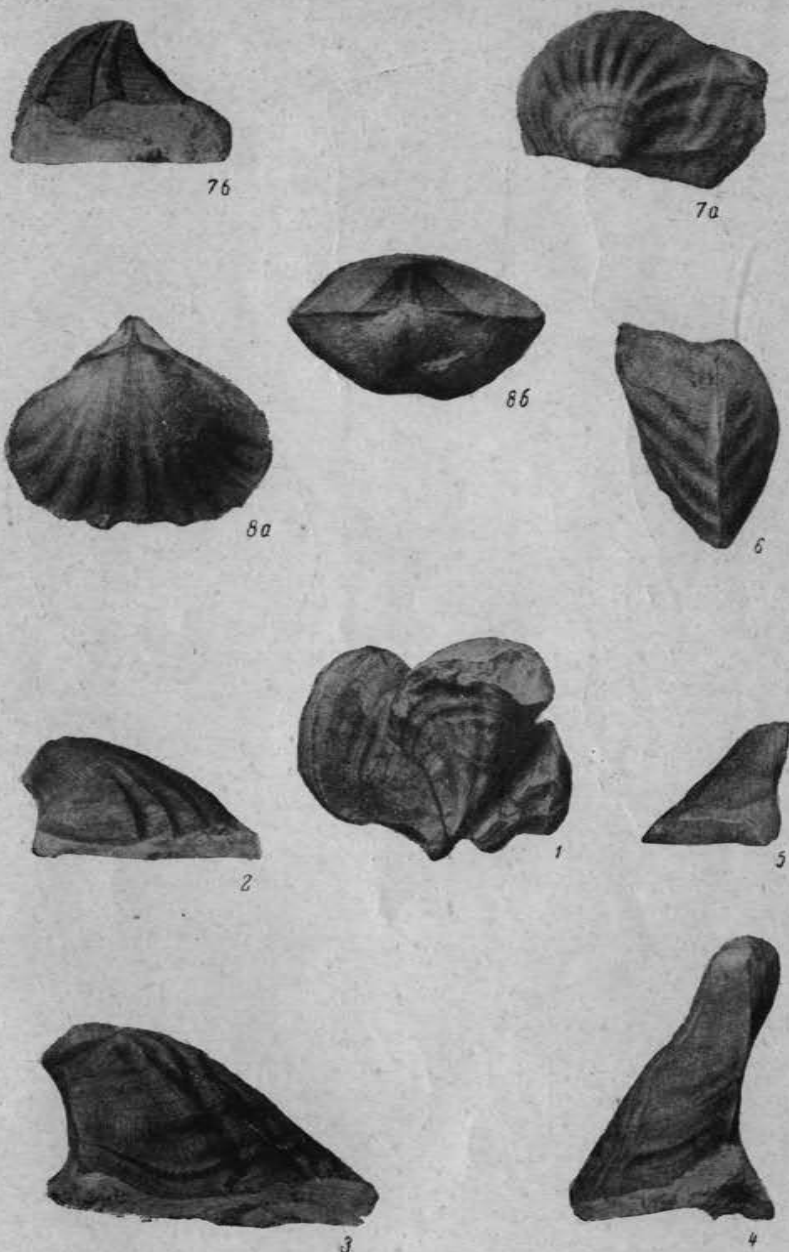


Рис. 1.

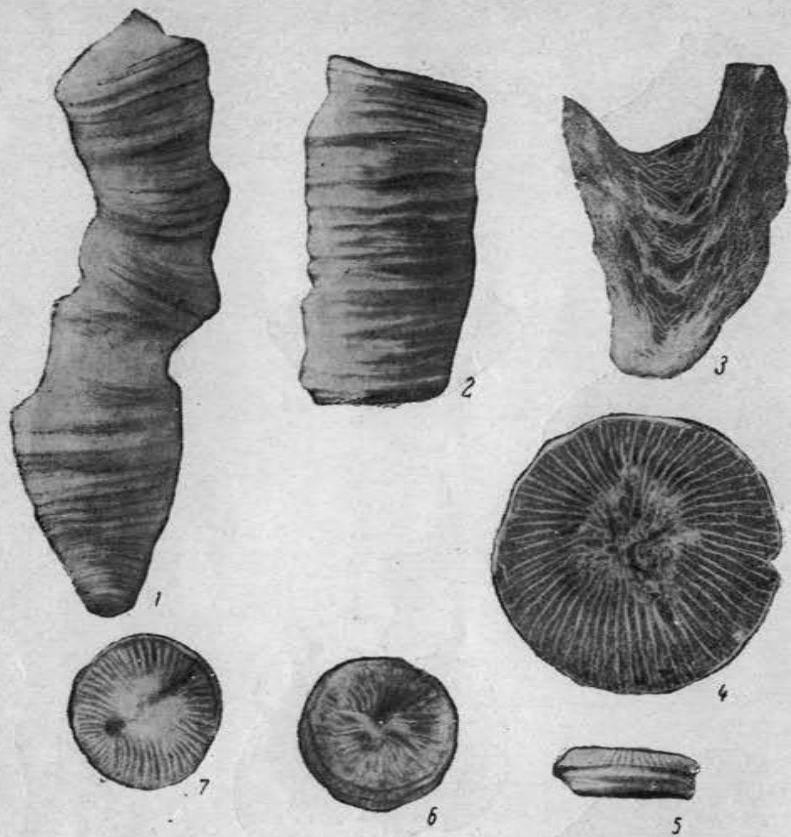


Рис. 2.

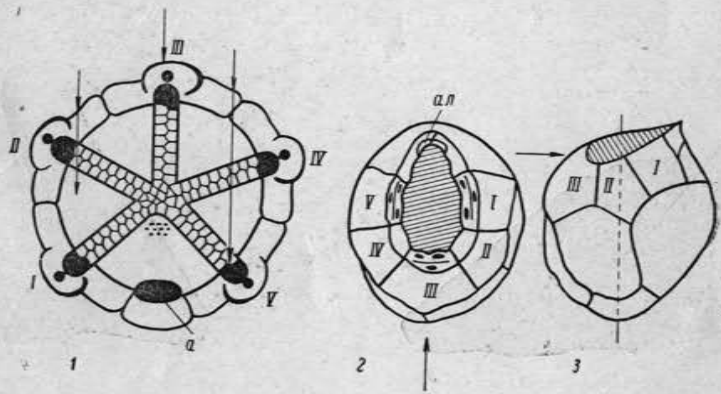


Рис. 3.

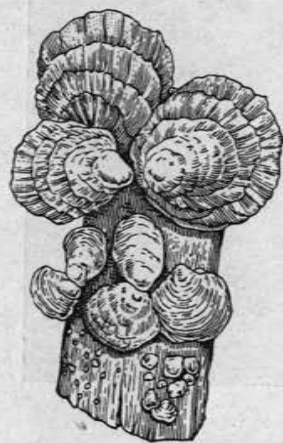


Рис. 4.

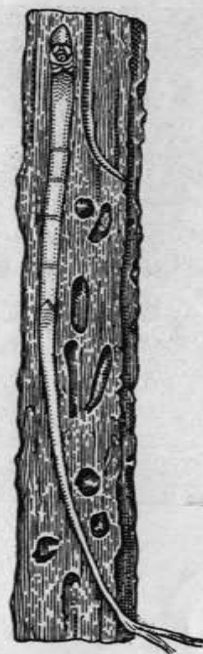


Рис. 5.



Рис. 7.

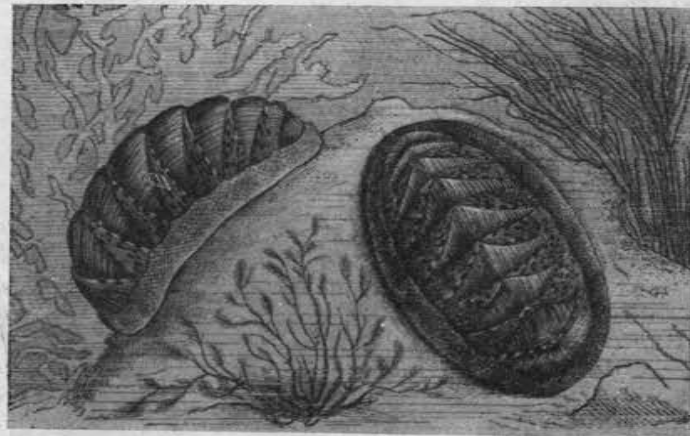


Рис. 6.



Рис. 8.

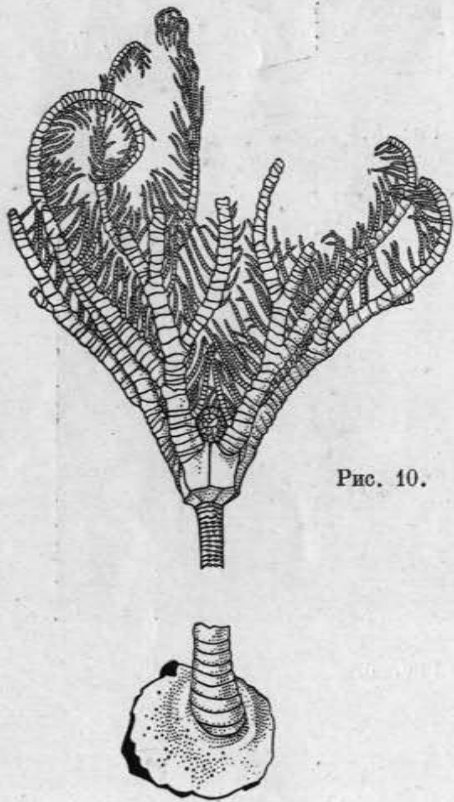


Рис. 10.



Рис. 9.



Рис. 11.

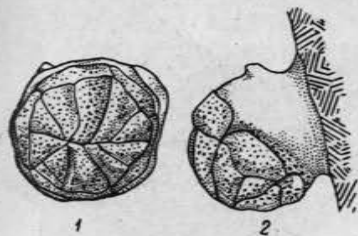


Рис. 12.

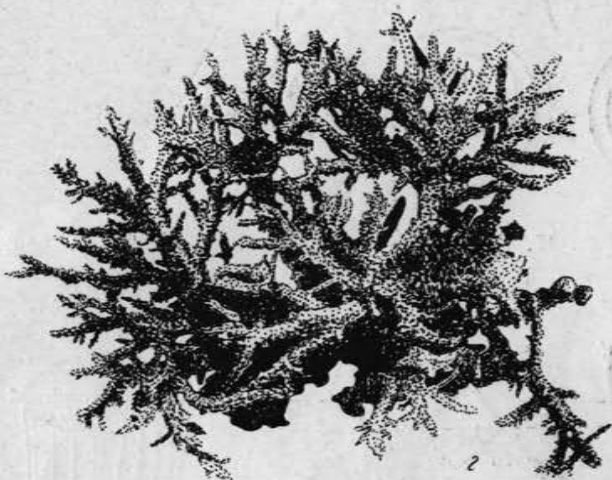


Рис. 13.



Рис. 14.



Рис. 15.



Рис. 16.

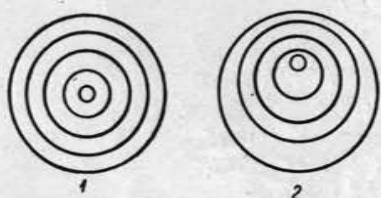


Рис. 17.

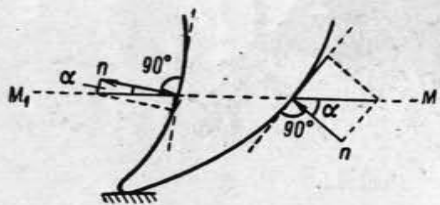


Рис. 18.

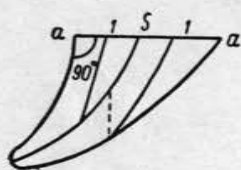
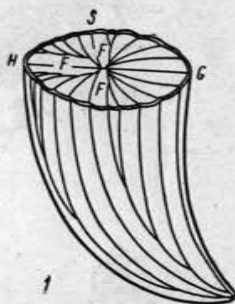


Рис. 20.



1



2

Рис. 19.

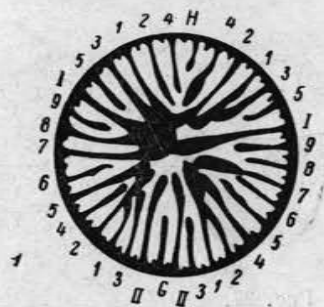
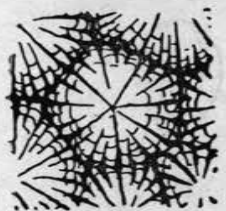


Рис. 21.



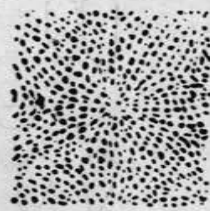
2



a



b



B

Рис. 23.

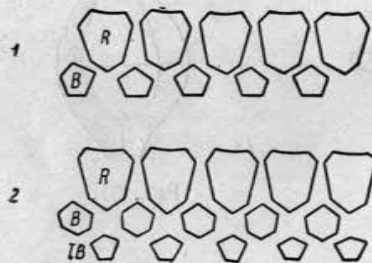


Рис. 24.

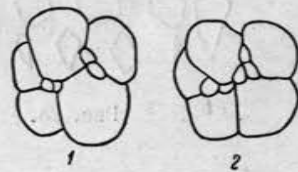


Рис. 25.

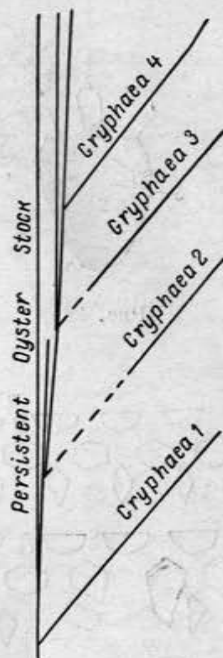


Рис. 22.

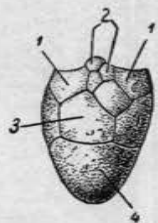


Рис. 26.

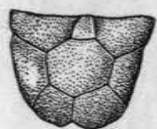


Рис. 27.

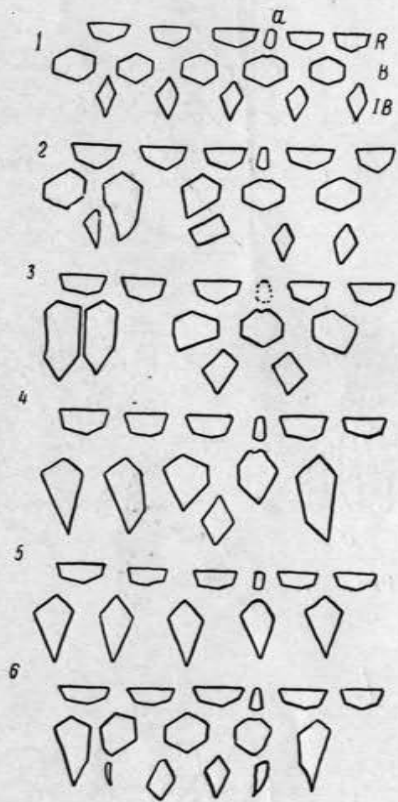


Рис. 28.

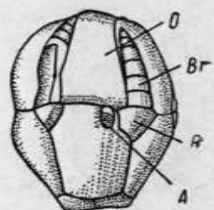


Рис. 29.



Рис. 30.

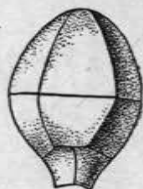


Рис. 31.

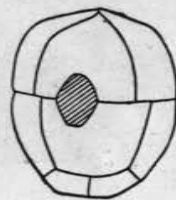


Рис. 32.

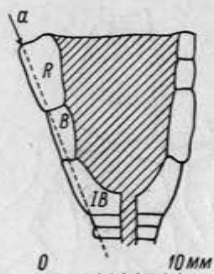


Рис. 33.

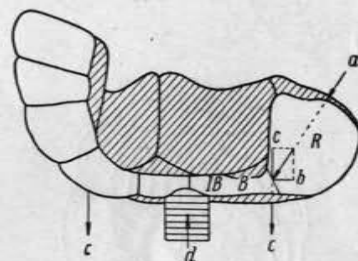
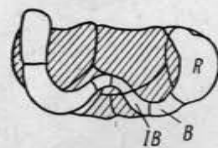
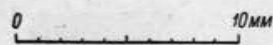


Рис. 34.

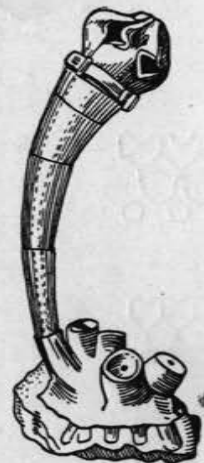


Рис. 35.

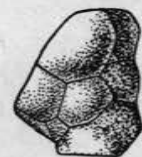


Рис. 36.

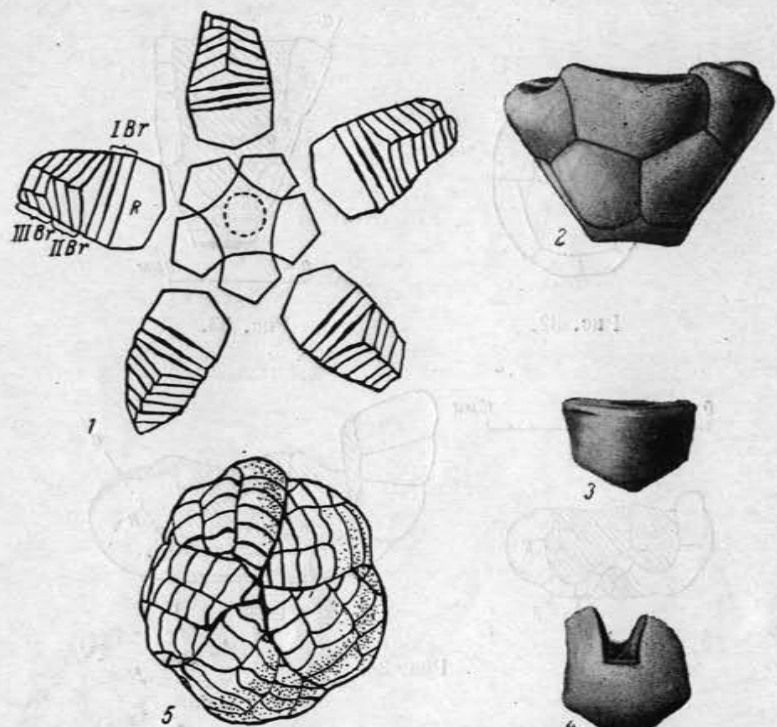


Рис. 37.

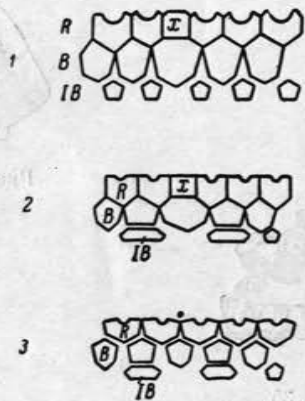


Рис. 38.

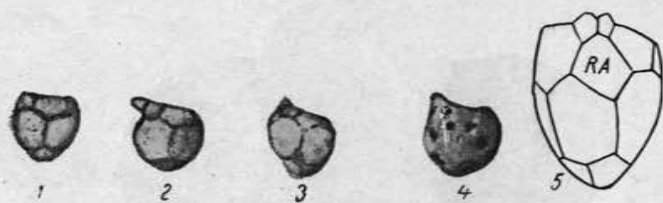


Рис. 39.

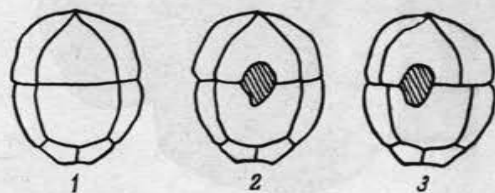


Рис. 40.

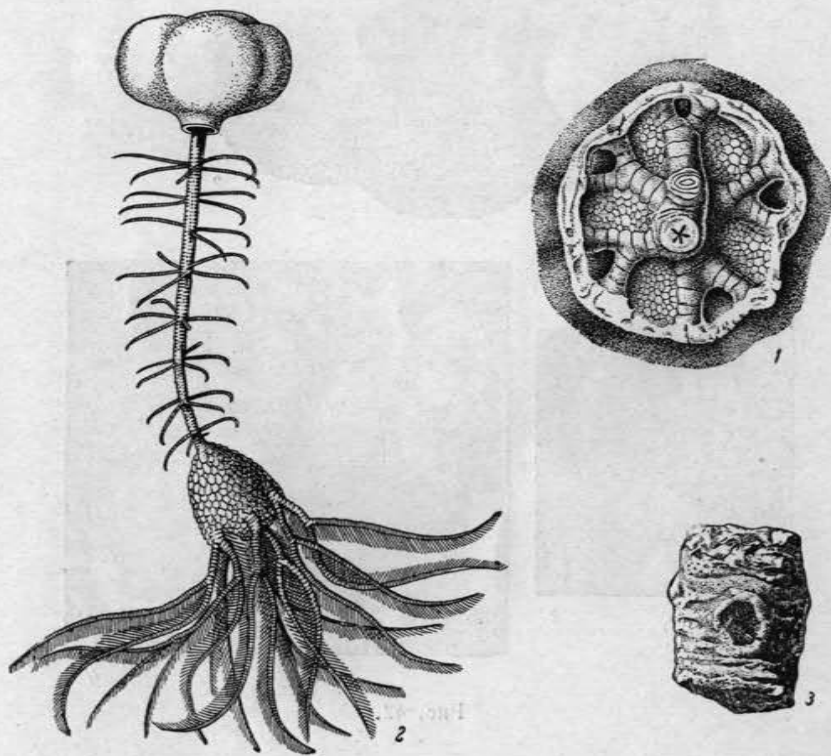
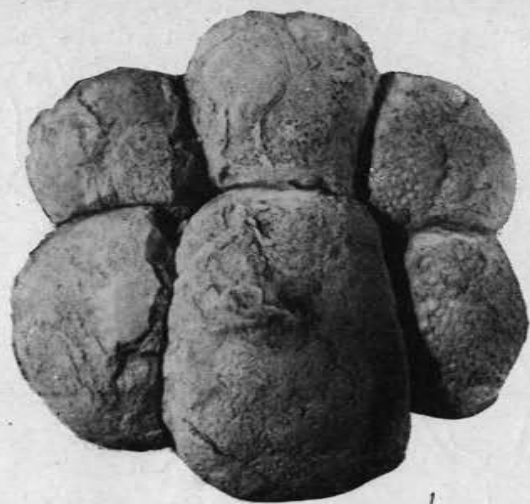
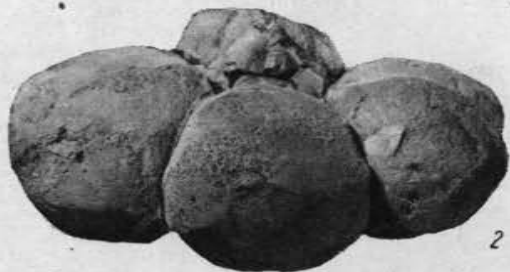


Рис. 41.



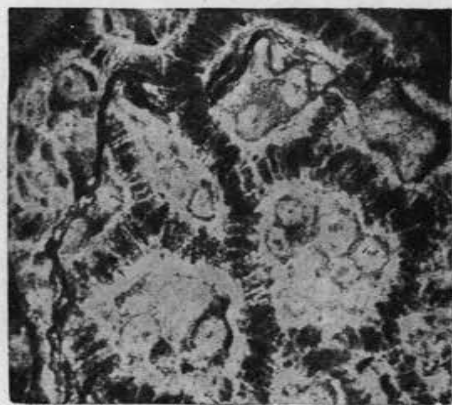
1



2



3



4

Рис. 42.

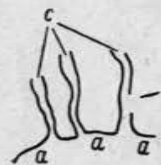
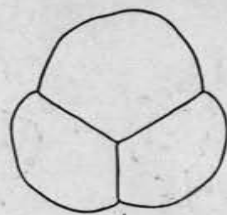
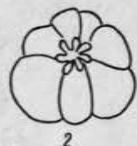


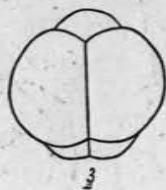
Рис. 43.



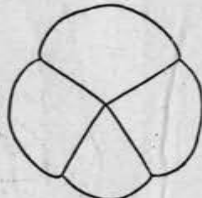
1



2



3

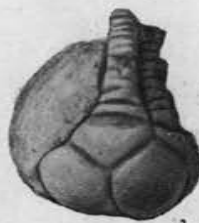


4

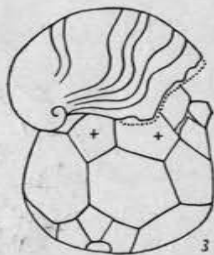
Рис. 44.



1



2



3

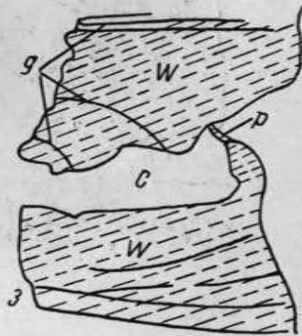
Рис. 45.



1



2



3

Рис. 46.

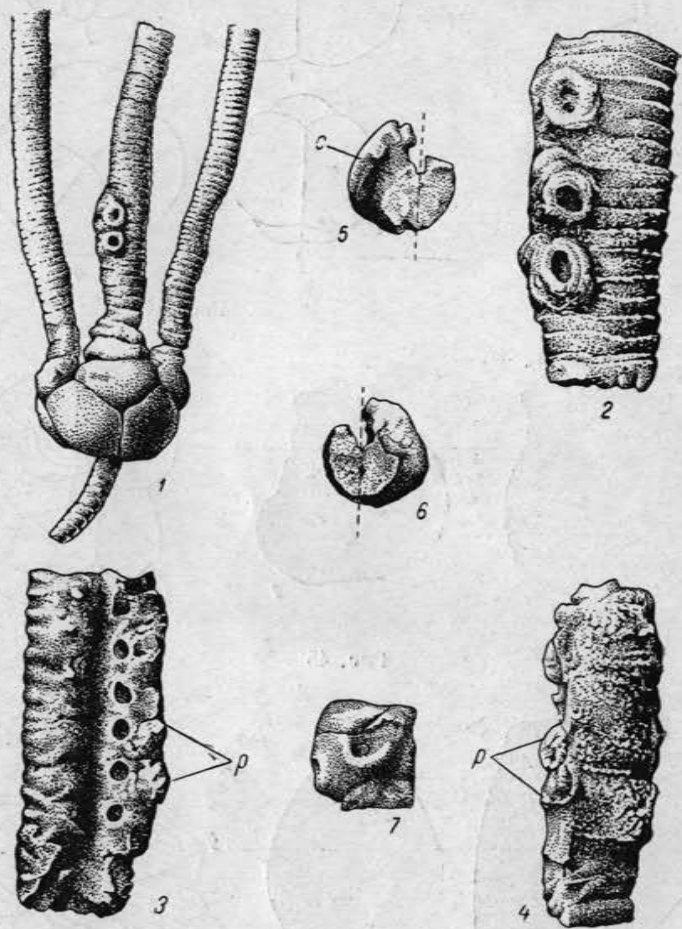


Рис. 47.

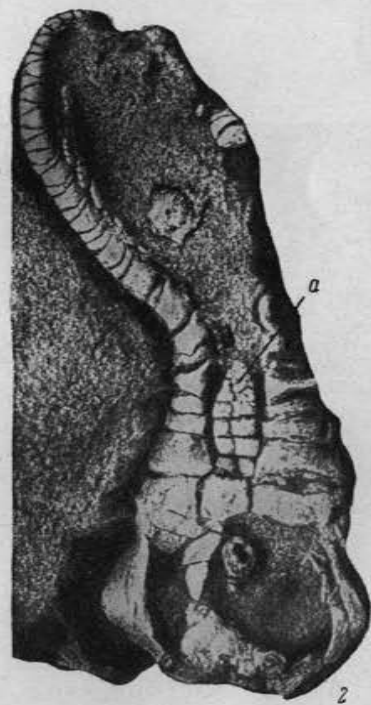


Рис. 48.

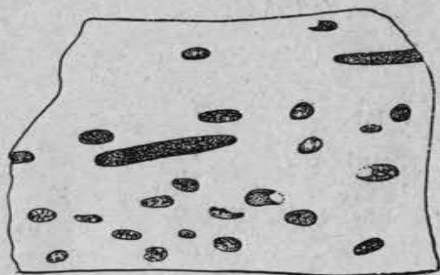


Рис. 49.



Рис. 50.

ЛИТЕРАТУРА

- Брем А. Э. 1941. Жизнь животных, 2. М.
 Брем А. Э. 1948. Жизнь животных, 1. М.
 Введенский Н. Е. (1904). Возбуждение, торможение и наркоз. Полн. собр. соч., 4, Л., 1953.
 Введенский Н. Е. (1906). Возбуждение и торможение в рефлекторном аппарате при стрихнинном отравлении. Полн. собр. соч., 4, Л., 1953.
 Виноградов А. П. 1944. Химический элементарный состав организмов моря. Ч. III. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, 6, 1, М.
 (Войновский-Кригер К. Г.) Vojnovskij-Krieger S. 1928. Zur Morphologie der Tetrakorallen (Rugosa). Ежег. Русск. палеонтол. общ., 7, 99.
 Вологдин А. Г. 1934. Археоптиаты. В кн.: К. Циттель. Основы палеонтологии, ч. I. Л.—М.
 Давыдов К. Н. 1906. По островам Индо-Австралийского архипелага. Изв. Росс. АН, V сер., 25, № 5, 323.
 Дарвин Ч. (1859). Происхождение видов. Сельхозгиз, М.—Л., 1937.
 Добролюбова Т. А. 1948. Изменчивость кораллов филогенетического ряда *Dibunophyllum bipartitum* (McCoy) — *Caninia okensis* Stuck. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 149.
 Догель В. А. 1947а. Курс общей паразитологии. Л.
 Догель В. А. 1947б. Зоология беспозвоночных. М.
 Зернов С. А. 1934. Общая гидробиология. М.—Л.
 Иванов А. П. 1935. Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковского бассейна, ч. 1. *Productidae*.
 Иванова Е. А. 1951. Новые данные по системе продуктид (род *Kurtorginella*). ДАН СССР, 77, № 2, 329.
 Ковалевский В. О. 1875. Остеология двух ископаемых видов из группы копытных. Изв. Общ. любит. антропол. и этногр., 16, вып. 1, 1.
 Марков К. В. 1921. К изучению кораллов кальцеолового горизонта западного склона Урала. Ежег. Русск. палеонтол. общ., 3, 35.
 Милович А. Я. 1912. Вихревая теория направляющего аппарата и камеры турбины. Ее тождество теории форм туманностей и раковин улиток. Бюлл. Политехн. общ., № 1, 1, М.
 Милович А. Я. 1914. Нерабочий изгиб потока жидкости. Бюлл. Политехн. общ., № 10, 485, М.
 Мирчик М. Е. 1935. Некоторые новые данные по изучению спириферового горизонта казанского яруса и развитию групп *Spirifer rugulatus* Kut. и *Spirifer schrenki* Keys. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. геол., 13, вып. 3, 257.
 Наливкин Д. В. 1925. Группа *Spirifer annosofi* Vern. и девон европейской части СССР. Зап. Росс. минер. общ., 54, вып. 2, 267.
 Обручев С. В. 1915. Воронежский девон и группа *Spirifer verneuili* Murch. Зап. Геол. отд. Общ. люб. естеств., антропол., этногр., 5, 21.
 Павлов И. П. (1932). Ответ физиолога психологам. Полн. собр. соч., 3, 2, М.—Л., 1951.

- Сеченов И. М. (1861). Две заключительные лекции о значении так называемых растительных актов в животной жизни. В кн.: И. М. Сеченов, И. П. Павлов и Н. Е. Введенский. Физиология нервной системы, вып. 1. Л.—М., 1952.
- Соболев Д. Н. 1904. Девонские отложения профиля Грегоржовице-Скалы-Влохи. Изв. Варшавск. политехн. инст., вып. 2, 81.
- Солкина Е. Д. 1949. Девонские кораллы *Rugosa* Урала. М.—Л.
- Стойнов А. А. 1915. О некоторых пермских *Brachiopoda* Армении. Тр. Геол. ком., вып. 111.
- (Траутшольд Г. А.) Trautschold H. 1879. Die Kalkbrüche von Mjatschkowa. Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, 14, 101.
- Циттель К. 1934. Основы палеонтологии. М.—Л.
- Черкесов В. Ю. 1935. Нижнесирурийские кораллы Ленинградской области. Зап. Ленингр. горн. инст., 9, вып. 2, 41.
- Чернышев Ф. Н. 1902. Верхнекаменноугольные брахиоподы Урала и Тимана. Тр. Геол. ком., 16, № 2, вып. 1—2.
- Яковлев Н. Н. 1903. Фауна верхней части палеозойских отложений в Донецком бассейне, II. Кораллы. Тр. Геол. ком., вып. 12.
- Яковлев Н. Н. 1904. О морфологии и морфогении кораллов группы *Rugosa*. Изв. СПб. биол. лаб. под ред. П. Ф. Лесгафта, 7, вып. 2, 87.
- Яковлев Н. Н. 1907. О прирастании раковин некоторых *Strophomenacea*: *Meekella*, *Strophalosia*, *Aulosteges*. Изв. Геол. ком., 26, вып. 4, 181.
- Яковлев Н. Н. 1908. Прикрепление брахиопод как основа видов и родов. Тр. Геол. ком., вып. 48.
- Яковлев Н. Н. 1910а. Геологические исследования в Южном Тимане в 1894 и 1909 гг. Изв. Геол. ком., 29, вып. 4, 373.
- Яковлев Н. Н. 1910б. О происхождении характерных особенностей *Rugosa*. Тр. Геол. ком., вып. 66.
- Яковлев Н. Н. 1912а. Материалы по геологии Донецкого бассейна. Тр. Геол. ком., вып. 94.
- Яковлев Н. Н. 1912б. Фауна верхней части палеозойских отложений в Донецком бассейне. Плеченогие. Тр. Геол. ком., вып. 79.
- (Яковлев Н. Н.) (Jakovlev N.). 1913. Biologische Parallelen zwischen den Korallen und Brachiopoden in Bezug auf ihre Veränderlichkeit. Biol. Centralbl., 33, № 9, 560.
- Яковлев Н. Н. 1914. Этюды о кораллах *Rugosa*. Тр. Геол. ком., вып. 96.
- Яковлев Н. Н. 1915. Строение кораллов *Rugosa* и происхождение их характерных особенностей. Изв. Росс. АН, VI сер., 9, № 5, 445.
- Яковлев Н. Н. 1917. Современные задачи палеонтологии и Палеонтологического общества. Ежег. Русск. палеонтол. общ., 1, 1.
- Яковлев Н. Н. 1923. Подвижное и неподвижное прикрепление сидячих животных. Природа, № 1—6, 53.
- Яковлев Н. Н. 1926а. Об аномалиях в строении чашечки морских лилий. Ежег. Русск. палеонтол. общ., 4, 29.
- Яковлев Н. Н. 1926б. Явления паразитизма, комменсализма и симбиоза у палеозойских беспозвоночных. Ежег. Русск. палеонтол. общ., 4, 113.
- Яковлев Н. Н. 1926в. Фауна иглокожих пермо-карбона из Красноуфимска на Урале, I. Изв. Геол. ком., 45, № 2, 51.
- Яковлев Н. Н. 1927. Фауна иглокожих пермо-карбона из Красноуфимска на Урале, II. Изв. Геол. ком., 46, № 3, 181.
- (Яковлев Н. Н.) (Jakovlev N.). 1930. Le genre *Petschoracrinus* et le passage des crinoïdes dicycliques aux crinoïdes monocycliques. ДАН СССР, сер. А, № 2, 27.
- Яковлев Н. Н. 1933. Планктонный граптолит из Казахстана. Изв. АН СССР, VII сер., № 7, 979.

- Яковлев Н. Н. 1937. О различии кораллов *Rugosa* и *Hexacoralla* и о происхождении их отличительных признаков. Ежег. Всеросс. палеонтол. общ., 11, 41.
- Яковлев Н. Н. 1939а. Заметки о пермских *Pelmatozoa*. ДАН СССР, 24, № 8, 832.
- Яковлев Н. Н. 1939б. Тип Иглокожие. Подтип Стебельчатые иглокожие. В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, 6, Пермская система, 58.
- Яковлев Н. Н. 1939в. Об открытии оригинального паразита каменноугольных морских лилий. ДАН СССР, 22, № 3, 146.
- Яковлев Н. Н. 1941. Морские лилии Главного девонского поля. В кн.: Фауна Главного девонского поля, 1. М., 323.
- Яковлев Н. Н. 1945а. Морфогения кораллов *Rugosa*. Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 3, 360.
- Яковлев Н. Н. 1945б. Первичные факторы в развитии коралловых полипов *Zoantharia*. ДАН СССР, 48, № 6, 460.
- Яковлев Н. Н. 1946а. О находке рода *Wachsmuthicrinus* в России и его происхождении. ДАН СССР, 54, № 3, 263.
- Яковлев Н. Н. 1946б. О факторах морфогенеза. Природа, № 9, 31.
- Яковлев Н. Н. 1947а. Изменения скелетных частей морских лилий вследствие механических факторов. ДАН СССР, 56, № 7, 747.
- Яковлев Н. Н. 1947б. Влияние механических условий на строение морских лилий. Природа, № 11, 41.
- Яковлев Н. Н. 1948а. О «червяковых» известняках. Изв. АН СССР, сер. геол., № 2, 121.
- Яковлев Н. Н. 1948б. О прикреплении кораллов *Tetracoralla* и значении его как родового признака. ДАН СССР, 63, № 6, 737.
- Яковлев Н. Н. 1949. Происхождение рода *Indocrinus* от *Ulocrinus* и факторы эволюции. ДАН СССР, 67, № 5, 897.
- Яковлев Н. Н. 1952а. Организм и среда. (На палеонтологическом материале). Журн. общ. биол., 13, № 2, 143.
- Яковлев Н. Н. 1952б. Саморегулирование и формообразование у морских лилий. ДАН СССР, 86, № 4, 827.
- Яковлев Н. Н. 1952в. О некоторых особенностях брахиопод пермских рифов и об изменении глубинного местобитания брахиопод в течение геологических периодов. ДАН СССР, 87, № 2, 281.
- Яковлев Н. Н. 1959. О параллелизме в эволюции организмов и его значении для систематики. В кн.: Вопр. палеобиол. и биостратигр. (Тр. II сессии Всес. палеонтол. общ.), 18, М.
- Яковлев Н. Н. 1960. Планктон — основа развития морской фауны. Природа, № 1, 107.
- Яковлев Н. Н. и А. П. Иванов. 1956. Морские лилии и blastoiden каменноугольных и пермских отложений СССР. Тр. Всес. геол. инст., М.
- Abel O. 1920. Lehrbuch der Paläozoologie. Jena.
- Austin T. and T. Austin. 1843. Monograph on recent and fossil Crinoidea. London and Bristol.
- Barrande S. 1899. Système silurien du Centre de la Bohême, 7, 1.
- Bassler R. G. 1937. The paleozoic *Rugosa* family *Palaocyclidae*. J. paleontol., 11, № 3.
- Bassler R. R. and M. W. Moodey. 1943. Bibliographic and faunal index of Paleozoic *pelmatozoan* echinoderms. Geol. soc. Amer., spec. papers, № 45, Baltimore.
- Bather F. A. 1900. The Crinoidea. В кн.: Ray Lankester. A treatise on zoology, 3. London.
- Bather F. A. 1928. The fossil and its environment. Quart. Geol. soc., London, 84, 2.

- Borradaile L. A. and F. A. Potts. 1936. The Invertebrata. New York—Cambridge.
- Broocks W. K. 1899. The foundations of Zoology. New York.
- Condra G. E. and M. K. Elias. 1944. Study and revision of Archimedes (Hall.). Baltimore.
- Cowper Reed F. R. 1906. Lower palaeozoic fossils of the Northern Shan States, Burma. *Paleontol. Indica*, 11, 3.
- Cuénot L. 1948. В кн.: P. Grassé. *Traité de Zoologie*, 11, Paris.
- Dacqué E. 1921. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin.
- Duerden J. E. 1902. Relationships of the Rugosa (Tetracoralla) to the living Zoantheae. *John Hopkins univ. circ.*, 21.
- Ehrenberg K. 1926. Zur Frage der biologischen Deutung der (Camarocrinus) Wurzeln (Lobolithen) von Scyphocrinus. *Paläontol. Zeitschr.*, 8, H. 3.
- Faurot L. 1909. Affinités des tétracoralliaires et des hexacoralliaires. *Annales paléontol.*, 4, f. 3.
- Fischer P. 1887. *Manuel de Conchyliologie* . . . , 1, Paris.
- Gardiner J. S. 1906. Madreporaria. P. 1, 2. В кн.: The fauna and geography of the Maldive and Laccadive archipelagoes. Cambridge.
- Gerth H. 1921. Die Anthozoen der Dyas von Timor. В кн.: *Paläontologie von Timor*. IX Lief. Stuttgart.
- Goette A. 1902. *Lehrbuch der Zoologie*. Leipzig.
- Graff L., von. 1885. Ueber einige Deformitäten an fossilen Crinoiden. *Palaeontographica*, 31, L. 3—4, 183.
- Gravier Ch. 1911. Les récifs de Coraux et les Madréporaires de la baie de Tadjourah (Golfe d'Aden). *Annales Inst. Océanograph.*, Paris, 2, f. 3.
- Haeckel E. 1896. Die Amphorideen und Cistoideen. Berlin.
- Hall J. 1875. The fauna of the Niagara group in Central Indiana. 28 Ann. rep. New York state mus. nat. hist., 71.
- Hall J. and I. M. Clarke. 1892. An introduction to the study of the genera of Paleozoic Brachiopoda. *New York State Geol., Paleontology*. New York—Boston.
- Hill D. 1942. The middle devonian rugose corals of Queensland. II. *Proc. Roy. soc. Queensland*, 53, 229.
- Jaekel O. 1891. Ueber Holopocriniden mit besonderer Berücksichtigung der Stramberger Formen. *Zeitschr. Deutsch. geol. Ges.*, 43, H. 3.
- Jaekel O. 1904. Ueber sogenannte Lobolithen. *Zeitschr. Deutsch. geol. Gesellsch.*, 56.
- Jaekel O. 1918. Phylogenie und System der Pelmatozoen. *Paläontol. Zeitschr.*, 3.
- Joubin L. 1912. La vie dans les océans. Paris.
- Kellog V. L. 1907. *Darwinism to-day*. New York—London.
- Kirk E. 1940. A redescription of *Lageniocrinus* de Koninck. *Amer. j. sci.*, 238, № 2, 129.
- Koninck L. G. de et H. Le Hon. 1854. Recherches sur les crinoïdes du terrain carbonifère de la Belgique. *Acad. roy. Belgique, Mém.*, 28.
- Lang A. 1888. Ueber den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere. Jena.
- Lang W. D. 1938. Some further consideration on trends in corals. *Proceed. geol. assoc.*, 49, p. 2, 148.
- Laudon L. R. and J. L. Serverson. 1953. New crinoid fauna, Mississippian, Lodgepole formation, Montana. *J. paleontol.*, 27, № 4, 505.
- Meek F. B. and A. H. Worthen. 1866. Contributions to the paleontology of Illinois and other western states. *Philadelphia Acad. nat. sci., Proc.*, 251.

- Metcalf M. M. 1929. Parasites and the aid they give problems of taxonomy, geographical distribution and paleogeography. *Smiths. Miscell. coll.*, 81, 8.
- Moore R. C. and L. R. Laudon. 1943. Evolution and classification of Paleozoic crinoids. *Geol. soc. Amer., spec. papers*, № 46, Baltimore.
- Muller S. W. 1936. Triassic coral reefs in Nevada. *Amer. j. sci.*, 5, ser., 31, № 183, 202.
- Neumayr M. 1889. Die Stämme des Thierreiches. *Wirbellose Thiere*, 1, Wien und Prag.
- Nopsca F. 1926. Heredity and Evolution. *Proc. Zool. soc. London*, p. 1, 663.
- Oehlert D. P. 1887. Brachiopodes. В кн.: P. Fischer. *Manuel de conchyliologie* . . . , 1, Paris.
- Pace S. 1901. On the corallum of Turbinaria. *Linn. soc. j. zool.*, 28, 358.
- Paeckelmann W. 1932. Brachiopoda. (Paläontologie). В кн.: *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*. Jena, 201.
- Pirlot P. L. 1949. Tendances actuelles en paléontologie des vertébrés. *Revue générale des sciences pures et appliquées*, 56, № 11—12, 258.
- Pivetau J. 1953. *Traité de Paléontologie*, 3, Paris.
- Raymond P. E. 1947. *Prehistoric life*. Cambridge.
- Saville-Kent W. 1893. The great Barrier Reef of Australia. London.
- Schellwien E. 1900. Die Fauna der Trogkofelschichten in den Karischen Alpen und den Karawanken. I Theil: Die Brachiopoden. *Abh. K.-K. geol. Reichsanst.*, Wien, 16, H. 1.
- Schindewolf O. 1930. Ueber die Symmetrieverhältnisse der Steinkorallen. *Paläontol. Zeitschr.*, 12.
- Schuchert Ch. 1897. A synopsis of American fossil Brachiopoda. *Bull. of the U. S. geol. survey*, № 87, 84.
- Schuchert Ch. 1904. On siluric and devonic Cystoidea and Camarocrinus. *Smiths. Misc. coll. (Quart. iss.)*, 47, p. 2.
- Semper M. 1912. Ueber Artenbildung durch pseudospontane Evolution. *Centralbl. Mineral., Geol., Paläontol.*, 145.
- Simroth H. 1907. *Abriß der Biologie der Tiere*. Leipzig.
- Smith S. and Lang W. D. 1930. Descriptions of the type-specimens of some Carboniferous corals of the genera «Diphyphyllum», «Stylastraea», *Aulophyllum* and *Chaetetes*. *Ann. Mag. nat. hist.*, ser. 10, 5, 178.
- Springer F. 1917. On the Crinoid genus *Scyphocrinus* and its bulbous root *Camarocrinus*. *Smiths. inst. publ.*, 2440.
- Springer F. 1926. Unusual forms of fossil crinoids. Washington.
- Taylor T. G. *Archaeocyathinae from the Cambrian of South Australia*. *Mem. Roy. soc. South Australia*, 2, pt. 2.
- Teichert C. 1954. A new permian crinoid from Western Australia. *J. paleontol.*, 28, № 1.
- Termier H. 1936. *Études sur le Maroc central et le Moyen Atlas septentrional*, 3, Paris.
- Thomas I. 1914. The british Carboniferous Orthothetinae. *Mem. Geol. surv. Great Britain, paleontol.*, 1, pt. 4, 236.
- Trueman A. E. 1922. The use of *Gryphaea* in the correlation of the lower Lias. *Geol. mag.*, 59, 6, 256.
- Trueman A. E. 1940. The meaning of orthogenesis. *Trans. Geol. soc. Glasgow*, 20, p. 1, 77.
- Twenhofel W. H. and R. R. Shrock. 1935. *Invertebrate Paleontology*. New York and London.
- Vaughan Th. W. 1919. Fossil corals from Central America, Cuba and Porto Rico with an account of the Amer. tertiary, pleistocene and recent coral reefs. *Smiths. inst. U. S. nat. mus. bull.*, 103.
- Waagen W. 1882. Salt Range fossils. 1. *Paleontologia Indica*, ser. 13, *Mem. geol. surv. East India*.

- Waagen W. et J. Jahn 1899. Système silurien du centre de la Bohême. Famille des crinoïdes. Prague, 7, pt. 2.
- Wachsmuth C. and F. Springer. 1886. Revision of the Palaeocrinoidea. Pt. 3, sec. 2. Philadelphia Acad. nat. sci., Proc., 64.
- Wachsmuth C. and F. Springer. 1897. North American Crinoidea Camerata. Mem. Mus. Harvard, 20 and 21.
- Walcott Ch. D. 1899. Pre-Cambrian fossiliferous formations. Bull. Geol. soc. America, 10, 199.
- Walcott Ch. D. 1914. Pre-Cambrian Algonkian algal flora. Smithsonian Misc. Coll., 64, № 2, 77.
- Wanner J. 1916. Die permischen Echinodermen von Timor. I. Paläontologie von Timor. Lief. 6, Abh. 11, Stuttgart.
- Wanner J. (1921). Die permischen Krinoiden von Timor. II. Gravenhage, 1924.
- Wanner J. 1931. Neue Beiträge zur Kenntnis der permischen Echinodermen von Timor. V. Poteriocrinidae. Dienst van den Mijnbouw in Nederlandsch-Indië. Wetenschapp. Mededeel., № 16.
- Weissermel W. 1927. Die Umbildung der Rugosen in Hexakorallen. Berlin.
- Weller M. 1930. A group of larviform crinoids from lower Pennsylvanian strata of the Eastern Interior Basin. Urbana, Illinois.
- Wright J. 1927. Some variations in Ulocrinus and Hydreionocrinus. Geol. magaz., 64, № 758, 353.
- Wood-Jones F. 1910. Corals and atolls. London.
- Zittel K. 1895. Grundzüge der Palaeontologie. München.

СПИСОК РАБОТ Н. Н. ЯКОВЛЕВА ПО ВОПРОСАМ
ПАЛЕОЭКОЛОГИИ

1903. Фауна верхней части палеозойских отложений в Донецком бассейне. II. Кораллы. Тр. Геол. ком., вып. 12, СПб., 16 стр.
1904. О морфологии и морфогении кораллов группы Rugosa. Изв. СПб. биол. лаб. под ред. П. Ф. Лесгафта, 7, вып. 2, 87—101.
1907. О прирастании раковины некоторых Strophomenacea (Meekella, Strophalosia, Aulosteges). Изв. Геол. ком., 26, вып. 4, 181—202.
1908. Прикрепление брахиопод как основа видов и родов. Тр. Геол. ком., вып. 48, СПб., 32 стр.
1910. О происхождении характерных особенностей Rugosa. Тр. Геол. ком., вып. 66, СПб., 16 стр.
1911. Существуют ли коралловые рифы в палеозое? Изв. Геол. ком., 30, № 201, 847—857.
1912. Фауна верхней части палеозойских отложений в Донецком бассейне. III. Плеченогие. Тр. Геол. ком., вып. 79, СПб., 41 стр.
1913. О некоторых результатах новейших исследований коралловых рифов Индийского океана и Красного моря. Изв. Геол. ком., 32, № 2, 251—274.
1913. Biologische Parallelen zwischen den Korallen und Brachiopoden in Bezug auf ihre Veränderlichkeit. Biol. Centralbl., 33, № 9, 560—564.
1914. (Исследование современных коралловых рифов в Порт-Судане в начале 1913 г.). Изв. Геол. ком., 33, № 2, 172. (Отчет).
1914. Этюды о кораллах Rugosa. Тр. Геол. ком., вып. 96, СПб., 33 стр.
1915. Строение кораллов Rugosa и происхождение их характерных особенностей. Изв. Росс. АН, VI сер., 9, № 5, 445—455.
1917. Современные задачи палеонтологии и Палеонтологического общества. Ежег. Русск. палеонтол. общ., 1, 1—12.
1917. On the organization of the Rugose corals and the origin of their characteristic peculiarities. Geol. magaz., London, dec. VI, 4, № 3, 108—115.
1920. О превращении Chonetes в Productella. Изв. Росс. АН, VI, сер., 14, 261—266.
1920. К вопросу о первичных факторах в морфогенезе позвоночного столба. Тр. Петрогр. общ. естествоисп., 50, вып. 1, 1—10.
1921. О некоторых работах последнего десятилетия по брахиоподам. Ежег. Русск. палеонтол. общ., 3, 113—126.
1922. Die Wandlungen der Anheftung bei verschiedenen Gruppen der Meerestiere. Naturwiss. Wochenschrift, Jena, 21, № 44, 603—607.
1922. Вымирание животных и растений и его причины по данным геологии. Изв. Геол. ком., 41, № 1, 17—31.
1922. Ueber den Commensalismus der paläozoischen Gastropoden der Gattung Platyceras mit den Crinoiden. Zool. Anzeiger, Leipzig, 54, № 11—13, 291—294.
1922. Ueber den Parasitismus der Würmer Myzostomidae auf den paläozoischen Crinoiden. Zool. Anzeiger, Leipzig, 54, № 11—13, 287—291.

22. 1923. Подвижное и неподвижное прикрепление сидящих животных. Природа, № 1—6, 53—60.
23. 1926. (Изучение фауны морских лилий из пермо-карбона Красноуфимска). Изв. Геол. ком., 45, № 4, стр. 444 (Отчет).
24. 1926. Об аномалиях в строении чашечки морских лилий. Ежег. Русск. палеонтол. общ., 4, 29—31.
25. 1926. Различные объяснения двусторонней симметрии кораллов Rugosa. Зап. Горн. инст., 7, № 1, 27—33.
26. 1926. Фауна безруких лилий и лилий с неполным числом рук в пермо-карбоне Урала. Вестн. Геол. ком., № 2, 2—2.
27. 1926. Фауна иглокожих пермо-карбона из Красноуфимска на Урале. I. Изв. Геол. ком., 14, № 2, 51—58.
28. 1926. Different explanations of the bilateral symmetry in the Rugose corals. Geol. mag., London, 63, № 6, 264—268.
29. 1926. The probable way of the descent of the genus Productella from the genus Chonetes. Ежег. Русск. палеонтол. общ., 4, 21—22.
30. 1926. Явления паразитизма, комменсализма и симбиоза у палеозойских беспозвоночных. Ежег. Русск. палеонтол. общ., 4, 113—124.
31. 1927. Фауна иглокожих пермо-карбона из Красноуфимска на Урале. II. Изв. Геол. ком., 46, № 3, 181—193.
32. 1928. Два новых рода морских лилий (Poteriocrinidae) из верхнепалеозойских отложений Печорского края. Тр. Геол. муз. АН СССР, Л., 3, 1—8.
33. 1928. Sur l'évolution discontinue chez les brachiopodes et les échinodermes et l'irréversibilité de l'évolution chez les premiers. Palaeobiologica, Wien und Leipzig, 1, 371—376.
34. 1928. Sur la tératologie et la morphogénie des crinoïdes abrachiates. ДАН СССР, сер. А, № 16—17, 313—315.
35. 1930. Фауна иглокожих пермо-карбона из Красноуфимска на Урале. III. Изв. Геол. ком., 49, № 8, 95—104.
36. 1930. Le genre Petchoracrinus et le passage des crinoïdes dicycliques aux crinoïdes monocycliques. ДАН СССР, сер. А, № 2, 27—29.
37. 1932. Ueber die Symmetrieverhältnisse der Steinkorallen. Centralbl. Min., Geol., Paläont., Stuttgart. Abt. B., № 3, 179—191.
38. 1933. Планктонный граптолит из Казахстана. Изв. АН СССР, сер. VII, № 7, 979—981.
39. 1937. Новые данные к познанию рода Petchoracrinus Yakovl. Ежег. Всеросс. палеонтол. общ., 11, 129—132.
40. 1937. Sur la différence entre les coraux Rugosa et Hexacoralla et sur l'origine de leurs caractères distinctifs. Ежег. Всеросс. палеонтол. общ., 11, 41—48.
41. 1937. Учебник палеонтологии. Изд. 5, Л.—М., 512 стр.
42. 1937. Фауна иглокожих пермо-карбона из Красноуфимска на Урале. IV. Ежег. Всеросс. палеонтол. общ., 11, стр. 7—11.
43. 1939. Об открытии оригинального паразита каменноугольных морских лилий. ДАН СССР, 22, № 3, 146—148.
44. 1939. Тип Иглокожие. Подтип Стебельчатые иглокожие. В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, 6. Пермская система. Л.—М., 58—63.
45. 1944. Новое о строении и дыхательной функции анального мешка морских лилий. ДАН СССР, 44, № 3, 126—127.
46. 1945. Морфогения кораллов Rugosa. Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 3, 360—366.
47. 1945. О мшанковых и криноидных рифах пермского периода на Урале. ДАН СССР, 48, № 5, 374—376.
48. 1945. Первичные факторы в развитии коралловых полипов Zoantharia. ДАН СССР, 48, № 6, 460—463.
49. 1946. О факторах морфогенеза. Природа, № 9, 31—38.
50. 1946. Об атактистических явлениях неотении у морских лилий. ДАН СССР, 51, № 3, 225—227.
51. 1947. Влияние механических условий на строение морских лилий. Природа, № 11, 41—47.
52. 1947. Изменения скелетных частей морских лилий вследствие механических факторов. ДАН СССР, 56, № 7, 747—749.
53. 1948. О прикреплении кораллов Tetracoralla и о значении его как родового признака. ДАН СССР, 63, № 6, стр. 737—740.
54. 1948. О «червяковых» известняках. Изв. АН СССР, сер. геол., № 2, 121—123.
55. 1949. Еще одна категория влияния механических условий на строение морских лилий. ДАН СССР, 66, № 2, 265—267.
56. 1949. Происхождение рода Indocrinus от Ulocrinus и факторы эволюции. ДАН СССР, 67, № 5, 897—900.
57. 1950. О типах скульптуры чашечки морских лилий, их происхождении и назначении. ДАН СССР, 70, № 1, 93—96.
58. 1951. Возникновение однорукости у морских лилий. ДАН СССР, 78, № 3, 577—579.
59. 1952. О некоторых особенностях брахиопод пермских рифов и об изменении глубинного местообитания брахиопод в течение геологических периодов. ДАН СССР, 87, № 2, 281—282.
60. 1952. Организм и среда. (На палеонтологическом материале). Журн. общ. биол., 13, № 2, 143—152.
61. 1952. Саморегулирование и формообразование у морских лилий. ДАН СССР, 86, № 4, 827—828.
62. 1953. О находке лоболитов в СССР и о биологическом значении их. Ежег. Всес. палеонтол. общ., 14, 18—31.
63. 1954. К вопросу о связи между археоциатами и кораллами. ДАН СССР, 94, № 4, 771—773.
64. 1954. О направлении изменения базиса чашечки морских лилий и о причинах этого изменения. ДАН СССР, 99, № 6, 1087—1090.
65. 1956. Морские лилии и бластоидеи каменноугольных и пермских отложений СССР. (Совместно с А. П. Ивановым). Тр. Всес. геол. инст., М., 140 стр.
66. 1956. Организм и среда. М.—Л., 140 стр.
67. 1956. Первая находка морской лилии в кембрии СССР. ДАН СССР, 108, 4, 726—727.
68. 1957. Две линии развития морских лилий кромииокринид в связи с их географическим распространением. В кн.: Вопр. палеобиогеогр. и биостратигр. (Тр. I сессии Всес. палеонтол. общ.), М., 11—14.
69. 1959. О параллелизме в эволюции организмов и о его значении для систематики. В кн.: Вопр. палеобиол. и биостратигр. (Тр. II сессии Всес. палеонтол. общ.), М., 18—24.
70. 1960. Планктон — основа развития морской фауны. Природа, № 1, 107—108.

СО Д Е Р Ж А Н И Е

	Стр.
От редактора первого издания	3
От редактора второго издания	4
П р е д и с л о в и е	7
Организм и среда	12
Подвижное и неподвижное прикрепление сидячих морских животных	29
О превращении <i>Chonetes</i> в <i>Productella</i>	35
О некоторых особенностях брахиопод пермских рифов и об изменении глубины местообитания брахиопод в море в течение геологиче- ских периодов	40
О некоторых результатах исследований коралловых рифов Индийского океана и Красного моря	42
О факторах морфогенеза	51
О связи между археоциатами и кораллами	61
О параллелизме в эволюции организмов и о его значении для систе- матики	64
Влияние механических условий на строение морских лилий	72
Еще одна категория влияния механических условий на строение мор- ских лилий	79
О направлении изменения базиса чашечки морских лилий и о причинах этого изменения	82
Происхождение рода <i>Indocrinus</i> от <i>Ureocrinus</i> и факторы эволюции	86
О тератологии и морфогении безруких морских лилий	90
Саморегулирование и формообразование у морских лилий	92
О находке лоболитов в СССР и о их биологическом значении	94
Симбиоз и паразитизм у морских лилий прошлых геологических пе- риодов	102
Две линии развития морских лилий кромнокринид в связи с их геогра- фическим распространением	109
О «червяковых» известняках	112
Планктон — основа развития морской фауны	115
Подписи к рисункам	119
Л и т е р а т у р а	139
Список работ Н. Н. Яковлева по вопросам палеоэкологии	145