

Член-корреспондент АН СССР Н. Н. ЯКОВЛЕВ

О ТИПАХ СКУЛЬПТУРЫ ЧАШЕЧКИ МОРСКИХ ЛИЛИЙ, ИХ ПРОИСХОЖДЕНИИ И НАЗНАЧЕНИИ

Вопросом, означенным заглавием этой статьи, занимался уже Отто Иекель. Этот талантливый исследователь, много сделавший для выяснения эволюции *Pelmatozoa*, рассматривает в своей работе «*Beiträge zur Kenntniss der paläozoischen Crinoiden Deutschlands*»⁽⁸⁾ различия в скульптуре в главе о влиянии местопребывания на общий характер скелета чашечки морских лилий. Иекель был первым, занявшимся вопросом о скульптуре. Он усматривает в скульптуре табличек чашечки, в орнаментации их, с одной стороны, влияние механических воздействий на чашечку — влияний, исходящих от рук и их движений, с другой стороны, он придает значение большему или меньшему содержанию извести в морской воде. Рассмотрим воззрения Иекеля, внося дополнения и изменения.

Радиальная скульптура. На поверхности чашечки, на табличках ее очень часто находятся ребрышки (рис. 1, I, см. вклейку к стр. 96), корреспондирующие с ребрышками соседних табличек по своему направлению и, несомненно, соответствующие напряжениям в чашечке (рис. 2), которые существенно обусловлены давлением рук и могут быть подходяще названы, по Иекелю, ребрышками напряжения (*Spannleisten*). Эти ребрышки направлены перпендикулярно к сторонам многоугольных табличек, пучками, исходящими от центра табличек и расположенными по отношению к этому центру радиально, хотя в отдельных пучках ребрышки параллельны между собою, так как они перпендикулярны к той или другой из сторон многоугольной таблички. Это напоминает поровые ромбы цистоидей. При образовании такой скульптуры сказывается, вероятно, принцип экономии строительного материала. Отложение извести в стенке в этом случае происходит с промежутками. Скульптуры этого рода, по Иекелю, можно назвать *п о з и т и в н ы м и*. Если известь имеется в избытке, говорит Иекель, то получаютя выросты на поверхности табличек, но получающийся при этом орнамент, считает Иекель, не находится в связи с напряжениями, существующими в организме; такими скульптурами являются грануляции, образования зернышек и бугорков, реже периферические или концентрические сильно выступающие ребра, соответствующие линиям нарастания табличек. С этим мнением Иекеля можно согласиться в отношении такой неправильной скульптуры, как, например, у *Hexacrinus* и *Rhipidocrinus* из девона Эйфеля.

Надо сказать, однако, что образование бугорков происходит иногда путем распада на них радиальных ребрышек напряжения (рис. 1, II, III). В этом можно видеть дальнейшее соблюдение принципа экономии. Бугорки тоже полезны в отношении прочности табличек — не в отношении внутренних напряжений, исходящих от самого животного, но в от-

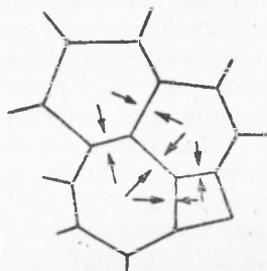


Рис. 2

ношении внешних, удара извне. Значение бугорков в этих случаях подобно значению кнопок и бляшек, насаживавшихся прежде на воинские щиты. Сила удара или внешнего давления при этом рассеивается и меньше становится опасность поломки щита. Если приписывать образование бугорков просто избытку извести в окружающей среде, то почему бы ей в этих случаях не отлагаться равномерно на всей поверхности стенки? Наконец, бугорки утрачивают расположение рядами по направлению бывших ребрышек; на рис. 1, III следы рядового расположения бугорков сохранились лишь у шва между двумя нижними табличками.

При недостатке извести, говорит Иекель, возникает негативная скульптура, не вследствие повышения ею рельефа чашечки, а вследствие понижения его местами, с оставлением промежутков, оказывающихся вследствие этого как бы повышенными в общем рельефе. Как хороший пример негативного развития скульптуры можно указать установленный мною генетический ряд *Ulocrinus* — *Hemiindocrinus* — *Proindocrinus* — *Indocrinus* ⁽³⁾, два последние члена которого, имеющие скульптуру, найдены: первый в нижней перми Урала, последний в верхней перми Тимора. У *Proindocrinus* и некоторых *Indocrinus*, по сравнению с их прародителем *Hemiindocrinus*, происходит уменьшение толщины табличек в промежутках между лучами, в которых сохраняется нормальная толщина табличек, лучами, идущими поодиночке от центра табличек перпендикулярно к каждой из сторон (рис. 1, IV). У *Indocrinus* (рис. 1, V) бывают не только такие лучи, но и ребра, по обеим сторонам их расположенные.

Находится ли такая скульптура в связи с меньшим содержанием извести в морской воде или нет? Возможно, что находится, так как на Урале вмещающая порода — мергель; такое изменение табличек чашечки, можно думать, сообщает им новое физиологическое применение и, может быть, суть в этом применении, а не в содержании извести. *Ulocrinus*, *Hemiindocrinus*, *Proindocrinus* и некоторые более примитивные *Indocrinus* имеют одинаковые размеры, одинаковую общую форму чашечки, близкую к эллипсоидальной, и перистомальное поле, расположенное под углом к продольной оси чашечки, так что уклон идет от задней стороны чашечки с редуцированным анальным хоботком к передней стороне. Подобный уклон наблюдается и у других родов лилий в пермской фауне Урала, Тимора и Сицилии, несомненно, направлен навстречу течению воды и создает этим лучшие условия для уловления добычи, тем более необходимые, что часть рук (две из пяти) у *Proindocrinus* и *Indocrinus* атрофируется вследствие неблагоприятного положения их к направлению морского течения. При этом уклоне животное получало все-таки довольно пищи, несмотря на сокращение числа рук. Сокращение числа рук, однако, было невыгодно в том отношении, что имело последствием уменьшение количества воды, протекающей по ним и доставляющей кислород, необходимый для дыхания. Животное компенсировало этот недостаток тем, что путем саморегуляции и скачкового изменения развило такое приспособление, что из *Hemiindocrinus*, у которого уже имеется уклон перистомального поля, а поверхность чашечки гладкая, в то же геологическое время развились *Proindocrinus* с утонченными промежутками между лучами поверхности табличек чашечки (как на рис. 1, IV). *Proindocrinus* встречается вместе с *Hemiindocrinus* в тех же слоях, в тех же местонахождениях, но в небольшом количестве, тогда как *Hemiindocrinus* встречается в очень большом. Это и свидетельствует о быстром, скачковом превращении лилий первого рода в лилий последнего рода.

Как сказано, промежутки между лучами у *Proindocrinus* очень тонки — в 0,5 мм, тогда как в лучах толщина таблички 2 мм. То же и у *Indocrinus*, относительно которого Ваннер говорит, что в промежутках

между лучами табличка просвечивает⁽¹⁰⁾. Кроме того, как видно по разрезам (очевидно, прозрачным шлифам), сделанным Ваннером (его рисунки *Indocrinus crassus* в тексте), микроструктура сетчатого строения табличек такова, что петли сетки различимы невооруженным глазом, т. е. необыкновенно велики; эти петли при жизни лилии были заполнены мягкой тканью, дающей возможность диффузии кислорода, находящегося в морской воде, внутрь чашечки, причем он служит для процесса окисления, дыхания. Это кожное дыхание. Это тем более вероятно, что у иглокожих вообще нет органов, предназначенных специально для дыхания⁽⁷⁾. У лилий поглощение кислорода происходит поверхностью амбулякральных желобков, по которым морская вода гонится ко рту, принося пищу, у морских звезд поглощение кислорода происходит, главным образом, поверхностью мягких амбулякральных ножек, являющихся собственно органами движения подвижных звезд, а кроме того, дыхательный обмен происходит у звезд посредством кожных сосочков, расположенных на верхней аборальной поверхности тела. Дыхание этими сосочками есть процесс, близкий к дыханию мягкой тканью, заполняющей петли сетки у вышерассмотренных лилий; недостает лишь того, чтобы ткань образовала выступы, сосочки на поверхности чашечки. Последнее было бы неудобно у лилий — животных, прикрепленных к месту пребывания; выступы могли бы быть легко обгладываемы различными животными.

Предположение о том, что у *Indocrinus* истончение табличек чашечки служило для целей дыхания, было, хотя и бегло, высказано мною еще в 1926 г.⁽¹⁾ Я еще более уверился в этом, устанавливая ряд *Ulocrinus* — *Indocrinus*, узнав, что даже у *Ulocrinus*, с 5 руками, они слабо развиты. Как выше сказано, у многих тиморских *Indocrinus* рядом с лучами, идущими от центра, имеются параллельные им ребра с углубленными промежутками между ними. Это создает прочность таблички на всей ее поверхности, тогда как у *Proindocrinus* и *Indocrinus* с одиночными лучами таблички настолько непрочны, что при распаде чашечки на отдельные таблички, ее составляющие и отдельно встречаемые, в них никогда не сохраняются промежутки между лучами; они разрушаются, выкрашиваются.

О сокращении числа рук, о том, какие именно атрофируются и почему именно эти, я писал в предыдущей статье⁽³⁾. Перейдем к рассмотрению скульптуры другого типа, концентрической, о которой Иекель только упоминает.

Концентрическая скульптура. Укажу на существование ее в двух случаях, всегда на вогнутом основании чашечки. Она имеется у силурийского *Marsipocrinus*, изображенного Шпрингером в его последней большой работе, монографии американских силурийских лилий⁽⁹⁾. Такую скульптуру представляет (рис. 1, VI), хотя и в слабом развитии, прекрасный экземпляр *Cadocrinus timanicus* Yakovl., найденный В. П. Бархатовой летом 1948 г. в нижней перми Северного Тимана. Этот вид установлен мною и описан⁽²⁾ по сборам предшествующего года, но там концентрической скульптуры не наблюдалось.

У рода *Marsipocrinus* скульптура сильно развита в ромбово-радиальном расположении у *M. gosaeformis* (табл. VIII Шпрингера), *M. tenesensis*, *M. striatus* (табл. XIV), а если основание чашечки вдавлено, то на нем появляется концентрическая скульптура (*M. concavus*, наш рис. 1, VII, по Шпрингеру). Концентрическая ребристость, наблюдаемая исключительно на вогнутых основаниях чашечки, несомненно, возникает вследствие действия на основание чашечки давления рук. Действуют, собственно, горизонтальные слагающие давления, как это выведено мною теоретически в статье⁽⁵⁾ о влиянии механических условий на строение чашечки лилий. Горизонтальные слагающие получаются в каждом из радиусов чашечки и в основании чашечки действуют от периферии к

центру, создавая здесь упор между табличками базиса к центру его, результатом чего прежде всего может быть образование концентрических складок, а затем вдавленность основания внутрь. Вероятно, такие складки чаще проявляются в молодых стадиях развития лилии, когда таблички чашечки более тонки, а затем, может быть, исчезают как бесполезные, сохраняясь в виде исключения, каковое представляет изображенный здесь экземпляр *Cadocrinus* 1948 г. Мыслима, наконец, концентрическая скульптура на отдельных табличках чашечки в виде замкнутых кривых, параллельных всему краю их и не переходящих на соседние таблички, как она переходит в основании чашечки *Cadocrinus* или у *Marsipocrinus*. Тогда это просто утолщенные через некоторые промежутки линии нарастания табличек, утолщения, подобные ребрам на раковинах моллюсков.

В последней большой работе о *Pelmatozoa* (1918 г.) Иекель чуть ли не самой первичной формой радиальной скульптуры считает возникающую вследствие радиальной складчатости, выраженной у некоторых силурийских лилий подкласса *Eocrinoidea* отряда *Plicata*, давая рисунок *Polyptychella esthona* nov. gen. nov. sp. Механически складчатость возникает при давлении, перпендикулярном к направлению возникающих складок, и наличие такого давления не представляется возможным усмотреть, так что такая складчатость, может быть, возникла независимо от механических условий как полезная и подхваченная естественным отбором. А полезна она может быть с точки зрения механики как создающая подобие волнистого железа, которое более сопротивляется прогибу, чем гладкое.

В настоящей статье, так же как в предыдущих статьях о влиянии механических условий на строение морских лилий, в случаях возникавших у меня сомнений и недоумений для выяснения их я пользовался содействием профессора механики акад. А. П. Германа, которому выражаю здесь мою благодарность.

Поступило
5 XI 1949

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. Яковлев, Изв. Геол. ком., 45, № 2 (1926). ² Н. Яковлев, Изв. АН СССР, сер. биол., № 1 (1948). ³ Н. Яковлев, ДАН, 67, № 5 (1949). ⁴ Н. Яковлев, Ежегодн. Русск. палеонт. об-ва, 13 (1949). ⁵ Н. Яковлев, ДАН, 57, № 6 (1947). ⁶ J. Barrande, Syst. silur., 7 (1899). ⁷ A. Guéyèsse-Pelissier, Appareils respiratoires de la série animale, 1945. ⁸ O. Jaekel, Paläont. Abh. Dames., N. F., 3 (1895). ⁹ F. Springer, Smiths. Inst. Publ., No. 2871 (1926). ¹⁰ J. Wanner, Perm. Echinod. v. Timor, 1916. ¹¹ J. Wright, Geol. Mag., 64, No. 758 (1927).

Подпись к рис. 1 (на вклейке)

I — таблички чашечки *Scyphocrinus excavatus* Schloth. var. *Schlotheimi* Waagen et Jahn.; *II* — таблички *Sc. excavatus* Schloth. var. *Schlüteri* Waag. et Jahn.; *III* — таблички чашечки *Sc. mariannae* Yakovl., увелич.; *IV* — чашечка *Indocrinus crassus* Wanner, 4:5; *V* — чашечка *I. rimosus* Wanner, $\times 2$; *VI* — часть основания чашечки *Cadocrinus timanicus* Yakovl., 4:5; *VII* — основание чашечки *Marsipocrinus concavus* Springer, 4:5.