

## **АБЕРРАЦИИ В СТРОЕНИИ ЧАШЕЧКИ У КЛАДИДНЫХ МОРСКИХ ЛИЛИЙ ИЗ ПОДМОСКОВНОГО КАМЕННОУГОЛЬНОГО БАССЕЙНА**

**С.В. Рожнов<sup>1</sup>, Г.В. Миранцев<sup>2</sup>**

*Палеонтологический институт им А.А. Борисяка РАН, Москва*

*<sup>1</sup>rozhnov@paleo.ru, <sup>2</sup>gmirantsev@gmail.com*

Изучены aberrации дискретных признаков чашечек и рук у каменноугольных морских лилий Подмоскoвнoгo бассейна, представленные преимущественно в коллекциях Палеонтологического института. Аберрации неравномерно распределены по таксонам, от полного отсутствия в достаточно большой выборке до 10 %. Отдельно рассмотрены aberrации инфрабазального, базального радиального венчиков, анальных табличек и ветвление рук. Показано, что aberrации, затрагивающие один из венчиков, обычно почти не влияют на соседние венчики, за исключением пограничных частей. Это свидетельствует о значительной независимости их формирования друг от друга. Взаимовлияние обычно ограничивается лишь подгонкой в онтогенезе пограничных частей соседних венчиков для полного закрытия чашечки. Тем не менее, в некоторых случаях дистальные части одной из инфрабазальных табличек или проксимальные одной из радиальных внедряются на территорию базального венчика, размыкая его, делая разорванным. Это может свидетельствовать о закладке базального венчика в онтогенезе после инфрабазального и даже радиального не только у таких aberrантных форм, но и, возможно, в ходе нормального онтогенеза. Аберрации в анальной арее связаны, в основном, с изменением числа табличек, расположенных в пределах чашечки, и с местоположением и формой радиальной таблички. В ветвлении рук выявляется двусторонняя симметрия относительно плоскости симметрии, проходящей через радиус А и интеррадиус CD.

*Ключевые слова:* aberrация, асимметрия, изменчивость, морские лилии, карбон, Московская синеклиза.

## ВВЕДЕНИЕ

Аберрантные формы среди современных и ископаемых животных и растений, наиболее яркие формы которых нередко называют монстрами, привлекают внимание многих исследователей. Особенно это касается резких изменений дискретных признаков, так как их изменчивость могла указывать на возможные магистральные эволюционные пути развития, как прошлые, уже осуществившиеся, так и будущие, «ждущие» подходящих условий в окружающей среде. Но главное значение каталогизации «монстров» и изучения особенностей их появления оказалось в понимании морфогенеза сначала в индивидуальном, а затем и в историческом развитии. Это началось с известной сводки У. Бейтсона «Материалы для изучения вариаций», в которой он каталогизировал и описал большое число «монстров» из самых разных таксонов животного мира (Bateson, 1894). В ней были и лягушки с измененным числом позвонков, бабочки с необычным числом или размещением ярких глазков на крыльях, насекомые с ногой на месте антенны, люди с увеличенным числом пальцев на руках или ногах, и многие другие отклонения. Бейтсон разделил все известные ему аберрации на простые, связанные лишь с измененным числом повторяющихся частей, и на гомеотические, когда одни органы или части тела заменены на напоминающие другие. В конце двадцатого века гомеотические мутанты были изучены на молекулярно-генетическом уровне. В результате были выявлены гомеотические гены, формирующие общую структуру тела животного, среди которых наиболее известны Хокс-гены.

Изучение аберраций среди ископаемых форм, особенно у позвоночных и иглокожих, имеет особое значение, так как позволяет выявить некоторые особенности «глубокого» онтогенеза. Примером может служить выявление особенностей онтогенеза позвонков у триасовых амфибий (Шишкин, 1987), доказательство перемещения рта с переднего конца личинки иглокожих на задний у ископаемых морских лилий и эокриноидей (Рожнов, 2012; Rozhnov, 1998). Изучение аберраций у иглокожих имеет свои особые проблемы, так как они могут отражать особенности морфогенеза при переходе от билатерально-асимметричных форм к радиально-симметричным (Rozhnov, 2012) как в онтогенезе, так и в филогенезе. Дискретные аберрации хорошо известны у некоторых пермских бластоидей (Macurda, 1980) и некоторых других пельматозойных иглокожих (Яковлев, 1948). Но наибольшее их число известно у морских лилий, прежде всего, у тех из них, которые встречаются в массовом количестве.

Тело большинства морских лилий состоит из нескольких основных частей: кроны, включающей теку и отходящие от нее руки, стебля, на котором крона держится в толще воды, и прикрепительного образования или цирр, с помощью которых стебель прикрепляется к грунту. Тека морских лилий состоит из чашечки, охватывающей большую часть тела с аборальной сто-

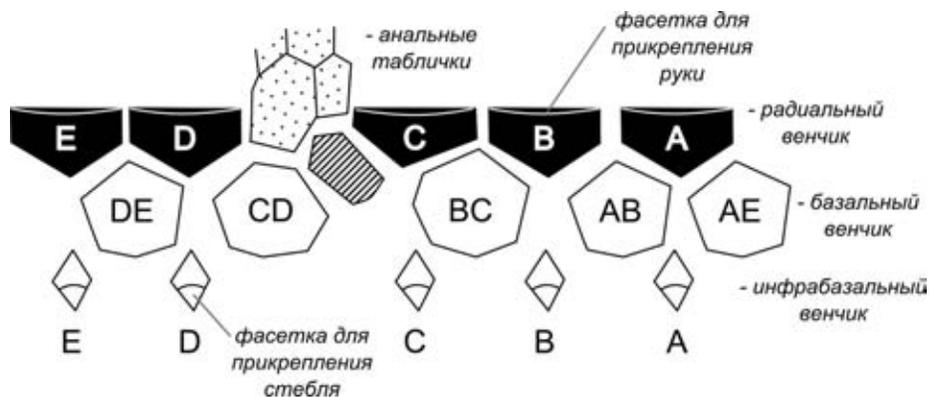


Рис. 1. Схема строения чашечки кладидной морской лилии. Радиальные таблички закрашены черным цветом, радиальная табличка закрашена штриховкой, X-анальные и вышележащие таблички закрашены крапом.

роны, и крышечки (тегмена), прикрывающей тело с оральной стороны. Кроме рук, от теки отходят еще и анальные структуры, в виде анального мешка, руковидного отростка или небольшого выроста на тегмене. Чашечка обычно построена двумя, базальным и радиальным венчиками табличек, у моноциклических форм, или тремя, с дополнительным инфрабазальным венчиком, у дициклических представителей. Для морских лилий, как и большинства радиально-симметричных иглокожих, характерна пятилучевая симметрия. В чашечке эта симметрия выражена в виде пяти почти одинаковых табличек, составляющих каждый венчик. Таблички в соседних венчиках обычно смещены относительно друг друга на 36 градусов, напоминая своим расположением кирпичную кладку. С функциональной точки зрения, это укрепляет чашечку, и теку в целом. При морфогенетическом подходе важно выяснить, было ли такая аранжировка у морских лилий исходной, и, если нет, то как происходило смещение табличек относительно друг друга. Для обозначения положения табличек в теке используется терминология, отражающая венчик, (радиальные, базальные, инфрабазальные) и сектор, в которых находится табличка. Для обозначения каждого из пяти секторов, или как их принято называть радиусы, за основу принимаются обозначения радиальных табличек заглавными латинскими буквами A, B, C, D, E по системе Карпентера: радиальная табличка, расположенная напротив анальной ареи обозначается заглавной латинской буквой A; далее, по часовой стрелке, радиальные таблички и соответствующие им радиусы обозначаются латинскими буквами B, C, D и E (Ubahgs, 1978; рис. 1). Базальные таблички смещены по отношению к радиальным на половину радиуса. Поэтому их положение называют интеррадиальным и обозначают двумя буквами соответствующих двух радиусов, в которых они находятся (AB, BC, CD, DE, EA). Анальная арея расположена в интеррадиусе CD. Инфрабазальные таблички располагаются радиально и обозначаются

теми же буквами, что и радиальные таблички. От каждой из радиальных табличек отходила рука, которая могла последовательно ветвиться несколько раз. Ветвление происходило на особом, с двумя дистальными фасетками, аксиллярном членике. Пятилучевая симметрия чашечки часто нарушается наличием одной или нескольких дополнительных табличек в радиальном венчике. Они расположены в интеррадиусе, который называют анальным, так как на эти таблички опираются структуры анального мешка.

Кроме стандартных отклонений от пятилучевой симметрии, входящих в план строения того или иного таксона, среди морских лилий с различной частотой встречаются нарушения, связанные с изменением путей индивидуального развития отдельной особи. Эти нарушения чаще всего выражены в изменении числа табличек в одном или нескольких венчиках чашечки или изменении величины и формы отдельных табличек. Подобные нарушения известны также в строении рук и стебля. Такие аберрации уверенно отличаются от изменений в скелете, вызванных прижизненным повреждением чашечек и последующим залечиванием травм. Прежде всего, об этом свидетельствует отсутствие каких-либо следов повреждений на скелете. Кроме того, при регенерации в поврежденной части чашечки возникают характерные многочисленные мелкие таблички, прикрывающую травмированную область. Характерная уменьшенная копия рук возникает при регенерации их поврежденной части (Миранцев, 2013).

Различные аберрации в строении морских лилий уже были детально описаны в литературе и в некоторых случаях позволили расширить данные о морфогенезе морских лилий. Например, удалось реконструировать порядок заложения рук и радиальных табличек при анализе отклонений морских лилий от пятилучевой симметрии (Rozhnov, 2002). Находка аберрантных форм у пизокринид (диспаридные морские лилии) позволила выявить происхождение их необычной нижней радиальной таблички (Рожнов, 1981; Rozhnov, 2002). Многие отклонения от пятилучевой симметрии среди морских лилий собраны Ю.А. Арендтом в специальной монографии (Арендт, 1981). Описанию разнообразных аберраций среди палеозойских морских лилий Северной Америки посвящены работы Х. Стримпла по американских каменноугольным морским лилиям (Strimple, 1957; Pabian, Strimple, 1978). Анализ этих аберраций привел авторов к предположению, что большинство аберраций не имеют эволюционного значения и лишь небольшая их часть позволяет наметить общие тенденции дальнейшей эволюции группы. Некоторые интересные аберрации указаны при описании новых таксонов криноидей (Яковлев, 1926; Арендт, 1981, 1997; Арендт, Зубарев, 1993) или при анализе необычных форм (Рожнов, 1983). Изучение аберраций в строении чашечки кладидных морских лилий из Подмосквовного каменноугольного бассейна значительно расширяет данные об отклонениях в индивидуальном развитии ископаемых морских лилий.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Аберрации в строении чашечки и рук морских лилий были выявлены при просмотре коллекций каменноугольных криноидей Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН, Палеонтолого-стратиграфического музея кафедры динамической и исторической геологии СПбГУ (№ 83), а также Берлинского музея естественной истории (БМЕИ). Среди примерно 3 000 экземпляров чашечек было выявлено около 50 aberrantных экземпляров криноидей. Главные типы нарушений фотографировались и зарисовывались в виде детальных схем строения aberrantной чашечки. Выявленные аберрации были классифицированы по типу нарушений строения скелета в каждом таксоне. Для вида *Moscovicrinus multiplex* (Trd.) описаны вариации в ветвлении рук в разных радиусах и выявлены характерные и необычные особенности ветвления. Полученные данные анализировались с морфогенетической точки зрения и сравнивались с известными данными по онтогенезу морских лилий.

Онтогенез современных морских лилий изучен лишь у нескольких форм, преимущественно у бесстебельчатых морских лилий. У большинства ископаемых морских лилий последовательность появления табличек и их перемещений в ходе онтогенеза неизвестны из-за отсутствия находок экземпляров на ранней стадии развития скелета. Исключением являются гипокриниды уникальной сохранности, на которых удалось построить онтогенетические последовательности (Арендт, 1970), а также некоторые диспаридные морские лилии (Sevastopulo, Lane, 1988).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Аберрации в строении чашечки оказались распределены неравномерно, как в процентном отношении, так и в абсолютном числе, среди разных родов морских лилий из каменноугольных отложений Подмосковского бассейна. Больше всего аберраций удалось выявить, прежде всего, у *Belashovicrinus gjelensis* (сем. Agassizocrinidae) и нескольких родов кромиокринид (*Mooreocrinus*, *Cromyocrinus*, *Ulocrinus*; рис. 2). Богатый материал по aberrantивной изменчивости, особенно по роду *Mooreocrinus*, происходит главным образом из отложений неверовской свиты ст. Шиферная. Среди остальных видов из общего списка таксонов морских лилий подмосковного карбона (Миранцев и др., 2012) aberrantных форм не обнаружено, даже при массовом материале. Процентное соотношение aberrantных экземпляров к нормальным различно у разных криноидей. В одной популяции, состоящей более чем из 200 экземпляров неописанных морских лилий (сем. Decadocrinidae), происходящих из т. н. «рыбного слоя» карьера Домодедово (песковская свита) был обнаружен только один aberrantный экземпляр. По-видимому, сходным невысоким уровнем aberrantной изменчивости обладали широко распространенные в низах суворовской свиты

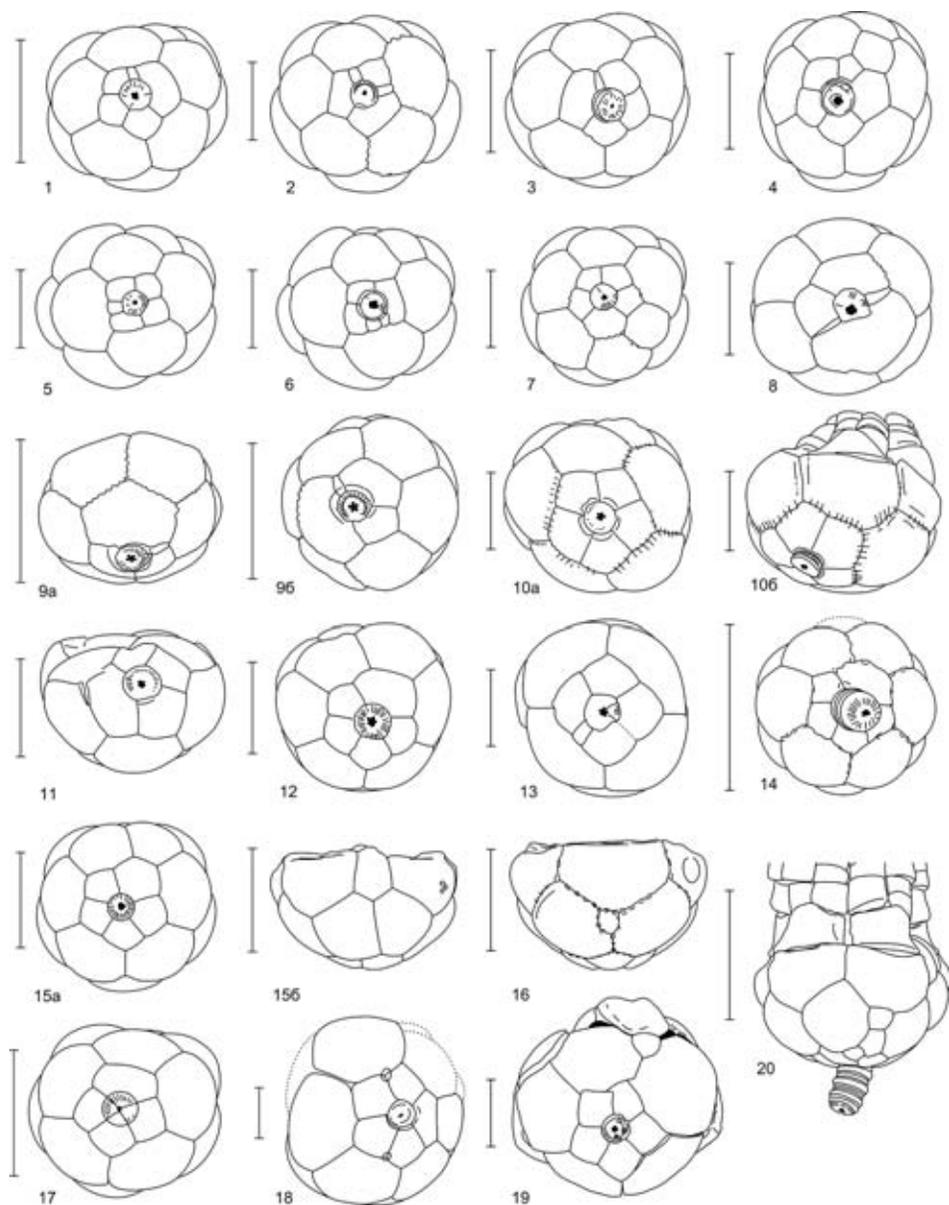


Рис. 2. Аберрантные экземпляры морских лилий семейства Cromyocrinidae из верхнего карбона Подмосковья: *Cromyocrinus simplex* Trautschold (11, 13, 14, 18-19); *Mooreocrinus geminatus* (Trautschold) (1-8, 10, 12, 15-17, 20) и *Ulocrinus neverovoensis* Mirantsev et Rozhnov (9): 1 – экз. ПИН, № 3678/794, чашечка снизу, инфрабазаль С уменьшена, а В увеличена; 2 – экз. ПИН, № 3678/795, чашечка снизу, инфрабазалии В и D уменьшены, а А и Е увеличены; 3 – экз. ПИН, № 3678/455, чашечка снизу, инфрабазаль D уменьшена, а Е увеличена; 4 – экз. ПИН, № 3678/484, чашечка снизу, инфрабазаль С уменьшена, а В увеличена, в базальном венчике шесть табличек, шестая расположена под радианальной табличкой; 5 – экз. ПИН, № 3678/542, чашечка снизу, в базальном венчике четыре таблички (DE либо

морские лилии *Hydriocrinus pusillus* Trd. Из нескольких сотен экземпляров из Мячковских карьеров пока не было обнаружено ни одного аберрантного экземпляра (Ю.А. Арендт, перс. сообщение). Больше всего аберрантных форм (около 10 % от общего числа) встречено у *Belashovicrinus gjelensis* Arendt et Zubarev, 1993 из русавкинской свиты Гжели.

Полученные данные удобно показать, дифференцируя нарушения по их проявлению в разных венчиках, несмотря на то, что нарушения в одном венчике иногда влекли нарушения строения и в других венчиках.

### Инфрабазальный венчик

Всего обнаружено более 20 нарушений стандартного строения инфрабазального венчика. Большая часть нарушений связана с изменением формы некоторых табличек из-за нарушений строения базального венчика. Изменения числа инфрабазальных табличек редки, и известны только случаи уменьшения их числа до четырех у семи экземпляров (рис. 2: 9, 11, 17). Уменьшение числа инфрабазалей происходило, по-видимому, за счет срастания соседних табличек. У экземпляра *Mooreocrinus geminatus* (колл. № 5348; рис. 2: 17) произошло слияние табличек С и D. При этом, как и у нормальных экземпляров, общая форма инфрабазального венчика остается пятиугольной. Отсутствует лишь шов между инфрабазальными С и D, и объединенная табличка занимает точное место этих двух табличек. В четырех случаях «квадратный» инфрабазальный венчик с уменьшенной одной или двумя табличками сочетается с базальным венчиком из четырех

EA отсутствуют), инфрабазаль Е уменьшена; 6 – экз. ПИН, № 3678/797, чашечка снизу, базальная табличка ВС отсутствует, инфрабазали А и В уменьшены, С – увеличена; 7 – экз. ПИН, № 3678/51, чашечка снизу, шесть табличек в базальном венчике, шестая, (? нижняя радиальная) располагается под радиалью В; 8 – экз. ПИН, № 5371 б/н, чашечка снизу, в инфрабазальном венчике четыре таблички (А и В слиты), табличка ?С сильно редуцирована, D увеличена; в базальном венчике четыре таблички – отсутствует базаль АВ; 9 – экз. ПИН, № 5348/591, а – сбоку, со стороны интеррадиуса DE, б – снизу, отсутствует базаль AE, в инфрабазальном венчике четыре таблички: D – редуцирована, С – увеличена, А и Е слиты; 10 – экз. ПИН, № 5348 б/н, а – снизу, б – сбоку, со стороны радиуса А, отсутствует базаль AE, радиаль А контактирует с инфрабазальными табличками А и Е, инфрабазальный венчик несколько увеличен; 11 – экз. ПИН, № 5348 б/н, чашечка снизу, инфрабазали D и Е слиты; 12 – экз. ПИН, № 3678/793, чашечка снизу, в базальном венчике шесть табличек, инфрабазаль С увеличена; 13 – экз. ПИН, № 5348 б/н, чашечка снизу, в базальном венчике четыре таблички (DE либо EA отсутствуют), инфрабазаль Е уменьшена; 14 – экз. ПИН, № 5348 б/н, чашечка снизу, в базальном венчике шесть табличек (шестая расположена под радиальной табличкой), инфрабазаль С увеличена; 15 – экз. ПИН, № 5348 б/н, чашечка, а – вид снизу, б – вид сбоку, со стороны анального интеррадиуса, инфрабазаль С увеличена, в базальном венчике шесть табличек, шестая – ?радиальная; 16 – экз. ПИН, № 3678/658, чашечка сбоку, со стороны радиуса А, дополнительная маленькая табличка (? нижняя радиальная) под радиалью А; 17 – экз. ПИН, № 3678/658, чашечка снизу, инфрабазали С и D слиты; 18 – экз. ПСМ, № 83/28, в базальном венчике шесть табличек; 19 – экз. ПИН, № 5348 б/н, чашечка снизу, в базальном венчике шесть табличек (небольшая шестая табличка расположена между базальными ВС и CD под радиальной табличкой); 20 – экз. ПИН, № 5348 б/н, корона, вид сбоку, со стороны интеррадиуса DE, три маленькие таблички (? нижние радиальные) в базальном венчике под радиалью D. Длина масштабной линейки – 10 мм.

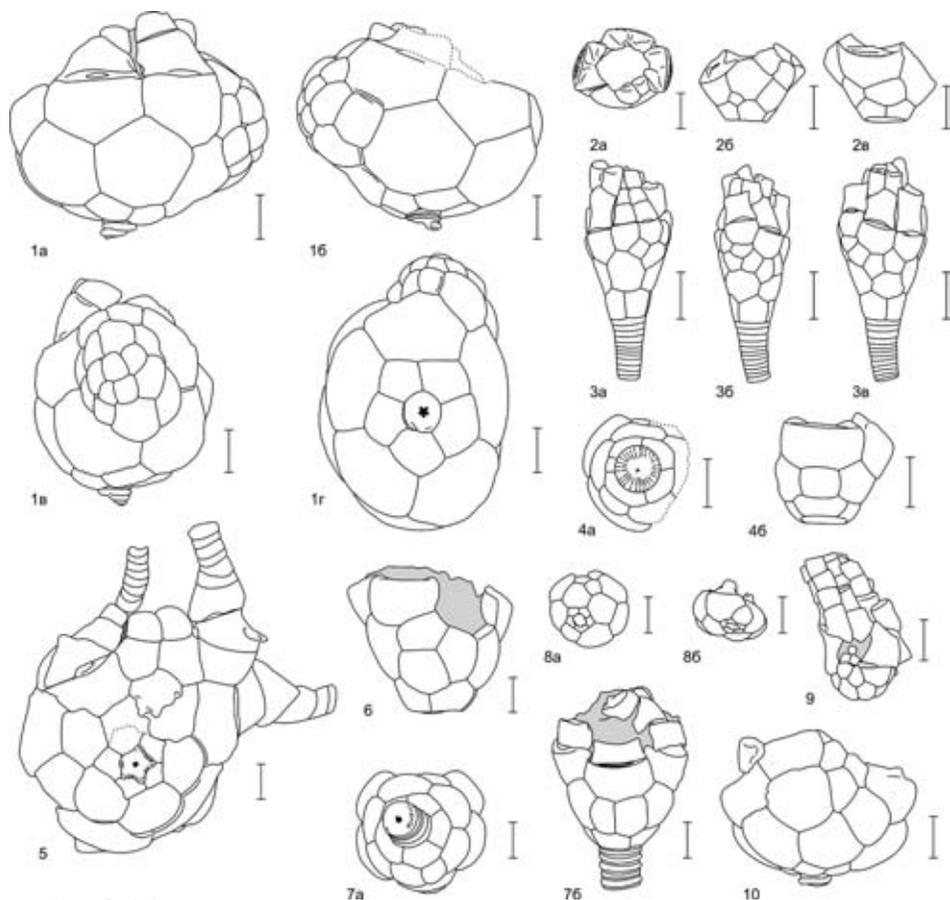


Рис. 3. Аберрантные экземпляры различных кладидных морских лилий из среднего и верхнего карбона Подмосквья: 1 – *Mooreocrinus geminatus* (Trautschold), ПИН, экз. № 5348 б/н, чашечка, а – сбоку, со стороны интеррадиуса DE, б – сбоку, со стороны интеррадиуса BC, в – сбоку, со стороны анального интеррадиуса, г – снизу, необычное разрастание анальной ареи; 2 – *Pegocrinus* cf. *bijugus* (Trautschold), ПИН, экз. № 5348 б/н, чашечка, а – сверху, б – сбоку, со стороны радиуса D, в – сбоку, со стороны интеррадиуса АВ, трехрукий экземпляр, в базальном венчике четыре таблички (отсутствует базаль ЕА), в радиальном венчике четыре таблички (?А (или Е), В, С и D), три из которых, кроме D, несут фасетки для прикрепления рук; 3 – *Blothocrinidae* gen. et sp. indet., ПИН, экз. № 5450 б/н, чашечка, а – сбоку, со стороны анального интеррадиуса, б – сбоку, со стороны радиуса С, в – сбоку, со стороны радиуса D, в базальном венчике семь дополнительных (?нижних радиалей) табличек; 4 – *Pegocrinus bijugus* (Trautschold), ПИН, экз. № 5348 б/н, чашечка, а – снизу, б – сбоку, со стороны интеррадиуса ЕА, инфрабазаль Е уменьшена, А увеличена, базальная табличка ЕА уменьшена, в радиальном венчике четыре таблички; 5 – *Aesiocrinus patens* (Trautschold), ПИН, экз. 137/23, чашечка снизу, шестирукий экземпляр, в базальном венчике ?шесть табличек, в радиальном венчике – семь табличек (первая дополнительная радиаль с рукой расположена между анальными табличками и радиалью С, вторая дополнительная радиаль без руки (?нижняя радиальная Е) расположена между радиальями А и Е), в состав чашечки вошли также две вышележащие таблички анального интеррадиуса; 6 – *Moscovicrinus multiplex* (Trautschold), ПИН, экз. 137/935, чашечка со стороны интеррадиуса АВ, в базальном венчике семь табличек (две дополнительные таблички в интеррадиусе АВ); 7 – *Moscovicrinus multiplex* (Trautschold), БМЕИ, экз. № МВ.Е. 142, чашечка, а – снизу,

табличек (рис. 2: 5, 6, 13). Число радиальных табличек у этих экземпляров оставалось равным пяти.

Наиболее частые отклонения в строении инфрабазального венчика связаны с изменением строения базального венчика и приспособлением его к изменению формы базальных табличек. В этом случае при сохранении общего числа инфрабазалей обычно меняется их форма: отдельные таблички могут быть сильно сжаты за счет увеличения других (рис. 2: 4, 5, 6, 7, 8, 9, 12, 13, 14, 15, 18; рис. 3: 4a). Например, у экземпляров кромиокринид *Mooreocrinus geminatus* (экз. № 3678/542; экз. № 3678/397; рис. 2: 5, 6) и *Cromyocrinus simplex* (колл. № 5348; рис. 2: 13) с четырьмя базальными табличками инфрабазалей пять, однако форма инфрабазального венчика становится прямоугольной за счет смещения отдельных табличек и отсутствия заостренной дистальной части у одной из инфрабазалей. Но изменения формы инфрабазального венчика не всегда одинаковы, даже при сходных нарушениях базального венчика. Так, у каждого из двух экземпляров *Mooreocrinus geminatus* (экз. № 3678/542; экз. № 3678/397; рис. 2: 5, 6) форма и положение табличек в четырехугольном инфрабазальном венчике различается: у первого экземпляра самая маленькая табличка в инфрабазисе – Е, остальные таблички примерно одинакового размера; в то время как у второго – В и С самые маленькие, а табличка D в два раза больше остальных табличек А и Е. Следует отметить, что при недоразвитии отдельных табличек могло произойти смещение всего венчика влево или вправо, поэтому интерпретация гомологии отдельных табличек не всегда однозначна. У экземпляра *Cromyocrinus simplex* форма инфрабазального венчика и размеры составляющих его табличек сходны с таковыми с экземпляром *Mooreocrinus geminatus* № 3678/542: у обоих инфрабазаль Е маленькая и сходно расположена (рис. 2: 13). При появлении в базальном венчике дополнительных табличек (рис. 2: 4, 7, 12, 14, 15, 18; рис. 3: 7a) в инфрабазальном венчике сохраняются пять табличек, но отдельные таблички несколько увеличиваются в размере и изменяются в форме за счет появления новых граней. Однако, изменение формы и размеров табличек инфрабазального венчика могло происходить независимо от вышележащего базального. У трех экземпляров *Mooreocrinus geminatus* (экз. № 3678/794; экз. № 3678/795;

б – сбоку, со стороны радиуса А, в базальном венчике семь табличек, две дополнительные таблички (?нижние радиалии) располагаются под радиалью А; 8 – ?Decadocrinidae gen. et sp. indet., ПИН, экз. № 5450 б/н, чашечка, а – снизу, б – сбоку, со стороны радиуса А, в базальном венчике три таблички (базалии АВ и DE отсутствуют); 9 – Graphiocrinidae gen. et sp. indet., ПИН, экз. № 3678/521, четырехрукая корона со стороны анального радиуса С, радиаль С сильно уменьшена и не имеет руки; 10 – *Mooreocrinus geminatus* (Trautschold), ПИН, экз. № 5348 б/н, чашечка, сбоку, со стороны анального интеррадиуса, между базальями CD и DE и радиалью D располагается нижняя радиаль D, радиаль D при этом несколько уменьшена в размере, в состав чашечки также вошли вышележащая четвертая анальная табличка. Длина масштабной линейки 10 мм.

экз. № 3678/455; рис. 2: 1, 2, 3) базальный венчик состоит из пяти табличек одинакового стандартного размера, а таблички инфрабазального венчика значительно различаются между собой размерами. У экз. № 3678/794 наименьшая инфрабазальная табличка расположена в радиусе С, тогда как инфрабазаль в радиусе В примерно вдвое шире каждой из остальных табличек нормального размера (рис. 2: 1). Сходная аберрация наблюдается у экз. № 3678/455, однако там наименьшая табличка расположена в радиусе D, а наибольшая – в E (рис. 2: 2). У экз. № 3678/794 присутствуют сразу две маленькие таблички в радиусах В и D, и две большие в А и E (рис. 2: 3). Такое несоответствие может быть объяснено недоразвитием одной или нескольких табличек в инфрабазальном венчике и соответствующей компенсацией за счет соседней таблички.

### Базальный венчик

Наиболее распространенной (более 35 экземпляров) аберрацией является появление дополнительных табличек в базальном венчике. Дополнительные таблички в базальном венчике располагались между главными и были обычно значительно меньшего размера (рис. 2: 16, 19, 20). В некоторых случаях в интеррадиусе на месте одной базалии присутствуют, располагаясь друг над другом, две-три относительно крупные таблички (верхние и нижние базалии, Рожнов, 1983). Подобные аберрации выявлены у трех экземпляров *Moscovicrinus multiplex* из Мячково (рис. 3: 6, 7). В этих случаях общая пятилучевая симметрия сильно не нарушалась. В более редких случаях имелись дополнительные серии табличек из вертикальных, либо горизонтальных рядов (рис. 3: 3). У некоторых экземпляров *Belashovicrinus gjelensis* число дополнительных маленьких табличек в этих рядах доходило до 12 (рис. 4: e, ж).

У аберрантного экземпляра неопisanного нового рода и вида блотрокриноидей из верхнего карбона имеется целый ряд из семи верхних базалей (рис. 3: 3; рис. 4: б). В базальном венчике в интеррадиусе АВ находятся три таблички – одна большая, нижняя и две более мелкие, расположенные сверху. На месте радиальной таблички находятся две небольшие таблички. Не очень ясна интерпретация четырех табличек – крупной (?верхней базальной ВС) и трех более мелкого размера расположенных в интеррадиусе ВС под радиалью С, справа от анального интеррадиуса.

У ряда аберрантных экземпляров наблюдается разрыв базального венчика. При этом в месте разрыва происходит контакт радиальных и инфрабазальных табличек. У экз. *Moscovicrinus* (рис. 4: a), судя по всему, на ранней стадии онтогенеза было заложено четыре базальные таблички. Разросшаяся дистальная часть радиальной таблички D заняла место отсутствующей базальной CD, при этом радиальная табличка была сдвинута вверх, так, что в итоге все вышележащие анальные таблички, включая анальную

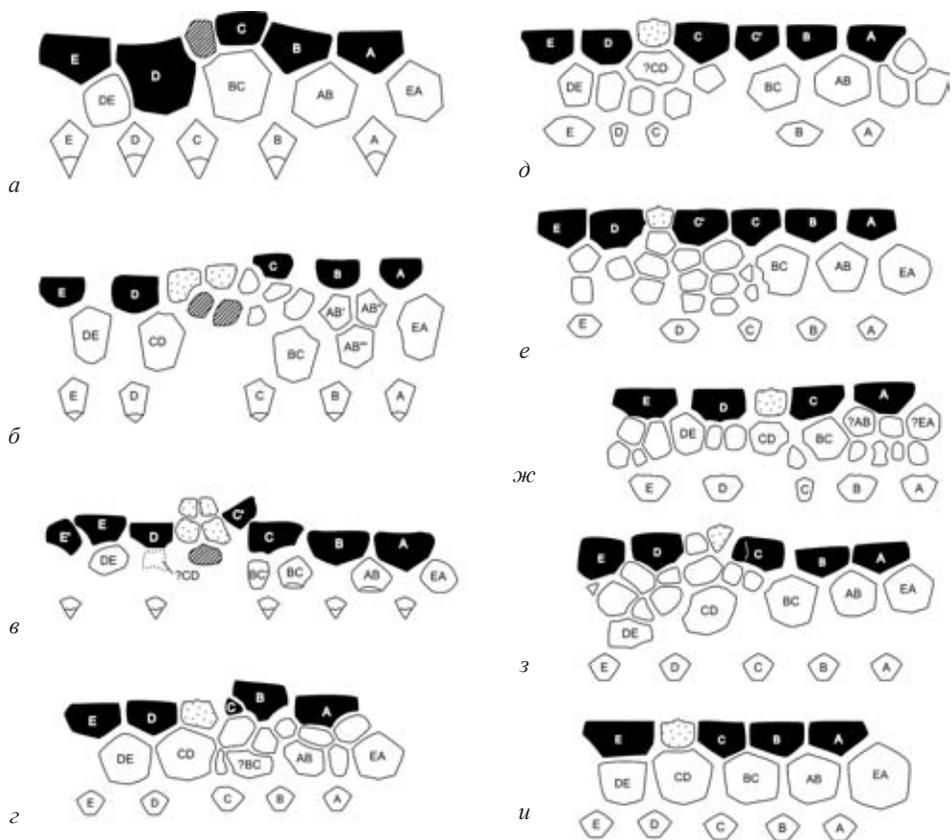


Рис. 4. Развертки aberrантных экземпляров кладидных морских лилий: *a* – *Moscovicrinus multiplex* (Trd.) (экз. ПИН, № 5450, б/н) четыре базальные таблички (отсутствует базаль CD, ее место занимает разросшаяся радиаль D), анальный интеррадиус смещен вверх; *б* – *Blothocrinidae* gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 5450 б/н, в базальном венчике семь дополнительных (?нижних радиалей) табличек; *в* – *Aesiocrinus patens* (Trd.), экз. ПИН, № 137/23, шестирукий экземпляр, семь радиальных табличек (на радиале E), шесть базальных табличек; *г-и* – *Belashovicrinus gjelensis* Arendt et Zubarev: *г* – экз. ПИН, № 5348 б/н; четырехрукий экземпляр (рука в радиусе С не развита), с семью дополнительными табличками в базальном венчике; *д* – экз. ПИН, № 5348 б/н; шестирукий экземпляр (лишняя радиаль расположена между радиусами С и В), с шестью дополнительными табличками в базальном венчике; *е* – экз. ПИН, № 5348 б/н; шестирукий экземпляр (лишняя радиаль расположена между радиусом С и анальным интеррадиусом), с двенадцатью дополнительными табличками в базальном венчике; *ж* – экз. ПИН, № 5348 б/н; четырехрукий экземпляр (отсутствует радиаль В), с двенадцатью дополнительными табличками в базальном венчике; *з* – экз. ПИН, № 5348 б/н; пятирукий экземпляр с (?) шестью радиальями (шестая расположена между анальным интеррадиусом и радиусом D) и девятью дополнительными табличками в базальном венчике; *и* – экз. ПИН, № 5362 б/н; четырехрукий экземпляр (отсутствует радиаль D).

X, оказались за пределами чашечки. У экз. *Mooreocrinus geminatus* (колл. № 5348; рис. 1: 10) отсутствует базаль EA, сам венчик при этом несколько увеличен по сравнению с обычными экземплярами. Кроме того несколько увеличена радиаль A, контактирующая с инфрабазальными табличками A и E. У экземпляра *Ulocrinus* (№ 3678/591; рис. 1: 9) отсутствует базаль DE, а ее место занимает сильно разросшаяся инфрабазальная табличка A+E, при этом инфрабазаль D сильно редуцирована в размере.

В ряде случаев уменьшение числа базалей ведет к заметному изменению формы чашечки. У неописанной морской лилии, предположительно относящейся к новому роду в семействе Decadocrinidae Strimple et Moore, 1971, из «рыбного слоя» карьера Домодедово с тремя базальями, базаль EA сильно редуцирована в размере (более чем вдвое). Базалии AB и DE отсутствуют. Их место занимают соответственно радиалии A и E, граничащие в нижней части с инфрабазальным венчиком. При этом форма чашечки несколько кособокая, скошенная в сторону радиуса C (рис. 3: 8). Сходная аберрация выявлена у экземпляра *Pegocrinus* sp. из Ямского карьера (колл. № 3678). Экземпляр неполной сохранности: сохранился только инфрабазальный венчик, три базалии – CD, DE и EA и одна радиаль. Но по граням сохранившихся табличек удастся реконструировать полное строение чашечки. Ясно видно, что место базальной таблички AB занимает разросшаяся радиаль A, контактирующая с инфрабазальным венчиком.

#### Радиальный венчик

В радиальном венчике аберрации связаны с уменьшением (девять экземпляров) или, увеличением (восемь экземпляров) числа табличек в горизонтальном ряду и появлением в одном из радиусов одной или нескольких дополнительных табличек в вертикальном ряду (верхней или нижней радиалии, три экземпляра). У неописанного представителя семейства Graphiocrinidae из верхнего карбона ст. Шиферная (экз. № 3678, рис. 3: 9) с четырьмя руками отсутствует фасетка на необычно маленькой радиальной табличке C. У одного из четырехруких экземпляров *Belashovicrinus gjelensis* радиаль C сильно редуцирована в размере (рис. 4: з). У второго четырехрукого экземпляра *Belashovicrinus* с 17 базальными табличками точно идентифицировать отсутствующую радиальную табличку затруднительно, но, по-видимому, отсутствует радиаль B (рис. 4: ж). Между тем, у всех трех изображенных ранее четырехруких *Belashovicrinus* отсутствовала радиальная табличка A (Арендт, Зубарев, 1993). У экз. *Mooreocrinus geminatus* (колл. № 5348, рис. 3: 10) в радиальном венчике радиуса D находятся две таблички, расположенные одна над другой в вертикальном ряду. На верхней табличке имеется фасетка для прикрепления руки, по ширине значительно меньшего размера, чем в остальных радиусах. Нижняя табличка располагается на месте обычной радиальной таблички D. Вследствие некоторого увеличения

высоты чашечки в радиусе D и прилегающих интеррадиусах, в состав чашечки вошла дополнительная четвертая анальная табличка, обычно располагающаяся вне пределов чашечки. Слева эта четвертая анальная табличка граничит с верхней радиалью D. У другого экземпляра *Mooreocrinus geminatus* (колл. 5362) радиаль C сильно редуцирована и уплощена, и лежит большей своей частью на радиальной табличке, которая по своему происхождению является, очевидно, нижней радиальной (Philip, 1964, 1965; Rozhnov, 2002). Кроме того, в базальном венчике расположено семь табличек, при этом одна из табличек лежит в радиусе B и, возможно, является нижней радиальной к соответствующей табличке B.

У экземпляра *Pegocrinus* cf. *bijugus* (Trd.) имеются только четыре (?A (или E), B, C и D) радиальные таблички, три из которых несут фасетки (ПИН, колл. № 5348 б/н; рис. 3: 2). Четвертая радиаль D зажата слева между примыкающей радиалью и анальными табличками. Кроме того базальный венчик данного экземпляра разорванный: в базальном венчике четыре таблички, одна из которых (?DE) сильно редуцирована в размерах.

Большой интерес представляет аберрантный шестирукий (? семирукий) экземпляр *Aesiocrinus patens* (Trd.) из Мячково (экз. 137/23; рис. 3: 5; рис. 4: в). Его чашечка немного деформирована, тем не менее, удастся охарактеризовать почти все морфологические особенности чашечки. В радиусе C присутствуют две радиальные таблички, одна из которых расположена выше и смещена в сторону анального интеррадиуса. От нее отходит рука несколько меньших размеров, чем в других радиусах. Судя по положению таблички, она является по происхождению, видимо, верхней радиальной, поскольку примыкает своим дистальным концом слева к верхней части радиали C. Возможно, в радиусе E тоже было две таблички, верхняя и нижняя, хотя верхняя радиаль и отходящие от нее руки не сохранились. На это указывает отсутствие явных следов фасетки для прикрепления руки на предполагаемой седьмой радиали, расположенной между радиальями A и E. Однако, если эта табличка по происхождению действительно радиальная, то она является нижней радиальной E, в то время как к более крупной верхней радиальной E сверху прикреплена хорошо развитая рука. У этого экземпляра был целый комплекс абберраций: в базальном венчике было, по видимому, шесть табличек, небольшая табличка расположена между базальными CD и DE, над радиалью D. Кроме того анальная арка смещена вниз, поэтому в состав чашечки, помимо анальной таблички X, дополнительно входят две вышележащие таблички анального хоботка.

### **Анальная арка**

Абберрации в анальной арке связаны, в основном, с изменением числа табличек, входящих в состав чашечки, и с расположением и формой радиальной таблички.

Экземпляры *Mooreocrinus geminatus* (Trd.) из верхнекаменноугольных отложений ст. Шиферная проявляют большую изменчивость формы и размеров анальных табличек вплоть до их полного выхода за пределы дистальной границы радиальных табличек (рис. 2: 15 – одна табличка в составе чашечки). Один из экземпляров этого вида (колл. № 5348) демонстрирует обратный процесс – разрастание анальной ареи в пределах чашечки до 16 табличек вместо трех у нормальных экземпляров, образующих сильное боковое выпячивание (рис. 3: 1). Остальные таблички чашечки этого экземпляра имеют обычную форму размер и положение, за исключением слегка оттянутых краев радиальных и базальных табличек у границы разрастания табличек анальной области.

### **Особенности ветвления рук у *Moscovicrinus multiplex* (Trd.)**

Представители рода *Moscovicrinus multiplex* сравнительно часто встречаются в песковской и суворовской свитах, что позволило собрать представительную коллекцию этого вида. В ней представлены почти целые экземпляры крон хорошей сохранности, что позволило детально изучить морфологию и изменчивость строения рук. Вариации в ветвлении рук у *M. multiplex* были отмечены в литературе (Trautschold, 1879; Яковлев, Иванов, 1956). Однако в этих работах, в основном, рассматривались лишь отдельные примеры изменчивости количества и положения примибрахиалей и секундибрахиалей. Было отмечено, что в каждом радиусе было обычно по два, реже три этих скелетных элемента; количество ветвлений в разных радиусах изменчиво, но обычно не больше трех (одно ветвление первого порядка и два – второго), и лишь крайне редко встречаются ветвления более высокого третьего порядка. Это, в частности, нашло отражение на неполном и не совсем точном диагнозе рода приведенном в “Treatise” (Moore, 1978).

Изучив коллекцию ПИН РАН и проанализировав достаточно большое количество экземпляров, нам удалось выявить интересные закономерности в расположении ветвей и особенностях их ветвления. Оказалось, что в радиусе А число ветвлений наименьшее – одно ветвление. Исключением является единственный экземпляр (№ 137/1173) с четырьмя ветвями (ветвления двух порядков). В радиусах В и Е чаще всего расположено по три (реже четыре) ветви. В случае трех ветвей, их положение ассиметрично: в радиусе Е второе ветвление происходит только на правой ветви, а в радиусе В – только на левой (рис. 5). В двух других радиусах С и D расположено по четыре (реже три) ветви. В случае трех ветвей, второе ветвление наблюдается как слева, так и справа. Таким образом, в расположении ветвей выявляется двусторонняя симметрия относительно плоскости симметрии, проходящей через радиус А и интеррадиус CD. С морфофункциональной точки зрения, это могло быть связано с близким расположением этих ветвей к анальному отверстию, что делало нецелесообразным развитие здесь дополнительных ветвей из-за

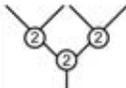
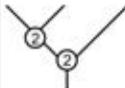
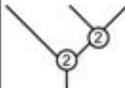
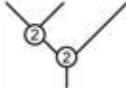
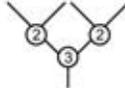
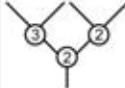
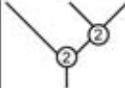
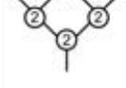
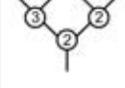
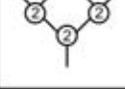
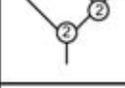
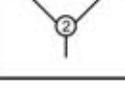
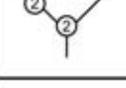
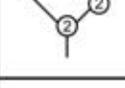
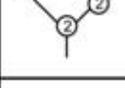
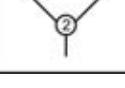
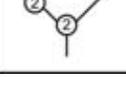
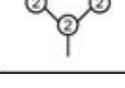
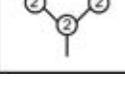
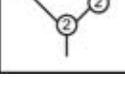
	A	B	C	D	E
			?		
					
					
					
					
					
				?	
					
					

Рис. 5. Схема ветвления рук *Moscovicrinus multiplex* (Trd.). В столбцах приведены схемы ветвления рук в соответствующих радиусах (А, В, С, D и Е) для разных экземпляров. Цифрами в кружке обозначено число соответствующих примитивных и секундибрахий в разных радиусах для каждого экземпляра.

возможного засорения пищевых потоков в этих ветвях собственными фекальными пеллетами. Сравнение с другими морскими лилиями показывает, что ветвления в радиусе А у кладидных морских лилий в целом более вариabельны, чем в остальных радиусах, как и у *Moscovicrinus multiplex*. Кроме того, выявлен определенный порядок в изменчивости числа примибрахиалей: обычно их число равно двум во всех радиусах, но иногда встречаются и три примибрахиалии, но только в радиусах А, С, Е (а не только в А, как отмечено в “Treatise”). В радиусах В и D всегда по две примибрахиалии. Известен лишь один экземпляр с единственной примибрахиалью в радиусе D.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Основные аберрации в изученных чашечках кладидных морских лилий из каменноугольных отложений Подмосковского бассейна связаны с изменением числа и размеров табличек в одном или нескольких венчиках. Их частота и особенности сильно меняются в зависимости от таксона. Частота аберраций может колебаться от долей процента (<0.5 %) до 10 %. Морфологические проявления аберраций колеблются от небольших изменений размеров и формы табличек, исчезновения одной таблички или появления дополнительной таблички в одном из венчиков до комплексного изменения состава табличек и их формы в двух или трех венчиках.

Аберрации инфрабазального венчика преимущественно заключаются в общем изменении его формы при адаптации изменения формы на границе с аберрантным базальным венчиком. Например, известно появление новой грани у инфрабазали С из-за появления лишней базальной таблички между стандартными табличками АВ и ВС (рис. 2: 4). Эта лишняя табличка расположена непосредственно под радиальной В и по своему происхождению может оказаться нижней радиальной В, появившейся до начала формирования базального венчика. В некоторых случаях аберрации инфрабазального и базального венчиков скоррелированы. Встречен экземпляр с единой большой инфрабазалью на месте двух стандартных табличек D и E (рис. 2: 11). Эта объединенная инфрабазаль контактирует непосредственно с радиальным венчиком, занимая место в разорванном базальном венчике отсутствующей таблички DE. В другом случае при стандартном радиальном венчике инфрабазальный венчик сильно изменен (только 4 инфрабазали, все разного размера, самая большая на месте А и В, совсем маленькая С, видимо из-за значительно разросшейся D). Большая разросшаяся инфрабазаль (А и В) занимает место еще и базальной АВ, разрывая базальный венчик, и контактирует непосредственно с радиальным венчиком (рис. 2: 8). Известен случай, когда инфрабазалей пять, но две из них А и В необычно маленькие, а С сильно разраслась, но не разрывает базальный венчик из четырех табличек (отсутствует базаль АВ) (рис. 2: 6). В другом случае из пяти инфрабазалей одна табличка Е необычно маленькая, остальные примерно одинакового

размера, но форма венчика почти квадратная, так как он контактирует с базальным венчиком из четырех одинаковых табличек – отсутствует базаль DE, либо AE (рис. 2: 5). Иногда аберрации захватывают все три венчика. Так, в инфрабазальном и базальном венчике по четыре табличке, а в радиальном имеются все пять табличек, но одна из них (D) заметно меньше остальных (рис. 2: 13). Нередко изменения в инфрабазальном венчике вообще не затрагивают базальный венчик, а тем более удаленный радиальный: при пяти инфрабазальных может разрастаться табличка C за счет маленькой D, остальные обычного размера (рис. 2: 1); могут разрастаться таблички E и A при маленьких B и D и обычной C (рис. 2: 2); известно слияние инфрабазальных C и D (рис. 2: 17) или D и E при остальных четырех обычного размера.

Возникает вопрос, какой из венчиков, базальный или инфрабазальный, развивается раньше в онтогенезе, и при аберрации в обоих венчиках какой из них оказывает свое влияние на другой? Прежде чем ответить на этот вопрос, рассмотрим основные аберрации базального венчика, которые не связаны с аберрациями инфрабазального венчика.

Базальный венчик оказывается наиболее подверженным разнообразным аберрациям. Сплошной базальный венчик из четырех одинаковых табличек, сочетающийся с инфрабазальным венчиком, был уже отмечен выше (рис. 2: 5, 6, 13). Может отсутствовать одна из табличек (AB или EA) и при этом венчик оказывается разорванным и место отсутствующей базали AB занимает либо сильно разросшаяся инфрабазаль (рис. 2: 8), либо на месте базали EA располагается дистальная часть радиальной таблички (рис. 2: 10). В одном случае базальный венчик разорван сразу в двух местах: базаль EA сильно редуцирована в размере, отсутствуют две базальные таблички AB и DE, и их место занимают проксимальные части радиалей A и E, контактирующие со стандартным инфрабазальным венчиком (рис. 3: 8). В этом случае проксимальные части всех пяти радиальных табличек обычные и одинакового размера. Значительно чаще в базальном венчике появляется одна или несколько дополнительных табличек. Обычно дополнительная табличка в базальном венчике тесно связана с радиальной, располагаясь непосредственно на ее дистальном продолжении и внедряясь между базальными табличками в их проксимальной части или иногда достигая инфрабазалей: под радиальной A (рис. 2: 16), под радиальной C (рис. 2: 4, 14), под радиальной (рис. 2: 19), под радиальной D (рис. 3: 10). Известен базальный венчик с семью табличками (рис. 3: 7). В этом случае дополнительные таблички почти одинакового размера с остальными расположены между базальными EA и AB, EA и DE под соответствующими радиальными A и E. По происхождению все эти дополнительные таблички в базальном венчике могут быть нижними радиальными, внедрившимися в базальный венчик в результате, видимо, более ранней закладки радиального венчика в онтогенезе (одновременно с базальными). Но известен слу-

чай, когда базальная табличка разделена на верхнюю и нижнюю (рис. 4: e). Иногда происхождение дополнительных табличек между базальными может быть менее однозначно определимым. Например, случай с тремя маленькими дополнительными табличками под радиальной D между базальными табличками CD и DE (рис. 2: 20). Но весьма вероятно, что это серия нижних радиальных табличек D, заложившимися в онтогенезе раньше базальных. Из этого можно сделать вывод, что дополнительные таблички в базальном венчике обычно связаны с внедрением в базальный венчик нижних радиальных табличек, возникающих при смещении закладки радиалей на более ранние онтогенетические стадии – одновременно с базальными, но после инфрабазальных. Такой вывод свидетельствует о том, что аберрации в базальном венчике могут определяться как изменениями в инфрабазальном венчике (редко), так и в радиальном венчике (чаще). Этот вывод подтверждается анализом комплексного изменения всех или только базального и радиального венчиков.

Аберрации радиального венчика, связанные с появлением дополнительных радиалей в горизонтальном ряду, в том числе, несущих фасетки для прикрепления рук, или исчезновением одной из радиалей, крайне редки в большинстве изученных таксонов. Исключение представляет *Belashovicrinus gjelensis* (рис. 1-10, табл. 3). У этого вида известно пять четырехруких чашечки и семь шестируких. Те и другие экземпляры имеют, как правило, дополнительные таблички в базальном венчике. При этом у всех аберрантных экземпляров инфрабазальный венчик остается всегда стандартным или лишь иногда слегка меняется форма и размеры проксимальных частей инфрабазалей, подстраивающихся к той или иной аберрации базального венчика. Из этого можно сделать вывод, что аберрации базального и радиального венчика были тесно связаны в своем онтогенетическом развитии, тогда как инфрабазальный венчик лишь слегка подстраивался к этим аберрациям, нормально закладываясь в онтогенезе, очевидно, раньше базального и радиального венчика. Многие дополнительные таблички без нарушения пятилучевой симметрии появляются как нижние радиальные таблички и даже как целые серии нижних радиальных табличек, иногда слегка смещенные в сторону от оси собственно радиальных табличек. Такое впечатление, что базальные и радиальные таблички в некоторых случаях закладывались без четко определенной системы или как вертикальные ряды разновременных возникающих табличек в течение онтогенеза смещающиеся относительно друг друга. И лишь соединение с радиальными табличками амбулакральных каналов организовывало их пятилучевой порядок.

Ветвление рук, подробно описанное в предыдущем разделе, иногда задерживалось в радиусах A и C, где происходило на третьем, а не на втором аксиллярном членике. Второе ветвление обычно отсутствовало в радиусе A. В целом, при всех отклонениях от обычного ветвления рук, в кроне со-

хранялась так называемая криноидная плоскость симметрии, проходящая через радиус А и анальный интеррадиус CD.

Аберрации в анальной арее заключаются в расположении радианальной таблички относительно радиальной С, ее размерах и степени включенности в анальных табличек в состав чашечки. Эти колебания могут быть объяснены изменчивостью их времени заложения относительно формирования радиальных табличек в онтогенезе.

Полученные данные по аберрациям совпадают с отрывочными литературными данными по онтогенезу некоторых ископаемых кладид, согласно которым в чашечке первыми закладываются инфрабазальные и оральные таблички (Арендт, 1970). Радиальные таблички формируются на более поздних онтогенетических стадиях и по своему происхождению связаны скорее с брахиальями, чем с другими табличками чашечки (Арендт, 1970). Об этом, например, свидетельствует находка экземпляра *Delocrinus* sp. с аксилярными примибрахиальями на месте радиальной таблички (Pabian, Strimple, 1978, fig. 3, G–J).

Было показано (Арендт, 1970), что радиали у некоторых палеозойских морских лилий в разных радиусах появляются не одновременно, как у современных морских лилий, а последовательно. Чаще всего первыми появляются радиали С и D, разделенные анальным интеррадиусом. У четырехруких форм обычно имеется одна радиаль на месте радиусов D и E (Pabian, Strimple, 1978, fig. 1, R–T) или радиусов А и E (Pabian, Strimple, 1978, fig. 1, P–Q) либо отсутствует радиаль E (Pabian, Strimple, 1978, fig. 1, U–V). У трехруких форм редукция обычно происходила в радиусах D и В. Это согласуется с общей тенденцией уменьшения интеррадиусов DE и BC и соответствующих радиальных табличек D и В в ходе онтогенеза у ряда кладидных криноидей. В некоторых случаях в ходе нарушения нормального хода онтогенеза отдельные радиали могли быть зажаты соседними табличками, помешав дальнейшему развитию руки. В таких случаях радиаль выполняла лишь функцию защиты внутренних органов в чашечке, образуя ее стенку, но не несла функцию опоры для руки. Подобный случай наблюдается на экземпляре *Apographocrinus* sp. (Pabian, Strimple, 1978, fig. 2, L–N), где радиальная табличка E с боков и сверху зажата соседними радиальями и не имеет дистальной фасетки.

Аберрации, затрагивающие один из венчиков, обычно почти не влияют на соседние венчики, за исключением пограничных частей. Это свидетельствует о значительной независимости их формирования друг от друга, которая ограничивается лишь подгонкой в онтогенезе пограничных частей соседних венчиков для полного закрытия чашечки. Тем не менее, в некоторых случаях дистальные части одной из инфрабазальных табличек или проксимальные одной из радиальных внедряются на территорию базального венчика, размыкая его, делая разорванным. Это может свидетельствовать о закладке базального венчика в онтогенезе после инфрабазального и даже

радиального не только у таких аберрантных форм, но и, возможно, в ходе нормального онтогенеза.

Отдельную ветвь аберраций представляют экземпляры с атрофией анальных табличек. Уменьшение размеров анального мешка – одна из тенденций для верхнепалеозойских кладидных криноидей. При этом нередко анальные таблички, являющиеся опорой небольшому хоботковидному анальному мешку, полностью исчезали, как, например, у представителей *Erisocrinidae*. Подобные аберрации были ранее отнесены к числу так называемых “portentum”, или эволюционных, в которых могли проследиваться общие тенденции дальнейшей эволюции отдельных групп морских лилий (Strimple, 1963; Pabian, Strimple, 1978).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные по аберрациям преимущественно дискретных признаков у каменноугольных морских лилий Подмосковского бассейна показывают неравномерное распределение аберраций по таксонам, относительное число которых колеблется от полного отсутствия в достаточно большой выборке до 10 %. Причины этого связаны, видимо, с разным уровнем стабилизации онтогенетических путей развития у таксонов, обусловленной какими-то внутренними особенностями, так как все изученные виды обитали примерно в одинаковых условиях нормальносоленого мелководного моря. Изучение многочисленных аберрантных форм, как и редких аберраций, дает большой материал для изучения и реконструкции возможных путей морфогенеза теки, как в индивидуальном, так и в историческом развитии. Этот материал, после его достаточно большого и таксономически широкого накопления для всех палеозойских морских лилий, как и для других пельматозойных иглокожих, может позволить создать для них морфогенетическую модель становления скелета.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке программы президиума РАН «Живая природа», гранта НШ-5928.2012.4 «Исследования эволюционно-морфологических и функционально-морфологических преобразований позвоночных и иглокожих в онто- и филогенезе в связи с адаптациями и выявлением закономерностей и механизмов эволюции» и гранта РФФИ 12-04-01750-а «Палеозойские истоки жизненных форм современных классов иглокожих». За предоставление доступа и возможность работы с коллекциями подмосковных морских лилий авторы благодарят В.В. Аркадьева и Г.М. Гатаулину (Палеонтолого-стратиграфический музей кафедры динамической и исторической геологии СПбГУ) и К. Ноймана (Берлинский музей естественной истории).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арендт Ю.А.* 1970. Морские лилии гипокриниды // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 128. 220 с.
- Арендт Ю.А.* 1981. Трехрукие морские лилии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 189. 196 с.
- Арендт Ю.А.* 1997. Новые Подмосковные каменноугольные криноидеи с четырьмя-шестью руками // Палеонтол. журн. № 4. С. 56–62.
- Арендт Ю.А., Зубарев Д.В.* 1993. Аберрантные криноидеи // Палеонтол. журн. № 1. С. 25–35.
- Миранцев Г.В.* 2013. Случаи регенерации у верхнепалеозойских морских лилий. Тез. докл. 16 школы-конф. 28 октября – 1 ноября 2013 г. и 9 конф. молодых ученых ин-та биол. разв. им. Н.К. Кольцова РАН 5-6 декабря 2013 г., Москва. С. 41–43.
- Миранцев Г.В., Кокорин А.И., Рожнов С.В.* 2012. Иглокожие в морских сообществах верхнего палеозоя по материалам с территории России и сопредельных регионов / Ред. А.И. Жамойда. Палеозой России: региональная стратиграфия палеонтология гео- и биособытия. 284 с.
- Рожнов С.В.* 1981. Морские лилии надсемейства *Pisocrinacea* // Тр. Палеонтол. ин-та. М.: Наука. Т. 192. С. 1–127.
- Рожнов С.В.* 1983. Индивидуальная изменчивость дискретных признаков чашечки инадунатных криноидей // Палеонтол. журн. № 4. С. 105–109.
- Рожнов С.В.* 2012. Переднезадняя ось иглокожих и перемещение рта в их историческом и индивидуальном развитии // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 203–212.
- Шишкин М.А.* 1987. Эволюция древних амфибий. М.: Наука. 143 с.
- Яковлев Н.Н.* 1926. Об аномалиях в строении чашечки морских лилий // Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва. Т. 4. С. 29–31.
- Яковлев Н.Н.* 1948. Случай неотении у цистоидеи *Hemicosmites* и его значение // ДАН СССР. Нов. сер. Т. 59. № 5. С. 949–951.
- Яковлев Н.Н., Иванов А.П.* 1956. Морские лилии и бластоидеи каменноугольных и пермских отложений СССР // Л.: Госгеолтехиздат. Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 11. 141 с.
- Bateson W.* 1894. Materials for the Study of Variation: Treated with Especial Regard to Discontinuity in the Origin of Species. London: Macmillan & Company. 598 p.
- Macurda D.B.* 1980. Abnormalities of the Carboniferous blastoid *Pentremites* // J. paleontol. V. 54. № 6. P. 1155–1162.
- Pabian R.K., Strimple H.L.* 1978. Aberrant Pennsylvanian and Permian crinoids // Trans. Nebraska acad. sci. V. 5. P. 45–57.
- Philip G.M.* 1964. Australian Fossil Crinoids: 1. Introduction and Terminology for the Anal Plates of Crinoids // Linn. soc. New ser. Wales, Proc. V. 88. P. 259–272.
- Philip G.M.* 1965, Plate Homologies in Inadunate Crinoids // J. paleontol. V. 39. № 1. P. 146–149.

- Rozhnov S.V.* 1998. Crookedness of the stem and crown of pelmatozoan echinoderms as resulting from different kinds of heterochrony // Proc. European conf. echinoderms. Milan: Balkema. P. 385–390.
- Rozhnov S.V.* 2002. Morphogenesis and evolution of crinoids and other pelmatozoan echinoderms in the Early Paleozoic // Paleontol. j. V. 36. Suppl. 6. P. S525–S674.
- Rozhnov S.V.* 2012. Development of symmetry and asymmetry in the early evolution of the Echinoderms // Paleontol. j. V. 46. № 8. P. 780–792.
- Sevastopulo G.D., Lane N.G.* 1988. Ontogeny and phylogeny of disparid Crinoids. Echinoderm phylogeny and evolutionary biology. Clarendon. P. 245–254.
- Strimple H.L.* 1957. Two aberrant crinoid specimens // Washington acad. sci. j. V. 47. P. 369.
- Strimple H.L.* 1963. Crinoids of the Hunton Group (Devonian-Silurian) of Oklahoma // Geol. surv. bull. V. 100. 169 p.
- Trautschold H.* 1879. Die Kalkbrüche von Mjatschkowa. Eine Monographie des Oberen Bergkalks. Schluss // Nouv. mem. soc. nat. Moscou. T. 14. Livr. 1. S. 1–82.
- Ubaghs G.* 1978. Skeletal morphology of fossil crinoids / Eds G. Ubaghs et al. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt T. Crinoidea. Geol. soc. amer. univ. Kansas press; Lawrence, Kansas. P. T59–T216.

## **ABERRATIONS IN CLADID CRINOIDS FROM THE CARBONIFEROUS DEPOSITS OF THE MOSCOW BASIN**

**S.V. Rozhnov, G.V. Mirantsev**

Aberrations of the discrete features of dorsal cups and arms in the Carboniferous crinoids of the Moscow Basin, mainly represented in the collections of the Paleontological Institute, are studied. Aberrations are unevenly distributed across different genera, from the total absence in a sufficiently large sample to nearly 10 %. Aberrations in infrabasals, basals, radials and anal plates as well as in branching of arms are examined separately. It is shown that the aberrations involving one of the circlets usually have almost no influence on neighboring circlets, with the exception of border parts. This demonstrates the significant independence of their formation from each other. Interaction is usually limited by fitting during the ontogeny of border parts of neighboring circlets for the complete closure of the dorsal cup. Nevertheless, in some cases one of the distal part of infrabasal plate or one of the proximal part of radial plate is introduced into the basal circlet, breaking it, making it unlinked. This may indicate that during the ontogeny the basal circlet was formed after infrabasal and even radial circlets, not only in these aberrant forms, but also, perhaps, in the forms with normal course of ontogeny. Aberrations in the anal area are associated mainly with the change of the number of plates, their position within the cup, and the location and shape of the radianal plate. Bilateral symmetry with respect to the crinoids plane of symmetry passing through the A ray and CD interray is detected in branching of arms.

*Keywords:* aberration, asymmetry, variability, crinoids, Carboniferous, Moscow Syncline.