

## **ФЕНОМЕН ЭНАНТИОМОРФИИ У МОРСКИХ МШАНОК**

**Л.А. Вискова**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва  
l\_visnova@mail.ru*

Сведения об энантиоморфизме у морских мшанок крайне редки. На основе анализа публикаций и имеющегося материала по ископаемым и современным мшанкам удалось выделить разные типы энантиоморфных зооидов и энантиоморфных колоний, как у древних, так и у рецентных представителей классов *Stenolaemata* и *Eurystomata*.

Известно, что морским мшанкам свойственна билатеральная симметрия. Однако, как у неподвижных колониальных организмов, у них могут происходить более или менее резкие нарушения симметрии в наружном строении колоний и в составляющих их зооидах. Это вторичное отсутствие симметрии, или дисимметрия, как отмечает В.Н. Беклемишев (1964), не причиняет сидячим животным неудобства и огромное их число сохраняет строгую двустороннюю симметрию, в то время как дисимметрия проявляется у них разнообразно и разрозненно. Анализ имеющихся данных показывает, что такую дисимметрию зооидов и колоний, встречающуюся в разных не связанных между собою группах древних и современных морских мшанок, можно отнести к двум модификациям – левым (синистральным) и правым (декстральным) формам каждой из этих структур и связать их с таким явлением, как энантиоморфизм. В Большой советской энциклопедии термин «энантиоморфизм» означает находящийся напротив, противоположный (от греч. *enantios* – и *morphe* – форма). В словарях употребляемых терминов, имеющихся в разных изданиях *Treatise* по мшанкам – старых (Bassler, 1953) и новых (Boardman, Cheetham, Blake et al., 1983), этот термин отсутствует. Однако в словарях используемых терминов к двум монографиям, посвященным мшанкам только одного отряда *Stenostomata* (Pohowsky, 1978; Hayward, 1985), разъясняется, что зооиды и колонии энантиоморфны, если они являются зеркальным отражением друг друга, т. е. представлены синистральными и декстральными формами.

Считается, что у колониальных организмов энантиоморфизм встречается не так часто, как среди унитарных. Может быть, поэтому в работах российских авторов по ископаемым и современным мшанкам какую-либо информацию об энантиоморфизме у этих колониальных животных найти не удалось, за исключением одной статьи (Вискова, Пахневич, 2010). Обзор иностранной литературы по мшанкам (очевидно, не исчерпывающий) показал, что только в некоторых работах энантиоморфия зооидов и колоний рассматривалась конкретно (Pohowsky, 1978; Hayward, 1985). В других изданиях она косвенно подтверждалась детальным описанием особенностей развития декстральных и синистральных колоний, асимметрии зооидов или их полярности (Lagaaij, 1963; Cheetham, 1968; McKinney, 1980; McKinney, Burdick, 2004; Taylor, 1978; McKinney, Wass, 1981; Cook, 1981; Chimonides, Cook, 1994; Grischenko, Gordon, Taylor, 1999 и др.). Проведенный анализ публикаций и имеющегося материала по ископаемым и современным мшанкам позволил обобщить все известные данные и выделить разные типы энантиоморфных зооидов и энантиоморфных колоний, как у древних, так и у рецентных представителей классов *Stenolaemata* и *Eurystomata*.

**Энантиоморфные зооиды.** В колониях мшанок встречаются два типа энантиоморфных автозооидов (далее почти везде – зооиды). Один тип представляет декстральные и синистральные зооиды, второй тип – зооиды с нормальной и реверсивной ориентацией, или с нормальной и реверсивной полярностью: апертура реверсивного зооида находится на его проксимальном конце, тогда как при нормальной ориентации она имеет дистальное положение. Оба типа энантиоморфных зооидов с разной степенью их развития могут встречаться в одной и той же колонии, либо вся колония может быть сформированной только одним из этих типов зооидов.

Как оказалось, энантиоморфные зооиды чаще отмечаются у трудно распознаваемых древних и современных сверлящих мшанок *Vesiculariida* (= *Stolonifera*, *Stenostomata*), колонии которых лишены известкового скелета. Эти мшанки приспособлены к жизни в твердом известковом субстрате, проникая в него химическим путем. На поверхности субстрата (раковины различных моллюсков) остаются следы столон и почкующихся от них зооидов, а также апертуры, соответствующие отверстиям автозооидов, через которые выступали лофофоры для осуществления всех жизненно важных функций. Энантиоморфные зооиды сверлящих мшанок, древних и рецентных, впервые были описаны Р.А. Поховским (Pohowsky, 1978). Они распознаются по положению их апертур относительно столона: на правой стороне или вдоль него – зооиды декстральные, на левой – синистральные. По данным Поховского (Pohowsky, 1978) декстральные и синистральные зооиды характеризуют колонии сверлящих мшанок таких родов, как *Terebripora* d'Orbigny, 1847 (эоцен – ныне) и *Immergentia* Silén, 1946 (мио-

цен – ныне) и указываются в их диагнозах. В одних колониях эти зооиды могут быть единичными, в других – многочисленными. Например, у *T. ramosa* d'Orbigny, 1847 (плиоцен-ныне, США, Чили) или *I. patagoniana* Pohowsky, 1978 (современный, Аргентина) большинство зооидов являются либо декстральными, либо синистральными. Кроме того, у выше названных видов, а также у таких сверлящих мшанок, как *Ropalonaria? arachne* (Fischer, 1866) (келловей – оксфорд, Франция), *Marcusopora ripleysensis* Pohowsky, 1978 (маастрехт, США) и *T. falunica* Fisher, 1866 (современный, Бразилия) встречаются и реверсивные зооиды.

Как подчеркивает Поховски, у сверлящих мшанок рода *Cookobryozoon* Pohowsky, 1978 (миоцен Калифорнии, плиоцен Австралии), с единственным видом *C. lagaaiji* Pohowsky, 1978, энантиоморфизм в значительной степени проявляется в нормальной и обратной ориентации зооидов, и при этом реверсивные зооиды могут составлять большую часть колонии. Основной столон, отходящий дистально от проксимального конца анцеструлы, всегда почкует только реверсивные зооиды. Последние могут быть синистральными, если все их апертуры помещаются на левой стороне этого столона, и декстральными, если все они – на его правой стороне (рис. 1а)<sup>1</sup>. Зооиды, ориентированные нормально и с апертурами на правой стороне столона или вдоль него рассматриваются как декстральные. Энантиоморфные зооиды этого вида хорошо распознаются и в удаленных, краевых участках колонии. У других сверлящих мшанок декстральные и синистральные зооиды, более или менее легко различимые на ранних стадиях развития колоний, часто трудно узнаваемы на расстоянии от анцеструлы. Возможно, развитие в колониях *C. lagaaiji* энантиоморфных зооидов двух типов и доминирование реверсивных зооидов давало им определенные преимущества перед другими сверлящими мшанками. Поховски, подчеркивая обширное разрастание колоний *C. lagaaiji* во все стороны субстрата вокруг анцеструлы, считает, что он происходил очень быстро и без особых помех, находящиеся рядом с анцеструлой столонны длиннее последующих, а их рост был свободным. Здесь, очевидно, следует заметить, что Поховски определяет как энантиоморфные не только зооиды, но и колонии *C. lagaaiji*, поскольку столон, начинающийся от анцеструлы, почкует всегда реверсивные зооиды с апертурами на левой стороне (колонии синистральные) или на правой (колонии декстральные), и такое же положение апертур встречается на других столоннах (Pohowsky, 1978, с. 93).

Редкие реверсивные зооиды отмечены и у вида *Orbignyopora opulenta* Viskova et Pakhnevich, 2010. Эта сверлящая мшанка из среднего келловей Подмоскovie была обнаружена в поверхностном почти прозрачном слое вну-

<sup>1</sup> На этом и на других приведенных в статье рисунках размеры (масштабное изображение) отдельных фигур несколько отличаются от размеров этих же фигур в оригинальных авторских статьях, однако это не влияет на восприятие излагаемого материала.

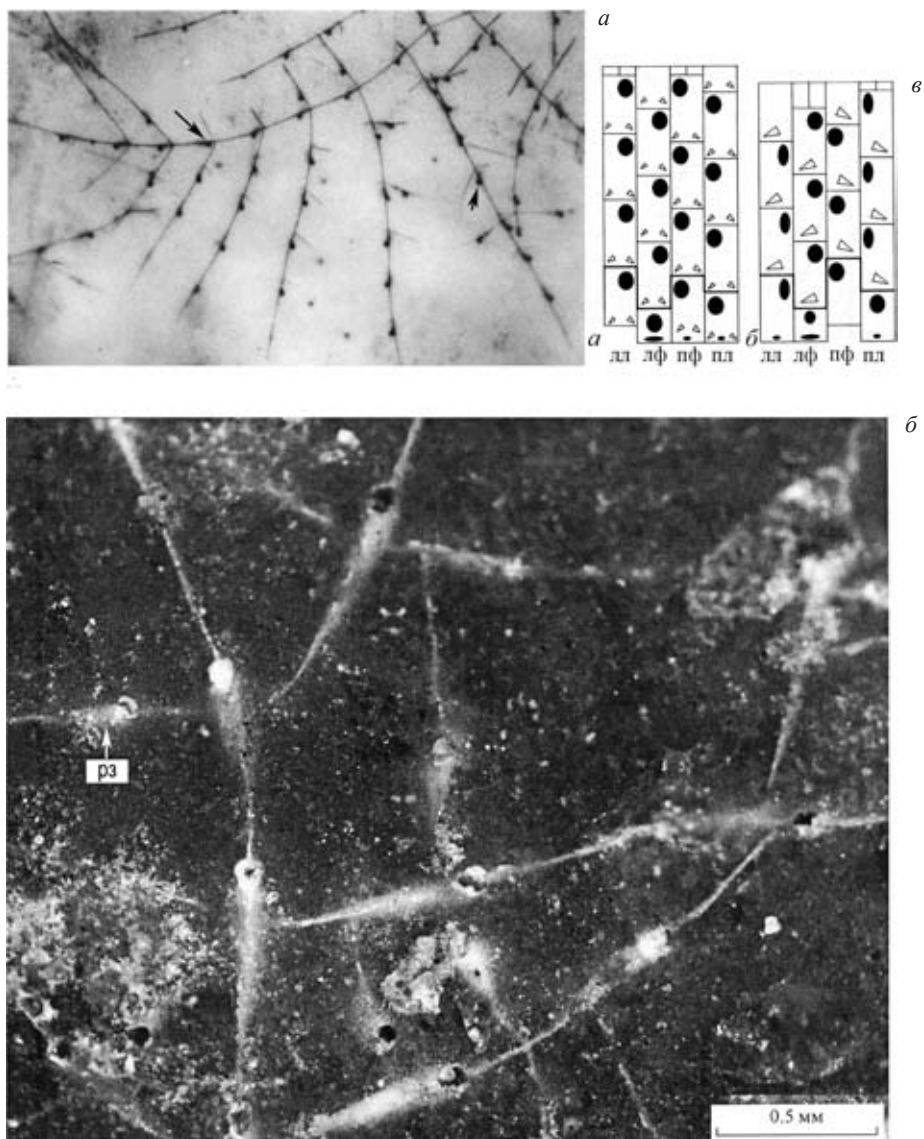


Рис. 1. Энантиоморфные зоиды: *a* – *Cookobryozoon lagaaiji* Pohowsky, 1978 (x 8.1); реверсивные синистральные зоиды на основном и на боковых столонах, видны декстральные нормальные зоиды (короткая стрелка) и реверсивный (длинная стрелка); нижний плиоцен; Австралия (Pohowsky, 1978); *б* – *Orbignyopora opulenta* Viskova, Pakhnevich, 2010 (x 24); на боковом столоне, отходящем от основного, виден реверсивный укороченный зоид (рз); средняя юра, средний келловей; Россия, г. Москва, карьер Камушки (ныне – Деловой центр Москва-Сити) (Вискова, Пахневич, 2010); *в* – схема расположения энантиоморфных зоидов в членистых колониях Poricellariidae: *a* – сегмент с продольными рядами мономорфных зоидов, *б* – диморфных зоидов; обозначения: лл – левый латеральный ряд, лф – левый фронтальный ряд, пл – правый латеральный ряд, пф – правый фронтальный ряд (Bordman, Cheetham, 1969, с изменениями).

тренней стороны раковины устрицы (Вискова, Пахневич, 2010). В колонии от основного и боковых столонов почковались два типа автозооидов – укороченные и удлинённые, расположенные симметрично вдоль столонов и характеризующиеся в основном нормальной ориентацией (рис. 1б). Однако среди укороченных зооидов, почковавшихся на боковых столонах, иногда проявлялся их энантиоморфизм. Он был выражен развитием, наряду с нормальными зооидами реверсивных, имевших апертуру на проксимальном конце.

Очень наглядную левизну и правизну зооидов демонстрирует американский исследователь А. Читам (Cheetham, 1968; Bordman, Cheetham, 1969) на примере хейлостомных мшанок семейства Poricellariidae (маастрихт – ныне), однако, он ее рассматривает как их асимметрию. Ветвистые членистые колонии этих мшанок состоят из сегментов, в которых зооиды, открывающиеся только на одну сторону, расположены в четыре продольных ряда (рис. 1в). Из них два ряда зооидов являются фронтальными (один левый, другой – правый) со срединной линией между ними, и два ряда зооидов – латеральными (один – левый, другой – правый). Отверстия (опезии) зооидов во всех рядах наклонены к срединной линии фронтальной стороны сегмента. Сам автор подчеркивает, что левый фронтальный и левый латеральный ряды зооидов являются зеркальным отражением правого фронтального и правого латерального рядов зооидов (Cheetham, 1968, с. 187). Но такой характер расположения зооидов в колониях Poricellariidae и их морфология позволяют считать эти зооиды энантиоморфными. Можно отметить, что на это было обращено внимание Поховского (Pohowsky, 1978, с. 40). Согласно исследованиям Читам (Cheetham, 1968) у Poricellariidae в интервале поздний мел – ныне изменялись особенности почкования и морфология зооидов (их ширина, длина, угол наклона опезий, количество, размеры и ориентация адвентивных авикуляриев и т. д.). При этом в зооидах латеральных рядов преобразования происходили быстрее, чем в зооидах фронтальных рядов. В результате, как отмечает Читам, мономорфные зооиды у меловых Poricellariidae становятся диморфными у олигоценых. Диморфные зооиды характерны и для современных представителей этого семейства. Интересно заметить, что зооиды Poricellariidae, находившиеся в зоне астогенетического повторения в двух фронтальных и в двух латеральных рядах, на протяжении рассматриваемого интервала времени (мел – ныне) оставались энантиоморфными.

Энантиоморфные зооиды характеризуют уникальную хейлостомную мшанку *Fatkullina paradoxa* Grischenko, Gordon et Taylor, 1999. При этом энантиоморфизм проявляется только в нормальной и реверсивной полярности зооидов (рис. 2). Инкрустирующие колонии этой мшанки, размерами 0.2–12.0 см, были найдены в прибрежных водах Охотского моря (шельф Западной Камчатки) российским бризоологом А.В. Грищенко. Он впервые обратил наше внимание на реверсивные зооиды в ее колониях во вре-



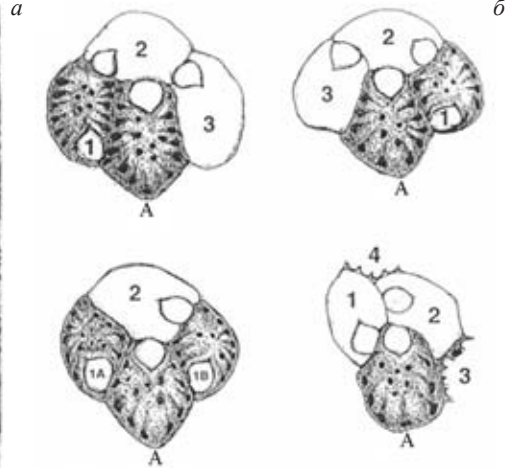
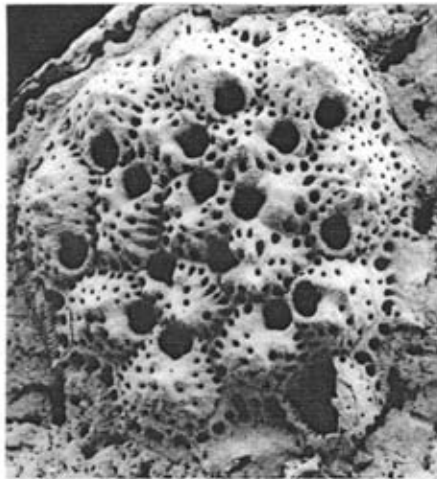


Рис. 2. *Fatculina paradoxa* Grischenko, Gordon, Taylor, 1999: *a* – инкрустирующая колония, видны зоиды с нормальной и реверсивной полярностью (x 26); *б* – варианты ориентации реверсивных зоидов, почкующихся от ancestrулы (A); совр.; Россия, Охотское море (Grischenko, Gordon et Taylor, 1999).

мя совещания по ископаемым и современным мшанкам в Перми в 1994 г. Впоследствии она была описана им совместно с иностранными коллегами (Grischenko, Gordon, Taylor, 1999). Интересно, что первые реверсивные зоиды в колониях *F. paradoxa* оказываются в числе трех дочерних зоидов, почкующихся от ancestrулы. Они формируют с ней своеобразный ancestrулярный комплекс. При всегда нормальной ориентации самой ancestrулы, ориентация дочерних зоидов в этом комплексе может иметь четыре вариации (рис. 2б). Реверсивные зоиды разбросаны по всей колонии *F. paradoxa*, и у них, как и у нормальных зоидов, заметно утолщена фронталь. Кроме того, из реверсивных зоидов по краям округлых колоний формируется рельефный выступ, который, как отмечают авторы, играет защитную роль. При этом орифисы этих зоидов, расположенные на их проксимальных концах (и ближе к центру колонии), также находятся под защитой этого выступа.

Причины появления энантиоморфных зоидов у сверлящих мшанок пока не раскрыты. Как полагает Поховски (Pohowsky, 1978), они могут формироваться на простейших уровнях клеточной дифференциации и организации, на разных стадиях онтогенеза зоидов или возникать случайно. Например, у многих видов *Immergentia* такие зоиды сначала развиваются как срединно-базальное явно симметричное расширение столона, а затем происходит незаметное смещение апертуры на правую или левую сторону столона. У хейлостомных *Poricellariidae*, согласно исследованиям Читама (Cheetham, 1968; Bordman, Cheetham, 1969), энантиоморфизм можно рассматривать как результат аллометрического увеличения зоидальной дис-

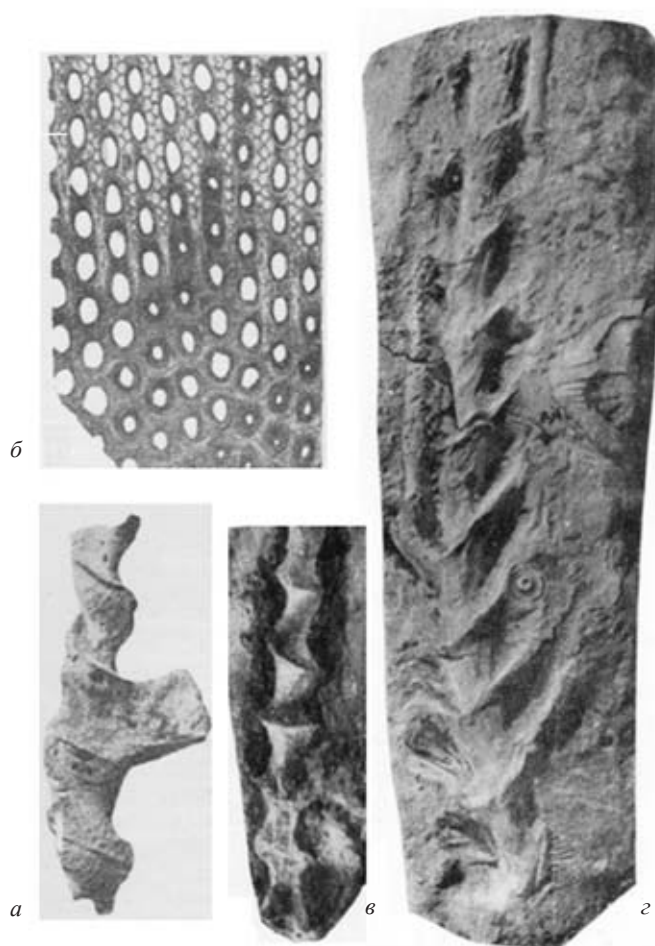


Рис. 3. Фрагменты спиральных колоний рода *Archimedes*: *a*, *б* – *A. keyserlingi* Stuckenber, 1875, *a* – осевая часть (нат. вел.), *б* – фрагмент сетки, тангенциальное сечение ( $\times 8$ ); верхний карбон; Россия, Тиман (Никифорова, 1938); *в* – *A. orientalis* Schulga-Nesterenko, 1949, осевая часть (нат. вел.); нижняя пермь; Россия, бассейн р. Печоры, р. Подчерем (Шульга-Нестеренко, 1949); *г* – *A. bolkhovitinovae* Schulga-Nesterenko 1951, осевая часть (нат. вел.); средний карбон; Россия, р. Пинега, Н. Паленга (Шульга-Нестеренко, 1951).

имметрии. Относительно хейлостомного вида *F. paradoxa*, очевидно, можно считать, что его энантиморфные зооиды (с реверсивной и нормальной полярностью) формировались на разных стадиях астогенеза, начиная от анцеструлы, как защитная реакция на агрессивную среду.

**Энантиморфные колонии.** У ископаемых мшанок класса *Stenolaemata* и современных мшанок класса *Eurystomata* они представлены пространственными лево- и правозавернутыми спиралями вертикально растущих колоний. Кроме того, известны лево- и правозавернутые плоские спирали

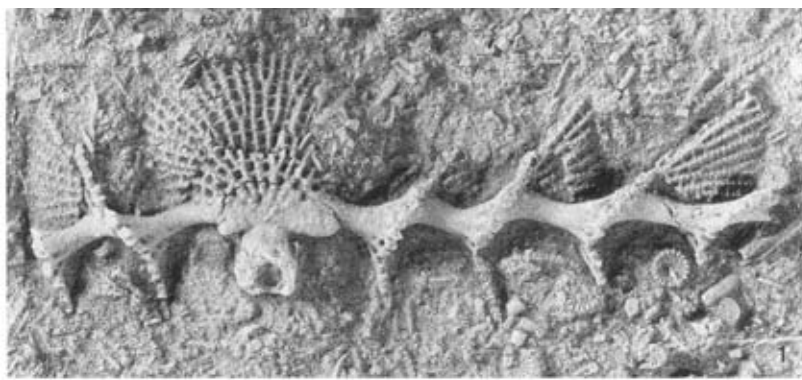
инкрустирующих колоний (со спиральным расположением зооидов) у ископаемых и современных Eurytomata. Среди пространственных энантиоморфных спиралей вертикальных колоний ископаемых Stenolaemata можно выделить четыре типа разной сложности строения.

Первый из них – винтообразные сетчатые колонии широко известного палеозойского рода Archimedes Owen, 1842. В нашей стране этот род распространен в среднем и верхнем карбоне Русской платформы, в нижней перми Урала и Тимана (Никифорова, 1938; Шульга-Нестеренко, 1941, 1949, 1951, 1952, 1955; Морозова, 2001), но необычайно обилен он в нижнем карбоне Северной Америки (McKinney, 1980, 1993; McKinney, McGhee, 2003; McKinney, Wass, 1981). К сожалению, ни в одной работе российских авторов, несмотря на подробные описания целого ряда видов Archimedes (рис. 3), не указывается, являются ли их спиральные колонии право- или левозавернутыми.

Чаще регистрировались виды Archimedes, сетчатые колонии которых развивались в одиночную спираль (декстральную или синистральную) от края сетки родительской колонии, путем фрагментации (McKinney, 1983). Однако известны редкие примеры одиночных и разнонаправленных парных спиралей Archimedes, которые формировались от расширенного инкрустирующего основания, образованного вокруг анцеструлы (Ulrich, 1890; Condra, Elias, 1944; Conkin, Fuson, 1970; McKinney, 1983). Но особый интерес представляет уникальная находка одного из видов Archimedes – *A. cf. intermedius* (Ulrich, 1890) в формации Честер (поздний карбон, ранний намюр) на севере Алабамы, США, описанная К. МакКинни и Д. Бэрдиком (McKinney, Burdick, 2001). Почти от основания сетчатой веерообразной колонии в противоположные стороны отходят две спиральные ветви, из которых одна декстральная, а другая – синистральная (рис. 4а). Боковые спирали перпендикулярны к вертикальному росту материнской колонии. Авторы обращают внимание на необычное базальное прикрепление, сформированного, очевидно, в результате обрастания анцеструлой и последующими зооидами верхушки эфемерного субстрата, который возвышался над морским дном. Благодаря этому энантиоморфные спирали могли свободно расти в разные стороны. В целом эта сложная колония Archimedes необычайно миниатюрна: она имеет всего 6.5 мм в высоту и 200.0 мм поперечной длины. Чаще в работах палеонтологов приводится такая длина отдельных фрагментов спирали Archimedes: 0.25–50.0 см, а иногда – до 100.0 см.

Общеизвестно, что деликатная сетка спирали Archimedes состоит из бифуркирующих соединенных перекладинами ветвей с двухрядным расположением зооидов, открывающихся на одну сторону. Исследованиями МакКинни (McKinney, 1980, 1993 и др.) установлено, что полные колонии этих мшанок формировались спиральным ростом бифуркирующих ветвей вдоль оси и радиальным их ростом от нее. При этом в пределах каждой





*a*



*б*



*в*

Рис. 4. Пространственные спирали колоний палеозойских мшанок: *a* – *Archimedes cf. intermedius* (Ulrich, 1890), веерообразная сетка и отходящие от нее энантиоморфные спирали (x 5.5); формация Честер (поздний карбон, ранний намюр); США, Алабама (McKinney, Burdick, 2001); *б, в* – *Kazarchimedes kalbensis* Plamenskaja, 1964, *б* – внешний вид (нат. вел.); *в* – фрагмент сетки, тангенциальное сечение (x 14); нижний карбон, верхний визе; Восточный Казахстан (Пламенская, 1964).

спирали в серии бифуркирующих ветвей одна ветвь сохраняла спиральный рост (декстральный или синистральный) материнской ветви, другая отклонялась в сторону. Внутренний край спирально завернутой сетки создавал осевую структуру, или осевой винт. Но настоящей линейной структуры, от которой начиналась бы спираль сетки, не существует. Твердая винтовая структура, окружающая виртуальную ось спирали, создавалась значительными отложениями кальцита, который быстро секретировался в проксимальном направлении от растущей верхушки.

Очевидно, к этому типу строения следует отнести и винтообразные сетчатые колонии единственной мшанки рода *Kazarchimedes* Plamenskaja,

1964 из нижнего карбона Восточного Казахстана (Пламенская, 1964). Он представлен единственным видом *K. kalbensis* Plamenskaja, 1964 (рис. 4б, в). Этот род отличается от *Archimedes* тем, что у него бифуркирующие ветви формировались не двумя, а тремя-четырьмя рядами автозооидов, а также тем, что диаметр оборотов уменьшался от основания в сторону растущей верхушки. Автор рода отметила, что обороты спирали у *Kazarchimedes* идут слева направо.

МакКинни подчеркивал, что спиральный рост колоний позволял, сохраняя минимальную площадь их прикрепления, увеличивать площадь поверхности витков сетки. Питающие зооиды, которые открывались на верхней стороне каждого оборота, успешно орошались идущими сверху водными потоками с питательными частицами. Кроме того, такой рост изолировал колонию от дополнительного контакта с субстратом, где взаимодействие с другими сессильными организмами могло быть особенно частым и неблагоприятным.

Второй тип прямого спирального роста с образованием энантиоморфных колоний зарегистрирован у мшанок юрского рода *Terebellaria* d'Orbigny, 1852, который представлен всего одним видом – *T. ramossissima* Lamouroux, 1821 (рис. 5). В нашей стране он широко распространен в средней юре (средний келловей) центральных районов Европейской части России (Герасимов, 1955; Вискова, 2006), он также многочислен в средней юре Англии и Франции (Walter, 1969; Taylor, 1978). Уникальность мшанок рода *Terebellaria* состоит в том, что их прямые дихотомирующие ветви представлены нисходящей пространственной спиралью. Необычайная особенность колониального роста *T. ramossissima* была скрупулезно изучена английским бриозологом П. Тэйлором (Taylor, 1978). Он подчеркнул, что ветви колоний *Terebellaria* являются декстральными и синистральными, но обнаружить это можно только со стороны растущей верхушки или в поперечных шлифах. В нашем материале (сборы П.А. Герасимова, А.С. Алексеева и автора) из отложений среднего келловея Москвы и Подмосковья имеются фрагменты только декстральных ветвей *Terebellaria* (их длина 1.5–6.5 см). Но приведенный в работе Герасимова (1955, табл. XII, фиг. 9) снимок одного поперечного среза колонии (рис. 5б) свидетельствует о том, что синистральные ветви были и в московском материале, часть которого, к сожалению, пока не найдена. Ветви *Terebellaria* имеют прямой осевой стержень, который состоит из пучка эндозональных зооидов, почкованием которых обеспечивался дистальный рост ветви от анцеструлярного основания. От краев непрерывно растущей верхушки прямого осевого стержня происходило почкование экзозональных зооидов, которые росли не вверх, а вниз, в сторону основания ветви, сливаясь в узкий инкрустирующий пояс. Этот пояс зооидов по нисходящей спирали, право- или левозавернутой, обрастал сначала поверхность осевого стержня, а затем и сформиро-



Рис. 5. *Terebellaria ramossissima* Lamouroux, 1821: *a* – фрагмент ветвистой колонии (x 4); *б* – поперечное сечение, спираль синистральная (x 6); средняя юра, средний келловей; Россия, г. Москва, карьер Камушки (Герасимов, 1955); *в* – продольное сечение (x 9.5), видны эндозональные зооиды, обеспечивавшие дистальный рост ветви от анцеструлярного основания, и экзозональные зооиды, которые росли в сторону основания ветви по нисходящей спирали, формируя инкрустирующий пояс; средняя юра, бат; Франция, Нормандия, (Taylor, 1978); *г* – дистальная часть ветви (x 12); *д* – поперечное сечение, спираль декстральная (x 15) (Вискова, 2006); средняя юра, средний келловей; Россия, г. Москва, карьер Камушки.

вавшихся ветвей, значительно их укрепляя. В каждом спиральном обороте выделяется зона открытых апертур, которые принадлежали к питающим зооидам. Это позволяет считать, что действия щупалец в этих зонах были коллективными, а их направленные движения могли создавать эффективную систему водотока, как поступавшего, богатого пищевыми ресурсами, так и отфильтрованного.

Третий тип энантиоморфной спиральной колонии имеет вид *Heterocrisina candelabrum* Voigt, 1987, описанный немецким ученым Э. Фогтом (Voigt, 1987). Он происходит из отложений верхнего маастрихта Нидер-

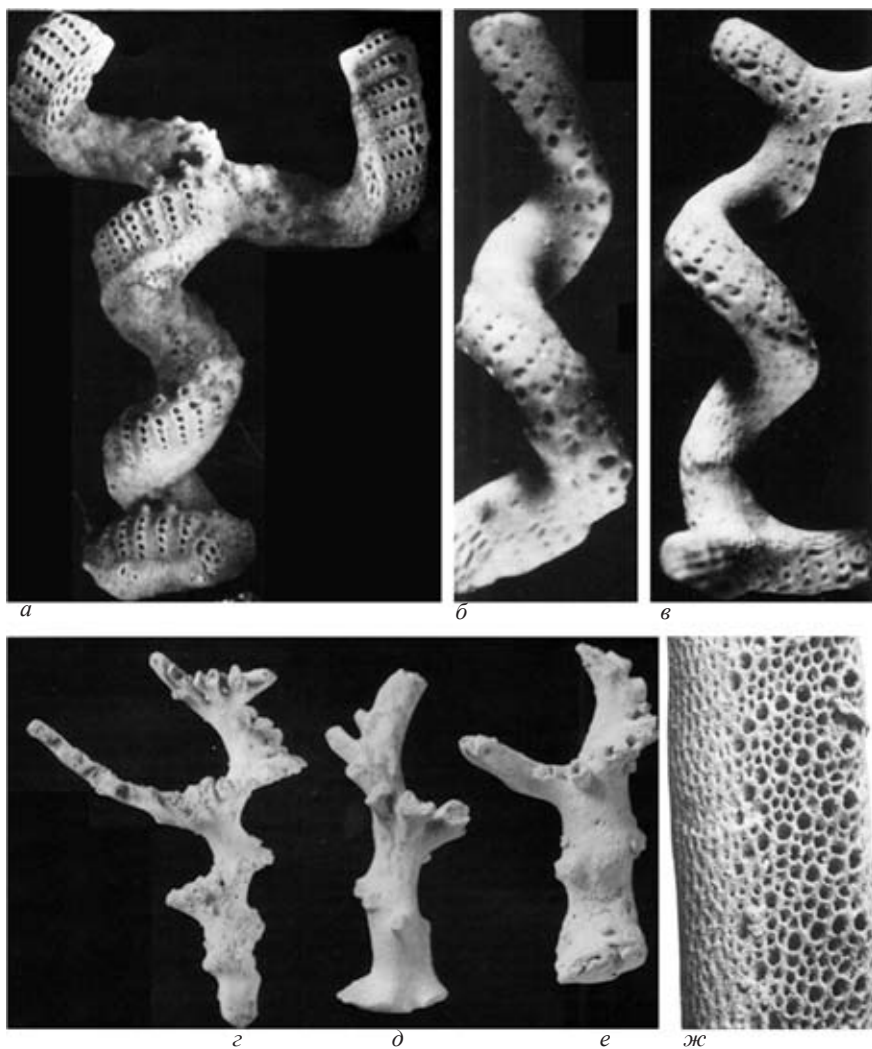


Рис. 6. Эnantиморфные пространственные спирали вертикальных колоний: *a-в* – *Heterocrisina candelabrum* Voigt, 1987; *a* – декстральная спираль, дающая после дихотомии начало декстральной и синистральной спиральям (x11); *б-в* – синистральные спирали (x 12); верхний мел, верхний маастрихт; Нидерланды (Voigt, 1987); *г-ж* – *Crisidmonea archimediformis* Taylor, McKinney, 1996: видны утолщенные спиральные оси и отходящие от них бифуркирующие ветви, *г, е* – спирали декстральные (x 2.3 и x 3.1), *д* – спираль синистральная (x 4.2), *ж* – фрагмент ветви, видны автозооции, собранные в фасцикли, и гетерозооции (x 23); эоцен; США, Северная Каролина (Taylor, McKinney, 1996).

ландов. Как отмечает автор, все фрагменты колоний этого вида (рис. 6*a-в*) имеют вычурно изогнутые узкие спиральные ветви (их длина 1.4–1.5 мм), которые при вертикальном росте часто дихотомировали. И хотя Фогт не указывает направленности оборотов спирали ветвей, на приведенных им

иллюстрациях можно видеть, что среди них есть право- и левозавернутые, и что после дихотомии также формировались декстральная и синистральная спирали. Расстояние между оборотами у основания ветви, берущей начало от расширенного образования вокруг анцеструлы, небольшое, но оно заметно увеличивается в дистальном направлении. Фронтальная и фронтально-латеральная стороны спиральных ветвей сформированы автозооидами, а дорсальная и дорсально-латеральная – кенозооидами, или нематозооидами. Апертуры автозооидов собраны в фасцикли, расположенные на латеральных сторонах ветвей выступающими параллельными рядами, перпендикулярными к длине ветвей. Диаметр апертур в каждом ряду увеличивается в направлении фронтоли.

К сожалению, Фогт не обратил внимания на образование разнонаправленных спиралей, а только подчеркнул спиральный рост ветвей. Этот рост у *H. candelabrum* он считает патологическим отклонением, особенным примером воздействия на рост мшанок высокоэнергетических условий подвижного мелководья. Тем не менее, расположение апертур питающих зооидов, связанных в выступающие фасцикли, и их ориентация на спиральных ветвях позволяют предположить, что коллективные действия щупалец придавали необходимое направление водным потокам с пищевыми ресурсами. Они проходили через несложные спиральные обороты ветвей *H. candelabrum*, орошая их боковые стороны с открытыми апертурами.

Четвертый тип энантиоморфных колоний мшанок, несколько напоминающий осевую часть спирали Archimedes, также представлен одним видом *Crisidmonea archimediformis* Taylor, McKinney, 1996. Он был обнаружен в эоцене штата Северная Каролина, США (Taylor, McKinney, 1996). Колонии этого вида состоят из утолщенной спиральной оси, поднимающейся от анцеструлярного основания, и отходящих от оси на каждом ее обороте системы бифуркирующих ветвей (рис. 62-ж). Эти ветви связаны между собой в своем основании и образуют плоскостную, но выпуклую фронтальную поверхность. Из 23 фрагментов, сохранивших осевую часть (длина ее до 25 мм), 14 являются декстральными и девять – синистральными. Преобладание первых позволяет предположить, что у этого вида было больше правозавернутых спиралей. Авторы обращают внимание на то, что при дистальном росте колоний декстральные оси имеют ротацию против часовой стрелки, а синистральные оси – по часовой. Расстояние между оборотами в каждом фрагменте право- и левозавернутой спирали возрастало в дистальном направлении, в сторону растущей верхушки. Бифуркирующие ветви сформированы автозооидами и гетерозооидами, которые авторы относят к кенозооидам. За счет наложения последних спиральные оси кальцифицированы сильнее, чем остальные части колоний. Апертуры автозооидов, как и у выше рассмотренного вида *H. candelabrum*, расположены на латеральных сторонах ветвей параллельными рядами – фасцикля-



ми, перпендикулярными к длине ветвей. Однако гетерозооиды занимают не только латеральную и дорсальную сторону ветвей, они развиты также и между рядами автозооидов в отличие от *H. candelabrum*. Размер апертур, увеличивающийся в направлении фронтальной стороны, их расположение и ориентация позволили авторам предположить, что в спиральных колониях *C. archimediformis* система питающих водных токов проходила снизу вверх через спиральные обороты бифуркирующих ветвей, орошая их латеральные стороны. Но, очевидно, следует добавить, что собранные в фасцикли апертуры питающих зооидов, могут свидетельствовать также и о коллективной роли лофофоров в создании направленной системы водотока.

Среди современных мшанок класса *Eurystomata* также встречаются пряморастущие спиральные колонии (рис. 7). К ним относятся *Bugula turrita* (Desor, 1848), *Retiflustra cornea* (Busk, 1852) и *Spiralaria florum* Busk, 1861. Строение спиральных колоний первых двух видов неоднократно использовалось при сравнении с ними спиральных колоний ископаемых мшанок (Mc Kinney, 1980; Mc Kinney, Wass, 1981; Voigt, 1987). И хотя авторы не акцентируют особого внимания на их энантиоморфии, можно предположить, что у *B. turrita* и *R. cornea* она есть. Что же касается *S. florum*, то К. МакКинни и Р. Восс (Mc Kinney, Wass, 1981) подчеркивают, что все экземпляры этого вида имеют только правозавернутую спираль, а иллюстрация колонии *S. florum* с левозавернутой спиралью (MacGillivray, 1880) они считают результатом литографической репродукции.

Рассмотрим плоские спирали инкрустирующих энантиоморфных колоний некоторых мшанок класса *Eurystomata*. Такие колонии характеризуются спиральным расположением зооидов, декстральным и синистральным. При этом спираль зооидов может формировать либо всю колонию, либо составлять только несколько начальных оборотов вокруг ancestrулы. Таким образом, можно считать, что плоские спирали инкрустирующих энантиоморфных колоний представлены двумя типами.

К первому относятся колонии *Cranosina spiralis* Chimonides et Cook, 1993 (рецентный, Гавай). Они имеют 3–12 мм в диаметре и полностью сформированы лево- и правозавернутыми спиральными сериями зооидов (рис. 8а-в). Авторы этого вида отмечают, что у 78 колоний *C. spiralis* спираль зооидов расположена по часовой стрелке, а у 81 – против нее (Chimonides, Cook, 1994). Они считают, что направление спирали определяется ancestrулой и ее авикулярием, которые расположены в сторону последующего спирального роста. От ancestrулы слева или справа почкуется только один зооид под углом почти в 180°. Второй, третий и четвертый зооиды почкуются не от ancestrулы, а последовательно друг от друга и располагаются таким образом, что они полностью окружают ancestrулу, образуя первый виток спирали зооидов, декстральный или синистральный. Все остальные генерации зооидов в колониях *C. spiralis*

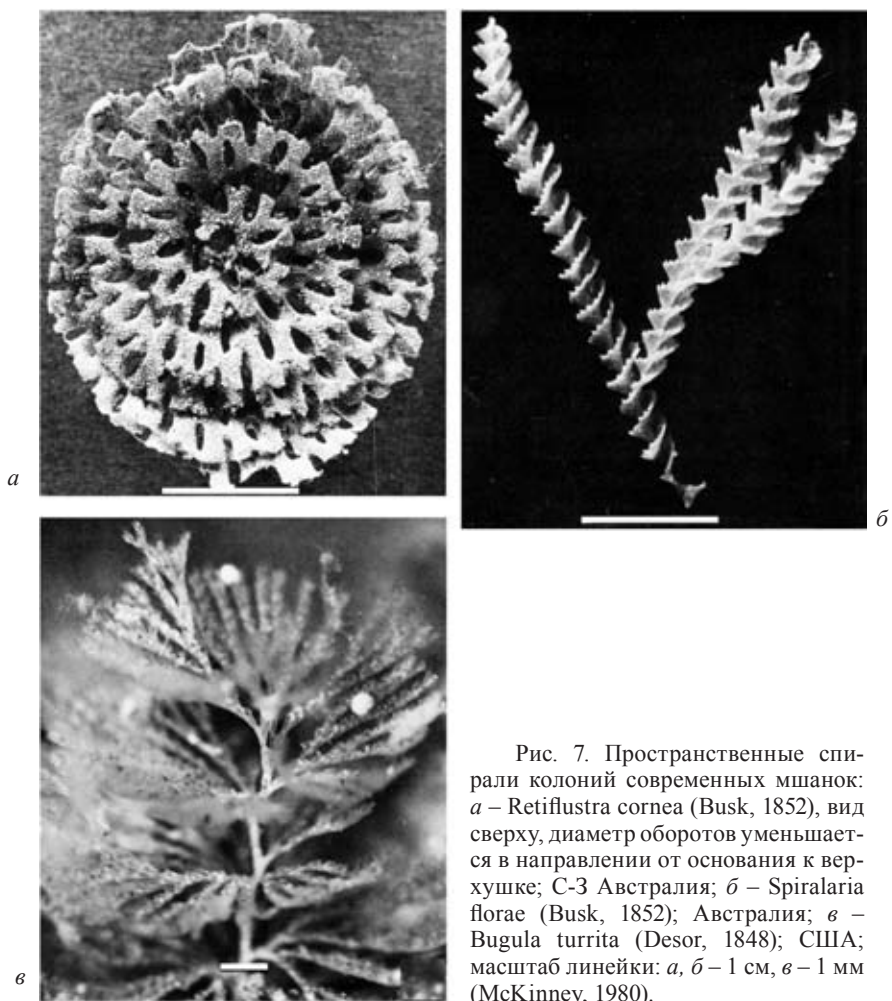


Рис. 7. Пространственные спирали колоний современных мшанок: *a* – *Retiflustra cornea* (Busk, 1852), вид сверху, диаметр оборотов уменьшается в направлении от основания к верхушке; С-3 Австралия; *б* – *Spiralaria floriae* (Busk, 1852); Австралия; *в* – *Bugula turrita* (Desor, 1848); США; масштаб линейки: *a*, *б* – 1 см, *в* – 1 мм (McKinney, 1980).

следуют направлению первой спирали. Общий вид спирали зооидов может быть несколько искажен, что связывается либо с неправильной формой субстрата, либо изначальным смещением осевшей личинки относительно центра субстрата.

Ко второму типу принадлежит современный вид *Setosellina goësi* (Silén, 1942) из Мексиканского залива. Как отмечает Р. Лагайж (Lagaaij, 1963), в колониях этого вида развивается только парная спираль зооидов вокруг анцеструлы. Она может быть и декстральной, и синистральной (иллюстрируется только первая). Этот автор подчеркивает, что обычно более четко биспираль выражена у ювенильных экземпляров (рис. 8г, д). В колониях взрослых форм ротация парной спирали не всегда ясная, однако, ее характер может быть определен по ориентации крупных зубцов вибраккуляриев:

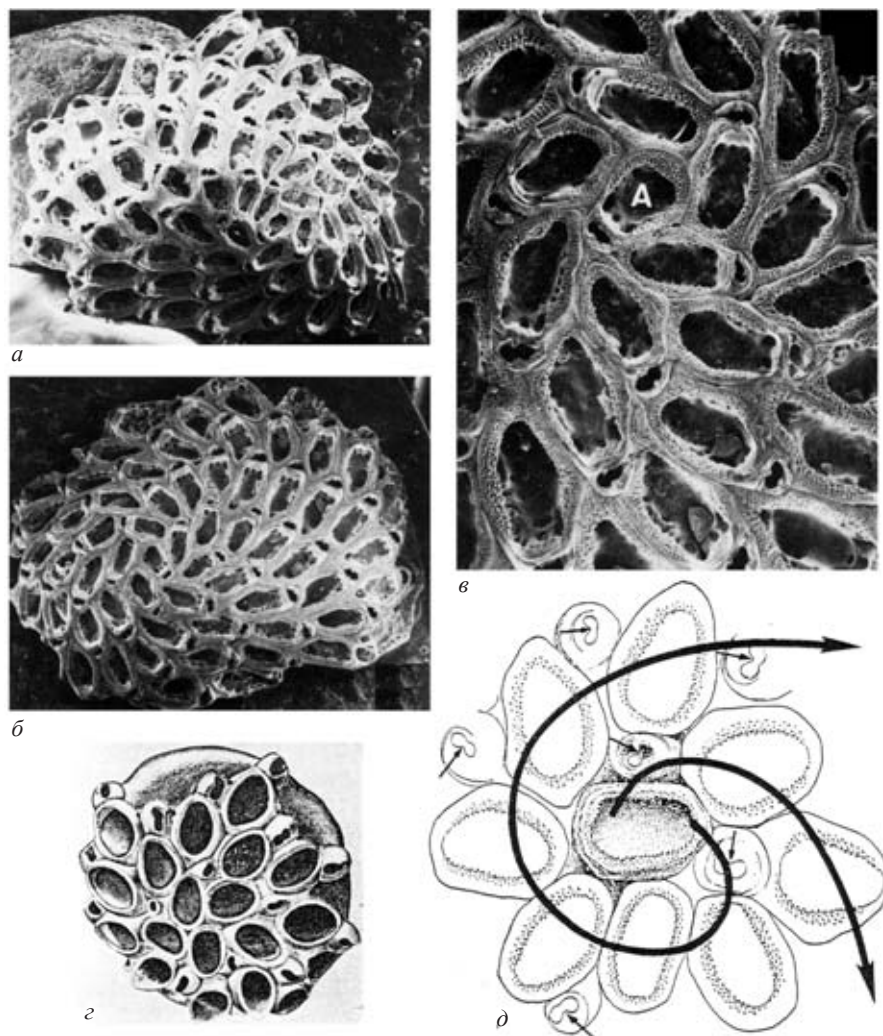


Рис. 8. Энантиоморфные плоские спирали инкрустирующих колоний: *a-в* – *Cranosina spiralis* Chimonides, Cook, 1993: *a* – дextrальная (x 21), *б* – синистральная (x 19), *в* – анцеструла (A) и синистральная спираль окружающих ее зооидов (x 45); совр.; Гавайи (Chimonides, Cook, 1994); *з, д* – *Setosellina goësi* (Silén, 1942): *з* – колония (x40); *д* – схема парной спирали (дextrальной) вокруг анцеструлы; совр., Мексиканский залив (Lagaaij, 1963).

она всегда совпадает с направлением оборота биспирали перианцеструлярных зооидов.

Подчеркивая формирование парных спиралей зооидов на ранних стадиях астогенеза у таких родов инкрустирующих *Eurystomata*, как *Heliodoma* Calvet, 1907 (современный, Южная Африка) и *Helixotionella* Cook et Chimonides, 1984 (олигоцен – ныне, Австралия), авторы, к сожалению,

не указывают направления их оборотов (Cook, 1981; Cook, Chimonides, 1984; Chimonides, Cook, 1994). Однако приведенные в их работах иллюстрации свидетельствуют о том, что парные спирали у *Heliodoma implicata* Calvet, 1907 (Cook, 1981) или у мшанок миоценового и рецентного вида *Helioxotionella spiralis* (Chapman, 1913), как и у современного *H. sculata* Cook et Chimonides, 1984 (Cook, Chimonides, 1984) являются декстральными. Можно предположить, что у мшанок этих родов доминировали колонии с правозавернутыми парными спиралями зооидов.

Следует отметить, что спиральное расположение зооидов в прямых и инкрустирующих колониях ископаемых и современных мшанок обоих классов встречается довольно часто. Однако ответить на вопрос, являются ли эти спирали зооидов энантиоморфными, позволит только дальнейшее изучение этих мшанок.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

**Это** первая попытка обобщения известных данных об энантиоморфизме морских мшанок, свойственного обычно одиночным животным. Зооиды и колонии мшанок энантиоморфны, если являются зеркальным отражением друг друга. Они представлены декстральными (правыми) и синистральными (левыми) формами, либо зооидами с нормальной и реверсивной полярностью. Проведенный анализ публикаций и имеющегося материала по ископаемым и современным мшанкам позволил выделить разные типы энантиоморфных зооидов и энантиоморфных колоний, как у древних, так и рецентных представителей классов *Stenolaemata* и *Eurystomata*. Энантиоморфные зооиды обнаружены пока только в колониях некоторых мшанок *Eurystomata*. Это – сверлящие *Stenostomata* и редкие *Cheilostomata*.

Энантиоморфные колонии представлены несколько шире и разнообразнее. Они развивались в виде пространственных и плоских спиралей независимо в разных линиях ископаемых и современных мшанок обоих классов. Их рост начинался от ancestrулы, реже – в результате фрагментации. Возможно, левые и правые формы колоний были генетически запрограммированы. Но они могли появляться и случайно, подобно спиралям *H. candelabrum*, как рефлекторная реакция ancestrулы на определенные условия среды обитания, а затем закрепиться в следующих поколениях. В этих случаях, очевидно, можно говорить об адаптивной роли энантиоморфизма. Небезынтересно отметить, что у отдельных мшанок энантиоморфия сохранялась на протяжении более или менее длительного отрезка геологического времени. К ним относятся *Pogicellariidae* (маастрихт – ныне), *Terebripora* (эоцен – ныне), *Immergentia* (миоцен – ныне) и *Cookobryozon* (миоцен – плиоцен), характеризующиеся энантиоморфными зооидами, а также *Archimedes* (карбон – пермь) и *Terebellaria* (аален – келловей) с их пространственными энантиоморфными спиралями, соответственно вос-

ходящей и нисходящей, и, возможно, род *Helixotionella* (олигоцен – ныне), имеющий колонии в виде плоской спирали.

Очевидно, феномен энантиоморфизма проявляется у мшанок значительно шире, чем рассмотренные здесь примеры. Они пока не многочисленны, но, как представляется, позволят привлечь внимание специалистов к более глубокому исследованию феномена энантиоморфии у мшанок.

Автор выражает искреннюю благодарность А.В. Коромысловой и И.О. Ренге за помощь в подготовке иллюстраций. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ, № 13-05-004-59.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев Б.Н.* 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. М.: Наука. 432 с.
- Большая советская энциклопедия. 1978. Т. 30. Изд-во Советская энциклопедия. С. 173.
- Вискова Л.А.* 2006. Новые данные о среднеюрских мшанках центра европейской части России // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 81. Вып. 4. С. 49–59.
- Вискова Л.А., Пахневич А.В.* 2010. Новая сверлящая мшанка из средней юры Московской области и ее микротомографическое исследование // Палеонтол. журн. № 2. С. 38–46.
- Герасимов П.А.* 1955. Руководящие ископаемые мезозоя центральных областей европейской части СССР. Ч. 2. Иголкообразные, ракообразные, черви, мшанки и кораллы юрских отложений. М. 90 с.
- Морозова И.П.* 2001. Мшанки отряда Fenestellida. М.: ГЕОС. 177 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 277)
- Никифорова А.И.* 1938. Типы каменноугольных мшанок Европейской части СССР. Палеонтология СССР. Т. 4. Ч. 5. Вып. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 290 с.
- Пламенская А.Г.* 1964. О находке представителей родов и в нижнем карбоне Казахстана // Палеонтол. журн. № 2. С. 45–48.
- Шульга-Нестеренко М.И.* 1941. Нижнепермские мшанки Урала. Палеонтология СССР. Т. 5. Ч. 5. Вып. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 276 с.
- Шульга-Нестеренко М.И.* 1949. Функциональное, филогенетическое и стратиграфическое значение микроструктуры скелетных тканей мшанок. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 68 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 23).
- Шульга-Нестеренко М.И.* 1951. Каменноугольные фенестеллиды Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР. 162 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 32).
- Шульга-Нестеренко М.И.* 1952. Новые нижнепермские мшанки Приуралья. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 84 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 37).
- Шульга-Нестеренко М.И.* 1955. Каменноугольные мшанки Русской платформы. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 207 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 57).
- Bassler R.S.* 1953. Bryozoa. Treatise on invertebrate paleontology / Geol. soc. amer. univ. Kansas press. Ed. R.C. Moor. Pt G. Lawrence. 253 p.



- Bordman R.S., Cheetham A.H.* 1969. Skeletal growth, intercolony variation and evolution in Bryozoa: a review // *J. paleont.* V. 43. № 2. P. 205–233.
- Boardman R.S., Cheetham A.H., Blake D.B.* et al. 1983. Bryozoa (revised). Treatise on invertebrate paleontology / *Geol. soc. amer. univ. Kansas press.* Eds R.C. Moor, R.A. Robinson. Pt G. V. 1. Lawrence. 625 p.
- Cheetham A.H.* 1968. Evolution of zoecial asymmetry and origin of poricellariid cheilostomes // *Atti soc. it. sc. nat. museo civ. st. nat. Milano.* V. 108. P. 185–194.
- Chimonides P.J., Cook P.L.* 1994. Notes on the genus *Cranosina* (Bryozoa, Cheilostomida) // *Zool. scr.* V. 23. № 1. P. 43–49.
- Condra G.E., Elias M.K.* 1944. Study and revision of *Archimedes* (Hall) // *Geol. soc. am. spec. pap.* V. 53. 243 p.
- Cook P.L.* 1981. The potential of minute bryozoans colonies in the analysis of deepsea sediments // *Cahiers biol. mar.* T. 22. P. 89–106.
- Cook P.L., Chimonides P.J.* 1984. Recent and fossil Lunulitidae (Bryozoa: Cheilostomata) 2. Species of *Helixotionella* gen. nov. from Australia // *J. nat. hist.* V. 18. P. 255–270.
- Grischenko A.V., Gordon D.P., Taylor P.D.* 1998. A unique new genus of cheilostomate bryozoans with reversed-polarity zooidal budding // *Asian mar. biol.* V. 15. P. 105–117.
- Hayward P.J.* 1985. Ctenostome bryozoans // *Synopsis of the British Fauna. New ser.* № 33. P. 1–169.
- Lagaaij R.* 1963. New Additions to the Bryozoan fauna of the gulf of Mexico // *Publ. inst. mar. sci. univ. Texas.* V. 9. P. 162–236.
- McKinney F.K.* 1980. Erect spiral growth in some living and fossil bryozoans // *J. paleont.* V. 54. № 3. P. 597–613.
- McKinney F.K.* 1983. Asexual colony multiplication by fragmentation: an important mode of genet longevity in the Carboniferous bryozoans *Archimedes* // *Palaeontology.* V. 9. Pt 1. P. 35–43.
- McKinney F.K., Burdick D.W.* 2001. A rare, larval-founded colony of the bryozoan *Archimedes* from the carboniferous of Alabama // *Palaeontology.* V. 44. Pt 5. P. 855–859.
- McKinney F.K., McGhee G.R.* 2003. Evolution of erect helical colony form in the Bryozoa: phylogenetic, functional, and ecological factors // *Biol. j. Linn. soc.* V. 80. P. 235–260.
- McKinney F.K., Raup D.M.* 1982. A turn in the right direction: simulation of erect spiral growth in the bryozoans *Archimedes* and *Bugula* // *Paleobiology.* V. 8. Pt 2. P. 101–112.
- McKinney F.K., Wass R.E.* 1981. The double helix form of branches and its relation to polymorph distribution in *Spiralaria florum* Busk / Recent and fossil bryozoa. Eds G.P. Larwood, C. Nielsen. Denmark. P. 159–167.
- Pohowsky R.A.* 1978. The boring ctenostomate Bryozoa: taxonomy and paleontology based on cavities in calcareous substrata // *Bull. amer. paleont.* V. 73. № 301. P. 1–192.
- Taylor P.D.* 1978. The spiral bryozoan *Terebellaria* from the Jurassic of southern England and Normandy // *Palaeontology.* V. 21. P. 357–391.

- Taylor P.D., McKinney F.K.* 1996. An Archimedes-like cyclostomes bryozoans from the Eocene of North Carolina // *J. paleont.* V. 70. № 2. P. 218–229.
- Ulrich E.O.* 1890. Palaeozoic Bryozoa // *Illinois geol. surv.* V. 8. P. 293–688.
- Voigt E.* 1987. Neue cyclostome Bryozoen aus der Maastrichter Tuffkreide (Ob. Maastrichtium) // *Paläont. z.* 61. S. 41–56.
- Walter B.* 1969. Les Bryozoaires jurassiques en France. Etude systématique. Rapports avec la stratigraphie et paléoécologie // *Docum. lab. géol. fac. sci. Lyon.* № 35. P. 1–328.

## PHENOMENON OF ENANTIOMORPHISM IN BRYOZOANS

L.A. Viskova

Information about enantiomorphism in bryozoans is extremely rare. We identified different types of enantiomeric zooids and enantiomeric colonies as in fossil representatives also in recent representatives of classes Stenolaemata and Eurystomata, basing on the analysis of publications and material on fossil and recent bryozoans.