

ГЕОЛОГИЯ
GEOLOGY

УДК 564.5:551.763.1(477.75)

ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ О РОЛИ РИНХОЛИТОВ В ПРОЦЕССАХ ЭПИБИОТИИ*

Е.С. ГАПОНЕНКО, М.А. УЛЬШИН, В.Н. КОМАРОВ

*ФГБОУ ВО «Российский государственный геологоразведочный университет имени Серго Орджоникидзе»
23, Миклухо-Маклая ул., г. Москва 117997, Россия
e-mail: egorgapoo@gmail.com, may.ulshin@yandex.ru, komarovmgi@mail.ru*

Впервые выяснена роль ринхолитов в процессах эпибиотии. Инкрустация серпулидами обнаружена у 39 ринхолитов из 979 экземпляров, что составляет 4% от всего изученного материала. Это свидетельствует о том, что ринхолиты крайне редко использовались прикрепляющимися организмами в качестве субстрата. Других эпибионтов не выявлено. Полихеты обнаружены у рода *Hadrocheilus* (87%) и у рода *Akidocheilus*. Размеры инкрустированных ринхолитов варьируют от 7 до 23 мм. Обычно серпулиды покрывают только вентральную сторону ринхолитов, при этом у 48,7% образцов эпибионты с различной степенью интенсивности развиты на всей вентральной поверхности, у 30,7% они наблюдаются только на брюшной стороне капюшона, а у 20,6% серпулиды присутствуют лишь на вентральной поверхности рукоятки. У четырех экземпляров рода *Hadrocheilus* (10% от общего числа) полихеты имеются и на дорсальной поверхности, но при этом они всегда и обычно очень масштабно развиты и на брюшной стороне ринхолита. Не обнаружено ни одного образца, у которого серпулиды встречались бы только на спинной поверхности. Среди остатков многочетинковых червей выявлены и описаны крупные и мелкие трубки. Наличие серпулид на рукоятке ринхолитов, которая при жизни головоногого моллюска располагалась в роговой челюсти, однозначно свидетельствует о поселении эпибионтов на изолированных скелетных структурах погибших цефалопод. Случаи, когда серпулиды наблюдаются только на вентральной стороне капюшона у представителей рода *Akidocheilus*, позволяют предположить, что планктонные трохофоры — личинки полихет могли поселяться на внутренней поверхности надклювья живых аммоноидей, где и превращались во взрослого червя. При этом полихеты получали доступ не только к традиционной добыче, представленной различными микроскопическими организмами, но и к дополнительным пищевым ресурсам, связанным с жизнедеятельностью цефалопод.

К л ю ч е в ы е с л о в а: ринхолиты; серпулиды; эпибиотия; нижний мел; Юго-Западный Крым..

DOI:10.32454/0016-7762-2019-5-5-9

**THE FIRST DATA ON THE ROLE OF RHYNCHOLITES
IN THE PROCESS OF EPIBIOTA**

E.S. GAPONENKO, M.A. ULSHIN, V.N. KOMAROV

*Sergo Ordzhonikidze Russian State University for Geological Prospecting
23, Miklouho-Maklay's street, Moscow 117997, Russia
e-mail: egorgapoo@gmail.com, may.ulshin@yandex.ru, komarovmgi@mail.ru*

For the first time the role of rhyncholites in the process of epibiota has been figured out. Serpulidae inlay is detected in 39 rhyncholites of 979 specimens, representing 4% of the all studied material. This fact demonstrates that rhyncholites were used extremely rarely by encrusting species as a substrate. No other epibionts were found. Polychaetes were found in the genus *Hadrocheilus* (87%) and in the genus *Akidocheilus*. Size of the inlaid rhyncholites ranges from 7 to 23 mm. Serpulidae cover usually only the ventral side of rhyncholites, herewith, at 48,7% of the samples epibionts with different degrees of intensity are developed throughout the ventral surface, at 30,7% of the samples they are observed only on the ventral side of the hood and at 20,6% serpulidae are present only on the ventral surface of the arm. At four exemplars of the genus *Hadrocheilus* (10 % of the total amount) polychaetes are developed on the dorsal surface, but they are always and usually very wide developed on the ventral side of rhyncholites. No samples were found in which serpulidae were found only on the dorsal surface. Among the remains



of polychaete worms, large and small tubes were identified and described. The presence of serpulidae on the handle of rhyncholites, that during the life of the cephalopod mollusk was located in a horny jaw, is a clear indication of the settlement's epibionts on isolated skeletal structures of the already dead cephalopod. Cases when serpulidae are observed only on the ventral side of the hood in representatives of the genus *Akidocheilus*, suggest that planktonic trochophore – larvae of polychaetes can settle on the inner surface of the mandible of living ammonoids, where they turned into an adult worm. At the same time, polychaetes gained access not only to traditional prey, represented by various microscopic organisms, but also to additional food resources associated with the life activity of cephalopods.

К е y w o r d s: rhyncholites; serpulidae; epibiota; Lower Cretaceous; South–Western Crimea.

Ринхолиты — кальцитовые кончики верхних челюстей головоногих моллюсков представляют собой типичную паратаксономическую группу [10, 14–17]. Лишь род *Rhyncholites* объединяет формы, сравнимые с такого же рода образованием в верхней челюсти современного наутилуса. Систематика остальных ринхолитов искусственная и основана на функционально-экологическом подходе, так как точная принадлежность ринхолитов к конкретным видам головоногих моллюсков почти не известна. Искусственная система ринхолитов вынужденно строится на отдельно взятых, обычно наиболее выразительных, легко уловимых признаках морфологического сходства и различия. В основу выделения видов у ринхолитов традиционно положены детали строения капюшона, выступавшего из роговой челюсти, и рукоятки, «крепившей» ринхолит к челюсти, а также пропорции разных частей ринхолита. Таксономическое значение указанных признаков субъективно, а оценка сходства и различия форм носит во многом интуитивный характер. Многие таксоны ринхолитов, по всей видимости, представляют собой искусственные группы, объединяющие виды различного происхождения, но обладающие параллельно возникшими сходными адаптивными чертами.

В общем комплексе вопросов, связанных с изучением ринхолитов, совершенно не исследованной до последнего времени оставалась их роль в процессах эпibiонтии. Следует отметить, что детальное изучение эпibiонтии чрезвычайно важно при комплексном анализе самых различных групп ископаемой фауны, на что неоднократно указывали исследователи [1–4, 11–13].

Прикрепление к субстрату цементацией или непосредственно твёрдой оболочкой отмечается у различных беспозвоночных, ведущих неподвижный образ жизни, причём одни из них прирастают всей нижней поверхностью, а другие только отдельной, чаще всего начальной частью скелетных структур. Субстратом для прикрепляющихся цементацией организмов является лишённое рыхлых наносов твёрдое дно бассейна, а также приподнятые над уровнем осадков предметы неорганического происхождения и твёрдые части скелетов как погибших, так и живых существ. Субстратом

прикрепления могут также служить всевозможные плавающие предметы. Вместе с ними организмы переносятся волнами и течениями и могут быть погребены вследствие этого на разных глубинах, в том числе в тонкозернистых осадках, с которыми они, как требующие для своего существования твёрдого субстрата, не могли быть связаны при жизни.

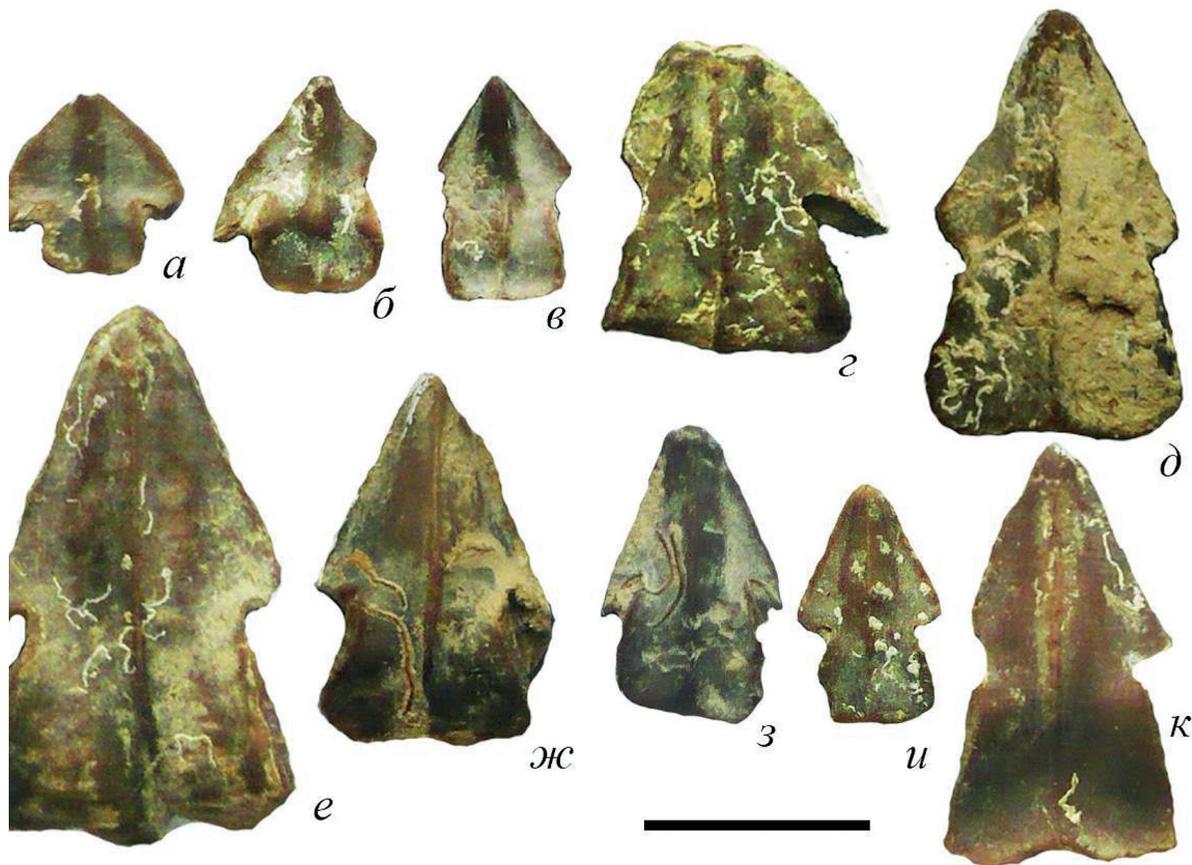
Материалом послужила коллекция ринхолитов В.Н. Шиманского (762 экз.), образцы В.Н. Комарова (136 экз.), а также материалы В.Н. Челядинова (с. Верхоречье, Крым), насчитывающие 81 экземпляр и переданные для изучения В.Н. Комарову. Таким образом, всего было проанализировано 979 экземпляров, происходящих главным образом из нижнемеловых отложений Горного Крыма [5–10, 18, 19].

Изученный материал хранится в Палеонтологическом институте РАН под № 441, 1265, 4729.

Результаты и их обсуждение

Инкрустация серпулидами обнаружена у 39 ринхолитов (все они происходят из нерасчленённых верхнебарремско-аптских отложений окрестностей с. Верхоречье), что составляет 4% от всего изученного материала. Это, безусловно, свидетельствует о том, что ринхолиты крайне редко использовались в качестве субстрата прикрепляющимися организмами. Других эпibiонтов на ринхолитах не выявлено. Главным образом серпулиды обнаружены на ринхолитах рода *Hadrocheilus* (87%). Кроме того, они выявлены у пяти экземпляров рода *Akidocheilus*. Размеры ринхолитов, инкрустированных полихетами варьируют от 7 до 23 мм. Основное число покрытых эпibiонтами ринхолитов — от 16 до 20 мм.

В большинстве случаев серпулиды покрывают только вентральную сторону ринхолитов, при этом у 48,7% образцов эпibiонты с различной степенью интенсивности развиты на всей вентральной стороне, у 30,7% они наблюдаются только на вентральной стороне капюшона, а у 20,6% ринхолитов серпулиды присутствуют лишь на вентральной стороне рукоятки. У четырёх экземпляров рода *Hadrocheilus* (10% от общего числа) они имеются и на дорсальной поверхности, но при этом серпулиды всегда и обычно очень масштабно развиты



Ринхолиты со следами прикрепления серпулид: *а* — *Akidocheilus* (*Planecapula*) *infirus* Shimansky, экз. 4729/38; *б* — *A. (P.) infirus* Shimansky, экз. 4729/39; *в* — *A. (P.) infirus* Shimansky, экз. 4729/40; *г* — *Hadrocheilus* (*Convexiterbeccus*) *inexpectatus* Komarov, экз. 4729/24; *д* — *Hadrocheilus* (*Hadrocheilus*) *kossmati* Till, экз. 441/82; *е* — *H. (H.) kossmati* Till, экз. 1265/488; *ж* — *H. (H.) krimensis* Shimansky, экз. 1265/176; *з* — *H. (H.) mirus* Komarov, экз. 4729/41; *и* — *H. (H.) optivus* Shimansky, экз. 4729/42; *к* — *H. (H.) sp.*, экз. 1265/168. Фото В.Н. Комарова. Длина масштабной линейки 1 см

и на брюшной стороне. Нами не обнаружено ни одного образца, у которого серпулиды встречались бы только на спинной поверхности.

Среди исследованных скелетных остатков многощетинковых червей выявлены крупные и мелкие трубки (рисунок).

Крупные трубки очень редки. Их удалось наблюдать всего у пяти образцов — *Akidocheilus* (*Planecapula*) *infirus* Shimansky (1 экз.), *Hadrocheilus* (*Hadrocheilus*) *krimensis* Shimansky (1 экз.), *H. (H.) mirus* Komarov (1 экз.) и *H. (H.) sp.* (2 экз.). Крупные трубки обнаружены только на вентральной стороне ринхолитов, где они располагаются и на рукоятке и на капюшоне. Мелкие трубки были установлены у 87,1% инкрустированных ринхолитов. Они имеются у *A. (P.) infirus* Shimansky, *Hadrocheilus* (*Convexiterbeccus*) *inexpectatus* Komarov, *Hadrocheilus* (*Demon*) *rarus* Shimansky, *Hadrocheilus* (*Hadrocheilus*) *kossmati* Till, *H. (H.) krimensis* Shimansky, *H. (H.) optivus* Shimansky, *H. (H.) mirus* Komarov, а также у *H. (H.) sp.* Мелкие трубки выявлены как на вентральной, так и на дорсальной

стороне ринхолитов. На двух экземплярах *H. (H.) sp.* наблюдались как крупные, так и мелкие трубки. Следует отметить, что мелкие трубки мы рассматриваем в качестве трубок-домиков серпулид с некоторой долей условности, не исключено, что они принадлежат другой группе ископаемых организмов.

Крупные трубки известковые, белого цвета, непрозрачные с матовой поверхностью, одиночные, стелющиеся, цементируются к субстрату по всей длине поверхностью нижней стороны. Длина трубок до 6–7 мм, диаметр до 0,5 мм, очень медленно возрастающий. Трубки, плавно изгибающиеся, иногда образуют довольно длинные прямые участки, без меандров и петель. Повороты трубок плавные, а не коленообразные. На изгибах вздутия трубок не наблюдается. Поперечное сечение трубок круглое. Наружная скульптура, насколько позволяет судить сохранность, отсутствует. Внутренняя поверхность трубок идеально гладкая. Толщина стенки составляет 1/3 от диаметра трубки. На нижней стороне стенка трубки не утончается.



В основном наблюдались частично или полностью взломанные трубки, обычно демонстрирующие внутренние ядра коричневого цвета, сложенные, по всей видимости, гидроксидами железа. Одна частично разрушенная трубка оказалась поллой.

Мелкие трубки известковые, белые, непрозрачные с фарфоровидной блестящей поверхностью, одиночные, инкрустирующие ринхолиты и цементирующиеся к ним по всей длине поверхностью нижней стороны. Часто трубки нарастают одна на другую, образуя скопления. Длина трубок до 3–4 мм, обычно меньше. Диаметр трубок 0,2–0,3 мм, по длине трубки не увеличивается. Трубки сильно извилистые на всём протяжении, образуют петли, меандры, резкие повороты на малый угол, ярко выраженные угловатые коленообразные изгибы, иногда чередующиеся с небольшими прямыми участками. На изгибах трубок вздутия не наблюдаются. Поперечное сечение круглое. Наружная и внутренняя поверхности трубок гладкие. Трубки имеют ярко выраженное чётковидное строение. Они состоят из сегментов субовальной формы длиной (в зависимости от размера трубки) от 0,2 до 0,8 мм, сужающихся к одной стороне и расширяющихся к другой. Длина сегментов в пределах одной трубки может варьировать в незначительных пределах. Толщина стенок составляет от 1/4 до 1/6 диаметра трубки. На нижней стороне стенка трубки не утончается. Многие трубки частично взломаны.

Важное значение имеет решение вопроса, прикреплялся ли эпибионт к скелету другого организма при его жизни или уже после гибели. В первом случае обе формы (и прикрепившаяся, и служащая субстратом) являются членами одного биоценоза и могут дать интересный материал для фациальных реконструкций. Во втором случае выводы, основанные на экологическом анализе обеих форм, были бы неточны, поскольку существо, являвшееся субстратом, может не только не входить в состав данного биоценоза, но и иметь более древний возраст. Достаточно чётким указанием на прикрепление при жизни служащего субстратом животного является расположение приросших форм на

периферийных частях раковин, обеспечивающее лучшие условия питания при функционировании организма-субстрата. Свидетельством поселения прикреплённых беспозвоночных на остатках отмерших организмов являются их находки на внутренних участках этих скелетных образований или на тех поверхностях, которые при жизни организма были закрыты мягким телом. Так, прикрепление к рострам белемноидей могло произойти только после их смерти и разложения мягкого тела. Прикрепление к раковинам глубоко зарывавшихся беспозвоночных также возможно только после их смерти.

Что касается изученных ринхолитов, то можно с полным основанием считать, что наличие серпулид на их рукоятке, которая при жизни головоного моллюска располагалась в роговой челюсти, однозначно свидетельствует о поселении эпибионтов на изолированных скелетных остатках погибших цефалопод. Особый интерес представляют формы, а их число значительно и, как уже было отмечено, достигает 30,7%, у которых серпулиды развиты только на вентральной стороне капюшона. Можно предположить, что в этом случае трохофоры — личинки серпулид, которые вели планктонный образ жизни, могли поселяться на внутренней поверхности надклювья живых цефалопод, обладавших капюшоном с вогнутой нижней стороной и служившим только для захвата добычи (род *Akidocheilus*), где и превращались во взрослого червя. Полихеты могли становиться своего рода паразитами, получая доступ не только к традиционной добыче, представленной обычно различными микроскопическими организмами, но и к дополнительным пищевым ресурсам, связанным с жизнедеятельностью цефалопод. Прикрепление личинок полихет к вентральной стороне капюшона рода *Hadrocheilus* представляется маловероятным, так как челюсти у него были приспособлены для раздавливания и, безусловно, могли нанести полихете непоправимый урон.

Авторы выражают глубокую признательность В.Н. Челядинову за предоставленный для исследования материал.

ЛИТЕРАТУРА

1. Геккер Р.Ф. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного девонского поля // Очерки по этологии и экологии населения палеозойских морей Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1935. С. 159–280 (Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР; Т. 4).
2. Геккер Р.Ф. Тафономические и экологические особенности фауны и флоры Главного девонского поля. М.: Наука, 1983. 144 с.
3. Иванов А.В. Уточнение систематического состава морских палеобиот на основе анализа эпибионтии (на примере устричных) // Известия вузов. Геология и разведка. 2003. № 6. С. 43–45.
4. Иванов А.В., Первушов Е.М. Некоторые результаты изучения прикреплённых представителей поздне меловой морской фауны // Учён. зап. геол. фак-та Саратовского гос. ун-та. Нов. сер. Вып. 1. 1997. С. 19–28.
5. Комаров В.Н. Новый представитель подрода *Hadrocheilus* (*Microbeccus*) (ринхолиты) из верхнебарремских отложений Горного Крыма // Известия вузов. Геология и разведка. 1998. № 3. С. 151–153.



6. Комаров В.Н. Определитель ринхолитов Юго-Западного Крыма. Учебное пособие. М.: Диалог-МГУ, 1999. 38 с.
7. Комаров В.Н. Новые данные об *Akidocheilus* (*Planescapula*) *infrigus* Shimansky — типовом виде подрода *Planescapula* (ринхолиты) // Известия вузов. Геология и разведка. 2001. № 5. С. 58–65.
8. Комаров В.Н. Первая находка ринхолитов в средней юре Горного Крыма // Палеонтологический журнал. 2002. № 4. С. 21–22.
9. Комаров В.Н. Первая находка гонатохейлюсов (ринхолиты) на территории Карпат // Известия вузов. Геология и разведка. 2004. № 2. С. 82.
10. Комаров В.Н. Атлас ринхолитов Горного Крыма. Москва: ТИИЦ, 2008. 120 с.
11. Коробков И.А. Введение в изучение ископаемых моллюсков. Ленинград. Изд-во ЛГУ, 1950. 283 с.
12. Марковский Б.П. Методы биофациального анализа. М.: Недра, 1966. 271 с.
13. Сельцер В.Б., Иванов А.В. Результаты анализа прикрепления келловейских *Gryphaea* Поволжья // Вопросы палеонтологии и стратиграфии. 1998. Нов. сер. Вып. 1. С. 35–40.
14. Хузина И.Р., Комаров В.Н. Ринхолиты и проблема широкого и узкого понимания таксонов // Известия вузов. Геология и разведка. 2018. № 1. С. 12–17.
15. Шиманский В.Н. К вопросу о систематике ринхолитов // Доклады АН СССР. 1947. Т. 58. № 7. С. 1475–1478.
16. Шиманский В.Н. О систематическом положении ринхолитов // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. 1949. Т. 20. С. 199–208.
17. Шиманский В.Н. Историческая смена ринхолитов // Ископаемые головоногие моллюски. Москва: Наука, 1985. С. 155–167.
18. Шиманский В.Н., Алексеев А.С. Ринхолиты из датского яруса Крыма // Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1975. С. 87–90.
19. Шиманский В.Н., Нероденко В.М. Новый подвид ринхолитов *Microbeccus* из раннего мела // Палеонтологический журнал. 1983. № 4. С. 36–41.

REFERENCES

1. Gekker R.F. Phenomena of accretion and attachment among the upper Devonian fauna and flora of the Main Devonian field. *Essays on ethology and ecology of the Paleozoic seas population of the Russian platform*. Proceedings of the Paleozoological institute, 1935, vol. 4, pp. 159–280 (in Russian).
2. Gekker R.F. *Tafonomicheskie i ekologicheskie osobennosti fauni i flori Glavnogo devonskogo polya*. [Taphonomic and ecological features of the fauna and flora of the Main Devonian field]. Moscow: Science (Publ.), 1983. 144 p. (in Russian).
3. Ivanov A.V. Clarify the systematic composition of the marine paleobiots based on the analysis of epibiontia (for example oyster). *Proceedings of higher educational establishments. Geology and Exploration*, 2003, no. 6, pp. 43–45 (In Russian).
4. Ivanov A.V., Pervushov E.M. Some results of the study of attached representatives of late Cretaceous marine fauna. *Scientific notes of the faculty of Geology of Saratov state University*, 1997, new series, issue 1, pp. 19–28 (In Russian).
5. Komarov V.N. The new representative of the subgenus *Hadrocheilus* (*Microbeccus*) (rhyncholites) from the upper Barremian deposits of the Mountain Crimea. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Geologiya i razvedka* — [Proceedings of higher educational establishments. Geology and Exploration], 1998, no. 3, pp. 151–153 (in Russian).
6. Komarov V.N. *Opredelitel rinholitov Yugo-Zapadnogo Krima. Uchebnoe posobie*. [The determinant of rhyncholites of South-Western Crimea. Textbook]. Moscow: Dialogue–MSU (Publ.), 1999. 38 p. (in Russian).
7. Komarov V.N. The new representative of the subgenus *Hadrocheilus* (*Microbeccus*) (rhyncholites) from the upper Barremian deposits of the Mountain Crimea. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Geologiya i razvedka* — [Proceedings of higher educational establishments. Geology and Exploration], 2001, no. 5, pp. 58–65 (in Russian).
8. Komarov V.N. The first finding of rhyncholites in the middle Jurassic of the Mountain Crimea. *Paleontologicheskij zhurnal*. [Paleontological journal], 2002, no. 4, pp. 21–22 (in Russian).
9. Komarov V.N. The new representative of the subgenus *Hadrocheilus* (*Microbeccus*) (rhyncholites) from the upper Barremian deposits of the Mountain Crimea. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Geologiya i razvedka* — [Proceedings of higher educational establishments. Geology and Exploration], 2004, no. 2, pp. 82 (in Russian).
10. Komarov V.N. *Atlas rinholitov Gornogo Krima*. [Atlas of rhyncholites of Mountain Crimea]. Moscow: CIPC (Publ.), 2008. 120 p. (in Russian).
11. Korobkov I.A. *Vvedenie v izuchenie iskopaemih mollyuskov*. [Introduction to the study of fossil mollusks]. Leningrad: Publishing house of LGU, 1950. 283 p. (in Russian).
12. Markovsky B.P. *Metodi biofacialnogo analiza*. [Methods of biofacial analysis]. Moscow: Nedra (Publ.), 1966. 271 p. (in Russian).
13. Celcer V.B., Ivanov A.V. The results of the analysis of the attachment of the Callovian *Gryphaea* of the Volga region. *Questions of paleontology and stratigraphy*, 1998, new series, issue 1, pp. 35–40 (in Russian).
14. Khuzina R.I., Komarov V.N. Rhyncholites and the problem of broad and narrow understanding of the taxa. Komarov V.N. The new representative of the subgenus *Hadrocheilus* (*Microbeccus*) (rhyncholites) from the upper Barremian deposits of the Mountain Crimea. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Geologiya i razvedka* — [Proceedings of higher educational establishments. Geology and Exploration], 2018, no. 1, pp. 12–17 (in Russian).
15. Shimansky V.N. To the question of taxonomy of rhyncholites. *Doklady AN SSSR (Reports of the USSR Academy of Sciences)*, 1947, vol. 58, no. 7, pp. 1475–1478. (in Russian).
16. Shimansky V.N. On systematic position of rhyncholites. *Trudy Paleontologicheskogo instituta AN SSSR (Proc. of Paleontological Institute of USSR Academy of sciences)*, 1949, vol. 20, pp. 199–208. (in Russian).
17. Shimansky V.N. Historical change of rhyncholites. *Iskopaemie golovonogie mollyuski*. [Fossil cephalopods]. Moscow: Science (Publ.), 1985, pp. 155–167 (in Russian).
18. Shimansky V.N., Alekseev A.S. Rhyncholites from Danish stage of Crimea. *Razvitie i smena organicheskogo mira na rubezhe mezozoya i kajnozoya*. [Development and change of the organic world at the turn of the Mesozoic and Cenozoic]. Moscow: Science (Publ.), 1975, pp. 87–90 (In Russian).
19. Shimansky V.N., Nerodenko V.M. A new subgenus of rhyncholites *Microbeccus* from the early Cretaceous. *Paleontologicheskii jurnal (Paleontological journal)*, 1983, no. 4, pp. 36–41 (in Russian).