



*Девонские эпобионты*





МИНОБРНАУКИ РОССИИ  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ГЕОЛОГОРАЗВЕДОЧНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ИМЕНИ СЕРГО ОРДЖОНИКИДЗЕ»  
(МГРИ)

Измайлова А.А., Головастов Д.А., Вайтиева Ю.А., Павлидис С.Б.,  
Гончарова Е.И., Локтионов А.Д., Комаров В.Н.

# ДЕВОНСКИЕ ЭПИБИОНТЫ

МОСКВА  
2021

---

УДК 56  
ББК 28.1  
А 11

**Девонские эпибионты** / Измайлова А.А., Головастов Д.А., Вайтиева Ю.А., Павлидис С.Б., Гончарова Е.И., Локтионов А.Д., Комаров В.Н. - М.: ООО "ТИИЦ", 2021. - 82 с.: ил.

В предлагаемой читателям работе впервые приведены результаты исследования эпибионтов (микроконхид, корнулитид, табулятоморфных кораллов, мшанок и сверлящих организмов) на поверхности раковин атрипид (брахиоподы) из девонских отложений Закавказья. Описан систематический и количественный состав девонских прикрепляющихся организмов, а также их морфологические особенности. Установлены случаи как прижизненного, так и посмертного поселения обрастателей. Сделаны общие выводы о палеоэкологических условиях существования поселенцев. В интервале от эмсского яруса до франского яруса включительно подробно рассмотрено стратиграфическое распространение эпибионтов.

Работа «Девонские эпибионты» адресована студентам, аспирантам, преподавателям ВУЗов, геологам широкого профиля, исследователям, занимающимся различными аспектами палеонтологии, стратиграфии, палеоэкологии, а также всем, кто интересуется естествознанием.

**Devonian epibionts** / Izmailova A.A., Golovastov D.A., Vaitieva Yu.A., Pavlidis S.B., Goncharova E.I., Loktionov A.D., Komarov V.N. - Moscow: Ltd TIIC, 2021. - 82 p.: ill.

This paper presents for the first time the results of the study of epibionts (microconchids, cornulitids, tabulatomorphic corals, mosses, and drilling organisms) on the surface of the shells of atrypids (brachiopods) from the Devonian deposits of Transcaucasia. The systematic and quantitative composition of Devonian attachment organisms, as well as their morphological features, are described. Cases of both in vivo and postmortem settlement of fouling have been established. General conclusions about the paleoecological conditions of the settlers existence are made. The stratigraphic distribution of epibionts is considered in detail in the interval from the Emsian Stage to the Fransian stage inclusive.

The work «Devonian epibionts» is addressed to students, graduate students, university teachers, geologists of a wide profile, researchers, dealing with various aspects of paleontology, stratigraphy, paleoecology, as well as anyone interested in natural science.

© Измайлова А.А., Головастов Д.А., Вайтиева Ю.А., Павлидис С.Б., Гончарова Е.И., Локтионов А.Д., Комаров В.Н., 2021

© Издательство ООО "ТИИЦ", 2021

© Обложка Измайлова А.А., Головастов Д.А., 2021

---

**ОГЛАВЛЕНИЕ**

Введение	7
1. Микроконхиды	9
1.1. Род <i>Palaeconchus</i>	13
2. Корнулитиды	22
2.1. Род <i>Cornulites</i>	22
3. Табулятоморфные кораллы	29
4. Мшанки	37
5. Сверлящие организмы	51
6. О некоторых особенностях палеоэкологии	64
Заключение	68
Литература	70



«Называть, описывать и классифицировать -  
вот основа и цель науки»  
Жорж Кювье

## ВВЕДЕНИЕ

Девонские отложения Закавказья содержат поистине уникальную по богатству и разнообразию ассоциацию ископаемых остатков, которые вот уже много лет привлекают самое пристальное внимание специалистов–палеонтологов. В общем комплексе окаменелостей важной группой являются брахиоподы отряда *Atrypida*, монографически описанные в [3, 12, 14, 20, 24–48, 53, 58, 60, 67, 74].

Комплексное доизучение коллекции девонских атрипид Закавказья позволило впервые обнаружить на поверхности их раковин различных эпибионтов, среди которых были определены микроконхиды, корнулитиды, табулятоморфные кораллы, мшанки и сверлящие организмы [1, 2, 10, 11, 13, 17–19, 21–23, 52, 62, 63, 66].

Следует отметить, что детальное изучение эпибионтии чрезвычайно важно при комплексном анализе различных групп ископаемой фауны, на что неоднократно указывали исследователи [4–9, 15, 16, 51, 54, 55, 59, 61, 64, 65, 68].

Обнаружение нами прикреплённых организмов является хорошим примером сокращения неполноты палеонтологической летописи, которое возможно в ходе переизучения старых коллекционных материалов [49, 50, 56, 69, 70].

Материалы, изложенные в данной работе, были широко апробированы в опубликованной литературе и успешно доложены на XV Международной научно–практической конференции МГРИ “Новые идеи в науках о Земле” 1–го апреля 2021 г.

Номера и расположение упоминающихся в работе разрезов и обнажений девонских отложений даны по [45].

Работа «Девонские эпибионты» предназначена студентам, аспирантам, преподавателям ВУЗов, геологам широкого профиля, исследователям, занимающимся различными аспектами палеонтологии, стратиграфии, палеоэкологии, а также всем, кто интересуется естествознанием.

## 1. МИКРОКОНХИДЫ

Микроконхиды ранее относили к многощетинковым кольчатым червям (рис. 1), или к червеобразным гастроподам рода *Vermetus* (рис. 2). В 1990–х годах были проведены детальные микроструктурные исследования стенки их раковины.

Было установлено, что в отличие от спирорбид (у которых в трубке–домике нет начальной камеры и трубка открыта с заднего конца, где есть небольшое отверстие), у микроконхид развит шаровидный “протоконх”, то есть задний конец их трубки был закрыт.

Кроме того, в стенках трубок полихет нет слоёв, так как они строят трубки из своеобразной затвердевающей пасты, которую прикрепляют к устью спереди. А в трубках–раковинках микроконхид были установлены слои, строение которых напоминает некоторые особенности морфологии слоёв в раковинах брахиопод.

Все палеозойские, триасовые и раннеюрские “спирорбисы” стали относить не к кольчатым червям, а к отряду *Microconchida* Weedon, 1991, который вошёл в состав класса *Tentaculita* Bouček, 1964.

Тентакулиты относятся к лофофоратам (*Lophophorata*) – группе, объединяющей также брахиопод и мшанок. Лофофораты ловят пищевые частички, взвешенные в воде, при помощи лофофора – спирального органа с мелкими ресничками.

Мшанки это очень мелкие колониальные лофофораты, брахиоподы – довольно крупные одиночные формы, а тентакулиты были мелкими одиночными представителями лофофорат.

Микроконхидам посвящена обширная литература [71–73, 75–80, 82–85, 87–89, 91–95, 97–108], однако до настоящего времени изучены они всё ещё недостаточно. Современная систематика микроконхид на семейственном уровне была предложена в [103].



Рис. 1 Современные многощетинковые черви - полихеты.

Большинство микроконхид характеризуется спиральной раковиной, у которой может быть развит распрямлённый кончик, длина которого не превышает 2 мм. Однако некоторые таксоны характеризуются другой морфологией и могли иметь длинную, иногда вертикально ориентированную раскрученную часть трубки. Так, некоторые каменноугольные виды формировали длинную спирально раскрученную раковину. Представители нижнетриасового рода *Spathioconchus* имели прямые трубки. Пермский род *Helicoconchus* характеризуется длинной спирально раскрученной и ветвящейся трубкой.

Большинство микроконхид отличается очень маленькими раковинами. Диаметр приустьевой части спиральной трубки варьирует в пределах 0,1–1,5 мм. Диаметр апертуры у раскрученной части трубки составлял обычно 0,5–3,0 мм.

Одними из наиболее крупных микроконхид являются *Microconchus cravenensis* из верхневизейского подъяруса Великобритании.

Диаметр спиральной, прирастающей к субстрату, части их раковины, достигает 5,4–7,7 мм. Длина сохранившейся раскрученной части трубки составляет 16,0 мм в длину, а диаметр приустьевой части раковины – 8,3 мм.

Удивительное внешнее сходство между микроконхидами и спирорбидами объясняется конвергенцией – они занимали одну и ту же экологическую нишу и жили в практически одинаковых условиях.

И те и другие были неподвижно прикрепляющимися бентосными организмами, обрастателями, и те и другие фильтровали пищу из воды при помощи ловчего аппарата. Однако микроконхиды демонстрируют более высокую степень экологической гибкости.

Если спирорбисы жили только в воде с нормальной солёностью, то микроконхиды могли обитать не только в нор-

Рис. 2 Современные гастроподы рода *Vermetus*.

мально солёных водах, но и в солоновато водных бассейнах, а в интервале с раннего девона по поздний триас могли обитать даже в пресноводных бассейнах. Микроконхиды, в частности, в огромном количестве находят на листьях каменноугольных растений, сохранявшихся явно в опреснённых водоёмах. Микроконхиды появились в позднем ордовике. Они процветали в палеозое и были очень важным компонентом донной фауны. Великое пермско–триасовое вымирание повлияло и на них, од-

нако экологическая пластичность помогла им выжить. В триасе они всё ещё были заметной группой, однако с началом юрского периода начали стремительно угасать. В юрских отложениях микроконхид находили лишь в Англии, Франции и Польше, однако находки были немногочисленны и однообразны. Последние находки микроконхид датируются батским веком.

Среди микроконхид удалось определить представителей рода *Palaeconchus* Vinn, 2006. Идентифицированы они с некоторой долей условности, так как для точной диагностики необходимы детальные исследования стенки раковины и более массовый материал.

### 1.1. РОД PALAECONCHUS

Мы обнаружили палеоконхусы на 28 раковинах атрипид в интервале от эмского яруса (зона *Zdimir pseudobaschkirikus* – *Megastrophia uralensis*) до франского (зона *Adolfia zickzack*) включительно (рис. 3–10). Представителей рода *Palaeconchus* в основном удалось выявить на раковинах атрипид *Atrypa* (*Kyrtatrypa*) *culminigera* Struve, *Desquamatia* (*Independatrypa*) *mikunovi* Komarov, *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur) и *Atryparia* (*Atryparia*) *instita* Copper в отложениях зоны *Mucrospirifer diluvianoides* – *Radiomena irregularis* (верхний эйфель). Несколько образцов было зафиксировано на раковинах *Atrypa* (*Atrypa*) *menneri* Komarov из зоны *Zdimir pseudobaschkirikus* – *Megastrophia uralensis* (эмс), *Spinatrypina* (*Spinatrypina*) *kasangulubachensis* Komarov и *Pseudoatrypa gjumuschlugensis* (Mamedov) из зоны *Indospirifer pseudowilliamsi* (живет), а также на раковинах *Desquamatia* (*Independatrypa*) *subindependensis* Komarov из зоны *Adolfia zickzack* (фран). Трубкажила *Palaeconchus* – с прирастающей известковой трубкой не могли существовать вне твёрдого субстрата. Их личинки развивались только там, где они находили подходящее твёрдое возвышение над донными отложениями. Считается, что в случае поселения

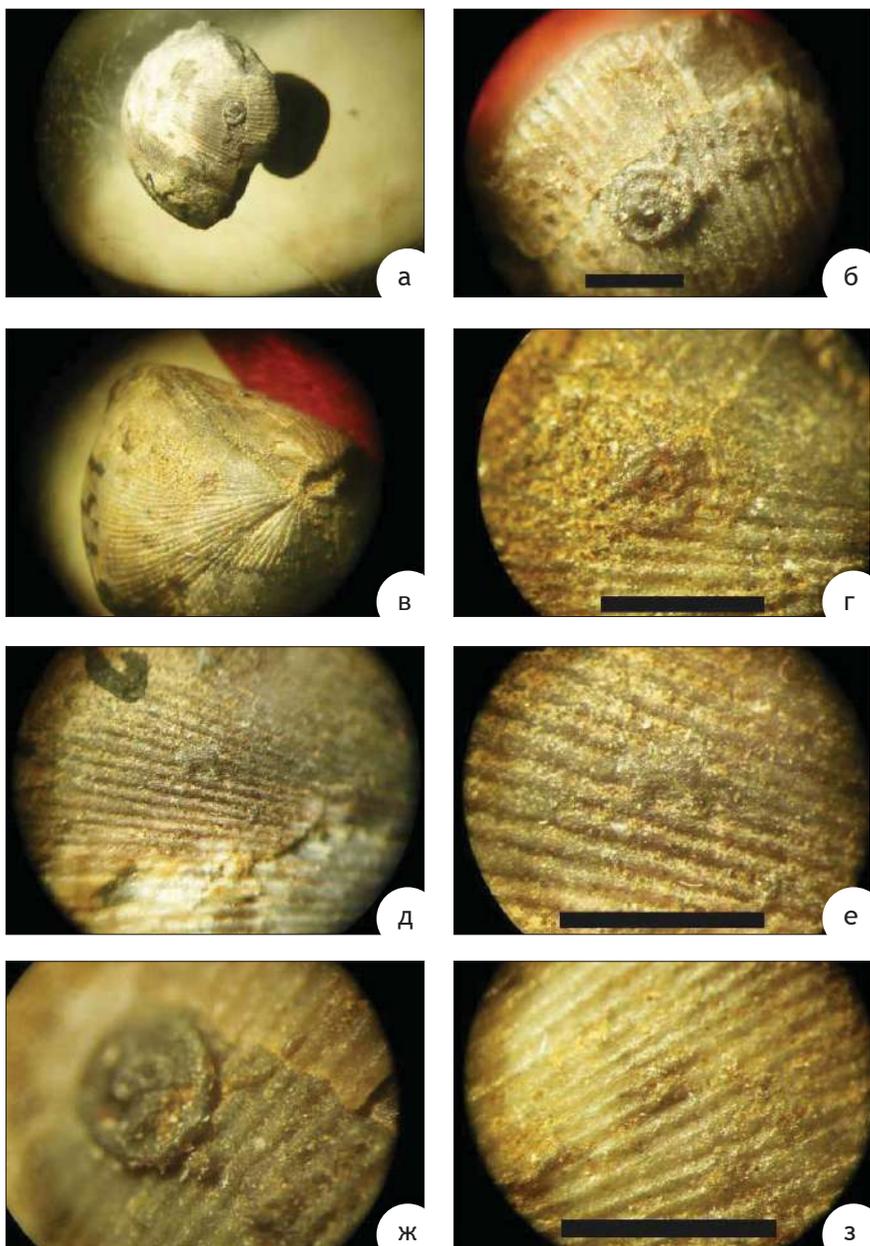


Рис. 3 Микроконхиды *Palaeonchus* Vinn, 2006: а - з, на раковинах *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur, 1851); гора Велодаг, (обн. 1422); средний девон, верхний эйфель, зона *Mucrospirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*. Здесь и далее фото В.Н. Комарова. Длина масштабной линейки 2 мм.

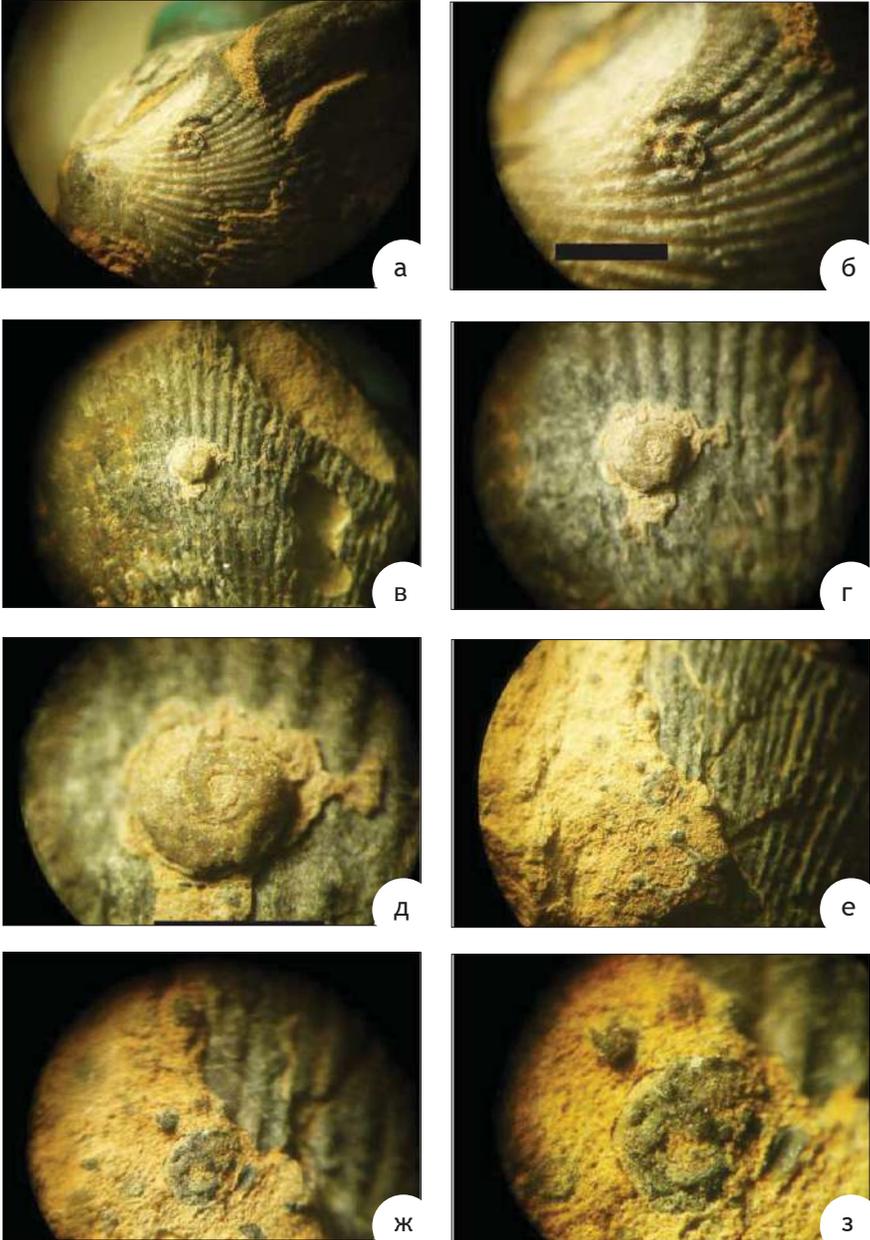
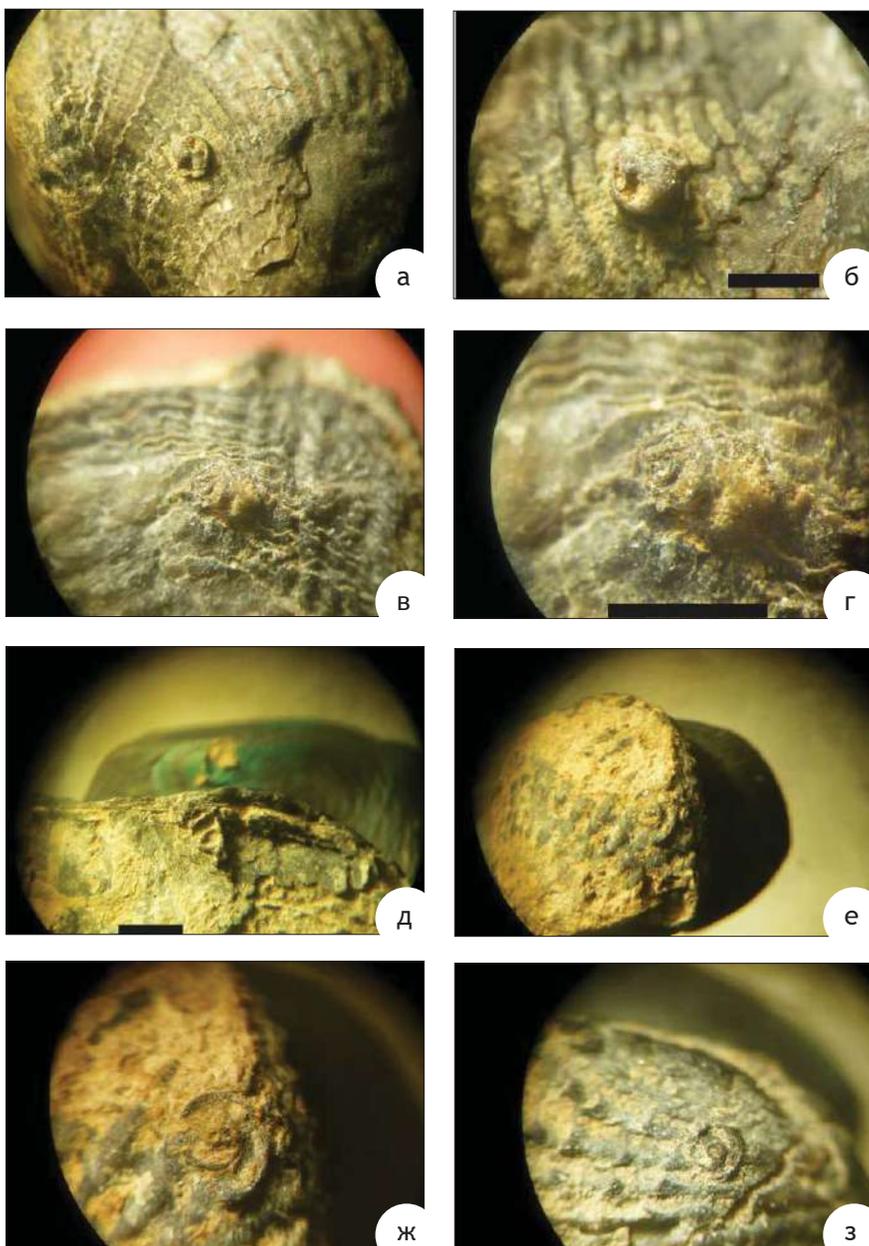


Рис. 4 Микроконхиды *Palaeconchus* Vinn, 2006: на раковинах *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur, 1851); а - д, левый берег реки Джаанам-Дереси, в 1,5 км к юго-западу от горы Казма (разрез 58, слой 5а); е - з, правый берег реки Джаанам-Дереси, южнее горы Тежгар (обн. 1413); средний девон, верхний эйфель, зона *Mucrospirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*. Длина масштабной линейки 2 мм.



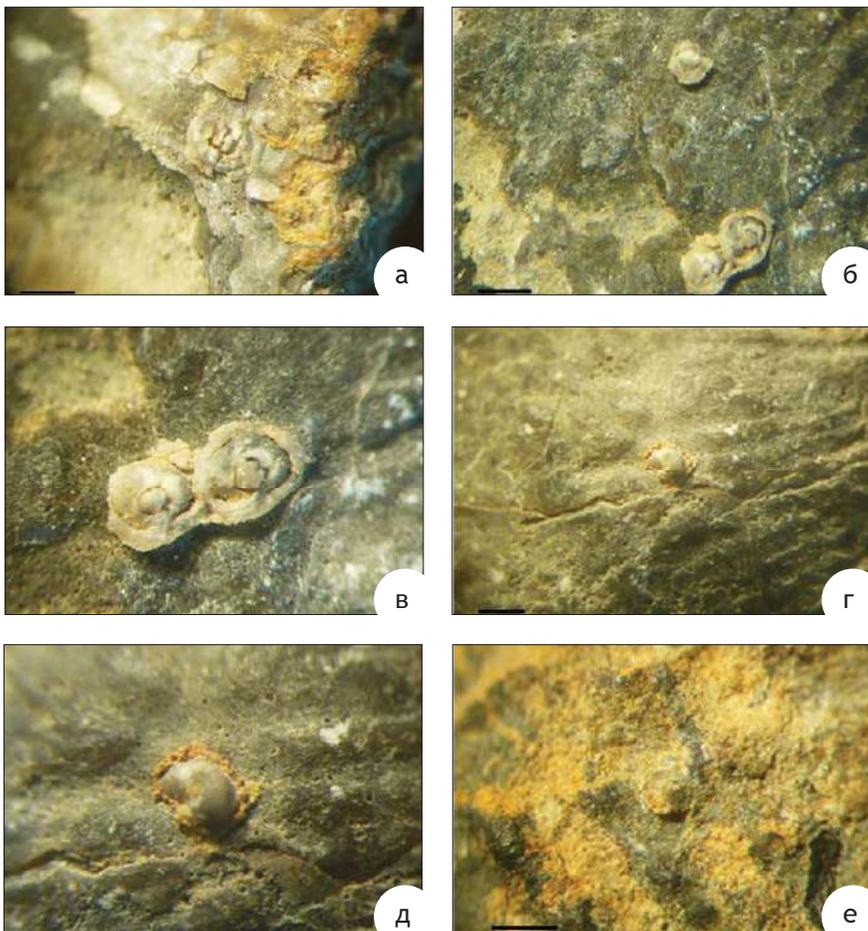
**Рис. 5** Микроконхиды *Palaeoconchus* Vinn, 2006: а - б, на раковинах *Desquamatia* (*Independatrypa*) *mikunovi* Komarov, 1992; левый берег реки Арпачай около села Данзик (разрез 19, слой 386); в - д, на раковинах *Atrypa* (*Kyrtatrypa*) *culminigera* Struve, 1966; левый берег реки Джаанам Дереси, в 1,5 км к западу от горы Казма (разрез 56, слой 9); средний девон, верхний эйфель, зона *Mucrospirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*; е - з, на раковинах *Spinatrypina* (*Spinatrypina*) *kasangulubachensis* Komarov, 1997; восточный склон горы Касан-Гулу-Бах (разрез 63, слой 5); средний девон, живет, зона *Indospirifer pseudowilliamsi*. Длина масштабной линейки 2 мм.

на раковинах брахиопод, *Palaesonchus* первоначально обосновывались на небольшом расстоянии от комиссуры. Таким образом, очевидного вреда, приводящего к нарушению роста раковины брахиоподы, они не приносили, в отличие, например, от рода *Cornulites*. Предпочтительное поселение вдоль периферии створок брахиопод–хозяек связано с выгодой, которую *Palaesonchus* получали именно вблизи комиссуры, когда обновление воды за счёт находившихся в постоянном движении ресничек лофофора брахиоподы было практически для питания, дыхания и, возможно, очищения от ненужных частичек донных отложений. Считается, что *Palaesonchus* изначально обычно располагались между рёбрами и лишь впоследствии, по мере увеличения размера трубок, они переходили на поверхность рёбер. Поскольку *Palaesonchus* строили трубочки улиткообразной формы с “вращающимся” устьем, это приводило к “отставанию” от роста раковины брахиоподы и постепенному удалению поселенца от переднего края раковины. Следовательно, чем дольше живёт *Palaesonchus* на створке брахиоподы, тем дальше он будет располагаться от её лобного края.

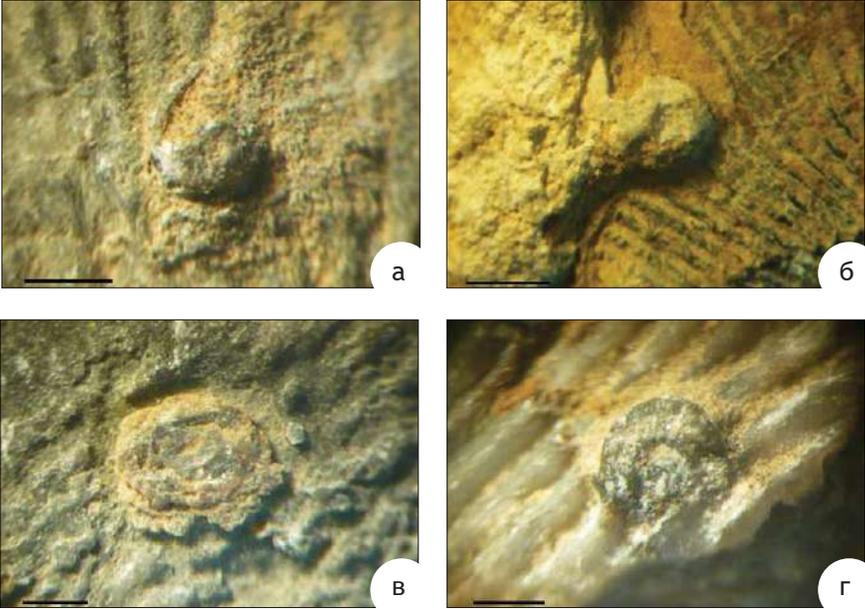
По мере удаления от лобного края раковины будет также происходить увеличение размеров *Palaesonchus*. *Palaesonchus* могли образовывать гирлянды, когда цепочки примерно одинаковых по размеру спиральных трубочек располагаются параллельно отступившему вперёд лобному краю.

Нами *Palaesonchus* примерно в равных пропорциях обнаружены как на брюшных, так и на спинных створках (с некоторым преобладанием на спинных створках).

14 обнаруженных экземпляров прикреплены вблизи комиссуры (11 – вблизи передней, три – вблизи боковой). 14 экземпляров приросли к раковине в области её макушки или в средней части створок. Нами наблюдались лишь спиральные трубки, округлые или овальные в плане, или, реже, их фрагменты. Тем не менее, следует отметить, что сохранность большинства



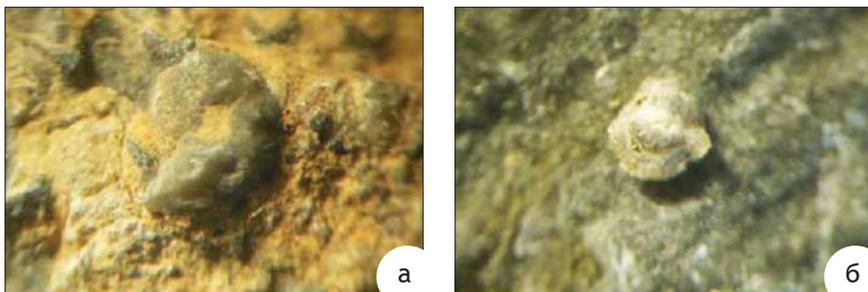
**Рис. 6** Микроконхиды *Palaeonchus* Vinn, 2006: а - в, на раковинах *Atryparia instita* Copper, 1966; левый берег реки Джаанам-Дереси, в 1,5 км к западу от горы Казма (разрез 56, слой 9); средний девон, верхний эйфель, зона *Microspirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*; г - е, на раковинах *Spinatrypina* (*Spinatrypina*) *kasangulubachensis* Komarov, 1997; восточный склон горы Касан-Гулу-Бах (разрез 63, слой 6); средний девон, живет, зона *Indospirifer pseudowilliamsi*. Длина масштабной линейки 1 мм.



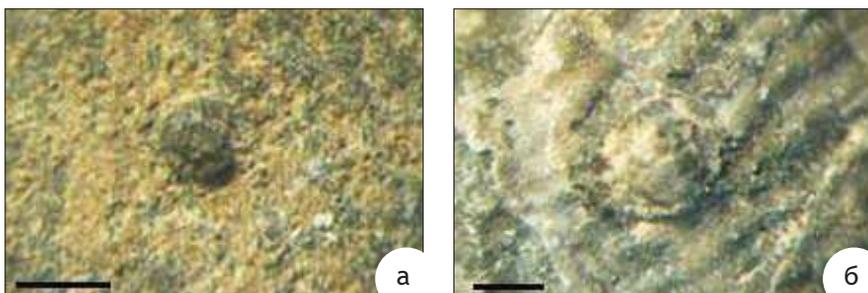
**Рис. 7** Микроконхиды *Palaeonchus* Vinn, 2006: а - г, на раковинах *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur, 1851); левобережье р. Джаанам-Дереси в среднем течении (разрез 57, слой 9); средний девон, верхний эйфель, зона *Mucrospirifer diluvianooides* - *Radiomena irregularis*. Длина масштабной линейки 1 мм.



**Рис. 8** Микроконхиды *Palaeonchus* Vinn, 2006: а - на раковине *Atrypa* (*Kyrtatrypa*) *culminigera* Struve, 1966; левый берег реки Джаанам-Дереси, в 1,5 км к западу от горы Казма (разрез 56, слой 9); средний девон, верхний эйфель, зона *Mucrospirifer diluvianooides* - *Radiomena irregularis*; б - на раковине *Pseudoatrypa gjumuschlugensis* (Mamedov, 1962); левый берег реки Арпачай у села Гюмушлуг (разрез 65, слой 15-17); средний девон, живет, зона *Indospirifer pseudowilliamsi*. Увеличено.



**Рис. 9** Микроконхиды *Palaeonchus* Vinn, 2006: а - на раковине *Spinatrypina* (*Exatrypa*) *copperi* Komarov, 1990; бассейн реки Багарсых-Дереси (разрез 45, слой 8); б - на раковине *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur, 1851); западный склон горы Аджакян (разрез 64, слой 1); средний девон, верхний эйфель, зона *Mucrospirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*. Длина масштабной линейки 1 мм.



**Рис. 10** Микроконхиды *Palaeonchus* Vinn, 2006: а - б, на раковинах *Atrypa* (*Atrypa*) *menneri* Komarov, 1995; южный склон горы Велидаг, (разрез 48, слой 10); нижний девон, эмс, зона *Zdimir pseudobaschkirikus* - *Megastrophia uralensis*. Длина масштабной линейки 1 мм.

*Palaeonchus* недостаточно хорошая и потенциально имевшиеся распрямлённые части трубок могли быть обломаны.

В подавляющем большинстве случаев наблюдались полностью или частично вскрытые, полые трубки. Иногда встречались экземпляры, немного заполненные породой. Насколько можно судить по немногим экземплярам хорошей сохранности (рис. 4, в-д), трубки характеризуются гладкой наружной поверхностью.

Размеры наблюдаемых *Palaesonchus* варьируют от 0,33 до 2,5 мм, но обычно составляет около 1,0–2,0 мм в диаметре (конкретные размеры в мм следующие: 0,33; 0,4; 0,6; 0,8; 1,0; 1,2; 1,3; 1,4; 1,5; 1,6; 1,8; 2,0; 2,4; 2,5).

Максимальный замеренный диаметр трубки в области апертуры составляет 0,86 мм. Конкретные диаметры сохранившихся трубок в области устья у других экземпляров составляют (в мм): 0,33; 0,41; 0,42; 0,5; 0,51; 0,6; 0,77; 0,8. На двух вскрытых экземплярах удалось обнаружить шарообразный протоконх. Он имеет диаметр 0,24 мм и 0,33 мм.

Интересным является решение вопроса о том, прикреплялся ли эпибионт к скелету другого организма при его жизни или уже после гибели. В первом случае обе формы (и служащая субстратом, и прикрепившаяся) являются представителями одного биоценоза и могут дать неоценимый материал для фациальных реконструкций. Во втором случае заключения, базирующиеся на экологическом исследовании обеих форм, были бы ошибочными, поскольку организм, являвшийся субстратом, мог не только не входить в состав данного палеобиоценоза, но и иметь значительно более древний возраст. Чётким указанием на прикрепление при жизни служащего субстратом животного, как уже было отмечено, является расположение приросших существ на периферийных частях раковин.

Прикрепление изученных *Palaesonchus* могло быть как прижизненным (это в первую очередь касается форм, обнаруженных вблизи комиссуры), так и посмертным. В пользу посмертного обрастания может свидетельствовать отсутствие правильности в их размещении, в частности, мы не наблюдали гирляндного расположения *Palaesonchus*.

## 2. КОРНУЛИТИДЫ

Корнулитид, существовавших со среднего ордовика по карбон, рассматривают в ранге самостоятельного отряда *Cornulitida* Bouček, 1964, который также, как и микроконхид, включают в класс *Tentaculita* Bouček, 1964 [81, 86, 90, 109]. Среди данной группы удалось предварительно определить представителей рода *Cornulites* Schlotheim, 1820 (рис. 11). Некоторые из окаменелостей, определённые нами как корнулитесы, на самом деле, возможно, относятся к каким-то другим обрастателям.



Рис. 11 Корнулитесы, прикреплённые вдоль переднего края спинной створки *Cyrtospirifer markovskii* Nal. устьем в сторону переднего края [64].

### 2.1. ПОД РОД CORNULITES

Мы обнаружили корнулитесы на 24 раковинах атрипид в интервале от эмского яруса (зона *Zdimir pseudobaschkirikus* – *Megastrophia uralensis*) до франского (зона *Uchtospirifer subarchiaci* – *Cyphoterorhynchus arpaensis*) включительно (рис. 12–15). Их удалось выявить на раковинах атрипид *Atrypa* (*Atrypa*) *menneri* Komarov из отложений зоны *Zdimir pseudobaschkirikus* – *Megastrophia uralensis* (два экземпляра), *Atrypa* (*Kyrtatrypa*) *culminigera* Struve (шесть экземпляров) и *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur) (два экземпляра) из зоны

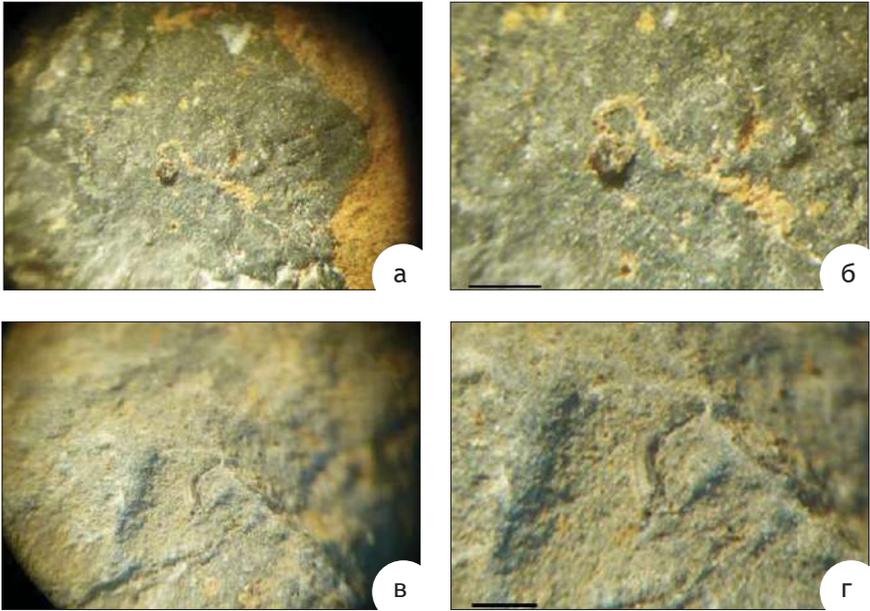


Рис. 12 Корнулитиды *Cornulites* Schlotheim, 1820: а - г, на раковинах *Atrypa* (*Atrypa*) *menneri* Komarov, 1995; южный склон горы Велидаг, (разрез 48, слой 10); нижний девон, эмс, зона *Zdimir pseudobaschkirikus* - *Megastrophia uralensis*. Длина масштабной линейки 1 мм.

*Mucrospirifer diluvianoides* – *Radiomena irregularis*, *Spinatrypina* (*Spinatrypina*) *kasangulubachensis* Komarov (три экземпляра) и *Pseudoatrypa gjumuschlugensis* (Mamedov) (два экземпляра) из зоны *Indospirifer pseudowilliamsi*, *Spinatrypina* (*Exatrypa*) *copperi* Komarov (один экземпляр) и *Desquamatia* (*Independatrypa*) *subindependensis* Komarov из зоны *Adolfia zickzack* (шесть экземпляров), а также на раковинах *Desquamatia* (*Seratrypa*) *abramiana* Alekseeva et Komarov из зоны *Uchtospirifer subarchiaci* – *Cyphoterorhynchus arpaensis* (два экземпляра).

Трубки *Cornulites* примерно в равных пропорциях найдены на брюшных и спинных створках (с некоторым преобладанием на брюшных створках). Восемь экземпляров микроконхид обнаружены в средней части створок, десять – в задней половине створок, шесть – вблизи передней комиссуры.

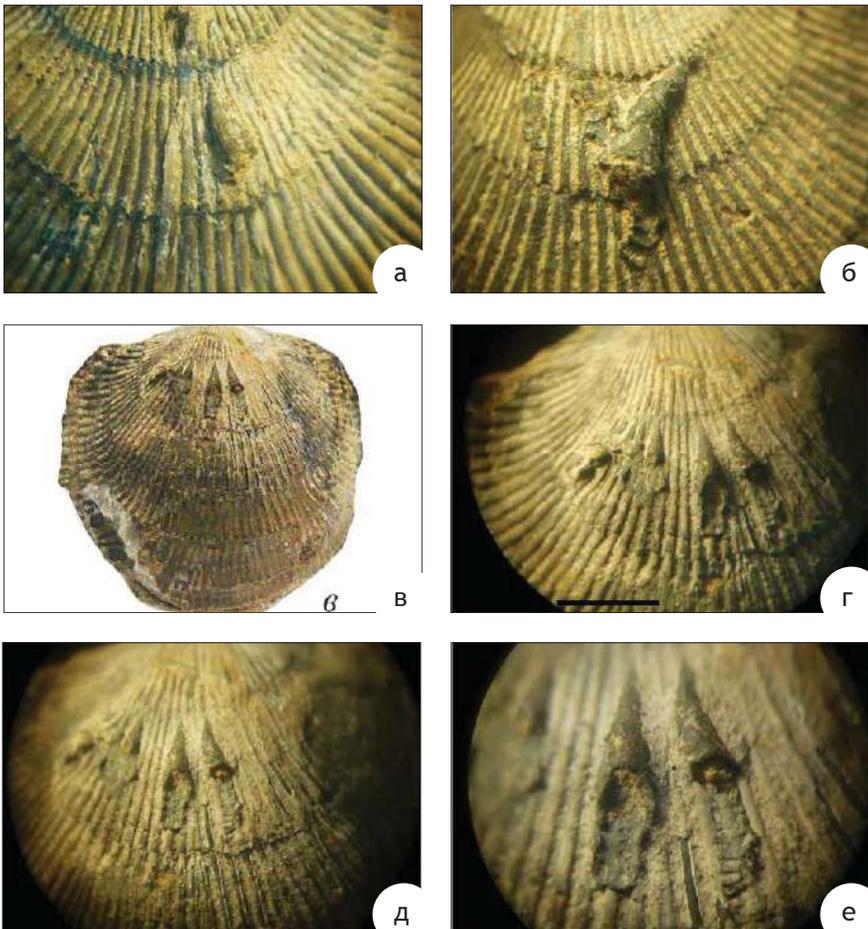


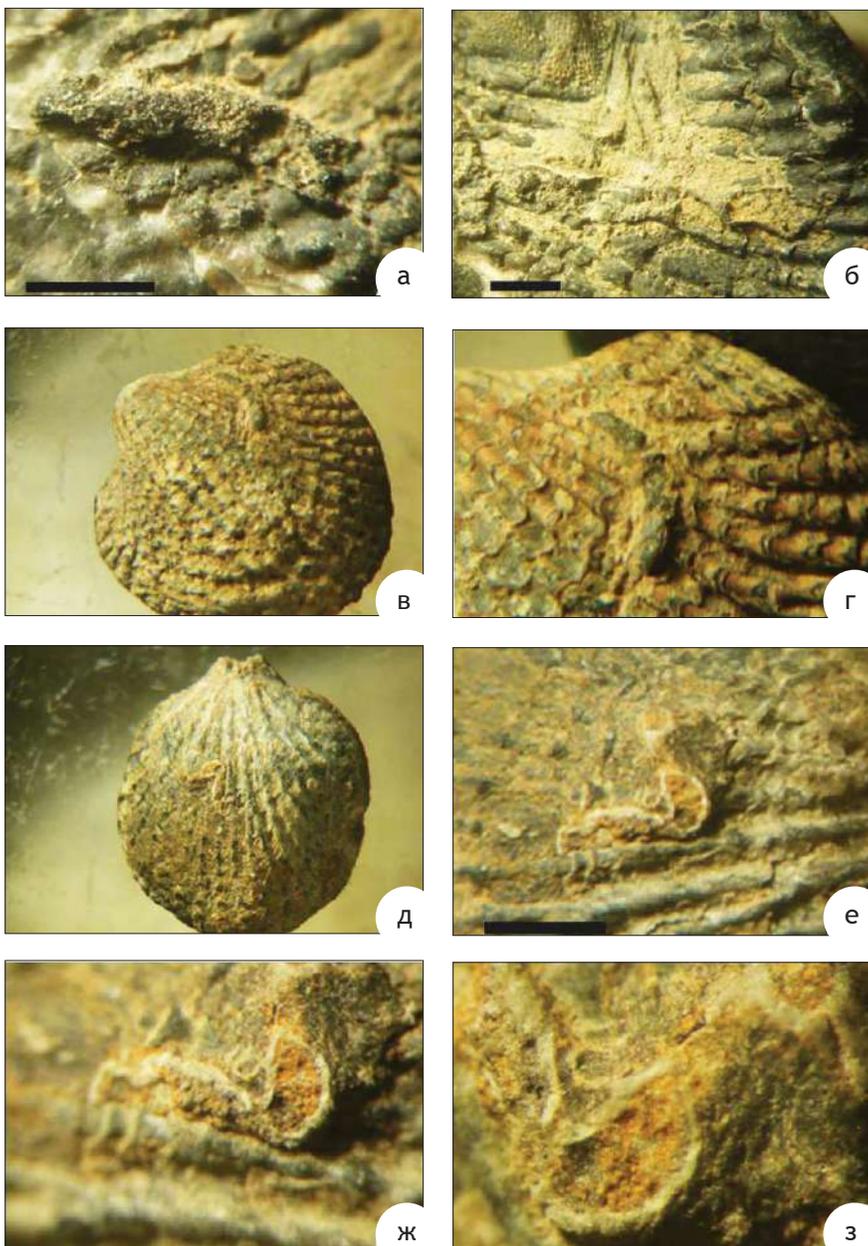
Рис. 13 Гирляндное прирастание корнулитид *Cornulites* Schlotheim, 1820 на раковинах *Desquamatia* (*Independatrypa*) *subindependensis* Komarov, 1992: а - е, правобережье р. Джаанам-Дереси в 1,5 км к востоку от горы Тежгар (разрез 601, слой 6); верхний девон, фран, зона *Adolfia zickzack*; длина масштабной линейки 3 мм.

Описанные в литературе случаи, когда трубки *Cornulites* приподнимаются над поверхностью створки, нами не наблюдались. В равных пропорциях выявлены вскрытые, заполненные породой карбонатные трубки, а также их внутренние ядра.

Трубки, насколько позволяют судить немногочисленные хорошо сохранившиеся экземпляры, характеризуются гладкой наружной поверхностью.

Длина изученных *Cornulites* варьирует от 0,7 до 13,0 мм, но обычно меняется в пределах от 2,0 до 6,0 мм. Диаметр апертуры у изученных экземпляров составляет 0,4–1,8 мм.

Гирляндное прирастание рода корнулитес удалось обнаружить при доизучении коллекции атрипид на четырёх раковинах *Desquamatia (Independatrypa) subindependensis* Комаров из отложений зоны *Adolfia zickzack* (рис. 13). На трёх экспонатах наблюдаются начальные стадии гирляндного обрастания. На одной раковине гирляндное прикрепление выражено очень хорошо. В трёх случаях трубки *Cornulites* найдены в различных частях брюшных створок (у переднего края, в задней трети створки и в задней четверти створки). Наиболее убедительный пример гирляндного обрастания встречен у одного из образцов в задней трети спинной створки (рис. 13, в–е). Трубки правильной конической формы, быстро расширяющиеся, стелющиеся по поверхности створок. Длина изученных *Cornulites* варьирует от 2,4 до 5,0 мм. Максимальный замеренный диаметр трубки в области апертуры составляет около 1,8 мм. Насколько позволяет судить сохранность материала, поселение всех корнулитесов изначально происходило в межрёберных промежутках раковин брахиопод. В дальнейшем в трёх случаях трубки росли в сторону переднего края, но немного косо по отношению к рёбрам. У самого показательного экспоната трубки ориентированы в сторону передней комиссуры строго вдоль рёбер (рис. 13, в–е). Внешние части трёх трубок частично обломаны сверху,



**Рис. 14** Корнулитиды *Cornulites* Schlotheim, 1820: а - б, на раковине *Atrypa* (*Kyrtatrypa*) *culminigera* Stryve, 1966; левый берег реки Джаанам-Дереси, в 1,5 км к западу от горы Казма (разрез 56, слой 9); средний девон, верхний эйфель, зона *Mucrospirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*; в - з, на раковинах *Spinatrypina* (*Spinatrypina*) *kasangulubachensis* Kotiarov, 1997; восточный склон горы Касан-Гулу-Бах (разрез 63, слой 5); средний девон, живет, зона *Indospirifer pseudowilliamsi*. Длина масштабной линейки 2 см.

что даёт уникальную возможность наблюдать характер прикрепления их нижней стороны к поверхности створок и особенности нарастания (рис. 13, е). Удалось установить, что в пределах рёбер брахиопод внутренняя поверхность трубок корнулитесов в целом ровная. В пределах же межрёберных промежутков внутренняя поверхность трубок корнулитесов несёт следующие друг за другом через расстояние 0,12–0,22 мм субпрямоугольные, вытянутые поперёк рёбер, углубления, в пределах которых толщина трубок меньше, чем на соседних участках. По всей видимости, такой микрорельеф является отражением периодичности в росте трубок, то есть следами их неравномерного роста.

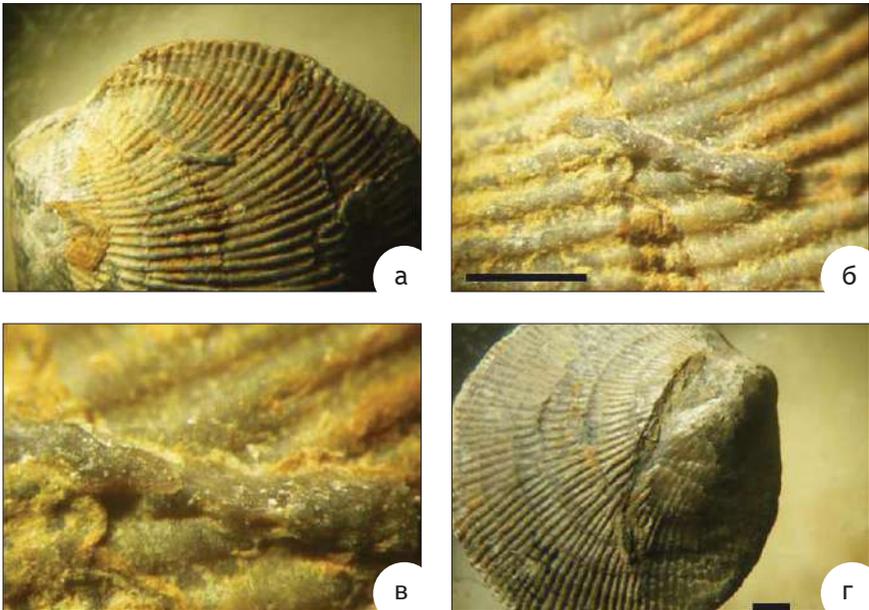


Рис. 15 Корнулитиды *Cornulites* Schlotheim, 1820: а - г, на раковинах *Desquamatia* (*Seratrypa*) *abramianae* Alekseeva et Kotarog, 1992; правый берег реки Джаанам-Дереси, в 1,5 км к востоку от горы Тежгар (разрез 601, слой 67); верхний девон, фран, зона *Uchtospirifer subarchiaci* - *Cyphoterorhynchus arpaensis*. Длина масштабной линейки 2 см.

Вне всякого сомнения, о прижизненном прикреплении эпибионтов свидетельствует гирляндовый характер нарастания, когда особи, входящие в гирлянду, имеют примерно одинаковую величину, а цепочки трубочек, направленных устьем к лобному краю, расположены параллельно отступившему вперёд лобному краю. Вероятно, прижизненным можно также считать прикрепление отдельных трубок, устья которых в целом ориентированы в сторону передней комиссуры. Посмертное обрастание можно предполагать в случае отсутствия правильности в размещении трубок.

Свидетельством посмертного прикрепления можно также считать отсутствие нарушений характера наружной скульптуры раковины брахиопод. Корнулиты, судя по литературным данным, могли серьёзно нарушать рост раковины брахиоподы. Нами такие случаи отмечены не были.

Некоторые из наблюдавшихся трубок немного “утоплены” в створку (рис. 15, г). Это можно объяснить тем, что организм, в ходе строительства трубки, слегка растворял субстрат. Отсутствие и в этих случаях нарушений в характере наружной скульптуры также свидетельствует о посмертном прикреплении поселенца.

### 3. ТАБУЛЯТОМОРФНЫЕ КОРАЛЛЫ

Обнаруженные нами табулятоморфные кораллы рода *Aulopora* Goldfuss, 1829 относятся к отряду *Auloporida* Sokolov, 1947 (рис. 16). Их стелющиеся кустистые колонии состоят из мелких разобшённых конических кораллитов, почкующихся беспорядочно или закономерно с образованием цепочек или сеточек. Септы у данных кишечнополостных мелкие в виде шипиков или бугорков, могут отсутствовать. Днища малочисленные или не развиты. Для изучения внутреннего строения мы пришлифовали шесть образцов колоний аулопор, но днищ и септ не обнаружили. Распространены представители данного рода были с позднего ордовика до перми.

Для произрастания указанных кораллов был необходим твёрдый субстрат. Они использовали для этих целей каменные грунты, а также часто поселялись на раковинах других организмов, в том числе, брахиопод (рис. 13), на что неоднократно обращали внимание исследователи [7, 8, 9, 64, 96].

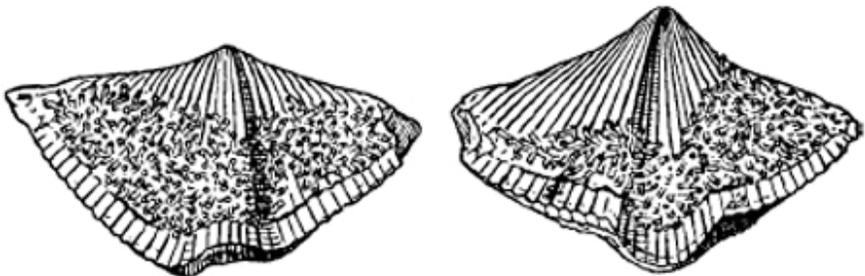
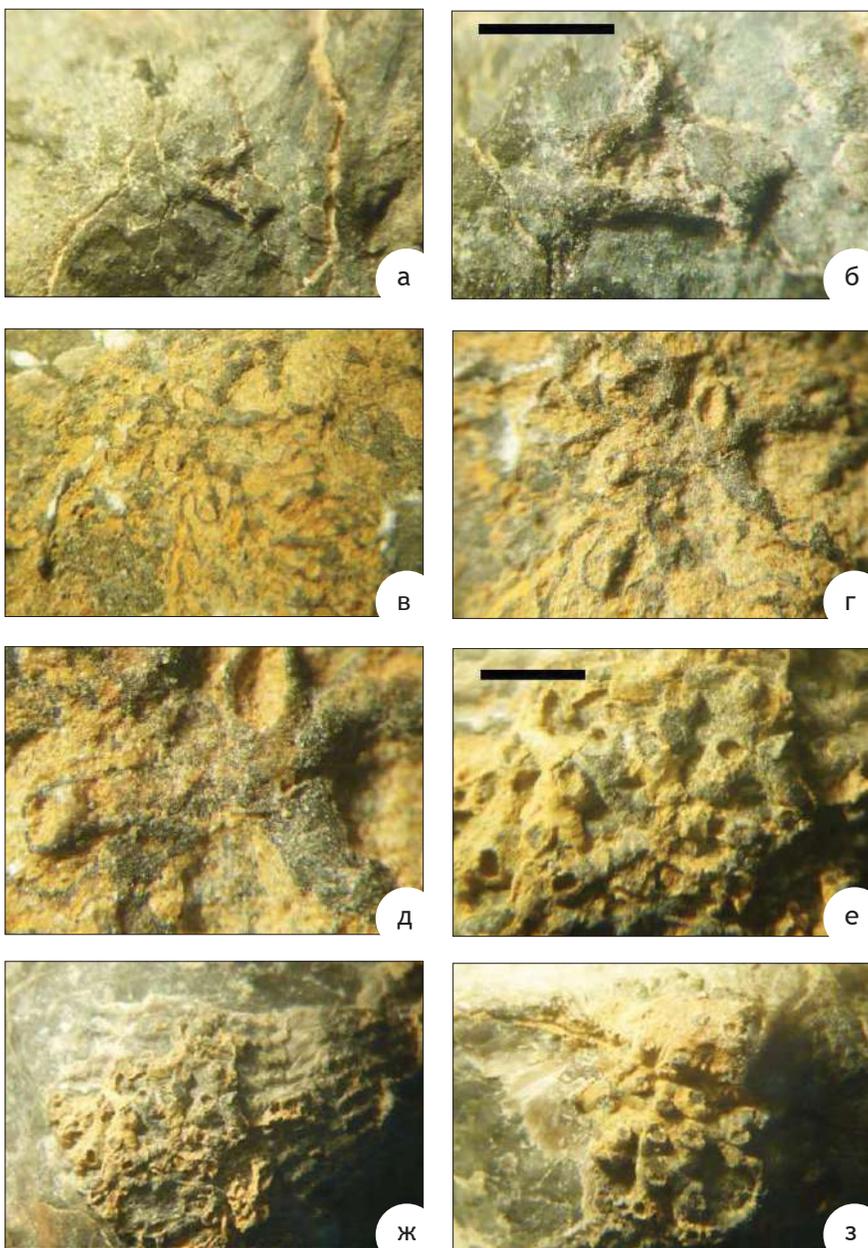


Рис. 16 Развитие колоний *Aulopora heckeri* Tschern, на обеих створках раковины *Cyrtospirifer schelonicus* Nal. до определённой стадии роста последнего, отмеченной резкой линией нарастания [8].

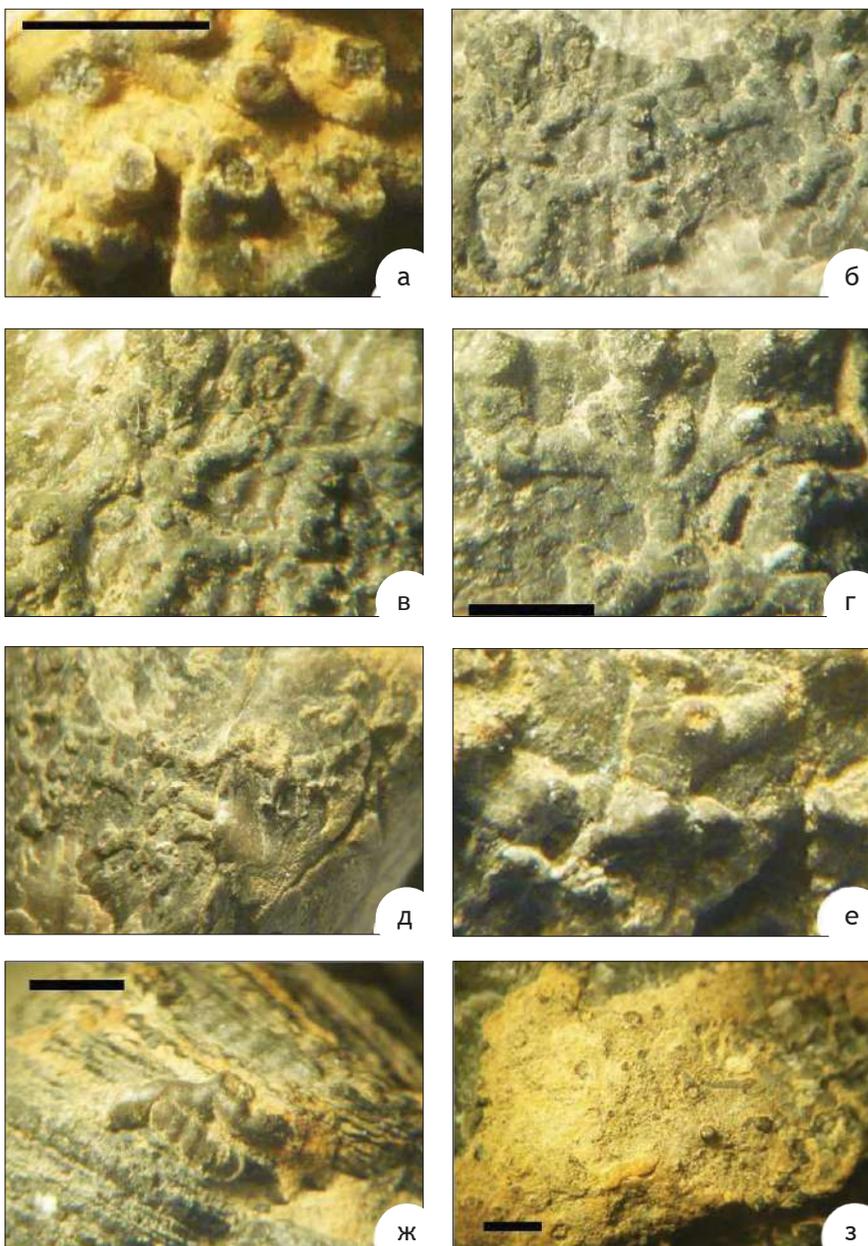


**Рис. 17** Табулятоморфные кораллы *Aulopora* sp.: а - д, на раковинах *Atrypa* (*Atrypa*) *menneri* Komarov, 1995; южный склон горы Велидаг, (разрез 48, слой 10); нижний девон, эмс, зона *Zdimir pseudobaschkirikus* - *Megastrophia uralensis*; е - з, на раковинах *Atrypa* (*Kurtatrypa*) *culminigera* Struve, 1966; левый берег реки Джаанам-Дереси, в 1,5 км к западу от горы Казма (разрез 56, слой 9); средний девон, верхний эйфель, зона *Mucrospirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*. Длина масштабной линейки 2 мм.

Всего обнаружено 29 экземпляров рода *Aulopora* (рис. 17–22). Они обнаружены в отложениях зоны *Zdimir pseudobaschkirikus* – *Megastrophia uralensis* на раковинах атрипид *Atrypa* (*Atrypa*) *menneri* Komarov (2 экземпляра); в зоне *Mucrospirifer diluvianoides* – *Radiomena irregularis* на *Atrypa* (*Kyrtatrypa*) *culminigera* Struve (6 экземпляров), *Desquamatia* (*Independatrypa*) *mikunovi* Komarov (1 экземпляр), *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur) (13 экземпляров), в зоне *Adolfia zickzack* на *Desquamatia* (*Independatrypa*) *subindependensis* Komarov (6 экземпляров) и в породах зоны *Uctospirifer subarchiaci* – *Cyphoterorhynchus arpaensis* на *Desquamatia* (*Seratrypa*) *abramianae* Alekseeva et Komarov (1 экземпляр).

Таким образом, наибольшую встречаемость кораллы обнаруживают в зоне *Mucrospirifer diluvianoides* – *Radiomena irregularis* (20 экземпляров). Следов нарастания кораллов на других инкрустирующих эпибионтов не наблюдалось. На одном экземпляре удалось зафиксировать контакт между крошечной, состоящей всего из двух кораллитов, колонией аулопор и микроконхидами *Palaesonchus*. Очевидно, что именно кораллы в ходе роста “уткнулись” в раковину микроконхиды и прекратили развитие.

Аулопоры примерно в равных пропорциях развиты либо только на спинной створке (где они прикреплены вблизи боковой или передней комиссур, или, значительно реже, в средней части створки) либо на обеих створках. В последнем случае колонии обычно покрывают значительную часть спинной створки, переходят через комиссуру и фиксируются в небольшой примакушечной части брюшной створки. Лишь у одного экземпляра аулопоры развиты преимущественно на вентральной створке – крупная, длиной около 3 см, колония протягивается по краю створки от язычка до макушки, где и переходит, не прерываясь, на дорсальную створку.



**Рис. 18** Табулятоморфные кораллы *Aulopora* sp.: а - ж, на раковинах *Atrypa* (*Kyrtatrypa*) *culminigera* Struve, 1966; левый берег реки Джаанам Дереси, в 1,5 км к западу от горы Казма (разрез 56, слой 9); з - на раковине *Desquamata* (*Independatrypa*) *mikulovi* Komarov, 1992; левый берег реки Арпачай в районе села Данзик (разрез 19, слой 386); средний девон, верхний эйфель, зона *Microspirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*. Длина масштабной линейки 2 мм.

Наблюдаемые размеры сохранившихся поселений варьируют от крошечных, представленных единичными кораллитами, до 30,0 мм. Наиболее часто встречаются инкрустации размером 9,0–17,0 мм. Размеры отдельных кораллитов достигают 2,0–2,2 мм в длину, но обычно меньше. Диаметр наиболее крупных кораллитов составляет 1 мм.

Обнаружение значительного количества колоний аулопор только на спинной створке брахиопод выглядит вполне естественным, так как у раковин атрипид брюшная створка обычно более плоская и именно на ней брахиоподы (живой или уже погибшей) было “удобнее” лежать на грунте. Следует отметить, что в литературе есть много свидетельств того, что аулопоры значительно более часто встречаются и на спинных, обращённых от грунта вверх, створках девонских спириферид.

При этом находки большинства акнидарий в непосредственной близости от комиссуры и частая ориентировка отверстий кораллитов в её сторону свидетельствуют о том, что в данном случае, скорее всего, было прижизненное поселение кораллов, а живые атрипиды, приоткрывая створки, препятствовали обрастателям перейти на другую створку. Гирляндного прирастания аулопор, когда кораллы располагаются параллельно комиссуре, к сожалению, не наблюдалось. Прикрепление у комиссуры, рядом с входящим потоком воды, создаваемым находившимися в постоянном движении ресничками лофофора брахиоподы, обеспечивало аулопорам лучшие условия питания.

Это позволяло получать кислород для дыхания. Возможно, при резком захлопывании створок потоки воды могли способствовать очищению кораллов от ненужных частичек донных отложений.

Нельзя исключить то, что и обрастатели могли приносить пользу организму–субстрату. В литературе есть указания на то, что кораллы могли защищать его своими стрекательными клетками.

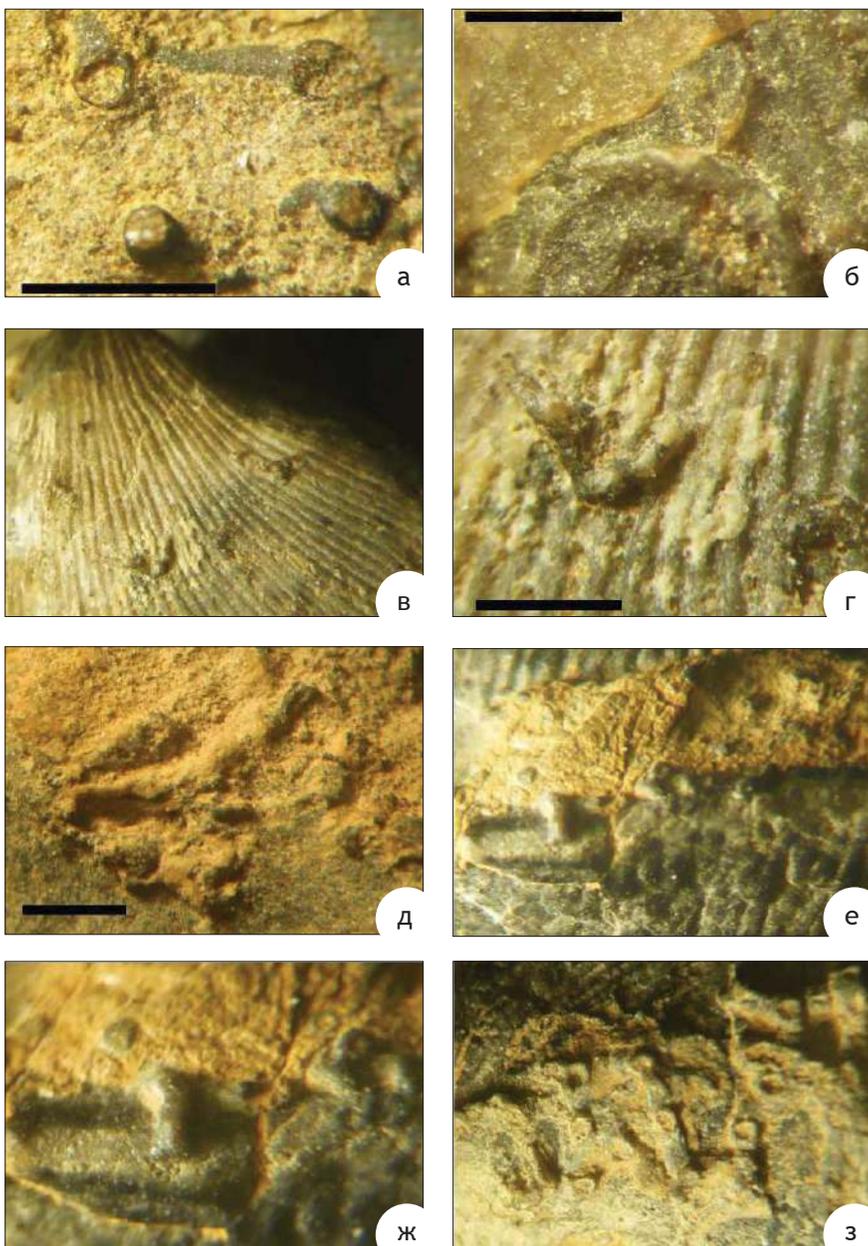
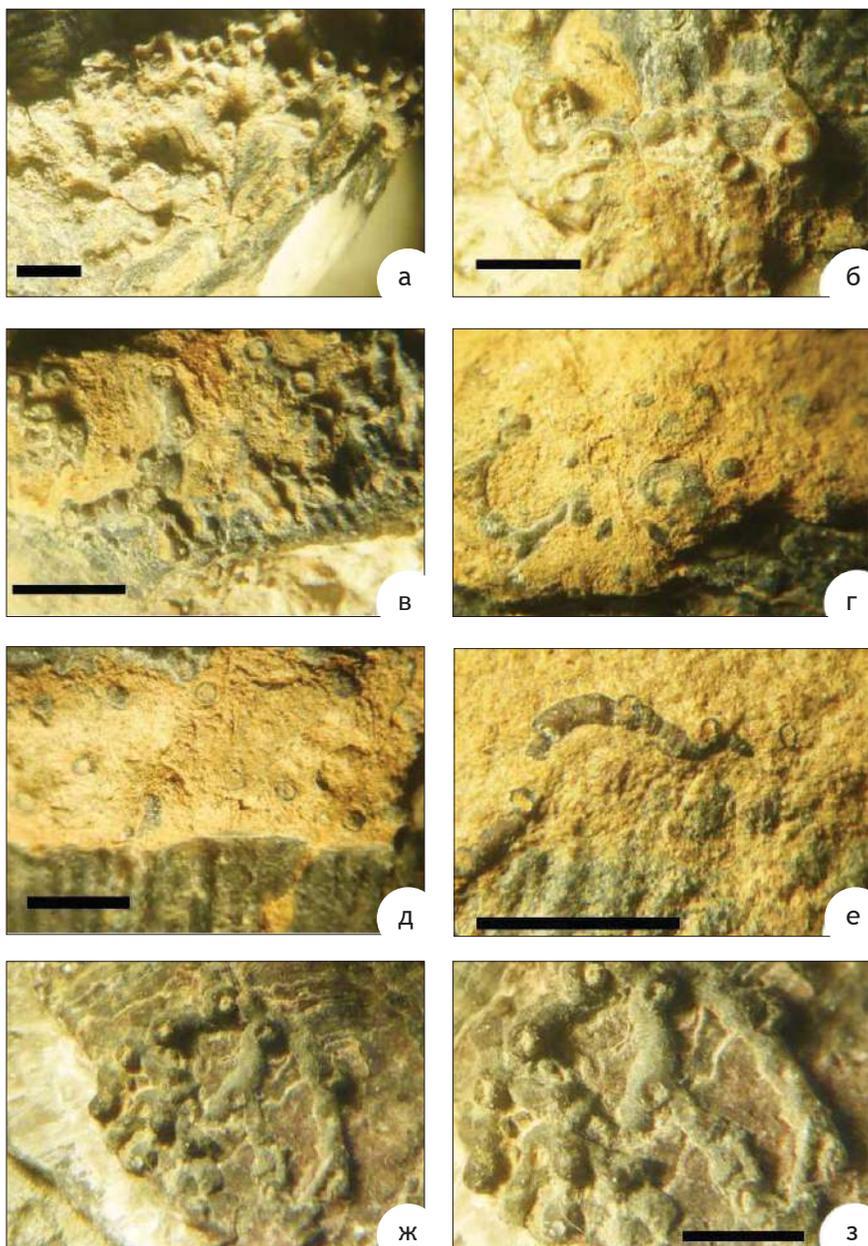


Рис. 19 Табулятоморфные кораллы *Aulopora* sp.: а - на раковине *Desquamatia (Independatrypa) mikunovi* Komarov, 1992; левый берег реки Арпачай в районе села Данзик (разрез 19, слой 386); на раковинах *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur, 1851); б - г, гора Велидаг (обнажение 1422); д - з, левобережье р. Джаанам Дереси в среднем течении (разрез 57, слой 13); средний девон, верхний эйфель, зона *Mucrospirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*. Длина масштабной линейки 1 мм.

Надёжным индикатором прижизненного прикрепления считаются также нарушения в процессе роста морфологии поверхности раковины брахиоподы, связанные с присутствием поселенца. Нами подобное отмечено не было.

Наблюдаемые в ряде случаев очень маленькие размеры колоний кораллов, возможно, свидетельствуют о том, что в этих случаях раковина брахиоподы была засыпана осадком, что и привело к ранней гибели и обрастателей и организма-хозяина.

Частое обнаружение кораллов на противоположных створках раковин атрипид, когда аулопоры переходят через комиссуру, не прерываясь, безусловно, свидетельствует о посмертном (хотя бы частично) прикреплении квидарий. Их поселение на спинной створке изначально могло быть прижизненным, а затем, после смерти брахиоподы, кораллы перебирались на другую створку. Этому могли способствовать донные течения или поверхностное волнение, приводящие раковины погибших брахиопод на некоторое время в движение.



**Рис. 20** Табулятоморфные кораллы *Aulopora* sp.: на раковинах *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur, 1851); а - в, левобережье р. Джаанам Дереси в среднем течении (разрез 57, слой 13); г - д, правобережье р. Джаанам Дереси, южнее горы Тежгар (обнажение 1413); е - левобережье р. Джаанам Дереси в 1,5 км к юго-западу от горы Казма (разрез 58, слой 5); средний девон, верхний эйфель, зона *Micropirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*; ж - з, на раковине *Desquamatia (Independatigra) subindependensis* Komarov, 1992; левобережье р. Джаанам Дереси в 1,5 км выше села Садарак (разрез 61, слой 6); верхний девон, фран, зона *Adolfia zickzack*. Длина масштабной линейки 2 мм.

#### 4. МШАНКИ

Мшанки являются исключительно колониальными ископаемыми и современными животными. Для колоний мшанок характерен полиморфизм, то есть существование в одной колонии нескольких вариантов особей (зооидов), отличающихся по строению и функциональному назначению. Некоторые из мшанок относятся к сверлильщикам, но большинство ведёт преимущественно прикрепленный образ жизни (рис. 23–24).

Прикреплениексубстратуцементациейилинепосредственно твёрдой оболочкой отмечается у различных беспозвоночных, ведущих неподвижный образ жизни. Стоит отметить, что одни из них прирастают всей нижней поверхностью, а другие только отдельной, чаще всего начальной частью скелетных структур.

Субстратом для прикрепляющихся цементацией организмов, как уже было указано, является лишённое рыхлых наносов твёрдое дно бассейна, или же приподнятые над уровнем осадков предметы неорганического происхождения и твёрдые части скелетов, как погибших, так и живых существ. Субстратом прикрепления так же могут служить всевозможные плавающие предметы. Вместе с ними организмы переносятся волнами и течениями и из-за этого могут быть погребены 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.

Для произрастания мшанок необходим твёрдый субстрат, который может использоваться этими организмами только в том случае, если он свободен от наносов. Мшанки очень чувствительны к чистоте морской воды и могут переносить только очень небольшое количество минеральной взвеси. Обильная седиментация вызывает их гибель.

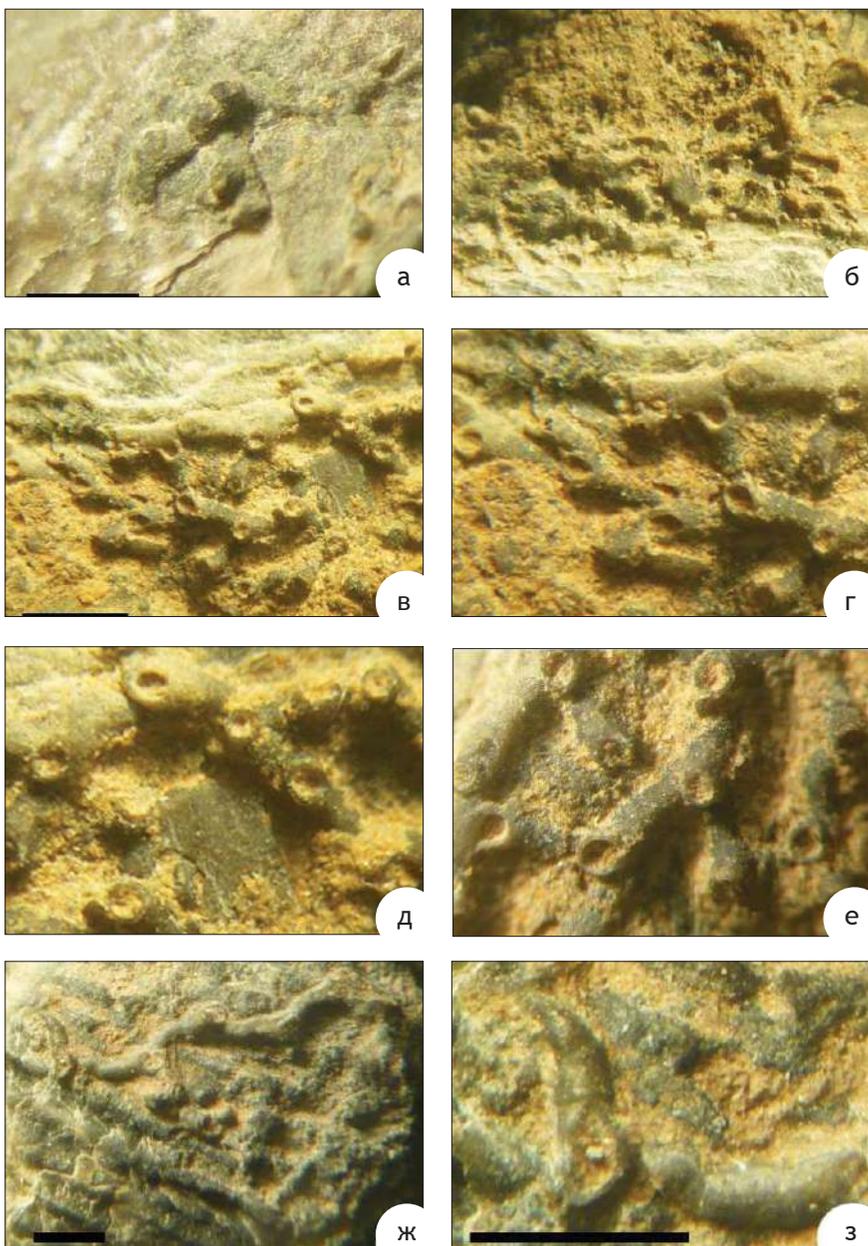


Рис. 21 Табулятоморфные кораллы *Auloroga* sp.: а - з, на раковинах *Desquamatia (Independatrypa) subindependensis* Котагов, 1992; левобережье р. Джаанам-Дереси в 1,5 км выше села Садарак (разрез 61, слой 6); верхний девон, зона *Adolfia zickzack*. Длина масштабной линейки 2 мм.

Все обнаруженные нами на раковинах атрипид мшанки были определены предварительно, со значительной долей условности, так как для их точной диагностики необходимы прозрачные ориентированные шлифы или использование методов томографии [57]. Сделать это в настоящее время, к сожалению, не представляется возможным.

Некоторые образцы идентифицировать пока не удалось. Возможно, они относятся не к мшанкам, а к каким-то другим обрастателям.

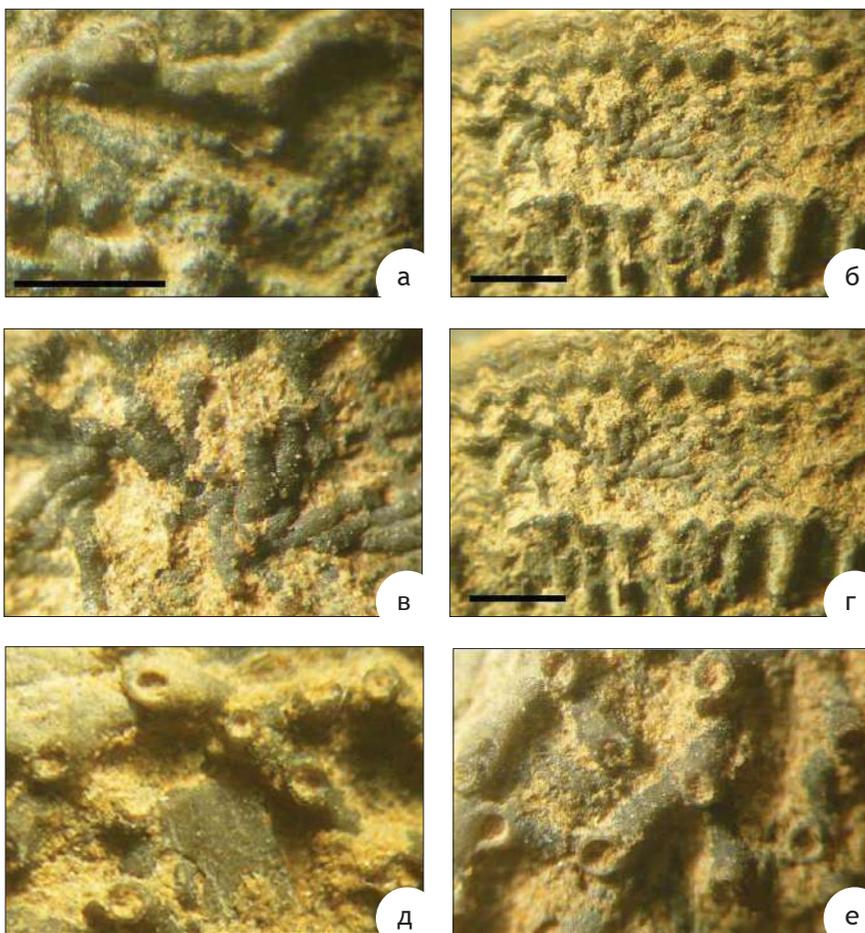
Среди мшанок определены три рода (рис. 25–30).

Мшанки рода *Atactotoechus* (?) обнаружены на раковинах *Atrypa* (*Atrypa*) *menneri* Komarov в отложениях зоны *Zdimir pseudobaschkirikus* – *Megastrophia uralensis* (эмс) (2 экземпляра), на раковинах *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur) в зоне *Mucrospirifer diluvianoides* – *Radiomena irregularis* (верхний эйфель) (13 экземпляров), на раковинах *Spinatrypina* (*Spinatrypina*) *kasangulubachensis* Komarov из зоны *Indospirifer pseudowilliamsi* (живет) (6 экземпляров) и на раковинах *Desquamatia* (*Independatrypa*) *subindependensis* Komarov в зоне *Adolfia zickzack* (фран) (2 экземпляра).

Редких представителей рода *Fistulipora* (?) удалось выявить на раковинах *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur) в зоне *Mucrospirifer diluvianoides* – *Radiomena irregularis* (верхний эйфель) (1 экземпляр) и на раковинах *Spinatrypina* (*Spinatrypina*) *kasangulubachensis* Komarov из зоны *Indospirifer pseudowilliamsi* (живет) (2 экземпляра).

Род *Leioclema* (?) (8 экземпляров) был встречен лишь на раковинах *Atrypa* (*Куртатрыпа*) *culminigera* Struve в породах зоны *Mucrospirifer diluvianoides* – *Radiomena irregularis* (верхний эйфель).

Кроме того, мшанки, диагностировать которые до рода пока не удалось, обнаружены на раковине *Gruenewaldtia latilinguis*



**Рис. 22** Табулятоморфные кораллы *Aulopora* sp.: а - в, на раковинах *Desquamatia* (*Independatrypa*) *subindependensis* Komarov, 1992; левобережье р. Джаанам-Дереси в 1,5 км выше села Садарак (разрез 61, слой 6); верхний девон, фран, зона *Adolfia zickzack*; г - *Desquamatia* (*Seratrypa*) *abramiana* Alekseeva et Komarov, 1992; правый берег реки Арпачай напротив села Данзик (разрез 101, слой 11); верхний девон, фран, зона *Uchtospirifer subarchiaci* - *Cyphotetorhynchus agraensis*; д - на раковине *Atrypa* (*Kyrtatrypa*) *culminigera* Struve, 1966; левый берег реки Джаанам-Дереси, в 1,5 км к западу от горы Казма (разрез 56, слой 9); е - на раковине *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur, 1851); левобережье р. Джаанам-Дереси в 1,5 км к юго-западу от г. Казма (разрез 58, слой 5); средний девон, верхний эйфель, зона *Mucrospirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*. Длина масштабной линейки 2 мм.

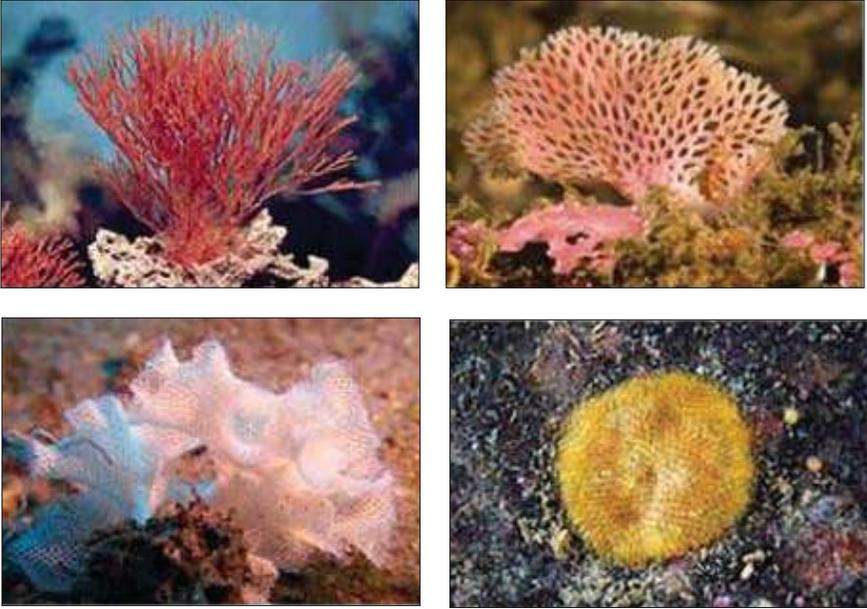
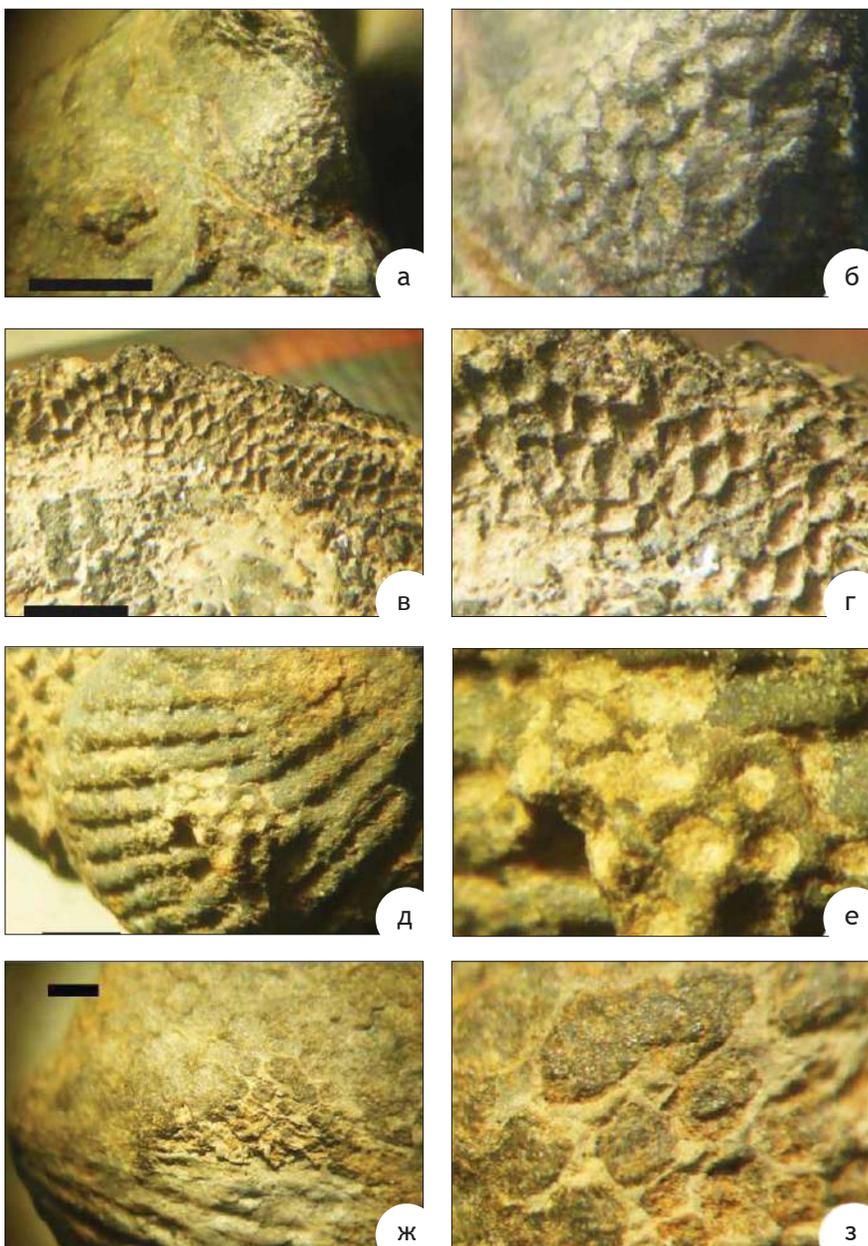


Рис. 23 Современные мшанки



Рис. 24 Колония мшанок на заднем крае раковины двустворки, оставшимся при зарывании моллюска не погруженным в грунт [64].



**Рис. 25** Мшанки *Atactotoechus* (?) sp.: а - б, на раковинах *Atrypa* (*Atrypa*) *menneri* Komarov, 1995; южный склон горы Велидаг, (разрез 48, слой 10); нижний девон, эмс, зона *Zdimir pseudobaschkirikus* - *Megastrophia uralensis*; в - г, на раковине *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur, 1851); левобережье р. Джаанам-Дереси в 1,5 км к юго-западу от г. Казма (разрез 58, слой 5); средний девон, верхний эйфель, зона *Microspirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*; д - з, на раковинах *Spinatrypina* (*Spinatrypina*) *kasangulubachensis* Komarov, 1997; восточный склон горы Касан-Гулу-Бах (разрез 63, слой 5); средний девон, живет, зона *Indospirifer pseudowilliamsi*. Длина масштабной линейки 2 мм.

(Schnur) в зоне *Mucrospirifer diluvianoides* – *Radiomena irregularis* (2 экз.) и на раковине *Desquamatia (Independatrypa) subindependensis* Komarov в зоне *Adolfia zickzack* (1 экз.) (рис. 31).

Факты нарастания колоний мшанок друг на друга или на других инкрустирующих эпибионтов не наблюдались.

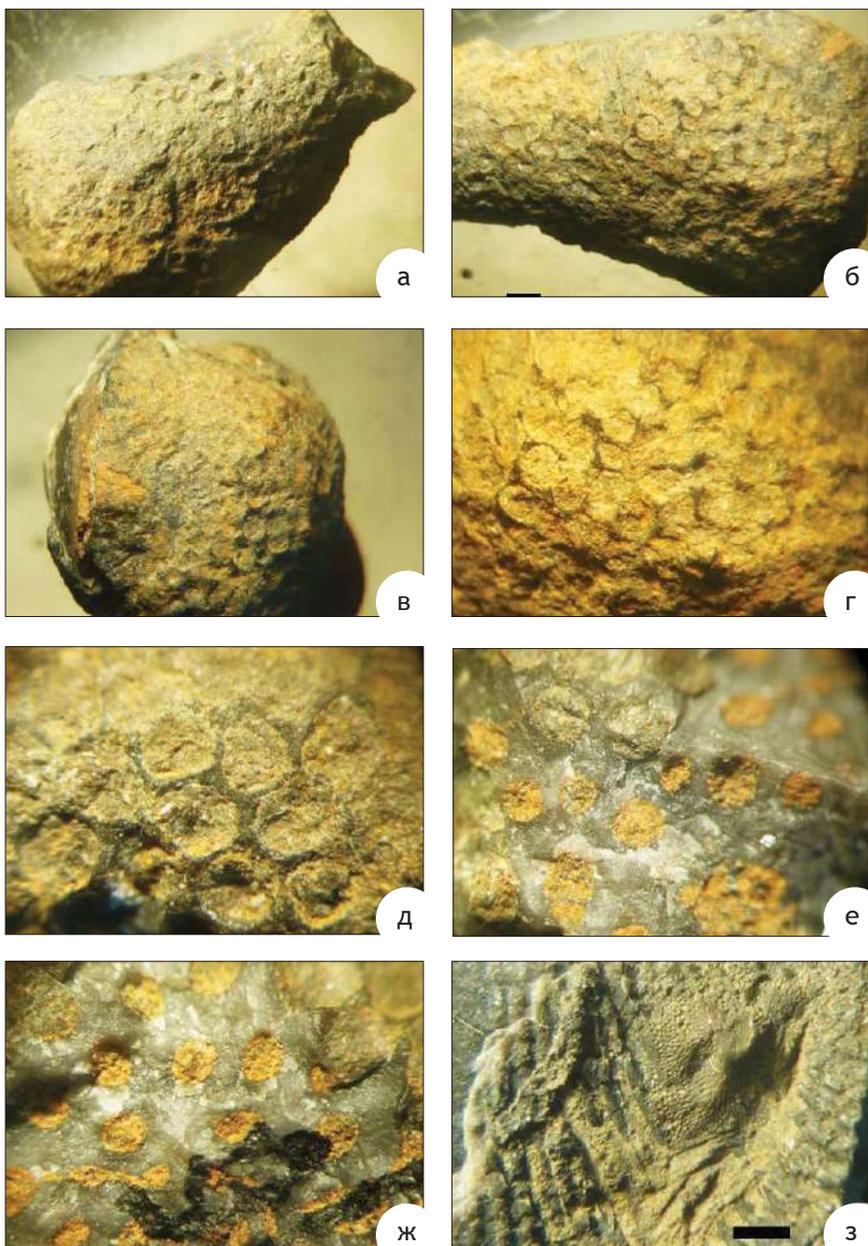
Мшанки *Atactotoechus* (?) sp., относящиеся к отряду *Trepostomida*, примерно в равных пропорциях встречены как на спинных, так и на брюшных створках, где они занимают различное положение.

Колонии мшанок могут находиться у самой передней комиссуры, занимать почти всю боковую часть створки, располагаться в средней части створки или у макушки. Часто колонии очень отчётливо ограничены латеральной комиссурой раковины брахиопод.

На трёх раковинах мшанки *Atactotoechus* располагаются как на брюшной, так и на спинной створках. На одном экземпляре мшанки расположены в основном на спинной створке в области макушки, но переходят через боковую комиссуру и частично покрывают брюшную створку. Более масштабно переход колонии через комиссуру виден на другом образце, на котором колония мшанок почти полностью покрывает спинную створку и, перейдя через край раковины, охватывает почти половину брюшной створки.

Наблюдаемые размеры колоний *Atactotoechus* 2,0; 2,0; 2,0; 3,0; 3,0; 3,0; 3,0; 4,0; 5,0; 8,0; 10,0; 15,0 и 23,0 мм. Наиболее крупная из указанных мшанок превышает размеры раковины брахиоподы, которую использовала в качестве субстрата (рис. 26, а–в).

Колонии рода *Atactotoechus* могут быть массивными или ветвистыми с прерывисто утолщёнными стенками. Акантопоры отсутствуют или очень редкие и мелкие. Нами наблюдались обрастающие корковые колонии, прикрепляющиеся к субстрату



**Рис. 26** Мшанки: а - ж, *Atactotoechus* (?) sp. на раковине *Spinatrypina* (*Spinatrypina*) *kasangulubachensis* Komarov, 1997; восточный склон горы Касан-Гулу-Бах (разрез 63, слой 5); средний девон, живет, зона *Indospirifer pseudowilliamsi*; з, *Leoclema* (?) sp. на раковине *Atrypa* (*Kurtatrypa*) *culminigera* Struve, 1966; левый берег реки Джаанам-Дереси, в 1,5 км к западу от горы Казма (разрез 36, слой 9); средний девон, верхний эйфель, зона *Microspirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*. Длина масштабной линейки 2 мм.

всей нижней поверхностью и повторяющие форму обрастаемого субстрата.

Род *Atactotoechus* объединяет несколько видов, имеющих сравнительно широкое географическое распространение. Стратиграфическое распространение рода ограничено средним и верхним девоном.

Массивная пластинчатая колония мшанок *Fistulipora* (?) sp., относящихся к отряду *Cystoporida*, обнаружена у *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur) на брюшной створке в её задней половине, где она прирастает к створке всей нижней поверхностью. Край колонии, которая достигает 13,0 мм в размерах, строго совпадает с боковой комиссурой брахиоподы, не переходя через неё. У одного экземпляра *Spinatrypina* (*Spinatrypina*) *kasangulubachensis* Komarov массивная пластинчатая колония мшанок *Fistulipora* (?) sp. обнаружена на спинной створке у макушки, а у другого экземпляра занимает половину брюшной створки и ограничена комиссурой. Размеры этих колоний составляют 6,0 и 13,0 мм соответственно. Колонии указанного рода обрастающие, массивные, реже ветвистые. Устья ячеек разной формы, в зависимости от степени развития лунария, располагаются радиально вокруг пятен. Ячейки тонкостенные, с редкими сплошными диафрагмами. Пузырьки пузырьчатой ткани образуют несколько рядов. Род *Fistulipora* объединяет много видов, имеющих очень широкое географическое распространение. Стратиграфическое распространение рода охватывает интервал с силура до перми включительно.

Относящиеся к отряду *Trepostomida* мшанки *Leioclema* (?) sp. в основном обнаружены на спинных створках (у семи образцов из восьми). Мшанки могут быть прикреплены у макушки, в средней части створки, в передней части раковины, но почти всегда непосредственно рядом с комиссурой (передней или боковой).

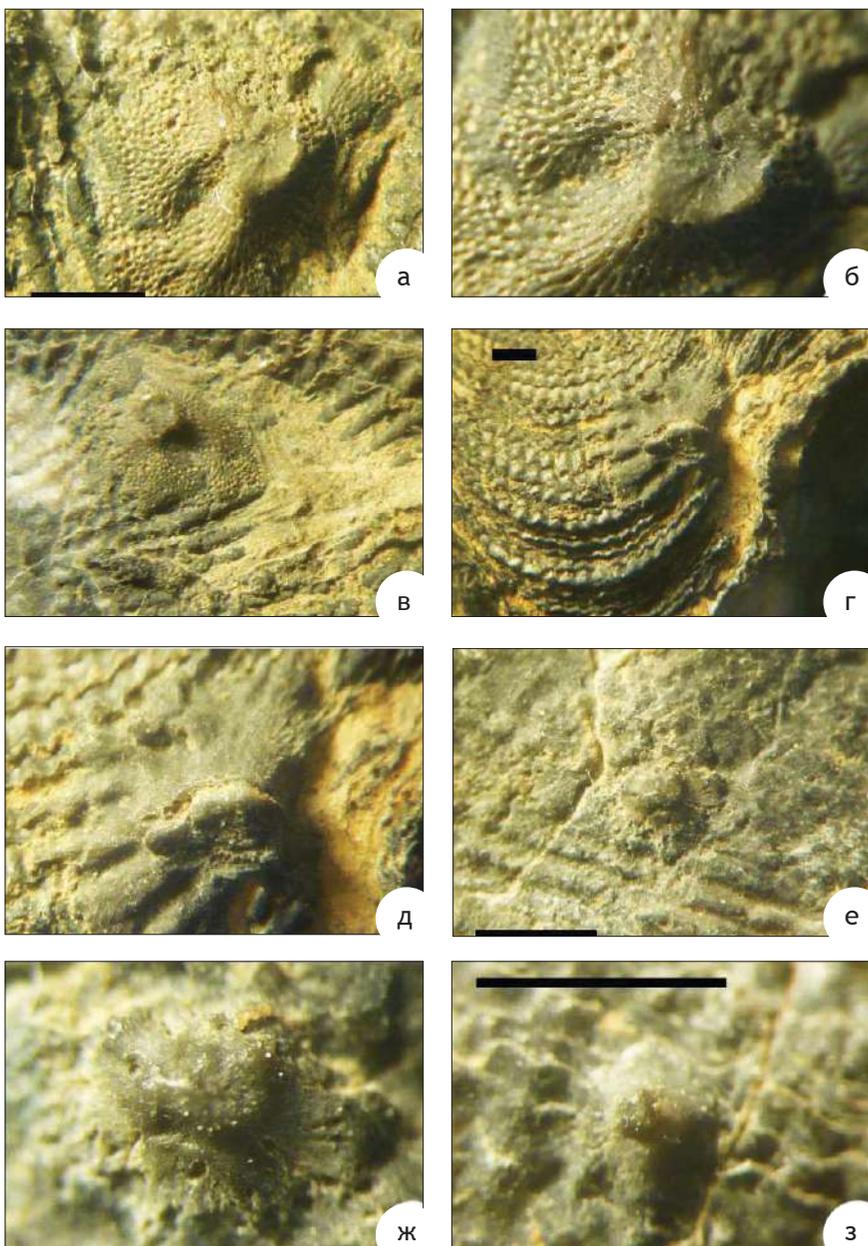


Рис. 27 Мшанки *Leioclema* (?) sp.: а - з, *Atrypa* (*Kyratrypa*) *culminigera* Struve, 1966; левый берег реки Джаанам-Дереси, в 1,5 км к западу от горы Казма (разрез 56, слой 9); средний девон, верхний эйфель, зона *Microspirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*. Длина масштабной линейки 2 мм.

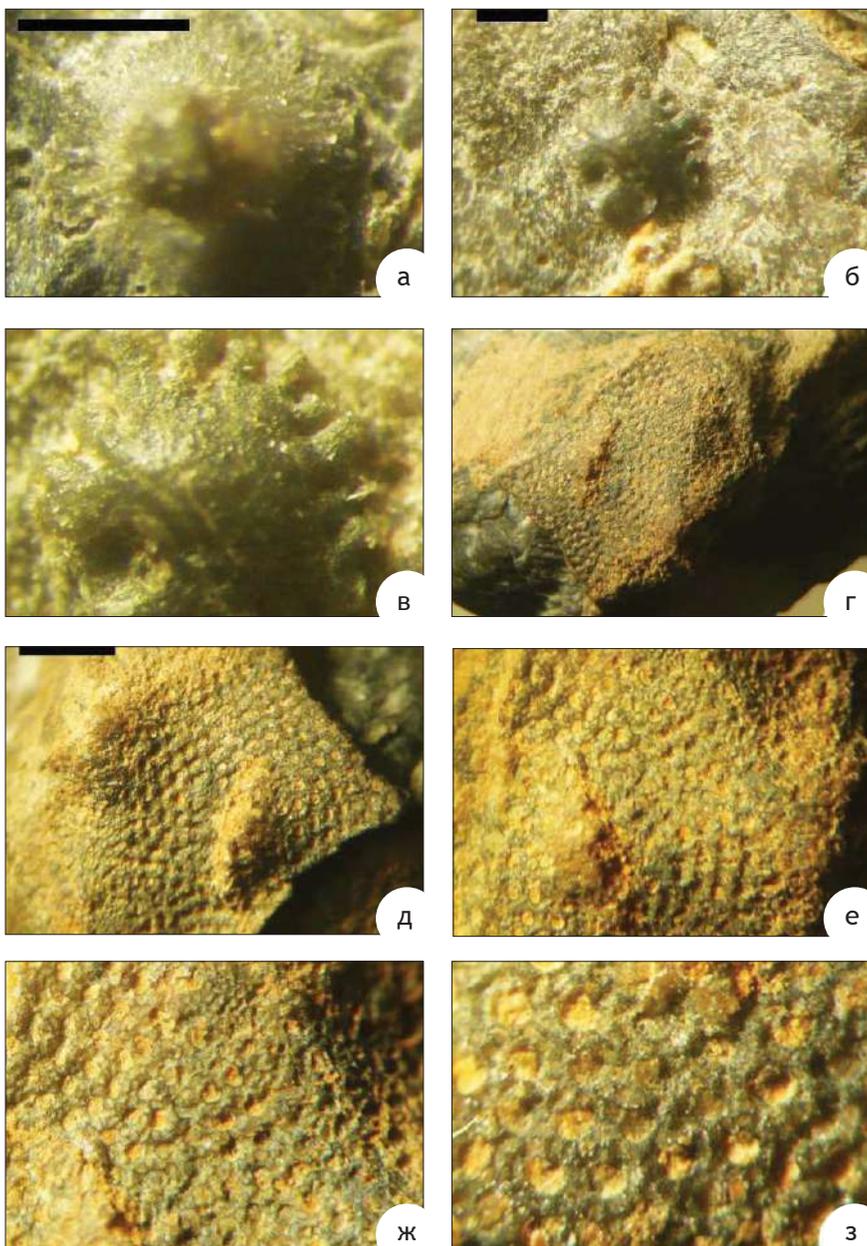
Лишь у одной раковины брахиоподы мшанки расположены в средней части спинной створки вдали от комиссуры. На брюшной створке наблюдалась только одна колония мшанок, где она расположена в пределах язычка непосредственно у передней комиссуры. Наблюдаемые размеры колоний 1,0; 1,3; 2,0; 2,3; 3,0; 5,0; 7,0; 7,0 мм. Колонии рода *Leioclema* разнообразные, преобладают ветвистые и обрастающие, с пятнами из крупных ячеек или мезопор. Устья угловатые или округлые. Диафрагмы сплошные, редкие в ячейках и частые в многочисленных мезопорах. Акантопоры обычно крупные, обильные.

Все обнаруженные мшанки рода *Leioclema*, как уже отмечалось, прикреплялись к субстрату только начальной частью – стелющимся, обрастающим субстрат основанием, от которого, постепенно поднимаясь вверх, развивалась ветвистая колония.

Род *Leioclema* объединяет много видов, имеющих широкое географическое распространение. Стратиграфическое распространение рода охватывает интервал от ордовика до триаса.

Как уже было указано, нами обнаружено три экземпляра, которые предположительно являются мшанками (хотя, возможно, это другие группы обрастателей) (рис. 31). Один экспонат расположен в задней трети спинной створки у *Desquamata (Independatrupa) subindependensis* Komarov и представляет собой довольно крупную, длиной 15,0 мм, плоскую пластинчатую колонию, приросшую к субстрату всей нижней поверхностью. Два других образца найдены на одной раковине *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur).

Один из них, прикрепившийся к задней половине спинной створки, является крупной, размером до 25,0 мм пластинчатой колонией, переходящей в веточку. Второй образец, обнаруженный на спинной створке вблизи передней комиссуры, по всей видимости, представляет собой сетчатую колонию, размером около 3,0 мм.



**Рис. 28** Мшанки: а - в, *Leioclema* (?) sp. на раковинах *Atrypa* (*Kyrtatrypa*) *culminigera* Struve, 1966; левый берег реки Джаанам-Дереси, в 1,5 км к западу от горы Казма (разрез 56, слой 9); длина масштабной линейки 0,5 мм; г - з, *Fistulipora* (?) sp. на раковине *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur, 1851); левобережье р. Джаанам-Дереси в 1,5 км к юго-западу от г. Казма (разрез 58, слой 5); средний девон, верхний эйфель, зона *Microspirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*. Длина масштабной линейки 2 мм.

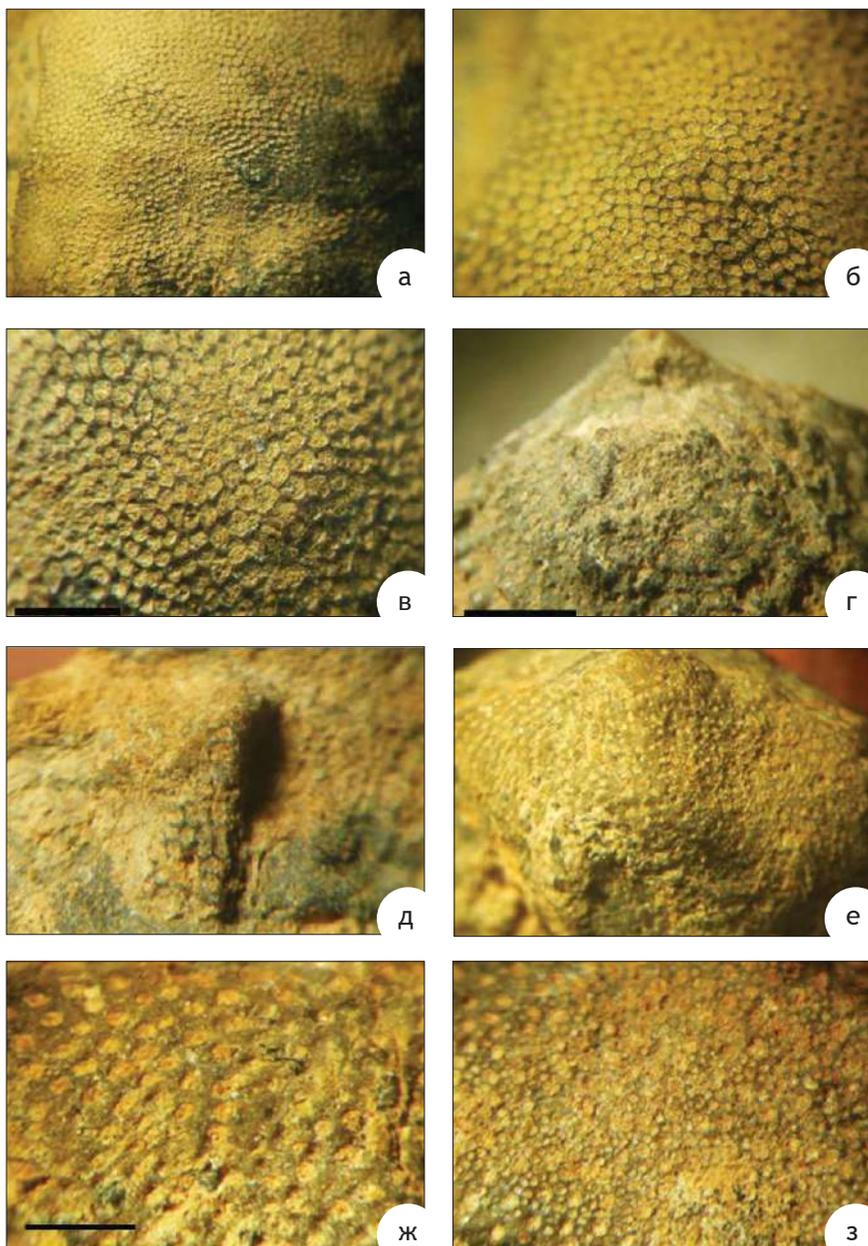
Большинство изученных мшанок обнаружено на спинных створках брахиопод. Как уже ранее отмечалось, это выглядит естественным, так как у раковин атрипид брюшная створка обычно более плоская и именно на ней организму (живому или погибшему) было “удобнее” лежать на грунте.

При этом находки большинства колоний мшанок в непосредственной близости от комиссуры (некоторые колонии строго ограничены комиссурой) свидетельствуют о том, что в данном случае, несомненно, было прижизненное поселение мшанок.

При этом живые брахиоподы, приоткрывая створки, препятствовали обрастателям перейти на другую створку. В то же время поселение у комиссуры, рядом с входящим потоком воды, позволяло получать и мшанкам часть пищи брахиопод. Наблюдаемые в ряде случаев очень маленькие размеры колоний мшанок могут свидетельствовать о том, что в этих случаях раковина брахиоподы была засыпана осадком, что привело и к гибели обрастателей. Обнаружение на противоположных створках колонии с непрерывным переходом через край раковины, однозначно свидетельствует о посмертном поселении мшанок. Это указывает на такие глубины, которые могли достигать поверхностное волнение или донные течения, приводящие раковины погибших брахиопод на некоторое время в движение.

На достаточно высокую гидродинамическую активность может указывать и значительное количество обнаруженных плоских пластинчатых колоний, прикреплявшихся всей нижней поверхностью.

Такие колонии характерны для грубообломочных мелководных отложений – гравелитов и конгломератов. В то же время на отсутствие крайнего мелководья с повышенной гидродинамикой среды указывает то, что колонии мшанок не несут следов обтирания и окатанности.

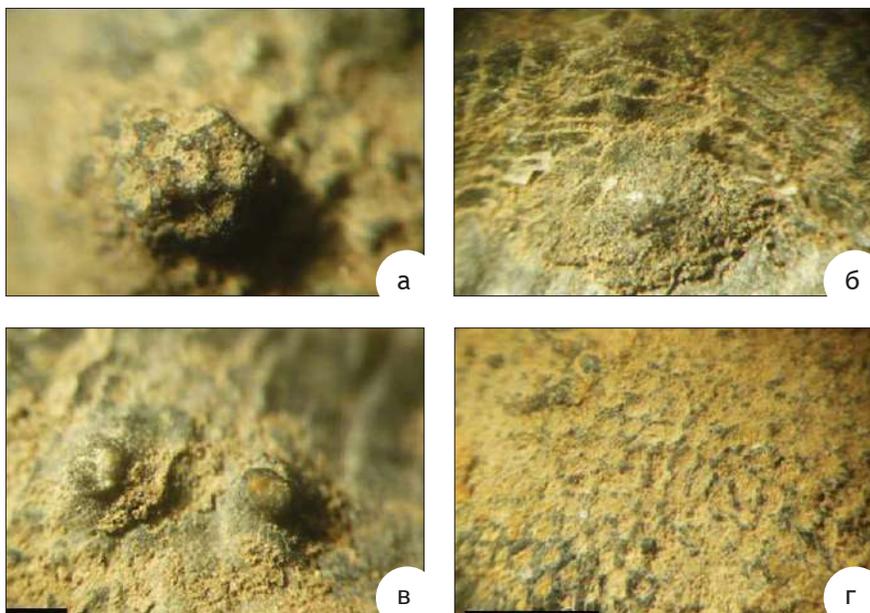


**Рис. 29** Мшанки: *Atactotoechus* (?) sp.: а - в, на раковинах *Desquamatia* (*Independatrypa*) *subindependensis* Komarov, 1992; левобережье р. Джаанам-Дереси в 1,5 км выше села Садарак (разрез 61, слой 6); г - д, на раковинах *Spinatrypa* (*Spinatrypa*) *kasangulubachensis* Komarov, 1997; верхний девон, фран, зона *Adolfia* *zickzack*; е - ж, на раковинах *Spinatrypa* (*Spinatrypa*) *kasangulubachensis* Komarov, 1997; восточный склон горы Касан-Гулу-Бах (разрез 63, слой 5); средний девон, живет, зона *Indospirifer pseudowilliamsi*; *Fistulipora* (?) sp.: з - а, на раковинах *Spinatrypa* (*Spinatrypa*) *kasangulubachensis* Komarov, 1997; восточный склон горы Касан-Гулу-Бах (разрез 63, слой 5); средний девон, живет, зона *Indospirifer pseudowilliamsi*. Длина масштабной линейки 1 мм.

## 5. СВЕРЛЯЩИЕ ОРГАНИЗМЫ

Всверливание организмов очень широко распространено и может осуществляться только при наличии твёрдого субстрата. Таким субстратом может быть или каменистое дно бассейна, или же отдельные твёрдые предметы на поверхности рыхлого грунта. Твёрдое дно может служить объектом всверливания только в том случае, если оно свободно от наносов, поскольку последние, закрывая входные отверстия сверлений, делали бы невозможным существование камнеточцев.

Отдельные предметы, источенные сверлильщиками, будь то обломки горных пород или раковины других беспозвоночных, указывают на то, что они длительное время не перекрывались осадками, что свидетельствует о медленном накоплении осадков или о перерыве в осадконакоплении и обусловившем его, например, донном течении. Огромную роль в растворении карбонатных скелетных образований играет химическая биоэрозия. Большое число различных организмов (водорослей, грибов, губок, полихет, членистоногих, брюхоногих и двустворчатых моллюсков, мшанок и др.) в результате биохимического воздействия (по-видимому, путем выделения углекислого газа) сверлят или точнее протравливают известковые скелеты организмов. Особенно широко распространены сверлящие губки и водоросли. Протравливание поверхности наружного скелета происходит как при жизни организмов в результате деятельности комменсалов и хищников, так и посмертно во время нахождения остатков на дне моря. Воздействию сверлильщиков подвержены также посмертные остатки, находящиеся в толще воды во временном состоянии некропланктона (например, раковины головоногих моллюсков). Химическое биотическое растворение скелетных остатков пропорционально времени их нахождения на поверхности грунта и особенно активно протекает на дне мелководной зоны моря, на участках с нормальной аэрацией



**Рис. 30** Мшанки: *Leioclema* (?) sp.: а - на раковине *Spinatrypina* (*Spinatrypina*) *kasangulubachensis* Komarov, 1997; восточный склон горы Касан-Гулу-Бах (разрез 63, слой 5); средний девон, живет, зона *Indospirifer pseudowilliamsi*; б - в, на раковинах *Atrypa* (*Kyrtatrypa*) *culminigera* Struve, 1966; левый берег реки Джаанам-Дереси, в 1,5 км к западу от горы Казма (разрез 56, слой 9); средний девон, верхний эйфель, зона *Microspirifer diluvianooides* - *Radiomena irregularis*; *Atactotoechus* (?) sp.: г - на раковине *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur, 1851); левобережье р. Джаанам-Дереси в 1,5 км к юго-западу от г. Казма (разрез 58, слой 5); средний девон, верхний эйфель, зона *Microspirifer diluvianooides* - *Radiomena irregularis*. Длина масштабной линейки 1 мм.

и хорошей освещённостью. Быстрое погребение остатков прекращает биоэрозию. Новая фаза биотического растворения остатка может иметь место только в случае его вымывания из осадка. Химическое биотическое растворение нарушает целостность скелетного образования благодаря возникновению внутри него всевозможных каналов и полостей, что приводит к усилению скорости обычного химического выщелачивания, так как увеличивается поверхность соприкосновения остатка с водой. Кроме того, уменьшается прочность скелета, что ведет к снижению его устойчивости к механическому воздействию среды, особенно в мелководной высокогидродинамической зоне моря.

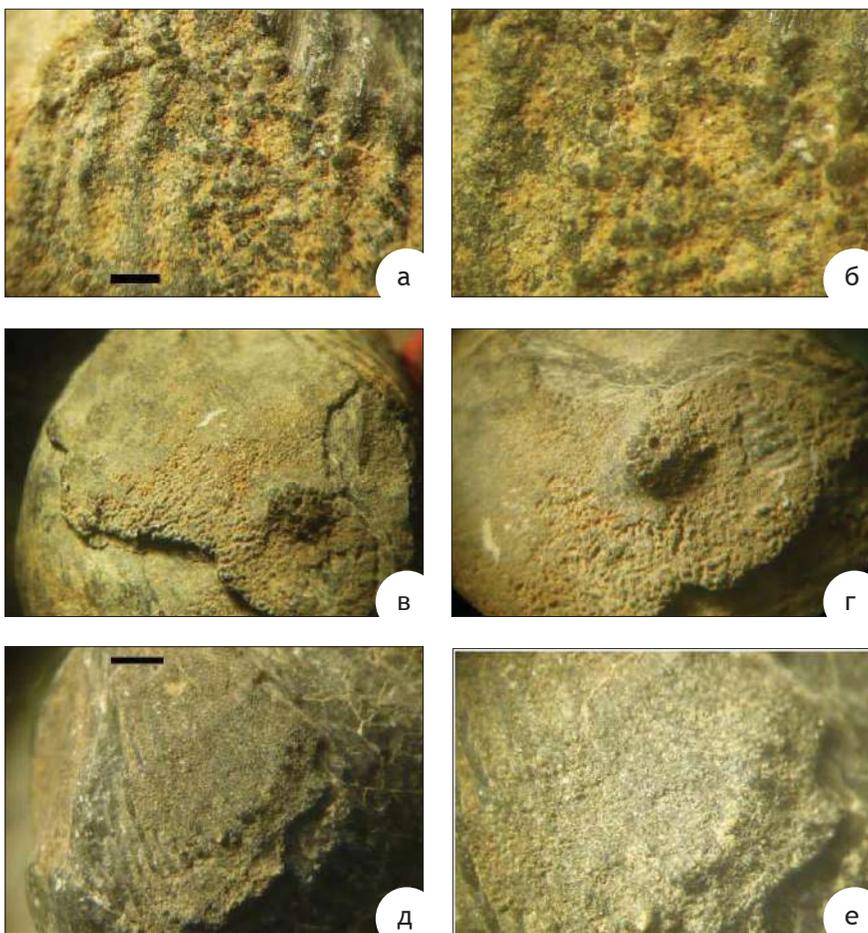
С другой стороны, образующаяся при сверлении тонкая карбонатная муть, как побочный продукт биоэрозии, в случае больших количеств, может дать материал для образования тонкослоистого карбонатного осадка.

У некоторых сверлящих двустворчатых моллюсков, которые растворяют субстрат с помощью выделяемой ими кислоты, раковины не несут морфологически выраженных приспособлений к сверлению и характеризуются некоторыми признаками, общими с раковинами зарывающихся двустворчатых моллюсков, в частности удлинённой формой, отсутствием зубов, наличием мантийного синуса, связанного с развитием сифонов. Предохранением от растворяющего воздействия кислоты на собственную раковину у литофага является утолщение наружного конхиолинового слоя раковины.

У некоторых бивальвий, сверлящих с помощью кислот, сильно удлинённые сифоны образуют длинную известковую трубку, имеющую вид раковины, настоящая же раковина подвергается редукции. Двустворчатые моллюски, всверливающиеся путём растворения субстрата кислотой, способны проникать только в растворимые породы, главным образом в известняки, а также в твёрдые образования других организмов, состоящие из карбоната кальция.

Способны всверливаться в субстрат и брюхоногие моллюски, причём эта способность не находит отражения в строении их раковины. Некоторые хищные гастроподы, например, относящиеся к семейству Muricidae, используют различные слабые кислоты и ферменты, разъедающие раковину жертвы в области сверления.

Многие организмы всверливаются механическим путём (который часто совмещают с химическим растворением). Так, ряд двустворчатых моллюсков присасываются к субстрату ногой и совершают вращательные движения прижатым к субстрату передним краем раковины. Такие сверлильщики



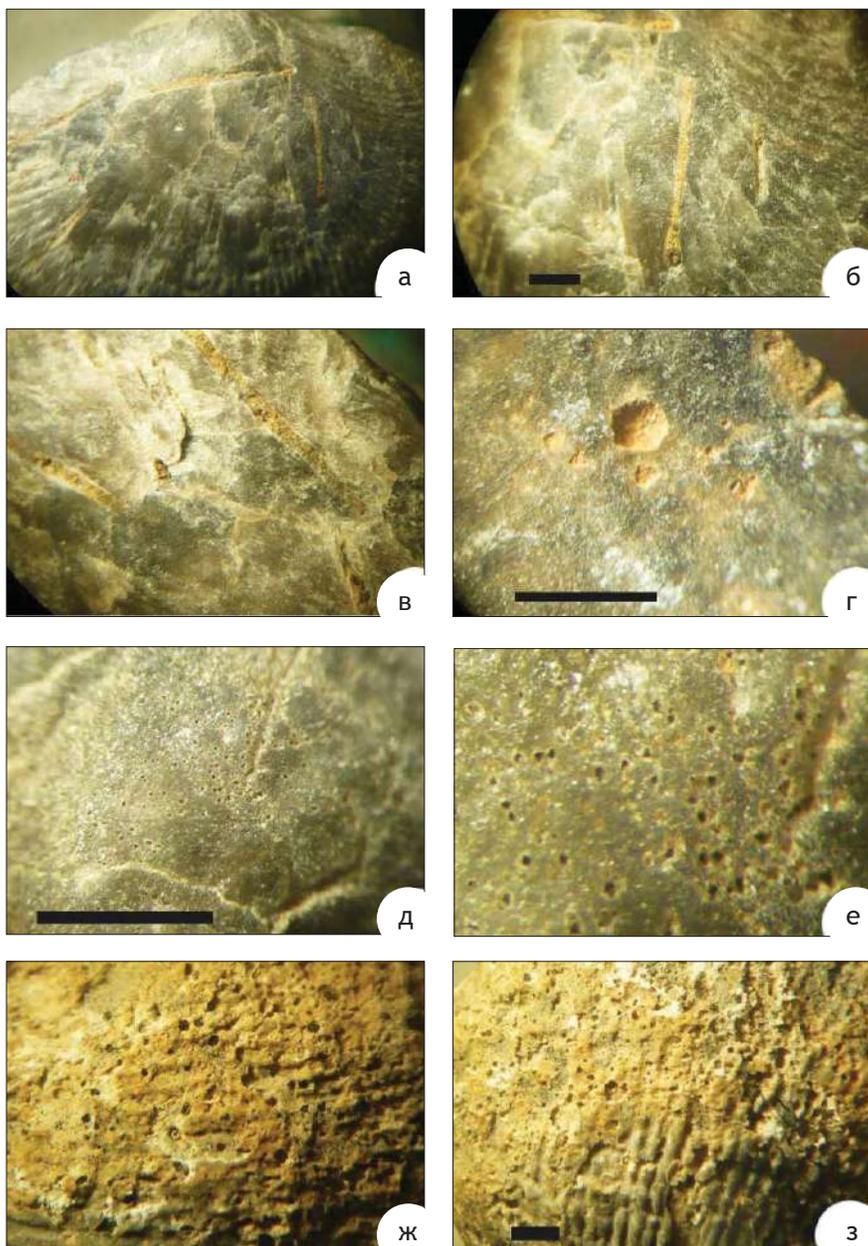
**Рис. 31** Мшанки (?): на раковине *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur, 1851); левобережье р. Джаанам-Дереси в 1,5 км к юго-западу от г. Казма (разрез 58, слой 5); а - б, длина масштабной линейки 0,5 мм; в - г, длина масштабной линейки 2 мм; средний девон, верхний эйфель, зона *Mucrospirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*; д - е, на раковине *Desquamatia (Independatrypa) subindependensis* Komarov, 1992; левобережье р. Джаанам-Дереси в 1,5 км выше села Садарак (разрез 61, слой 6); верхний девон, фран, зона *Adolfia zickzack*; длина масштабной линейки 2 мм.

или обладают на переднем крае раковины скульптурой из мелких зубчиков, или имеют раковину в форме сверла. Двустворчатый моллюск *Teredo*, всверливающийся в дерево с помощью створок своей укороченной раковины, выстилает свои сверления в дереве известью, в результате чего образуются известковые трубки. Будучи выполнены впоследствии осадком, они преимущественно и сохраняются в ископаемом состоянии. Организмы, всверливающиеся механическим путём, могут сверлить не только известняки, но и другие породы.

Гастроподы с раннего триаса приспособились сверлить твердые покровы своих жертв при помощи радулы – органа, имеющего поперечные ряды мелких прочных и многочисленных хитиновых зубчиков.

Радула у них располагается на кончике длинного гибкого хоботка. С его помощью моллюск совершает радулой частые вращательные движения, механически просверливая стенку раковины своей жертвы.

Среди современных гастропод механический способ сверления используют, например, представители семейств *Naticidae* и *Muricidae*. После того, как раковина просверлена, все хищные гастроподы действуют одинаково: просовывают свой хоботок внутрь и выскребают добычу при помощи радулы, которая действует по принципу землечерпательной машины, снабженной ковшами. При этом моллюски могут впрыскивать во вскрытую раковину ферменты, размягчающие ткани жертвы и способствующие отсоединению ее мышц от стенок раковины. Хищные гастроподы, как правило, рационально выбирают место для сверления. Других брюхоногих моллюсков они сверлят на расстоянии одного оборота от устья раковины, где тело прикрепляется изнутри к раковине, двустворок – недалеко от вершины раковины, где расположена самая мясистая часть тела и мускулы–аддукторы. Процесс просверливания раковин хищниками



**Рис. 32** Следы сверлений: а - в, на раковинах *Desquamatia (Independatrypa) mikunovi* Komarov, 1992; левый берег реки Арпачай около села Данзик (разрез 19, слой 386); г - е, на раковинах *Atrypa (Kyratrypa) culminigera* Struve, 1966; левый берег реки Джаанам-Дереси, в 1,5 км к западу от горы Казма (разрез 56, слой 9); ж - з, на раковине *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur, 1851); средний девон, верхний эйфель, зона *Microspirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*. Длина масштабной линейки 2 мм.

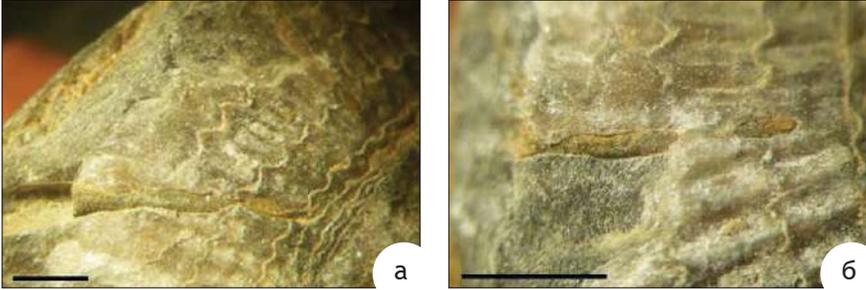


Рис. 33 Следы сверлений: а - б, на раковине *Desquamatia (Independatrypa) subindependensis* Komarov, 1992; левобережье р. Джаанам-Дереси в 1,5 км выше села Садарак (разрез б1, слой б); верхний девон, фран, зона *Adolfia zickzack*. Длина масштабной линейки 2 мм.

протекает в течение короткого времени и часто происходит под покровом осадка, как это имеет место при нападении их на зарывающихся двустворчатых моллюсков.

Морские ежи, способные всверливаться в твёрдый субстрат, относятся к числу правильных эхиноидей. Всверливание осуществляется с помощью аппарата, известного под наименованием аристотелева фонаря, состоящего из пяти подвижных зубов. Кроме того, сверлящие морские ежи пользуются для этой цели иглами, концами которых они, вращаясь, выскабливают породу и расширяют этим свои углубления в ней.

Древнейшие следы сверлений известны, начиная с позднего докембрия. Уже с ордовика сверления, очень похожие на современные, становятся многочисленными (палеонтологи выделяют их в особый ихнород *Oichnus*). Как правило, сверления встречаются на раковинах брахиопод (доминировавших в палеозойскую эру бентосных животных), но попадают также на раковинах гастропод, наутилоидей из отряда *Oncoscerida* и на скелетных остатках некоторых других организмов.

Поскольку сверления на палеозойских раковинах очень похожи на современные, сделанные гастроподами, исследователи полагают, что и в те далекие времена сверлящими

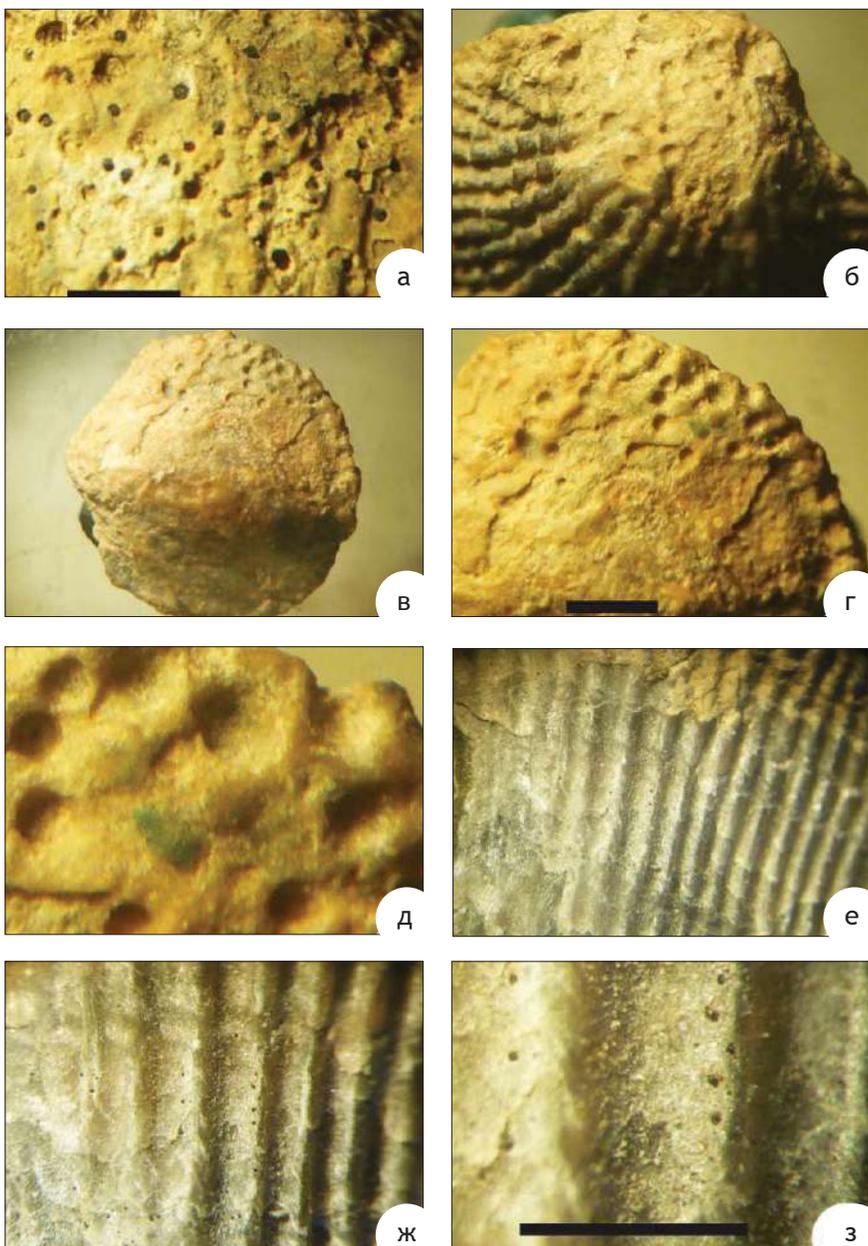


Рис. 34 Следы сверлений: а - на раковине *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur, 1851); левый берег реки Арпачай около села Данзик (разрез 19, слой 386); средний девон, верхний эйфель, зона *Microspirifer diluvianoides* - *Radiomena irregularis*; б - д, на раковинах *Spiratrupina* (*Exatrupa*) *robusta* Corper, 1967; правый берег р. Джаанам-Дереси в 1,5 км к востоку от г. Тежгар (разрез 601, слой 67); е - з, на раковине *Desquamatia* (*Seratrupa*) *abramianae* Alekseeva et Kotarov, 1992; правый берег реки Арпачай, напротив села Данзик (разрез 101, слой 14/15); верхний девон, фран. зона *Uchtospirifer subarchiaci* - *Cyphoterorhynchus arpaensis*. Длина масштабной линейки 2 мм.

хищниками, в том числе, были гастроподы, но относившиеся к другим, вымершим к настоящему времени таксонам.

По характеру сверлений, величине их диаметра и форме можно судить, какими организмами они сделаны. Величина углублений и диаметра отверстий сверлений, произведённых сверлящими водорослями, червями и губками, обычно незначительных размеров. Сверления водорослей и губок часто имеют неправильные очертания, как в поперечном, так и в продольном сечении. Сверления червей чаще имеют V-образную форму, глубина их достигает 2,5 см. Диаметр входного отверстия норки сверлящих двустворчатых моллюсков достигает 1,0–2,5 см, часто увеличиваясь с углублением в субстрат, поэтому их норка имеет бутылкообразную форму. Очертания поперечного сечения норки двустворчатых моллюсков, всверливающих механическим путём, имеют круглую форму, всверливающих же с помощью выделения кислот – овальную, соответствующую поперечному сечению раковины сверлильщика.

Следы сверлений обнаружены нами на 16 раковинах брахиопод (рис. 32–34). Среди них наблюдались относительно крупные поверхностные (неполные) и очень мелкие сквозные (полные) вертикальные сверления, а также необычные крупные сверления, выполненные в горизонтальной плоскости (рис. 32, а–в; 33).

Следы сверлений удалось выявить на раковинах атрипид *Desquamatia (Independatrypa) mikunovi* Komarov, *Atrypa (Kurtatrypa) culminigera* Struve и *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur) в отложениях зоны *Mucrospirifer diluvianoides* – *Radiomena irregularis* (верхний эйфель), на раковинах *Pseudoatrypa gjumuschlugensis* (Mamedov) в отложениях зоны *Indospirifer pseudowilliamsi* (живет), на раковинах *Desquamatia (Independatrypa) subindependensis* Komarov в отложениях зоны *Adolfia zickzack* (фран), на раковинах *Desquamatia (Independatrypa) subindependensis* Komarov в отложениях зоны *Adolfia zickzack* (фран),

а также на раковинах *Spinatrypa* (*Exatrypa*) *robusta* Copper и *Desquamatia* (*Seratrypa*) *abramiana*e Alekseeva et Komarov в отложениях зоны *Uchtospirifer subarchiaci*–*Cyphoterorhynchus arpaensis* (Фран).

Все указанные выше разновидности сверлений обнаружены в зонах *Mucrospirifer diluvianoides* – *Radiomena irregularis* (6 экземпляров) и *Uchtospirifer subarchiaci* – *Cyphoterorhynchus arpaensis* (5 экземпляров).

В зоне *Indospirifer pseudowilliamsi* выявлены только единичные горизонтальные сверления (1 экземпляр), а в зоне *Adolfia zickzack* найдены горизонтальные (2 экземпляра) и крупные вертикальные (2 экземпляра) сверления. Сверления у *Desquamatia* (*Independatrypa*) *mikunovi* Komarov идентифицированы только на брюшной створке у двух экземпляров. Сверления выполнены в горизонтальной плоскости, ориентированы в различных направлениях и являются прямыми в плане. Длина сверлений варьирует от 3 до 9 мм, при ширине до 0,7 мм. Друг от друга сверления расположены на расстоянии 3–4 мм. У *Atrypa* (*Kyrtatrypa*) *culminigera* Struve наблюдались как относительно крупные, так и очень мелкие сверления. Крупные поверхностные (неполные) сверления, обнаруженные на внутренних ядрах спинных створок у двух экземпляров, в основном представлены неглубокими округлыми в плане выемками, от очень небольших до 1 мм в диаметре. Расположены сверления на различном расстоянии друг от друга – от крошечного до 2 мм.

Мельчайшие сквозные (полные) сверления, выявлены на спинной створке одного экземпляра, раковинный слой у которого немного разрушен. Форма сверлений круглая, размер составляет десятые и сотые доли миллиметра. Расположены сверления с различной степенью плотности, иногда очень тесно.

У одного экземпляра *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur) сверления выявлены на обеих створках. Они круглые или овальные в плане, мелкие, многие заполнены, по всей

видимости, зёрнышками глауконита (рис. 34, а). Диаметр отверстий от крошечного до 0,6 мм. В некоторых местах сверления располагаются почти вплотную друг к другу, на других участках расстояние между ними достигает 2 мм.

У *Pseudoatrypa gjumuschlugensis* (Mamedov) выявлены горизонтальные сверления на спинной створке одного образца. Их диаметр достигает 1,1 мм, а длина 2,0–2,5 см.

У *Desquamatia (Independatrypa) subindependensis* Komarov на спинных створках у двух экземпляров обнаружены довольно крупные дыры диаметром 0,4 мм. У двух экземпляров на брюшных створках выявлены горизонтальные сверления длиной 4,0 и 9,0 мм соответственно.

На обеих створках одного экземпляра обнаружены сверления у *Spinatrypina (Exatrypa) robusta* Cooper. Сверления крупные, круглые или овальные в плане, ничем не заполненные, диаметром 0,1–0,6 мм. Сверления расположены на различном расстоянии друг от друга – от очень небольшого до 1,2 мм.

У *Desquamatia (Seratrypa) abramianae* Alekseeva et Komarov выявлены сверления двух типов. На спинных створках двух экземпляров выявлены следы мельчайшего, в десятые и сотые доли миллиметра размера, неравномерно, иногда очень плотно расположенные. Сверления мелкие, часто заполненные, вероятно, зёрнышками глауконита. У двух других экземпляров и на спинной и на брюшной створках обнаружены горизонтальные сверления диаметром 0,5–1,0 мм.

Находки сверлений на спинных створках некоторых экземпляров, свидетельствующие об их неподвижном положении на дне, позволяют предположить, что это было прижизненное поселение сверлящих организмов. Как уже подчёркивалось ранее, у раковин атрипид брюшная створка обычно более плоская и на ней организму удобнее лежать на грунте. Обнаружение сверлений на противоположных створках

раковин у двух образцов указывает на такие глубины, которые могли достигать поверхностное волнение или донные течения, приводящие раковины (как живых, так и уже погибших брахиопод) на некоторое время в движение. Однозначно свидетельствуют о посмертном поселении сверлильщиков находка следов их деятельности на внутренних ядрах *Atrypa* (*Kyrtatrypa*) *culminigera* Struve.

Как уже было отмечено, в настоящее время наиболее массовыми и широко распространёнными сверлящими организмами являются губки и водоросли. Точные количественные данные, характеризующие масштаб их разрушительной работы, к сожалению, отсутствуют, в значительной мере потому, что в один и тот же объект одновременно или последовательно внедряются различные сверлильщики. Определить степень участия каждого из них не представляется возможным. В палеозое сверлящие водоросли были распространены так же широко, как и в настоящее время, о чём свидетельствуют многочисленные описания и изображения следов их деятельности. О палеозойских сверлящих губках практически ничего не известно, но, по всей вероятности, губковые сверления просто не распознаются. Ходы сверлильщиков в целом не обладают никакими характерными признаками, и различить их можно только по размеру. Канальцы с диаметром в единицы микрон можно уверенно считать водорослевыми, а о более крупных трудно сказать что-либо определённое. У современных клион диаметр входного отверстия канала колеблется от 0,6–0,7 до 1,0–1,5 мм, но у других губок, тем более древних, он мог быть и заметно меньше. Возможно, что некоторые изображённые в литературе ходы палеозойских сверлильщиков с диаметром 0,2–0,3 мм в действительности принадлежат не водорослям, а губкам. Таким образом, можно сделать предположение, что мельчайшие отверстия, перфорирующие раковины изученных нами брахиопод, выполнены сверлящими водорослями. Крупные

вертикальные отверстия, по всей видимости, выполнены губками. Природа горизонтальных сверлений остаётся не выясненной. Вполне возможно, что данные образования являются не следами сверлений, а местами прикрепления каких-то поселенцев, немного утопленными в процессе их жизнедеятельности в субстрате.

Очевидно, что сверлящими организмами были мелководные обитатели различного размера (оставляющие как крошечные, так и достаточно крупные сверления), иногда (как в случае с *Atrypa* (*Kyrtatrypa*) *culminigera* Struve) осуществлявшие свою деятельность на одних и тех же раковинах одновременно.

Существует мнение, что брахиоподы не представляли собой ценный пищевой продукт, компенсирующий ту энергию, которая требовалась для того, чтобы просверлить их довольно толстую раковину.

Наличие следов сверления на раковинах брахиопод в этом случае объясняется результатом поселения паразитов, которые прикреплялись, чтобы подбирать остатки пищи брахиопод, или банально использовать их раковину просто как субстрат для поселения.

Полученные нами данные, в том числе большое количество совместно выявленных сверлений, часто их крошечный размер и, в ряде случаев, заведомое посмертное поселение, свидетельствуют о том, что мы, скорее всего, имеем дело не с хищниками, а именно с фильтраторами.

Возможно, в дальнейшем, по мере накопления новых данных, появится иная, более точная трактовка описанного фактического материала.

## 6. О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ПАЛЕОЭКОЛОГИИ

Изучение последовательных комплексов эпибионтов позволяет сделать следующие выводы [19, 23].

Эпибионты были в Закавказье обычными, хотя и достаточно редкими элементами бентосной фауны на протяжении всего рассматриваемого интервала девонского периода (рис. 35).

Отсутствие ряда из них в отложениях некоторых зон, по всей видимости, связано лишь с недостаточной изученностью.

Поселенцы отличаются относительно невысоким уровнем таксономической дивергенции, морфологического разнообразия адаптивных приспособлений и экологической дифференциации, что в целом свидетельствует о достаточно выдержанных условиях среды. В отложениях зоны *Zdimir pseudobaschkirikus* – *Megastrophia uralensis* обрастатели редки и достаточно однообразны. Среди них не встречены мшанки родов *Fistulipora* и *Leioclema*, а также следы жизнедеятельности сверлящих организмов.

Максимум разнообразия прикрепляющихся организмов приходится на время *Mucrospirifer diluvianoides* – *Radiomena irregularis*. В породах этой зоны обнаружены все выявленные таксоны эпибионтов, в том числе и все разновидности следов жизнедеятельности сверлильщиков.

Кроме того, в данное время поселенцы достигают и наибольшего количества – на их долю приходится порядка 57% от общего числа найденных эпибионтов.

Среди обрастателей в это время преобладали представители класса *Tentaculita*, на втором месте были аулопоры, а на третьем мшанки. Сверлильщики выступали в роли подчинённых элементов комплекса. Расцвет эпибионтов, по всей видимости, связан с улучшением условий обитания. Позднее различные эпибионты представляли собой равноправные

Ярус	Зона	Тентакулиты		Кораллы	Мшанки			Следы сверления			Соотношение, %
		Cornulites	Palaeosconchus	Aulopora	Alatostochus (?)	Fistularia (?)	Leiodonta (?)	Гормонгольские	Вертикальные		
									Грубые	Мелкие	
Франский	<i>Wchtopirifer subarabiaci</i> <i>Cyphoterorhynchus arvensis</i>	2		1				2	1	2	25
	<i>Adolfia zickzack</i>	4	2	6	2			2	2		20
Живетский	<i>Stringose-Indospirifer phaluspseudoburtiniwilliamsi</i>	4	5		6	2		1			10
	<i>Stringose-phaluspseudoburtiniwilliamsi</i>										1
Эйфельский	<i>Microspirifer diluvianoides</i> <i>Radiolona irregularis</i>	12	19	20	13	1	8	2	2	2	33
	<i>Alatiformia araxica</i> <i>Dagnachonetes caucasicus</i>										2
	<i>Arduspirifer intermedius</i>										1
Эмссский	<i>Zdimir pseudobaschki</i> <i>rixus</i> <i>Megastrophia thalensis</i>	2	2	2	2						8

Рис. 35 Систематический состав и стратиграфическое распространение эпибионтов на раковинах атрипид Закавказья. В последней графе указано процентное содержание атрипид конкретной зоны от общего числа изученных экземпляров атрипид.

немногочисленные группы, что может свидетельствовать о стабильности абиотических и биотических условий среды. Изученные организмы сходны по общим требованиям к среде обитания и являются её чуткими индикаторами, исчезающими при нарушении равновесия экологического спектра. Все исследованные формы обитали в бассейне с нормальной солёностью. Они характеризуют небольшие глубины, высокую степень подвижности воды, обеспечивающую насыщенность кислородом её придонных слоёв и обилие водорослей, оптимальную температуру и богатый привнос пищи – всё то, что способствовало быстрому расселению организмов. Решающим фактором, управляющим распределением прикреплённых бентосных организмов является субстрат. Необходимыми экологическими условиями для формирования и развития отдельных эпибионтов, мшанковых и других колоний являются такие, которые позволят личинкам после свободной стадии закрепиться на дне или объекте, на котором начинается развитие колонии. Оптимальный биотоп должен иметь неровный, свободный от наносов твёрдый донный рельеф, развитую водорослевую растительность и богатую бентосную фауну. Личинки селективно отбираются подвижным субстратом (водорослями), или твёрдым, неподвижным субстратом (раковины, камни, кораллы). Отдельно хотелось бы напомнить, что нами не были встречены факты нарастания эпибионтов друг на друга, когда новые формы прикреплялись к уже прочно сидящим отдельным особям или колониям, живым или мёртвым. Одно из главных проявлений роли субстрата в экологии эпибионтов – механизм распределения питания. Многие из них сестонофаги, которые чаще всего встречаются на грубозернистых осадках. Низкие формы, обрастающие всей поверхностью или частью, не могли бы существовать в затишных местах на илистых осадках, поскольку оседающие глинистые частицы в спокойных водах забивают улавливающие аппараты и нарушают механизм питания. Обильная

седиментация могла приводить к засыпанию колоний и их гибели. Грубообломочные мелководные отложения (галечные и песчаные грунты) значительно шире заселены мшанками и другими обрастателями, чем грунты илистые или илисто-песчаные. Кроме того, у колониальных животных в зоне подвижной воды, где количество пищи в единицу времени поступает в больших количествах, чем в зоне слабо подвижной воды, нет необходимости в построении колоний со значительной площадью, важнее иметь устойчивые к действию воды прочные скелетные образования. Это достигается их уплощённой коркообразной, пластинчатой формой, которую мы, например у мшанок, в основном и наблюдали. В то же время на отсутствие крайнего мелководья с повышенной гидродинамикой среды указывает отсутствие среди поселенцев “нежных” форм, а также то, что ископаемые остатки не несут следов переотложения, сортировки и транспортировки и близки к положению *in situ*.

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Информация, приведённая в настоящей работе, знакомит читателей с первыми данными о девонских эпибионтах Закавказья, полученными в ходе переизучения коллекции атрипид данного региона. Это показательный пример того, что возвращение к анализу, казалось бы, уже описанных коллекций окаменелостей является важным резервом сокращения неполноты палеонтологической летописи и источником новых интересных сведений.

Определения ископаемых остатков выполнены авторами с определённой долей условности, что связано с объективными техническими сложностями. Для точной диагностики окаменелостей необходимы прозрачные ориентированные шлифы, применение методов компьютерной томографии и сканирующего электронного микроскопа. Использовать эти методы в настоящее время, к большому сожалению, не представляется возможным.

У нас не вызывает никакого сомнения то, что систематический состав обнаруженных и изображённых в данной работе фоссилий, значительно шире указанного. Возможно, это удастся прояснить в ходе дальнейших целенаправленных исследований. Выводы о стратиграфическом распространении прирастающих организмов в разрезе девона Закавказья также нельзя считать окончательными. Это связано с тем, что была проанализирована всего лишь одна группа бентосных организмов, служивших для обрастателей субстратом, а также с очень неравномерным распределением изученных экземпляров атрипид по разрезу (рис. 35). Новые сборы атрипид и других донных форм, а также переизучение ранее собранных коллекций позволит создать более целостную и объективную картину эволюции девонских эпибионтов данного региона.

Рассмотренным в данной работе прирастающим организмам посвящена обширная литература. Тем не менее, авторы выражают надежду на то, что представленное исследование даст специалистам новую пищу для размышлений и привлечёт дополнительное внимание палеонтологов не только к девонским эпибионтам Закавказья, но и к разновозрастным обрастателям других регионов.

Совершенно очевидно, что данную работу нельзя рассматривать, как нечто завершённое. Она не является ни исчерпывающе полной, ни вполне совершенной. Это всего лишь первый опыт исследования эпибионтов на раковинах девонских атрипид Закавказья, который необходимо развивать и совершенствовать. Этому помогут критические рекомендации и пожелания, и авторы будут благодарны за них всем, кто будет обращаться к данной работе.

В заключение авторы хотели бы выразить искреннюю благодарность З.А. Толоконниковой (Кубанский государственный университет), Н.К. Оспановой (Институт геологии, сейсмостойкого строительства и сейсмологии Национальной Академии наук Таджикистана) и О. Винну (O. Vinn, Institute of Ecology and Earth Sciences, University of Tartu, Estonia) за ценные консультации по ряду вопросов и замечания.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Вайтиева Ю.А., Локтионов А.Д. Новые данные о эпибионтах на раковинах девонских атрипид (брахиоподы) Закавказья // Материалы XV Международной научно-практической конференции “Новые идеи в науках о Земле”. Т. 1: Развитие новых идей и тенденций в науках о Земле: геология, геотектоника, геодинамика, региональная геология, палеонтология. М.: МГРИ, 2021. С. 106-110.
2. Вайтиева Ю.А., Локтионов А.Д., Комаров В.Н. Первые находки представителей рода *Cornulites Schlotheim* (Microconchida, Tentaculita) на раковинах девонских атрипид (Brachiopoda) Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 26. С. 1043-1051.
3. Вайтиева Ю.А., Чужанова А.П., Комаров В.Н. Новые данные об изменчивости *Spinatrypa* (*Isospinatrypa*) *aspera araxica* Komarov (Atrypida, Brachiopoda) из верхнеэфельских отложений Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2020. № 23. С. 1538-1542.
4. Васина А.П., Голинец Е.С., Комаров В.Н. О площадках прикрепления у *Gryphaea dilatata* Sowerby (*Dysodonta*, *Bivalvia*) из оксфордских отложений Нижних Мневников (г. Москва) // Известия вузов. Геология и разведка. 2015. № 6. С. 8-14.
5. Васина А.П., Голинец Е.С., Комаров В.Н. О ксеноморфных площадках прикрепления у *Gryphaea dilatata* Sowerby из оксфорда Нижних Мневников (г. Москва) // Проблемы региональной геологии Северной Евразии. Материалы конференции. М.: МГРИ-РГГРУ, 2016. С. 18-21.
6. Гапоненко Е.С., Ульшин М.А., Комаров В.Н. Первые данные о роли ринхолитов в процессах эпибионтии // Известия вузов. Геология и разведка. 2019. № 5. С. 5-9.
7. 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).
8. Геккер Р.Ф. Введение в палеоэкологию. - М.: Госгеолтехиздат, 1957. - 126 с.
9. Геккер Р.Ф. Тафономические и экологические особенности фауны и флоры Главного девонского поля. - М.: Наука, 1983. - 144 с.
10. Головастов Д.А., Гончарова Е.И., Комаров В.Н. Первая находка микроконхид (*Microconchida*, *Tentaculita*) на раковинах атрипид (*Brachiopoda*) из зоны *Zdimir pseudobaschkirikus* - *Megastrophia uralensis* (эмсский ярус) Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 30. С. 308-313.
11. Головастов Д.А., Измайлова А.А., Гончарова Е.И. Новые данные об участии табулятоморфных кораллов в процессах эпибионтии // Материалы XV Международной научно-практической конференции “Новые идеи в науках о Земле”. Т. 1: Развитие новых идей и тенденций в науках о Земле: геология, геотектоника, геодинамика, региональная геология, палеонтология. М.: МГРИ, 2021. С. 119-123.

12. Головастов Д.А., Измайлова А.А., Комаров В.Н. Новые данные об изменчивости *Spinatrypina* (*Exatrypa*) *robusta* Copper (*Atrypida*, *Brachiopoda*) из французских отложений Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2020. № 24. С. 932-939.

13. Головастов Д.А., Измайлова А.А., Комаров В.Н. Первые находки кораллов рода *Aulopora* Goldfuss на раковинах девонских атрипид (*Brachiopoda*) Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 27. С. 1413-1423.

14. Головастов Д.А., Измайлова А.А., Комаров В.Н. *Spinatrypina* (*Exatrypa*) *laminae* Izmaylova, Golovastov et Komarov - новый вид атрипид (*Brachiopoda*) из отложений зоны *Uchtospirifer subarchiaci*-*Cyphoterorhynchus agraeus* (франский ярус) Закавказья // Материалы XV Международной научно-практической конференции “Новые идеи в науках о Земле”. Т. 1: Развитие новых идей и тенденций в науках о Земле: геология, геотектоника, геодинамика, региональная геология, палеонтология. М.: МГРИ, 2021. С. 115-118.

15. 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.

16. Иванов А.В., Первушов Е.М. Некоторые результаты изучения прикреплённых представителей позднемереловой морской фауны // Учён. зап. геол. фак-та Саратовского гос. ун-та. Нов. сер. Вып. 1. 1997. С. 19-28.

17. Измайлова А.А., Головастов Д.А. Новые данные о находках рода *Palaeonchus* Vinn (*Microconchida*, *Tentaculita*) // Материалы XV Международной научно-практической конференции “Новые идеи в науках о Земле”. Т. 1: Развитие новых идей и тенденций в науках о Земле: геология, геотектоника, геодинамика, региональная геология, палеонтология. М.: МГРИ, 2021. С. 132-135.

18. Измайлова А.А., Головастов Д.А., Гончарова Е.И. Новые данные об участии мшанок в процессах эпибионтии // Материалы XV Международной научно-практической конференции “Новые идеи в науках о Земле”. Т. 1: Развитие новых идей и тенденций в науках о Земле: геология, геотектоника, геодинамика, региональная геология, палеонтология. М.: МГРИ, 2021. С. 136-139.

19. Измайлова А.А., Головастов Д.А., Гончарова Е.И., Комаров В.Н. Новые данные об особенностях палеоэкологии девонских атрипид (*Brachiopoda*) Закавказья // Материалы XV Международной научно-практической конференции “Новые идеи в науках о Земле”. Т. 1: Развитие новых идей и тенденций в науках о Земле: геология, геотектоника, геодинамика, региональная геология, палеонтология. М.: МГРИ, 2021. С. 140-143.

20. Измайлова А.А., Головастов Д.А., Комаров В.Н. Новые данные об изменчивости *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur) (*Atrypida*, *Brachiopoda*) из верхнеэйфельских отложений Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2020. № 24. С. 916-925.

21. Измайлова А.А., Головастов Д.А., Комаров В.Н. Первые находки представителей рода *Palaeconchus Vinn* (Microconchida, Tentaculita) на раковинах девонских атрипид (Brachiopoda) Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 26. С. 1068-1078.
22. Измайлова А.А., Головастов Д.А., Комаров В.Н. Первые находки мшанок на раковинах девонских атрипид (Brachiopoda) Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 27. С. 1394-1406.
23. Измайлова А.А., Гончарова Е.И., Комаров В.Н. О некоторых итогах изучения палеоэкологии девонских атрипид (Brachiopoda) Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 29. С. 839-842.
24. Комаров В.Н. Новые атрипиды (брахиоподы) из среднего и верхнего девона Закавказья // Бюллетень МОИП. Отд. геол. 1990. Т. 65, вып. 2. С. 61-69.
25. Комаров В.Н. О системе брахиопод подсемейства *Spinatrypinae* // Бюллетень МОИП. Отд. геол. 1990. Т. 65, вып. 2. С. 117.
26. Комаров В.Н. О микроструктуре раковины атрипид (брахиоподы) // Новые материалы в области наук о Земле. Тезисы докладов научной конференции 1991. М.: МГРИ. С. 8-9.
27. Комаров В.Н. К системе брахиопод подсемейства *Spinatrypinae* // Палеонтологический журнал. 1991. № 1. С. 51-56.
28. Комаров В.Н. Об особенностях микроструктуры стенки раковины *Punctatrypa olgae Nalivkin* (Atrypida, Brachiopoda) // Доклады АН СССР. 1991. Т. 321. № 5. С. 1091-1094.
29. Комаров В.Н. О строении стенки раковины у брахиопод семейства *Punctatrypidae* // Новые достижения в науках о Земле. Тезисы докладов научной конференции 1992. М.: МГРИ. С. 10.
30. Комаров В.Н. Новые *Desquamata* (Brachiopoda) из девонских отложений Закавказья // Бюллетень МОИП. Отд. геол. 1992. Т. 67, вып. 1. С. 91-101.
31. Комаров В.Н. Первые находки представителей *Punctatrypinae* (брахиоподы) в эмских отложениях Закавказья // Вопросы палеонтологии. Межвуз. сб. СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та. 1992. Т. 10. С. 74-82.
32. Комаров В.Н. Стратиграфическое положение атрипид (брахиоподы) Закавказья и их значение для расчленения девонских отложений // Новые достижения в науках о Земле. Тезисы докладов научной конференции 1993. М.: МГА. С. 18.
33. Комаров В.Н. Микроструктура раковины девонских атрипид (Brachiopoda) // Палеонтологический журнал. 1993. № 4. С. 69-80.
34. Комаров В.Н. Комплексы атрипидных брахиопод из девона Закавказья // Эвстатические колебания уровня мирового океана в девоне. Сборник тезисов докладов. 1994. М.: ПИН РАН. С. 22.
35. Комаров В.Н. Новые данные о структуре зубных пластин девонских атрипид (Brachiopoda) // Палеонтологический журнал. 1994. № 1. С. 116-119.

36. Комаров В.Н. Структура стенки раковины закавказских атрипид (брахиоподы) и ее возможное таксономическое значение // Новые достижения в науках о Земле. Тезисы докладов научной конференции 1994. М.: МГГА. С. 10.
37. Комаров В.Н. Новые данные об особенностях структуры стенки раковины девонских брахиопод отряда *Atrypida* // Бюллетень МОИП. Отд. геол. 1994. Т. 69, вып. 1. С. 113-114.
38. Комаров В.Н. Девонские атрипиды Закавказья // Автореф. дис. ... канд. геол. -минерал. наук. 1994. Москва. 20 с.
39. Комаров В.Н. Новые атрипиды (*Brachiopoda*) из девонских отложений Закавказья // Бюллетень МОИП. Отд. геол. 1995. Т. 70, вып. 1. С. 62-68.
40. Комаров В.Н. Новые данные о строении стенки раковины у пунктатрипид (брахиоподы) // Известия вузов. Геология и разведка. 1995. № 2. С. 143-144.
41. Комаров В.Н. Новые данные о характере сочленения крур и пластин спиралей брахидия у атрипид (брахиоподы) // Известия вузов. Геология и разведка. 1995. № 3. С. 134-135.
42. Комаров В.Н. Стратиграфическое значение девонских атрипид (*Brachiopoda*) Закавказья // Современное состояние и основные направления изучения брахиопод. Доклады IV Международной школы. 1995. М.: ПИН РАН. С. 141-152.
43. Комаров В.Н. Об особенностях структуры стенки раковины атрипид семейства *Punctatrypidae* (*Brachiopoda*) // Современное состояние и основные направления изучения брахиопод. Доклады IV Международной школы. 1995. М.: ПИН РАН. С. 153-167.
44. Комаров В.Н. О строении овариальных отпечатков у атрипид (брахиоподы) // Известия вузов. Геология и разведка. 1996. № 2. С. 17-20.
45. Комаров В.Н. Девонские атрипиды Закавказья. - М.: Наука, 1997. - 198 с.
46. Комаров В.Н. О структуре мускульных платформ у закавказских *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur) (*Atrypida*, *Brachiopoda*) // Новые идеи в науках о Земле. Тезисы докладов III международной конференции 1997. Т. 1. М.: МГГА. С. 181.
47. Комаров В.Н. О морфологии мускульных платформ у палафереллин (брахиоподы, атрипиды) // Известия вузов. Геология и разведка. 1997. № 2. С. 143-147.
48. Комаров В.Н. Новые данные о структуре мускульных платформ у *Gruenewaldtia latilinguis* (Schnur) (*Atrypida*, *Brachiopoda*) // Палеонтологический журнал. 1998. № 3. С. 41-46.
49. Комаров В.Н. О неполноте геологической летописи. Статья 1. Взгляды Чарльза Дарвина и современность // Известия вузов. Геология и разведка. 2010. № 3. С. 3-9.

50. Комаров В.Н. О неполноте геологической летописи. Статья 2. Об успехах в сокращении неполноты и не только // Известия вузов. Геология и разведка. 2010. № 4. С. 3-9.
51. Комаров В.Н. Узоры на когтях дьявола // Природа. 2016. № 5. С. 59-63.
52. Комаров В.Н., Измайлова А.А., Головастов Д.А., Гончарова Е.И. Девонские клумбы для животных-мхов и животных-цветов // Природа. 2021. № 5. С. 19-24.
53. Комаров В.Н., Оленева Н.В. Новые данные о микроструктуре спиралей брахидия у девонских атрипод (*Brachiopoda*) // Палеонтологический журнал. 1997. № 6. С. 34-38.
54. Комаров В.Н., Павлидис С.Б. Научно-исследовательские работы палеонтологической тематики студентов МГРИ на основе материалов учебной геологической практики в Крыму - итоги двадцатилетия // Инновации. Наука. Образование. 2020. № 18. С. 480-489.
55. Комаров В.Н., Ульшин М.А. Колонизаторы ринхолитов // Природа. 2020. № 2. С. 49-53.
56. Комаров В.Н., Шпилевая Е.С., Вайтиева Ю.А. "О, сколько нам открытий чудных...", или Роль случая в палеонтологии // Природа. 2020. № 12. С. 19-26.
57. Коромылова А.В., Толоконникова З.А., Федоров П.В., Пахневич А.В. Микротомография ископаемых мшанок // Природа. 2021. № 1. С. 24-33.
58. Кочтыгов Н.С., Вайтиева Ю.А., Головастов Д.А., Измайлова А.А., Попов Е.М., Чужанова А.П., Комаров В.Н. О некоторых итогах изучения изменчивости у атрипод (*Brachiopoda*) из девонских отложений Закавказья // Материалы XV Международной научно-практической конференции "Новые идеи в науках о Земле". Т. 1: Развитие новых идей и тенденций в науках о Земле: геология, геотектоника, геодинамика, региональная геология, палеонтология. М.: МГРИ, 2021. С. 148-151.
59. Кочтыгов Н.С., Попов Е.М., Комаров В.Н. Вопросы палеонтологии и стратиграфии в материалах IX Международной конференции молодых учёных "Молодые - Наукам о Земле" // Инновации. Наука. Образование. 2020. № 21. С. 74-86.
60. Кочтыгов Н.С., Попов Е.М., Комаров В.Н. Новые данные об изменчивости *Spinatrypina* (*Spinatrypina*) *kasangulubachensis* Komarov (*Atrypida*, *Brachiopoda*) из живецких отложений Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 25. С. 370-376.
61. Кузьмин С.Н., Хузина И.Р., Ульшин М.А., Гапоненко Е.С., Комаров В.Н. Первая находка лагенид *Bullopore rostrata* Quenstedt на ринхолитах // Проблемы региональной геологии Северной Евразии. Материалы конференции. М., МГРИ-РГГРУ. 2020. С. 45-47.
62. Локтионов А.Д., Вайтиева Ю.А. Новые данные о следах жизнедеятельности сверлильщиков на раковинах девонских брахиопод отряда *Atrypida* Закавказья // Материалы XV Международной научно-

практической конференции “Новые идеи в науках о Земле”. Т. 1: Развитие новых идей и тенденций в науках о Земле: геология, геотектоника, геодинамика, региональная геология, палеонтология. М.: МГРИ, 2021. С. 160-164.

63. Локтионов А.Д., Вайтиева Ю.А., Комаров В.Н. Первые данные о следах сверлений на раковинах атрипид (Brachiopoda) из девонских отложений Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 26. С. 1058-1067.

64. Марковский Б.П. Методы биофациального анализа. - М.: Недра, 1966. - 271 с.

65. Павлидис С.Б., Гаврюшин А.С., Комаров В.Н. Вопросы палеонтологии и стратиграфии в материалах XV Международной научно-практической конференции МГРИ “Новые идеи в науках о Земле” // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 31. С. 1347-1361.

66. Павлидис С.Б., Зеленкова И.С., Комаров В.Н. Уникальная находка гириандного прирастания представителей рода *Cornulites* (Microconchida, Tentaculita) на раковинах атрипид (Brachiopoda) из девонских отложений Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 31. С. 1298-1303.

67. Попов Е.М., Кочтыгов Н.С., Комаров В.Н. Новые данные об изменчивости *Desquamatia* (*Seratrypa*) *abramiana* Alekseeva et Komarov (*Atrypida*, *Brachiopoda*) из франских отложений Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 25. С. 391-398.

68. Сельцер В.Б., Иванов А.В. Результаты анализа прикрепления келловейских *Gryphaea* Поволжья // Вопросы палеонтологии и стратиграфии. Нов. сер. Вып. 1. Саратов: Колледж, 1998. С. 35-40.

69. Шпилевая Е.С., Вайтиева Ю.А. Новые данные о процессах фоссилзации раковины белемнитов // Материалы XV Международной научно-практической конференции “Новые идеи в науках о Земле”. Т. 1: Развитие новых идей и тенденций в науках о Земле: геология, геотектоника, геодинамика, региональная геология, палеонтология. М.: МГРИ, 2021. С. 188-191.

70. Шпилевая Е.С., Вайтиева Ю.А., Комаров В.Н. Об уникальном образце белемнита (Mollusca, Cephalopoda) в учебной коллекции кафедры палеонтологии и региональной геологии МГРИ // Инновации. Наука. Образование. 2020. № 20. С. 728-742.

71. Barclay K.M., Schneider C.L., Leighton L.R. Palaeoecology of Devonian sclerobionts and their brachiopod hosts from the Western Canadian Sedimentary Basin // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2013. No 383-384. P. 79-91.

72. Barringer J.E. Analysis of the occurrence of microconchids on Middle Devonian brachiopods from the Michigan Basin: implications for microconchid and brachiopod autecology. Unpublished MSc Thesis, Michigan State University. 2008. Michigan, 118 pp.

73. Dreesen R. and Jux U. Microconchid buildups from the Late Famennian peritidal-lagoonal settings (Eviex Formation, Ourthe Valley, Belgium) // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*. 1995. No 198. P. 107-121.
74. Komarov V.N. Shell structure of the Devonian atrypid brachiopods from Nakhichevan, Azerbaijan // *Abstracts of the Third International Brachiopod Congress*. 1995. Sudbury, Canada. P. 37.
75. Suttner T.J., Lukeneder A. Accumulations of Late Silurian serpulid tubes and their palaeoecological implications (Blumau-Formation; Burgenland; Austria) // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. 2004. Serie A, No 105. P. 175-187.
76. Taylor P.D., Vinn O. Convergent morphology in small spiral worm tubes (“Spirorbis”) and its palaeoenvironmental implications // *Journal of the Geological Society, London*. 2006. No 163. P. 225-228.
77. Taylor P.D., Vinn O., Wilson M.A. Evolution of biomineralisation in “lophophorates” // *Special Papers in Palaeontology*. 2010. No 84. P. 317-333.
78. Taylor P.D., Wilson M.A. A new terminology for marine organisms inhabiting hard substrates // *Palaios*. 2002. No 17. P. 522-525.
79. Taylor P.D., Wilson M.A. Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities // *Earth-Science Reviews*. 2003. No 62. P. 1-103.
80. Vinn O. Two new microconchid (*Tentaculita* Bouček 1964) genera from the Early Palaeozoic of Baltoscandia and England // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. 2006. No 2. P. 89-100.
81. Vinn O. Attempted predation on Early Paleozoic cornulitids // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2009. No 273. P. 87-91.
82. Vinn O. Shell structure of helically coiled microconchids from the Middle Triassic (Anisian) of Germany // *Paläontologische Zeitschrift*. 2010. No 84. P. 495-499.
83. Vinn O. Adaptive strategies in the evolution of encrusting tentaculitoid tubeworms // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2010. No 292. P. 211-221.
84. Vinn O., Mõtus M.-A. The earliest endosymbiotic mineralized tubeworms from the Silurian of Podolia, Ukraine // *Journal of Paleontology*. 2008. No 82. P. 409-414.
85. Vinn O., Mõtus M.-A. Diverse early endobiotic coral symbiont assemblage from the Katian (Late Ordovician) of Baltica // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2012. No 321-322. 137-141.
86. Vinn O., Mutvei H. Observations on the morphology and affinities of cornulitids from the Ordovician of Anticosti Island and the Silurian of Gotland // *Journal of Paleontology*. 2005. No 79. P. 726-737.
87. Vinn O., Mutvei H. Calcareous tubeworms of the Phanerozoic // *Estonian Journal of Earth Sciences*. 2009. No 58(4). P. 286-296.
88. Vinn O., Taylor P.D. Microconchid tubeworms from the Jurassic of England and France // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2007. No 52. P. 391-399.

89. Vinn O., Wilson M.A. Microconchid-dominated hardground association from the Late Pridoli (Silurian) of Saaremaa, Estonia // *Palaeontologia Electronica*. 2010. No 13.2.9A. P. 1-12.
90. Vinn O., Wilson M.A. Endosymbiotic Cornulites in the Sheinwoodian (Early Silurian) stromatoporoids of Saaremaa, Estonia // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*. 2010. 257. P. 13-22.
91. Webb A.E., Schneider C.L. Ecology of an encrusting fauna on Desquamata (Atrypida, Brachiopoda) from Cedar Valley formation (Givetian, Devonian) of Iowa, USA // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2013. No 377. P. 102-109.
92. Weedon M.J. Microstructure and affinity of the enigmatic Devonian tubular fossil Trypanopora // *Lethaia*. 1991. No 24. P. 223-227.
93. Weedon M.J. Tube microstructure of Recent and Jurassic serpulid polychaetes and the question of the Palaeozoic 'spirorbids' // *Acta Palaeontologica Polonica*. 1994. No 39. P. 1-15.
94. Wilson M.A., Taylor P.D. 'Pseudobryozoans' and the problem of encruster diversity in the Paleozoic // *North American Paleontological Convention 2001 (Berkeley, California); Paleobios*. 2001. No 21 (Supplement to nr 2). P. 134-135.
95. Wilson M.A., Yancey T.E., Vinn O. A new microconchid tubeworm from the Lower Permian (Artinskian) of central Texas, USA // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2011. No 56. P. 785-791.
96. Zapalski M. Paleocology of Auloporida: an example from the Devonian of the Holy Cross Mts., Poland // *Geobios*. 2005. No 38. P. 677-683.
97. Zatoń M., Borszcz T. Encrustation patterns on post-extinction early Famennian (Late Devonian) brachiopods from Russia // *Historical Biology*. 2013. No 25(1). P. 1-12.
98. Zatoń M., Grey M., Vinn O. Microconchid tubeworms (Class Tentaculita) from the Joggins Formation (Pennsylvanian), Nova Scotia, Canada // *Canadian Journal of Earth Sciences*. 2014. No 51. P. 669-676.
99. Zatoń M., Hagdorn H., Borszcz T. Microconchids of the species *Microconchus valvatus* (Münster in Goldfuss, 1831) from the Upper Muschelkalk (Middle Triassic) of Germany // *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. 2014. No 94(3). P. 453-461.
100. Zatoń M., Krawczyński W. New Devonian microconchids (Tentaculita) from the Holy Cross Mountains, Poland // *Journal of Paleontology*. 2011. No 85(4). P. 757-769.
101. Zaton M., Krawczynski W. Microconchid tubeworms across the upper Frasnian - lower Famennian interval in the Central Devonian Field, Russia // *Palaeontology*. 2011. Vol. 54, part 6. P. 1455-1473.
102. Zaton M., Mundy D.J.C. *Microconchus cravenensis* n. sp.: a giant among microconchid tubeworms // *Journal of Paleontology*. 2020. No 94(6). P. 1051-1058.

103. Zatoń M., Olempska, E. A family-level classification of the Order Microconchida (Class Tentaculita) and the description of two new microconchid genera // *Historical Biology*. 2017. No 29(7). P. 885-894.
104. Zatoń M., Peck, R. L. Morphology and palaeoecology of new, non-marine microconchid tubeworm from Lower Carboniferous (Upper Mississippian) of West Virginia, USA // *Annales Societatis Geologorum Poloniae*. 2013. No 83(1). P. 37-50.
105. Zatoń M., Taylor P.D., Vinn O. Early Triassic (Spathian) post-extinction microconchids from western Pangea // *Journal of Paleontology*. 2013. No 87(1). P. 159-165.
106. Zaton M., Vinn O. Microconchids and the rise of modern encrusting communities // *Lethaia*. 2011. No 44. P. 5-7.
107. Zatoń M., Vinn O., Toom U. A new microconchid species from the Silurian of Baltica // *Estonian Journal of Earth Sciences*. 2016. No 65(2). P. 115-123.
108. Zaton M., Wilson M.A., Vinn O. Redescription and neotype designation of the Middle Devonian microconchid (Tentaculita) species 'Spirorbis' angulatus Hall, 1861 // *Journal of Paleontology*. 2012. No 86. P. 417-424.
109. Zhan R., Vinn O. Cornulitid epibionts on brachiopod shells from the Late Ordovician (middle Ashgill) of East China // *Estonian Journal of Earth Sciences*. 2007. No 56. P. 101-108.



НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

# ДЕВОНСКИЕ ЭПИБИОНТЫ

---

Авторский коллектив:

Измайлова Анна Андреевна,  
Головастов Данил Алексеевич,  
Вайтиева Юлия Алексеевна,  
Павлидис София Борисовна,  
Гончарова Елизавета Ильинична,  
Локтионов Александр Денисович,  
Комаров Владимир Николаевич

Подписано в печать 09.07.2021. Формат 60x90/16.

Заказ № 21460.

Изготовлено в ООО «ТИИЦ»

123154, г. Москва, ул. Маршала Тухачевского, д. 20

Тел.: 8 (499) 197-88-12, e-mail: [info@tiic.ru](mailto:info@tiic.ru),

[www.tiic.ru](http://www.tiic.ru)





**Анна Андреевна  
ИЗМАЙЛОВА –**

студентка третьего курса геологоразведочного факультета Российского государственного геологоразведочного университета имени Серго Орджоникидзе (МГРИ). Специализация – геологическая съёмка, поиски и разведка месторождений твёрдых полезных ископаемых.



**Данил Алексеевич  
ГОЛОВАСТОВ –**

студент третьего курса геологоразведочного факультета того же университета. Специализация – геологическая съёмка, поиски и разведка месторождений твёрдых полезных ископаемых.



**Юлия Алексеевна  
ВАЙТИЕВА –**

студентка второго курса геологоразведочного факультета того же университета. Специализация – прикладная геохимия, петрология, минералогия.



**София Борисовна  
ПАВЛИДИС –**

студентка второго курса геологоразведочного факультета того же университета. Специализация – прикладная геохимия, петрология, минералогия.



**Елизавета Ильинична  
ГОНЧАРОВА –**

студентка второго курса гидрогеологического факультета того же университета. Специализация – поиски и разведка подземных вод и инженерно-геологические изыскания.



**Александр Денисович  
ЛОКТИОНОВ –**

студент второго курса гидрогеологического факультета того же университета. Специализация – поиски и разведка подземных вод и инженерно-геологические изыскания.



**Владимир Николаевич  
КОМАРОВ –**

доцент кафедры палеонтологии и региональной геологии геологоразведочного факультета того же университета.

