



**КОЛОНИЗАТОРЫ
БРАХИОПОД**



МИНОБРНАУКИ РОССИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ

«РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ГЕОЛОГОРАЗВЕДОЧНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ СЕРГО ОРДЖОНИКИДЗЕ»
(МГРИ)

Азарных А.В., Вайтиева Ю.А., Верба Т.И.,
Волкова Е.А., Епифанов В.А., Качалина М.Д.,
Конов А.П., Костюкевич С.А., Лещук С.Э.,
Николаева П.А., Пинских Ю.С., Плотникова А.А.,
Ченина Е.А., Шаров И.А., Комаров В.Н.

КОЛОНИЗАТОРЫ БРАХИОПОД

МОСКВА
2023

УДК 56
ББК 28.1
А 11

Колонизаторы брахиопод / Азарных А.В., Вайтиева Ю.А., Верба Т.И., Волкова Е.А., Епифанов В.А., Качалина М.Д., Конов А.П., Костюкевич С.А., Лещук С.Э., Николаева П.А., Пинских Ю.С., Плотникова А.А., Ченина Е.А., Шаров И.А., Комаров В.Н. - М.: ООО "ТИИЦ", 2023. - 148 с.: ил.

В предлагаемой читателям работе приведены результаты исследования эпибионтов (микроконхиды, табулятоморфные кораллы, мшанки, колпачковидные гастроподы, кранииды, продуктиды и обрастатели не совсем ясной систематической принадлежности), а также следов жизнедеятельности сверлящих организмов на поверхности раковин брахиопод, собранных из силурийских, девонских, пермских и палеогеновых отложений различных регионов. Изученная коллекция превышает 4600 экземпляров брахиопод. Описан систематический и количественный состав прикрепляющихся организмов и сверлильщиков, а также их морфологические особенности. Установлены случаи как прижизненного, так и посмертного поселения обрастателей. Книга содержит 69 рисунков, в основу которых легли более 950 авторских фотографий. Список литературы насчитывает 115 наименований.

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

Brachiopod colonizers / Azarnykh A.V., Vaitieva Yu.A., Verba T.I., Volkova E.A., Epifanov V.A., Kachalina M.D., Konov A.P., Kostyukevich S.A., Leschuk S.E., Nikolaeva P.A., Pinskikh Yu.S., Plotnikova A.A., Chenina E.A., Sharov I.A., Komarov V.N. - Moscow: Ltd TIIIC, 2023. - 148 p.: ill.

This paper presents the results of the study of epibionts (microconchids, tabulatomorphic corals, bryozoa, cap-shaped gastropods, craniids, productids, and foulers of not entirely clear systematic affiliation) as well as traces of the vital activity of drilling organisms on the surface of brachiopod shells collected from Silurian, Devonian, Permian and Paleogene deposits of various regions. The studied collection exceeds 4600 brachiopod specimens. The systematic and quantitative composition of attaching organisms and drilling organisms, as well as their morphological features, are described. Cases of both lifetime and posthumous settlement of foulers have been established. The book contains 69 drawings, which are based on more than 950 original photographs. The list of references includes 115 titles.

The work «Brachiopod colonizers» 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.

© Азарных А.В., Вайтиева Ю.А., Верба Т.И.,
Волкова Е.А., Епифанов В.А., Качалина М.Д.,
Конов А.П., Костюкевич С.А., Лещук С.Э.,
Николаева П.А., Пинских Ю.С., Плотникова А.А.,
Ченина Е.А., Шаров И.А., Комаров В.Н., 2023
© Издательство ООО "ТИИЦ", 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	7
1. Эпибионты и следы жизнедеятельности сверлящих организмов на раковинах ринхонеллид <i>Estonirhynchia estonica</i> H. Schmidt, 1954 из венлокских отложений клифа Парамайя (остров Сааремаа, Эстония)	9
1.1. Микрokonхиды	12
1.2. Мшанки	19
1.3. Беззамковые брахиоподы	25
1.4. Прочие эпибионты	32
1.5. Сверлящие организмы	33
2. Следы жизнедеятельности сверлящих организмов на раковинах атрипид <i>Karpinskia conjugula</i> Tschernyschew, 1885 из пражского яруса восточного склона Северного Урала	44
3. Эпибионты и следы жизнедеятельности сверлящих организмов на раковинах атрипид <i>Carinata arimaspa</i> (Eichwald, 1840) из карпинского горизонта (эмский ярус) восточного склона Северного Урала	47
4. Эпибионты и следы жизнедеятельности сверлящих организмов на раковинах атириид <i>Athyris concentrica</i> (Buch, 1834) из фаменского яруса окрестностей города Ельца (Липецкая область)	51
4.1. Микрokonхиды	53
4.2. Мшанки	61
4.3. Сверлящие организмы	75

5. Эпибионты и следы жизнедеятельности сверлящих организмов на раковинах спириферид <i>Licharewia rugulata</i> (Kutorga, 1842) из байтуганских слоёв нижнеказанского подъяруса (средняя пермь) окрестностей села Байтуган (северо–восток Самарской области)	86
5.1. Мшанки	89
5.2. Прочие эпибионты	97
5.3. Сверлящие организмы	105
6. Эпибионты и следы жизнедеятельности сверлящих организмов на раковинах продуктид <i>Aulosteges horrescens</i> (Verneuil, 1845) из байтуганских слоёв нижнеказанского подъяруса (средняя пермь) окрестностей села Байтуган (северо–восток Самарской области)	109
6.1. Мшанки	110
6.2. Прочие эпибионты	115
6.3. Сверлящие организмы	117
7. Эпибионты и следы жизнедеятельности сверлящих организмов на раковинах краниид <i>Danocrania tuberculata</i> (Nilsson, 1826) и <i>Danocrania polonica</i> (Rosenkrantz, 1964) из датского яруса Горного Крыма	120
Заключение	134
Литература	136

«...люди – идиоты. Они сделали кучу глупостей: придумывали костюмы для собак, должность рекламного менеджера и штуки вроде iPhone, не получив взамен ничего, кроме кислого послевкуся.

А вот если бы мы развивали науку, осваивали Луну, Марс, Венеру... Кто знает, каким был бы мир тогда? Человечеству дали возможность бороздить космос, но оно хочет заниматься потреблением: пить пиво и смотреть сериалы»
Рэй Брэдбери

ВВЕДЕНИЕ

В 2021 г. была опубликована монография “Девонские эпибионты” [44], в которой авторы проанализировали эпибионтов девонских атрипид Закавказья. С тех пор было проведено комплексное доизучение коллекций брахиопод, происходящих из других регионов и собранных в породах различного возраста, хранящихся на кафедре палеонтологии и региональной геологии МГРИ. Рассмотренный материал охватывает представителей одного отряда беззамковых брахиопод и пяти отрядов замковых брахиопод.

Исследования, в которых самое активное и творческое участие приняли студенты МГРИ, позволили обнаружить на поверхности раковин брахиопод многочисленных эпибионтов. Среди них были определены микроконхиды, табулятоморфные кораллы, мшанки, колпачковидные гастроподы, кранииды, продуктиды и обрастатели не совсем ясной систематической принадлежности. Кроме того, были обнаружены следы жизнедеятельности сверлящих организмов. Этим новым данным и посвящена данная книга.

Следует отметить, что детальное изучение эпибиоза чрезвычайно важно при комплексном анализе различных групп древней фауны, на что неоднократно указывали исследователи [1, 5–8, 10–15, 17, 21–26, 36, 40–45, 50–57, 60, 66, 69–71, 73, 88, 91, 93, 113].

Материалы, изложенные в данной работе, были широко апробированы в опубликованной литературе и успешно доложены на X Международной научной конференции молодых ученых МГРИ «Молодые – Наука о Земле» 31–го марта 2022 г., на XVI Между-

народной научно–практической конференции МГРИ “Новые идеи в науках о Земле” 7–го апреля 2023 г., а также на LXIX сессии Палеонтологического общества при РАН в Санкт–Петербурге в апреле 2023 г. Кроме того, изученные образцы активно использовались в учебном процессе в МГРИ, а также на занятиях со школьниками. Книга содержит 69 рисунков, в основу которых легли более 950 авторских фотографий. Часть рисунков заимствована из открытых источников в интернете. Список литературы насчитывает 115 наименований. Следует отметить, что в данный перечень мы не включили ряд работ, указанных в обширном списке литературы в [44].

1. Эпибионты и следы жизнедеятельности сверлящих организмов на раковинах ринхонеллид *Estonirhynchia estonica* Н. Schmidt, 1954 из венлокских отложений клифа Парамайя (остров Сааремаа, Эстония)

Материалом для данного исследования послужила коллекция венлокских ринхонеллид *Estonirhynchia estonica* Н. Schmidt, 1954 (определение И.А. Гречишниковой), насчитывающая 246 экземпляров и находящаяся на хранении на кафедре палеонтологии и региональной геологии МГРИ. Коллекция была собрана сотрудниками Палеонтологического Бюро в Эстонии в клифе Парамайя (Paramaia cliff). В подавляющем большинстве брахиоподы представлены целыми раковинами очень хорошей сохранности.

Клиф Парамайя расположен на восточном окончании северного побережья острова Сааремаа в 1 км западнее лютеранской церкви Карья (рис. 1). Здесь в невысоком (2–2,5 м) береговом обрыве обнажаются глинистые известняки верхней части региояруса Яани. Это обнажение и близлежащие разрозненные выходы коренных пород (“берег Яани”) являются стратотипом региояруса Яани и слоёв Парамайя (рис. 2). Согласно местной схеме расчленения силурийских отложений по хитинозоям [63, 78, 96, 101] региоярус Яани включает четыре биозоны. Вмещающие отложения клифа Парамайя относятся к самой верхней биозоне *Conochitina tuba*.

Данное богатейшее местонахождение остатков ископаемой фауны известно с середины 19-го столетия.

Непосредственно в самом клифе обнажаются голубовато-серые (на выветрелых поверхностях тёмно-жёлтые) глинистые известняки. Наиболее типичными ископаемыми остатками являются брахиоподы, трилобиты и кораллы. Здесь встречаются брахиоподы *Megastrophia* (*Protomegastrophia*) *semiglobosa* (Davidson), *Atrypa reticularis* (L.), *Dalejina hubrida* (J. de C. Sowerby), трилобиты *Encrinurus punctatus* (Wahl.), *Calymene blumenbachii* Brongn., *Proetus concinnus osiliensis* Schmidt, табулятоморфные кораллы и гелиолитоидеи *Thecia podolica* Sokolov, *Favosites gothlandicus* Lamark, *Heliolites decipiens* McCoy, конодонты *Kockelella* cf. *ranuliformis*

Walliser, *Ozarkodina exavata* (Branson et Mehl), *Pseudoonetoides bicornis* Drygant, а также разнообразные ругозы, остракоды, хитинозои, гастроподы и представители других групп.

Изученные нами ринхонеллиды рода *Estonirhynchia* относятся к подсемейству *Sphaerirhynchiinae*. Вид *Estonirhynchia estonica* был выделен в [108]. Он отличается сильно вздутой, почти шаровидной раковиной без синуса и возвышения, но с характерным язычкообразным изгибом лобного края (рис. 3). Рёбра тонкие и частые. Вид *Estonirhynchia estonica* является эндемиком и известен в интервале от региояруса Адавере до региояруса Паадла включительно (лландовери–лудлов) острова Сааремаа (Эстония).

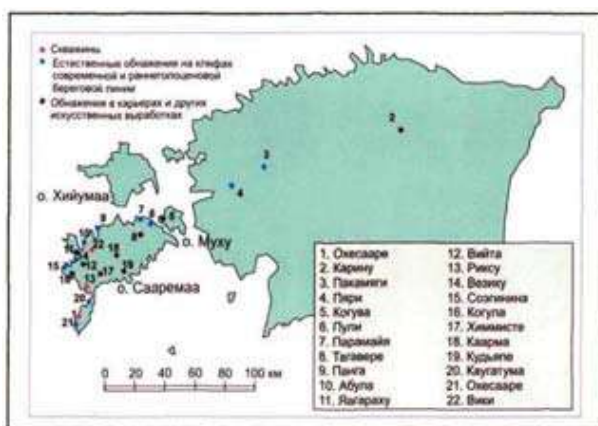


Рис. 1. Схема расположения опорных разрезов силура в северной части Балтийско-Приднестровского бассейна (по [89]).

При детальном анализе имеющихся материалов обнаружены уникальные в палеоэкологическом плане образцы.

Следует отметить, что подробные данные о некоторых силурийских эпибионтах Эстонии, обнаруженных на острове Сааремаа в пачке Парамайя, приведены в [109–112].

В частности из верхнего пржидолия острова Сааремаа указаны микроконхиды (*Palaeoconchus* cf. *tenuis* и *P. sp.*, *Anticalypraea calyprata*), листовидные трепостомные мшанки, криноидеи, плохой сохранности инкрустирующие граптолиты, кораллы *Aulopora sp.*, корнулитиды *Cornulites sp.* и *Conchicolites sp.*, следы

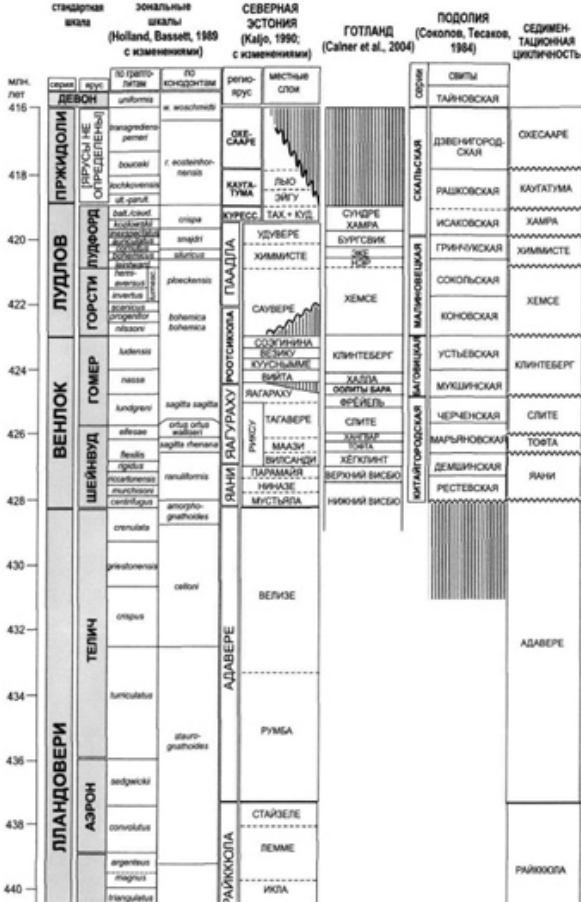


Рис. 2. Региональные хроностратиграфические подразделения силура [96].



Рис. 3. Брахиоподы *Estonirhynchia estonica* H. Schmidt, 1954 из изученной коллекции. Вид со стороны брюшной створки. Силурийская система, венлокский отдел, шейнвудский ярус, региоярус Яани, слой Парамаяя. Длина масштабной линейки 2 см. Здесь и далее фото В.Н. Комарова.

сверлений Трупанитес. Микроконхиды наиболее многочисленны в ассоциации и образуют вторую по площади инкрустации группу после трепостомных мшанок.

Помимо прикрепления эпибионтов к поверхности твёрдого дна, а также скелетам морских лилий, авторами описаны и случаи нарастания одних эпибионтов на другие, в частности мшанок на микроконхиды и аулопоры.

В ходе детального тафономического изучения более чем 700 экземпляров *Estonirhynchia estonica* из 24 местонахождений [95] на раковинах, особенно в примакушечной части, были обнаружены многочисленные повреждения и деформации. Характер деформаций раковин и обычно атрофированная ножка, позволили авторам сделать вывод о том, что *Estonirhynchia estonica* в ходе онтогенеза меняли образ жизни и частично погружались в осадок. В этот момент ещё при жизни брахиопод их раковина могла подвергаться деформациям в результате уплотнения осадка. Авторы отметили, что эпифауна на раковинах *Estonirhynchia estonica* встречается редко, представлена мшанками и серпулидами (в современном понимании это микроконхиды), и в основном локализуется в передней части раковин, что подтверждает выводы о комменсальных отношениях между организмами.

1.1. Микроконхиды

На 16 раковинах *Estonirhynchia estonica* нами были найдены микроконхиды (рис. 4).

Микроконхиды ранее относили к многощетинковым кольчатым червям, или к червеобразным гастроподам рода *Vermetus*. 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 [44], однако до настоящего времени изучены они всё ещё недостаточно.

Современная систематика микроконхид на семейственном уровне была предложена в [115].

Большинство микроконхид характеризуется спиральной раковинкой, 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.

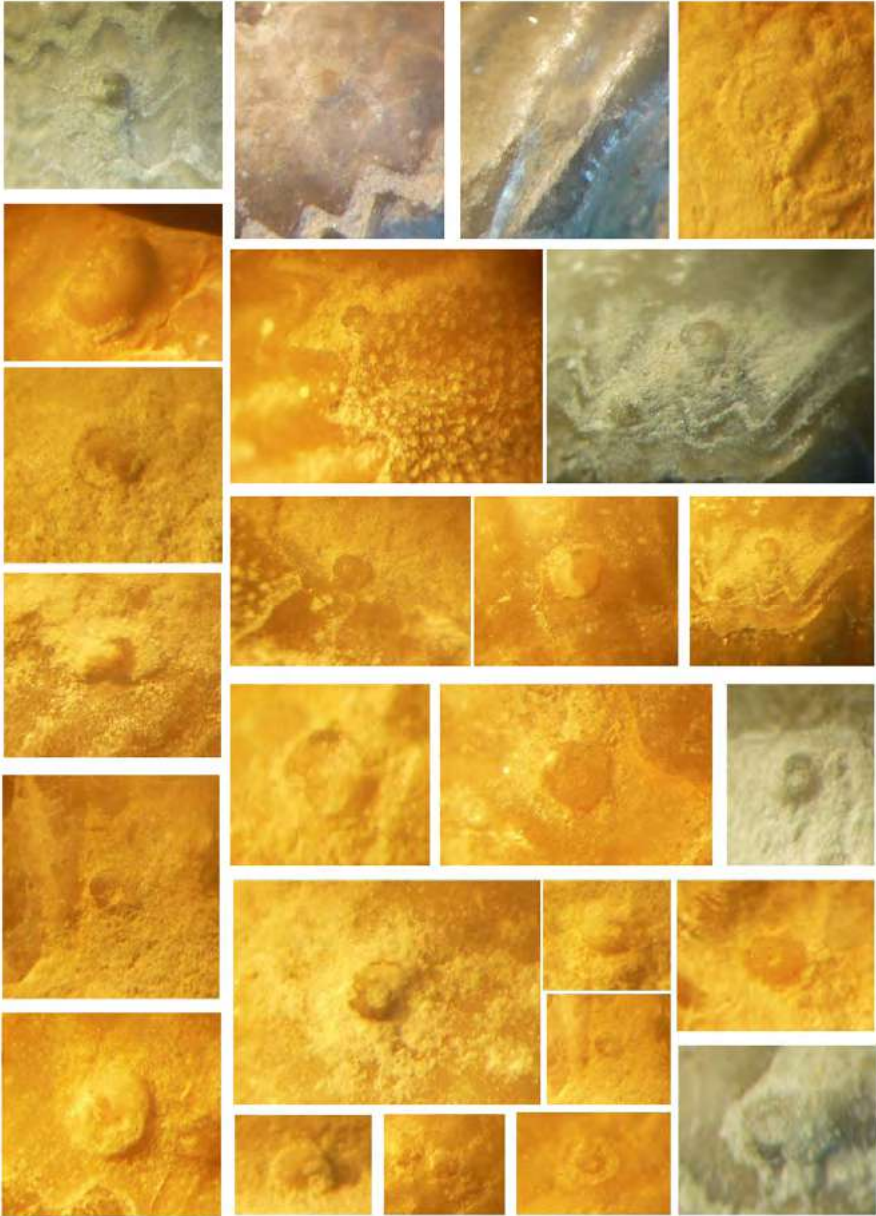


Рис. 4. Брахиоподы *Estonirhynchia estonica* H. Schmidt, 1954 с прикреплёнными *Palaeoconchus* cf. *tenuis* (Sowerby, 1839). Силурийская система, венлокский отдел, шейнвудский ярус, региоярус Яани, слои Парамайя. Увеличено.

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 нормально 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, сохранившихся 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, однако 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 *Palaesonchus* Vinn, 2006. Идентифицированы они с некоторой долей условности, так как для точной диагностики необходимы детальные исследования стенки раковины с помощью сканирующего электронного микроскопа и более массовый материал.

Трубкажила *Palaesonchus* – с прирастающей известковой трубкой не могли существовать вне твёрдого субстрата. Их ли-

чинки развивались только там, где они находили подходящее твёрдое возвышение над донными отложениями. Считается, что в случае поселения на раковинах брахиопод, *Palaeconchus* 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 *Palaeconchus* получали именно вблизи комиссуры, когда обновление воды за счёт находившихся в постоянном движении ресничек лофофора брахиоподы можно было использовать для питания, дыхания и, возможно, очищения от ненужных частиц донных отложений. Считается, что *Palaeconchus* изначально обычно располагались между рёбрами и лишь впоследствии, по мере увеличения размера трубок, они переходили на поверхность рёбер. Поскольку *Palaeconchus* 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 *Palaeconchus* на створке брахиоподы, тем дальше он будет располагаться от её лобного края.

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

Среди микроконхидами установлен один вид – *Palaeconchus* cf. *tenuis* (Sowerby, 1839). Как уже было отмечено, трубки *Palaeconchus* cf. *tenuis* обнаружены на 16 раковинах, а всего представителей данного вида найдено 40.

Раковины *Palaeconchus* совершенно в равных пропорциях выявлены как на брюшных (19 экземпляров), так и на спинных (21 экземпляр) створках. Это однозначно указывает на то, что данным микроконхидам было не принципиально, на какой створке селиться.

В большинстве случаев эпибионты обнаружены только на какой-то одной створке. На трёх раковинах ринхонеллид (21% от общего числа образцов с палеоконхусами) трубки *Palaeoconchus cf. tenuis* наблюдались на обеих створках, причём у одного экземпляра на брюшной створке было шесть трубок, а на спинной три.

Почти все обнаруженные микроконхиды располагаются вблизи переднего края раковин в районе язычка, иногда они строго граничат с комиссурой. Два палеоконхуса на спинных створках были расположены около края боковой комиссуры. И лишь две трубки на спинных створках и одна на брюшной створке приросли к центральной части створок.

Обычно трубки располагаются на расстоянии друг от друга. Однако в ряде случаев наблюдались их сгущения. Так у одного экземпляра *Estonirhynchia estonica* вблизи передней комиссуры наблюдались тесно расположенные пять трубок. Соприкасающиеся трубки не встречены. Гирлянды *Palaeoconchus*, когда цепочки примерно одинаковых по размеру спиральных трубочек располагаются параллельно лобному краю раковины, также зафиксированы не были.

Обычно трубки *Palaeoconchus cf. tenuis* располагаются на рёбрах. Мелкие спирали иногда находятся в межрёберных промежутках.

В большинстве случаев на раковине наблюдалось от 2 до 9 трубок палеоконхусов. Одна трубка была обнаружена лишь на шести раковинах (43% от общего числа образцов с палеоконхусами).

Среди *Palaeoconchus cf. tenuis* отмечены лишь спиральные трубки, округлые в плане, или, реже, их фрагменты. Тем не менее, следует отметить, что сохранность большинства *Palaeoconchus* недостаточно хорошая и потенциально имевшиеся распрямлённые части трубок могли быть обломаны.

Обычно трубки *Palaeoconchus cf. tenuis* целые. Частично или полностью вскрытые полые трубки наблюдались редко. Насколько можно судить по экземплярам хорошей сохранности, трубки характеризуются гладкой наружной поверхностью.

Размеры наблюдаемых *Palaeoconchus cf. tenuis* варьируют от 0,1 до 1,3 мм, но обычно составляет около 0,3–0,6 мм в диаметре.

Разброс размеров палеоконхусов на разных створках одинаков. В [110] размеры аналогичных раковин составляют 0,8–2,9 мм.

Максимальный замеренный диаметр трубки в области апертуры составляет 0,36 мм, обычно он меньше.

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 палеобиоценоза 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 комплекса, но и иметь значительно более древний возраст. Чётким указанием на прикрепление при жизни служащего субстратом животного является расположение приросших существ на периферийных частях раковин, обеспечивающее лучшие условия питания при функционировании организма–субстрата. Свидетельством поселения прикреплённых беспозвоночных на остатках отмерших организмов являются их находки на внутренних участках этих скелетных образований или на тех поверхностях, которые при жизни организма были закрыты мягким телом. Прикрепление к раковинам глубоко зарывавшихся беспозвоночных также возможно только после их смерти.

Прикрепление изученных микроконхид в большинстве случаев было прижизненным. В пользу этого свидетельствует расположение большинства из них у самого края передней комиссуры, а также небольшой размер трубок.

В биотических отношениях современные (и, по всей видимости, и ископаемые) брахиоподы играют преимущественно пассивную и в большинстве случаев незначительную роль [34]. Добычей хищников (рыб, крабов, морских звёзд, гастропод) они становятся редко.

На долю раковин с микроконхидами приходится лишь 6,5% от общего числа изученных *Estonirhynchia estonica*, что свидетельствует о редкости использования микроконхидами раковин дан-

ных брахиопод в качестве субстрата. Это, в свою очередь, может говорить и о редкости самих микроконхид в палеобиоценозах.

К интересным выявленным закономерностям можно отнести тот факт, что на 13 изученных экземплярах, что составляет 81,3% от общего числа образцов с микроконхидами, обнаружены и другие эпибионты. На пяти раковинах совместно с *Palaeoconchus cf. tenuis* выявлены от одной до двух колоний мшанок. В одном случае крошечная спираль непосредственно контактирует с мшанкой, что можно трактовать, как поселение палеоконхуса у края колонии. На пяти экземплярах совместно с *Palaeoconchus cf. tenuis* обнаружены следы жизнедеятельности сверлящих организмов. На четырёх спинных створках *Estonirhynchia estonica* обнаружены четыре раковины краниид *Petrocrania gracilis* (Huene, 1899).

Очень интересен экземпляр, на котором вместе с четырьмя *Palaeoconchus cf. tenuis* обнаружена колония табулят *Paleofavosites secundus* (Klaamann, 1961). Помимо этих поселенцев на раковине *Estonirhynchia estonica* насчитывается не менее 27 (!) мелких, размером 0,9–1,3 мм раковин краниид *Propatella palmaria* Holmer, Popov et Basset, 2013.

На одной раковине *Estonirhynchia estonica* совместно обнаружены колония мшанок, одна частично разрушенная раковина *Petrocrania gracilis*, две раковины *Propatella palmaria*, не менее 10 *Palaeoconchus cf. tenuis* (один из которых вырос на мшанку, а один на *Petrocrania gracilis*), а также единственный обнаруженный *Cornulites sp.*

Все эти случаи являются лишним доказательством того, что ископаемые организмы из изученного местонахождения обитали в очень благоприятной обстановке – в прибрежных условиях тиховодного морского бассейна.

1.2. Мшанки

При анализе коллекции венлокских ринхонеллид *Estonirhynchia estonica* на 16 раковинах *Estonirhynchia estonica* были найдены мшанки (рис. 5, 6).

Мшанки являются исключительно колониальными ископаемыми и современными животными. Для колоний мшанок ха-

рактен 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 прикреплённый образ жизни.

Прикрепление к субстрату цементацией или непосредственно 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 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.

Среди мшанок нами были предварительно определены два рода. Не вызывает сомнений то, что их больше – имеющийся материал позволяет установить несколько различных морфотипов, отличающихся внешне (рис. 5–6). Однако для точной диагностики мшанок необходимы прозрачные ориентированные шлифы, использование методов томографии и более массовый материал.

Подавляющее большинство выявленных нами мшанок предположительно относятся к роду *Fistulipora* McCoy, 1850. Один экземпляр предварительно отнесён к роду *Leioclema*.

Род *Fistulipora* характеризуется обрастающими, массивными, пластинчатыми колониями. Реже по мере роста они могут пере-

ходить в ветвистые, поднимающиеся над поверхностью материнской колонии. Устья ячеек разной формы, в зависимости от степени развития лунария, почти всегда располагаются радиально вокруг пятен, затянутых гранулированной тканью. Ячейки тонкостенные, с редкими сплошными диафрагмами. В промежутках между ячейками под поверхностной гранулированной тканью развиты один или несколько рядов пузырьков пузырьчатой ткани. Гранулы довольно крупные, иногда образуют скопления.

Род *Fistulipora* объединяет множество видов, имеющих очень широкое географическое распространение. Стратиграфическое распространение рода охватывает интервал от силура до перми включительно.

Мшанки рода *Leioclema* sp. характеризуются разнообразными колониями. Среди них 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* 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 отмечено ранее, мшанки выявлены на 16 раковинах ринхонеллид – на 4 брюшных и на 5 спинных створках. У 7 экземпляров мшанки выявлены на обеих створках, причём в четырёх случаях колонии переходят через комиссуру с одной створки на другую. Приведённые цифры показывают, что мшанкам было всё равно, на какой створке ринхонеллид поселятся. Всего обнаружено 25 колоний мшанок.

В большинстве случаев (около 56,3% от всех экземпляров) колонии мшанок являются единичными – на одной раковине наблюдается одна колония. На трёх раковинах наблюдались по две и по три колонии, и лишь на одной раковине их обнаружено пять.

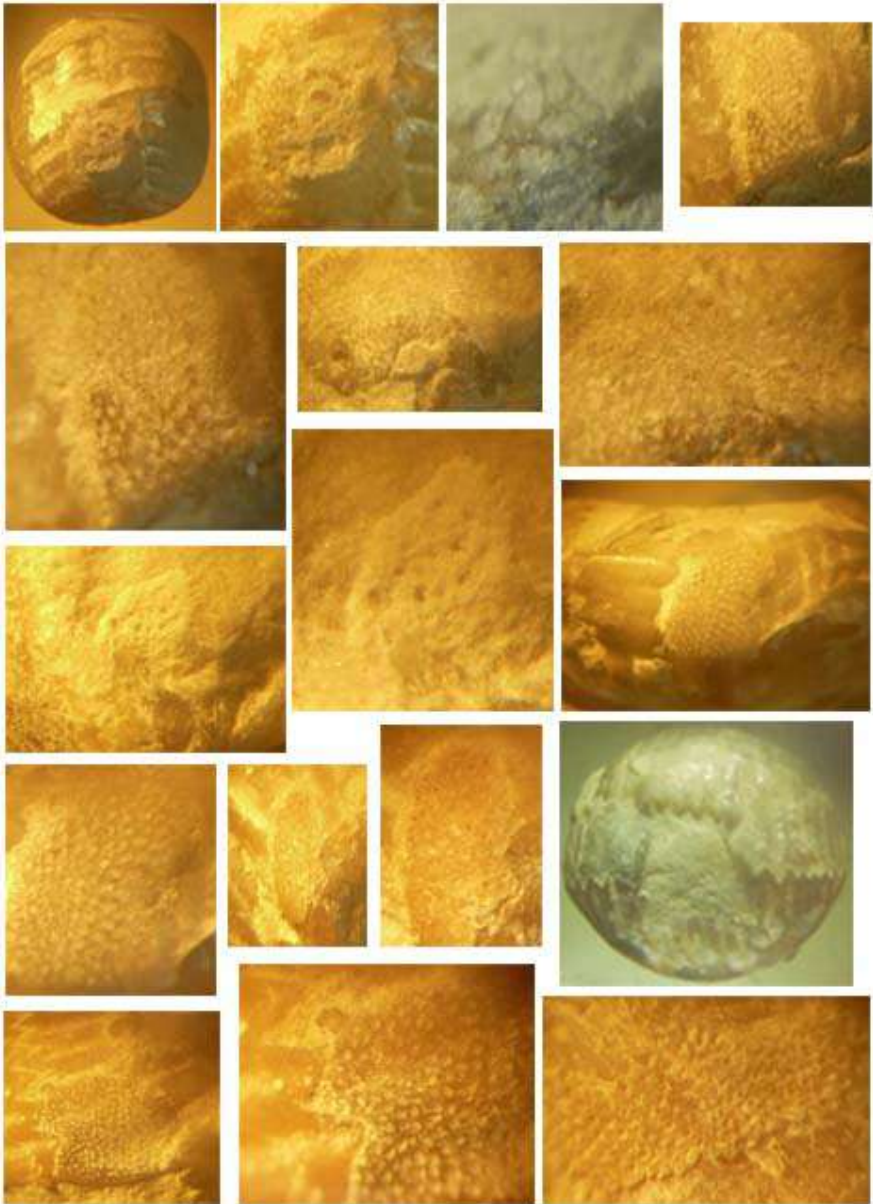


Рис. 5. Брахиоподы *Estonirhynchia estonica* H. Schmidt, 1954 с прикреплёнными мшанками. Силурийская система, венлокский отдел, шейнвудский ярус, региоярус Яани, слои Парамайя. Увеличено.

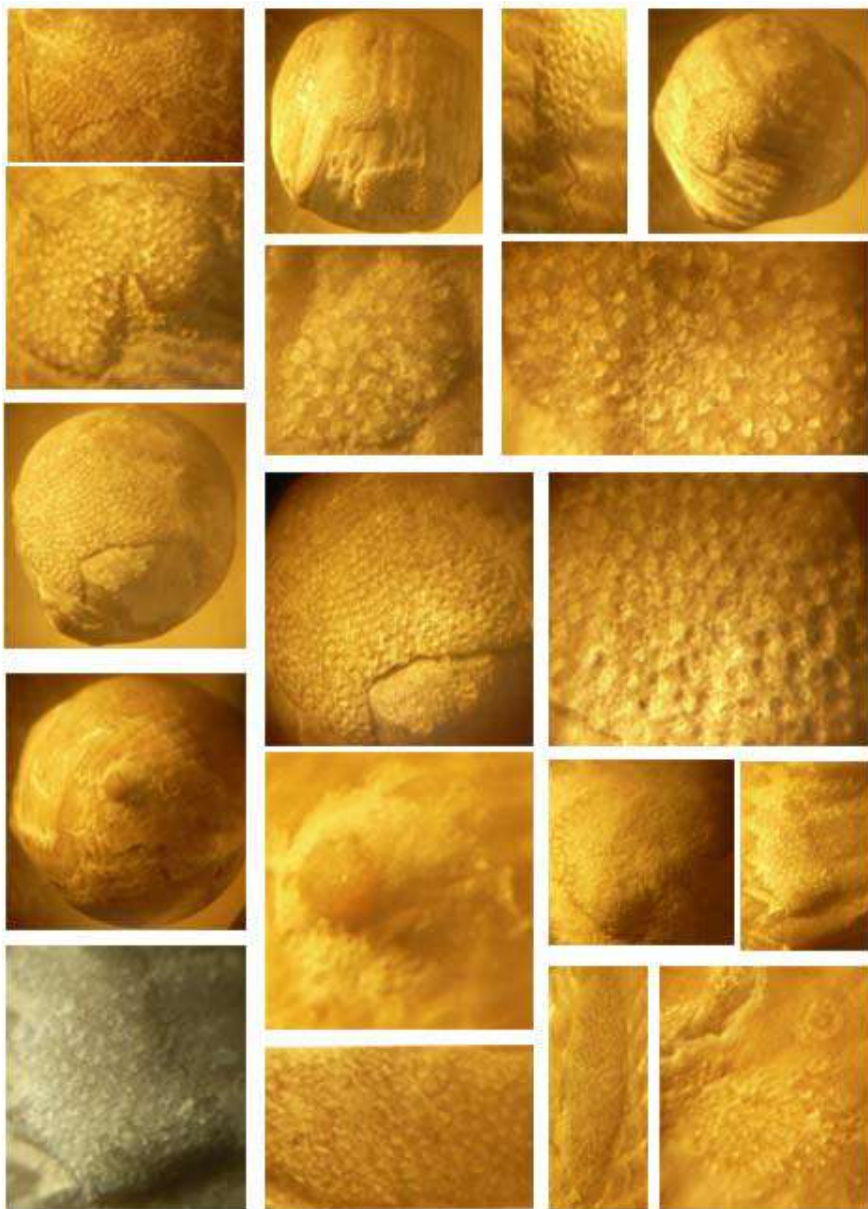


Рис. 6. Брахиоподы *Estonirhynchia estonica* H. Schmidt, 1954 с прикреплёнными мшанками. Силурийская система, венлокский отдел, шейнвудский ярус, региоярус Яани, слои Парамайя. Увеличено.

Размеры колоний мшанок варьируют от 2,0 мм до 11,0 мм, но обычно составляют 3,5–4,5 мм.

Расположение колоний мшанок на различных створках в целом идентично. Большинство из них расположены непосредственно около язычка вдоль передней комиссуры и ограничены ей или переходят через неё. В трёх случаях колонии наблюдались на макушках, также вблизи комиссуры. И лишь у трёх экземпляров мшанки были прикреплены в центральной части спинных створок.

Форма колоний обычно овальная или округлая, реже – неправильная.

Поселение мшанок на изученных ринхонеллидах могло быть как прижизненным, так и посмертным.

Находки колоний мшанок в непосредственной близости от комиссуры (некоторые колонии строго ограничены комиссурой) свидетельствуют о том, что в данном случае, несомненно, было прижизненное поселение мшанок. Прикрепление у комиссуры, рядом с входящим потоком воды, создаваемым находившимися в постоянном движении ресничками лофофора брахиоподы, обеспечивало мшанкам лучшие условия питания. Это позволяло получать кислород для дыхания. Возможно, при резком захлопывании створок потоки воды могли способствовать очищению мшанок от ненужных частичек донных отложений.

Обнаружение непрерывного перехода колонией мшанок через края раковины однозначно свидетельствует о посмертном поселении мшанок, так как живые брахиоподы, приоткрывая створки, препятствовали переходу обрастателей со створки на створку.

На долю обросших мшанками раковин приходится лишь 6,5% от общего числа изученных брахиопод, что свидетельствует о редкости использования мшанками их раковин в качестве субстрата. Это, в свою очередь, может говорить и об относительной редкости самих мшанок в палеобиоценозах.

Факты нарастания колоний мшанок друг на друга не отмечены. На одном экземпляре удалось наблюдать обрастание колонией мшанки раковины краниид *Petrocrania gracilis* (Huene, 1899).

К интересным выявленным закономерностям можно отнести тот факт, что на половине образцов с мшанками обнаружены и

другие эпибионты. На пяти раковинах, совместно с ними выявлены микроконхиды *Palaeoconchus cf. tenuis*. На трёх экземплярах совместно с мшанками, обнаружены следы жизнедеятельности сверлящих организмов разного размера.

1.3. Беззамковые брахиоподы

Кранииды, представляющие прекрасный пример “живых ископаемых” (термин Ч. Дарвина) и до настоящего времени демонстрирующих организацию, аналогичную организации раннеордовикских форм, были обнаружены нами на пяти раковинах *Estonirhynchia estonica* (рис. 7–9). На четырёх из них найдено по одному относительно крупному экземпляру *Petrocrania gracilis* (Huene, 1899). На одном образце обнаружено не менее 27 (!) мелких раковин *Propatella palmaria* Holmer, Popov et Basset, 2013.

Кранииды на венлокских раковинах *Estonirhynchia estonica* острова Сааремаа, насколько нам известно, ранее в литературе не описывались.

Следует отметить, что силурийские кранииды, в отличие от ордовикских, до настоящего времени крайне недостаточно исследованы [102], поэтому их находки представляют большой интерес.

Ниже на стр.29 приводится краткое систематическое описание краниид.

Order Craniida Waagen, 1885

Superfamily Cranioidea Menke, 1828

Family Craniidae Menke, 1828

Род Petrocrania Raymond, 1911

Типовой вид. *Craniella meduanensis* Oehlert, 1888; верхи нижнего девона Феркеса, Франция.

Petrocrania gracilis (Huene, 1899)

Г о л о т и п. Дорсальная створка, изображённая в [103, табл. 4, фиг. 12, 25], силур, лудлов, свита эке (наиболее вероятно Lau Backar); хранился в музее Бреслау (ныне Вроцлав, Польша) и утрачен к концу второй мировой войны.



Рис. 7. Брахиоподы *Petrocrania gracilis* (Huene, 1899) на раковинах *Estonirhynchia estonica*. Силурийская система, венлокский отдел, шейнвудский ярус, региоярус Яани, слою Парамайя. Увеличено.

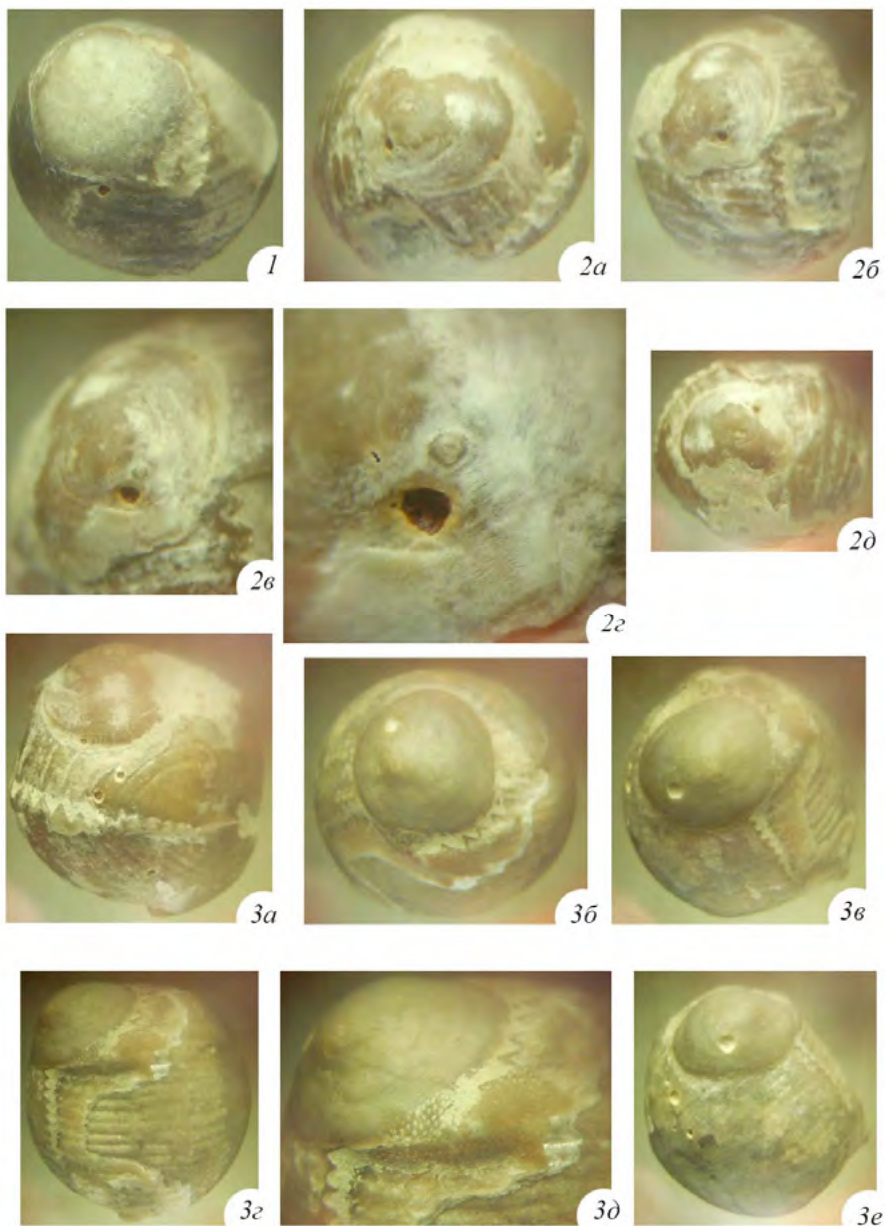


Рис. 8. Брахиоподы *Petrocrania gracilis* (Huene, 1899) на раковинах *Estonirhynchia estonica*. Силурийская система, венлокский отдел, шейнвудский ярус, региоярус Яани, слою Парамайя. Увеличено.

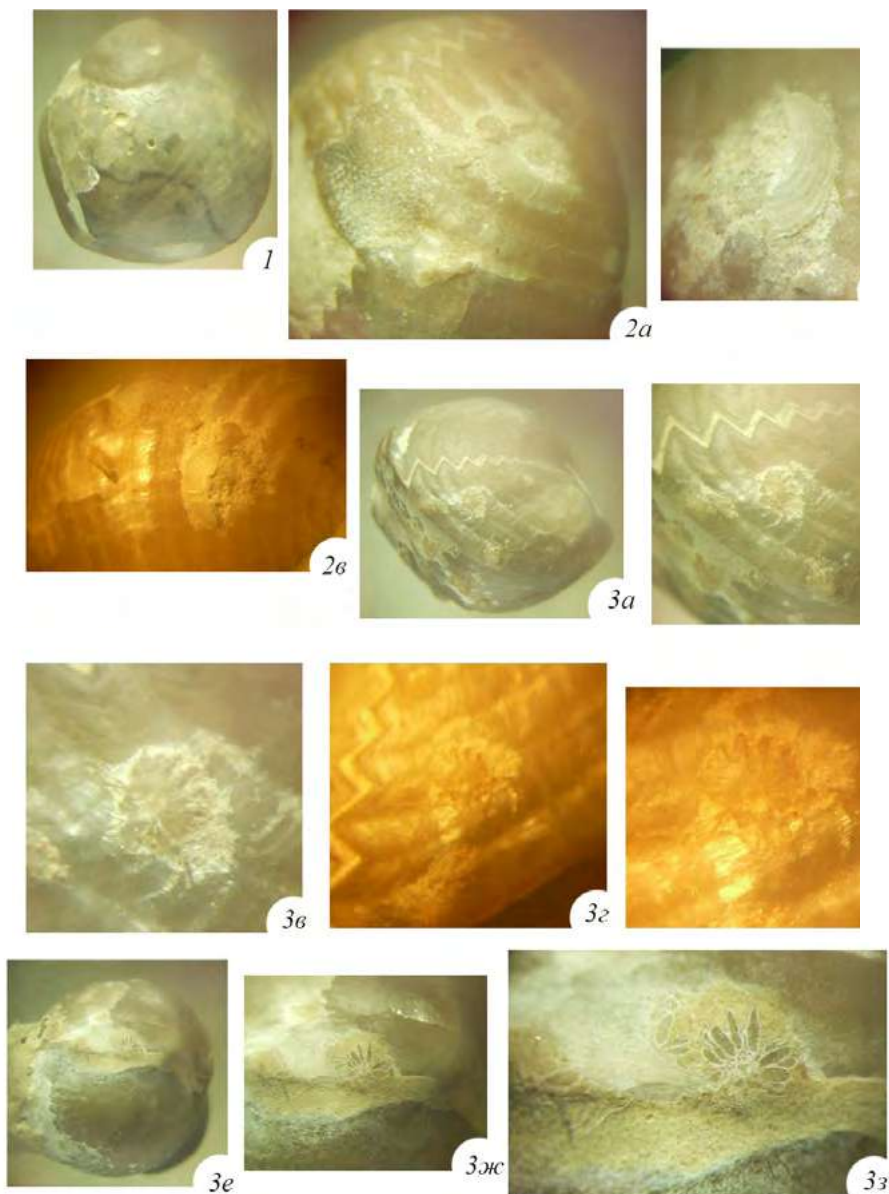


Рис. 9. Кранииды на раковинах *Estonirhynchia estonica*: 1-2 - *Petrocrania gracilis* (Huene, 1899); 3 а-д - *Propatella palmaria* Holmer, Popov et Basset, 2013; 3 е-з - *Propatella* (?) *palmaria* Holmer, Popov et Basset, 2013 Силурийская система, венлокский отдел, шейнвудский ярус, региоярус Яани, слои Парамайя. Увеличено.

О п и с а н и е. Данный вид характеризуется низкоконической, округлого очертания спинной створкой со слегка смещённой вершиной. Скульптура представлена тесно расположенными концентрическими линиями, по периферии раковины становящимися густо-пластинчатыми.

З а м е ч а н и я. До недавнего времени *Petrocrania gracilis* (Huene) была известна лишь по одной спинной створке [103]. Позднее данный вид, представленный 70 дорсальными створками, был описан в [102].

Венлокская *Petrocrania siluriana* (Davidson, 1848) сходна с *Petrocrania gracilis* по очертаниям и скульптуре, однако данный вид, как и большинство других силурийских форм, отнесенных к роду *Petrocrania*, плохо изучен.

Р а п р о с т р а н е н и е. Лудлов, свиты хемс (Hemse) и эке (Eke) острова Готланд (Швеция). Формы, полностью тождественные обнаруженным нами, но определённые как *Petrocrania* sp. известны также из венлока (региорус Яани) клифа Парамайя (остров Сааремаа, Эстония) (рис. 10).

Род Propatella Grubbs, 1939

Т и п о в о й в и д. *Propatella magnacostata* Grubbs, 1939; силур, венлок, Ниагарская группа, Иллинойс, США.

Д а г н о з. Спинная створка конической формы и центральной или слегка смещённой макушкой. Скульптура представлена тонкими радиальными округлыми рёбрами, увеличивающимися в числе за счёт интеркаляции и заканчивающимися полыми шипами, имеющими снизу шов. Внутренняя часть спинной створки с мелкими, тесно расположенными глубокими ямками вне поля развития мускульных отпечатков.

З а м е ч а н и я. *Propatella* отличается от других краниид наличием полых краевых игл. Данный род был первоначально описан, как брюхоногий моллюск [97]. То, что это брахиопода, учёные поняли в 1965 г. [107].

Р а п р о с т р а н е н и е. Венлок (группа Slite) острова Готланд (Швеция). Возможно ордовик Чехии (свита Katian Kràluv Dvur).

Propatella palmaria Holmer, Popov et Basset, 2013

Craniidae gen. et sp. indet.: Popov et al., 2012, фиг. 2С–Е.

Propatella palmaria: Holmer, Popov, Basset, 2013, с. 1039, фиг. 7.

Г о л о т и п. Силур, венлок (группа Slite) острова Готланд (Швеция) [102, фиг. 7 а–f].

Д а г н о з. Спинные створки с 15–22 первичными рёбрами и до 40 округлыми рёбрами по краям.

О п и с а н и е. Спинная створка округлой или субовальной формы в плане, коническая с центральной или слегка смещённой макушкой. Умбо-нальная область гладкая. Скульптура представлена тонкими радиальными округлыми рёбрами, увеличивающимися в числе за счёт интеркаляции и

заканчивающимися до 40 полыми шипами, имеющими снизу шов. Межрёберные промежутки такой же ширины, как и рёбра. Внутренняя часть спинной створки с мелкими, тесно расположенными глубокими ямками вне поля развития мускульных отпечатков.

Сравнение. *Propatella palmaria* отличается от *Propatella magnacostata* главным образом более тонкой радиальной скульптурой (15–22 ребра в умбональной области вместо 12 рёбер у типового вида).

З а м е ч а н и я. Форма створки, а также положение её вершины у *Propatella palmaria* сильно зависят от природы субстрата [106]. Особи, которые были прикреплены к ровной твёрдой поверхности, как правило, почти симметричны, имеют округлые очертания и обладают почти центральной или слегка эксцентричной вершиной. В отличие от этого, отдельные экземпляры, которые крепились к цилиндрическим объектам, например, к стеблям морских лилий), демонстрируют значительное искажение очертаний створки.

Р а п р о с т р а н е н и е. Венлок (группа Slite) острова Готланд (Швеция).

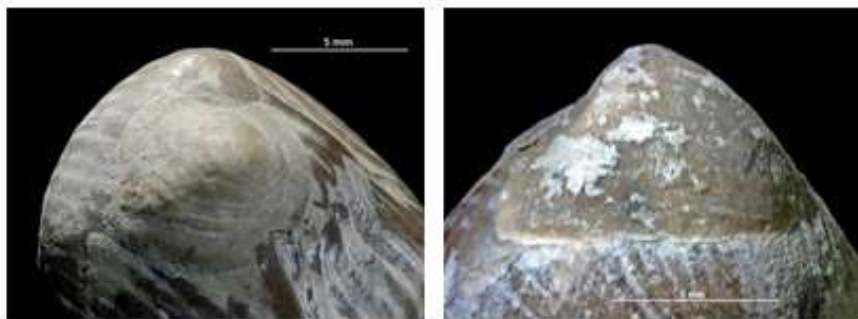


Рис. 10. Брахиоподы *Petrocrania* sp. Фотографии с сайта Geoscience collections of Estonia (материал любезно предоставлен Олегом Винном). Силурийская система, венлокский отдел, шейнвудский ярус, регионарус Яани, слои Парамаяя.

Раковины *Petrocrania gracilis* обнаружены нами на четырёх спинных створках *Estonirhynchia estonica*. Все они располагаются вблизи передней комиссуры в районе язычка и иногда строго граничат с комиссурой.

Размеры раковин *Petrocrania gracilis* составляют 2,8, 8,0, 8,2 и 8,8 мм в диаметре соответственно. Более крупные экземпляры характеризуются хорошей сохранностью, а мелкий экземпляр частично разрушен. На сохранившемся фрагменте мелкой раковины заметны концентрические линии роста, расположенные примерно через 0,3 мм. Между ними наблюдаются ещё более тонкие пластины нарастания.

Очень интересен палеоэкологический анализ изученных образцов, демонстрирующий последовательные стадии поселения на раковинах *Estonirhynchia estonica* эпибионтов. Приведём о них данные последовательно.

Первый образец. На раковине *Estonirhynchia estonica* наблюдалась частично разрушенная створка *Petrocrania gracilis* (размер 2,8 мм) (рис. 9, фиг. 2). Кроме этого обнаружена колония мшанок, размером 4,3 мм, не менее 10 *Palaeoconchus cf. tenuis* (один из которых вырос на мшанку, а один на *Petrocrania gracilis*), а также единственный обнаруженный *Cornulites sp.*, длиной 1,8 мм. На раковине *Estonirhynchia estonica* перфорации не наблюдаются.

Второй экземпляр. Краниида *Petrocrania gracilis* (размер 8,0 мм) ассоциирует только со следами жизнедеятельности сверлильщиков, которые наблюдаются на раковине *Estonirhynchia estonica* и имеют размеры 1,0–2,4 мм. Створка кранииды не перфорирована (рис. 8, фиг. 1).

Третий образец. К части поверхности *Petrocrania gracilis* (размер 8,2 мм) прикрепилась колония мшанок, которая с брюшной створки ринхонеллиды перешла через переднюю комиссуру (рис. 8, фиг. 3). На незанятой мшанкой части раковины кранииды наблюдается сквозное отверстие диаметром 1,1 мм. На раковине *Estonirhynchia estonica* также наблюдаются многочисленные перфорации размером 0,4–0,8 мм.

Четвёртый образец. К поверхности *Petrocrania gracilis* (размер 8,8 мм) прикрепилась два маленьких (размеры 0,4 и 0,5 мм) палеоконхуса *Palaeoconchus cf. tenuis* (Sowerby, 1839) (рис. 8, фиг. 2). При этом в раковине *Petrocrania gracilis* наблюдаются два сквозных отверстия (размером 0,4 и 0,6 мм), просверленных сверлильщиками. На раковине *Estonirhynchia estonica* также отмечены многочисленные перфорации размером 0,2–0,5 мм.

Очень интересен экземпляр, на котором было обнаружено не менее 27 (!) мелких, размером 0,9–1,3 мм раковин краниид *Propatella palmaria* Holmer, Popov et Basset, 2013 (рис. 9, фиг. 3). Они ассоциируют с четырьмя микроконхидами *Palaeoconchus cf. tenuis* и колонией табулята *Paleofavosites secundus* (Klaamann).

Прикрепление большинства изученных краниид, по всей видимости, было прижизненным. В пользу этого свидетельствует расположение *Petrocrania gracilis* вблизи передней комиссуры в районе язычка.

Прикрепление *Propatella palmaria* могло быть как прижизненным, так и посмертным. Часть из них расположено вблизи комиссуры, а часть на удалении от комиссуры.

На долю раковин с краниидами приходится лишь 2% от общего числа изученных *Estonirhynchia estonica*, что свидетельствует о редкости использования краниидами раковин данных брахиопод в качестве субстрата. Это, в свою очередь, может говорить и о редкости самих краниид в палеобиоценозах.

1.4. Прочие эпибионты

К прочим эпибионтам, обнаруженным на раковинах *Estonirhynchia estonica* в единственном экземпляре можно отнести корнулитиды *Cornulites* sp., длиной 1,8 мм (рис. 11, фиг. 1) и

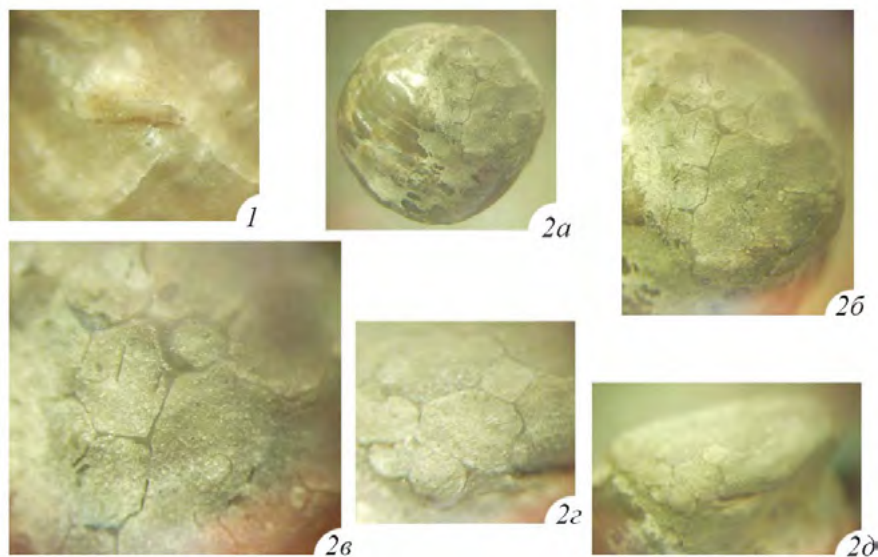


Рис. 11. Брахиоподы *Estonirhynchia estonica* H. Schmidt, 1954: 1 - с *Cornulites* sp.; 2 - с *Paleofavosites secundus* (Klaamann, 1961). Силурийская система, венлокский отдел, шейнвудский ярус, региоярус Яани, слои Парамаяя. Увеличено.

колонию табулят *Paleofavosites secundus* (Klaamann, 1961) размером 9,4 мм (рис. 11, фиг. 2) (необходимо отметить, что указанные табуляты внешне очень напоминают и мшанок, в частности род *Kasakhstanella*). Размер кораллитов у табулят составляет от 1,2 мм до 2,3 мм. Сведения о подобных кораллах приведены, в частности, в [105].

1.5. Сверлящие организмы

При анализе коллекции венлокских ринхонеллид на 33 раковинах *Estonirhynchia estonica* были найдены следы жизнедеятельности сверлильщиков (рис. 12, 13).

Необходимо отметить, что 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, в том числе живые организмы, покрытые жёсткой оболочкой. 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.

Отверстия сверлильщиков на различных объектах, например на обломках горных пород или на остатках других беспозвоночных (раковины, отпечатки и т.д.), указывают на то, что изучаемые предметы долгое время не перекрывались осадками. Это свидетельствует о медленном осадконакоплении или о его перерыве и обусловившем его, например, донном течении. Огромную роль в растворении карбонатных скелетных образований играет химическая биоэрозия. Большое количество 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. Широко распространены сверлящие губки и водоросли. Протравливание

поверхности наружного скелета происходит как при жизни организмов в результате деятельности комменсалов и хищников, так и после гибели 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 наиболее активно протекает на дне мелководной зоны моря, на участках с нормальной аэрацией и хорошей освещённостью. Быстрое погребение остатков прекращает биоэрозию. Новая фаза биотического растворения остатка происходит только в случае его вымывания. Химическо–биотическое растворение нарушает целостность скелетного образования благодаря возникновению внутри него всевозможных каналов и полостей. За счёт этого уменьшается прочность скелета, что ведет к снижению его устойчивости к механическому воздействию среды, особенно в мелководной высокогидродинамической зоне моря. Кроме того, подобное воздействие на органические остатки приводит к усилению скорости обычного химического выщелачивания, так как увеличивается поверхность соприкосновения остатка с водой. С другой стороны, при образовании большого количества карбонатной мути, побочного продукта биоэрозии, в том числе и сверления, может начать формироваться тонкий слой карбонатного осадка.

У некоторых сверлящих двустворчатых моллюсков, растворяющих 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 литофаг является утолщение наружного конхиолинового слоя раковины.

У некоторых видов 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 влияет на строение их раковины. Некоторые хищные гастроподы, например, относящиеся к семейству *Muricidae*, используют различные слабые кислоты и ферменты, разъедающие раковину жертвы в области сверления и образующие характерные отверстия, которые в литературе получили название *Oichnus*.

Многие организмы всверливаются механическим путём (который часто совмещают с химическим растворением). Ряд двустворчатых моллюсков присасываются к объекту ногой и совершают вращательные движения прижатым к субстрату передним краем раковины. Такие сверлильщики 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 сделанные им отверстия в дереве известью, в результате чего образуются известковые трубки. Именно они в последствии, из-за своего химического состава, и сохраняются в качестве ископаемых остатков. Организмы, всверливающиеся механическим путём, могут сверлить не только известняки, но и другие породы.

Долгое время считалось, что гастроподы приспособились сверлить твёрдые покровы своих жертв лишь с раннего триаса. Следа сверлений в раковинах более древнего возраста приписывались другим организмам. Однако позднее учёные пришли к мнению, что палеозойские гастроподы семейства *Platyceratidae* также были хищниками [93]. Сверление выполняется гастро-

подами при помощи радулы – органа, имеющего поперечные ряды мелких прочных и многочисленных хитиновых зубчиков. Она располагается на кончике специального длинного гибкого хоботка, с помощью которого моллюск совершает частые вращательные движения, механически просверливая в стенке раковины своей жертвы отверстия, через которые и поедает содержимое мягкого тела.

Среди современных гастропод механический способ сверления используют, например, представители семейств *Naticidae* и *Muricidae*. Натициды – это в первую очередь инфунальные охотники, которые охотятся на большинство донных инфунальных моллюсков, покрытых панцирем, в то время как мурициды используют более разнообразный спектр эпифаунальной добычи. После того, как раковина просверлена, все хищные гастроподы действуют одинаково: просовывают свой хоботок внутрь и выскребают добычу при помощи радулы, которая действует по принципу экскаватора, снабженного ковшами. При этом моллюски могут впрыскивать во вскрытую раковину ферменты, размягчающие ткани жертвы и способствующие отсоединению её мышц от стенок раковины. Иногда встречаются залеченные отверстия, свидетельствующие о том, что жертва после атаки выжила и заделала отверстие. Нередки и незаконченные сверления, не проходящие стенку раковины насквозь. Процесс просверливания раковин хищниками протекает в течение короткого времени и часто происходит под покровом осадка, как это имеет место при нападении их на зарывающихся двустворчатых моллюсков.

Головоногие моллюски семейства *Osterozoidea* также охотятся на своих жертв, используя радулу. Данный механизм осьминоги смогли развить ещё в конце мезозойской эры – примерно 75 млн. лет назад. Сначала моллюск захватывает добычу и, удерживая её клювом, щупальцами начинает раскрывать раковину. Если она слишком прочная, осьминог с помощью радулы на языке просверливает небольшое отверстие в раковине, затем впрыскивает в него парализующий яд, который также запускает процесс перева-

ривания жертвы, чтобы хищнику было проще её поглощать. Отверстия цефалопод, найденные в мезозойских раковинах, варьируют от 0,5 до 1 мм в диаметре.

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.

По характеру сверлений, величине их диаметра и форме можно судить о том, 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 норок сверлящих двустворчатых моллюсков достигает 1,0–2,5 см, часто увеличиваясь с углублением в субстрат, поэтому их норка имеет бутылкообразные очертания. Поперечные сечения норок двустворчатых моллюсков, всверливающих механическим путём, имеют круглую форму, всверливающих же с помощью выделения кислот – овальную, соответствующую поперечному сечению раковины сверлильщика.

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 изображе-

ния 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.

Как уже было отмечено, следы сверлений обнаружены нами на 33 раковинах *Estonirhynchia estonica* – на 12 брюшных створках и на 6 спинных створках. Кроме того, у 15 экземпляров сверления были обнаружены на обеих створках. Указанные цифры говорят о том, что для организмов, атаковавших брахиопод, было совершенно не принципиально, какую из створок использовать для обработки.

Большинство из перфораций, по всей видимости, можно отнести к роду *Trypanites* Magdefrau, 1932. Трипаниты это узкие, цилиндрические сверления, которые являются одними из наиболее распространенных следов жизнедеятельности в твердых субстратах. Впервые они появляются в нижнем кембрии и все ещё широко образуются сегодня. Трипаниты почти всегда встречаются в известковых субстратах, скорее всего, потому, что формировавшие их организмы использовали кислоту или другой химический агент для растворения карбоната кальция.

Обычно сверления являются единичными. Тем не менее, на многих образцах наблюдались и многочисленные отверстия, особенно, если их размер небольшой. Если на одной створке имеется

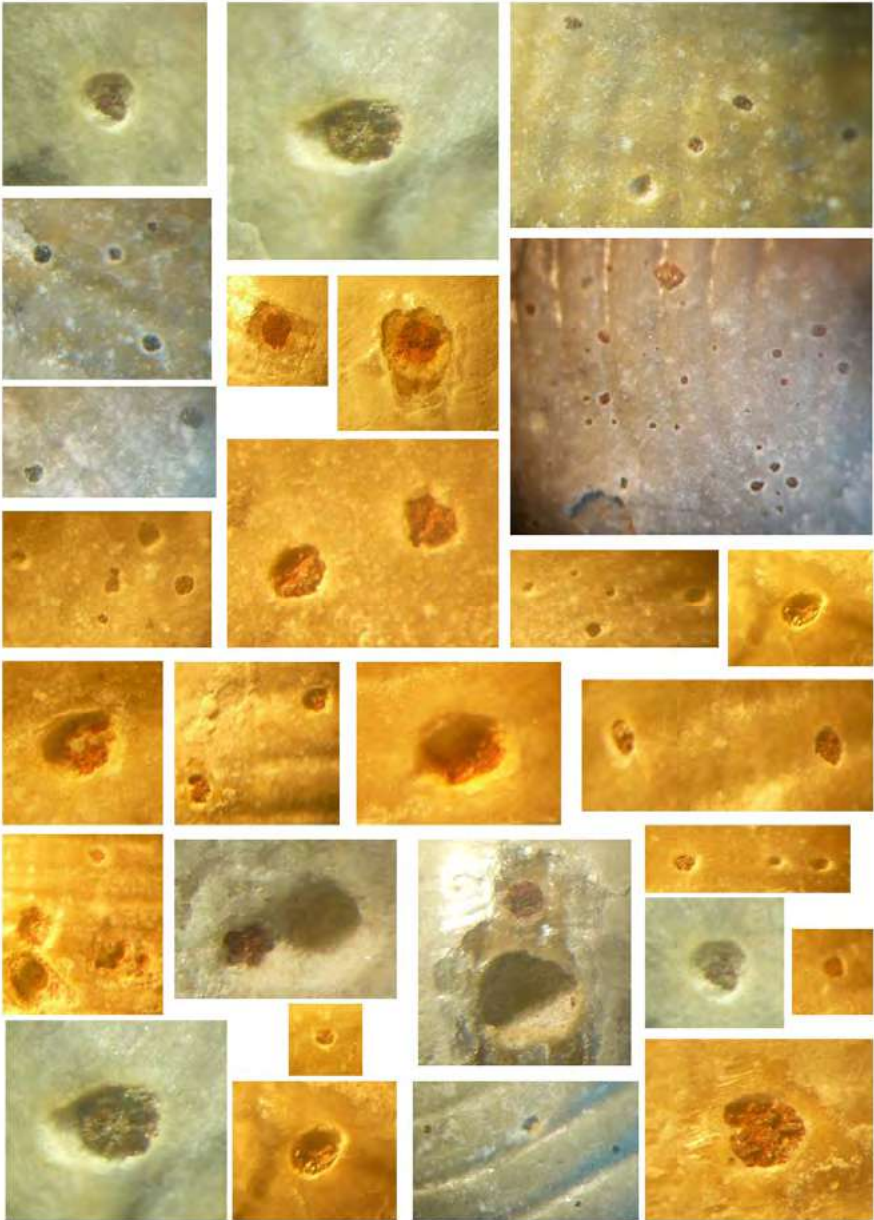


Рис. 12. Брахиоподы *Estonirhynchia estonica* H. Schmidt, 1954 со следами жизнедеятельности сверлильщиков. Силурийская система, венлокский отдел, шейнвудский ярус, региоярус Яани, слои Парамайя. Увеличено.

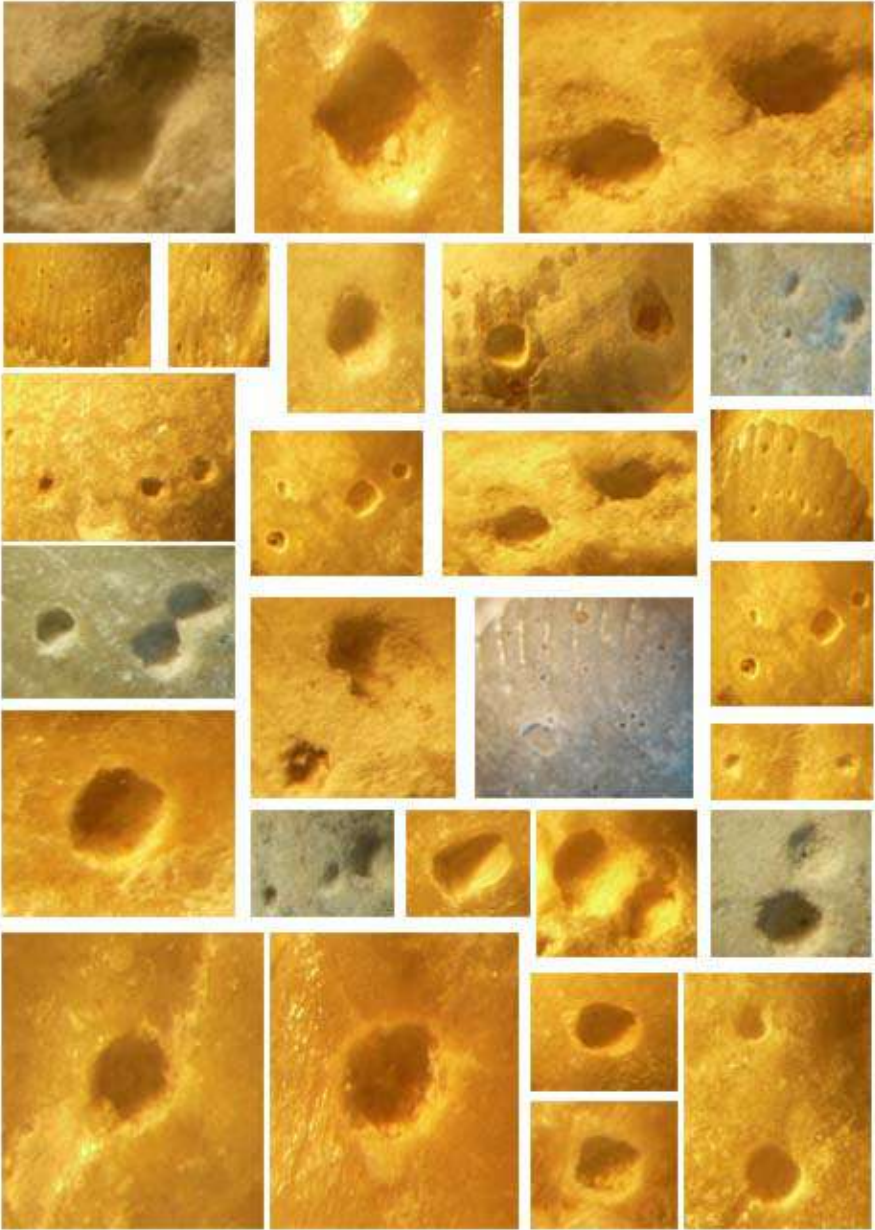


Рис. 13. Брахиоподы *Estonirhynchia estonica* H. Schmidt, 1954 со следами жизнедеятельности сверлильщиков. Силурийская система, венлокский отдел, шейнвудский ярус, региоярус Яани, слои Парамаяя. Увеличено.

две перфорации, то они обычно располагались довольно далеко друг от друга. Однако наблюдались и случаи, когда расстояние между отверстиями было очень небольшим (0,2–0,9 мм). В некоторых случаях отверстия касаются друг друга.

Расположение перфораций на обеих створках хаотично.

Следы сверлений вертикальные, неглубокие, не сужающиеся по мере углубления, различного размера.

По размеру среди перфораций можно установить две группы. К первой относятся крошечные отверстия, размер которых составляет от 0,01 мм до 0,1 мм. К другой группе можно отнести перфорации, размер которых варьирует обычно от 0,2 мм до 1,4 мм. Крупные перфорации максимально достигают размера 1,8–2,4 мм. Следует отметить, что размер изученных нами крупных перфораций полностью идентичен указанному для *Trypanites* sp. из пржидолия острова Сааремаа [110], у которых он составляет 0,5–2,5 мм. Возможно, что перфорации такого размера следует отнести к виду *Trypanites meisei* Magdefrau, 1932.

Обычно на раковинах встречаются либо мелкие, либо крупные отверстия. Совместно они наблюдались лишь на нескольких образцах. Образцов с крупными отверстиями немного больше.

Размер отверстий на разных створках одинаков.

Из обнаруженных отверстий подавляющее большинство сквозные. Поверхностными (неполными) являются единичные перфорации. В большинстве случаев сверления представлены круглыми (иногда идеально) или овальными в плане выемками.

В литературе имеются свидетельства того, что ископаемые брахиоподы подвергались нападению брюхоногих моллюсков – “плотоядные гастроподы просверливали их раковины, оставляя в них круглые отверстия” [59, с. 153]. Можно предположить, что обнаруженные нами крупные отверстия оставили именно хищные гастроподы. Выяснить точную систематическую принадлежность гастропод, нападавших на изученных ринхонеллид, по имеющемуся материалу пока затруднительно.

Хотя все современные сверлящие брюхоногие моллюски появились только в середине мезозоя, древнейшие следы сверлений

известны начиная с позднего докембрия. Уже начиная с ордовика перфорации, очень похожие на современные, становятся многочисленными. Как правило, они встречаются на раковинах брахиопод (доминировавших в то время бентосных животных), но попадают также на гастроподах, на раковинах наутилоидей из отряда *Oncocerida* и на скелетных остатках некоторых других организмов.

Поскольку следы сверлений на палеозойских раковинах очень похожи на современные, сделанные гастроподами, исследователи полагают, что и в те времена сверлящими хищниками, в том числе, были брюхоногие моллюски, но относившиеся к другим, вымершим к настоящему времени таксонам.

Следует, тем не менее, иметь в виду, что выявленное нами хаотичное расположение отверстий не совсем подтверждает сведения о том, что 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.

Перфорации, расположенные недалеко друг от друга или почти соприкасающиеся, скорее всего, оставлены одним хищником. Сверления, расположенные на большом расстоянии друг от друга или на разных створках, могли быть оставлены как одним, так и несколькими сверлильщиками.

Несмотря на то, что створки у ринхонеллид были довольно тонкими, и их относительно несложно было перфорировать, изученный материал подтверждает выводы о том, что брахиоподы не представляли собой особо ценный пищевой продукт, компенсирующий ту энергию, которая требовалась для того, чтобы просверлить их раковину [34]. На долю повреждённых сверлильщиками раковин приходится 13,4% от общего числа изученных атиридид, что свидетельствует о довольно редких случаях использования гастроподами раковин ринхонеллид в качестве пищи. Полученные данные хорошо согласуются с опубликованными данными,

согласно которым процент раковин просверленных брахиопод различного возраста в изученных выборках варьирует от 2 до 30,0% [93, 113].

К интересным выявленным закономерностям можно отнести и тот факт, что на большинстве из изученных 33 экземпляров, помимо перфораций, не обнаружены следы эпибионтов. На пяти раковинах кроме сверлений встречены микроконхиды. На трёх образцах дополнительно обнаружены сетчатые колонии мшанок размером от 2,0 мм до 8,5 мм. На трёх образцах помимо перфораций выявлены кранииды *Petrocrania gracilis* (Huene).

Рассуждая о природе изученных перфораций, следует также отметить, что в [95] возникновение данных отверстий на раковинах *Estonirhynchia estonica* было связано с абиотическими причинами, а именно с ростом кристаллов пирита.

2. Следы жизнедеятельности сверлящих организмов на раковинах атрипид *Karpinskia conjugula* Tschernyschew, 1885 из пражского яруса восточного склона Северного Урала

Материалом для данного исследования послужила насчитывающая 73 экземпляра коллекция атрипид *Karpinskia conjugula* Tschernyschew, 1885, обнаруженная в отложениях пражского яруса на восточном склоне Северного Урала [2] и переданная Р.Е. Алексеевой для изучения В.Н. Комарову в 1998 г.

Род *Karpinskia* объединяет атрипид, имеющих раковины небольших и средних размеров, удлинённо–треугольной формы, сильно сжатые с боков. Спинная створка выпуклая, брюшная плоская или слабо вздутая. Наружная поверхность несёт многочисленные радиальные рёбра. Под макушкой брюшной створки имеется небольшой форамен. Зубные пластины длинные. Ручной аппарат в виде двух конусов, обращённых вершинами к середине спинной створки. Число оборотов спиралей значительное.



Рис. 14. Раковины *Karpinskia conjugula* Tschernyschew, 1885 из изученной коллекции. Вид со стороны брюшной створки. Нижний девон, пражский ярус, восточный склон Северного Урала. Длина масштабной линейки 2 см.

Род *Karpinskia* объединяет не менее пяти видов – *Karpinskia vagranensis* Khodalevich, 1939, *K. conjugula* Tschernyschew, 1885, *K. consuelo* Gortani, 1913, *K. fedorovi* Tschernyschew, 1893, *K. gigantea* Khodalevich, 1937.



Рис. 15. Раковина *Karpinskia conjugula* Tschernyschew, 1885, на которой были обнаружены следы сверлений. Вид со стороны брюшной створки. Длина масштабной линейки 5 мм.

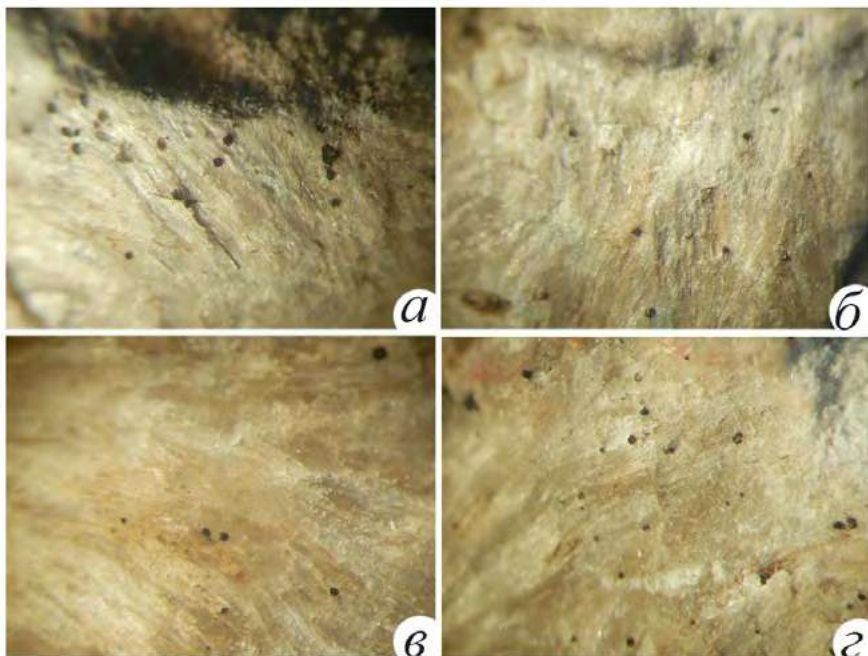


Рис. 16. Следы сверлений на раковине *Karpinskia conjugula* Tschernyschew, 1885: а-б, на спинной створке; в-г, на брюшной створке; нижний девон, пражский ярус, восточный склон Северного Урала. Увеличено.

Вид *Karpinskia conjugula* (рис. 14) характерен для нижнего девона и нижней части эйфельского яруса восточного (вижайский–тальгийский горизонты) и западного (куламатский–иргизлинский горизонты) склонов Урала, Салаира (малобачатские и верхнекрековские слои), Горного Алтая (якушинские слои), Печёрской плиты (пражский ярус) и Карнийских Альп [58, 74–76, 84] *Karpinskia conjugula* встречается также в нижнем девоне Пай–Хоя, о–ва Вайгач и Средней Азии.

Детальный анализ имеющегося материала позволил на одной раковине *Karpinskia conjugula* обнаружить следы жизнедеятельности сверлящих организмов (рис. 15). Насколько известно, это первая подобная находка у *Karpinskia conjugula* и вторая на раковинах атрипид указанного региона [5, 71].

Следы жизнедеятельности сверлильщиков обнаружены лишь на 1,4% от общего числа изученных атрипид, что свидетельствует о крайней редкости сверлящих организмов, либо о редкости использования ими раковин *Karpinskia conjugula* в качестве субстрата.

Очень интересно, что почти аналогичная цифра (1,6%) была получена ранее при аналогичных исследованиях *Carinata arimaspa* (Eichwald) [5, 71].

Следы сверлений обнаружены на обеих створках раковины в её передней четверти вблизи передней комиссуры. Они вертикальные, крошечные (размером менее 0,1 мм), поверхностные (неполные) (рис. 16), представлены неглубокими, округлыми или овальными в плане выемками, достаточно редкими и неравномерно расположенными.

Решение вопроса о времени поселения сверлильщиков, по всей видимости, зависит от определения их систематической принадлежности и допускает двоякую трактовку. Если сверления оставили водоросли, то можно предполагать их посмертное поселение. Если же следы принадлежат губкам, следует говорить об их прижизненном поселении вблизи комиссуры, где они могли использовать остатки пищи брахиопод.

3. Эпибионты и следы жизнедеятельности сверлящих организмов на раковинах атрипид *Carinata arimaspa* (Eichwald, 1840) из карпинского горизонта (эмсский ярус) восточного склона Северного Урала

Материалом для настоящего исследования послужила коллекция атрипид *Carinata arimaspa* (Eichwald, 1840) с восточного склона Северного Урала [2], насчитывающая 222 экземпляра и переданная Р.Е. Алексеевой для изучения В.Н. Комарову в 1998 г.

Род *Carinata* объединяет атрипид, имеющих раковины небольших и средних размеров, широкие и плоские, обычно с длинным прямым замочным краем. Макушка брюшной створки прямая, с широким дельтирием. Рёбра сильно ветвящиеся вблизи переднего края, образующие пучки очень тонких рёбрышек, продолжающихся на шлейфе. Последний длинный и, как правило, образует у поверхности створки валикообразный изгиб. Зубные пластины отчётливые. Югум разъединённый. Конусы спиралей брахидия состоят из 4–7 оборотов. Мускульные поля на внутренней поверхности створок представляют собой слабо вдавленные углубления, достигающие 1/3–1/10 длины раковины. От наиболее близкого рода *Vagrana Alekseeva*, 1959 род *Carinata* отличается отчётливым вентральным килевидным возвышением и дорсальным синусовидным понижением, которые у рода *Vagrana* хорошо видны лишь в задней половине раковины, а также отсутствием характерной для рода *Vagrana* микроскульптуры. *Vagrana* отличается также мускульными полями, расположенными на внутренней поверхности створок на возвышенных площадках. Род *Carinata* объединяет более 20 видов, характеризующих нижний и средний девон Урала, Салаира, Горного Алтая, Кузбасса, Южного Тянь–Шаня, Закавказья, Европы, Канады.

Вопросам стратиграфии в нашей стране уделяется пристальное внимание. Они являются предметом для обсуждения на различных научных форумах и темой многочисленных публикаций [32, 33, 67, 81]. В соответствии с действующими стратиграфическими схемами Урала [82] *Carinata arimaspa* считается характерной для карпинского горизонта (зона *Favosites regularissimus*),

который в настоящее время на основании изучения конодонтов отнесён к эмсскому ярусу. Этот горизонт был утверждён в девонских стратиграфических схемах по решению III Уральского стратиграфического совещания 1978 г. [68]. До этого момента он рассматривался в составе эйфельского яруса. Отложения карпинского горизонта достаточно широко развиты на восточном склоне Урала в Тагильском бассейне, протягивающемся от г. Нижнего Тагила почти до Полярного Урала.

Детальный анализ имеющегося материала позволил на трёх раковинах *Carinata arimaspa* обнаружить эпибионтов. Насколько известно, это первые находки прикреплённых организмов не только у *Carinata arimaspa*, но и в целом на раковинах атрипид указанного региона.

Поселенцы обнаружены лишь на 1,6% раковин изученных атрипид, что свидетельствует о крайней редкости самих эпибионтов, либо о редкости использования эпибионтами раковин *Carinata arimaspa* в качестве субстрата.

Мы обнаружили палеоконхуса на спинной створке одной раковины *Carinata arimaspa* вблизи боковой комиссуры (рис. 17). Ширина раковины брахиоподы составляет 1,3 см.

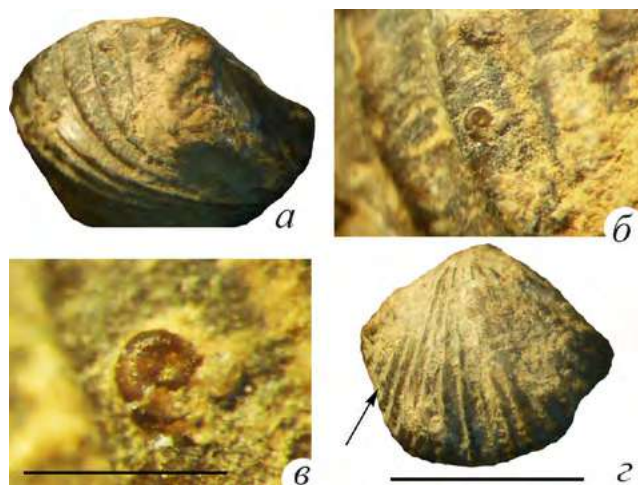


Рис. 17. Микроконхиды *Palaesonchus* Vinn, 2006: а-г, на раковине *Carinata arimaspa* (Eichwald, 1840); нижний девон, эмсский ярус, карпинский горизонт; восточный склон Северного Урала. Длина масштабной линейки 1 см.

Нами наблюдалась спиральная трубка *Palaeonchus*, округлая в плане, достаточно хорошей сохранности с гладкой наружной поверхностью. Размеры *Palaeonchus* составляет 0,4 мм в диаметре. Максимальный замеренный диаметр трубки в области апертуры – 0,16 мм.

Прикрепление изученного *Palaeonchus*, скорее всего, было прижизненным. Об этом может свидетельствовать расположение эпибионта вблизи комиссуры.

Следы сверлений обнаружены нами на двух раковинах *Carinata arimaspa* (рис. 18). У одного экземпляра, шириной 1,8 см, след сверления найден на спинной створке вблизи боковой ко-

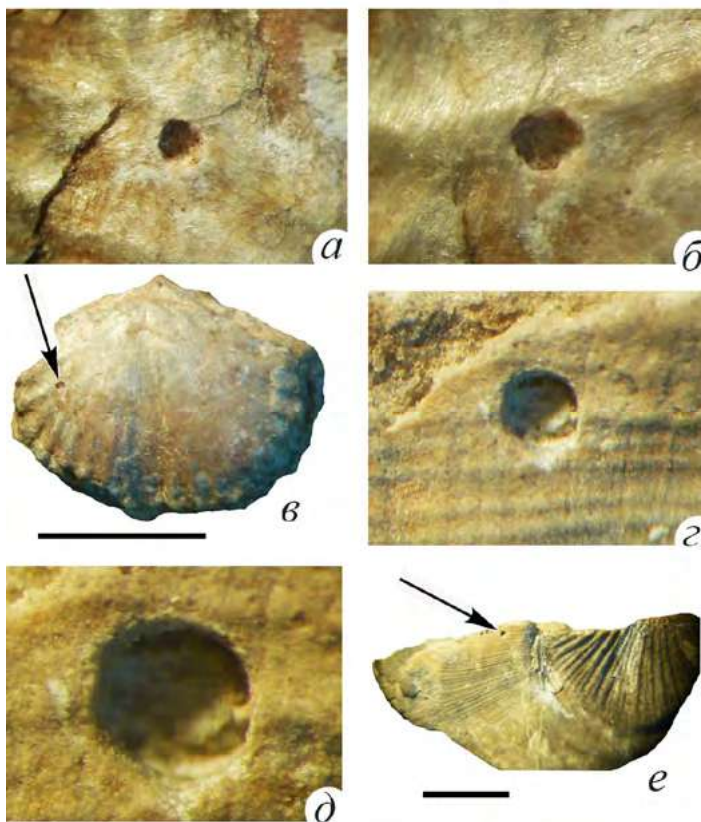


Рис. 18. Следы сверлений на раковинах *Carinata arimaspa* (Eichwald, 1840); нижний девон, эмский ярус, карпинский горизонт; восточный склон Северного Урала. Длина масштабной линейки 1 см.

миссуры (рис. 18, а–в). У другого образца, шириной 3,6 см, сверление обнаружено на шлейфе брюшной створки также вблизи комиссуры (рис. 18, г–е). Следы сверлений вертикальные, относительно крупные, поверхностные (неполные). Они представлены неглубокими, круглыми в плане выемками. Их диаметр в обоих случаях составляет 0,6 мм.

Находки сверлений только на одной створке изученных экземпляров, по всей видимости, свидетельствуют об их неподвижном положении на дне и позволяют предположить, что это было прижизненное поселение единичных сверлящих организмов.

4. Эпибионты и следы жизнедеятельности сверлящих организмов на раковинах атиридид *Athyris concentrica* (Buch, 1834) из фаменского яруса окрестностей города Ельца (Липецкая область)

Материалом для данного исследования послужила коллекция атиридид *Athyris concentrica* (Buch, 1834) (определение И.А. Гречишниковой), насчитывающая 2094 экземпляра. В подавляющем большинстве экземпляры представлены целыми раковинами хорошей сохранности. Коллекция собрана в Липецкой области, в окрестностях города Ельца, в Лавском и Ольшанском карьерах, в которых залегают породы фаменского возраста (елецкий горизонт).

Род *Athyris* относится к отряду *Athyridida*. В него входят раковины от мелких до средних размеров, обычно изометричного очертания. Скульптура представлена правильными, часто расположенными пластинами нарастания, рассечёнными на иглы по краям. Зубные пластины внутри брюшной створки прямые, хорошо развитые. Замочная пластина в спинной створке плоская, широкотреугольная. Замочный отросток развит слабо, из-за чего не выступает за замочный край.

В составе рода *Athyris* указывается более 50 видов из девонских отложений различных частей мира. Распространён род во всех трёх отделах девона, но наиболее часто встречается в средне- и верхнедевонских отложениях.

Вид *Athyris concentrica* является типовым видом рода *Athyris*. К сожалению, голотип *Athyris concentrica* не был указан Л. Бухом [94]. Это привело к разному пониманию объёма данного вида и активным дискуссиям, в том числе, связанным с выбором лектотипа [92, 98–100].

Данный вид характеризуется следующими особенностями (описание приводится по [30] с сокращениями и дополнениями). Раковина средних размеров (до 28,0 мм длиной и 38,0 мм шириной), приблизительно изометричного очертания ($Ш/Д=0,89-1,13$) (рис. 19). Боковые края полого и равномерно дуговидно изогнуты.

Лобный край широко унипликатный. Раковина умеренно двояковыпуклая, с приблизительно одинаково выпуклыми створками. Замочный край короткий, слабо изогнутый, меньше наибольшей ширины раковины, расположенной в средней части раковины. Брюшная створка пятиугольного очертания, незначительно продольно–вытянутая. Синус треугольного очертания, начинается в макушечной области в виде узкой борозды, расширяющейся кпереди. По лобному краю образует язычок трапецидальной формы. Синус по бокам ограничен двумя слабыми складками. Макушка широкая короткая, с большим округлым фораменом. Макушечный угол 95–105°. Спинная створка округлая, приблизительно изометричная, равномерно изогнутая как в продольном, так и в поперечном направлении. Выступ очень слабо развит и наблюдается только около лобного края. Макушка короткая, приотрѐнная. Скульптура в виде многочисленных, тонких, очень частых пластин нарастания, равномерно располагающихся по всей поверхности створок. По краю пластин намечаются слабо выраженные игольчатые выросты. На стѐртой наружной поверхности пересечение радиальной штриховки и пластин нарастания образует характерную тонкую сетчатость.

Раковина тонкостворчатая. Внутри брюшной створки зубные пластины начинаются от макушки. Они обычно тонкие, поддерживают небольшие округлые зубы, которые наблюдаются на расстоянии 3,5 мм от макушки брюшной створки. В спинной створке располагается плоская, треугольная замочная пластина. Внутренняя замочная пластина представляет собой равносторонний треугольник; наружные – также треугольники, выступающие кпереди по отношению к внутренней замочной пластине.

Замочный отросток выражен слабо, образован двумя треугольными пластинами, не выступающими за линию смычного края. Висцеральный форамен небольшой, располагается в вершине внутренней замочной пластины, захватывая также и макушку спинной створки.

Вид *Athyris concentrica* имеет широкое распространение. На Русской плите он развит в отложениях франского (кыновские



Рис. 19. *Athyris concentrica* (Buch, 1834) из изученной коллекции. Вид со стороны брюшной створки. Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Длина масштабной линейки 1 см.

слои Колво–Вишерского края; семилукские слои района г. Сызрани; шугуровские и воронежские слои Саратовской области) и фаменского (елецкие слои (обычно), данково–лебедянские слои (редко) Центрального девонского поля; курсакская и жагарская свиты Прибалтики) ярусов верхнего девона. За пределами Русской плиты – живетский ярус Кузнецкого бассейна и Минусинской котловины, верхний девон восточного склона Южного Урала, Горного Алтая и Средней Азии. За пределами России вид известен из девонских отложений Бельгии, Англии, Индии и Южного Китая.

4.1. Микроконхиды

Детальный анализ имеющегося материала позволил на 38 раковинах *Athyris concentrica* обнаружить микроконхиды.

Насколько известно, микроконхиды на раковинах атиридид окрестностей города Ельца, ранее в литературе не описывались. Среди микроконхид нам удалось определить представителей

рода *Palaeonchus* Vinn, 2006. Идентифицированы они с некоторой долей условности, так как для точной диагностики необходимы детальные исследования стенки раковины и более массовый материал. Всего обнаружено 103 экземпляра.



Рис. 20. *Athyris concentrica* (Buch, 1834) из изученной коллекции с прикреплёнными трубками *Palaeonchus* Vinn, 2006. Вид со стороны брюшной створки. Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Елец. Длина масштабной линейки 2 см.

Нами трубки *Palaeonchus* совершенно в равных пропорциях обнаружены как на брюшных (24 экземпляра), так и на спинных (23 экземпляра) створках (рис. 20–26, 37). Это однозначно указывает на то, что микроконхидам было не принципиально, на какой створке селиться. В большинстве случаев эпибионты обнаружены только на какой-то одной створке. На восьми раковинах атириид (19%) трубки наблюдались на обеих створках, причём у одного экземпляра трубок было много – на брюшной створке пять, а на спинной две. Никакой закономерности в расположении палеоконхусов установить не удалось. Отличающиеся по размеру трубки были отмечены в самых разных местах створок. При этом 38 палеоконхусов наблюдались непосредственно у самой комиссуры. Обычно трубки располагаются на расстоянии друг от друга. Однако в ряде случаев были заметны их сгущения. У одного экземпляра *Athyris concentrica* вблизи передней комиссуры наблюдались тесно расположенные шесть трубок палеоконхусов.

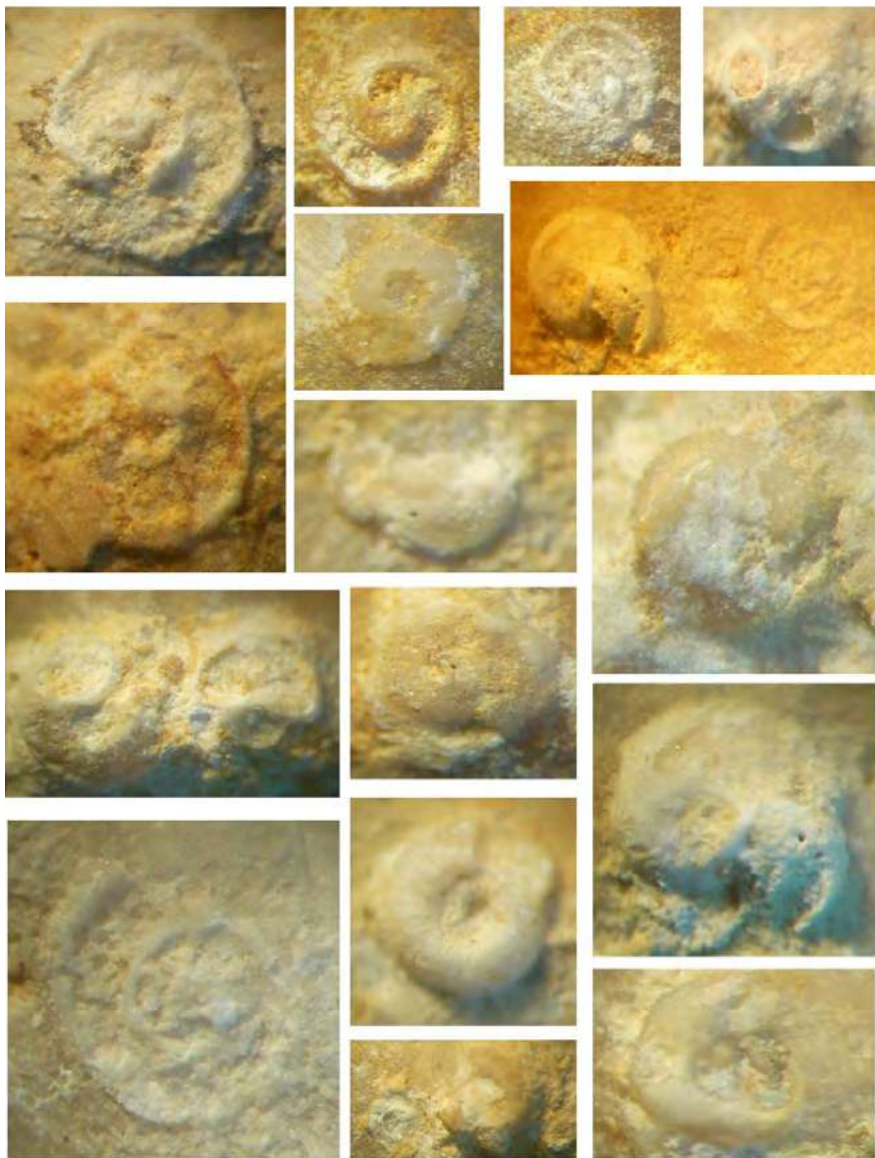


Рис. 21. Микроконхиды *Palaesonchus* Vinn, 2006 на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Елец. Увеличено.

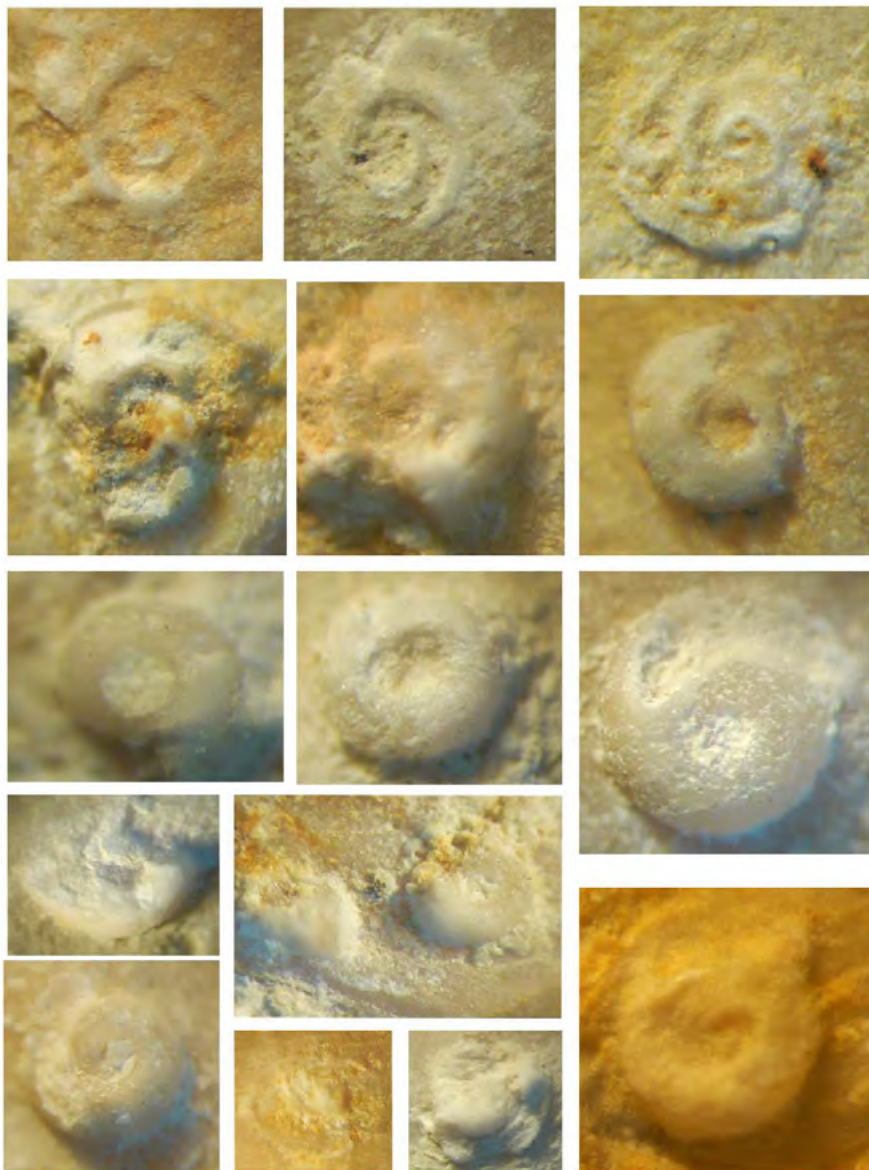


Рис. 22. Микроконхиды *Palaeconchus* Vinn, 2006 на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Елец. Увеличено.

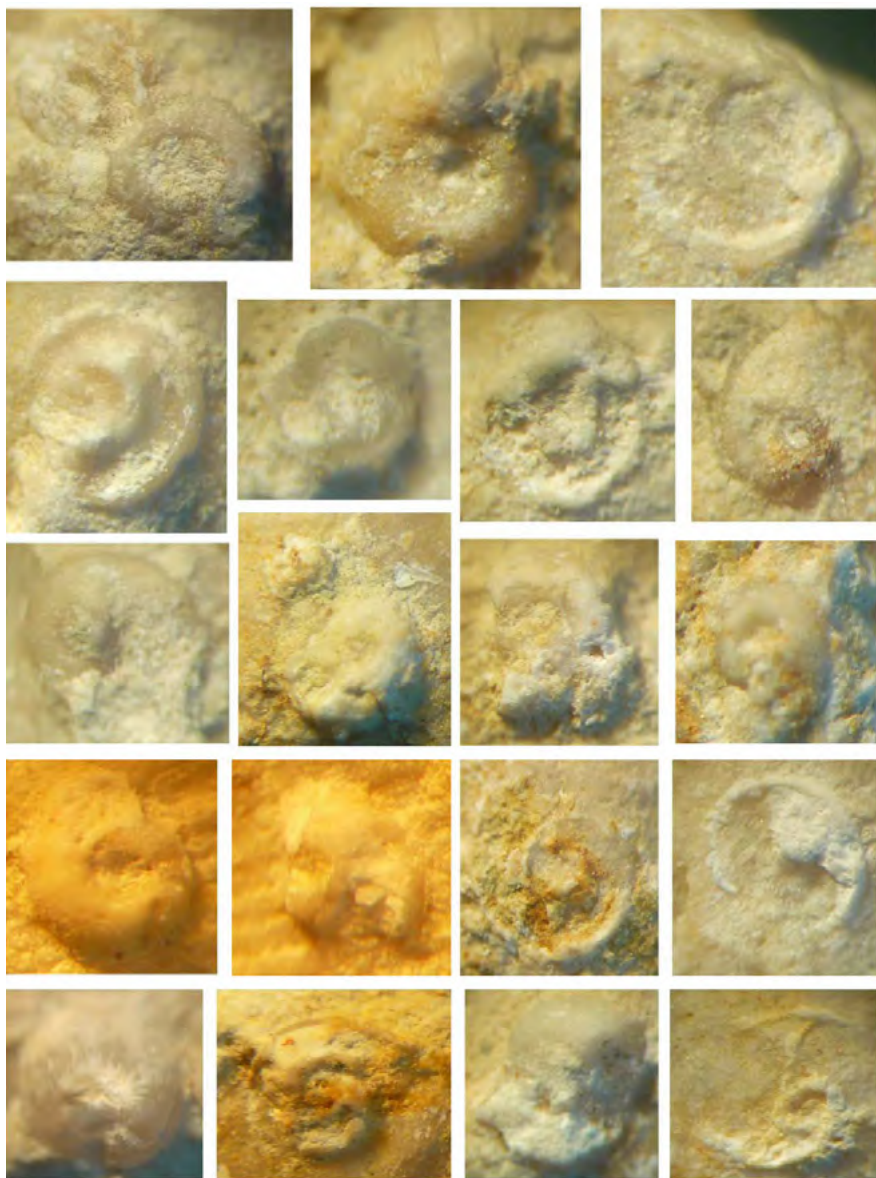


Рис. 23. Микроконхиды *Palaeconchus* Vinn, 2006 на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Елец. Увеличено.

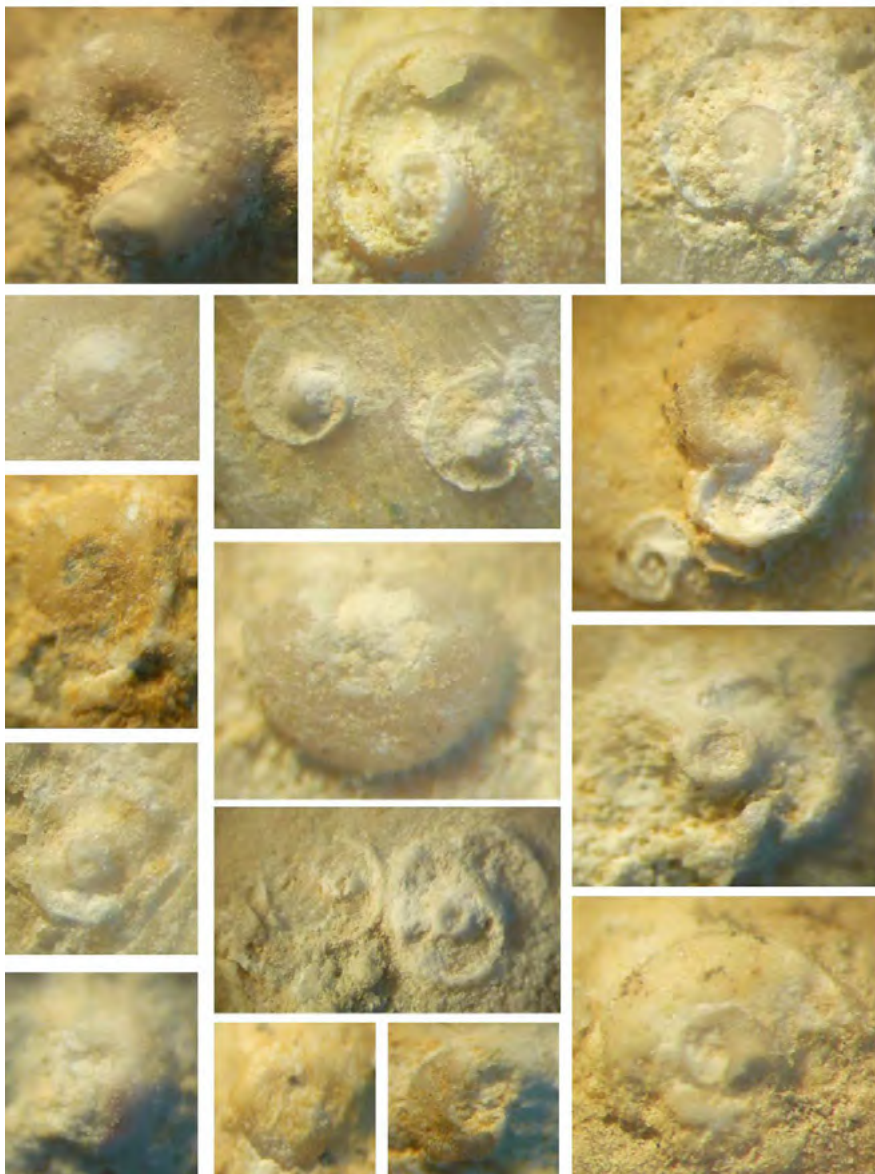


Рис. 24. Микроконхиды *Palaesonchus* Vinn, 2006 на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Елец. Увеличено.



Рис. 25. Микроконхиды *Palaeconchus* Vinn, 2006 на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Елец. Увеличено.

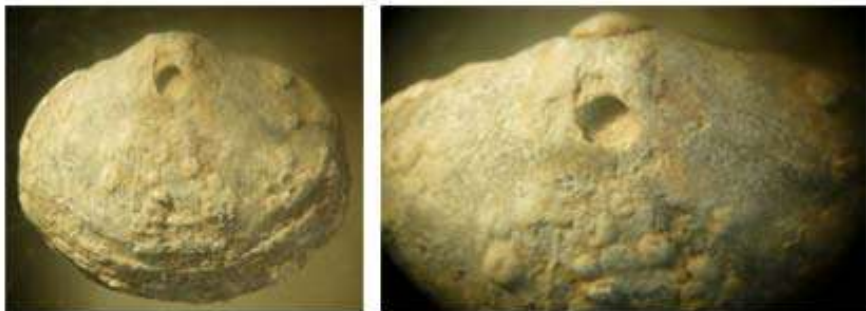


Рис. 26. Микроконхиды *Palaesonchus* Vinn, 2006 на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Елец. Увеличено.

В семи случаях зафиксированы соприкасающиеся трубки. Гирлянды *Palaesonchus*, когда цепочки примерно одинаковых по размеру спиральных трубочек располагаются параллельно лобному краю раковины, встречены не были.

В большинстве случаев на раковине наблюдался один (51%) или два (37%) палеоконхуса. На семи экземплярах были прикреплены по три трубки, на трёх экземплярах – пять трубок. По четыре, семь и девять палеоконхусов выявлены только на одной раковине брахиоподы.

Отмечены лишь спиральные трубки, округлые в плане, или, реже, их фрагменты. Лишь у одного экземпляра кончик трубки немного приподнят над плоскостью навивания. Тем не менее, следует отметить, что сохранность большинства *Palaesonchus* недостаточно хорошая и потенциально имевшиеся распрямлённые части трубок могли быть обломаны.

Целых трубок довольно хорошей сохранности обнаружено 13 (14% от общего числа палеоконхусов), в большинстве случаев наблюдались частично или полностью вскрытые, полые трубки. Иногда встречались экземпляры, немного заполненные породой. Насколько можно судить по немногим экземплярам хорошей сохранности, трубки характеризуются гладкой наружной поверхностью. На трёх трубках наблюдались тончайшие линии роста, расположенные примерно через 0,07 мм.

Размеры наблюдаемых *Palaeconchus* варьируют от 0,6 до 3,1 мм, но обычно составляет около 1,0–2,5 мм в диаметре. Разброс размеров палеоконхусов на разных створках одинаков.

Максимальный замеренный диаметр трубки в области апертуры составляет 1,2 мм. На некоторых вскрытых экземплярах удалось обнаружить шарообразный протоконх крошечного диаметра.

Прикрепление изученных *Palaeconchus* 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 размещении трубок разного размера, а также, вероятно, обнаружение трубок на обеих створках раковины, тем более, если число трубок на каждой створке значительно.

На долю раковин с палеоконхусами приходится лишь 1,8% от общего числа изученных атиририд, что свидетельствует о крайней редкости использования микроконхидами раковин атиририд в качестве субстрата. Это, в свою очередь, может говорить и о редкости самих микроконхид в палеобиоценозах.

4.2. Мшанки

Детальный анализ имеющегося материала позволил обнаружить на 94 раковинах *Athyris concentrica* следы поселения мшанок (рис. 27–37).

Насколько известно, мшанки на раковинах атиририд окрестностей города Ельца, ранее в литературе не описывались.

Среди мшанок были предварительно определены три рода. По всей видимости, их значительно больше – имеющийся материал позволяет установить несколько различных морфотипов, отличающихся внешне.

Большинство выявленных нами мшанок предположительно относятся к роду *Atactotoechus*. Не менее пяти экземпляров отнесены к роду *Leioclema*. По одному экземпляру можно определить, по всей видимости, как род *Fistulipora* и род *Corynotrypa*. Краткая характеристика родов *Leioclema* и *Fistulipora* была приведена выше.

Колонии мшанок 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 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 девонем.

Мшанки рода *Corynotrypa* отличаются ветвящимися колониями, состоящими из коротких или длинных ячеек, суженных в проксимальном участке. Мшанки данного рода характеризуют значительный стратиграфический интервал от ордовика до мела. Типичны они в частности для силурийских отложений Прибалтики.

Как уже было отмечено, колонии мшанок обнаружены нами на 94 раковинах *Athyris concentrica* – на 41 брюшной створке и на 62 спинных створках. Всего выявлено 177 колоний. В большинстве случаев мшанки приурочены только к одной створке – либо брюшной, либо спинной. У 23 экземпляров колонии выявлены на обеих створках. Приведённые цифры показывают, что мшанки больше предпочитали селиться на спинных створках атиридид. Это выглядит вполне естественным, так как у раковин *Athyris concentrica* брюшная створка немного более плоская и именно на ней организму (живому или погибшему) было “удобнее” лежать на грунте. В большинстве случаев (около 56% от всех экземпляров) колонии мшанок являются единичными – на одной раковине наблюдается одна колония. Максимально на одной створке наблюдалось пять колоний, а на раковине – шесть. Размеры колоний мшанок варьируют от 0,1 мм до 29,0 мм, но обычно составляют 0,3–2,4 мм. Размеры отдельных ячеек *Corynotrypa* достигают 2,0 мм в длину, но обычно меньше. Внешний диаметр их наиболее крупных ячеек составляет порядка 0,6 мм. Расположение колоний мшанок на различных створках похоже и, в целом, достаточно хаотично. 51 колония (что составляет около 29% от их общего числа) расположены непосредственно вдоль комиссуры и ограниче-

ны ей. В двух случаях наблюдался переход колонии мшанок через комиссуру (рис. 28).

Крупные, размером 12,5–29,0 мм колонии, располагаются в самых различных частях створок, иногда занимая от трети до почти половины их площади. Форма колоний обычно округлая или овальная, реже неправильная. Поселение мшанок на исследованных атиридидах могло быть как прижизненным, так и посмертным.

Находки колоний мшанок в непосредственной близости от комиссуры (некоторые колонии строго ограничены комиссурой) свидетельствуют о том, что в данном случае, несомненно, было прижизненное поселение мшанок, позволявшее им получать из входящего потока воды 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 быстрой гибели обрастателей. Обнаружение непрерывного перехода колонией мшанок через края раковины, однозначно свидетельствует о посмертном поселении мшанок, так как живые брахиоподы, приоткрывая створки, препятствовали переходу обрастателей со створки на створку. О посмертном поселении свидетельствуют и два экземпляра, на которых мшанки частично покрывают раковину, а частично её внутреннее ядро (рис. 30).

Очень интересен с палеоэкологической точки зрения образец, на котором были обнаружены мшанки рода *Corynotrypa*. По всей видимости, рост этой колонии начался на макушке спинной створки в непосредственной близости от комиссуры, что свидетельствует о прижизненном поселении мшанок. По мере роста колония заняла значительную площадь створки в её задней половине, при этом немного перекрыв уже прикрепленные к тому времени к створке колонию других мшанок и трубку палеоконхуса. Колония *Corynotrypa* немного переходит через боковую комиссуру на брюшную створку брахиоподы. Переход колонии через комиссуру на противоположную створку раковины безусловно, свидетельствует уже о посмертном поселении.

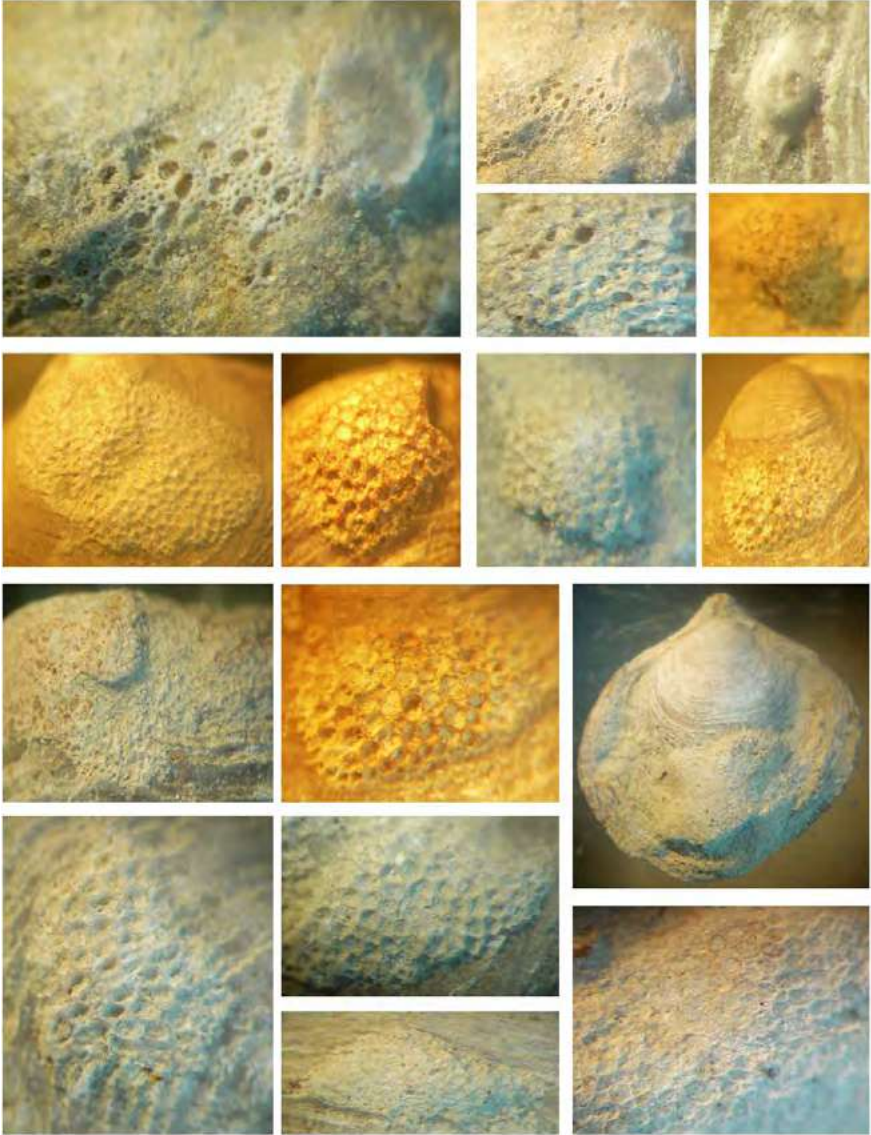


Рис. 27. Мшанки на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.



Рис. 28. Мшанки на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.

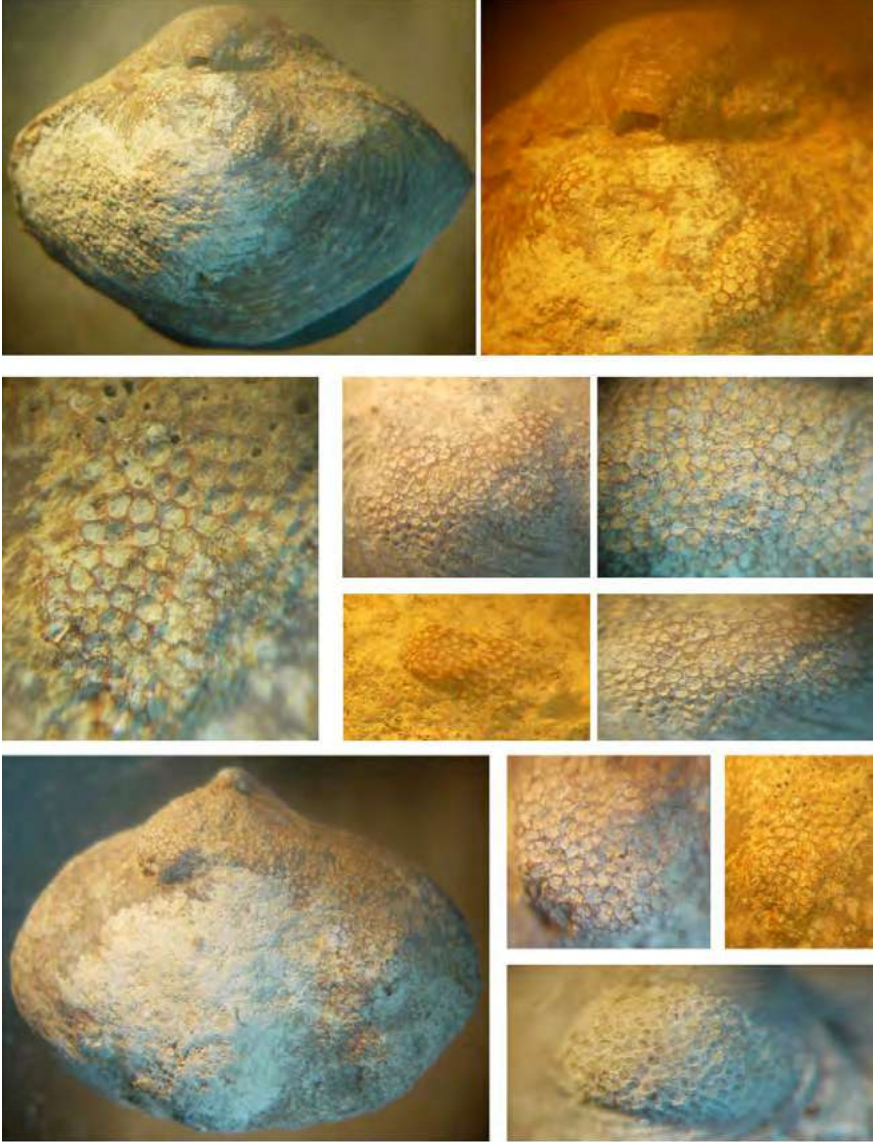


Рис. 29. Мшанки на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.



Рис. 30. Мшанки на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.



Рис. 31. Мшанки на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.



Рис. 32. Мшанки на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.



Рис. 33. Мшанки на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.

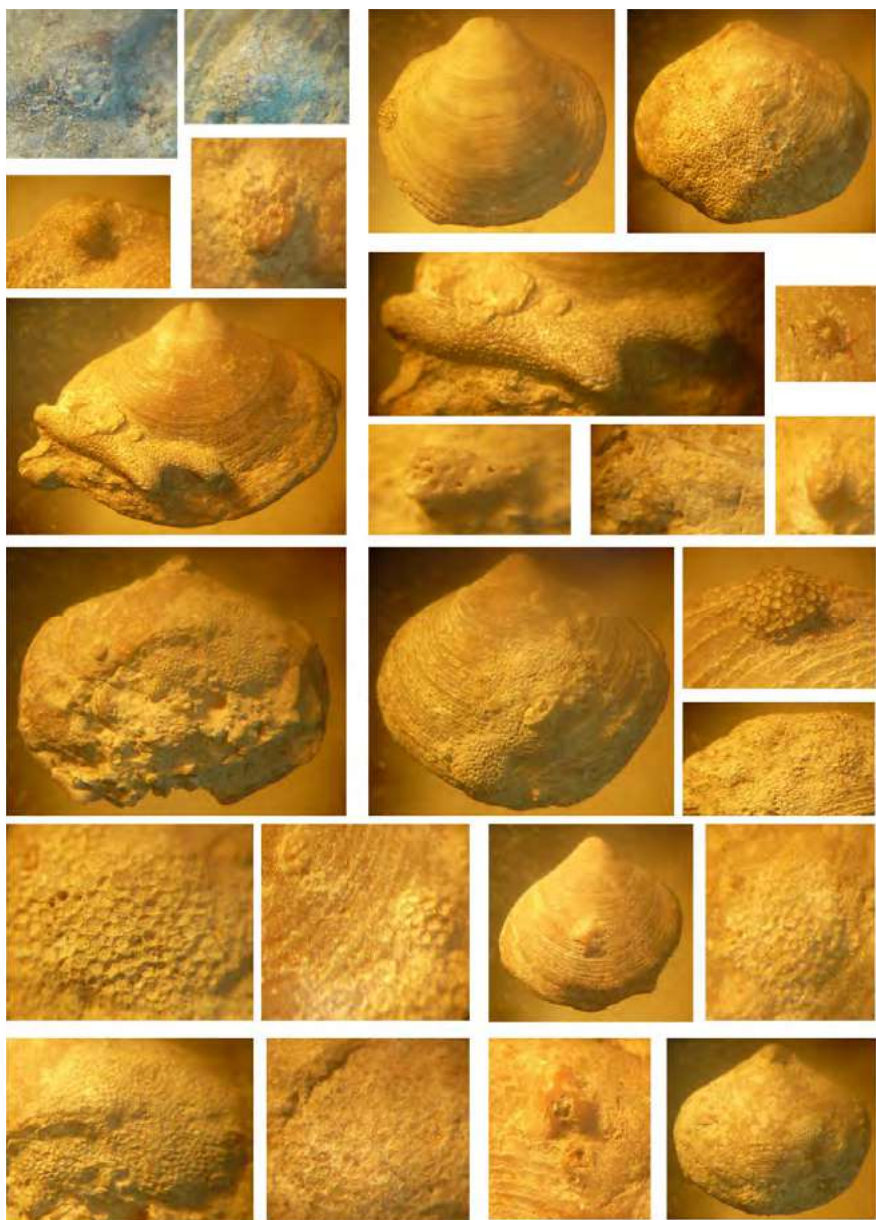


Рис. 34. Мшанки на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.



Рис. 35. Мшанки на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.



Рис. 36. Мшанки на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.



Рис. 37. Мшанки родов *Corynotrypa* и *Atactotoechus* и микроконхиды на раковине *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.

На долю обросших мшанками раковин приходится лишь 4,4% от общего числа изученных атиридид, что свидетельствует о крайней редкости использования их раковин в качестве субстрата. Это, в свою очередь, может говорить и о редкости самих мшанок в палеобиоценозах.

Факты нарастания колоний мшанок друг на друга не отмечены. На одном экземпляре удалось наблюдать обрастание колонии мшанки *Atactotoechus* несколькими палеоконхусами. На семи раковинах наблюдалось совместное нахождение мшанок и следов жизнедеятельности сверлящих организмов.

4.3. Сверлящие организмы

При детальном анализе имеющихся материалов на раковинах *Athyris concentrica* были найдены следы жизнедеятельности сверлящих организмов (рис. 26, 39–44).

Подобные образования на раковинах атиридид обнаруживались ранее. В частности, они были выявлены у *Athyris pectinifera* Sow. [19, табл. 3, фиг. 1] из казанского яруса реки Сок и трактовались как отверстие, просверленное хищным брюхоногим моллюском *Naticopsis* (?) (рис. 38).

Насколько известно, следы сверлений на раковинах атиридид окрестностей города Ельца, ранее в литературе не описывались.

Следы сверлений обнаружены нами на 59 раковинах *Athyris concentrica* – на 31 брюшной створке и на 31 спинной створке. Полное сходство этих цифр позволяет говорить о том, что для организмов атаковавших брахиопод, было совершенно не принципиально, какую из створок использовать для обработки. Всего выявлено 70 перфораций. В основном сверления приурочены только к одной створке – либо брюшной, либо спинной. Лишь в двух случаях сквозные сверления были выявлены на обеих створках – у одного экземпляра на противоположных макушках, а у другого в средней части раковины.



Рис. 38. Отверстие на раковине *Athyris pectinifera* Sow. из казанского яруса реки Сок, просверленное хищным брюхоногим моллюском *Naticopsis* (?) (по [19]).

В подавляющем большинстве случаев сверления являются единичными – на одной раковине наблюдается одно отверстие. Исключением явились девять экземпляров. На трёх спинных створках было обнаружено два сквозных отверстия, на одной спинной створке – три несквозных отверстия, на одной спинной створке – четыре отверстия (одно сквозное и три незаконченных), на трёх брюшных створках – два сквозных отверстия. Кроме того, как уже было отмечено, на двух раковинах по одному отверстию наблюдалось и на брюшной и на спинной створках. Если на одной створке расположены две перфорации, то они обычно располагались далеко друг от друга. Однако наблюдались и случаи, когда расстояние между отверстиями было очень небольшим (0,4–1 мм). На одном экземпляре наблюдались три отверстия, которые практически касаются друг друга.

На брюшных створках следы сверлений расположены главным образом около макушки – непосредственно за ней или справа от неё (расстояние сверлений от макушки варьирует от 2,5 до 10,0 мм, но обычно составляет 3–6 мм). Кроме того, некоторые сверления расположены и на удалении от макушки, иногда почти рядом с боковым или передним краями створки.

На спинных створках сверления в основном наблюдались в районе макушки, но некоторые были зафиксированы как в средней части створки, так и недалеко от края створки. Расстояние сверлений от макушки варьирует от 1 до 8 мм, но обычно составляет 3–6 мм.

Расположение большинства перфораций вблизи макушек подтверждает сведения о том, что 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.

Следы сверлений вертикальные, неглубокие, не сужающиеся по мере углубления, довольно крупные. На брюшных створках размер отверстий меняется от 0,4 мм до 2,4 мм, но обычно составляет 1,1–2 мм. На спинных створках их диаметр варьирует от 0,4 мм до 2,6 мм, но обычно достигает 0,6–2,3 мм. Таким образом, размер отверстий на разных створках можно считать одинаковым.

Из обнаруженных отверстий 52 является сквозными, а 18 поверхностными (неполными). В подавляющем большинстве случаев сверления представлены круглыми (иногда идеально) в плане выемками. Лишь шесть отверстий являются в разной степени овальными. Их размеры следующие: 0,5x0,7 мм, 0,7x1 мм, 1,6x2 мм, 1,6x1,9 мм, 1,9x2 мм, 2,1x2,6 мм.

Очень любопытными являются четыре до конца не оформленных сверления, внутри которых было сквозное отверстие меньшего размера (рис. 43). Наблюдалось также одно до конца не оформленное овальное сверление, размером 1,9x2 мм внутри которого были расположены две соприкасающиеся, также овальных сквозных перфорации меньшего размера (0,5x0,7 мм, 0,7x1 мм соответственно) (рис. 39). По всей видимости, в каждом конкретном случае это следы деятельности одного сверлильщика, хотя можно предположить и более интересный сценарий, когда уже другой хищник, чтобы “было меньше работы”, воспользовался углублением, которое сделал кто–то другой, и по какой–то причине бросил.

Следы сверлений в целом являются абсолютно идентичными (что, безусловно, свидетельствует об их одинаковой природе).



Рис. 39. Следы сверлений на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.

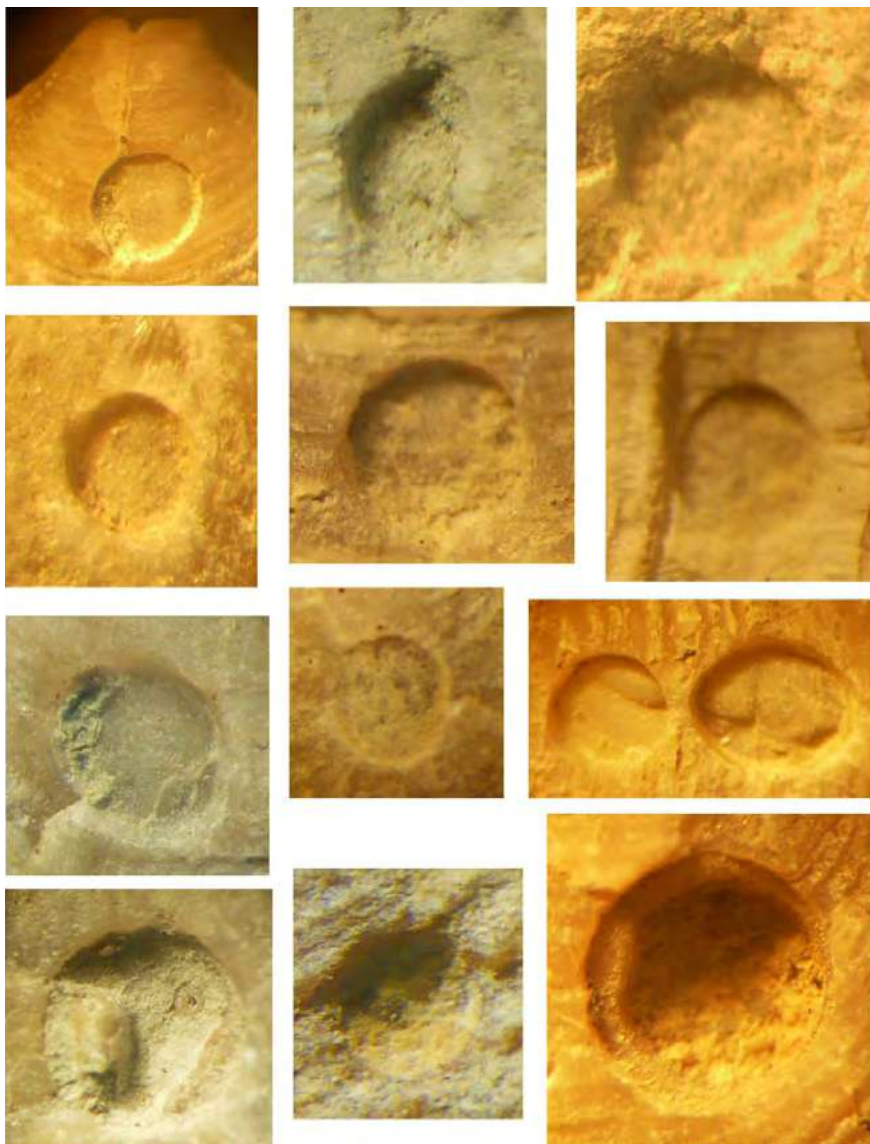


Рис. 40. Следы сверлений на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.



Рис. 41. Следы сверлений на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.



Рис. 42. Следы сверлений на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.



Рис. 43. Следы сверлений на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.



Рис. 44. Следы сверлений на раковинах *Athyris concentrica* (Buch, 1834). Верхний девон, фаменский ярус, елецкий горизонт; окрестности города Ельца. Увеличено.

С высокой степенью вероятности можно сказать, что обнаруженные нами отверстия оставили именно хищные гастроподы. Очень похожие на обнаруженные следы сверлений были описаны на раковинах *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826) из датского яруса Горного Крыма [25, 26], на которых они были, по всей видимости, выполнены брюхоногими моллюсками рода *Natica*.

Нападение хищных гастропод на изученных атиридид позволяет сделать вывод о том, что в подавляющем большинстве случаев оно происходило при жизни последних.

Перфорации, расположенные недалеко друг от друга или почти соприкасающиеся, скорее всего, оставлены одним хищником. Сверления, расположенные на большом расстоянии друг от друга или на разных створках могли быть оставлены как одним, так и несколькими сверлильщиками.

Наличие некоторого количества (25,7% от общего числа перфораций) незаконченных отверстий можно объяснить, например тем, что хищника кто-то спугнул. Тем не менее, несквозные сверления иногда могли возникать и после гибели атиридид и являются следами ошибочных атак на уже пустые раковины.

На долю повреждённых сверлильщиками раковин приходится лишь 2,8% от общего числа изученных атиридид, что свидетельствует о крайней редкости использования гастроподами раковин атиридид в качестве пищи. Указанная цифра, в свою очередь, может говорить и о редкости самих хищных гастропод в палеобиоценозах.

Необходимо отметить, что у двух экземпляров наблюдались необычные сверления, выполненные в горизонтальной плоскости, ориентированные в различных направлениях и ветвящиеся (рис. 44). Длина сверлений превышает 17,0 мм, при ширине до 0,5–0,6 мм. Друг от друга сверления расположены на расстоянии 2,7–3,3 мм. В одном случае подобное сверление было частично залечено колонией мшанок. Похожие образования были описаны у *Desquamatia* (*Independatrypa*) *mikunovi* Komarov из зоны *Micropirifer diluvianoides* – *Radiomena irregularis* (верхний эйфель) Закавказья [44, 60]. Вполне возможно, что данные струк-

туры являются не следами сверлений, а местами прикрепления каких-то других поселенцев, немного утопленными в субстрате в процессе их жизнедеятельности.

К интересным выявленным закономерностям можно отнести и тот факт, что на большинстве из изученных 70 экземпляров, помимо перфораций, не обнаружены следы других эпибионтов. Лишь на 10 раковинах кроме одиночных круглых сверлений встречены сетчатые колонии мшанок размером от 0,4 мм до 13,0 мм. Кроме того, на одной раковине наблюдалось частичное залечивание колонией мшанки горизонтального сверления (рис. 44).

5. Эпибионты и следы жизнедеятельности сверлящих организмов на раковинах спириферид *Licharewia rugulata* (Kutorga, 1842) из байтуганских слоёв нижнеказанского подъяруса (средняя пермь) окрестностей села Байтуган (северо–восток Самарской области)

Материалом для данного исследования послужила коллекция спириферид *Licharewia rugulata* (Kutorga, 1842) (определение И.А. Гречишниковой), насчитывающая 1424 экземпляра и находящаяся на хранении на кафедре палеонтологии и региональной геологии МГРИ. Коллекция была собрана сотрудниками Палеонтологического Бюро в карьере, расположенном в 1,5 км к югу от села Байтуган в Камышлинском районе (северо–восток Самарской области). Материал происходит из байтуганских слоёв нижнеказанского подъяруса средней перми. Брахиоподы представлены как целыми раковинами хорошей сохранности (1243 экземпляра), так и брюшными створками (181 экземпляр).

Изучение фауны и флоры, а также стратиграфии пермских отложений окрестностей села Байтуган проводилось с середины XIX в. [4, 64, 65, 72, 85, 86].

Наиболее полные в таксономическом отношении и многочисленные ассоциации брахиопод характеризуют нижнеказанский подъярус. Главной его особенностью является присутствие крупных представителей отряда Spiriferida, давших основание выделять его как “спириферовые слои”.

Согласно трудам Н.Н. Форша [85], разрез нижнеказанского подъяруса (немдинского горизонта) подразделяется на две приблизительно равные по мощности части. Нижняя часть представлена в основном отложениями морского генезиса и характеризуется обильными и разнообразными ископаемыми остатками. В верхней части разреза преобладают лагунные отложения – палеонтологически немые гипсы и гипсоносные доломиты, переходящие в восточной части в красноцветные песчано–глинистые породы, нередко содержащие пресноводную фауну.

Хорошая сохранность и наличие редких видов ископаемой фауны и флоры выделяют данное местонахождение среди остальных обнажений в ближайших окрестностях. Стратотипический разрез нижнеказанского подъяруса расположен в верховьях р. Сок у сёл Байтуган и Камышла. Отложения в стратотипической местности представлены тремя повторяющимися циклами, имеющими примерно одинаковую мощность и соответствующими байтуганским, камышлинским и барбашинским (в более поздних работах [80] – красноярским) слоям.

При полном развитии каждый цикл представлен следующей последовательностью: глина – мергель – (известняк и доломит) – глина. Подошва нижнеказанского подъяруса проводится по нижней границе сероцветных глин или мергелей со скоплением беззамковых брахиопод *Lingula credneri* (Geinitz) и *Lingula orientalis* (Golowkinsky). Из карбонатных пород байтуганских слоёв определены фораминиферы *Nodosaria geinitzi* (Stolley), *Nodosaria netschaeui* Tscherdynzev, *Glomospira gordiformis* (Spandel), двустворки *Schisodus rossicus* Vern. Фауна брахиопод включает *Lingula orientalis* Gol., *L. credneri* Gein., *Canocrinella cancrini* (Vern.), *Globiella hemisphaerium* (Kut.), *Aulosteges horrescens* (Vern.), *A. fragilis* (Netschajew), *Bajtugania netschaeui* Grunt, *Cleiothyridina pectinifera* (Sow.), *Pinegathyris royssiana* (Keys.), *Sokelasma esaulovae* Smirn., *Odontospirifer subcristatus* (Netschajew), *Sokelasma esaulovae* Smirn., *Beecheria angusta* (Netschajew), массовые *Licharewia rugulata* (Kutorga), *Dielasma elongatum* (Schlotheim).

Из камышлинских слоёв известны *Tumarinia latiareata* (Netschajew), *Licharewia stuckenbergi* (Netschajew), *Globiella hemisphaerium* (Kutorga), *Aulosteges horrescens* (Verneuil), *A. fragilis* (Netschajew), *Bajtugania netschaeui* Grunt. В нижней части камышлинских слоёв встречается *Licharewia rugulata* (Kutorga).

Для барбашинских слоёв характерны *Canocrinella cancrini* (Verneuil), *Aulosteges fragilis* (Netschajew), а также двустворки *Netschaeuia* sp. и *Pseudomonotis garforthensis* (King). В нижней части немдинского горизонта многочисленны остракоды *Darwinula aronovae* Belousova, *D. inornata* Spizharsky, *Cavellina* sp., четырёх-

лучевые кораллы *Calophyllum columnare* (Schlotheim), мшанки *Rectifenestella* sp., *Rhombotrypella* sp., конулярии *Conularia hollebeni* (Geinitz).

Байтуганский комплекс брахиопод отличается бóльшим разнообразием по сравнению с камышлинским, благодаря наличию миграционных путей между байтуганским бассейном и открытым Баренцевоморским шельфом. Нижнеказанские брахиоподы являются характерным элементом фаунистических сообществ различных частей бассейнов Русской плиты, причем в северном направлении по мере усиления влияния Баренцевоморского шельфа их видовое разнообразие возрастает вдвое. Присутствие таких родов, как *Licharewia*, *Vajtugania*, *Pinegathyris* позволяет проводить детальные корреляции не только с одновозрастными разрезами севера Русской плиты (Тимано–Печорская провинция, полуостров Канин), но и с отдаленными районами (Шпицберген) [31].

Изученные нами спирифериды рода *Licharewia* относятся к семейству *Licharewiidae*.

Род *Licharewia* Einor, 1939 объединяет крупные раковины изменчивых очертаний, большей частью вытянутые в ширину. Макушка явственно обособлена. Рёбра простые, широкие, неветвистые, слегка закруглённые, с узкими межрёберными промежутками. Микроскульптура в виде неправильных струек. Зубные пластины массивные, недлинные, без срединного стержня, редко доходят до переднего конца мускульных отпечатков в виде невысоких окаймляющих гребней или валиков [79].

Род объединяет более 20 видов, характерных для средней перми (нижнеказанский подъярус) Русской плиты, Приуралья, Новой Земли, Колымы, Верхоянья, Таймыра, Австралии, Арктики, Китая, Вьетнама.

Вид *Licharewia rugulata* (Kutorga) характеризуется раковинами с округлёнными концами замочного края (рис. 45). Отношение ширины раковины к её длине варьирует в пределах 0,9–1,3, чаще оно равно 1,1–1,2 [79]. Наибольшая ширина раковины, достигающая 5,5 см, расположена по смычному краю или изредка несколько кпереди от него. Арея вогнута, средней высоты. Ма-

кушка сильно оттянута и загнута над дельтирием. Чётко отграниченный язычок синуса достигает длины 5–6 мм. Скульптура состоит из округлённых радиальных ребер, разделенных узкими угловатыми желобками. Рёбер 10–12 по бокам синуса. Макушечный угол у взрослых особей составляет 115–120°. Вид характеризуется значительной изменчивостью.



Рис. 45. Спирифериды *Licharewia rugulata* (Kutorga, 1842) из изученной коллекции. Вид со стороны брюшной створки. Пермская система, средний отдел, нижнеказанский подъярус, байтуганские слои; окрестности села Байтуган, Камышлинский район, северо-восток Самарской области. Длина масштабной линейки 3 см.

Вид *Licharewia rugulata* (Kutorga) наиболее широко географически распространён по сравнению с другими видами этого рода. Он известен из нижнеказанского подъяруса Русской плиты, Приуралья, Новой Земли, Колымы, Верхоянья, Таймыра, Австралии, Арктики, Китая, Вьетнама [4, 31, 46, 47, 79].

5.1. Мшанки

При детальном анализе имеющихся материалов на 521 экземпляре *Licharewia rugulata* (504 раковины и 17 брюшных створок) были найдены мшанки (рис. 46–51).

Среди мшанок нами были выявлены не менее восьми различных морфотипов. Не вызывает сомнений то, что их больше.

Нами наблюдались массивные обрастающие корковые колонии, прикрепляющиеся к субстрату всей нижней поверхностью и повторяющие форму обрастаемого субстрата, реже ветвистые колонии. По данным [72, 79] в рассматриваемых отложениях присутствуют мшанки *Rectifenestella* sp., *Rhombotrypella* sp. и *Fenestella* sp.

Детальный количественный анализ изученного материала показал следующее. У 31,5% экземпляров мшанки были обнаружены на обеих створках на самых различных участках их поверхности. Общее число колоний на одной раковине может достигать 20. У 18,5% экземпляров мшанки наблюдались только вблизи краёв спинных створок и были ограничены комиссурой. У 14,2% мшанки выявлены лишь вблизи краёв брюшных створок. У 9,9% они встречены в средней части спинных створок. У 8,4% колонии зафиксированы вблизи краёв как брюшных, так и спинных створок. У 5,4% мшанки наблюдались в самых различных участках только брюшных створок. У 4,5% занимали различные участки только спинных створок. У 4,1% мшанки были прикреплены к середине брюшных створок. У 2,9% мшанки наблюдались на макушке брюшных створок. У 0,6% колонии крепились к макушке спинных створок.

Лишь у четырёх экземпляров были зафиксированы случаи, когда мшанки переходят через комиссуру с одной створки на другую. Приведённые цифры показывают, что мшанкам было всё равно, на какой створке спириферид поселятся.

Обычно расположение мшанок довольно хаотично. Но иногда на брюшных створках мшанки расположены только в синусе. На спинных створках они прикрепляются симметрично по разные стороны от седла. Иногда мшанки покрывают только седло. В некоторых случаях мшанки прослеживаются вдоль комиссуры по всей ширине одной из створок. У некоторых экземпляров одна из створок была почти полностью занята мшанками. Была также обнаружена одна раковина, почти полностью покрытая мшанками с обеих сторон. У двух экземпляров мшанки обнаружены на участках частично сломанных раковин.

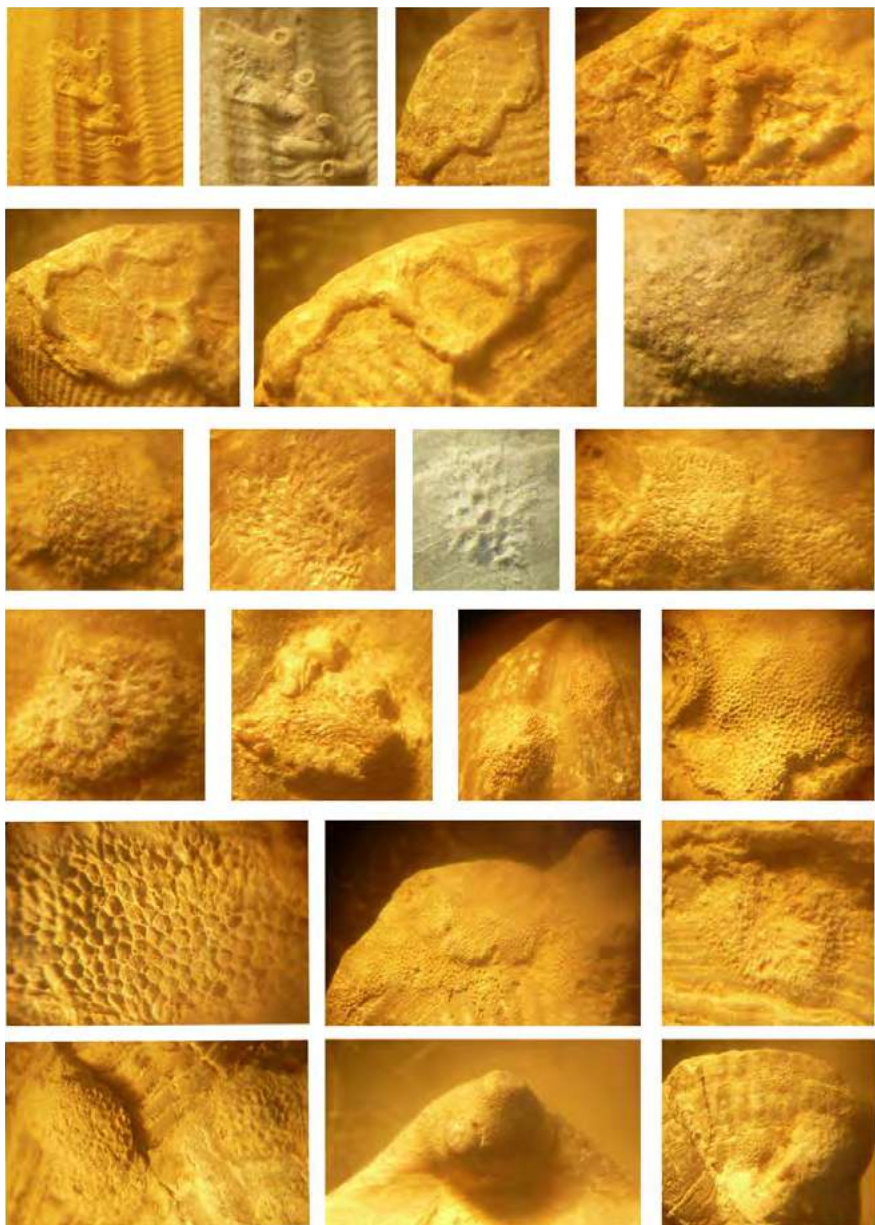


Рис. 46. Мшанки на раковинах спириферид *Licharewia rugulata* (Kutorga, 1842). Увеличено.



Рис. 47. Мшанки на раковинах спириферид *Licharewia rugulata* (Kutorga, 1842). Увеличено.



Рис. 48. Мшанки на раковинах спириферид *Licharewia rugulata* (Kutorga, 1842). Увеличено.



Рис. 49. Мшанки на раковинах спириферид *Licharewia rugulata* (Kutorga, 1842). Увеличено.



Рис. 50. Мшанки на раковинах спириферид *Licharewia rugulata* (Kutorga, 1842). Увеличено.



Рис. 51. Мшанки на раковинах спириферид *Licharewia rugulata* (Kutorga, 1842). Увеличено.

Размеры колоний мшанок варьируют от 0,2 мм до 45,0 мм, но обычно составляют 1,0–10,0 мм. На втором месте находятся колонии, размер которых 11,0–25,0 мм. Больше всего наблюдалось колоний, размер которых составлял 3,0 мм.

Поселение мшанок на изученных спириферадах в большинстве случаев было прижизненным. Об этом свидетельствует расположение мшанок на почти 80% изученных раковин в непосредственной близости от комиссуры (очень многие колонии строго ограничены комиссурой), позволявшее им получать из входящего потока воды часть пищи брахиопод.

Наличие мшанок в средней части створок может свидетельствовать как о прижизненном, так и о посмертном прикреплении.

Обнаружение у четырёх экземпляров непрерывного перехода колонией мшанок через комиссуру однозначно свидетельствует о посмертном поселении мшанок, так как живые брахиоподы, приоткрывая створки, препятствовали переходу обрастателей со створки на створку. Об этом же может говорить и расположение мшанок на поломанных участках раковин брахиопод – таких случаев выявлено два.

На долю обросших мшанками раковин приходится 36,6% от общего числа изученных брахиопод, что свидетельствует о масштабном процессе использования мшанками их раковин в качестве субстрата. Это, в свою очередь говорит об обилии самих мшанок в палеобиоценозах.

5.2. Прочие эпибионты

Помимо мшанок и сверлящих организмов на раковинах *Licharewia rugulata* нами наблюдались и другие эпибионты (рис. 52, 54, 55).

Среди микроконхид нам удалось определить представителей рода *Palaeconchus* Vinn, 2006 (рис. 52). Идентифицированы они с некоторой долей условности, так как для точной диагностики необходимы детальные исследования стенки раковины и более массовый материал. Микроконхиды обнаружены на шести раковинах *Licharewia rugulata*. Всего выявлено 29 экземпляров.

Нами *Palaesonchus* встречены на трёх брюшных створках и одной спинной створке *Licharewia rugulata*. Кроме того, у двух экземпляров трубки обрастателей были выявлены на обеих створках. Это в целом указывает на то, что микроконхидам было не принципиально, на какой створке брахиопод селиться. В большинстве случаев микроконхиды редки – на одной раковине *Licharewia rugulata* наблюдается один или два *Palaesonchus*. Тем не менее, на двух экземплярах были встречены многочисленные микроконхиды – на одной брюшной створке их встречено 10 экземпляров, а на другой раковине – 13 (четыре трубки на брюшной створке и девять на спинной).

Никакой определённой закономерности в расположении палеоконхусов установить не удалось. Три из них расположены у края раковин, один – в середине створки. На двух раковинах трубки расположены в самых различных местах.

Обычно микроконхиды располагаются на расстоянии друг от друга. Однако в ряде случаев наблюдались их сгущения. Расстояние между трубками может сокращается до 0,5 мм.

Гирлянды *Palaesonchus*, когда цепочки примерно одинаковых по размеру спиральных трубочек располагаются параллельно лобному краю раковины, встречены не были. Отмечены лишь спиральные трубки, округлые в плане, или, значительно реже, их фрагменты.

Целых трубок хорошей сохранности обнаружено пять (17% от общего числа палеоконхусов). Насколько можно судить по экземплярам хорошей сохранности, трубки характеризуются скульптурированной наружной поверхностью. На них наблюдаются тончайшие продольные рёбрышки, расположенные примерно через 0,02 мм, а также поперечные, более грубые рёбра, расположенные примерно через 0,2 мм.

Размеры наблюдаемых *Palaesonchus* варьируют от 0,3 до 3,0 мм, но обычно составляет около 1,5–2,0 мм в диаметре. Разброс размеров палеоконхусов на противоположных створках одинаков.

Апертура округлой или овальной формы. Максимальный заметный диаметр трубки в области апертуры составляет 0,7–1,0 мм.

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 размещении трубок разного размера, а также обнаружение трубок на обеих створках раковины.

Колпачковидные раковины обрастателей обнаружены нами на 14 раковинах *Licharewia rugulata* – на шести брюшных створках и восьми спинных створках (рис. 54).

Обычно на одной раковине спирифериды наблюдается только один колпачковидный эпибионт. На двух брюшных створках и одной спинной створке наблюдались по два конуса. Всего обнаружено 17 колпачковидных поселенцев.

Данные окаменелости были предварительно определены нами как гастроподы *Lepetopsis golowkinskyi* Netschajew, 1894. Эти формы широко распространены в отложениях казанского яруса рассматриваемого региона (рис. 53). Ниже по [3] с небольшими изменениями приводится их краткое описание.

Семейство Lepetopsidae Mclean, 1990

Род Lepetopsis Whitfield, 1882

Пателловидная низкоконическая раковина с овальной или округлой апертурой. Вершина субцентральной, немного сдвинутая к заднему краю. Поверхность с лучистыми радиальными линиями и концентрическими линиями нарастания. Мускульный отпечаток подковообразный.

***Lepetopsis golowkinskyi* Netschajew, 1894**

Маленькая (до 11,0 мм) тонкая, тупо-коническая раковина с продолговатой эллиптической апертурой; ширина последней немного превышает высоту раковины, а длина превышает высоту в 1,7–1,8 раза. Макушка расположена эксцентрично в передней трети раковины и лишь едва наклонена вперед. Поверхность покрыта тонкими радиальными ребрышками, которые в 10 мм помещаются в числе 5, и пересекающими их несколько более тонкими концентрическими линиями (расстояние между ними 0,1–0,4 мм).

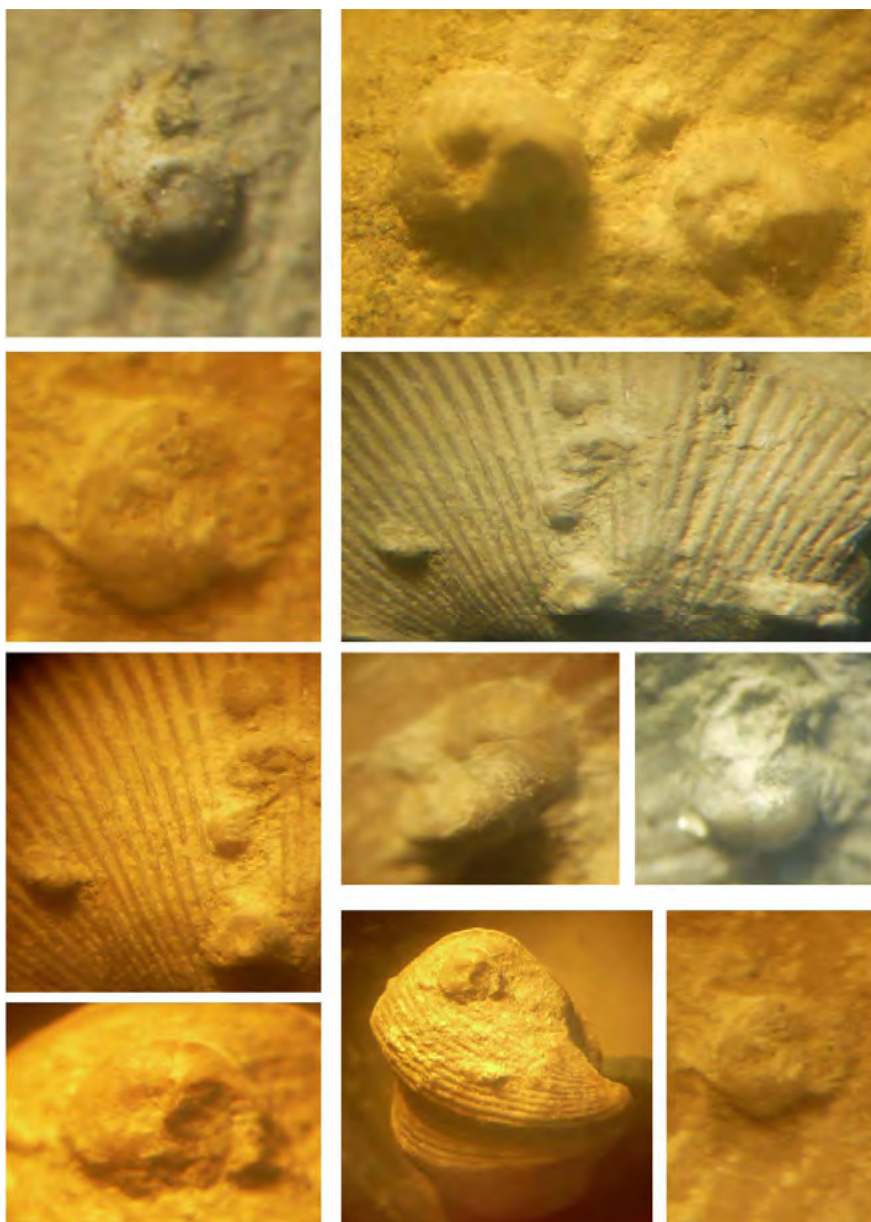


Рис. 52. Микроконхиды *Palaeonchus* Vinn, 2006 на раковинах спириферид *Licharewia rugulata* (Kutorga, 1842). Увеличено.



Рис. 53. *Lepetopsis ? golowkinskyi* Netschajew, 1894 (по [3, табл. XXXVII, фиг. 25, 26]).

На брюшных створках спириферид раковины *Lepetopsis golowkinskyi* в равных пропорциях обнаружены либо вблизи передней комиссуры (три образца), либо в средней части створки (три образца). На спинных створках брахиопод большинство *Lepetopsis golowkinskyi* выявлено у самого переднего края (восемь экземпляров) и лишь один экземпляр встречен в средней части створки.

Размеры раковин *Lepetopsis golowkinskyi* на обеих створках идентичны и варьируют от 2,0 мм до 11,0 мм.

Иногда у выявленных форм центральная часть раковины коническая, а боковые участки уплощены.

Судя по форме раковины *Lepetopsis golowkinskyi*, они могли активно передвигаться по поверхности субстрата [61]. Подобный образ жизни “предполагает наличие радулы (могли быть эпифаунными фитофагами, детритофагами, или возможно хищниками)” [61, с. 40]. Тем не менее, расположение 71% раковин *Lepetopsis golowkinskyi* у края комиссуры всё же позволяет предполагать, что они вели не хищный образ жизни, а получали из входящего потока воды часть пищи брахиопод.

Необходимо отметить, что похожую низкоконическую форму раковины потенциально могли иметь и беззамковые брахиоподы – кранииды. Для окончательного решения вопроса о систематической принадлежности обнаруженных колпачковидных эпибионтов необходимо будет в будущем использовать методы томографии.



Рис. 54. Гастроподы *Lepetopsis golowkinskyi* Netschajew, 1894 на раковинах спириферид *Licharewia rugulata* (Kutorga, 1842). Увеличено.

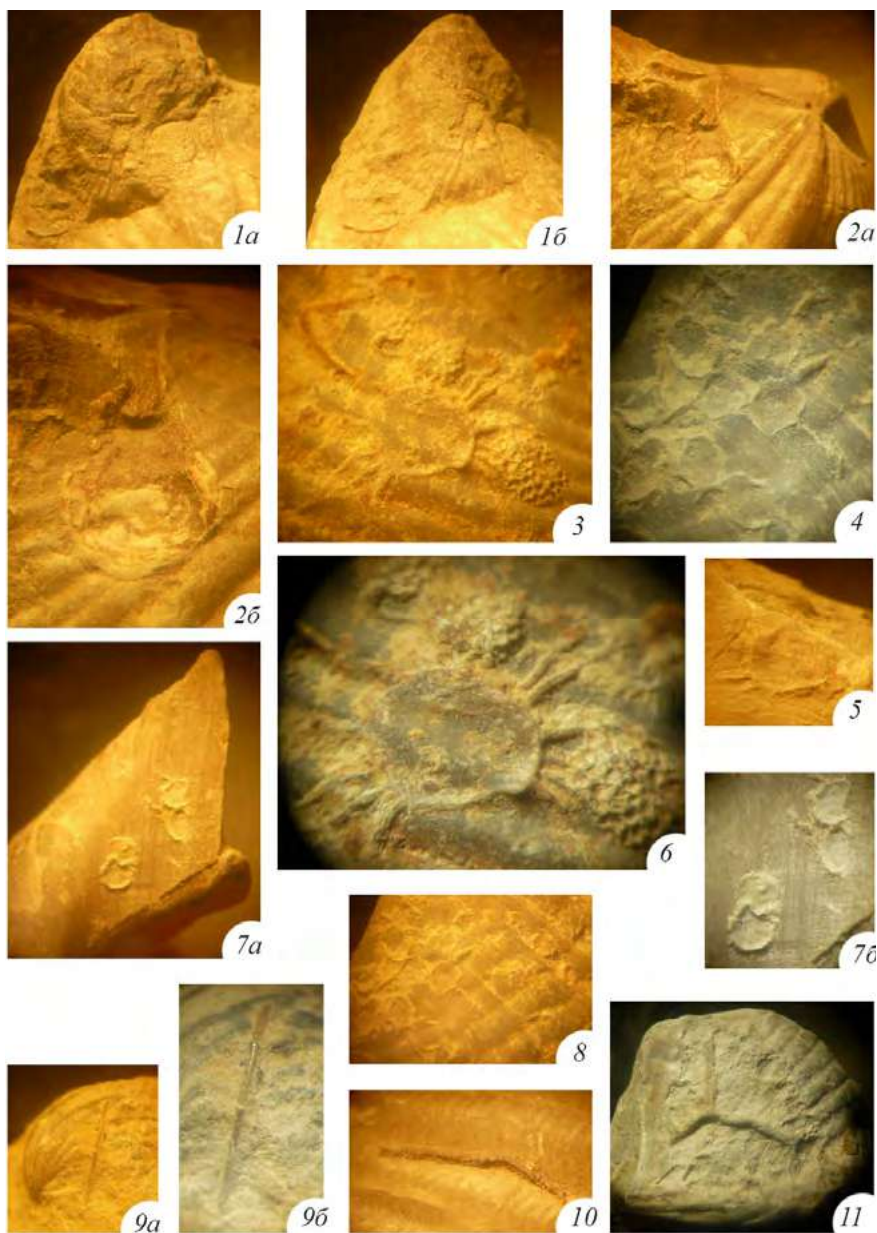


Рис. 55. Продуктиды (1-8) и проблематичные окаменелости (9-11) на раковинах спириферид *Licharewia rugulata* (Kutorga, 1842). Увеличено.

На семи раковинах (пяти брюшных створках и двух спинных створках) *Licharewia rugulata* были встречены очень своеобразные эпибионты (рис. 55, фиг. 1–8). В трёх случаях они были обнаружены у переднего края, в двух случаях – в средней части створки, один эпибионт был зафиксирован около макушки спинной створки. Кроме того, у одного образца они выявлены на арее спирифериды. Поселенцы представляют собой уплощённые субовальные структуры, иногда с немного приподнятыми краями, с характерными тончайшими линиями роста, от которых в разные стороны отходят иглы, прямые или немного изогнутые. Размер игл обычно меньше размера субовальных структур. Общий размер эпибионтов варьирует от 1,0 до 7,0 мм, но обычно составляет 1,0–1,1 мм. На двух образцах наблюдалось много подобных поселенцев – 11 и 25 экземпляров соответственно, и расположены они очень тесно, иногда касаясь друг друга, или немного перекрывая друг друга. Указанные обрастатели, на наш взгляд, представляют собой следы прикрепления молоди продуктид. Иглы, которые наблюдались у данных эпибионтов, полностью аналогичны иглам тех же продуктид *Aulosteges horrescens* (Verneuil, 1845). Кроме того, на вершине брюшной створки многих взрослых раковин *Aulosteges horrescens* наблюдались небольшие, сопоставимые по размеру и по форме с указанными эпибионтами, рубцы прирастания (рис. 61, фиг. а).

На брюшной створке одного экземпляра *Licharewia rugulata* в области макушки удалось обнаружить “суставчатое” прямолинейное образование, состоящее из трёх сегментов (рис. 56, фиг. 9). Длина его достигает 4,0 мм. По всей видимости, этот эпибионт представляет собой начальную стадию роста колонии мшанок.

В средней части брюшной створки одного экземпляра *Licharewia rugulata* было встречено ожелезненное образование длиной 4,0 мм, по всей видимости, представляющее собой внутреннее ядро полый трубки (рис. 56, фиг. 10). Данный экземпляр, по всей видимости, можно отнести к роду *Cornulites* Schlotheim, 1820. 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.

У одного экземпляра *Licharewia rugulata* в средней части боковых сторон спинной створки на поверхности частично вскрытого внутреннего ядра наблюдались необычные ветвящиеся структуры, достигающие в размере 7,0 мм (рис. 56, фиг. 11). Они сложены плотно прилегающими друг к другу мельчайшими песчинками кварца и являются более прочными, чем вмещающая порода. Возможно, что это не эпибионты, а следы жизнедеятельности каких-то организмов, возникшие в осадке, который заполнил раковину брахиоподы после её гибели.

На долю раковин спириферид, со следами крепления устриц, гастропод и проблематичных эпибионтов приходится около 2% от общего числа изученных брахиопод, что свидетельствует о редких случаях использования ими раковин в качестве субстрата, и, возможно, о редкости данных обрастателей.

5.3. Сверлящие организмы

Следы сверлений обнаружены нами на 9 раковинах *Licharewia rugulata* – на пяти брюшных створках и одной спинной створке, кроме того у трёх экземпляров сверления были выявлены на обеих створках (рис. 56). Этих цифры позволяют говорить о том, что сверлящие организмы предпочитали атаковать брюшные створки брахиопод.

В шести случаях сверления являются единичными – на пяти брюшных створках и на одной раковине наблюдается одно отверстие. У трёх экземпляров были обнаружены многочисленные отверстия – максимально до 29 на одной створке.

Если на одной створке расположены две перфорации, то они обычно располагались далеко друг от друга. Однако наблюдались и случаи, когда расстояние между отверстиями было очень небольшим (0,1–1 мм).

На брюшных створках одиночные следы сверления расположены всегда в средней части раковины. Если на раковинах наблюдаются многочисленные сверления, то они располагаются хаотически.

Одно крупное сквозное отверстие (перфорирующее не только створки, но и внутреннее ядро) наблюдалось у самого переднего края раковины (рис. 56, фиг. 9).

Следы сверлений вертикальные, неглубокие, не сужающиеся по мере углубления, довольно крупные. Одиночные, хорошо оформленные сверления имеют следующие размеры – 1,3; 1,4; 1,5; 2,0 и 2,2 мм. Размеры отверстий, которые были встречены группами, в целом меньше. Они варьируют от 0,4 до 1,6 мм.

Необычное сквозное отверстие, которое наблюдалось у одного экземпляра вблизи переднего края, имеет размеры 7,0 мм на спинной створке и 9 мм на брюшной створке (рис. 56, фиг. 9).

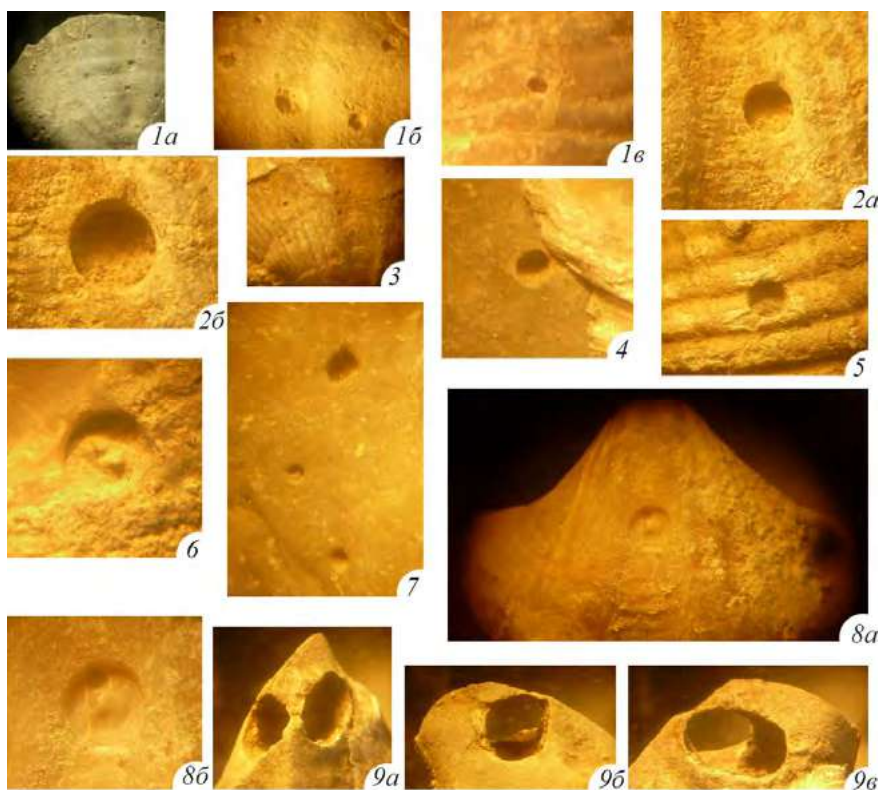


Рис. 56. Следы жизнедеятельности сверильщиков на раковинах спириферид *Licharewia rugulata* (Kutorga, 1842). Пермская система, средний отдел, нижнеказанский подъярус, байтуганские слои; окрестности села Байтуган, Камышлинский район, северо-восток Самарской области. Увеличено.

Из обнаруженных отверстий подавляющее большинство является сквозными и лишь одно поверхностным (неполным). В подавляющем большинстве случаев сверления представлены круглыми (иногда идеально) в плане выемками. Некоторые являются в разной степени овальными.

Следы сверлений можно поделить на три группы – относительно мелкие многочисленные, крупные одиночные и аномально крупное, перфорирующее не только створки, но и внутреннее ядро. По всей видимости, их природа различна.

Как уже отмечалось ранее, в литературе имеются свидетельства того, что ископаемые брахиоподы подвергались нападению брюхоногих моллюсков. С очень высокой степенью вероятности можно сказать, что обнаруженные нами крупные круглые отверстия оставили именно хищные гастроподы. Выяснить их точную систематическую принадлежность по имеющемуся материалу пока затруднительно. Похожие сверления были описаны на раковинах *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826) из датского яруса Горного Крыма [25, 26], на которых они были, по всей видимости, выполнены брюхоногими моллюсками рода *Natica*. Многочисленные более мелкие перфорации, возможно, оставлены другими организмами.

Нападение хищных гастропод на изученных спириферид позволяет сделать вывод о том, что в подавляющем большинстве случаев оно происходило при жизни последних.

Единственное незаконченное отверстие свидетельствует о том, что хищника, вероятно, кто-то спугнул. Тем не менее, несквозные сверления потенциально могли возникать и после гибели спириферид и являются следами ошибочных атак на уже пустые раковины.

На долю повреждённых сверлильщиками раковин приходится лишь 0,6% от общего числа изученных спириферид, что значительно ниже средних показателей частоты исверливания раковин пермских брахиопод, которая по данным [113] составляет 2%. Полученная цифра свидетельствует о крайней редкости использования гастроподами (или другими сверлильщиками) раковин

Licharewia rugulata в качестве пищи. Полученные данные вновь подтверждают выводы о том, что в биотических отношениях современные (и, по всей видимости, и ископаемые) брахиоподы играют преимущественно пассивную и в большинстве случаев незначительную роль и не представляют собой ценный пищевой продукт, компенсирующий ту энергию, которая требовалась для того, чтобы просверлить их раковину [34].

В раннеказанское время на территории Волжско–Камского края существовало мелководное море с нормальной солёностью, отвечавшее наибольшему расширению казанского морского бассейна и наиболее благоприятным для обитания организмов условиям. Среди донных организмов в литературе указываются фораминиферы, остракоды, четырёхлучевые кораллы, конулярии, мшанки, брахиоподы, криноидеи и водоросли. О благоприятных условиях говорят не только многочисленность и разнообразие организмов, но и крупный размер брахиопод. Тем не менее, полученные данные свидетельствуют о редкости хищных гастропод в палеобиоценозах.

6. Эпибионты и следы жизнедеятельности сверлящих организмов на раковинах продуктид *Aulosteges horrescens* (Verneuil, 1845) из байтуганских слоёв нижнеказанского подъяруса (средняя пермь) окрестностей села Байтуган (северо–восток Самарской области)

Материалом для данного исследования послужила коллекция продуктид *Aulosteges horrescens* (Verneuil, 1845) (определение И.А. Гречишниковой), насчитывающая 459 экземпляров и находящаяся на хранении на кафедре палеонтологии и региональной геологии МГРИ. Коллекция была собрана сотрудниками Палеонтологического Бюро в карьере, расположенном в 1,5 км к югу от с. Байтуган в Камышлинском районе (северо–восток Самарской области). Материал происходит из байтуганских слоёв нижнеказанского подъяруса средней перми. В подавляющем большинстве случаев брахиоподы представлены целыми раковинами довольно хорошей сохранности.

Изученные нами продуктиды рода *Aulosteges* Helmersen, 1847 относятся к семейству *Aulostegidae* Muir–Wood et Cooper, 1960.

Род *Aulosteges* объединяет раковины с выпуклой брюшной и неравномерно вогнутой (висцеральный диск плоский) спинной створками. Арея присутствует в одной или обеих створках. Скульптура представлена иглами различных типов. Зубы в брюшной створке отсутствуют, в спинной створке развиты трехлопастной кардинальный отросток, септа и ветвистые отпечатки аддукторов [29].

Род объединяет порядка 13 видов, характерных для пермских отложений Русской плиты, Приуралья, Урала, Китая, Японии, Австралии, Пакистана, Таиланда, США.

Вид *Aulosteges horrescens* характеризуется раковинами овально-го или близкого к прямоугольному очертания (рис. 57). Арея брюшной створки низкая, почти линейная, макушка значительно загнутая. Иглы различной густоты на удлиненных бугорках. На брюшной створке по бокам развиты редкие продольные морщины [29].



Рис. 57. Продуктиды *Aulosteges horrescens* (Verneuil, 1845) из изученной коллекции. Вид со стороны брюшной створки. Пермская система, средний отдел, нижнеказанский подъярус, байтуганские слои; окрестности села Байтуган, Камышлинский район, северо-восток Самарской области. Длина масштабной линейки 3 см.

Вид *Aulosteges horrescens* известен из казанского яруса Русской плиты, Приуралья, Урала, Индии, Пакистана и ряда других регионов.

6.1. Мшанки

При детальном анализе имеющихся материалов на 156 экземплярах *Aulosteges horrescens* были найдены мшанки (рис. 58–60).

Среди мшанок нами были выявлены не менее шести различных морфотипов. Не вызывает сомнений то, что их больше.

Нами наблюдались массивные обрастающие корковые колонии, прикрепляющиеся к субстрату всей нижней поверхностью и повторяющие форму обрастаемого субстрата, реже ветвистые колонии. По литературным данным в рассматриваемых отложениях присутствуют мшанки *Rectifenestella* sp., *Rhombotrypella* sp. и *Fenestella* sp.

Детальный количественный анализ изученного материала показал следующее. У 27,6% экземпляров мшанки были обнаружены на брюшных створках на самых различных участках их по-

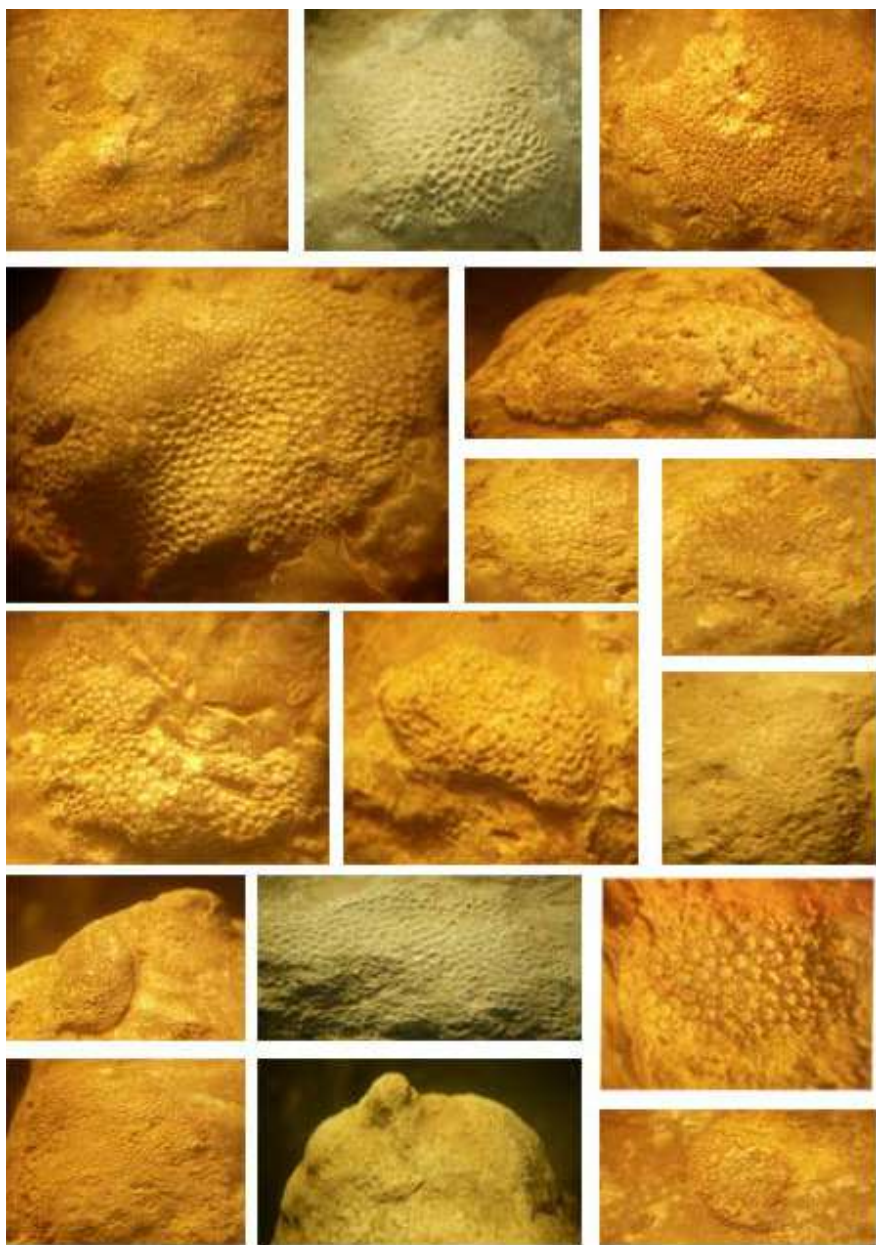


Рис. 58. Мшанки на раковинах продуктид *Aulosteges horrescens* (Verneuil, 1845). Увеличено.

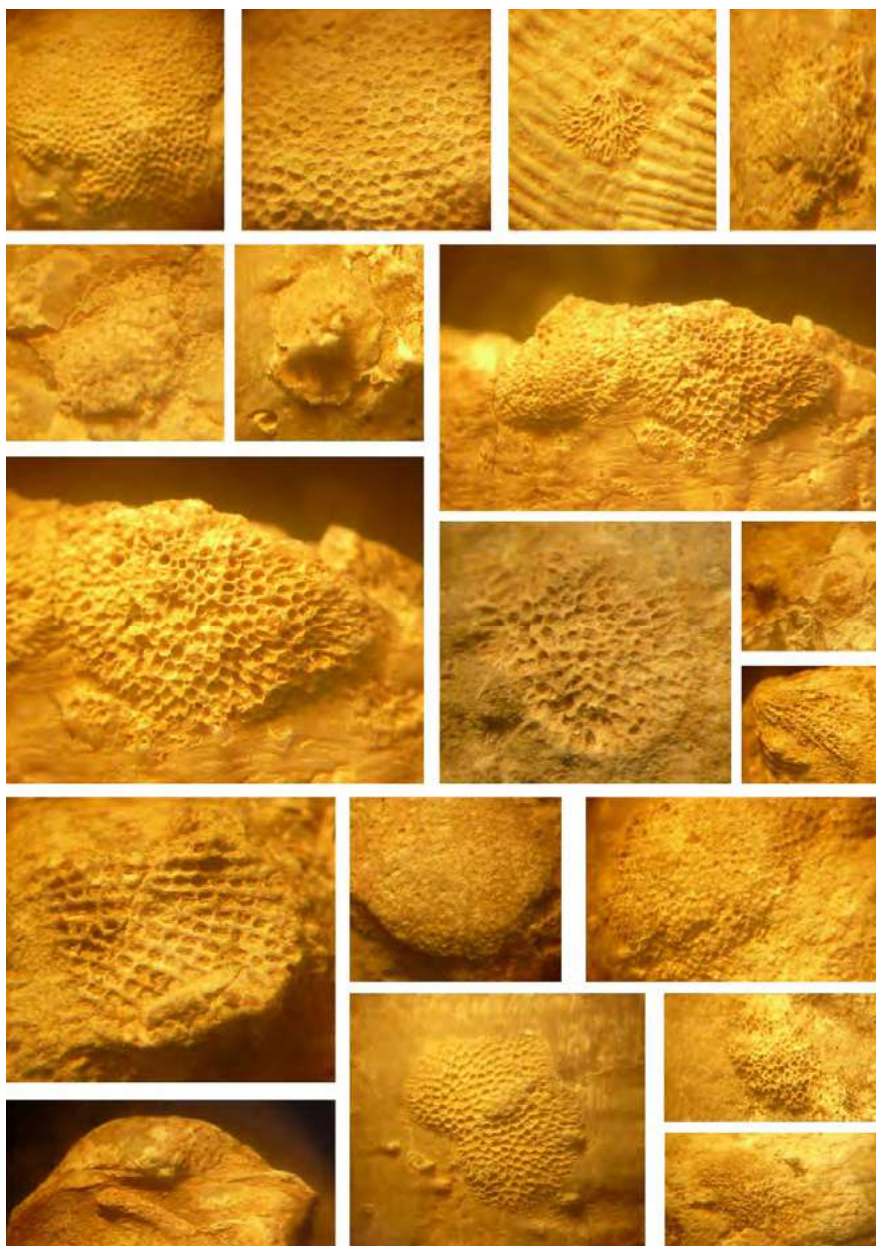


Рис. 59. Мшанки на раковинах продуктид *Aulosteges horrescens* (Verneuil, 1845). Увеличено.



Рис. 60. Мшанки на раковинах продуктид *Aulosteges horrescens* (Verneuil, 1845). Увеличено.

верхности. Общее число колоний на одной створке может достигать 17. У 21,3% экземпляров мшанки наблюдались только вблизи переднего края брюшных створок и часто были отчётливо ограничены комиссурой. У 17,3% мшанки выявлены в средней части брюшных створок. У 16,5% колонии встречены вблизи боковых краёв брюшных створок. У 7,9% мшанки зафиксированы на макушке брюшных створок или в непосредственной близости от неё. У 5,5% они наблюдались в самых различных участках брюшных створок, а на спинных створках лишь на макушке или в непосредственной близости от неё. У 3,9% эпибионты были отмечены на макушке спинных створок или в непосредственной близости от неё. Таким образом, подавляющее число мшанок предпочитало селиться на брюшных створках брахиопод. На спинных створках обнаружено лишь 9,4% колоний. Это выглядит вполне естественным, так как продуктыды располагались на грунте на плоской спинной створке.

Наиболее яркая выявленная закономерность заключается в приуроченности большинства колоний мшанок (82,7%) к различным участкам комиссуры.

Размеры колоний мшанок варьируют от 0,3 мм до 27,0 мм, но обычно составляют 2,0–7,0 мм. Самая крупная колония, достигающая в длину 27,0 мм, занимает почти всю левую сторону брюшной створки одного экземпляра.

Поселение мшанок на изученных продуктидах в большинстве случаев было прижизненным. Об этом свидетельствует расположение подавляющего большинства мшанок в непосредственной близости от комиссуры, позволявшее им получать из входящего потока воды часть пищи брахиопод.

Наличие мшанок в средней части брюшных створок, скорее всего также свидетельствует о прижизненном прикреплении.

Обнаружение в редких случаях мшанок на обеих створках может свидетельствовать как о прижизненном, так и о посмертном прикреплении эпибионтов.

На долю обросших мшанками раковин приходится 34% от общего числа изученных брахиопод, что свидетельствует о мас-

штабном процессе использования мшанками их раковин в качестве субстрата. Это, в свою очередь говорит об обилии самих мшанок в палеобиоценозах.

6.2. Прочие эпибионты

На восьми экземплярах (шесть брюшных створок и две спинные створки) *Aulosteges horrescens* были обнаружены эпибионты, аналогичные выявленному у *Licharewia rugulata* и представляющие собой уплощённые субовальные структуры иногда с немного приподнятыми краями, с характерными тончайшими линиями роста, от которых в разные стороны отходят прямые или немного изогнутые иглы (рис. 61, фиг. б–к). Размер игл обычно меньше размера субовальных структур. Лишь в одном случае длина иглы больше. На каждом образце находится по одному эпибионту. На брюшных створках они в равных пропорциях распределены в районе переднего края и вблизи бокового края примерно в средней части створок. На спинных створках эпибионты находятся только вблизи макушек.

Размер данных эпибионтов варьирует от 1,2 до 5,0 мм, но обычно составляет 1,6–4,0 мм.

Как уже было отмечено, указанные обрастатели, на наш взгляд, представляют собой следы прикрепления молодёжи продуктид. Иглы, которые наблюдались у эпибионтов, полностью аналогичны иглам тех же *Aulosteges horrescens*. Кроме того, на вершине брюшной створки многих взрослых раковин *Aulosteges horrescens* наблюдались небольшие, сопоставимые по размеру и по форме с указанными эпибионтами, рубцы прирастания (рис. 61, фиг. а).

Колпачковидные раковины обрастателей обнаружены нами на 2 брюшных створках *Aulosteges horrescens* (рис. 61, фиг. л–н). На каждом образце наблюдается только один колпачковидный эпибионт.

Данные окаменелости были предварительно определены нами как гастроподы *Lepetopsis golowkinskyi* Netschajew, 1894. Как уже было отмечено ранее, они широко распространены в отложениях казанского яруса рассматриваемого региона (рис. 53).

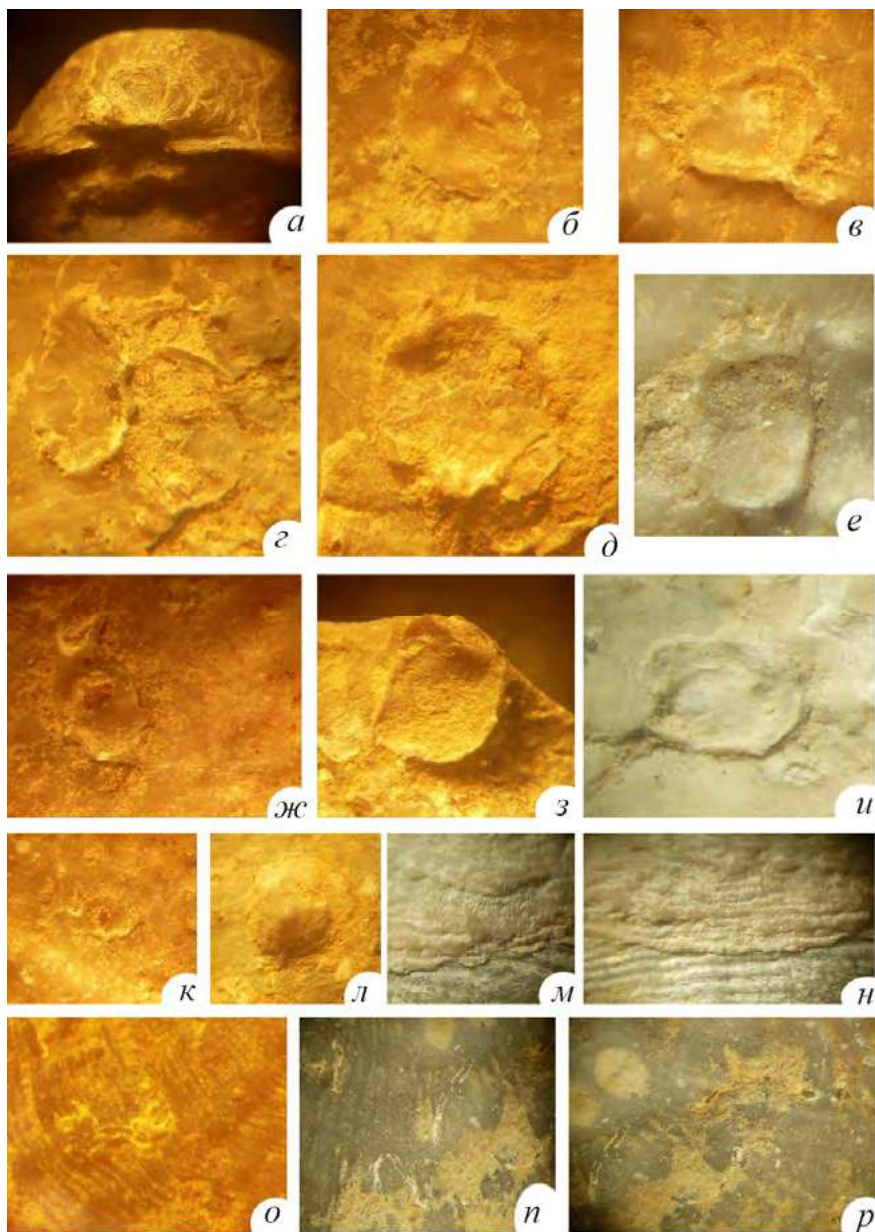


Рис. 61. Рубец прирастания (а), продуктиды (б-к), *Lepetopsis golowkinskyi* Netschajew, 1894 (л-н) и микроконхиды (о-р) на раковинах продуктид *Aulosteges horrescens* (Verneuil, 1845). Увеличено.

На одной раковине продуктиды *Lepetopsis golowkinskyi* обнаружен в задней трети створки почти по центру. На другом образце эпibiонт найден в центральной части раковины у её правого края.

Размеры раковин *Lepetopsis golowkinskyi* составляют 3,5 мм и 12,5 мм соответственно. Крупный экземпляр гастроподы почти наполовину разрушен. На его поверхности наблюдались концентрические пластины нарастания шириной 0,1–0,3 мм. На её участках с частично разрушенной поверхностью наблюдалась тончайшая радиальная струйчатость (рис. 61, фиг. м–н).

На одной спинной створке *Aulosteges horrescens* на различных участках удалось обнаружить многочисленные в различной степени изогнутые трубки микроконхид белого или, реже, оранжевого цвета, длиной от 0,2 мм до 1,5 мм (рис. 61, фиг. о–р). Диаметр наиболее крупных трубок чуть менее 0,1 мм, однако, наблюдаются и трубки, диаметр которых примерно в пять–шесть раз меньше.

Начальная часть трубок закручена в довольно плотную крошечную спираль (рис. 61, фиг. о). Трубки прирастают к поверхности раковины брахиоподы всей нижней поверхностью. Иногда сами трубки участками прикрепляются друг к другу.

Наблюдались частично вскрытые полые трубки – пустые или заполненные породой. Насколько можно судить, трубки характеризуются гладкой наружной поверхностью.

На долю раковин продуктид со следами сверлящих организмов, продуктид, гастропод и микроконхид приходится лишь около 5,8% от общего числа изученных брахиопод, что свидетельствует о редких случаях использования ими раковин в качестве субстрата или пищи, и, возможно, о редкости некоторых из обрастателей.

6.3. Сверлящие организмы

Следы жизнедеятельности сверлильщиков обнаружены нами на 16 раковинах *Aulosteges horrescens* (рис. 62). Всего перфораций обнаружено 31. У 14 экземпляров сверления выявлены только на

брюшных створках. У двух экземпляров они наблюдались как на брюшных, так и на спинных створках. Эти цифры позволяют уверенно говорить о том, что сверлящие организмы предпочитали атаковать брюшные створки *Aulosteges horrescens*.

Число сверлений на раковинах различно. У шести экземпляров наблюдалось по одному отверстию. Столько же образцов характеризуется двумя отверстиями. Три сверления выявлены на трёх раковинах продуктид. На одном образце удалось обнаружить четыре сверления.

Если на одной створке расположены две или более перфораций, то они обычно располагались достаточно далеко друг от друга. Однако наблюдались и случаи, когда расстояние между отверстиями было очень небольшим (0,4 мм).

На брюшных створках у большинства экземпляров (девять раковин) сверления отчётливо приурочены к области макушки. Кроме того, они наблюдались также в средней части створки (семь раковин) и у переднего края (шесть раковин), где они могут располагаться по центру или быть смещены к краю. На двух спинных створках отверстия наблюдались только в области макушки.

Следы сверлений хорошо оформленные, вертикальные, неглубокие, не сужающиеся по мере углубления, довольно крупные. Их размеры варьируют от 0,9 мм до 2,6 мм, но обычно составляют 1,3–2,0 мм. Наиболее часто встречались отверстия диаметром 2,0 мм.

Большинство перфораций (24), судя по имеющейся сохранности, являются поверхностными (неполными), иногда крайне неглубокими. И лишь пять отверстий являются отчётливо сквозными.

В подавляющем большинстве случаев сверления представлены круглыми (иногда идеально) в плане выемками. Лишь шесть отверстий являются в разной степени овальными.

С высокой степенью вероятности можно сказать, что обнаруженные нами крупные круглые отверстия оставили именно хищные гастроподы. Выяснить их точную систематическую при-

надлежность по имеющемуся материалу пока затруднительно. Похожие сверления, как уже отмечалось ранее, были описаны на раковинах *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826) из датского яруса Горного Крыма [25, 26], на которых они были, по всей видимости, выполнены брюхоногими моллюсками рода *Natica*.

Нападение хищных гастропод на изученных продуктид позволяет сделать логичный вывод о том, что в подавляющем большинстве случаев оно происходило при жизни последних. Об этом же говорит и характер расположения отверстий на раковинах брахиопод.

Незаконченные отверстия могут свидетельствовать о том, что хищников, вероятно, кто-то спугнул. Тем не менее, несквозные сверления потенциально могли возникать и после гибели продуктид и являются следами ошибочных атак на уже пустые раковины.

На долю повреждённых сверлильщиками раковин приходится лишь 3,5% от общего числа изученных продуктид, что немного больше средних показателей частоты исверливания раковин пермских брахиопод, которая по данным [113] составляет 2%. Полученная цифра свидетельствует о крайней редкости использования гастроподами (или другими сверлильщиками) раковин *Aulosteges horrescens* в качестве пищи.

7. Эпибионты и следы жизнедеятельности сверлящих организмов на раковинах краниид *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826) и *Danocrania polonica* (Rosenkrantz, 1964) из датского яруса Горного Крыма

Отложения датского яруса Горного Крыма содержат богатую и разнообразную ассоциацию ископаемых остатков, которые вот уже много лет привлекают самое пристальное внимание специалистов–палеонтологов. В общем комплексе окаменелостей важной группой являются брахиоподы отряда Craniida, монографически описанные в ряде работ [9, 11, 37, 83, 90, 104].

Переизучение коллекционного материала позволило обнаружить на поверхности раковин краниид данного региона новые свидетельства поселения эпибионтов, а также следы жизнедеятельности сверлящих организмов.

Материалом для настоящей работы послужила коллекция краниид, собранная студентами и преподавателями МГРИ за последние годы в ходе проведения учебной геологической практики в Горном Крыму, в восточной части Бахчисарайского района и частично уже исследованная [25, 26]. Коллекция насчитывает 115 экземпляров (90 брюшных створок и 25 спинных створок), обнаруженных в отложениях салачикской свиты [87].

Датские отложения, в которых встречены кранииды, представлены белыми, светло–серыми и желтовато–серыми мшанковыми, криноидно–мшанковыми и серпуловыми известняками, неяснослоистыми, органогенно–обломочными, с детритом скелетных остатков различных организмов. Данные отложения относятся к пачкам №№ III и IV [16]. Точную стратиграфическую приуроченность к разрезу датских известняков изученных нами краниид установить невозможно, так как их сборы были не послойными и часто случайными. Большая коллекция краниид, собранная ранее, была передана в своё время В.Н. Комаровым для изучения в МГУ и составной частью легла в основу интересной публикации [90].

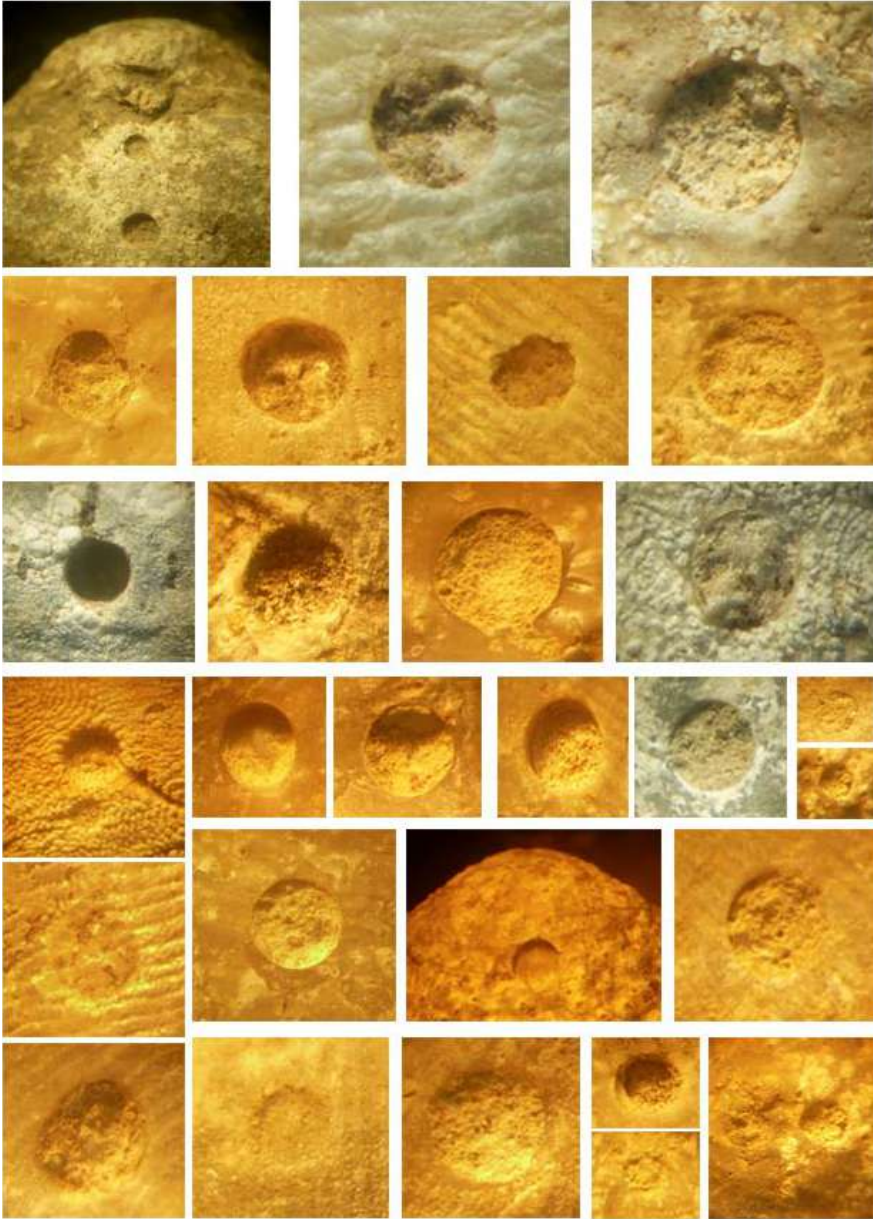


Рис. 62. Следы жизнедеятельности сверлильщиков на раковинах продуктид *Aulosteges horrescens* (Verneuil, 1845). Увеличено.

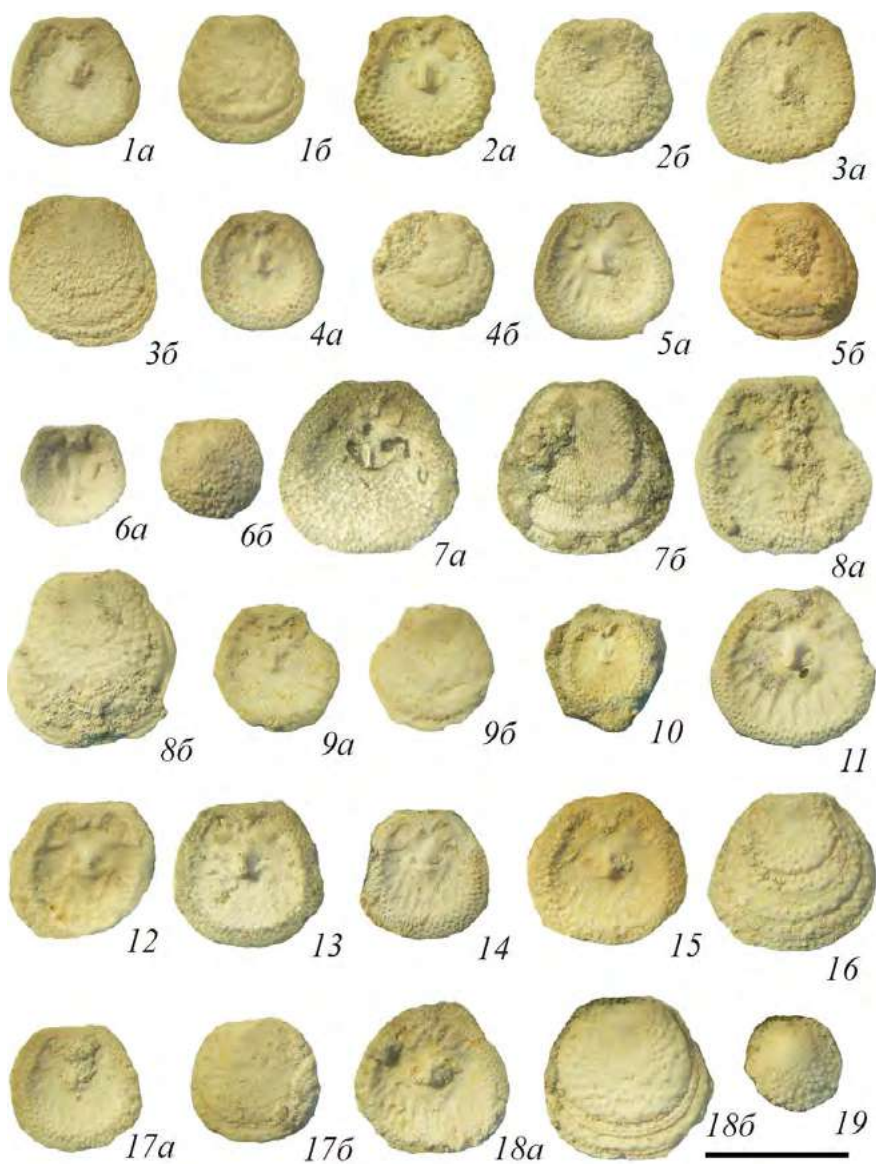


Рис. 63. *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826) из изученной коллекции. Юго-Западный Крым, восточная часть Бахчисарайского района; палеоцен, датский ярус. Длина масштабной линейки 1 см.

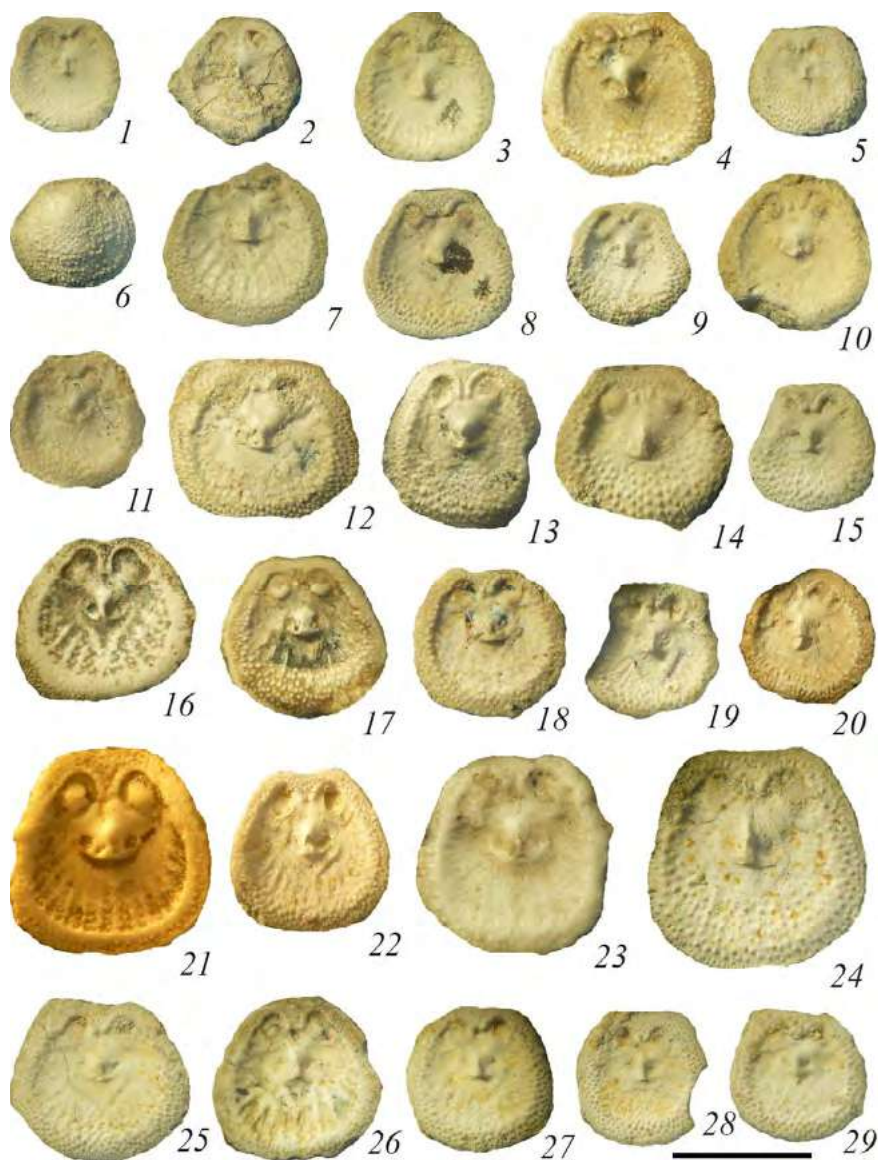


Рис. 64. *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826) из изученной коллекции. Юго-Западный Крым, восточная часть Бахчисарайского района; палеоцен, датский ярус. Длина масштабной линейки 1 см.

Поселенцы обнаружены лишь на 4,3% изученных створок, что свидетельствует о редкости использования эпибионтами раковин краниид в качестве пищи или субстрата.

Исследованный материал хранится в геолого–палеонтологическом музее МГРИ под №№ 3/345–349.

К семейству Craniidae Menke, 1828 относят брахиоподы, имеющие известковую пористую раковину. Многие представители цементируются к субстрату всей поверхностью или частью брюшной створки. Во взрослом состоянии они лишены ноги. Раковины округло–квадратные или округлые с конической спинной створкой и уплощённой брюшной створкой. Последняя может принимать форму предмета, к которому она прикрепляется. Задний край раковины часто прямой. Поверхность раковины может быть гладкой, иметь шипы, радиальные рёбра, струйчатость.

Внутренний край обеих створок часто уплощён. Раковина состоит из двух слоёв – первичного, представленного игольчатым кальцитом, и вторичного пластинчатого слоя. Представители отряда известны с раннего ордовика до настоящего времени.

Кроме родов *Crania* и *Cranicus*, доживших до наших дней и насчитывающих не менее 15 видов, в семейство Craniidae включают от 11 до 14 ископаемых родов, известных из палеозойских, мезозойских и кайнозойских отложений Европы, Азии, Австралии и Северной Америки [35].

Кранииды относятся к прирастающему экологическому типу. Они характеризуются адаптацией к малому размерному классу субстрата и несут незначительных размеров рубцы прирастания в примакушечной части брюшной створки. Кранииды имеют относительно толстую, уплощённую брюшную створку с утолщённой примакушечной частью. Именно макушкой этой створки кранииды и прикреплялись к субстрату. На поверхности многих брюшных створок отчётливо развиты бугорки, рёбрышки, которые сохранились в неискажённом виде, что было бы невозможно при полном прирастании брюшной створки к субстрату. Спинная створка краниид выпуклая, тоньше брюшной створки и легче по весу. Скульптура поверхности выражена слабо, иногда она совсем гладкая.

След от прирастания у краниид, как правило, плоский и почти ровный, находится на макушке и около неё, нередко он шероховатый от следов песчинок, на которых раковина лежала. В коллекции, изученной В.А. Зелинской [37] и насчитывающей 83 экземпляра нет ни одного образца, прикреплённого к гальке, к обломкам раковин или другим предметам, нет раковин со следами прирастания в виде отпечатков других предметов, кроме песчинок и известкового ила. Это касается и экземпляров, найденных в отложениях, переполненных раковинами моллюсков и других организмов. Следовательно, в криноидно–мшанковых биогермах, где селились кранииды, а также в других местах с песчано–известковым дном они прирастали в основном к уплотнённому песчаному дну на юных стадиях развития. По мере роста держаться за это же дно им помогали выросты в виде бугорков или рёбрышек. Косвенным подтверждением прирастания раковин краниид не всей брюшной створкой к субстрату, может быть единообразие их очертаний и в основном выдержанная двусторонняя симметрия. При жёстком прикреплении всей створки в процессе роста её, несомненно, пришлось бы наткнуться на посторонние предметы, что отразилось бы на её форме.

Кранииды питаются взвесью из толщи воды и относятся к сестонофагам. По механизму извлечения взвешенных частиц брахиоподы являются седиментаторами, активно создающими поток воды в мантийной полости. Вопрос о том, какие компоненты сестона усваиваются брахиоподами, решён пока ещё не полностью. Очевидно, однако, что они осаждают из толщи воды самые тонкие частицы взвеси.

Среди краниид нами определён род *Danocrania* Rosenkrantz, 1964.

Представители данного рода характеризуются следующим диагнозом [90] – раковины непостоянных размеров и очертаний, близкие к изометричным, с развитой псевдоинтерареей. Прикрепление брюшной створкой точечное в примакушечной части. Скульптура свободной поверхности в виде струйчатости, а также уплощённых, неоднократно дихотомирующих рёбрышек, изгиба-

ющихся к заднему краю, бугорков, шипов, которые наблюдаются совместно или раздельно. Расположение бугорков и шипов – от беспорядочного до закономерного (радиального или шахматного).

Брюшная створка плоская, вогнутая, или слабовыпуклая. С окаймляющими образованиями в виде лимба с краевым выступом в задней части. Лимб орнаментирован, ограничен гребнем или плавно переходит на внутренний диск. Отпечатки задних аддукторов расположены на платформах по обе стороны от выступа лимба. Спереди от выступа лимба – приподнятая площадка, переходящая в хорошо выраженный ростеллюм, несущий отпечатки передних аддукторов и внутренних косых мускулов. Площадки всех мускулов обособлены. Спинная створка коническая с почти нависающей макушкой, сдвинутой к заднему краю. Задний склон створки вогнутый, передний – более протяжённый, выпуклый. Отпечатки задних аддукторов расположены по обе стороны от краевого выступа лимба на платформах. Срединная септа прослеживается от заднего края, но хорошо развита лишь в передней части, заканчивается стреловидно, небольшими гребнями связана с обособленными платформами передних аддукторов, относительно которых смещена вперёд.

Род *Danocrania* насчитывает не менее 9 видов из сеноманского, маастрихтского и датского ярусов России (Крым), Австрии, Австралии, Бельгии, Болгарии, Великобритании, Германии, Дании, Нидерландов, Польши, Украины и Южной Швеции.

Среди краниид со следами эпибионтов и сверлильщиков нами определены *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826) (рис. 63, 64) и *Danocrania polonica* Rosenkrantz, 1964.

Следы сверлений на раковинах *Danocrania tuberculata* были известны и ранее (рис. 65). Нам следы сверлений удалось выявить на трёх экземплярах *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826) – на одной брюшной створке (№ 3/345, длина 9,0 мм) и двух спинных створках (№ 3/346, длина 10,0 мм; № 3/347, длина 10,0 мм) (рис. 66).

Расположение сверлений различно. На брюшной створке (длина 9,0 мм) след от сверления располагается строго в плоскости симметрии в её центральной части. У одной спинной створки

(длина 10,0 мм) сверление наблюдается строго в плоскости симметрии и немного приближено от центра в сторону заднего края. На другой спинной створке (длина 10,0 мм) след от сверления немного смещён от центральной части створки в сторону переднего края и немного сдвинут от плоскости симметрии в сторону.



Рис. 65. Следы сверлений на раковинах *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826) (ammonit.ru).

Следы сверлений являются абсолютно идентичными (что, безусловно, свидетельствует об их одинаковой природе). Они единичные, почти идеально круглые в плане, вертикальные, довольно крупные (диаметром 0,75–0,8 мм), немного сужающиеся по мере углубления, сквозные.

Строение раковин и способ прикрепления к субстрату свидетельствуют об обитании краниид в тёплом море с нормальной солёностью, глубиной порядка 50 м, чистой прозрачной и хорошо аэрируемой водой и твёрдым песчано–известковистым дном. Кранииды “заселяли более глубокие и тихие участки”, [37, с. 44] прирастая к уплотнённому дну.

В биотических отношениях брахиоподы, как уже было отмечено ранее, играют преимущественно пассивную и в большинстве случаев незначительную роль. Очевидный вред современным брахиоподам наносят животные, поселяющиеся на их раковинах.

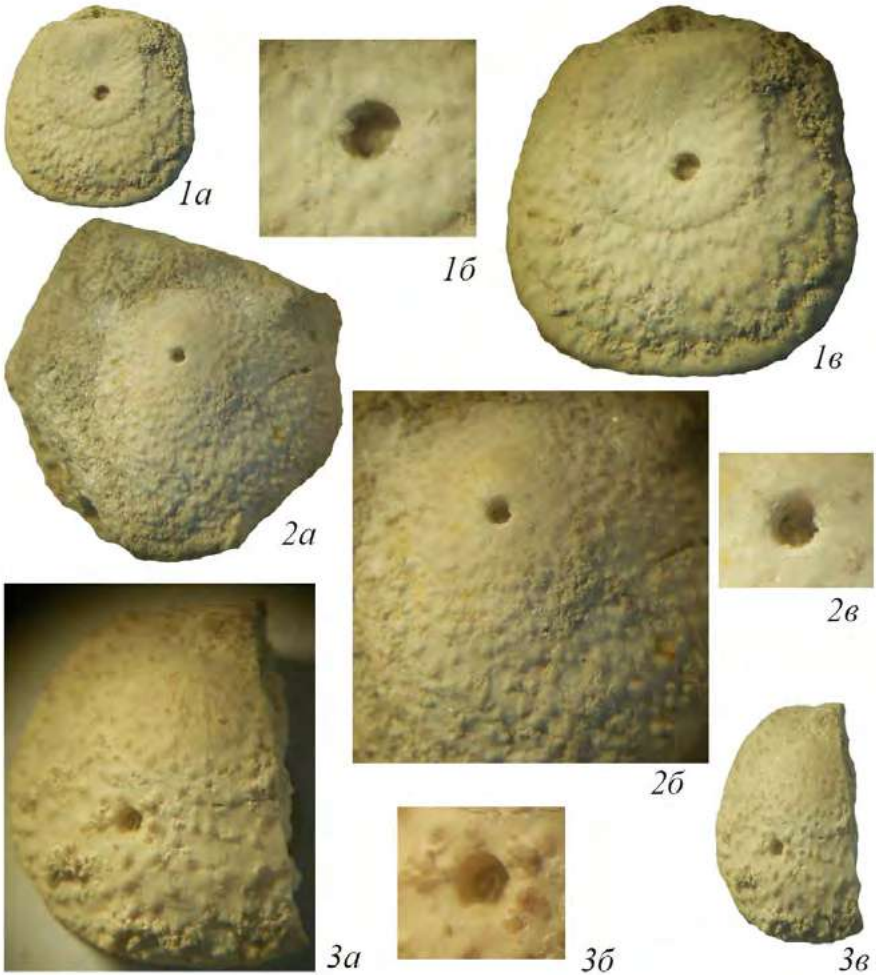


Рис. 66. Следы сверлений на раковинах *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826): 1а-в, брюшная створка № 3/345, 1а - длина 9,0 мм, 1б-в - увеличено; 2а-в, спинная створка № 3/346, 2а - длина 10,0 мм, 2б-в - увеличено; 3а-в, спинная створка № 3/347, 3а-б - увеличено, 3в - длина 10,0 мм; Юго-Западный Крым, восточная часть Бахчисарайского района; палеоцен, датский ярус. Увеличено.

Это фораминиферы, губки, гидроиды, полихеты, мшанки и асцидии, которые если не разрушают раковину, то утяжеляют её и мешают захлопыванию створок и иногда полностью замуровывают раковину [34]. На ископаемых брахиоподах поселялись другие брахиоподы, черви, губки, кораллы, цистоидеи, мшанки, баланусы и другие организмы. Сопутствующей фауной для подавляющего большинства брахиопод является эпифауна – прикрепленные бентосные организмы, имеющие жизненные требования, сходные с брахиоподами, главным образом в отношении твёрдого субстрата, взвеси и подвижности воды. Брахиоподы, по-видимому, довольно независимы в отношении соседствующих форм бентоса, поскольку не связаны с ними ничем, кроме конкуренции за пространство на поверхности субстрата [34].

В настоящее время различные моллюски часто подвергаются нападению хищных гастропод (рис. 67). В литературе, как уже было указано ранее, имеются свидетельства того, что и ископаемые брахиоподы подвергались нападению брюхоногих моллюсков – “плотоядные гастроподы просверливали их раковины, оставляя в них круглые отверстия” [59, с. 153]. С очень высокой степенью вероятности можно считать, что обнаруженные нами отверстия оставили именно хищные гастроподы. Из датских отложений Горного Крыма, помимо краниид, указывается обильный комплекс ископаемых организмов – замковые брахиоподы (*Erymnaria*, *Terebratula*, *Neoliothyrida*, *Chatwinothyra*, *Terebratulina*, *Meonia* и *Argyrotheca*) [37], мелкие фораминиферы, губки, одиночные и колониальные кораллы, серпулы, остракоды, крабы, толстостенные двустворки (*Glycymeris* sp., *Barbatia* cf. *faxensis* Ravn., *Crassatella subplana* Ravn., *Limopsis obesa* Ravn., *Emarginula coralliarum* Lindgr., *Delphinula depressa* Ravn.) [27], скафоподы, наutilusы, мшанки, морские ежи, криноидеи, водоросли. Упомянутся в этом комплексе и гастроподы – *Turritella vialovi* Gorbach, *Companile* sp., *Pleurotomaria* sp. [27].

В А. Зелинская [37], ссылаясь на [27], отмечает, что в датских породах среди гастропод “есть хищники – натики и церитиумы. Это ими просверлены небольшие круглые отверстия в раковинах

краний и теребратулин” [37, с. 44]. Следует, тем не менее, отметить, что на самом деле в [27] никаких упоминаний о находках натик и церитиумов в датских породах нет. Однако именно хищные *Natica* в первую очередь и могли потенциально сделать эти отверстия (все церитиумы, судя по последним литературным данным, представляют собой исключительно растительноядные формы и питаются диатомовыми водорослями и растительным детритом).

Нападение хищных гастропод на краниид, безусловно, происходили при жизни последних. Следы сверлений на двух спинных створках выглядят естественно, так как данокрании, как уже было отмечено, характеризуются прикреплением брюшной створкой в примакушечной части, при котором спинная створка обращена вверх и в первую очередь была объектом атак хищников.



Рис. 67. Следы сверлений современных хищных гастропод на раковинах моллюсков (livejournal.com).

Находка сверления на брюшной створке также не должно вызывать удивления. Точечное прикрепление не могло быть очень прочным. Если под влиянием каких-то факторов (биотических или абиотических) раковина оказывалась оторванной от субстрата или просто перевёрнутой, нападению могла подвергнуться и обращённая в сторону от грунта брюшная створка.

Поселение мшанок на раковинах брахиопод рода *Danocrania* были известны и ранее (рис. 68).

Нами мшанки были обнаружены на одной брюшной створке *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826) (№ 3/348, длина 10,0 мм) и на одной брюшной створке *Danocrania polonica* Rosenkrantz, 1964 (№ 3/349, длина 15,5 мм) (рис. 69).

Расположение колоний мшанок различно. У *Danocrania tuberculata* колония длиной 3 мм наблюдается в центральной части створки вдали от комиссуры. У *Danocrania polonica* колония длиной 3,9 мм инкрустирует заднюю часть створки с края от макушки, располагаясь, таким образом, недалеко от комиссуры. Мшанки явно относятся к разным таксонам.



Рис. 68. Мшанки на раковинах краниид: а - на брюшной створке *Crania* sp. (studfile.net); б - на брюшной створке *Crania craniolaris* (Linnaeus) [104].

Обе колонии обрастающие, массивные, прикрепляющиеся к створке всей нижней поверхностью.

В любом случае наблюдаемые очень маленькие размеры колоний мшанок свидетельствуют о том, что просуществовали они совсем недолго.

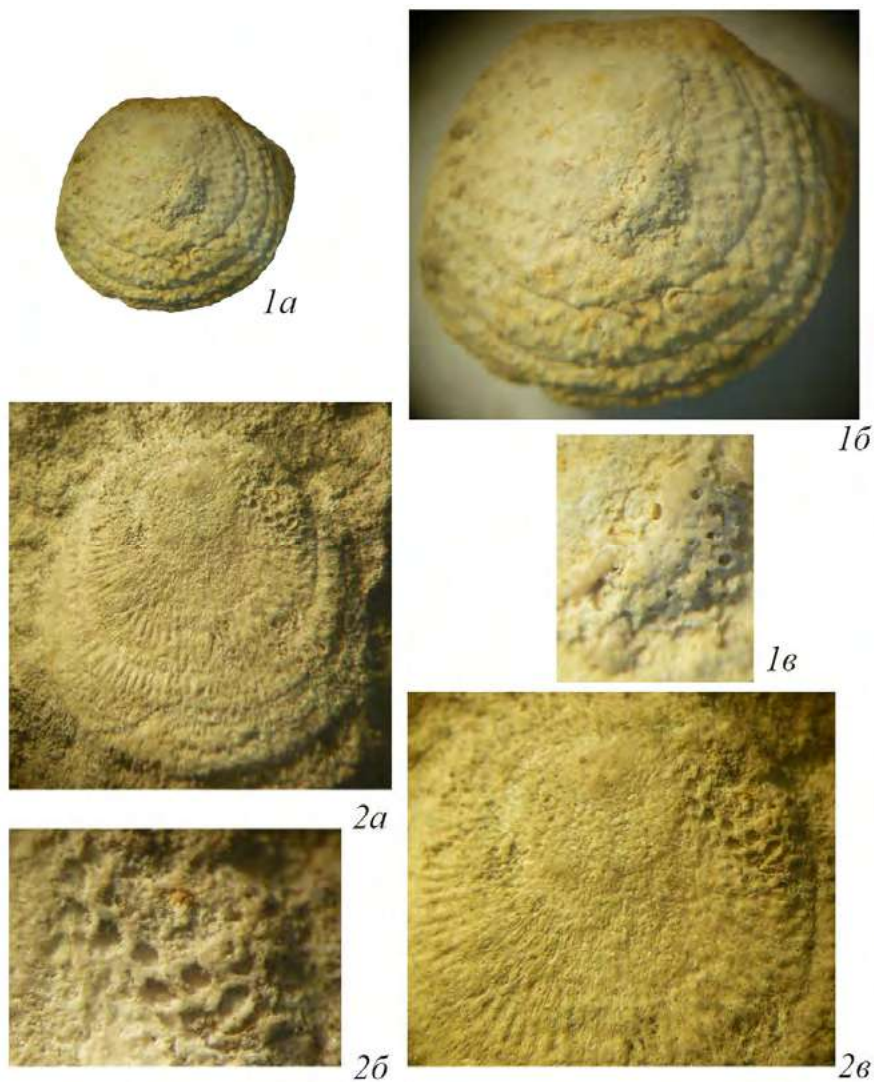


Рис. 69. Мшанки на раковинах краниид: 1а-в, брюшная створка *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826), № 3/348, 1а - длина 10,0 мм, 1б-в - увеличено; 2а-в, брюшная створка *Danocrania polonica* Rosenkrantz, 1964, № 3/349, 2а - длина 15,5 мм, 2б-в - увеличено; Юго-Западный Крым, восточная часть Бахчисарайского района; палеоцен, датский ярус. Увеличено.

Поселение мшанок на створке *Danocrania tuberculata* могло быть как прижизненным, так и посмертным (что вероятнее).

Прикрепление мшанок к *Danocrania polonica* в непосредственной близости от комиссуры, скорее всего, было прижизненным и позволяло из входящего потока воды получать часть пищи брахиопод.

Находки эпибионтов в 40% случаев на брюшной створке, которая в норме должна была быть обращена в сторону грунта, свидетельствует о том, что их раковины могли легко быть перевернуты различными факторами. Точное прикрепление данокраний при этом либо нарушалось, либо могло быть сохранено.

Заключение

Информация, приведённая в настоящей работе, знакомит читателей с новыми данными об эпибионтах, использовавших в качестве субстрата поверхность раковин брахиопод, а также сверлящих организмах, использовавших брахиопод в качестве пищи. Это показательный пример того, что возвращение к анализу старых коллекций окаменелостей является одним из важных резервов сокращения неполноты палеонтологической летописи и источником новых интересных сведений [48, 49].

Определения окаменелостей выполнены авторами с известной долей условности, что связано с объективными техническими сложностями. Для точной диагностики многих из них необходимы прозрачные ориентированные шлифы, применение методов компьютерной томографии и сканирующего электронного микроскопа.

Тем не менее, авторы решили всё же опубликовать данный материал, чтобы он навеки не был потерян в лавинообразном потоке новой информации и ежедневных рутинных делах, чтобы дать возможность обратить на него внимание и позволить находить и анализировать подобное.

У нас не вызывает никакого сомнения то, что систематический состав обнаруженных и изображённых в данной работе ископаемых остатков, гораздо шире указанного. По всей видимости, это удастся прояснить в ходе дальнейших целенаправленных исследований.

Рассмотренным в данной работе прирастающим и сверлящим организмам посвящена обширная литература. Тем не менее, авторы выражают надежду на то, что представленное исследование даст специалистам новый актуальный сравнительный материал для размышления, для его живого динамического обсуждения и привлечёт дополнительное внимание палеонтологов к проблемам эпибиоза.

Совершенно очевидно, что данную работу нельзя рассматривать, как нечто завершённое. Она не является не вполне совершен-

ной, ни исчерпывающе полной. Опыт исследования эпибионтов и следов жизнедеятельности сверлящих организмов на раковинах брахиопод необходимо совершенствовать и развивать. Этому помогут критические рекомендации и пожелания, и авторы будут благодарны за них всем, кто будет обращаться к данной книге.

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

Авторы искренне надеются на то, что полезной для читателей, и в первую очередь для молодых учёных, окажется даже не фактическое содержание приведённого материала, которое, несомненно, интересно само по себе, а возможность познакомиться с примерами выбора тем для исследования, с умением находить любопытное и важное в мелочах.

В заключение авторы хотели бы выразить искреннюю благодарность А.В. Мазаеву (лаборатория моллюсков ПИН РАН), Т.Л. Модзалевской (ВСЕГЕИ) и О. Винну (O. Vinn, Institute of Ecology and Earth Sciences, University of Tartu, Estonia) за ценные консультации по ряду вопросов и критические замечания.

Литература

1. Азарных А.В., Епифанов В.А., Комаров В.Н. О находках мшанок на раковинах венлокских ринхонеллид *Estonirhynchia estonica* H.Schmidt (Brachiopoda) (остров Сааремаа, Эстония) // Инновации. Наука. Образование. 2022. № 66. С. 36-48.
2. Алексеева Р.Е. Девонские атрипиды Кузнецкого и Минусинского бассейнов и восточного склона Северного Урала. М.: 1962. 195 с.
3. Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР / Под ред. Б.К. Лихарева. Т. VI. Пермская система. ГОНТИ НКТП СССР. Л.: М.: 1939. 247 с.
4. Болтаева Б.П. Брахиоподы казанского яруса Волжско-Камского края и их стратиграфическое значение. Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Казань. 2010. 28 с.
5. Бушманова Ю.Д., Павлова Ю.Э. Эпибионты на раковинах атрипид из нижнедевонских отложений восточного склона Северного Урала // Молодые - Научкам о Земле: в 7 т. Материалы X Международной научной конференции молодых ученых «Молодые - Научкам о Земле». Т. 1: Развитие новых идей и тенденций в науках о Земле: геология, геотектоника, геодинамика, региональная геология, палеонтология. М.: Издательство Российского государственного геологоразведочного университета. 2022. С. 55-59.
6. Вайтиева Ю.А., Верба Т.И., Комаров В.Н. О находках следов жизнедеятельности сверлильщиков на раковинах спириферид *Licharewia rugulata* (Kutorga) (Brachiopoda) из байтуганских слоёв (нижнеказанский подъярус) окрестностей села Байтуган (Самарская область) // Инновации. Наука. Образование. 2022. № 70. С. 326-340.
7. Вайтиева Ю.А., Волкова Е.А., Комаров В.Н. О находках эпибионтов на раковинах продуктид *Aulosteges horrescens* (Verneuil) (Brachiopoda) из байтуганских слоёв (нижнеказанский подъярус) окрестностей села Байтуган (Самарская область) // Инновации. Наука. Образование. 2022. № 71. С. 270-282.
8. 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.
9. Василенко В.К. Крании верхнемеловых отложений Крыма // Вопросы палеонтологии. 1955. Т. 2. С. 61-69.
10. Верба Т.И., Конов А.П., Комаров В.Н. О находках эпибионтов на раковинах спириферид *Licharewia rugulata* (Kutorga) (Brachiopoda) из байтуганских слоёв (нижнеказанский подъярус) окрестностей села Байтуган (Самарская область) // Инновации. Наука. Образование. 2022. № 71. С. 236-251.
11. Волкова Е.А., Качалина М.Д., Комаров В.Н. О новых находках краниид (Craniida, Brachiopoda) в датских отложениях Горного Крыма // Инновации. Наука. Образование. 2022. № 49. С. 1768-1779.

12. Волкова Е.А., Качалина М.Д., Комаров В.Н. Первые находки микроконхид на раковинах венлокских ринхонеллид *Estonirhynchia estonica* H. Schmidt (Brachiopoda) (остров Сааремаа, Эстония) // Инновации. Наука. Образование. 2022. № 67. С. 23-36.

13. Волкова Е.А., Качалина М.Д., Комаров В.Н. О редких находках *Petrocrania gracilis* и *Propatella palmaria* (Craniida, Brachiopoda) на раковинах венлокских ринхонеллид *Estonirhynchia estonica* H. Schmidt (Brachiopoda) (остров Сааремаа, Эстония) // Инновации. Наука. Образование. 2022. № 67. С. 53-67.

14. Волкова Е.А., Качалина М.Д., Комаров В.Н. О находках мшанок на раковинах спириферид *Licharewia rugulata* (Kutorga) (Brachiopoda) из байтуганских слоёв (нижнеказанский подъярус) окрестностей села Байтуган (Самарская область) // Инновации. Наука. Образование. 2022. № 70. С. 348-359.

15. Волкова Е.А., Качалина М.Д., Комаров В.Н. О находках мшанок на раковинах продуктид *Aulosteges horrescens* (Verneuil) (Brachiopoda) из байтуганских слоёв (нижнеказанский подъярус) окрестностей села Байтуган (Самарская область) // Инновации. Наука. Образование. 2022. № 71. С. 217-229.

16. Воронина А.А. Палеогеновая система // Геологическое строение Качинского поднятия Горного Крыма. Стратиграфия кайнозоя, магматические, метаморфические и метасоматические образования. М.: Изд-во МГУ. 1989. С. 4-36.

17. 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.

18. Геккер Р.Ф. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного девонского поля: Очерки по этиологии и экологии населения палеозойских морей Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1935. С. 159-280 (Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР; Т. 4).

19. Геккер Р.Ф. Введение в палеоэкологию. М.: Госгеолтехиздат. 1957. 126 с.

20. Геккер Р.Ф. Тафономические и экологические особенности фауны и флоры Главного девонского поля. М.: Наука, 1983. 144 с.

21. 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.

22. Головастов Д.А., Гончарова Е.И., Измайлова А.А., Комаров В.Н. О девонских эпибионтах Закавказья // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Материалы конференции памяти профессора В.Г. Очева / под ред. А.В. Васильева, И.В. Новикова, А.В. Иванова, В.П. Морова, А.И. Файзулина. - Москва-Самара-Тольятти: Палеонтологический институт РАН - Институт географии РАН - СамГТУ, 2021. С. 48-50.

23. 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.

24. 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.

25. Гонтарь О.А., Самохвалов С.А., Комаров В.Н. О новых находках эпибионтов на раковинах *Danocrania tuberculata* и *Danocrania polonica* (*Craniiida*, *Brachiopoda*) из датского яруса Горного Крыма // Инновации. Наука. Образование. 2022. № 50. С. 186-199.

26. Гонтарь О.А. Эпибионты на раковинах беззамковых брахиопод из отложений датского яруса Горного Крыма // Молодые - Наукам о Земле: в 7 т. Материалы X Международной научной конференции молодых ученых «Молодые - Наукам о Земле». Т. 1: Развитие новых идей и тенденций в науках о Земле: геология, геотектоника, геодинамика, региональная геология, палеонтология. М.: Издательство Российского государственного геологоразведочного университета. 2022. С. 73-77.

27. Горбач Л.П. Стратиграфия и фауна моллюсков раннего палеоцена Крыма. М.: Недра. 1972. 152 с.

28. Грацианова Р.Т. Брахиоподы и стратиграфия нижнего девона Горного Алтая. М.: Наука, 1967. 175 с.

29. Григорьева А.Д. Продуктиды казанского яруса Русской платформы и условия их существования. Труды ПИН. Т. ХСII. М.: Издательство АН СССР. 1962. 110 с.

30. Грунт Т.А. Атириды Русской платформы. М.: Наука. 1980. 164 с.

31. Грунт Т.А. Пермские брахиоподы казанского яруса Европейской России и нижнего цехштейна Западной Европы: таксономия, биостратиграфия, биогеография // 200 лет отечественной палеонтологии. М.: ПИН РАН. 2009. С. 30.

32. Жамойда А.И. Общая стратиграфическая шкала, принятая в СССР-России. Её значение, назначение и совершенствование. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2013. 24 с.

33. Захаров В. А. Всероссийская конференция “Общая стратиграфическая шкала России: состояние и перспективы обустройства” // Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2014 Вып. 43. С. 22-27.

34. Зезина О.Н. Экология и распространение современных брахиопод. М.: Наука. 1976. 138 с.

35. Зезина О.Н. Современные брахиоподы и проблема батинальной зоны океана. М.: Наука. 1985. 247 с.

36. Зеленкова И.С., Павлидис С.Б., Комаров В.Н. Первая находка гириданного прирастания рода *Cornulites Schlotheim* (*Microconchida*, *Tentaculita*) на раковинах девонских атрипид Закавказья // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Материалы конференции памяти профессора В.Г. Очева / под ред. А.В. Васильева, И.В. Новикова, А.В. Иванова, В.П. Морова, А.И. Файзулина. Москва-Самара-Тольятти: Палеонтологический институт РАН - Институт географии РАН - СамГТУ, 2021. С. 51-52.

37. Зелинская В.А. Брахиоподы палеогена Украины. Киев: Наукова думка. 1975. 148 с.

38. 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.

39. Иванов А.В., Первушов Е.М. Некоторые результаты изучения прикрепленных представителей поздне меловой морской фауны // Учен. зап. геол. фак-та Саратовского гос. ун-та. Нов. сер. Вып. 1. 1997. С. 19-28.

40. 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.

41. 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.

42. 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.

43. 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.

44. Измайлова А.А., Головастов Д.А., Вайтиева Ю.А., Павлидис С.Б., Гончарова Е.И., Локтионов А.Д., Комаров В.Н. Девонские эпибионты. М.: ООО “ТИИЦ”, 2021. 82 с.

45. 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.

46. Калашников Н. В. Брахиоподы // Атлас характерных комплексов брахиопод фауны и флоры Урала и Русской платформы. Л.: Недра, 1986. Т. 331. С. 29-30.

47. Калашников Н. В. Спириферида перми Европейского севера России. М.: ГЕОС, 1998. 138 с.

48. Комаров В.Н. О неполноте геологической летописи. Статья 1. Взгляды Чарльза Дарвина и современность // Известия вузов. Геология и разведка. 2010. № 3. С. 3-9.

49. 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.

50. Комаров В.Н., Волкова Е.А., Качалина М.Д. О находках краниид (Brachiopoda) на раковинах венлокских ринхонеллид на о. Сааремаа (Эстония) // Био- и геособытия в истории Земли. Этапность эволюции и стратиграфическая корреляция. Материалы LXXIX сессии Палеонтологического общества при РАН. СПб. Картфабрика ВСЕГЕИ, 2023. С. 62-63.

51. 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.

52. Комаров В.Н., Измайлова А.А., Головастов Д.А., Гончарова Е.И. Микрокосм девонских микроконхид и корнулитид Закавказья // Природа. 2021. № 7. С. 47-54.

53. Комаров В.Н., Павлова Ю.Э., Бушманова Ю.Д. Первая находка эпибionтов на раковинах уральских атрипид // Природа. 2022. № 1. С. 60-63.

54. Комаров В.Н., Самохвалов С.А., Волкова Е.А., Качалина М.Д. Датские рожицы: крымские кранииды - взгляд из глубины времён // Природа. 2023. № 1. С. 42-49.

55. Комаров В.Н., Ульшин М.А. Колонизаторы ринхолитов // Природа. 2020. № 2. С. 49-53.

56. Костюкевич С.А., Шемина М.П., Комаров В.Н. Первые находки следов жизнедеятельности сверлильщиков на раковинах фаменских атрипид *Athyris concentrica* (Buch) (Brachiopoda) (Липецкая область, окрестности города Елец) // Инновации. Наука. Образование. 2022. № 65. С. 5-19.

57. 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.

58. Кульков Н.П. Лохковский ярус нижнего девона (объём и корреляция по брахиоподам) // Региональная геология. № 4. 2010. С. 48-51.

59. Лихарёв Б.К., Макридин В.П., Ржонсницкая М.А. Отряд *Terebratulida* // Основы палеонтологии. Мшанки, брахиоподы. М.: Изд-во АН СССР. 1960. С. 286-305.

60. 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.

61. Мазаев А.В. Необычные ростроконхи из отложений верхнеказанского подъяруса центральной части Волго-Уральской антеклизы // ПАЛЕОСТРАТ-2011. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. М.: Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2010. С. 39-40.

62. Марковский Б.П. Методы биофациального анализа. М.: Недра. 1966. 271 с.

63. Нестор Х.Э., Эйнасто Р.Э. Фациально-седиментологическая модель силурийского Палеобалтийского бассейна // Фации и фауна силура Прибалтики. Таллин. Валгус. 1977. С. 89-121.

64. Нечаев А.В. Верхнепермские отложения // Геология России. Петроград: 23-я Государственная типография, 1921. Т. II. Ч. V. Вып. 3. 126 с.

65. Нечаев А.В., Замятин А.Н. Геологические исследования северной части Самарской губернии. СПб.: Тр. Геологического комитета, 1913. Вып. 84. 208 с.

66. Николаева П.А., Шаров И.А., Комаров В.Н. Первые находки мшанок на раковинах фаменских атиридыд *Athyris concentrica* (Buch) (*Brachiopoda*) (Липецкая область, окрестности города Елец) // Инновации. Наука. Образование. 2022. № 65. С. 6-19.

67. Общая стратиграфическая шкала России: состояние и перспективы обустройства. М.: ГИН РАН, 2013. 408 с.

68. Объяснительная записка к унифицированным и корреляционным стратиграфическим схемам Урала. Свердловск, 1980. Ч. 1. 153 с.

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

70. Павлова Ю.Э., Бушманова Ю.Д., Комаров В.Н. Уникальная находка эпибионтов на раковинах *Carinatina arimaspa* (Eichwald, 1840) (*Atrypida*, *Brachiopoda*) из карпинского горизонта (эмсский ярус) восточного склона Северного Урала // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 41. С. 657-669.

71. Павлова Ю.Э., Бушманова Ю.Д., Комаров В.Н. Уникальная находка следов сверления эпибионтов на раковинах *Karpinskia conjugula* Tschernyschew, 1885 (*Atrypida*, *Brachiopoda*) из пражского яруса восточного склона Северного Урала // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 47. С. 2631-2637.

72. Паперный М.Л. Новый вид макрофитных водорослей из пермских отложений северо-востока Самарской области (с. Русский Байтуган) // Известия вузов. Геология и разведка. 2019. № 1. С. 24-31.

73. Пинских Ю.С., Плотникова А.А., Комаров В.Н. Первые находки микроконхид на раковинах фаменских атиридыд *Athyris concentrica* (Buch) (*Brachiopoda*) (Липецкая область, окрестности города Елец) // Инновации. Наука. Образование. 2022. № 65. С. 33-46.

74. Ржонсницкая М.А. Биостратиграфия девона окраин Кузнецкого бассейна. Л.: Недра, 1968. 277 с.

75. Ржонсницкая М.А. Биостратиграфия девона окраин Кузнецкого бассейна. Брахиоподы *Pentamerida*, *Atrypida*. Л.: Недра, 1975. 203 с.

76. Сапельников В.П., Мизенс Л.И. Брахиоподы нижне-исреднедевонских отложений западного склона Среднего Урала. Екатеринбург: Уральское отделение РАН, 2000. 275 с.

77. 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.
78. Силур Эстонии // Под ред. Кальо Д.Л. Валгус. 1970. 344 с.
79. Слюсарёва А.Д. Спирифериды казанского яруса Русской платформы и условия их существования (роды *Licharewia* Einor и *Permospirifer* Kulikov). Труды ПИН. Т. LXXX. М.: Издательство АН СССР. 1960. 134 с.
80. Солодухо М.Г. Обоснование подразделения казанского яруса на горизонты // Материалы по стратиграфии верхней перми на территории СССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1977. С. 187-219.
81. Состояние изученности стратиграфии докембрия и фанерозоя России. Задачи дальнейших исследований. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 38. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2008. 131 с.
82. Стратиграфические схемы Урала (докембрий, палеозой: Объяснительная записка). Екатеринбург: Межведомственный стратиграфический комитет России, 1993. 151 лист. 139 с.
83. Титова М.В., Фаворская Т.А. О датских краниидах Крыма // Бюлл. МОИП. Отд. Геол. 1983. Т. 58. Вып. 4. С. 101-112.
84. Тяжева А.П., Жаворонкова Р.А. Кораллы и брахиоподы пограничных отложений силура и нижнего девона Южного Урала. М.: Наука, 1972. 180 с.
85. Форш Н.Н. Стратиграфия и фации казанского яруса Среднего Поволжья // Геология Поволжья / Ред. В.С. Моисеенко. Тр. ВНИГРИ. Вып. 45. Л.: Гостехиздат, 1951. С. 34-81.
86. Форш Н.Н. Пермские отложения: Уфимская свита и казанский ярус // Волго-Уральская нефтеносная область. Тр. ВНИГРИ. Вып. 92, Л.: Гостехиздат, 1955. 156 с.
87. Цейслер В.М., Караулов В.Б., Туров А.В., Комаров В.Н. О местных стратиграфических подразделениях в восточной части Бахчисарайского района Крыма // Известия вузов. Геология и разведка. 1999, № 6. С. 8-18.
88. Ченина Е.А., Лещук С.Э., Комаров В.Н. Об уникальной палеоэкологической находке раковины фаменских атириид *Athyris concentrica* (Buch) (Brachiopoda) (Липецкая область, окрестности города Елец) // Инновации. Наука. Образование. 2022. № 66. С. 49-59.
89. Чехович П.А. Карбонатные платформы в ордовикско-силурийских окраинных и эпиконтинентальных бассейнах Северной Евразии. Седиментологические и тектонические аспекты эволюции. Диссертация на соискание учёной степени доктора геолого-минералогических наук. Рукопись. М.: МГУ. 2007. 250 с.
90. Шаповалов А.В., Алексеев А.С. О роде *Danocrania* Rosenkrantz, 1964 (Craniida, Brachiopoda) и его представителях из датского яруса Крыма // Вестник МГУ. Сер. 4. Геология. 1997. № 1. С. 19-27.

91. Ююкина Е.Н., Арешко И.А., Комаров В.Н. Первые находки следов жизнедеятельности сверлильщиков на раковинах венлокских ринхонеллид *Estonirhynchia estonica* H. Schmidt (Brachiopoda) (остров Сааремаа, Эстония) // Инновации. Наука. Образование. 2022. № 67. С. 37-52.
92. Alvarez F., Brunton C.H.C., Struve W. On *Athyris* (Brachiopoda) and its type species “*Terebratula*” *concentrica* von Buch // *Senckenbergiana lethaea*, 1996. No 76. P. 65-105.
93. Brett C.E., Walker S.E. Predators and Predation in Paleozoic Marine Environments // *Paleontological society papers*. 2002. V. 8. P. 93-118.
94. Buch L. Über *Terebrateln*, mit einem Versuch, sie zu classificiren und zu beschreiben // *Abh. Kgl. Acad. Wiss., phys. Kl.*, Berlin. 1834. S. 1-124.
95. Bueno G., Schemm-Gregory M., Meidla T. *Estonirhynchia estonica* and *Uncinuloidea* (Brachiopoda): a multidisciplinary investigation // *The 7th International Brachiopod Congress: The Brachiopod World*. Bing H., Shuzhong S. (eds.). Nanjing. 2015. P. 16-18.
96. Calner M., Jeppsson L., Munnecke A. The Silurian of Gotland - Part I: Review of the stratigraphic framework, event stratigraphy, and stable carbon and oxygen isotope development // *Erlanger geologische Abhandlungen*, 2004. Sonderband 5. P. 13 - 131.
97. Grubbs D.M. Fauna of the Niagaran nodules of the Chicago area // *Journal of Paleontology*. 1939, No 13. P. 543-560.
98. Grunt T.A., Racki G. Late Frasnian *Athyridida* (Brachiopoda) from Poland and the Late Devonian biotic turnover // *Acta Palaeontologica Polonica*, 1998. No 43(2). P. 361-378.
99. Grunt T.A., Weyer D. On the name-bearing type of *Athyris concentrica* // *Paleontological Journal*, 2002. No 36. P. 356-367.
100. Grunt T.A., Weyer D. Once more on the problem of the name-bearing type of the Middle Devonian brachiopod *Athyris concentrica* (Buch, 1834) // *The 7th International Brachiopod Congress: The Brachiopod World*. Bing H., Shuzhong S. (eds.). Nanjing. 2015. P. 36-37.
101. Hints O., Ainsaar L., Männik P., Meidla T. (eds.). *The Seventh Baltic Stratigraphical Conference: Abstracts and Field Guide*. 2008. Geological Society of Estonia, Tallinn, 46 p.
102. Holmer L.E., Popov L., Basset M.G. Silurian craniide brachiopods from Gotland // *Palaeontology*, 2013. Vol. 56, Part 5. P. 1029-1044.
103. Huene F. Zur Systematik der Craniaden // *Neuen Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paleontologie*, 1899. Bd. 1. S. 138-151.
104. Lee D.E., Brunton C.H.C. *Neocrania* n. gen., and a revision of Cretaceous-Recent brachiopod genera in the family Craniidae // *Bull. Of the British Museum (Natural History)*. Geology series. 1986. Vol. 40. P. 141-160.
105. Mõtus M.A. Intraspecific variation in Wenlock tabulate corals from Saaremaa (Estonia) and its taxonomic implications // *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Geology*, Tallinn, 2006. Vol. 55. P. 24-42.

106. Popov L.E., Basset M.G., Holmer L.E., Gorjansky V.Y., Zuykov M.A. Earliest ontogeny of Early Palaeozoic Craniiformea: compelling evidence for lecithotrophy // *Lethaia* 2012. No 45. P. 566-573.
107. Rowell A.J. Inarticulata. In Moore R.C. (ed.). *Treatise on invertebrate paleontology, Part H, Brachiopoda*. 1. 1965. Geological Society of America, New York and University of Kansas Press, Lawrence, Kansas. P. H260-H299.
108. Schmidt H. *Sphaerirhynchia* (Estonirhynchia) estonica n. subgen. n. sp. // *Senckenbergiana Lethaea*. 1954. № 35(3/4). S. 235-245.
109. Vinn O. Shell repair in *Anticalyptraea* (Tentaculita) in the late Silurian (Pridoli) of Baltica // *Carnets de Géologie*. 2012. No 1. P. 31-37.
110. 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.
111. Vinn O., Wilson M.A. Endosymbiotic *Cornulites* in the Sheinwoodian (Early Silurian) stromatoporoids of Saaremaa, Estonia // *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 2010. No 257/1. P. 13-22.
112. Vinn O., Wilson M.A. Silurian cornulitids of Estonia (Baltica) // *Carnets de Géologie*. 2013. No 9. P. 357-368.
113. Yang L., Zhongqiang C., Laishi Z., Jing H. Predatory drillholes from the Lower Permian brachiopods, Carnarvon Basin, Western Australia: marine predatory interactions immediately after glaciation of the Late Paleozoic ice age // *The 7th International Brachiopod Congress: The Brachiopod World*. Bing H., Shuzhong S. (eds.). Nanjing. 2015. P. 55-56.
114. Zapalski M. Paleocology of Auloporida: an example from the Devonian of the Holy Cross Mts., Poland // *Geobios*. 2005. No 38. P. 677-683.
115. 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.

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

АЗАРНЫХ Анжелика Вячеславовна,
ВАЙТИЕВА Юлия Алексеевна,
ВЕРБА Татьяна Игоревна,
ВОЛКОВА Елизавета Андреевна,
ЕПИФАНОВ Владислав Андреевич,
КАЧАЛИНА Мария Дмитриевна,
КОНОВ Александр Петрович,
КОСТЮКЕВИЧ Софья Алексеевна,
ЛЕЩУК Святослав Эдуардович,
НИКОЛАЕВА Полина Александровна,
ПИНСКИХ Юлия Сергеевна,
ПЛОТНИКОВА Александра Антоновна,
ЧЕНИНА Екатерина Александровна,
ШАРОВ Иван Андреевич,
КОМАРОВ Владимир Николаевич

КОЛОНИЗАТОРЫ БРАХИОПОД

Подписано в печать 26.06.2023. Формат 60x90/16.

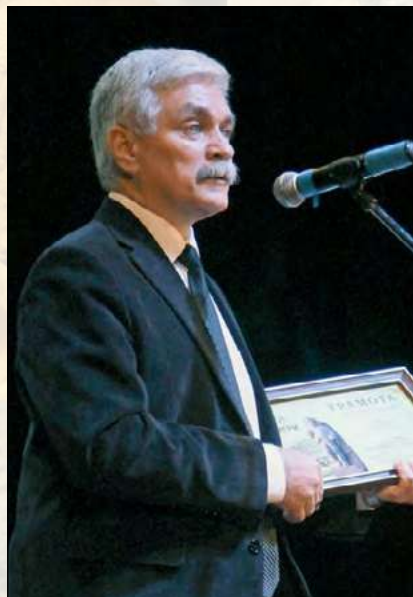
Заказ № 23712.

Изготовлено в ООО «ТИИЦ»

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

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

www.tiic.ru



Владимир Николаевич Комаров –

геолог, кандидат геолого–минералогических наук, доцент кафедры палеонтологии и региональной геологии Российского государственного геологоразведочного университета имени Серго Орджоникидзе (МГРИ). Участник экспедиций в центральные районы России, Туву, Восточные Саяны, Якутию, Закавказье, на Урал и в другие регионы. 34 года подряд проводил учебную геологическую практику в Горном Крыму. Автор и соавтор 329 научных и учебно–методических работ, в том числе десяти монографий. Первооткрыватель четырёх подродов и 67 видов ископаемых животных – трилобитов, брахиопод, головоногих моллюсков и иглокожих. Лауреат конкурса Московского общества испытателей природы на лучшую монографию в области естественных наук. Автор книги лирических стихов “Мой сказочный Крым” (2007 г.), книги, посвящённой корнепластике “Пусть расцветают все цветы” (2010 г.) и книги о резьбе по дереву “Повелитель кукол” (2019 г.). В 2019 г. по результатам студенческого голосования был признан лучшим преподавателем Российского государственного геологоразведочного университета.



Анжелика Вячеславовна Азарных – студентка второго курса гидрогеологического факультета Российского государственного геологоразведочного университета имени Серго Орджоникидзе (МГРИ). Специализация – гидрогеология и инженерная геология.



Юлия Алексеевна Вайтиева – студентка четвертого курса геологоразведочного факультета того же университета. Специализация – прикладная геохимия, петрология, минералогия.



Татьяна Игоревна Верба – студентка второго курса геологоразведочного факультета того же университета. Специализация – геологическая съёмка, поиски и разведка месторождений твёрдых полезных ископаемых.



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



Владислав Андреевич Епифанов – студент второго курса гидрогеологического факультета того же университета. Специализация – гидрогеология и инженерная геология.



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



Александр Петрович Конов – студент второго курса геологоразведочного факультета того же университета. Специализация – прикладная геохимия, петрология, минералогия.



Софья Алексеевна Костюкевич – студентка второго курса гидрогеологического факультета того же университета. Специализация – гидрогеология и инженерная геология.



Святослав Эдуардович Лещук – студент второго курса гидрогеологического факультета того же университета. Специализация – гидрогеология и инженерная геология.



Полина Александровна Николаева – студентка второго курса гидрогеологического факультета того же университета. Специализация – гидрогеология и инженерная геология.



Юлия Сергеевна Пинских – студентка второго курса гидрогеологического факультета того же университета. Специализация – гидрогеология и инженерная геология.



Александра Антоновна Плотникова – студентка второго курса гидрогеологического факультета того же университета. Специализация – гидрогеология и инженерная геология.



Екатерина Александровна Ченина – студентка второго курса гидрогеологического факультета того же университета. Специализация – гидрогеология и инженерная геология.



Иван Андреевич Шаров – студент второго курса гидрогеологического факультета того же университета. Специализация – гидрогеология и инженерная геология.