

П-47

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

ТОМ XLV

Др. ОВРУЧЕВ

ИЗУЧЕНИЕ ЕДЕСТИД
И РАБОТЫ
А. П. КАРПИНСКОГО



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва—1953.

П-47

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

· ТОМ XLV

Д. М. ОБРУЧЕВ

ИЗУЧЕНИЕ ЕДЕСТИД
И РАБОТЫ
А. П. КАРПИНСКОГО



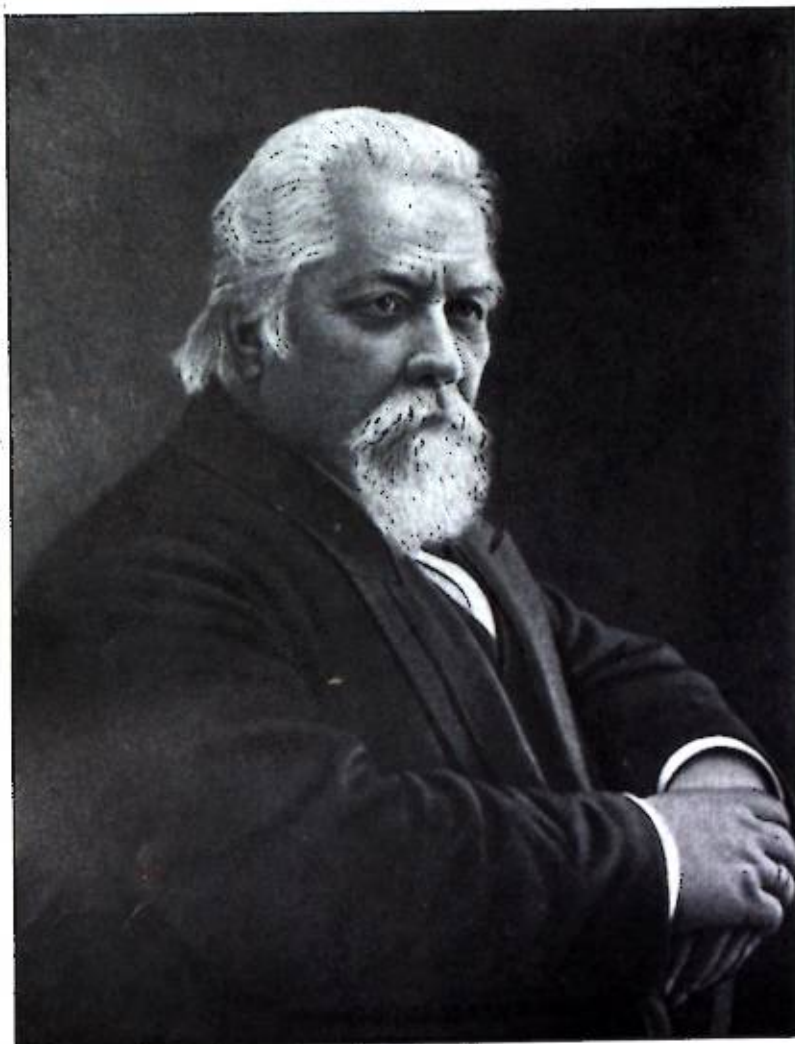
ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва—1953

567
0-246

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР
Ю. А. ОРЛОВ

1135
Библиотека Института
Филиала АН С



А. Н. КАРПИНСКИЙ
(1847—1936)

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемая работа была задумана в качестве одного из небольших очерков по истории изучения ископаемых рыб СССР. Однако по мере работы над этой темой она разрослась в самостоятельное исследование, охватившее не только подробный разбор известной литературы, но и критический пересмотр существующих воззрений, с привлечением нового фактического материала. В этом решающую роль сыграло счастливое совпадение — находка нового редкой сохранности образца *Protopirata* (= *Edestus*) *protopirata* (Grd) (см. Обручов, 1951). Этот образец заставил меня во многом изменить воззрения, сложившиеся под влиянием замечательных работ А. П. Карпинского. Хотя последние попрежнему остаются непревзойденными, в некоторых вопросах — об ориентировке зубных сегментов едестид и об отношениях последних к голкокрильцам — пришлось отойти от взглядов А. П. Карпинского. Последний не имел в руках хорошего материала по собственно едестидам и должен был довольствоваться данными американских авторов, которые обычно ограничиваются поверхностным описанием изучаемых объектов, не вникая в существо вопроса так глубоко, как делал Александр Петрович. Он, несомненно, извлек бы из превосходного американского материала по едестидам многое, чего не смогли увидеть эти авторы.

Исходя из поставленной задачи, в центре внимания автора находились и подробно излагаются работы русских ученых, особенно работы А. П. Карпинского, определившие весь ход изучения едестид в первой половине XX в. Иностранские работы рассматриваются преимущественно в свете той борьбы мнений, которую вызвало появление классической монографии Карпинского в 1899 г. Фактический материал этих работ привлекается лишь постольку, поскольку это нужно для разбора теоретических воззрений.

Пользуюсь случаем выразить свою признательность всем оказавшим мне весьма существенное содействие в работе. По инициативе Е. А. Ивановой была поставлена тема по истории изучения ископаемых рыб; она же передала мне несколько писем А. П. Карпинского к А. П. Иванову. Е. А. Толмачева-Карпинская передала мне все сохранившиеся у нее материалы и письма по едестидам. Заведующая отделом природы Рязанского областного краеведческого музея Н. П. Киреева и директор этого

музея А. Д. Кузьмина передали Палеонтологическому институту упомянутый выше уникальный образец *Protopirata*. В. В. Васнецов указал мне на работу С. А. Северцова (1951). А. В. Хабаков сообщил мне о находке В. А. Даргевич *Helicoprion* в низах артинского яруса. Заведующая межбиблиотечным абонементом библиотеки отделения биологических наук АН СССР Е. В. Журавлева очень помогла мне в добывании редкой литературы. Высоким качеством отличаются работы: Н. А. Яньшипова (рисунки), А. В. Скиндера (фотографии) и Я. М. Эглона (слепки). И. А. Ефремов, Б. Б. Родендорф и А. К. Рождественский сделали ряд ценных указаний по поводу моей рукописи.

1. ДО КАРПИНСКОГО

(1856—1898)

Для того чтобы оценить все значение переворота, произведенного А. П. Карпинским в познании едестид, необходимо познакомиться с тем, что было известно о строении последних до появления его работы, и со всеми толкованиями этого строения. Эта «древняя» история изучения едестид подробно изложена в 1-й главе монографии Карпинского, и я здесь дам только краткую сводку, подробнее остановившись лишь на работах Траутшольда.

К моменту появления первой работы Карпинского об едестидях (1899) было описано семь видов рода *Edestus* Leidy, 1856 (рис. 1). Из них четыре (*Ed. vorax* Leidy, 1856; *Ed. minor* Newberry, 1866; *Ed. heinrichsii* Newberry and Worthen, 1870¹; *Ed. giganteus* Newberry, 1888) были представлены двусторонне симметричными рядами зубов с очень длинными корнями, направленными в одну сторону, почти перпендикулярно к высоте коронки, и вложенными друг в друга как в желоба. Коронки покрыты эмалью и зазубрены по краям. Эти четыре вида были найдены в каменноугольных (Coal Measures, без более точной датировки) отложениях Северной Америки.

К *Ed. heinrichsii* близок *Ed. protopirata*, описанный Г. Траутшольдом (1879—1891), из «горного известняка» Мячкова под Москвой.

Шестой вид, *Ed. davisii* H. Woodward, 1886, из Западной Австралии, сильно отличался от предыдущих; А. П. Карпинский показал, что он относится к другому роду — *Helicoprion*.

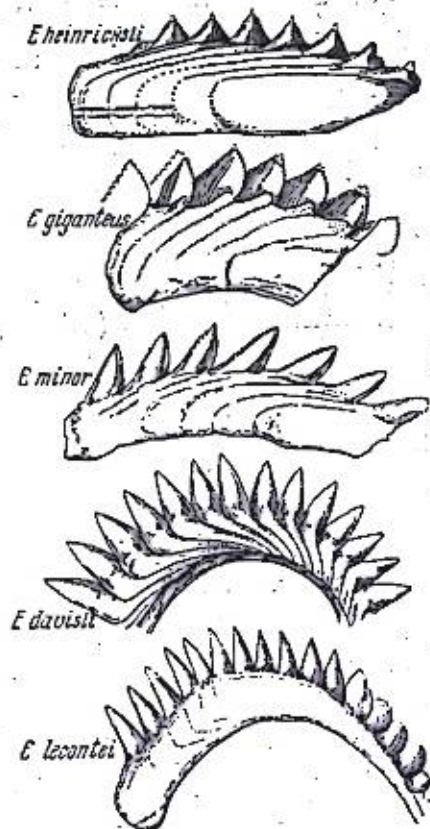


Рис. 1. Разные виды *Edestus* (из Динна, 1897).

¹ В литературе этот вид именуется то *heinrichsii*, то *heinrichsi*, то *heinrichii*, то *heinrichi*. Ньюберри и Уортен называли его «*heinrichsii*» «в честь м-ра John P. Heinrich» (1870, стр. 353), что дало повод Петмену и Хейю считать это название за

Наконец, голотип седьмого вида, *Ed. lecontei* В. Dean, 1897, из Невады, был представлен сильно изогнутой дугой, несущей высокие острые зубы у основания и широкие короткие ближе к ее заостренному концу. Этот вид был впоследствии выделен в особый род — *Toxoprion*.

Итак, хотя было описано семь видов, но все они были представлены только дугами или рядами из нескольких сросшихся зубов, значение которых никому не было ясно. С самого начала не было сомнения в том, что эти зубы принадлежали вымершим акулам — новому семейству, как еще в 1855 г. определил виднейший знаток ископаемых рыб, Луи Агассис. Большинство авторов понимало, что такое двусторонне-симметричное образование должно было лежать в сагиттальной плоскости тела, но в каком месте — об этом почти каждый автор высказывал особое мнение. Все эти мнения можно свести к следующим кратким формулировкам.

Зубной ряд *Edestus* представляет:

1. Челюсть (Э. Хичкок, 1856; Дж. Лейди, 1856а, 1856б; Дж. С. Ньюберри, 1866; Г. Траутшольд, 1879, 1884).
2. Ростр пилы-рыбы (Л. Агассис, 1856).
3. Плавниковый шип, ихтиодорулит, с зубами по заднему краю (Лейди, 1857; Дж. Холл; Р. Оуэн, 1861); ихтиодорулит загадочной природы (К. Циттель, 1887, 1895; А. С. Вудворд, 1891).
4. Ряд шипов второго спинного плавника (Ньюберри, 1870, 1888, 1889; А. С. Вудворд, 1890; Э. Д. Коу, 1890).
5. Грудные шипы, состоящие из сросшихся плавниковых лучей (Коу, 1875; Х. Вудворд, 1886).
6. Симфизную нижнечелюстную дугу (Ф. Хичкок, 1888; О. Некеля, 1899).
7. Мегамерный орган на спине у головы, происходящий из слияния жагреневых чешуек (Б. Дин, 1895, 1897; Ч. Р. Истмен, 1898).
8. Сегментированный (*Edestus*) или несегментированный (*Protopirata*) ихтиодорулит, с зубами по верхнему краю (Траутшольд, 1886, 1888, 1891).

К концу XIX века уже никто не придерживался первоначального взгляда, что зубные ряды *Edestus* принадлежат челюстям. Преобладало мнение, что это — защитный орган, расположенный на спине животного, в связи с плавниками или независимо от них.

В качестве предшественников А. П. Карпинского в правильном толковании можно назвать только двух авторов: Фанни Хичкок и особенно Отто Некеля. Ф. Хичкок (1888) сравнивала зубные ряды *Edestus* с симфизной дугой *Onychodus*. Это сравнение, правильное топографически, страдает, однако, тем, что сооставляются органы, возникшие в двух группах рыб независимо. *Onychodus* — кистенерая рыба из среднего и верхнего девона. Симфизная дуга у него расположена между передними концами дентальных костей и состоит из костной дуги, на которой сидят зубы (рис. 11). *Edestus* — акулообразная рыба, у которой основание зубных дуг состоит из плотно соединенных корней зубов, построенных из остео-дентина и лежащих в мягких тканях десны на хрящевых челюстях.

А. П. Карпинский прямо указывал, что «окончательное предположение о принадлежности *Helicoprion* к области рта сделано под влиянием работы О. Jaekel'я над зубной системой петалодонтид и высказанного им убеждения об истинном характере остатков *Edestus*» (1911, стр. 1107; 1945, стр. 261). В своей работе о петалодонтидах (1899, стр. 287) О. Некеля мимоходом

объяску. Однако несколькими страницами раньше (стр. 345) Уортен писал, что этот вид найден «м-ром John P. Heinrichs». Очевидно, надо придерживаться транскрипции авторов вида, не гадая, где ошибка.

заметил, что «так называемый шип *Edestus* есть ничто иное, как ряд надвинутых друг на друга зубов, помещавшихся в симфизе и торчавших в качестве ударного органа из нижней челюсти». Это свое мнение он сообщил А. П. Карпинскому в письме, и последний ссылается на него, как на остроумную догадку (1899а, стр. 63; 1945, стр. 250).

Несомненно, что эти догадки — Ф. Хичкок и О. Некеля — так бы и остались догадками, если бы находка *Helicoprion* и работа А. П. Карпинского не поставили вопрос о значении зубного ряда едестид в центре внимания палеонтологов.

В России остатки едестид описывались Г. А. Траутшольдом.

В 3-ей заключительной части своей монографии о каменноломях Мячкова (1879, стр. 49) Траутшольд описал обломок зуба нового вида, *Edestus protopirata*, найденный на берегу Пахры недалеко от Мячкова. Диагноз рода он заимствовал у Лейди (1856б), но перевел небрежно, вследствие чего диагноз сильно потерял в точности: «челюсти [над- и верхнечелюстные кости] разделены на сегменты, кося направленные и выщербленные сзади [скошенные (beveled) спереди и выдолбленные сзади для сопряжения (coadaptation)]. Зубы по [общей] форме похожи на таковые *Carcharodon*. Их костное вещество срослось с таковым челюстей [по одному зубу сооскостенело (coossified) с каждым верхнечелюстным сегментом]».

У описанного Траутшольдом зуба «большая половина (sic!) корня свободна и сидела в альвеоле, а задняя обломана и потому весьма вероятно, что здесь корень срастался с костью челюсти». В то время как Лейди и Ньюберри говорили о зубах, сросшихся с челюстными сегментами, имея в виду коронки зубов, Траутшольд различает и корни, сросшиеся с челюстью. В действительности же «сегменты» челюсти и являются корнями зубов.

В этой же работе (стр. 59) Траутшольд описал еще один зуб, имеющий отношение к едестидам, — небольшой боковой зуб типа *Agassizodus* (см. ниже, стр. 26) под названием *Arpagodus reclangulus* n. g. n. sp. А. С. Вудворд (1889, стр. 238, 239) отнес этот вид, так же как виды *Agassizodus*, к роду *Campodus* Koninck. На сходство его с *Agassizodus* указал Нильсен (1932, стр. 37). Этот зуб происходит из Гжели, стало быть, из одного горизонта с *Helicoprion ivanovi* Karpinsky; может быть, он представляет боковой зуб последнего вида (ср. стр. 35).

Работа Ньюберри и Уортена (1870), с описанием наиболее близкого к *Ed. protopirata* вида *Ed. heinrichsii*, осталась неизвестна Траутшольду как в 1879 г., так и в 1884 г., когда он выпустил новую статью о своем виде. Также был ему неизвестен и еще раньше высказанный взгляд Лейди, Холла и Оуэна, принимавших *Edestus* за ихтиодорулит. В работе 1884 г. Траутшольд описывает еще один образец *Ed. protopirata*, переданный ему д-ром Цикендратом и представляющий также один зуб, но с большим обломком желобообразного корня.

Свои находки Траутшольд принял за обломки нижней челюсти, которая «линейна, не сегментирована, книзу остро киловидна, ветви по соединены друг с другом, передний зуб сросся с костным веществом нижней челюсти, остальные зубы в альвеолах» (1884, стр. 160). За верхнюю челюсть принял «сегментированный» зубной ряд *Ed. vorax*.

В 1886 г. Траутшольду уже стала известна работа Ньюберри и Уортена (1870), но он так до конца и не понял основного в строении *Edestus* — того, что его «сегменты» желобообразно вложены один в другой. Поэтому он продолжал настаивать на том, что у *Ed. protopirata*, в отличие от прочих видов, кость не сегментирована и несет альвеолы для зубов, хотя в дей-

ствительности образцы его вида ничем принципиально не отличались от других видов. На основании такого воображаемого отличия Траутшольд считал нужным выделить свой вид в самостоятельный род, но сделал это позже, в работе 1888 г.

Вполне здравые соображения автор высказал относительно природы остатков *Ed. protopirata*. Так как «псевдо челюсть» имеет пероховатую поверхность кости, то торчать из мягких тканей мог только покрытый эмалью зуб. Это образование не могло быть настоящим свободно выдающимся из тела ихтиодорулитом (плавничковым шином) или частью грудного плавника. Если это действительно не челюсть, то можно было бы себе представить, что подобный аппарат был заключен в спине таким образом, что торчащие наружу зубы служили для исцарапывания брюха других рыб. Хотя и опровергнутый дальнейшими исследованиями, такой взгляд был несравненно более обоснован, чем представление об ихтиодорулите обычного типа или грудном плавнике (пункты 3 и 5, см. стр. 6).

На характеристику «проблематического ихтиодорулита» *Edestus* в «Основах палеонтологии» К. Циттеля (1887) Траутшольд откликнулся повышением мячковского «песегментированного» ископаемого в ранг рода (1888) под названием *Protopirata centrodon*. Диагноз нового рода: «прямой или едва изогнутый ихтиодорулит с острым, сдавленным с боков, килем, который был погружен в мясо и снабжен срединной бороздой. На заостренном конце кила сидит большой, свободный, покрытый эмалью, сильно сдавленный с боков, треугольный, снабженный зазубренными краями зуб».

Эта характеристика подходит к различным зубам всех видов группы *Edestus heinrichsii* (см. стр. 32 и 60), которой и надлежит присвоить это родовое имя — *Protopirata*. Типичный вид этого рода должен, по правилам номенклатуры, называться *Pr. protopirata* (Trd 1879), а *Pr. centrodon* Trd 1888 является синонимом (см. Обручев, 1951).

На своем разделении «ихтиодорулитов» едестид на однозубые несегментированные (*Protopirata*) и многозубые сегментированные (*Edestus*) Траутшольд продолжал настаивать и в своей последней статье (1891). Так и не поняв сущности устройства этих ископаемых, он считает невозможным, чтобы отдельные желобообразные сегменты *Ed. heinrichsii*, описанные Дж. С. Ньюберри в 1889 г., принадлежали к одному виду и роду с сегментированными рядами зубов.

Вся эта литературная продукция, объем которой так не соответствует значительности материала, очень характерна для плодотворного, но не глубокого любителя палеонтологии — Германа Адольфовича Траутшольда, который проделал большую пионерскую работу в русской палеонтологии. Многие ископаемые роды и виды сопровождаются его фамилией или буквами «Trd» — в частности многие формы рыб, особенно из Подмосковного карбона. Уловив сходство небольшого фрагмента из Мячкова с *Edestus minor*, описанным Ньюберри по столь же небольшому обломку, он, несомненно, проявил верность глаза и умение видеть общее и различное в изучаемых объектах. Однако морфологического чутья или знаний у него было явно недостаточно, в результате чего его работы набилизуют грубыми ошибками, которых нетрудно было бы избежать и при тогдашнем уровне знаний.

2. МОНОГРАФИЯ О HELICOPRION

(1898—1899)

Весной 1898 г. А. Г. Бессонов, инспектор народных училищ Красноуфимского уезда Пермской губернии, прислал академику А. П. Карпинскому, известному знатоку артинских аммоней, фотографию аммонитообразного ископаемого, найденного в артинских слюдах около Красноуфимска. Вслед за тем были присланы и все имевшиеся остатки этой формы.

К сожалению, не сохранилась переписка по поводу этих находок — Александр Петрович не хранил своей корреспонденции, о чем историку науки можно только сокрушаться. Сохранившийся черновик письма Карпинского, касающегося вопроса о денежном вознаграждении Бессонова характеризует последнего как бескорыстного любителя, увлекавшегося сбором ископаемых (прил. 1). Он, безусловно, заслужил честь оставить свое имя одному из самых замечательных ископаемых.

Как видно из этого же черновика, А. П. Карпинский уже весной 1898 г. возни экземпляр геликопрiona в Академию Наук, где сделал маленький предварительный доклад: «Почти никто не мог узнать того класса животных, к которому ископаемое принадлежит». На X съезде русских естественных испытателей и врачей в Кievo 26 августа того же года Александр Петрович сделал доклад «О новом замечательном ископаемом из артинских отложений» (Карпинский, 1898), а 16 декабря, на заседании Физико-математического отделения Академии Наук, доложил свою работу «Об остатках едестид и о новом их роде *Helicoprion*», которая и была напечатана в 1899 г. Так открылась одна из самых блестящих страниц русской палеонтологии.

Свою работу об едестиде А. П. Карпинский начал с исторического обзора, в котором дал обстоятельное изложение всей литературы по этому предмету, сопровождаемое 14 копиями рисунков, изображающих все описанные до него виды. Этот обзор может служить достаточным пособием для ознакомления с первым периодом изучения едестид. К нему мы отсылаем читателя, ограничившись в предыдущей главе краткой сводкой этой истории.

Вторая глава работы А. П. Карпинского посвящена описанию найденного С. П. Никитиным образца *Edestus* из тех же Мячковских камелоломей, откуда происходили образцы *Ed. protopirata* Траутшольда. Карпинский называет этот экземпляр *Edestus cf. minor* Newb. (рис. 2), считая, что «описанная часть сегмента *Edestus* по форме зуба в такой степени сходна с *Ed. minor* Newb., что почти нельзя сомневаться в принадлежности обеих форм к одному и тому же виду или к видам очень близким» (1899а, стр. 15; 1945, стр. 200).

Действительно, отличия американской и русской форм, разбираемые автором, не могут быть достаточным основанием для их различения, так как величина «может зависеть от возраста животного, от местонахождения зуба в теле рыбы, и наконец от размеров, каких достигало взрослое животное в зависимости от внешних местных условий», и «разница в количестве зубчиков на ребрах зубов также находится в зависимости от величины последних» (там же).

И все же приходится пожалеть, что Александр Петрович, верный своей скромности, воздержался от установления нового вида, который из-за этого получил название *Ed. minusculus* Пау 1909, а не, скажем, «*Ed. nikitini*», в честь нашего этого экземпляра известного русского палеонтолога-эволюциониста.

А. П. Карпинский не учел разницы в форме зубов: у описанного им экземпляра коронка зуба значительно стройнее и острее, чем у *Ed. minor* (ср. рис. 2 и 1). При относительном постоянстве формы зубов у каждого из известных видов *Edestus* эта разница достаточна для выделения видов.

Третья, основная глава монографии А. П. Карпинского посвящена собственно описанию остатков *Helicoprion bessonovi*¹. Она содержит следующие разделы: 1) геологические условия находок; 2) описание внешней формы; 3) размеры; 4) [микроскопическое] строение; 5) химический состав; 6) плакоидные чешуйки; 7) следы особого сосуда; 8) отличие от *Edestus*; 9) отличия *H. bessonovi*.

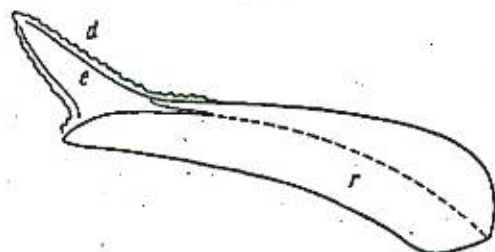


Рис. 2. *Edestodus minusculus* (Hay) = *Edestus cf. minor* Newb. Карпинского, реконструкция зуба (по Карпинскому, 1899; по Борисяку, 1906).

Нет возможности подробно изложить содержание каждого из разделов; читателю необходимо самому познакомиться с этой монографией, как с одним из лучших образцов классических палеонтологических исследований.

Напомним вкратце основные черты строения *Helicoprion*. Это ископаемое (табл. VI, фиг. 1), как показывает само название, представляет собою «спиральную пилу» — ряд зубов, числом до 130, сросшихся в спиральный орган, до 26 см в диаметре и до 3—3½ оборотов. Коронки двусторонне симметричны, покрыты эмалью, зазубренной на переднем и заднем ребрах. Эмаль загнутой вперед полосой продолжается на основании. На основании сегментация проявляется только поверхностно — чередованием эмалевых полос и дентиновых промежутков; под эмалью спираль представляет единое образование из остеодинтина без костных клеток², с общими продольными каналами, от которых отходят осевые каналы зубов, а от этих последних — каналы к поверхности зубов, кончающиеся лучками дентиновых канальцев. В основании спирали имеется желоб, в котором А. К. Карпинский описывает следы особого продольного сосуда.

В этой работе Карпинский включил *Helicoprion* в качестве особого рода в семейство *Edestidae* и показал, что австралийский *Edestus davisi* Н. Woodw. также относится к этому роду.

В качестве плакоидных чешуек или шагреней Карпинский описал угловато-округленные образования до 1,75 мм в диаметре, располагаю-

¹ У Карпинского в разных его работах встречаются разные написания названия этого вида: *bessonovi*, *bessonov*, *besonovi*. Согласно правилам номенклатуры должно быть принято первое из них, введенное в монографии 1899 года.

² Карпинский называет его вазодентином, а А. В. Хабаков говорит о «костистом» основании спирали (1939а, стр. 209).

щиеся преимущественно у основания спирали, иногда в несколько слоев (рис. 3). Они радиально лучисты и лишены эмали.

Однако, как указал А. См. Вудворд, «это не кожные образования, а хорошо известные зернистые обызвествления хряща эластобранхий, которые часто принимаются палеонтологами за шагреню» (1900, стр. 34—35).¹

А. П. Карпинский соглашается с этим (1911, стр. 1111; 1945, стр. 264): «Замечание это справедливо. В одном из новых экземпляров *Helicoprion*... центральная часть спирали выполнена таким зернистым образованием и, если предположить, что оно находится на месте его возникновения, то пришлось бы допустить, что внутренний оборот или обороты, по окончании их функций, как ротовых зубов, не оставались свободными, но были заключены в хрящевую массу... Последовательное облекание хрящем, по мере роста животного, сегментов, уже исполнивших активную роль, могло бы объяснить частое сохранение внутренних частей спирали, что некоторым казалось мало вероятным при свободном, открытом положении спирального органа».

Однако Александр Петрович все же считал возможным, что часть наблюдавшихся им зерен является плакоидными чешуйками: «Чтобы окончательно убедиться в справедливости мнения Woodward'a относительно всех наблюдавшихся мною дентиновых образований, желательнее исследовать гистологическое строение тех гладких плакоидных чешуек, напоминающих подобные образования у *Helicoprion*, которые встречаются у современных селахий» (там же). Позже он то же говорит об экземпляре *Helicoprion*, который «заключает ядра и отпечатки остатков посторонних организмов, а также пластины (и вообще частей) из тех мелких дентиновых зерен, которые кальцифицируют хрящи животного, а быть может, образуют и его кожные покровы» (1915, стр. 137; 1945, стр. 289). В той же работе (стр. 138; 1945, стр. 291) Карпинский сравнивает «шагреню» *Helicoprion*, образующие целые пластины, с мелкими кожными пошго-нальными пластинками *Protodus scoticus* (рис. 12), ссылаясь на работу Вудворда (1915).

Из приведенных цитат видно, что у Александра Петровича было не совсем ясное представление о рассматриваемых гистологических структурах. Необходимо подчеркнуть, что дентин никогда не образуется в хряще, а только в наружных слоях кожи непосредственно под эпидермисом. Ни одно из изображенных Карпинским зерен не имеет строения дентина, все это — типичные известковые призмы обызвествленного хряща. Новейшие исследования Т. Орвига (1951, стр. 422) показали их полное сходство с призмами у *Agassizodus* и *Fadenia*, принадлежащих к той же группе рыб, что и едестиды. В то же время любые плакоидные чешуйки селахий представляют кожные зубы из дентина и эмали. Сравнение *Helicoprion* с *Protodus* — ошибка А. С. Вудворда (см. стр. 17—18).

Вероятность нахождения плакоидных чешуек на спиральных *Heli-*

¹ Ср. рисунки Карпинского с фотографией у Пильсена (1932, табл. XII, фиг. 1)

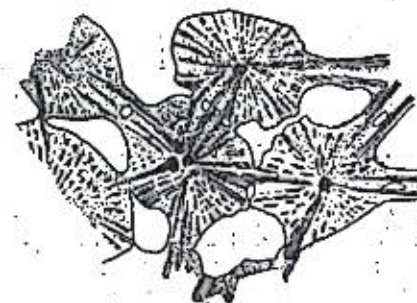


Рис. 3. Призмы обызвествленного хряща *Helicoprion bessonovi* (шагреню), × 31 (из Карпинского, 1899).

scorpion вообще очень невелика, так как в Красноуфимске имеется выборочное захоронение самой крупной и тяжелой части скелета этой акулы, а все более мелкие части, вплоть до боковых зубов, отсутствуют. Пластинчатые чешуйки, менее прочно соединенные с зубной спиралью, чем остатки хряща, также должны отсутствовать.

Некоторые авторы не обратили внимания на указание Вудворда и продолжали говорить о «шпирелях» *Helicoprion* (например, Г. Клаач, 1901, стр. 432; А. А. Борисенк, 1906, стр. 33; А. В. Хабаков, 1939а, стр. 208, 266; Ю. А. Косыгин, 1950, стр. 13).

А. А. Борисенк считает, что у *Helicoprion* «корни зубов срастаются между собою, так что получается весьма прочный орган, не нуждающийся ни в покровных мягких частях, ни в сильно развитых мышцах». В то же время другие авторы отрицали возможность предротового положения спирального органа именно на том основании, что он недостаточно прочен (например, Клаач, 1901, стр. 432).

Между тем, в работах А. П. Карпинского имеются указания, позволяющие судить о строении хрящевой и мягкой части спирали: «Во многих местах заметны отдельные зернышки, с первого взгляда похожего на песчинки, и целые их скопления, наблюдавшиеся преимущественно между внутренней стороной оборотов спирали и зубами предыдущей ее извилины» (1899 а, стр. 40; 1945, стр. 226). «На экземпляре III пластинчатое скопление зерен наблюдалось на некотором расстоянии под основанием оборота спирали в положении, перпендикулярном к плоскости спирали» (1899 а, стр. 41; 1945, стр. 226).

Подчеркнутые мною слова говорят о том, что вдоль основания спирали протягивался хрящевой тяж, поверхностный слой которого был обызвествлен. Остатки этого обызвествленного слоя и встречаются между оборотами, как в плоскости спирали, так и перпендикулярно к ней — там, где тяж примыкал к основанию спирали, входя, может быть, в продольный желоб последнего, что более вероятно, чем предположение о помещавшемся здесь особом сосуде (Карпинский, 1899а, стр. 47; 1945, стр. 234). Этот тяж мог быть продолжением хряща симфизной части челюстей. Он, вероятно, охватывал сбоку и тонкую наружную часть предыдущего оборота спирали, как допускал и А. П. Карпинский (см. выше, стр. 11). Против этого, однако, говорит отсутствие всяких следов прикрепления мягких тканей на эмалевой поверхности зубов. Поверхность боков основания спирали и между эмалевыми шпорами была покрыта кожным покровом — это показывает ее строение из остеодинта с многочисленными отверстиями сосудов (Карпинский, 1915, стр. 130, рис. 5; 1945, стр. 282, рис. 143). Так же построена и поверхность желоба в основании спирали; это показывает, что и здесь имела соединительнотканная прослойка, отделявшая дентин спирали от хрящевого тяжа.

Схематически предлагаемое представление о строении спирали *Helicoprion* передано на рис. 4, б, который значительно отличается от схемы (рис. 4, а), предложенной А. П. Карпинским (1899а, рис. 68; 1945, рис. 125а), и отвечает на возражения разных авторов о недостаточной прочности спирали.

В четвертой главе своей монографии, посвященной выводам, автор разбирает все «сопоставления, которые делались мною во время исследования при поисках за истинной природой остатков едестид, хотя бы сопоставления эти в настоящее время казались мне сомнительными или даже неверными» (1899а, стр. 52; 1945, стр. 238). В результате этого разбора он приходит к следующему выводу: «Если предположить, что зубы срединного ряда едестид, вытесняясь из полости рта, не отпадали,

но, примыкая плотно к надвигающимся за ними зубам, постепенно сдвигались за пределы челюсти, то образование спирального органа по мере роста животного могло бы найти себе правдоподобное объяснение. В этом случае спираль *Helicoprion* представляла бы орган, отделяющийся от верхней или нижней челюсти животного... Такую спираль довольно трудно представить себе у эласмобранхий с ротовым отверстием на нижней стороне головы, но при конечном расположении рта... спираль могла направлять наиболее крепкие зубы вперед, являясь сильным органом для нападения» (1899а, стр. 64; 1945, стр. 251).

Указывая, что остатки едестид «естественно были приняты за челюстные зубы, но это мнение почти тотчас же сменилось взглядом о принадлежности этих остатков ихтиодорулитам» и что «это мнение сделалось теперь почти общепринятым», А. П. Карпинский пишет, что «в настоящее время однако возникновение зубов едестид в полости рта снова становится наиболее вероятным, но в совершенно иной форме, чем это предполагалось ранее» (1899а, стр. 66; 1945, стр. 53.) Наглядный пример диалектического развития научных взглядов!

Однако со скромностью великого ученого автор продолжает: «Далекий от мысли, что настоящее сочинение может иметь решающее значение, и стараясь возможно объективно изложить предположения о природе найденных до сих пор остатков едестид. Остатки их так своеобразны, так отличны от всех органов других вымерших и ныне живущих эласмобранхий, не говоря уже об остальных позвоночных, что даже вопрос о происхождении спирального или дугообразного органа едестид из «кожных» или челюстных зубов, быть может, для большинства ученых останется пока открытым».

Карпинский точно отделяет гипотезы от достоверных выводов: «Только выводы: 1) о действительной принадлежности едестид к эласмобранхий, 2) о несвободном положении спирали *Helicoprion* и соответствующего органа *Edestus*, т. е. о нахождении оснований сегментов в мягких частях животного, 3) о принадлежности рассматриваемых органов к плоскости симметрии животного, 4) о наружном положении спирали *Helicoprion* и соответствующего органа *Edestus*, можно считать положительными. Все остальные относящиеся до морфологии едестид заключения, вероятно, еще долго будут рассматриваться учеными за простые догадки» (там же).

Александр Петрович был прав — его гипотеза не сразу завоевала окончательное признание, но вызвала сперва новый поток догадок и домыслов, иногда поразительных по своей неграмотности, с которыми мы познакомимся в дальнейшем изложении. Но, тем не менее, его монография

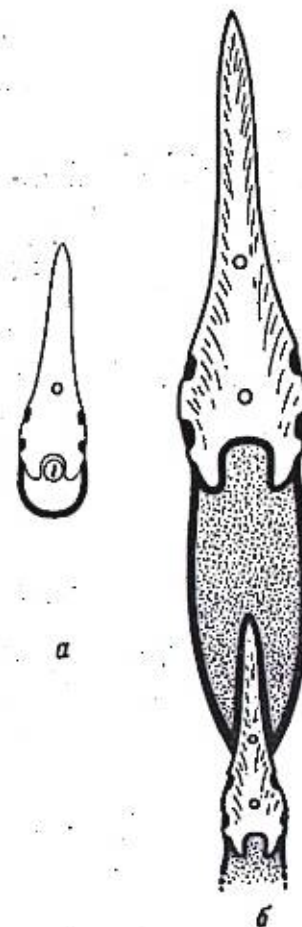


Рис. 4. Поперечный разрез спирали *Helicoprion* (реконструкция).

а — из Карпинского, 1899; б — с внесенным хрящевым тяжем (обозначен точками). Мягкие части (и она, соединительная ткань) — черные, дентин — белый.

явилась переломным моментом в изучении едестид. Во всей литературе, посвященной этой группе рыб, не появилось ничего, что могло бы сравниться с этой монографией по широте охвата предмета и по ясности анализа, ведущего к неизбежным выводам о природе остатков едестид.

3. БОРЬБА МНЕНИЙ

(1899—1901)

Работа А. П. Карпинского, напечатанная в том же году также немецки, в Записках С.-Петербургского минералогического общества, произвела сильное впечатление на ученый мир и сразу вызвала много откликов. Более или менее объективные рефераты этой работы были напечатаны во многих журналах (см. Прим, 1900; Ренево, 1900; Соваж, 1901; Вудворд, 1900; Искель, 1900; Иетмен, 1900). О геликоприоне упомянул даже немецкий зубо-врачебный ежемесячник (Шёнихен, 1900).

Не обошлось тут и без недоразумений. Так, Ренево (1900), познакомивший 6 декабря 1899 г. с работой Карпинского членов естественно-научного общества в Мозанне, утверждал, что Карпинский разделяет точку зрения Агассиса, сравнивавшего зубные дуги *Edestus* с ростром пилы-рыбы. Между тем, функционально и морфологически это совершенно различные образования. Ростр пилы-рыбы представляет вытянутое вперед рыло, усаженное с каждой стороны рядом зубов — разросшихся вертикально плакодных чешуй (рис. 5). Спираль *Helicoprion* несет в сагиттальной плоскости непарные настоящие зубы, выдвинувшиеся из ротовой полости. Чтобы сравнить *Edestus* с *Pristis*, Агассис предположил, что таких зубных рядов была пара и они были расположены горизонтально. Ясно, что точка зрения Карпинского не имеет ничего общего с гипотезой Агассиса.

Большинство авторов, расточая комплименты Карпинскому за его тщательно выполненную работу, тем не менее встретило в штыки его выводы о положении спирали *Helicoprion* впереди рта и его реконструкцию этой рыбы (рис. 6). Так, Иетмен (1900, стр. 579—580) позволил себе отделаться от этой реконструкции такой фразой: «Немногие, однако, будут готовы допустить, что этот высоко причудливый эскиз может быть принят всерьез, а поэтому, чем меньше будет сказано о нем, тем лучше». А Хей еще в

1912 г. (стр. 37) говорил, что «рисунок Карпинского казался достаточно гротескным».

Бельгийское общество геологии, палеонтологии и гидрологии на двух заседаниях, 21 ноября и 19 декабря того же 1899 г., занималось обсуждением работы Карпинского, позднее напечатанном в «Бюллетенях» Общества. После краткого, «без комментариев», изложения содержания работы, сделанного д-ром ван де Виле, выступил генеральный секретарь

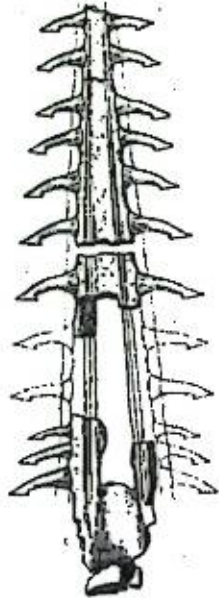


Рис. 5. Ростр верхнечелюстной пилы-рыбы *Onchopristis numidus* (Haug), $\times \frac{1}{8}$ (из Штрюмера).

Общества ван ден Брук с речью: «Что должна означать спираль *Helicoprion*». Указывая на отсутствие следов употребления на мелких зубах внутренних оборотов спирали, он доказывал, что эти зубы — не старые, а молодые, запасные, которые, выросши, заменяют крупные зубы наружного оборота. Поэтому спираль помещалась не снаружи, а внутри ротовой полости, где таких спиралей было, может быть, несколько. Обладая некоторой подвижностью, как пружины часов, они действовали подобно круглым пилам. С интерпретацией Карпинского автор никак согласиться не может.

Сохранившееся письмо ван ден Брука читатель найдет в прил. 3. Нам надо разобрать подробно эту «гипотезу», так как в разных вариациях эта тема повторяется не раз и многоголосом хором возражений А. П. Карпинскому.

Предложенная ван ден Бруком гипотеза неверна во всех своих положениях. 1) Зубы у позвоночных, раз образовавшись, уже не растут. Поэтому мелкие зубы внутренних оборотов — остаток юных стадий развития животного, а не будущие крупные зубы. 2) Чтобы эти мелкие зубы могли заменить крупные на наружном обороте спирали, они должны передвигаться по последней или вся спираль должна развертываться. И то и другое неверно, так как зубы и спираль представляют одно гибкое целое. 3) Для такой спирали, а тем более для нескольких, в ротовой полости нет места, как бы велико ни было животное. 4) Завиток зубов у акулы или скатов, с которым сравнивается спираль, никогда не образует больше полуоборота, и нем сменяющие зубы крупнее сменяемых и не срастаются в сплошную дугу (рис. 7). Только если такой завиток продолжается из ротовой полости наружу, он может принять форму спирали и в нем зубы внутренних оборотов будут мельче наружных, — это ясно видел А. П. Карпинский. 5) Невероятно, чтобы спираль пружинила — они бы ломались, так как состоят из дентина, а не из хряща. 6) Количество одновременно существующих запасных зубов каждого ряда у акуловых рыб исчисляется единицами, а не сотнями (рис. 7). 7) Ряд параллельных круглых пил нужен для распила бревен на доски, но бесполезен для акулы, которые глотают добычу целиком или отрывают от нее большие куски.

Рис. 7. Разрез нижней челюсти *Lamna* (по Оуэну, из Карпинского, 1899).

В протоколах Бельгийского общества (стр. 230) записано, будто А. См. Вудворд, заметка которого была прочтена на следующем заседании (Вудворд, 1902а), согласился с мнением ван ден Брука относительно внутриротового положения спирали. Это не совсем верно, как мы увидим ниже, при разборе взглядов Вудворда.

К тому же мнению присоединился далее А. Кемна, считавший, правда, маловероятной множественность спиралей ввиду их двусторонней симметрии, и А. Дюбуа, хранитель Музея естественной истории в Брюсселе. Ж. Симуне, в своем докладе на заседании 19 декабря, развивал

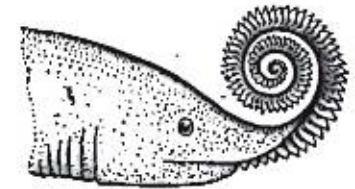


Рис. 6. Реконструкция головы *Helicoprion* (из Карпинского, 1899).

«главный аргумент, единственный еще не представленный», именно — теорию эволюции. Исходя из того, что «онтогенез — зеркало, в котором отражаются, хотя и ослабленно, самые отдаленные эпизоды эволюции видов», он пытается выяснить происхождение зубов *Helicoprion* из плакоидных чешуй. Чешуи первоначально лежали горизонтально в коже, когда же они в результате новой адаптации поднялись (как ротовые зубы), то должны были в онтогенезе сохранить стадию лежачего положения. Это мы и наблюдаем у *Helicoprion*, где корни направлены вдоль спирали, а зубы подняты под углом. Чешуи всегда направлены и растут спереди назад, поэтому зубы у *Helicoprion* должны были расти изнутри спирали к ее наружному концу, так как их корни наклонены в этом направлении. Поэтому спираль не могла находиться на хвосте (одно из положений, разобранных и отвергнутых Карпинским), так как там чешуи-зубы оказались бы направлены сзади вперед (рис. 8). Она не могла находиться

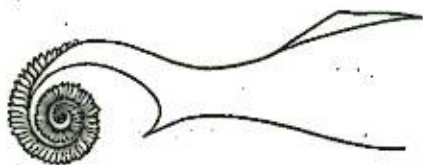


Рис. 8. Невозможность положения спирали *Helicoprion* на хвосте (из Симунса, 1902).

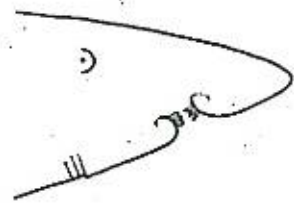


Рис. 9. Положение спиралей *Helicoprion* во рту (из Симунса, 1902).

и в положении, принятом Карпинским, так как ротовые зубы должны иметь обратное направление — сзади вперед, ибо они находятся на выпяченном в рот участке эктодермы. Поэтому спирали — две — находились в полости рта и зубы внутренних их оборотов были зубами по прошлым, а будущими (рис. 9).

Так и это наивное применение биогенетического закона привело к той же гипотезе ван ден Брука. А. П. Карпинский, очень мягко возражающий своим оппонентам, указывает, что «распространение корней» зубов «может происходить как к наружной, так и к внутренней стороне», и приводит примеры обоих типов (1911, стр. 1110; 1945, стр. 263). К этому можно менее деликатно прибавить, что рассуждения Симунса — вздор от начала до конца. Никакие зубы не растут от кончика корня к кончику коронки, так же как не растут таким образом плакоидные чешуи (см. ниже, стр. 17). Корни зубов во рту бывают направлены назад потому, что функционирующая часть зуба — коронка — должна быть впереди, а повторение филогенеза здесь не при чем.

Все эти выступления членов Бельгийского общества были напечатаны в Бюллетене последнего с большой задержкой — в 1902 г. — и сопровождаются кратким обзором вопроса, с учетом новых работ Истмена (1902а, б) и Фукса (1900). Составитель обзора, ван де Виле, закончил дискуссию все тем же выводом, что спираль *Helicoprion* раскручивается внутри ротовой полости.

Со своей стороны, подводя итог дискуссии в Бельгийском обществе, мы должны сказать, что нелепый вывод, к которому так единодушно пришли его члены, показывает только отсутствие у геологов достаточных биологических знаний. Вместе с тем, эта дискуссия показала, что господствовавшее до того мнение, будто зубные ряды *Edestus* — ихтиодорулиты, было разом уничтожено в результате работы Карпинского.

Последний посвятил две страницы (1911, стр. 1109—1110; 1945, стр. 262—264) разбору возражений членов Брюссельского общества: «Не говори о том, что резерв в виде ряда около 150 зубов является непосредственным, развитие зубов идет совершенно иным путем. Большие зубы формируются непосредственно в соответствующем большом виде. Возникновение зуба начинается с вершины, с амальгамного слоя, проходящего из эпидермиса, затем дентин образуется из cutis'a и, когда коронка сформирована, возникает корень. Никогда зубы не образуются глубоко и тело с коронкой и корнями, и какое сложное распределение кожных элементов нужно было бы представить, чтобы осуществить возможность образования спирального задела сформированных зубов и несколько оборотов». Замечательно, что Александр Петрович, также горный инженер по образованию и преимущественно геолог по деятельности, в противоположность членам Бельгийского общества, имел такие точные представления в биологических вопросах.

Такое заблуждение, будто маленькие зубы (или кожные зубы) могут вырасти и заменить большие, неоднократно повторяется в литературе. Так, Л. Дж. Уилле (1935, стр. 437) утверждал, что кожные зубы у даунтонского *Tesseraspis* из *Heterostraci* заменялись «снаружи, по мере стирания, то есть формировались и внутри костной (асидиновой) пластинки. На самом деле они погружались в нее при образовании новых кожных зубов на ее поверхности. В. Грахам-Смит и Т. С. Вестолл (1937) полагали, что у двоякодышащей *Fleurantia* из верхнего девона под большими зубами образовывались маленькие, которые, вырастая, вытесняли первые. А. П. Быстров (1944) показал невозможность этого.

Удивительным образом разобранная «брюссельская теория» возродилась в 1929 г., но с ссылкой на... Карпинского: «По мнению академика А. П. Карпинского, это приросшие зубы, которые при разворачивании спирали, стираясь постепенно снаружи ее, заменялись другими, поэтому внутренние более молодые — мелкие» (М. В. Павлова, 1929, стр. 23).

Другая гипотеза была выдвинута независимо известным палеонтологом А. См. Вудвордом в упомянутой выше заметке для Брюссельского общества (Вудворд, 1902) и в реферате в «Geological Magazine» (1900) и членом-корреспондентом Венской Академии наук Т. Фуксом, работа которого была доложена на заседании последней 4 января 1900 г.

Маленькая работа Фукса претендовала осветить вопрос в новом свете и подготовить окончательное его решение (стр. 5). «Новый свет», однако, сводился к тому, что, по мнению Фукса, у едестид имелось много зубных рядов в обеих челюстях, соответствующих рядам зубов у других акуловых; например, ската *Raja*. У *Helicoprion* эти ряды выдавались спиралью наружу.

В сущности, то же мнение высказал и А. См. Вудворд. Он правильно заметил, что «нагреши» *Helicoprion* на самом деле представляют обыкновенный хрящ (см. выше, стр. 11 и след.), но из этого он сделал неожиданный вывод, что спирали имели не наружное, а внутриротовое положение. Вудворд сравнивает их со «спиралями» *Cochliodus*, *Protodus* и *Oxychodus*; от двух последних даже считает возможным вести генеалогию едестид. Приведя, подобно Фуксу, аргументы в пользу того, что двусторонняя симметрия спиралей не противоречит их множественности, автор заканчивает оба своих реферата такой фразой: «Представление о гигантской акуле, вооруженной в обеих челюстях несколькими рядами зубов... очень смело; по мне кажется, что она имеет больше шансов быть подтвержденной дальнейшими открытиями, чем остроумная гипотеза д-ра Карпинского».

В своих возражениях Вудворд противоречит сам себе. С одной стороны, он доказывает, в противовес Карпинскому, что спирали имели внутриротовое, а не наружное положение. С другой стороны, он не отрицает общезвестного факта, что ряды зубов у акул нарастают изнутри ротовой полости и что старые зубы, выдвигаясь наружу, образуют спираль. Отсюда неизбежен вывод, сделанный Карпинским, что спираль находилась в основном снаружи ротового отверстия! Наличие хрящового тиза вдоль спирали и ненахождение шагреней несколько этому не противоречат.

Таким образом, по существу единственное отличие гипотез Фукеа и Вудворда от взглядов Карпинского заключается в том, что вместо одной спирали в одной челюсти они допускают по несколько спиралей в обеих челюстях.

Объединение рыб из самых различных групп по принципу спиральности зубных рядов Вудворд проводил и много позже (1915, стр. XVI). Это пример формально-морфологической группировки, без анализа функционального значения той или иной формы спирали. В результате конвергентным формам приписывались родственные отношения. Так, и кистеперая рыба *Onychodus* была Вудвордом (1932) отнесена к акантодам только из-за сходства завитка симфизных зубов у нее и у *Ischnacanthus*. Это заблуждение держится до сих пор (Гросс, 1950).

У акул обычно зубы являются схватывающими или откусывающими, поэтому выгодно иметь их на краях челюстей в большом количестве. Режущая плоскость зубов совпадает с краями челюстей. Задние зубы каждого поперечного (по отношению к краю челюсти) ряда служат только для смены передних (рис. 7).

У скатов зубы в совокупности образуют жернов для раздавливания и чертирования твердой добычи. Поэтому выгодно иметь много зубных рядов и много зубов в каждом ряду.

Вероятно, для такой же функции были приспособлены зубы кохлиодонтид, сливающиеся в каждой челюсти в две пары плоско-выпуклых пластинок, наружный край которых образует завиток неизвестного назначения, но явно другого происхождения, чем у едестид.

У *Ischnacanthus* (рис. 10) из акантодов, которого Вудворд (1915) также привлекает к сравнению с едестидами, и у *Onychodus* из кистеперых имелись в нижней челюсти симфизный завиток с немногочисленными (2—6) острыми, загнутыми назад зубами, у *Onychodus* эллиптического или треугольного поперечного сечения. У *Ischnacanthus* эти симфизные зубы торчали вверх, загигаясь назад (Уотсон, 1937, рис. 11), и служили, вероятно, для хватания добычи, у *Onychodus* (рис. 11) они, по-видимому, торчали частью вперед и вниз от переднего конца нижней челюсти (Ньюберри, 1889, табл. XXXVI) — если это так, то они могли служить колющим оружием.

У *Protodus* (Вудворд, 1915, рис. 1) вдоль края головы расположены мелкие пластинки, несущие «завитки» зубов, вероятно, хватательного назначения (рис. 12). Изображенная Вудвордом голова, которую в качестве особого рода *Protodus* относили к элазмобранхиям, как «средняя» едестид (Вудворд, 1900, 1902, 1915; Гудрич, 1909), а позднее тот же Вудворд сближал с *Gemündina* из Placodermi, на самом деле «явно принадлежит к акантодам и, по всей вероятности, к *Parexus* (Уотсон, 1937, стр. 71). Следовательно, его «завитки» — просто многовершинные зубы, сходные с зубами *Climatius* (Уотсон, там же).

Функция зубных рядов едестид, имеющих форму, уплощенную с боков, должна быть совершенно иной — они могли служить только для распиливания или всмарывания добычи или врага. Для этого достаточно одного ряда в одной челюсти, или по одному — в обеих челюстях. Распиливать

врага или добычу на пластинки (круглые пилы ван ден Брука!) — совершенно бесполезно. Впрочем, Вудворд и Фуке и считали висеротную часть спирали лишней функцией, образованной отработавшими зубами. Здесь наглядно видно, как ненаучное представление о «бесполезных» органах ведет к фантастическим реконструкциям.

Из этого краткого обзора разных типов «спиралей» видно, что они представляют совершенно различные приспособления, возникли в разных группах в разное время независимо и никоим образом не могут служить основанием для филогенетического сближения этих групп. Тем более

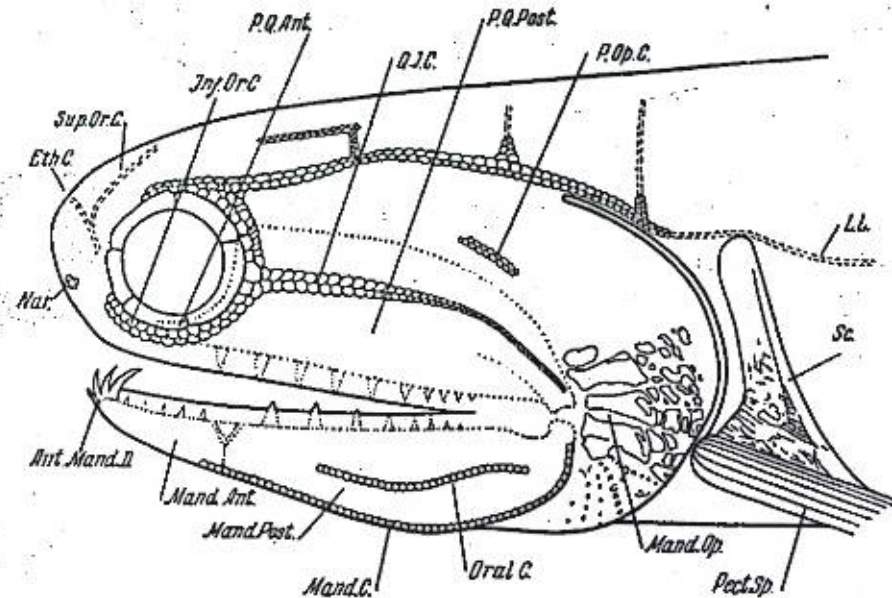


Рис. 10. *Ischnacanthus gracilis* Egert.
Реконструкция, $\times 4,6$ (на Уотсона, 1937).

Ant. Mand. I D. — симфизный завиток зубов нижней челюсти; Eth. C. — отомидиан носиссура; Inf. Or. C. — подглазничный канал; LL — боковой лезвий; Mand. Ant. — переднее окостенение Мандюлена хрица; Mand. C. — висеротный канал; Mand. Op. — челюстная крышка; Mand. Post. — заднее висеротное окостенение; Mar. — носрра; Oral C. — ротовой канал; P. Q. Ant. и P. Q. Post. — переднее и заднее окостенение висеротного хрица; P. Op. C. — предрирничный канал; Pect. Sp. — грудной шип; Q. J. C. — квадратный канал; Sc. — лопатка; Sup. Or. C. — надглазничный канал.

наличие у *Protodus* большого числа «спиралей» не дает оснований приписывать едестидам множественность зубных спиралей, так как нецелесообразно сравнивать маленькие коротенькие завитки *Protodus* с громадными спиралями *Helicoprion*. А. П. Карпинский справедливо замечает, что «если развитие едестид действительно шло от *Protodus* или сходных форм, то в зубной системе *Edestus* и *Helicoprion*, можно думать, произошло уничтожение гомологов и замещение их одним рядом зубов, превращенным в большой орган нападения и защиты» (1916, стр. 707; 1945, стр. 298).

Из разбора возражений Вудворда видно, что он, как указывал А. П. Карпинский, находился в числе «большинства ученых», «главное мнение» которых «о внутреннем, ротовом положении спирали *Helicoprion*, по всей вероятности, окажется справедливым» (Карпинский, 1911, стр. 110; 1945, стр. 264). Таким образом, заглавие реферата Вудворда (1900): «*Helicoprion* — шип или зуб?» является чисто риторическим вопросом и не отражает сомнения автора. Тем более странно, что А. П. Кар-

нический в 1930 г. (стр. 386; 1945, стр. 341) пишет: «А. Smith Woodward указал, что исследование *Helicoprion* было произведено с такой детальностью, что ничего к нему нельзя прибавить, и лишь вопрос о том, что такое «*Helicoprion* — Spine or Tooth?» — нельзя считать решенным». Это замечание сбилось с толку Л. Ш. Давиташвили (1948, стр. 515), который, видимо, не читая цитируемого им реферата Вудворда, только переделал

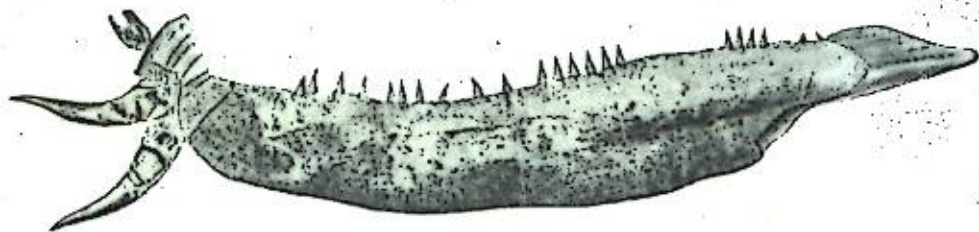


Рис. 11. *Onychodus sigmoides* Newb., зубная кость нижней челюсти с симфизным завитком зубов, $\times 1/2$ (из Ньюберри, 1889).

приведенную фразу Карпинского: «А. С. Вудворд, отметив исчерпывающий характер исследования *Helicoprion*, все-таки многозначительно вопрошал, что такое *Helicoprion* — спин или зуб, и заявил, что этот вопрос нельзя считать решенным».

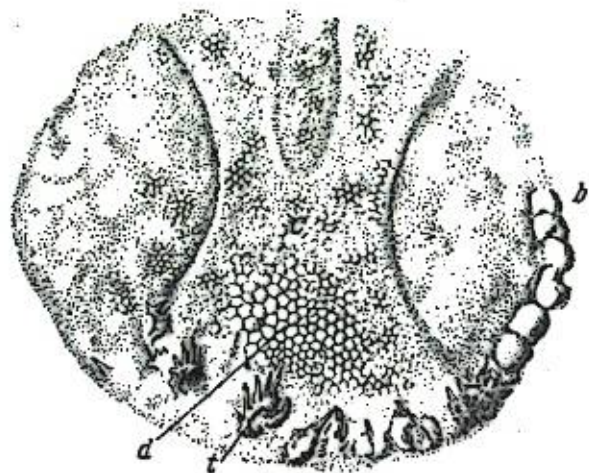


Рис. 12. *Protodus scoticus* (Newton), голова сверху, $\times 3$ (из Вудворда, 1915):

b — основания зубов по краю челюсти; c — верхушка черепа;
d — поперечные пластинки на ней; t — смещенная дуга передних зубов.

Единственный, кто полностью поддержал концепцию Карпинского, был Отто Некель, который, по словам Александра Петровича, и навел его на эту мысль (см. выше, стр. 6). В своем реферате (1900) Некель, опровергая Фукса, говорит, что «вероятно, спираль была развита только в одной челюсти, а в другой — полностью исчезла». К сожалению, Некель связал развитие симфизных зубных рядов у акулид со своей своеобразной теорией эволюции зубов у акуловых рыб. Он утверждал (1899, 1900, 1901), что первоначально зубы у селакхий не сменялись, у позднемеловых

форм появилась замена зубов без выпадения сменных (*Petalodontidae*) и лишь впоследствии развилось регулярное выпадение отработавших зубов. «Исходя из этой переходящей фазы развития зубов, объясняется развитие зубов у *Helicoprion*, как крайнее выражение противоречия между заменой зубов и еще не наступившим их выпадением» (1900, стр. 147). Таким образом, спираль *Helicoprion* не является органом, приспособленным к определенной функции, а «также непрактичным для организма, как не стертые спиральные клыки кабана». Впрочем, эти органы «были вполне пригодны, чтобы распарывать туловища тонкошуйных гакоидов и схизодонтов и действовать, таким образом, подобно пиле современной пилы-рыбы» (там же). Так возникший в результате ортогенетической эволюции бесполезный орган неожиданно оказывается полезным!

Нечего и говорить, что «теория» Некеля, как большинство его филогенетических построений, переворачивает действительную историю развития вверх ногами. Выпадение зубов у петалодонтид и у *Helicoprion* — результат специализации этих форм, у первых — своеобразное приспособление к твердой добыче (рис. 33, G), у второго — к защите от врагов. Представление А. П. Карпинского, что спираль *Helicoprion* возникла в результате того, что зубы симфизного ряда не р е с т а л и выпадать и — неизбежно — срослись в спираль, несомненно, гораздо ближе к истине, чем противоположные взгляды Некеля.

Известный гейдельбергский зоолог Герман Клаач также выступил (1901) с критикой взглядов Карпинского и Некеля «с точки зрения морфолога», чтобы осветить *Helicoprion* «в более правильном свете». Основным его положением было утверждение, что «зубные колючки (как он называет зубы *Helicoprion*) были своими основаниями погружены в соединительнотканную массу, тяжи (*Züge*) которой в виде связок соединяли отдельные сегменты спирали между собой. Эта разница между собственно твердыми образованиями и лежащими между и под ними мягкими частями явственно выступает в рельефе и в отпечатках; на шлифах она, кажется, теряет в отчетливости, так как имеется налицо равномерное пронитивание фоссилизирующими составными частями; всё же соединительнотканная часть явно выделяется на микроскопической картине (ср. рис. 39 и табл. III, фиг. 8); они образуют вещество, обозначенное Карпинским как «волоконистый вазодентин», последний [т. е. Карпинский], однако, никоим образом не достаточно подчеркивает обособленность последнего [т. е. вещества], но рассматривает, как кажется, всю базальную часть спирали как одно целое» (стр. 431). Основываясь на этой мысли и считая невозможным положение спирали *Helicoprion* в области рта, Клаач утверждает, что и спираль-то не было у живого животного, а образовывалась она посмертно путем сокращения соединительнотканного основания «спинного гребня шинов» (рис. 13).

Как пишет Иетмен (19036, стр. 212), это «необоснованное предположение» — «спекуляция, которую можно отбросить без дальнейших комментариев»; автор «совершенно упустил из виду... слияние оснований зубов у *Helicoprion*» (Штрומר, 1905, стр. 132). Однако не все были такого мнения. Высокоученые рассуждения Клаача импонировали некоторым авторам. Так, проф. Вруно Досс на заседании форейна естествоиспытателей в Риге, 18 февраля 1902 г., утверждал, что «в настоящее время, по примеру Клаача, пришли к взгляду, что эти зубы были прикреплены на средней линии акульей спиной».

И. Вальтер также использовал гипотезу Клаача в своей научно-популярной книге «История земли и жизни» (1908, стр. 294; русский перевод, 1914, стр. 287). Он сравнивает спираль *Helicoprion* по функции с носовой

частью пилы-рыбы: «заблуждение думать, что этот орган служит и для разрезания крупных врагов; в сумеречном свете моря эта рыба едва ли в состоянии точно рассмотреть быстро перемещающуюся добычу и настолько верно наметить ее, чтобы безошибочно схватить. Пила скорее служит для того, чтобы разрезать заросли морских растений при вторжении в густые части водорослей... Так охотник с помощью ножа расчищает себе дорогу в густом первобытном лесу.

Подобными приспособлениями было снабжено не одно каменноугольное семейство рыб: у *Edestus* на затылке или на щеках помещались большие плавниковые шипы, усажеными крепкими зубами, а у *Helicoprion* вдоль спины тянулся ряд крупных сочлененных наконечников зубов. Спираль *Helicoprion* «не помещалась на носу и не могла, как думали раньше, выпрямляться от надувания, а принимала эту своеобразную форму лишь после смерти животного».

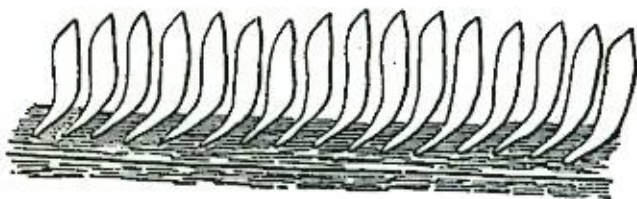


Рис. 13. «Спинальный гребень шипов *Helicoprion*» (из Клаача, 1901). Заштрихована «соединительная ткань».

Таким образом, мы здесь имеем уже и функциональное толкование гипотезы Клаача — зубной гребень на спине для разрезания растительности! К сожалению, Вальтер не указывает, кто именно «раньше думал», будто спираль *Helicoprion* могла разворачиваться, как вербный «тещин язык». Мне удалось найти в литературе еще только два подобных указания: М. В. Павлова почему-то приписывает Истмену (во всех работах писавшему о внутриротовом положении зубных рядов едестид) взгляд, что спираль *Helicoprion* — «спинные придатки — органы защиты, способные разворачиваться» (1929, стр. 23), да Н. И. Каракаш в прениях по докладу Карпинского на заседании Петербургского общества естествоиспытателей 12 ноября 1911 г. высказал предположение, не есть ли зубной орган едестид острия зубов, которые могли на особом спиральном тяжке свертываться и разворачиваться» (Карпинский, 1912а).

Странно, что горный инженер И. Кваша, переводя книгу Вальтера на русский язык, оставил цитированное выше место в неприкосновенности, но снабдив даже примечанием о том, как русский ученый, открывший спираль *Helicoprion*, представляет себе смысл этого образования.

Клаачу и его последователям лучше всего ответил сам Карпинский. Он указывает, что отчасти разноречие «по отношению к таким исключительным ископаемым является вполне естественным, но отчасти оно вызывается простыми недоразумениями или недосмотром, вследствие отрывочного чтения того, что было уже опубликовано» (1911, стр. 1105; 1945, стр. 258). Замечание это непосредственно в адрес Клаача, который явно работу Карпинского только перелистывал, а читал преимущественно реферат Искелля. Это видно, например, из приведенного выше его замечания, будто Карпинский «рассматривает, как кажется, всю базальную часть спирали как одно целое», — когда это совершенно недвусмысленно следует из всего текста обсуждаемой монографии. Это видно также из

недоуменного: «не ясно, к какому толкованию шипов едестид примыкает Карпинский», хотя уже само сравнение спирали *Helicoprion* с «шипками» едестид и объединение их в одно семейство вполне «ясно» показывает точку зрения Карпинского, не говоря уже о приведенной выше (стр. 18) цитате, где говорится о зубах срединного ряда едестид.

Александр Петрович дальше говорит: «Прежде всего следует поколебать с предположением, что спиральный вид органа *Helicoprion* представляет посмертное явление. Представление это, можно сказать, наиболее элементарно, и высказывалось почти всеми, кто в первый раз видел экземпляры или их фотографии. Хотя после описания и рисунков в моей монографии, где вопрос этот также затронут (стр. 60), последний мог бы считаться окончательно решенным, но после статьи Клаача мнение о посмертном свертывании в спираль органа *Helicoprion* повторилось и другими. Спираль эта, как известно по исследованию ее макро- и микроскопического строения, представляет сплошное твердое образование, свертывание которого можно почти в такой же степени рассматривать за вторичное, как, напр., изогнутость бивней мамонта принимать за явление посмертное» (1911, стр. 1105—1106; 1945, стр. 259).

4. НОВЫЕ ФАКТЫ

(1901—1911)

Фактические доказательства правоты Александра Петровича не заставили себя ждать. Уже в 1901 г. Ч. Р. Истмен (1901, 1902 а, б), который в 1898 г. (стр. 554) поддерживал представление Б. Дина о «метамерном ихтиодорудите» едестид, а в 1900 г. (стр. 581) склонился к мнению Вудворда, что у *Helicoprion* было во рту несколько спиралей, сообщил о находке среди коллекций американских музеев симфизных зубных рядов вместе с обыкновенными челюстными зубами рода *Agassizodus* St. John et Worthen. Этот род он, следуя М. Лоз (1885), считал синонимом рода *Campodus* Koninek (рис. 14 и 33, А).

Истмен, правда, думал, что он, вслед за А. См. Вудвордом, опровергает А. П. Карпинского, доказывая, что спираль едестид — не наружный орган защиты, а симфизный ряд зубов. Это какое-то непонятное недоразумение — ведь приведенная выше (стр. 18) цитата ясно говорит о «зубах срединного ряда едестид». Карпинский понимал, что «выпадать, как у современных селажий, зубы *Helicoprion* не могли и, следовательно, должны были или врезываться в глубь челюсти, или выходить наружу» (1911, стр. 1108; 1945, стр. 262).

Одновременно Истмен установил новый род *Campyloprion* («изогнутая пила») с типичным видом *C. annectans*, основанным на одном образце неизвестного происхождения. Этот род должен был отличаться от *Helicoprion* тем, что зубной ряд у его представителей составлял не спираль, а дугу с 14—20 зубами, и тем, что у него не было «боковых продольных борозд» (рис. 15). К этому же роду Истмен отнес *Edestus davisii* и *Ed. lecontei*.

Одного взгляда на фотографию типичного вида (Истмен, 1902б, табл. 4) достаточно, чтобы убедиться, что это — только часть спирали *Helicoprion*. «Боковые продольные борозды», которые будто бы имеются на последней — доказательство того, как невнимательно Истмен читал работу Карпинско-

го: то, что он на рисунке поперечного разреза оборота спирали *Helicoprion* принял за продольные борозды, является безмаленькими промежутками между зубами — точно такими же, как у «*Campyloprion*». На это указал еще О. П. Хей (1909, стр. 56). Однако значительно раньше это заметил А. П. Карпинский, так как уже в 1902 г. в письме к Нетмену он обратил внимание последнего на то, что *S. annectans* близок к типу *Helicoprion*¹, что и заставило Нетмена (19036, стр. 286) сделать типом рода *Campyloprion* вид *Ed. lecontei*. На незакономерность такой операции также указал

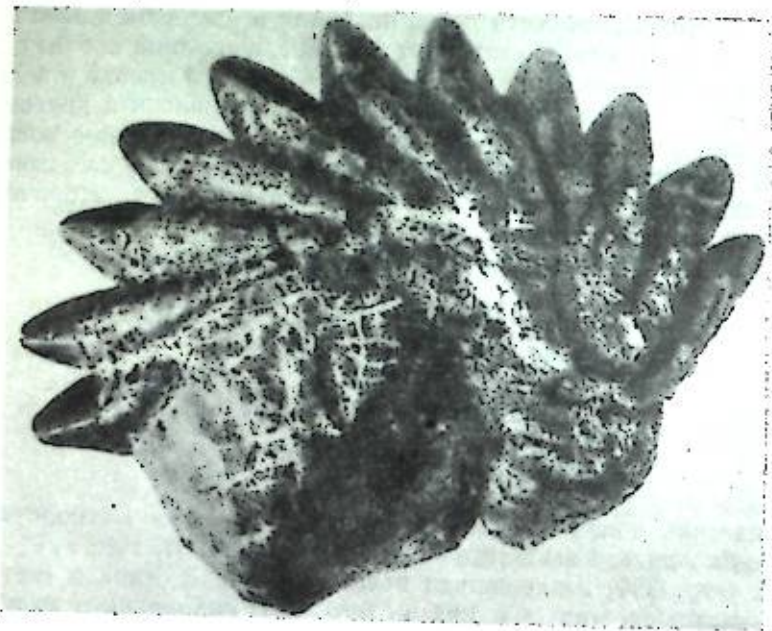


Рис. 14. Симфизный ряд зубов *Agassizodus variabilis* Newb. & Worth. (из Нетмена, 19026).

Хей (там же), предложивший для *Ed. lecontei* новое родовое название — *Toxoprion*, каковое и следует принять, упразднив окончательно род *Campyloprion*. На родовую самостоятельность *Ed. lecontei* первым указал не кто иной, как А. П. Карпинский (1899а, стр. 49, 57; 1945, стр. 236, 243), не оформивший, к сожалению, своего мнения таксономически. Он же (см. выше, стр. 10) отнес *Ed. davisii* к *Helicoprion*. К. Тейхерт (1940), найдя полные спирали этого вида, окончательно показал, что Х. Вудворд имел в руках отпечаток только обломка такой спирали. Это было ясно Карпинскому, но ни Нетмен, ни Хей в своем стремлении найти переходные формы между *Edestus* и *Helicoprion* этого не поняли.

У «*Campodus*» Нетмен нашел один симфизный ряд зубов со следами стирания по бокам, из чего следовало, что в противоположной челюсти ему противостояло два таких ряда. Из этого он сделал [сначала в работе, напечатанной в апреле 1902 г. (1902а)], заключение, что у *Edestus* и *Helicoprion* было по несколько дугообразных рядов передних зубов, как предполагал А. См. Вудворд. В другой работе, напечатанной в июне того же года, наоборот, изучение «*Campodus*» позволяет избежать «довольно страшного представления о гигантских карбоновых акулах с ртом,

¹ Пьютон (1904, стр. 7) также считал *Campyloprion* синонимом *Helicoprion*.

полным (mouthful) едестусообразных или полностью закрученных спиралью, поскольку нет свидетельств в пользу того, что *Edestus*, *Campyloprion* или *Helicoprion* обладали более чем одной серией, помещавшейся по средней линии впереди... вероятно, в нижней челюсти» (19026, стр. 61).

Нетмен был, кажется, первым, кто поднял вопрос о систематическом положении едестид. Карпинский (1899) ограничился установлением этого семейства, предположенного Агассисом (1855) и предложенного Лейди (1857, *Edestina*) и одновременно с Карпинским — Некелем (1899, *Edestidae*). Он отнес к нему два рода, *Edestus* и *Helicoprion*, и констатировал его принадлежность к элазмобранхиам.

Нетмен, на основании сходства в расположении зубов у «*Campodus*» и у ныне живущей акулы *Cestracion* (= *Heterodontus*), с одной стороны, и на основании наличия симфизного ряда зубов у некоторых палеозойских рыб, объединил их всех в сем. *Cestraciontidae*, «замечательном... по его удивительной долговечности» (1903а, стр. 186), — действительно замечательном, ибо в него вошли: нижнедевонский *Protodus* (= *Parexus* из акантодов, ср. стр. 18), камениугольные «*Campodus*» и *Edestus*, пермский *Helicoprion* и т. д. В современном понимании сем. *Cestraciontidae* появилось только в юре.

Карпинский, наоборот, заметил, что, быть может, «*Helicoprionidae*» придется выделить в особое семейство (1911, стр. 1113; 1945, стр. 266). Это семейство было принято, кажется, только Хеем (1929) и Тейхертом (1940). Таким образом, и в этом отношении А. П. Карпинский опередил современных ему ученых.

Александр Петрович продолжал интересоваться едестидами. После появления его монографии о *Helicoprion* некоторые геологи смогли опознать этот род среди имевшихся у них образцов. Так, японские геологи Косибе и Кото прислали ему «тотчас же большие фотографии найденного у них образца *Helicoprion*, описанного впоследствии д-ром Yabe» (Карпинский, 1911, стр. 1108; 1945, стр. 262).

Обломок *Helicoprion* из перми Соляного Крижа в Индии, найденный ранее Нётлингом, был описан Э. Кокеном (1901). Впоследствии этот образец послужил для сопоставления верхнего продуктусового известняка Соляного Крижа с артинским ярусом и нижней частью кунгурского. Однако К. К. Брансон (1935) отнес эту форму к особому роду *Helicampodus* (см. ниже, стр. 51), что значительно обедняет ее в качестве руководящего ископаемого.

На заседании Петербургского минералогического общества 19 ноября 1902 г. (а также на заседании физико-математического отделения Академии Наук 16 апреля 1903 г.) А. П. Карпинский «сделал сообщение о новых литературных и других данных, касающихся... *Helicoprion*», где указал, что *Helicoprion* был найден уже около Красноуфимска и на р. Сатво на Урале, в Австралии, в Соляном Криже в Пенджабе, в Японии и в последнее время в С. Америке (очевидно, имеется в виду «*Campyloprion*» *annectans* Eastman). «Минувшим летом отпечаток *Helicoprion* найден в новом пункте на Урале, по р. Басе, притоку В. Инзера, в Стерлитамакском уезде» (Карпинский, 1903а, стр. 97).

Вместе с последним отпечатком в артинских отложениях А. А. Краснопольским был найден зуб «*Campodus*», который был описан А. П. Карпин-

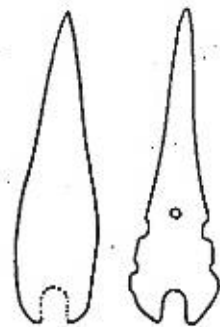


Рис. 15. Воображаемое отличие «*Campyloprion*» (слева) от *Helicoprion* — отсутствие «продольных борозд» (по Нетмену, из Брансона, 1935).

ским в небольшой работе (1904), доложенной на заседании того же Общества 23 сентября 1903 г. Совместное нахождение этих двух форм дало Э. Нильсену (1932, стр. 36) повод для предположения, что зуб «*Campodus*» представляет боковой зуб *Helicoprion* (на что, впрочем, намекал раньше и сам А. П. Карпинский, 1928, стр. 2; 1945, стр. 480) — предположение весьма возможное, но пока недоказуемое.

Надо, однако, отметить, что находка «*Campodus*» в артинских отложениях говорит скорее в пользу этого предположения. Род *Campodus* Koninck в собственном смысле известен из низов намюра в Бельгии (Демано, 1941), а род *Agassizodus*, который Лоз, Истмен, Вудворд, Карпинский и др.

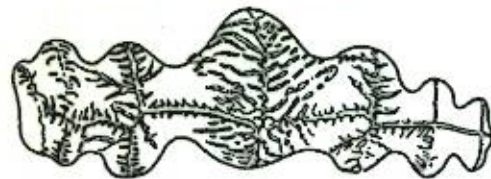


Рис. 16. «*Campodus* sp.», упрощенное изображение морщинок на поверхности зуба, $\times 4,5$ (из Карпинского, 1904).

авторы считали синонимом *Campodus*, встречен в более высоких слоях карбона (Coal Measures) Сев. Америки и в нижней перми Гренландии (Нильсен, 1932).

В коллекции Палеонтологического института имеется зуб нового вида *Agassizodus* (табл. III, фиг. 1), найденный В. Е. Руженцовым в 1940 г. на р. Урале, к СЗ от станции Ильинской, в слое 29-м разреза, т. е. в верхнем, оренбургском ярусе верхнего карбона (Руженцов, 1950, стр. 45). *Agassizodus* sp. n. легко отличается от других видов этого рода по относительно сильному развитию боковых конусов, которые вследствие этого менее многочисленны, чем на зубах такой же величины других видов. На лабиальной стороне меньше морщинок.

Род *Agassizodus*, восстановленный Нильсеном в 1932 г. (стр. 35), легко отличается тем, что у боковых зубов выступы коронки («контрфорсы») имеются только на наружной, лабиальной стороне, тогда как у *Campodus* — на обеих. По этому признаку зуб, описанный Карпинским (рис. 16), ближе к зубам *Campodus* s. str., от которых его отличает только «более сложное распределение морщинок на поверхности» (Карпинский, 1904, стр. 34; 1945, стр. 257).

В коллекции ПИН также имеется образец (табл. IV, фиг. 1), представляющий, повидимому, две ветви челюсти, с полосой обызвествленного хряща и четырьмя поперечными рядами зубов (сохранились большей частью в разрезе). Последние по величине, форме и рисунку морщинок вполне идентичны описанному А. П. Карпинским зубу «*Campodus*» (рис. 16). Происходит образец так же, как последний, из артинских отложений — с р. Сылвы, с. Дуван, найден Г. Мауэром в 1939 г. и передан мне Ю. М. Залесским.

Несмотря на большое сходство этих зубов с зубами настоящего *Campodus* из намюра, их принадлежность к этому роду сомнительна ввиду большого перерыва во времени. Весьма возможно, что вся группа рыб, имеющих симфизные зубные ряды, обладала очень сходными боковыми зубами (ср. стр. 35) и что артинские зубы «*Campodus*» в самом деле принадлежали *Helicoprion*. Эта загадка будет когда-нибудь решена новыми находками.

Истмен неоднократно повторял те же идеи о значении симфизного ряда «*Campodus*» и об эволюции этого ряда в линии «*Campodus*» — *Edestus* — «*Campryloprion*» — *Helicoprion*. Нам нет надобности перечислять здесь все его десять статей на эту тему (см. библиографию). Только в 1903 г. (1903б, стр. 287) обронена интересная мысль, к которой нам придется вернуться позже (стр. 61), что от «*Campodus*» ведут две линии

развития — у *Helicoprion* увеличиваются коронки зубов за счет корней, с увеличением числа сегментов, тогда как у *Edestus* сравнительно немногочисленные сегменты не очень плотно слиты друг с другом, а их коронки редуцированы сравнительно с огромным развитием оснований.

Мы уже видели (стр. 23), что появление монографии об едестидях (1899) дало толчок изучению этой группы. Появились описания образцов, лежавших в коллекциях без определения, затем начали появляться и описания новых находок.

В 1904 г. Ньютон описал первую находку *Edestus* в Англии — из среднего карбона. Это — новый вид, *Ed. triserratus*, близкий к *Ed. minor* Newb. и *Ed. cf. minor* Карпинского.

Признавая родство обоих родов, *Helicoprion* и *Edestus*, Ньютон тем не менее считает возможным, что *Helicoprion* — симфизная спираль, а *Edestus* — спиной ихтиодорулит. Допущение очень странное, так как признание родства этих родов именно и основано на предположении о гомологичности их зубных рядов и отпадает при отрицании последней.

Реконструкция зубного ряда *Ed. triserratus* (рис. 17) по найденному одному сегменту сделана Ньютоном в убеждении, что все сегменты — одинаковой длины. Между тем, обычно у *Edestus* наблюдается быстрое уменьшение длины корней спереди назад. При соблюдении этих пропорций зубной ряд *Ed. triserratus* получился бы более коротким и менее изогнутым.

Еще один вид *Edestus*, *Ed. karpinskii*, был описан Анной Болеславовной Миссуной (1907 и 1908) из каменноугольных окрестностей Коломны, повидимому, из того же мячковского горизонта, как и два других вида — *Ed. protopirata* Trd и *Ed. cf. minor* Карпинского. Новый вид, представленный одним полным сегментом (табл. V, фиг. 2), относится к одной группе с *Ed. protopirata* и *Ed. heinrichsii*. Следуя примеру А. П. Карпинского, А. Б. Миссуна дает тщательное описание с большим количеством промеров. Странным образом, однако, последние, при сличении с оригиналом, оказались в большинстве неверными, преуменьшенными. Так:

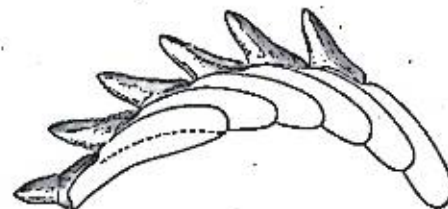


Рис. 17. Реконструкция зубного ряда *Edestus triserratus* Newt. $\times 3/5$ (из Ньютона, 1904).

Промеры
А. Б. Миссуны

Поперечные промеры (в см.)

Длина зуба	14	15
Высота корня у заднего конца	3	} 3,4 по лев. стенке 2,9 » прав. »
Толщина « » « »	1,5	
Глубина желоба у « »	2	} 2,5 по лев. стенке 1,7 » прав. »
Высота коронки	2,2	
Ширина « »	2,4	3
Толщина коронки у основания	1,2	1,5
Длина переднего края коронки	1,6	2,8
» заднего « »	1,4	2,4

Правильность второго столбца чисел нетрудно проверить измерениями на фотографии зуба, напечатанной в натуральную величину в статьях Миссуны (наши фотографии табл. V, фиг. 2 немного уменьшены).

А. Б. Миссуна ошиблась еще в одном пункте. По ее описанию зубцы коронки *Ed. karpinskii* несут с каждой стороны по одному маленькому зубчику, а некоторые из них — еще 1—2 зарубки, делающих зубец несимметричным; у *Ed. protopirata* зубцы несут с каждой стороны по 6—7 зарубок. На самом же деле зубцы обоих видов совершенно одинаковы, только у *Ed. karpinskii* они заметно сточены, вследствие чего они потеряли правильную форму и несут меньше зазубрин.

Другие отличия обоих видов, выраженные в размерах разных углов и в относительной длине переднего и заднего краев коронки, измерены А. Б. Миссуной совершенно точно и позволяют легко различать эти виды.

Описанный образец отличается от всех вообще известных находок едестид тем, что на одной стороне коронки имеется дополнительный разветвляющийся ряд зубчиков (табл. II, фиг. 2). Это делает зуб несимметричным. А. Б. Миссуна считает открытым вопрос, представляет ли это отличие аномалию или видовой признак. За истекшие 43 года не было больше найдено подобных экземпляров, однако изучение оригинала убеждает в том, что здесь имеется патологическое изменение в результате повреждения коронки во время ее формирования. Рядом с «дополнительным рядом зубчиков» имеется большой участок поврежденной эмали, показывающий, что вследствие повреждения часть зачатка зуба отделилась и образовала второй уродливый зуб, сросшийся с первым.

В польской работе (1908) А. Б. Миссуна, кроме описания нового вида, подробно излагает историю изучения едестид, кончая работой Ньютона (1904), однако излагает настолько беспристрастно, что трудно понять, к какому из противоречивых мнений она примыкает.

В научной деятельности А. Б. Миссуны описание нового вида *Edestus* — случайный эпизод, не связанный с другими ее работами. Последние заключались, главным образом, в исследовании четвертичных отложений Белоруссии и Литвы. Родившись в семье мелкого помещика Витебской губернии (1869), она с большим трудом и лишениями проложила себе путь к высшему образованию и научной работе. Первая русская женщина — полевой геолог, она до своей преждевременной смерти (1922) несла на себе тяжесть громадной работы по Московскому обществу испытателей природы и Московским высшим женским курсам. Ее ученицы — теперь ведущие специалисты советской палеонтологии (М. Е. Мирчинк, 1940).

Список трудов А. Б. Миссуны много короче списка работ Г. А. Траутшольда, но в них, в частности в работе об *Edestus*, не найдешь таких вопиющих ошибок и наивных сопоставлений, какими изобилуют работы Траутшольда. Это лишний раз показывает, как глубок тот рубец, который монография А. П. Карпинского проложила в деле изучения едестид между девятнадцатым и двадцатым веками. Хотя со времени последней работы Траутшольда прошло всего 17 лет, но кажется, будто ее отделил от статьи Миссуны целое столетие.

О. П. Хей (1909) описал два новых вида *Edestus* по двум старым экземплярам из каменноугольных отложений Сев. Америки: *Ed. crenulatus* и *Ed. serratus*, формы очень близкие, может быть, даже идентичные с *Ed. heinrichsii* Newb., и дал новое видовое название *Ed. minusculus* образцу, описанному А. П. Карпинским (1899) под названием *Ed. cf. minor*. Он приписал этому виду артинский возраст. Ошибка эта была повторена О. Абелем (1919, стр. 138, 139), у которого *Edestus* и *Helicoprion* одинаково происходят из «артинского яруса Москвы». А. П. Карпинский (1924б, стр. 379; 1945, стр. 308) деликатно поправил Абеля. К. Брансон (1935, стр. 20) указывает артинский возраст уже для двух русских видов, *Ed. minusculus* и *Ed. karpinskii*.

В этой же работе Хей установил новое родовое название *Toxoprion* («дуговидная пила») для *Ed. lecontei* Dean (см. стр. 24). Однако к этому же роду Хей отнес и *Ed. davisii*. Хей находит, что у последнего вида не могло быть полной спирали, так как величина зубов на сохранившейся части уменьшается слишком быстро. В ответ на это Карпинский (1911, стр. 1118; 1945, стр. 271) накладывает зубной ряд *Ed. davisii* на спираль «*Lissoprion ferrieri* Hay и показывает их совпадение: «*Edestus davisii* является спиральным органом, что, надо надеяться, подтвердится будущими находками». Так и получилось (см. стр. 52).

Упомянутый род *Lissoprion* («гладкая пила») был установлен Хеем в 1907 г. и подробно описан в 1909 г., из формации Фосфориа штата Айдахо, приравненной к пивагириновому горизонту Урала (Уилер, 1939, стр. 105). А. П. Карпинский показал, что признаки, отличающие *Lissoprion* от *Helicoprion*, — слабая зазубренность коронки, менее развитая средняя часть эмали и большая высота лишнего эмали основания спирали — представляют хорошие видовые признаки, но считать их родовыми нет оснований, пока не будет доказано, что с этими отличиями связаны другие, более существенные признаки животного» (1911, стр. 1121; 1945, стр. 273). Некоторые позднейшие авторы (Уилер, 1939; Тойхерт, 1940) также считают *Lissoprion* и *Campyoprion* синонимами *Helicoprion*. Однако в «Атласе» Хей (1929) все эти «роды» приводятся в неприкосновенности: *Toxoprion lecontei*, *Campyoprion annectans*, *Lissoprion ferrieri*, причем указывается, что «видов рода *Helicoprion* из С. Америки неизвестно» (т. I, стр. 573).

Выше мы видели, что, несмотря на бесчисленные возражения, основная идея А. П. Карпинского о гомологичности спирали *Helicoprion* и зубного ряда *Edestus* симфизиному ряду зубов акуловых рыб была, казалось, принята большинством авторов, если не считать Клаача с его пеленой гипотезой. Однако Хей в той же работе 1909 г. неожиданно воскресил взгляды Ньюберри о соответствии каждого сегмента *Edestus* одному из хвостовых пиллов скатов *Trygon*. Он считал возможным, что эти серии пиллов развивались перед спинным плавником и, по мере приближения новых сегментов, загибались и образовывали спираль типа *Helicoprion*. Эта спираль должна была быть достаточно приподнята, чтобы зубы не вонзались в кожу. Она могла бы, возникшая впереди спинного плавника, располагаться с одной его стороны. В подтверждение своей гипотезы Хей сравнивает гистологическое строение *Edestus* и ихтиодорулитов *Ctenacanthus*.

Идеи Хей были «объективно», т. е. без критики, реферированы Д. С. Джорданом (1910) и Э. Кокеном (1911) и подхвачены, в качестве последнего слова науки, О. Абелем (1912, стр. 568; 1919, стр. 136; 1920, стр. 331; 1924, стр. 342), который еще за год до появления работы Хей приводил «страшное челюстное вооружение едестид» в качестве примера зубов-оружия нанадения (1908, стр. 208).

А. П. Карпинский подверг эти идеи уничтожающей критике. Он указал, что лишние эмали основания сегментов «состоит из вещества, прорезанного каналами, непосредственно выходящими наружу. Эта часть, по крайней мере при сформировании каждого сегмента, должна была быть погруженной в интегумент или вообще в тело животного. При этом условии, какое бы положение наибольшим (т. е. наиболее поздним) сегментам ни придать, значительная часть спирали должна более или менее глубоко врезаться в тело (в спину) животного (фиг. 1, а). Чтобы этого не случилось, надо представить себе животное, снабженное наклонным

вперед острым горбом, в котором сегменты шипа или зубы образовывались (фиг. 1, А)» (см. рис. 18, а, б).

«Нахождение спирали сбоку плавника... трудно предположить между прочим уже потому, что эластический плавник животного должен оставаться неподвижным, чтобы не сломать спиральный орган или самому не изрезаться о его зубы» (1911, стр. 1107; 1945, стр. 260).

Автор указывает там же, что «сходство строения корной *Edestus* и шипов селахий является вполне естественным» и в том случае, если сегменты *Edestus* представляют зубы, а не ихтиодорюлиты.

Неоднократно цитировавшаяся выше работа А. П. Карпинского «Замечания о *Helicoprion* и о других едестидях» (1911), в следующем году вышедшая также и по-английски в Записках Минералогического обще-

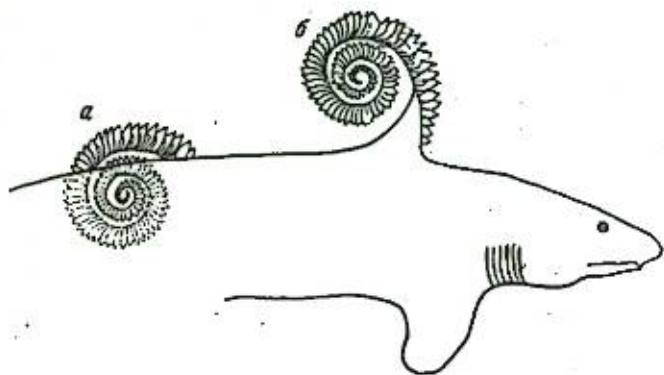


Рис. 18. Невероятность нахождения спирали *Helicoprion* в виде шипа (из Карпинского, 1911).

ства, подводит итоги данным, накопившимся со времени появления монографии 1899 г., и показывает несостоятельность возражений, выдвинутых против его толкования спирали *Helicoprion*. По указанию автора (Карпинский 1912б), эта статья была вызвана «главным образом распространением мнения об этих ископаемых, опубликованного в предшествующей работе О. Р. Пау».

Замечательны строки, в которых 65-летний автор мотивирует появление своей статьи: «Я не имею обыкновения писать какие-либо возражения или поправки, считая разногласия чрезвычайно полезными, а недоразумения, основанные на недосмотрах, хотя и вредными, но в скором времени сами собою устранимыми. Однако некоторые из них повторяются до сих пор. Не надеюсь, что возможность выражать свои мнения останется за мной еще долгое время, я хочу высказать их вкратце теперь» (стр. 1105; 1945, стр. 259).

Замечания автора по поводу разных возражений приведены выше в соответствующих местах. Он суммирует посылки, приводящие к определенному выводу «об истинном характере остатков *Edestus*. Зная, что зубы современных селахий во время жизни животного сменяются многократно, иногда огромное число раз, что в каждом ряду передний выпадающий зуб заменяется задним, что по мере роста животного вновь возникающие зубы становятся большими и большими, что у некоторых палеозойских форм передние, т. е. более ранние, зубы не выпадали, но, оставаясь в пределах челюсти, служили поддержкой или фундаментом более крупным активным зубам [имеются в виду италодонтиды], что у некоторых

родов зубы одного ряда иногда сливаются в сплошную дугу,— зная все это и принимая в соображение, что помещению спирали больших размеров внутри челюсти не легко допустимо,— и было сделано предположение, что постепенно *увеличивающийся по мере роста животного ряд зубов, срастающихся по дуге, выходит за пределы рта, образуя орган нападения или защиты*. Предположение это, соответствует ли оно действительности или нет, построено вполне логично» (стр. 1108; 1945, стр. 261—262).

Трудно короче и яснее сформулировать эту точку зрения. Сравним с подчеркнутыми нами словами формулировку самого маститого из палеонтологов, А. См. Вудворда: «У некоторых палеозойских акул колонии или режущие зубы быстро сменяли друг друга в течение жизни; как у ныне живущих акул, но не выпадали из наружного края рта, когда они были больше не нужны [курсив наш]. Использованные зубы каждого поперечного ряда соединялись во все увеличивающийся завиток снаружи от губы, пока это явление не кульминировало в виде странной спирали, известной в качестве *Helicoprion*» (1910, стр. 64). Здесь наглядно видна разница между дарвинистом Карпинским и идеалистом Вудвордом. В то время как первый во всех своих работах рассматривает спираль *Helicoprion*, как полезный работающий орган, второй — как бесполезное, ненужное образование. Это согласуется с виталистическими представлениями Вудворда, что «все скелетные животные имеют тенденцию производить избыток мертвого вещества, которое аккумулируется в форме шипов, как только раса, к которой они принадлежат, мпнет свой расцвет и начинает клониться к упадку» (1906, стр. 317).

Вторая часть работы А. П. Карпинского посвящена «замечаниям, которые можно сделать относительно распределения найденных до сих пор остатков едестид по родам и видам» (1911, стр. 1113; 1945, стр. 266). В результате этих замечаний он приходит к выводу (стр. 1122; 1945, стр. 273), что «между едестидами с наибольшей уверенностью можно различать роды:

- 1) *Helicoprion* с видами *H. bessonovi*, *H. davisii*, *Hel. sp.* (Salt Range), *H. annectans*, *H. ferrieri* и *Hel. n. sp.* [= *H. ivanovi*, Карпинский, 1924];
- 2) *Campyloprion* или *Taxoprion* с одним видом *lecontei* и
- 3) *Edestus* с видами трех рядов или типов: а) тип *Ed. minor*, б) тип *Ed. heinrichi* (оба с несколькими видами)... и с) тип *Ed. giganteus* с 2 видами (*giganteus* и *vorax*)».

Мы видим, что и в вопросах систематики едестид А. П. Карпинский видел яснее и дальше, чем все современные ему исследователи. Выделяемые им группы действительно все существуют, чего нельзя сказать о выделенных американскими авторами (см. стр. 24 и 29).

Карпинский считал, что «при сравнении отдельных сегментов различной величины» целесообразно «отмечать при формах очевидно очень близких, их особенности и сходство с ранее описанной формой, причем называть их, быть может временно, именем этой формы с присодинением *cf.* или *aff.*, не прибегая к преждевременному установлению новых видов» (1911, стр. 1116; 1945, стр. 268). Эта, казалось бы, вполне правильная и заслуживающая уважения сдержанность привела, однако, к обратным результатам, так как менее сдержанные американские ученые создали совершенно ненужную номенклатурную путаницу, которой можно было бы отчасти избежать, если бы Александр Петрович дал определенные названия группам, самостоятельность которых была ему ясна.

Считая неправильным и дальше поступать приоритетом русской науки, я провожу здесь то разделение рода *Edestus* на три рода, о котором А. П. Карпинский говорит (1911, стр. 1113; 1945, стр. 266): «Между

тишескими остатками *Edestus* и теперь различаются три ряда форм, которые принадлежали животным, быть может отличавшимся более существенными признаками, чем те, на основании которых устанавливаются современные роды. В качестве четвертого рода выделяется *Ed. newtoni*, который А. П. Карпинский (1924б, стр. 383, 385; 1945, стр. 312, 313) также считал возможным отнести к особому роду. Эти роды получают следующие названия и объем:

1. *Edestus* Leidy, 1856, s. str. Тип: *Ed. vorax* Leidy, 1856. Близок к нему или идентичен с ним *Ed. giganteus* Newberry, 1888.

2. *Protopirata* Trautschold, 1888. Тип: *Pr. protopirata* (Trautschold, 1879). Сюда принадлежат также: *Pr. heinrichsii* (Newberry et Worthen, 1870), *Pr. karpinskii* (Missuna, 1907), *Pr. crenulatum* (Hay, 1909), *Pr. serratus* (Hay, 1909).

3. *Edestodus* gen. nov. Тип: *Ed. minor* (Newberry, 1866). Сюда относятся: *Ed. triserratus* (Newton, 1904), *Ed. minusculus* (Hay, 1909), *Ed. mirus* (Hay, 1912).

4. *Lestrodus* gen. nov. Тип: *L. newtoni* (Woodward, 1917) — единственный вид.

Диагнозы родов см. стр. 59.

5. ОКОНЧАТЕЛЬНАЯ ПОБЕДА

(1912—1930)

Следующий год принес полное торжество взглядам А. П. Карпинского. Тот же самый О. П. Хей, который три года назад воскресил всеми оставленную ихтиодорулитовую гипотезу, теперь должен был признаться, что «эта прекрасная (fine) теория исчезает» «в присутствии описываемого здесь образца», который «ясно показывает, что зубные дуги (shafts) *Edestus* принадлежат к ротовой области и больше нигде» (1912, стр. 31).

Новый образец — тип нового вида *Ed. mirus*. У него сохранились часть обызвестленного хрища черепа и две симфизные дуги в естественном положении в верхней и нижней челюсти (табл. III, фиг. 2).

О том, что это — полное подтверждение взглядов русского автора, Хей, как и его референты (Дин, 1912, стр. 227; Муди, 1913, стр. 188) забыли упомянуть, но зато они «отдают справедливость д-ру Ч. Р. Истмену, в разных работах защищавшему идею, что зубные органы *Edestus* и близких родов принадлежат ко рту» (Хей, 1912, стр. 34).

Эта легенда, будто именно Истмену принадлежит заслуга установления принадлежности зубных рядов едестид к симфизным рядам акул, возникла, повидному, в результате собственного утверждения этого автора, который, как большинство читателей монографии Карпинского, читал ее недостаточно внимательно и поэтому, подобно Ренсье (см. стр. 14), решил, что русский ученый воскресил гипотезу Агассиса о сходстве зубного органа едестид с ростром илы-рыбы, рассматривая спираль *Helicoprion* «как мощное оружие, помещающееся над рылом», и только открытию им, Истменом, симфизных зубов у «*Camrodus*» «пролило новый свет на предмет» (1902а, стр. 148). Гудрич (1909, стр. 147) также интерпретацию Вудворда и Истмена — «спирально закрученный ряд медиальных симфизных зубов нижней челюсти рыбы, близкой к *Cestraciontidae*», «как более согласную с тем, что мы знаем о смене и положении зубов у других селажий», — противопоставляет интерпретации Карпинского —

«вооружение изогнутого рыла». Так, исказив смысл выводов Карпинского, американцы и англичане приписали его открытие себе, хотя до самого появления монографии 1899 г. упомянутые два автора придерживались общепринятой ихтиодорулитовой гипотезы (Вудворд, 1891, стр. 151; Истмен, 1898, стр. 554). Ответим на это еще раз ссылкой на цитированные выше (стр. 12 и 31) места из работы Карпинского. Что последний понимал этот вопрос так же, как мы, ясно из его докладов в физико-математическом отделении Академии Наук 10 декабря 1912 г. и в Палеонтологическом обществе 19 ноября 1917 г. В последнем он «сообщил, что в настоящее время известно два случая, когда зубной аппарат едестид был найден вместе с остатками челюстных костей. Эти находки вполне подтверждают сделанные А. П. предположения о той роли и том месте, где должны были находиться спирали *Helicoprion* у посящих их животных» (Карпинский, 1918).

Вопрос о ротовом положении зубных дуг едестид был, таким образом, окончательно разрешен. Однако остался еще ряд вопросов, над разрешением которых в последующие годы работали исследователи, в первую очередь А. П. Карпинский.

Так, не решен и по сей день вопрос о числе спиралей у *Helicoprion*. О. П. Хей сделал из своей находки вывод, что и у этого рода имелось по спирали в верхней и нижней челюсти: «Рисунок Карпинского казался достаточно гротескным, но он, вероятно, отражает только половину истины» (1912, стр. 37). Г. Н. Фредерикс (1915, стр. 99) считал этот вопрос решенным работой Хей, А. В. Хабаков в диагнозе сем. *Edestidae* также утверждает, что «симфизный ряд зубов к а ж д о й челюсти сильно увеличен» (1939а, стр. 208; 1939б, стр. 148). Однако, не склонный к поспешным выводам, А. П. Карпинский в следующей своей работе (1915, стр. 125; 1945, стр. 279) указывает, что «относительно *Helicoprion* вопрос о присутствии спирали в одной нижней челюсти в виде междучелюстного образования или в одной верхней, как это изображено на моем рисунке, или, наконец, в обеих челюстях остается открытым». С тех пор не появилось новых фактов, которые позволили бы решить этот вопрос, однако, как мне кажется, самая громоздкость спирали *Helicoprion* говорит о том, что она могла помещаться только в одной челюсти и притом скорее в верхней, как это изображено на рисунке Карпинского (см. рис. 6), так как в этом положении она могла быть несравненно эффективнее в качестве органа нападения и защиты, чем в любом другом (см. также стр. 35 и 41). Нельзя заключать о количестве спиралей у *Helicoprion* по количеству их у *Edestus* — это различные приспособления и разные филогенетические направления (см. стр. 61).

Продолжал вызывать споры и вопрос об ориентировке зубных сегментов у *Edestus*. О. П. Хей ориентировал свой экземпляр *Ed. mirus* так, как, вероятно, сделал бы с первого взгляда каждый — разворотом зубных дуг вперед (на фиг. 2 табл. III — вправо). При этом зубные сегменты оказывались направленными коронкой вперед, корнем — назад. Отсюда автор делает вывод, что и у остальных видов *Edestus* корни зубов были обращены назад: «Подобно Пьюберри, автор принимал, что позже образованное основание зуба примыкало к краю дуги (shaft), противоположному тому, который несет зубы; теперь же необходимо думать, что более повое основание располагалось в желобе непосредственно предшествовавшего ему зуба» (1912, стр. 35). «Однако, если мы применим это правило к зубным массам *Helicoprion* и *Lissoprion*, мы приходим к абсурдному выводу, что очень мелкие зубы внутреннего оборота были образованы последними» (Тем не менее члены Бельгийского общества геологии, палеонтологиче-

и гидрологии в 1899 г. дружно высказались именно за этот абсурд!). «Становится, поэтому, очевидно, что существовали некоторые важные различия, кроме разницы в форме, между *Edestus* и указанными родами» (включая также *Toxoprion*) (стр. 36).

А. П. Карпинский в своих предыдущих работах (1899 и 1911) доказывал, что зубные сегменты в с е х едестид были направлены корнями вперед. Исходя из этого, он теперь возражал против интерпретации образца *Ed. mirus*, предложенной О. П. Хейм: «Я решаюсь высказать предположение или догадку, что экземпляр этот представляет лишь остаток передней части черепа, обращенного на [табл. III, фиг. 2] в левую сторону» (1915, стр. 126; 1945, стр. 279). Позднее Александр Петрович еще раз остановился на экземпляре *Ed. mirus*, снова воспроизведя фотографию его (наша табл. III, фиг. 2). Упомянув, что О. П. Хей «принимает, что большая или меньшая часть хрящевого черепа с носовым отверстием и глазною орбитой сохранилась» [табл. III, фиг. 2: 14 и 15], он говорит: «Мне же кажется, что на экземпляре, обломанном сверху и с левой стороны, сохранилась лишь незначительная передняя часть головы (верхней и нижней челюстей)» (1924б, стр. 387; 1945, стр. 315) и дальше: «Кроме того, мне кажется маловероятным, чтобы зубная дуга, повидимому, загибающаяся к основанию обломанных зубов 16 и 17 [табл. III, фиг. 2], заходила далеко за глазную орбиту» (там же, стр. 388; 1945, стр. 316). Эту критику надо признать вполне справедливой. О. П. Хей, очевидно, переоценил сохранность своего образца и принял симфизную часть верхней челюсти за всю переднюю часть черепа. Он повторил, таким образом, ошибку И. В. Рогана, принявшего у *Eusthenopteron* поздри за глазницы и соответственно этмондную часть черепа за весь череп. Однако в вопросе об ориентировке сегментов едестид Карпинский ошибался, к чему нам придется вернуться ниже (стр. 42 и сл.).

Упомянутая выше работа А. П. Карпинского «К вопросу о природе спирального органа *Helicoprion*» (1915) содержит описание четырех новых образцов этого рода, из которых один достигает максимальной величины в 35 см в поперечнике.

Еще два образца были описаны Г. Н. Фредериксом (1915, стр. 98; табл. VIII), из коих один «представляет собою патологическую форму, у которой при жизни образовывались совершенно неправильно зубы и, видимо, нередко обламывались».

Фредерикс упоминает также из геликоприонового мергеля, ссылаясь на определения Карпинского, зубы *Hybodus* sp. и *Petalodus* sp. Определения эти, однако, ошибочны. Первый фигурирует у А. В. Хабакова (1927, стр. 202) в качестве *Cladodus* sp. № 3, второй, судя по описанию и фотографии (табл. X, фиг. 6), принадлежит роду *Stenoptychius* или *Stenoptalalus*.

В работе 1915 г. А. П. Карпинский разбирает вопрос о способе захоронения спиралей *Helicoprion*. Еще в своей монографии он указывал на спокойные условия отложения красноуфимских мергелей, содержащих спираль этого рода, куда, следовательно, последние не могли заноситься течением или волнением, а «после смерти животного... тяжелая спиральная часть отделялась от трупа и опускалась на дно» (1899а, стр. 60; 1945, стр. 247). «Животное могло легко терять спираль и вследствие наружного повреждения, при столкновении с другими организмами и пр.» (стр. 61; 1945, стр. 247). В 1911 г. (стр. 1113; 1945, стр. 266, 278) автор рисует такую картину: «едестиды представляли морских пелагических хищных животных. Лишь временами они заходили в прибрежные пространства, в тихие бухты и в пресные воды, где, нападая или встречая механические препят-

ствия, почти не существующие в открытом океане, они теряли часть своего зубного аппарата, не оставляя ничего другого».

Экземпляр, описываемый в работе 1915 г., был разбит на части явно до захоронения. Из этого автор делает вывод (стр. 126; 1945, стр. 280), «что спираль еще живого организма разбилась от удара и притом непосредственно над тем местом, где она найдена, и вблизи дна». Перечислив в связи с этим фауну артинских слоев окрестностей Красноуфимска (губки, аммониты, филлокариды, трилобиты и пр.), автор продолжает: «Конечно, но эти организмы являлись сильными врагами *Helicoprion*. Из всех животных, остатки которых встречаются совместно с *Helicoprion*, такими наиболее вероятными врагами, кроме других индивидуумов этого же рода, были акулы *Cladodus* (*Cladoselache*); довольно многочисленные их зубы были находимы то с надломленной вершиной, то цельными» (1915, стр. 129; 1945, стр. 281).

Позже (1924а, стр. 376; 1945, стр. 306) А. П. Карпинский снова затрагивает эту тему: «мировое распределение остатков *Helicoprion* и другие соображения свидетельствуют о пелагической жизни этих животных, и возможно, что около Красноуфимска, ... временное придонное нахождение здесь животных особенно способствовало потере нижней спирали, если они и были снабжены спиралями в обеих челюстях».

Приведенные соображения имеют, однако, много уязвимых сторон:

1. Невероятно, чтобы все зубное вооружение *Helicoprion* ограничивалось одной (или двумя) спиралью. Эти спирали могли только разрезать добычу, а для того, чтобы захватить ее и прервать в пищевод, были нужны челюстные зубы.

2. Эти челюстные зубы скорее всего были дробящего типа — зубы типа «*Orodus*» или «*Camrodus*» были находимы вместе со спиралями *Agassizodus* (Истмен, 1902б, 1903а), *Edestus mirus* (Хей, 1912), *Ed. newtoni* (Вудворд, 1916), *Fadenia* (Нильсен, 1932) и *Helicoprion* (Карпинский, 1904).

3. В таком случае исчезают «пелагические хищники» и возникают перед нами бентонные моллюскоядные акулы, у которых спираль служила только для защиты и была расположена в верхней челюсти, где она была эффективна в целях обороны и не мешала питанию бентосом (все перечисленные А. П. Карпинским животные могли служить пищей для такого моллюскоеда). Об эти спирали действительно могли ломать себе зубы такие враги, как *Cladodus* (но не наоборот).

4. Трудно себе представить, чтобы спирали, наращивавшие свои обороты в течение всей жизни животного, оказывались столь хрупкими, чтобы так легко отламываться при столкновении с врагами. В последнем случае мы бы находили большей частью спирали более ранних стадий развития. Надо думать, что такие основательные сооружения из сплошной остеодентиновой основы с эмалевыми креплениями (в увеличении прочности, конечно, смысл эмалевых шпор, почти доходящих до основания спирали, так же как их направления вперед), на опоре из известкового хряща, были достаточно прочны, чтобы выдерживать не одно сражение с агрессивными врагами.

К. Гейхерт (1940, стр. 144) также полагает, что потеря спиралей в бою «должна была быть очень редким случаем, потому что, как отметил Карпинский, рыба размеров *Helicoprion* едва ли могла иметь каких-либо врагов в прибрежных областях артинского моря на Урале. То же самое верно и для Западной Австралии, где артинская фауна, сопровождающая *Helicoprion*, очень похожа на уральскую, за исключением меньшего количества пелагических цефалопод» (к слову сказать, артинские голово-

погно не так уж нелагически, так как связаны почти исключительно с терригенными песчано-глинистыми осадками, см. Максимова и Осипова, 1950, стр. 138).

Л. Ш. Давиташвили (1948, стр. 519) из предполагаемого отсутствия врагов у *Helicoprion* делает вывод: «Но зависела ли эволюция этих образований от боев между самцами одного и того же вида или от восприятия облика подобных внушительных структур особями того же вида, а, может быть, также и некоторых других животных?»

Этому предположению, однако, противоречит безусловная смертельность ударов таким оружием, как спираль *Helicoprion*. С. А. Северцов убедительно показал, что «оружие, которым с величайшей яростью и упорством сражаются самцы-соперники, приобретает в течение эволюции такое строение, которое сохраняет жизнь соперника и придает боям характер турнира... Бои за самку у большинства диких животных обычно кончаются бегством побежденного. Несмотря на ярость и упорство бойцов, поражения редко бывают тяжелыми. Победитель обычно не преследует побежденного, а спешит к самкам. Такой сравнительно безобидный результат боев в сильной степени зависит от строения оружия или от наличия различного рода защитных приспособлений у самцов» (1951, стр. 58).

Как говорит Т. Д. Лысенко, «все внутривидовые взаимосвязи особей... направлены на обеспечение существования, процветания вида» (1949, стр. 664). Между тем, бои самцов *Helicoprion* были бы самоистреблением вида. Еще менее вероятно предположение об «аллэстетическом значении» спиралей, так как это — безусловно боевое оружие, на эволюцию которого «восприятие облика» влиять никак не могло.

Отсутствие у *Helicoprion* возможных врагов — гипотеза по меньшей мере недоказанная. Эти, вероятно, медлительные формы не могли иметь в своих крупных размерах гарантии от нападений значительно более подвижных, хотя и менее крупных, хищников типа *Cladodus*. Хищники всех классов позвоночных не останавливаются перед нападением на добычу, сильно превышающую их по размерам. Спираль для *Helicoprion* могла быть так же полезна, как рога для быков или для цератопсов.

5. Так же маловероятно обламывание спиралей о механические препятствия. Уже тонкость осадка геликоприоновых мергелей исключает обламывание спиралей при нахождении возле дна. Наткнуться же спиралью о подводные рифы или камни животное могло разве только в состоянии слепой ярости. Вряд ли этому фактору можно приписать сравнительное обилие спиралей *Helicoprion* возле Красноуфимска.

Л. Ш. Давиташвили также пишет, что «здесь мы видим пример чрезвычайно, в данном случае, пожалуй, излишней осторожности А. П. Карпинского. Действительно, теоретически допустимая мысль об упоминаемых им механических препятствиях, которые якобы могли существовать в артинском бассейне близ Красноуфимска, должна быть отброшена, как совершенно невероятная» (1948, стр. 518).

6. Спирали, повидимому, все же захоронились не на месте гибели акул, так как в противном случае вместе со спиралью находились бы и боковые челюстные зубы и другие элементы скелета. Здесь налицо, несомненно, выборочное захоронение: от плававших трупов акул в первую очередь отваливались тяжелые спирали, тогда как остальное уносилось куда-то дальше. Для этого не нужно сильных течений или волнения. Поэтому нет и надобности непременно думать, что перед нами — следы побоища.

Для сравнения с редкостью остатков *Helicoprion* А. П. Карпинский приводит распространение ныне живущей реликтовой акулы *Chlamydoselachus anguineus*, «не часто находимой у берегов Японии и чрезвычайно

редкими единичными экземплярами в немногих пунктах, но почти на всем океаническом пространстве» (1916, стр. 708; 1924в, стр. 9; 1925, стр. 136; 1945, стр. 299, 327, 339).

К этому надо прибавить, что, в противоположность собственно едестидам, связанным с платформенными областями, остатки *Helicoprion*, за исключением подмосковного *H. ivanovi*, встречены в виде немногочисленных экземпляров только в геосинклинальных областях, при этом в бассейнах мелководных, заливах и лагунах. Действительно ли эти рыбы только заходили сюда из океана, как думал Александр Петрович, или здесь и обитали? Последнее, по видимому, более вероятно (см. стр. 42).

* * *

Между тем становились известны новые находки. В 1916 г. А. П. Карпинский напечатал предварительное сообщение о новом виде, *Helicoprion clerci*, позже выделенном им в особый род *Parahelicoprion* (см. ниже, стр. 38).



Рис. 19. *Lestrodus newtoni* (Woodw.) (из Вудворда, 1917):

c — челюстные хрящи; o — разрозненные ородонитные зубы («Camrodus»); s — симфизальные зубы; w — отдельный симфизальный зуб; w — сросшиеся иррадиальные зубы.

Он коснулся также распространения едестид и упомянул два новых местонахождения *Helicoprion* в Восточной Ферганае и в карбоне Донбасса. Эти образцы и их местонахождения остались неописанными и, как указывал сам Александр Петрович (1916, стр. 707; 1924а, стр. 377; 1945, стр. 296, 307), несколько сомнительны.

Еще один образец *Edestus*, найденный в верхах среднего карбона Англии, был описан А. См. Вудвордом (1917) в качестве нового вида, *Ed. newtoni*. Этот образец был особенно интересен тем, что 1) в нем сохранилась хрящевая челюсть (вероятно, верхняя) в связи с зубной дугой из 8 зубов (рис. 19), 2) на нем имелось несколько боковых зубов типа «Camrodus», 3) корни зубов очень короткие, направлены, без сомнения, назад (рис. 20) и 4) зубчики всех зубов, кроме последнего, стертые, по видимому, непарным рядом зубов противоположной челюсти.

Истмен (1917, стр. 269) описал новый образец *Ed. heinrichsii* с максимальным наблюдавшимся у *Edestus* числом сегментов — десять. Странным

образом, Иетмен, столь энергично в начале века проповедовавший внутриротное положение зубных дуг едестид, на этот раз поместил их в число ихтиодорулитов.

А. П. Карпинский, избранный в 1917 г. президентом Академии Наук и жаловавшийся на «чрезмерное накопление постоянно прерываемых работ, когда трудно сосредоточиться... на том или другом частном вопросе» (1924в, стр. 6), тем не менее в течение двадцатых годов выпустил еще шесть работ, посвященных едестидам.

Первая работа из этой новой серии (1924а), доложенная на заседании отделения физико-математических наук 17 мая 1922 г., но вышедшая из печати только в 1924 г. (см. прил. 13), содержит описание нового вида, *Helicoprion ivanovi*, найденного Алексеем Павловичем

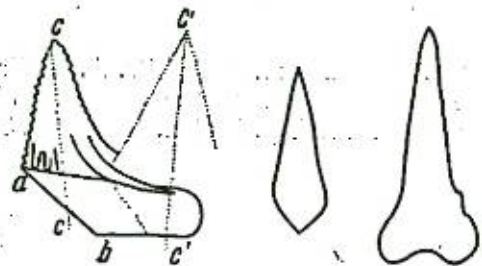


Рис. 20. *Lestrodus newtoni*. Отдельный сегмент сбоку и разрезы по линиям $c-c'$ и $c'-c'$ (из Карпинского, 1924б).

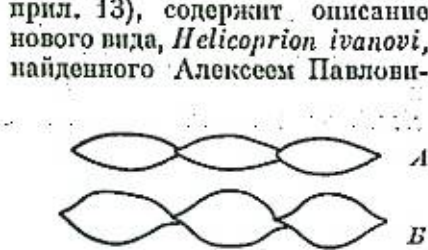


Рис. 21. Соприкосновение краев коронок у *Helicoprion bessonovi* (А) и *H. ivanovi* (В) (из Карпинского, 1924а).

чем Ивановым еще в 1907 г. (см. прил. 4, 5, 10, 11, 13) в отложениях гжельского горизонта верхнего карбона у дер. Русавкиной Московской обл. Этот вид, таким образом, древнее, чем *H. bessonovi* и другие виды рода. К. Тейхерт (1940, стр. 142) переместил местонахождение этого вида на «Уральские горы», а К. К. Брансон (1935, стр. 20) и вовсе пропустил его в своем списке видов едестид.

H. ivanovi (табл. V, фиг. 1) отличается от прочих видов рода больше, чем эти последние друг от друга. У него значительно толще коронки зубов (рис. 22, з), еще не превратившиеся в такие тонкие лезвия, как у *H. bessonovi* (рис. 22, д); последующая коронка (рис. 21) не охватывает заднего ребра предыдущей, а налегает на него справа (если это нижняя челюсть).

Новому роду *Parahelicoprion* посвящены полностью или частично три работы, которые удобнее рассматривать вместе:

1) «*Helicoprion (Parahelicoprion) clercki*», написанная в апреле 1922 г., но напечатанная только в 1924 г. в томе Записок Уральского общества любителей естествознания, посвященном памяти О. Е. Клера, именем которого был назван новый вид;

2) «О новой находке остатков *Parahelicoprion* и об отношениях этого рода с *Campodus*», написанная в феврале 1924 г. и напечатанная в 1925 г. по-французски в юбилейном сборнике Геологического общества Бельгии;

3) «О некоторых новых данных об остатках организмов, признаваемых проблематическими, о делаемых относительно их и других ископаемых выводах и о научной критике», доложенная на заседании Русского палеонтологического общества 21 декабря 1926 г. и напечатанная в «Ежегоднике» общества в 1928 г.

Остатки *Parahelicoprion* принадлежат все, повидимому, одному экземпляру, разбитому при прокладке туннеля возле Красноуфимска на куски, растащенные любителями редкостей (1925, стр. 129; 1945, стр. 330). Из них пять обломков были получены от инженера Д. Д. Корниса

(описаны в 1916, 1924 гг.), один — от директора Красноуфимского музея Писцова (описан в 1925 г.) и один куплен Г. Н. Фредориксом (описан в 1928 г.). В собранном виде они изображены в работе 1928 г. (табл. I).

Сегменты нового рода отличаются от сегментов *Helicoprion* почти вдвое большей величиной, глубокой выемкой в основании, зазубренностью переднего края эмалевых шпор, гладкими краями коронок, из которых передний тупой, а задний — заостренный (рис. 22в и 26в). Этими признаками *Parahelicoprion* сближается с *Agassizodus («Campodus»)*.

Александр Петрович так реконструирует строение и функции спирали, ного органа нового рода: «Я предполагаю, что количество зубов на обороте *H. clercki*, позднейшие сегменты которого изображены на фиг. 1, не достигает 20-ти и что наибольшая высота предшествующего оборота окажется менее половины высоты экземпляра фиг. 1, что высота коронок зубов у внутренних оборотов более или менее быстро уменьшается, что число оборотов возможно очень ограничено, что обороты являются сближенными, что, быть может, даже вершины зубов предыдущего оборота вкливаются в основную выемку оборота последующего; что все это вместе с хрящем представляет массивный сплошной симфизальный аппарат, выдающийся за пределы нижней челюсти как орган нападения и защиты, орган ударный и режущий, но не образующий наружной спирали. Подобное было указано Eastman'ом относительно симфизального зубного аппарата *Campodus*» (1924в, стр. 6; 1945, стр. 320—321).

Дальше автор замечает, что «приведенные выше соображения могут оказаться неточными или даже вовсе неверными». Действительно, со многими из этих соображений нельзя согласиться, в особенности, если принять во внимание строение «*Campodus*»:

1. Вершины зубов предыдущего оборота никак не могли вклинуться в основную выемку оборота последующего. Эта выемка, как правильно отмечает сам автор (1924в, стр. 7; 1925, стр. 130; 1945, стр. 324, 331), гомологична параболической выемке основания зубов *Agassizodus («Campodus»)*. У последнего симфизные зубы, слабо соединенные друг с другом, должны были сидеть на хрящевой дуге, располагавшейся в этой самой выемке. Также и у *Parahelicoprion* зубы, хотя и более плотно скрепленные друг с другом, не могли висеть в воздухе, и выемка, хотя и более узкая, должна была содержать хрящ. Таким образом, оборот от оборота должен был отделяться полосой хряща, так же как у *Helicoprion* (см. выше, стр. 12, рис. 4, б). Небольшая основная выемка у последнего также, может быть, была занята хрящем, а не особым сосудом (см. стр. 12), но здесь хрящевой тяж был отчасти заменен образованием остеоидентиновой оси спирали, почти нацело заполнившей выемку оснований зубов.

2. Симфизный аппарат, имеющий больше одного и даже $\frac{3}{4}$ оборота, неизбежно образует наружную спираль. Говоря словами самого Александра Петровича, «зубы *Helicoprion* ... должны были или врезываться в глубь челюсти, или выходить наружу» (см. стр. 23). Сравнение с «*Campodus*» неубедительно, так как у этого рода симфизный зубной аппарат образует менее полуоборота. Утверждение автора, что орган этот не образует наружной спирали, противоречит его же рассуждению о числе оборотов, так как обороты могут быть только у спирали, но не у дуги типа «*Campodus*», а спираль может быть только наружной, как убедительно показал сам А. П. Карпинский (см. стр. 13). Одно из двух — или дуга типа «*Campodus*», или спираль типа *Helicoprion*. Переходы, которые так усордно искали и находили некоторые авторы (Иетмен, Хей), невозможны, так как спираль возникает из дуги сразу, как только прекращается выпадение передних зубов и они сростаются корнями. Здесь, таким образом, скачок

в развитии обусловлен самим строением органа. Теоретически мыслимы переходные формы только в том случае, если срастание корней наступало первоначально в позднем возрасте и полная спираль не успевала образоваться до смерти животного. То обстоятельство, что у *Parahelicoprion* зубы сохранили свою индивидуальность, в отличие от *Helicoprion*, говорит о том, что у этого рода имела только дуга из отдельных зубов, а не спираль из сросшихся зубов.

3. Нет оснований считать, что у *Parahelicoprion* зубная дуга или спираль была непременно нижнечелюстной. Одинаково возможно и обратное.

4. Различиям в строении симфизных зубных рядов «*Campodus*» и *Parahelicoprion* должны соответствовать различия в их функциях.

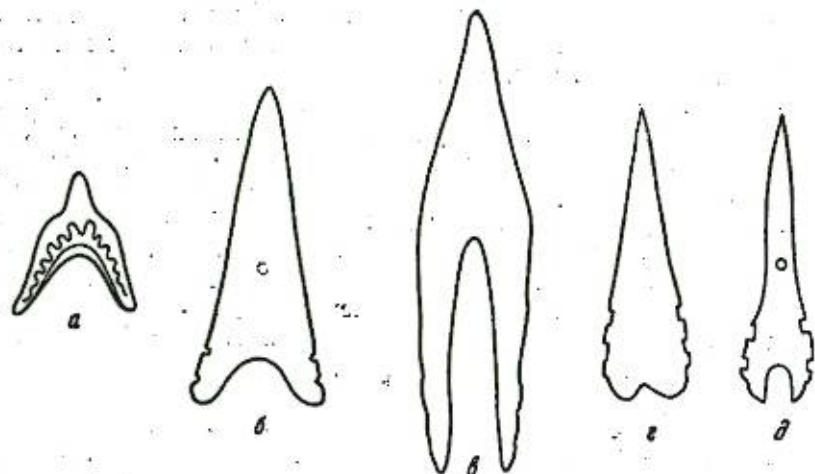


Рис. 22. Поперечные разрезы зубных рядов:

a — *Agassizodus variabilis*; б — *Helicoprion hoheni*; в — *Parahelicoprion clercki*; д — *Helicoprion iconovi*; е — *H. bessonowi* (на Карпинского и Брансона).

У «*Campodus*» (т. е. *Agassizodus*) имеются поверхности прижизненного стирания на боках передних зубов непарного симфизного ряда (Истмен, 1902а, табл. II и III). Поэтому Истмен, вероятно, прав, думая, что антагонистами этого ряда служили два ряда противоположной челюсти (1902б, стр. 60). Такой аппарат при тупотреугольной (в разрезе) форме зубов (рис. 22, а) должен был действовать наподобие щипцов для орехов, раздавливая панцыри или раковины добычи. Сравнительно короткие зубные ряды не выдавались за пределы челюстей и передние зубы выпадали по мере нарастания ряда сзади.

У *Parahelicoprion* зубы имеют уже форму узкотреугольную в поперечном сечении (рис. 22, в) и при тупом переднем крае обладают острым и явно прижизненно сточенным задним. Они действовали, следовательно, уже не как дробящий, а как ударный и режущий орган, и должны были выдаваться за пределы челюсти, нижней, верхней или обеих — вопрос остается открытым, так же как и то, образовывали ли они спираль или только дугу. Во всяком случае, из органа раздавливания пищи они превратились, вероятно, в орган нападения, так как сточенность заднего края зубов предполагает активное движение для разрезания добычи, а гигантская величина зубов говорит о таких размерах рыбы, что она не могла иметь опасных врагов в арктическом море.

У *Helicoprion* зубы стали еще тоньше в поперечном разрезе (рис. 22, д), имеют острые зазубренные края и острую вершину. На них нет следов стачивания. Поэтому можно думать, что громадная спираль, которая вряд ли могла свешиваться с нижней челюсти, где она бы только мешала (при перчатном придонном образе жизни), была расположена в верхней челюсти, образуя орган защиты — хотя бы от таких врагов, как *Cladodus* или тот же *Parahelicoprion*. При столкновении с последним действительно могли иногда обламываться спирали *Helicoprion*, как это рисует А. П. Карпинский (см. стр. 34).

Вместе с обломками зубной спирали были найдены фрагменты ихтиодорулита, который автор считает принадлежащим к *Parahelicoprion*. Он реконструирует громадный шип в 14 см ширины у основания и 60—65 см длины, относящийся к типу, известному под именем *Xystracanthus*, который, наряду с некоторыми другими, отличается своей изогнутостью вперед (рис. 23).

Размеры шипов таковы, что ими могли быть вооружены только гигантские акулы. Поэтому сопоставление с *Parahelicoprion* вполне оправдано. Сомнительно, чтобы *Helicoprion* имел такие шипы — они излишни при наличии такого оружия, как спираль. И наоборот, если они имелись у *Parahelicoprion*, то симфизный зубной ряд этого рода должен был представлять дугу, а не спираль.

В конце всех трех работ о *Parahelicoprion* (1916, стр. 707; 1924в, стр. 9; 1925, стр. 136; 1945, стр. 248, 326, 338) А. П. Карпинский повторяет рассуждение о вымирании едестид: «Неоднократно обращалось внимание на явление, принимаемое некоторыми учеными за закон [по французской работе 1925 г. последние пять слов опущены], что при филогенетическом развитии рядов форм, последние, достигая большой специализации и значительного роста, угасают. Оба эти условия, как нельзя более, подходит к едестидам».

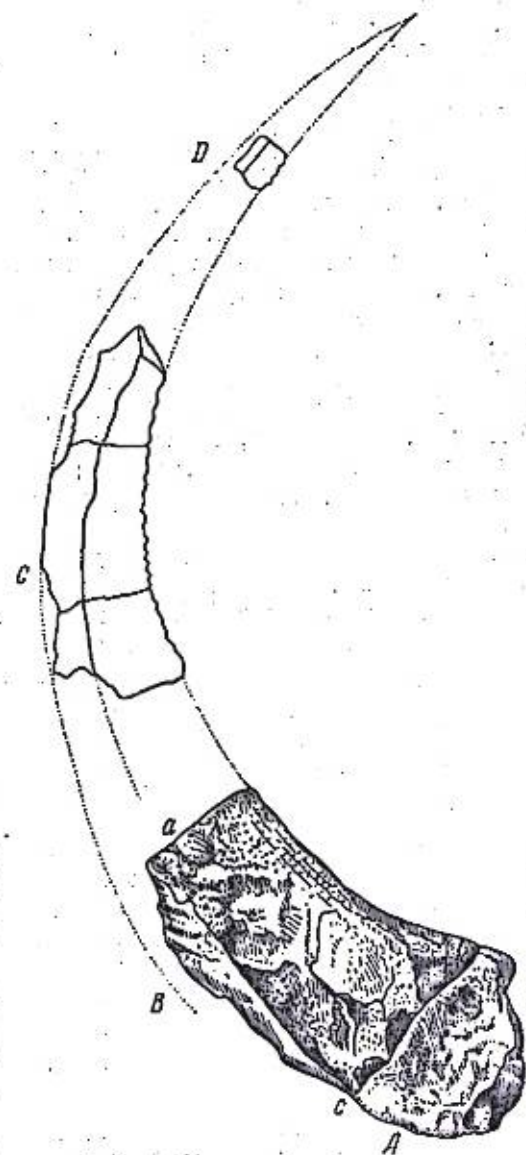


Рис. 23. Реконструкция плавничкового шипа *Parahelicoprion clercki* (на Карпинского, 1925).

А, В и С — фрагменты из Красноуфимска, $\times 1/4$; С — фрагмент *Xystracanthus mirabilis* St. John & Worthen (уменьш.); а — с — разлом вдоль переднего края начала.

Из этого абзаца как будто бы следует, что Александр Петрович, подобно Абелю (1904, стр. 745), видел причину вымирания едестид в «чрезмерной специализации». Однако следующий абзац показывает, что он не понимает явлений специализации и вымирания автогенетически, а связывает их с изменениями среды:

«Мечущиеся почти по всему тогдашнему водному пространству, эти своеобразные эласмобранхи повидимому широко пользовались уже существовавшим в то время огромным широтным средиземноморским бассейном (Тетисом) и его северною ветвью, какою являлась в пермско-каменноугольную и нижнепермскую эпохи восточная часть Европейской России. Ветвь эта в течение пермского периода заглохла на геологически продолжительное время. Условия, сопровождавшие такое затухание, не могли не повлиять на уничтожение едестид в пределах теперешней России. Но такая же участь постигла их, повидимому, всюду. Приспособление к условиям существования вызвали быстрое распадение их на многие ветви и виды и на [?] их широкое, при вероятной малочисленности особей, географическое распространение, которое при указанной крайней специализации не спасло их от окончательного вымирания» (там же). Последняя, но совсем понятная фраза лучше изложена в более позднем французском тексте: «Приспособление к новым условиям существования вызвало их быстрое распадение на многие ветви и виды и их широкое географическое распространение, которое, ввиду их крайней специализации и вероятной малочисленности особей, не спасло их от вымирания».

Здесь надо заметить, что распадение на большое число видов было связано скорее с приспособлением к различным условиям обитания в различных бассейнах, преимущественно мелководных, резкие изменения в режиме которых и были, вероятно, причиной вымирания едестид. Если бы последние действительно были пелагическими хищниками и космополитами, то трудно было бы найти рациональные причины их вымирания, не прибегая к «сверхспециализации».

Кроме того, здесь, как и обычно в палеонтологии, мы заключаем о специализации организмов по наличию специального органа. Между тем, под специализацией следует разуметь приспособление к очень узким условиям обитания. Однако обладание специальным органом, назначение которого нам, к тому же, неизвестно, еще не дает нам права говорить о «специализации» или «сверхспециализации» животных, об образе жизни которых мы можем только строить догадки.

6. ОРИЕНТИРОВКА ЗУБНЫХ СЕГМЕНТОВ

Одновременно с работой о *Helicoprion ivanovi* (1924a) А. П. Карпинский дал еще одну статью: «Замечания о зубных сегментах Edestidae и об их ориентировке» (1924б). Вопрос об ориентировке сегментов едестид снова всплыл в связи с появлением описаний *Edestus newtoni* и *Parahelicoprion clerici*.

Автор сравнивает зубные сегменты «*Camptodus*» и *Parahelicoprion* и указывает, что ориентировка их одинакова, т. е. латеральными или нижними концами сегментов вперед. Он признает, что у *Ed. newtoni* корни сегментов направлены назад (и считает даже возможным на этом основании выделить этот вид в особый род), но настаивает на том, что

у других видов *Edestus* они направлены вперед. «Главным критерием» при этом «надо считать величину зубов; меньшие размеры имеют ранее образовавшиеся зубы, соответствующие более юному возрасту животного» (1924б, стр. 382; 1945, стр. 311), поэтому наименьший зуб ряда должен быть передним. «Особенно резко различие обнаруживается у образца, изображенного Истменом (1902б, стр. 76, рис. 7) (см. рис. 23а). «Экземпляр представляет 3 сегмента в их естественном положении и последовательности. Не прибегая к исключительным толкованиям, естественно говорить о направлении корней этого образца вперед. С этим выводом, можно думать, совпадает уже указанное ранее обстоятельство (1911, стр. 1113; 1945, стр. 266), что почти все найденные экземпляры *Edestus*, состоящие из ряда сросшихся сегментов, всегда оказывались обломанными со стороны корня (по принятому здесь толкованию — с передней, т. е. ударной стороны), часто сохраняя конец с коронкой зуба целым. При обратном положении дуги в челюсти излому должны были бы подвергнуться активные зубы, находящиеся вперед» (1924б, стр. 382; 1945, стр. 311).

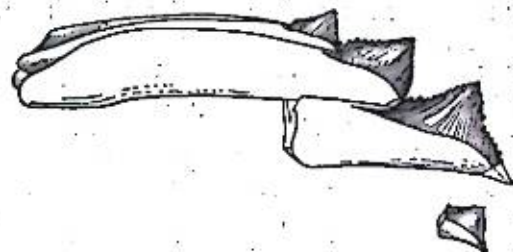


Рис. 23а. *Protopirata heinrichsli*, последовательные сегменты убывающих размеров (из Петмена, 1902).

«При непосредственном тесном соприкосновении сегментов, как это наблюдается у *Edestus*, облекающему сегменту естественно приписывать более позднее образование, чем сегменту облекаемому, очертание которого отражается на форме, на поверхности соприкосновения следующего сегмента» (1924б, стр. 385; 1945, стр. 314).

Вопрос об ориентировке зубных сегментов — один из основных для понимания едестид. От его разрешения в том или другом смысле зависит разрешение ряда вопросов систематики, филогении и функционального анализа этой группы. Поэтому нам нужно разобрать этот вопрос подробнее, не стесняясь тем, что при этом придется касаться мало интересных самих по себе деталей.

1. Начнем с «главного критерия» — величины зубов. А. П. Карпинский еще в 1911 г. указывал, что «различие в величине зубов более отчетливо обнаруживается у экземпляра *Ed. minor*» (Ньюберри и Уоррен, 1870, табл. V, фиг. 2; Ньюберри, 1888 и 1889, табл. 39, фиг. 1; Истмен, 1903, табл. 21, фиг. 2, 3) «и в очень резкой форме у экз. *Ed. Heinrichi*» (Истмен, 1902б, стр. 76, рис. 7).

У упомянутого экземпляра *Ed. minor* мне не удалось обнаружить изменения величины коронок зубов в определенном направлении, несмотря на наблюдающиеся колебания этой величины.

На рисунке Истмена действительно изображены три вложенных друг в друга зуба *Ed. heinrichsli* резко убывающей величины (рис. 23а). Каждая следующая коронка на $\frac{1}{3}$ меньше предыдущей (38,24, 18 мм длины, судя по рисунку). Так же резко укорачиваются корни, так что корень 3-го зуба целиком помещается в желобе 2-го (корень 1-го не изображен). Фотографии этого экземпляра не дано, а рисунок вызывает серьезные сомнения, так как решительно не похож на все остальные описанные образцы с прочно соединенными зубами. По словам Истмена, сегменты принадлежат одному экземпляру и «уютно входят один в другой» и только на рисунке изображены несколько разъединенными.

Я думаю, что рисунок Истмена не обладает силой доказательства. Пока не будет изучен весь материал американских музеев, послуживший лишь для установления новых видов, но до сих пор не изученный с надлежащей полнотой, приходится все рассуждения об изменении величины зубов привязывать только к трем экземплярам рода *Protopirata*, достаточно хорошо описанным и удовлетворительно изображенным. У типов (и единственных экземпляров) видов *Pr. crenulatus* и *Pr. serratus*, по данным Хей (1909) и по измерениям на цинкографиях, замечается действительно уменьшение на несколько миллиметров длины коронок в ту сторону, куда направлены корни, т. е. вперед, по Карпинскому. Однако у *Pr. protopirata* (Обручев, 1951) длина коронок, измеренная от кончика нижнего зубчика переднего края до кончика нижнего зубчика заднего края, остается постоянной (33; 32,6; 32,6; 32,5; 32,8; 32,9 мм), длина от той же точки переднего края до конца эмалевой шпору, несомненно, увеличивается (39,75; 40,7; 43,7; 43,4; 44,1; 45,4 мм).

Таким образом, величина зубов до получения новых материалов пока не может служить надежным критерием при решении вопроса об их ориентировке. В тех случаях, когда действительно замечается уменьшение величины коронок в направлении, совпадающем с направлением корней, можно эти меньшие зубы рассматривать не только, как образованные в молодом возрасте, но и наоборот, как старческое явление, или, говоря словами самого А. П. Карпинского, «когда животное сделалось старым, когда образование новых зубов шло уже вяло, неправильно, когда зубы начали мельчать и основания их недоразвивались» (письмо от 11 февраля 1909, см. прил. 5).

Может быть, и свойства экземпляра, изображенного Истменом, объясняются этой причиной. У него резко уменьшается длина корней — явление, замечаемое у всех известных зубных рядов рода *Protopirata*, у которых, как правило, задние зубы не сохраняются (их укрепление с предыдущими было еще слабым), но величина желоба последнего сохранившегося зуба показывает, что они должны были иметь как очень короткие корни, так и укороченные коронки.

2. Решительно нельзя принять за доказательство расположения зубов корнями вперед обычно наблюдающееся обламывание корней, а не коронок. Коронка — самая прочная часть зуба, а прилегающая к ней часть корня — самое толстое и самое прочное его место. Конец же корня состоит из двух тонких пластинок, которые неизбежно обламываются при всяких ударах. Подобное сохранение в ископаемом состоянии самых толстых и прочных частей костей — явление обычное. Однако бывают случаи обламывания и конца корня с коронкой (Истмен, 1917, табл. 6, фиг. 1; наша табл. I, фиг. 1, а, б). Обламывание тонких частей происходит по-смертно, до захоронения или при извлечении ископаемого. Думать, что у едестид имелось частое прижизненное обламывание вследствие того, что корни торчали вперед, совершенно нельзя — такое устройство жизненно важного зубного аппарата было бы настолько нецелесообразно, что не могло бы быть выработано в процессе отбора и приспособления. Не естественнее ли думать, что вперед была направлена рабочая часть зуба — коронка, а опорная часть, скрытая в десне, была направлена назад?

Поэтому нечего удивляться тому, что у *Ed. mirus* передние зубы целы, а задние — сломаны, — это также не прижизненное, а посмертное повреждение.

3. Мысль, что «облегающему сегменту естественно приписывать более позднее образование, чем сегменту облекаемому», приходила в голову

всем исследователям, работавшим над едестидами. Однако, как можно убедиться на образце *Protopirata protopirata*, найденном в 1950 г. близ с. Акишино на р. Оке, поверхность корней разделяется на две зоны разного строения (табл. I и табл. II, фиг. 1): во-первых, зону, которая была вложена в желоб соседнего зуба, — гладкую, мелкопористую и тонкобалочную и, во-вторых, зону вдоль верхнего края корня и заднего его конца, которая была при жизни погружена в мягкие ткани десны, — пероховатую, крупнопористую и грубобалочную; у заднего конца корня балки и поры имеют продольное расположение (Обручев, 1951).

Из этой разницы в строении следует, что и образовывались эти зоны в разных условиях — одна в уже сформированном желобе предыдущего зуба, другая — вне его, в десне. Если бы корень охватывал предыдущий зуб и образовывался весь в одинаковых условиях — в десне, то он имел бы одинаковое строение по всей поверхности. Однако и внутренняя поверхность желоба также гладкая и тонкобалочная. Это показывает, что и она образовывалась, когда следующий зуб в этом желобе уже закладывался. Очевидно, А. П. Карпинский был прав, когда говорил, что «у эласмобранхий... соседние зубы хотя и возникают последовательно, но развитию их происходит почти одновременно, и формирование корней может идти навстречу до взаимного соприкосновения, причем в случае направления корней назад, как это, несомненно, свойственно *Edestus Newtoni*, нарастающие корни позднейшего сегмента в конечной его части происходят уже за пределами как бы облекающего корня сегмента предшествующего» (1924б, стр. 385; 1945, стр. 314). Очевидно, то, что имело место у *Ed. newtoni*, действительно и для других видов, несмотря на следующие за приведенной фразой слова: «Но я не решаюсь судить, насколько вероятно, чтобы целый ряд позднейших зубов окончательно образовался, чтобы быть втиснуто охватываемым корнем старейшего, переднего зуба, как это наблюдается у *Edestus minor*, *E. Heinrichi* и у других, если признавать их корни направленными назад».

4. Кроме способа соединения корней, критерием может служить также характер контакта коронок между собой. Как пишет А. П. Карпинский, «у всех до сих пор описанных экземпляров едестид из типа *Ed. minor*, по видимому, у большинства видов типа *Ed. Heinrichi*, у *Helicoprion Bessonovi* и др. соединение сегментов вполне симметрично, и зуб сегмента [т. е. коронка] позднейшего симметрично облекает заднее режущее ребро зуба предыдущего сегмента. У некоторых же едестид зубы последующего сегмента черепицеобразно прилегают при основании к зубам предшествующего сегмента, вследствие чего весь орган утрачивает точную двустороннюю симметрию [см. рис. 21].

И можно было бы думать, что подобные экземпляры принадлежат не срединному ряду, а боковому (в согласии с предположением ученых, допускающих несколько дугообразных или спиральных рядов зубов). Но, с другой стороны, во всех наблюдавшихся до сих пор случаях такого несимметричного черепицеобразного наложения зубы облекающего сегмента примыкают к зубу предыдущего всегда только с одной правой стороны. Это явление замечается у обоих видов типа *Edestus giganteus*, у *Ed. serratus* Hay, у нового вида *Helicoprion [H. ivanovi]*; у неоприписанного еще вида *Edestus*, по видимому, у *Tox. Lecointei* (1911, стр. 1122; 1945, стр. 274).

Новый образец *Protopirata protopirata* проливает новый свет на этот вопрос. У него коронки, если ориентировать образец по Карпинскому, корнями вперед, налегают: первые четыре — с л е в а и только следующие две — с п р а в а (табл. IV, фиг. 2). Утерянная коронка зуба перед первым

(от которого сохранилась только передняя часть корня) также налегала слева. Отсюда следует, что в налегании коронок нет отмеченной А. П. Карпинским закономерности. Налегание переднего края слева или справа на задний край соседнего зуба определяется положением самого заднего края. Оба края в нижней части немного загнуты, но задний (по Карпинскому) — значительно сильнее переднего. Это показывает, что оба соседних зуба формировались почти одновременно и оказывали деформирующее влияние друг на друга, изгибая соприкасающиеся края, но передний (по Карпинскому) формировался несколько позже заднего, т. е. он был в дей-

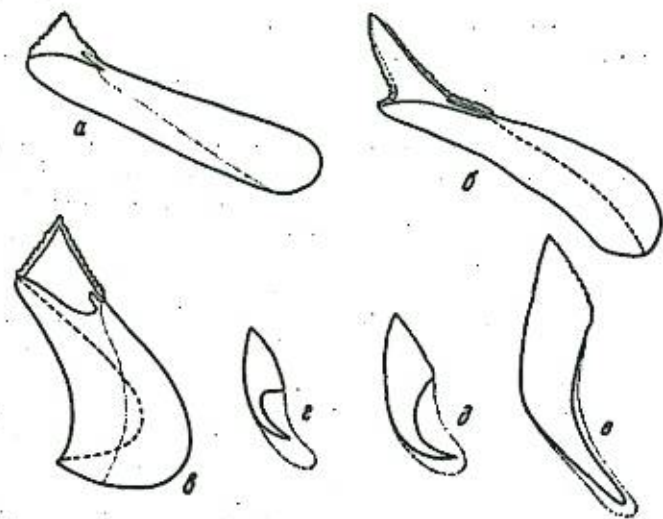


Рис. 24. Зубные сегменты:

а — *Protospiza heinschii*; б — *Edestus minusculus* (увелич.);
в — *Edestus vobax* (уменьш.); г — е — *Helicoprion bessonovi* (на
разных частях спирали); а — сильно увелич.; б — увелич.;
в — ест. вел. (по Карпинского, 1899).

ствительности не передний, а задний, так как формирование зубов идет у акул спереди назад. Следовательно, и этот критерий говорит против ориентировки зубов корнем вперед.

5. Основанием для ориентировки зубов *Edestus* корнем вперед служила также аналогия с *Helicoprion*, у которого «зубные сегменты» являлись направлены вперед по спирали. Со времени монографии 1899 г. это положение было принято за аксиому всеми, вплоть до автора настоящих строк (1951), независимо от того, какое положение придавалось самой спирали. Как видно из рис. 24, такая ориентировка «сегментов» *Helicoprion* была принята как естественный вывод из направления «продолжений эмалевидного слоя» (как мы теперь называем — шпор эмали) вперед и из гомологизации этих шпор у *Helicoprion* и *Edestus* (Карпинский, 1899а, стр. 53; 1945, стр. 241). Соответственно были реставрированы очертания основания сегмента *Helicoprion* (т. е. корня, пунктир на рис. 24, г—е) — «приблизительно, причем косвенное положение границы в самом основании сегмента сделано в том предположении, что косвенные струйки, наблюдающиеся на отпечатке основания *H. Davisii*, представляют следы последовательного нарастания вазодентина в этой части спирали» (там же).

На основании спирали у *Helicoprion bessonovi*, однако, «не было за-

мечено косвенных бороздок» и на разрезах «также не было замечено границ сегментов» (1899а, стр. 24; 1945, стр. 212).

Между тем, внимательное изучение работ А. П. Карпинского дает ключ к совершенно неожиданному выводу относительно направления корней у *Helicoprion*. Такой тщательный наблюдатель, как Карпинский, не прошел мимо одного существенного обстоятельства, хотя и не сделал из него надлежащего вывода: «Нельзя не обратить внимания, что загиб гаверсовых каналов в предели каждого зуба соответствует не направлению

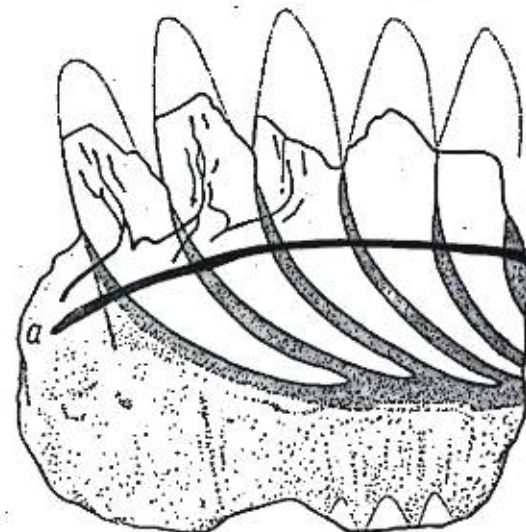


Рис. 25. Продольный разрез участка спирали *Helicoprion bessonovi* (упрощено, по Карпинскому, 1899).

а — спиральный канал.

эмалевидных полос или сегментов, но проникает во внутренность этих сегментов в поперечном направлении, как это изображено на рис. 45 (наш рис. 25), где представлено очертание экземпляра № V и точное положение вышеуказанных внутренних наиболее значительных каналов, обнаруженных на препаратах из этого экземпляра» (1899а, стр. 31; 1945, стр. 218, курсив наш). Эти каналы хорошо видны на рис. 42 (1899а) или 104 (1945) и на табл. III, фиг. 8 (1899), или табл. IX, фиг. 8 (1945).

Никто из последующих авторов не обратил внимания на это место, а ведь из него неизбежно вытекает, что направление корня и с о в и а д а е т с направлением эмалевой шпоры, так как направление каналов, питающих зуб, должно совпадать с направлением корня. Иначе говоря, у *Helicoprion*, так же как у *Edestus*, к о р н и з у б о в н а п р а в л е н ы назад.

Чтобы лучше понять, как это получается, надо проследить развитие частой симфизных зубов геликопронионид, начиная с предка — *Agassizodus* («*Camrodus*» Карпинского и других авторов). У этого последнего параболической (в фронтальном разрезе) формы зуб направлен своими боковыми концами вперед, но корень выступает несколько назад (рис. 26,а) — полоской вдоль заднего края коронки — и на него ложится передний край следующего зуба.

Сильнее корень выступает назад у другого рода — *Fadenia* Nielsen 1932 (рис. 26, б) и еще сильнее — у *Parahelicoprion* (рис. 26, в), где этот выступ имеет такую же ширину, как «эмалевая полоса» или попросту коронка.

Исходя из строения зубов у этих трех родов и из направлении каналов у *Helicoprion*, приходится «зубной сегмент» последнего реконструировать так, как показано на рис. 26, г. При этом становится понятным продольное по спирали направление «моделированных кровеносных сосудов» в про-

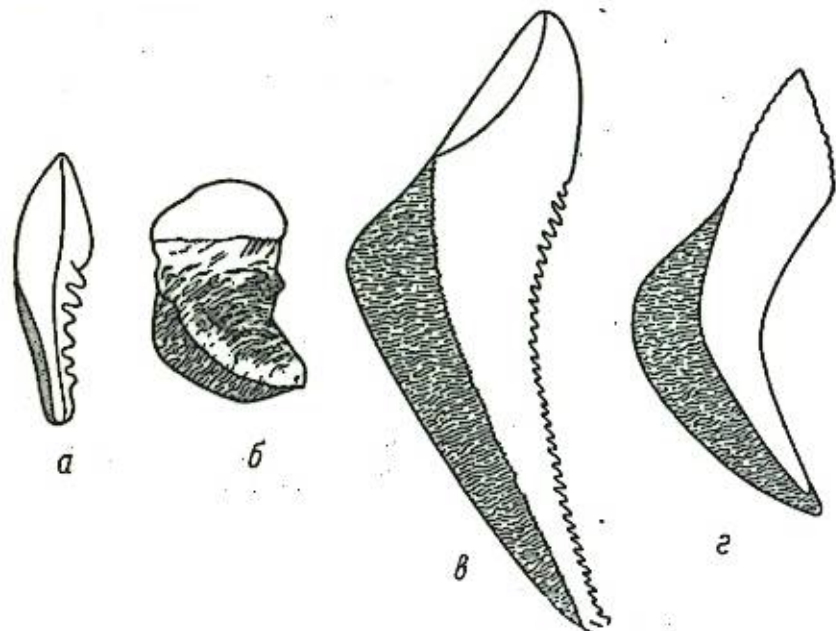


Рис. 26. Соотношение корня и коронки симфизных зубов:

а — *Agassizodus variabilis*; б — *Fadenia crenulata*; в — *Parahelicoprion clercki*; г — *Helicoprion bessonowi*.

межутках между частями сегментов, покрытыми эмалью» (Карпинский, 1915, рис. 5; 1945, рис. 143) — это каналы выступающего назад корня, откуда шло питание зуба. Если бы корень совпадал с эмалевой полосой, то каналы на нем шли бы параллельно последней.

Такая реконструкция позволяет нам лучше понять внутреннее строение спирали *Helicoprion* (рис. 27). А. П. Карпинский различал здесь, под слоем эмали, трубчатый вазодентин (надо — остеоодентин), «слой которого от нижнего конца эмалевидных полос постепенно утолщается по направлению к зубам, в которых он составляет уже преобладающую часть» (1899а, стр. 34; 1945, стр. 220). Эмаль и трубчатый остеоодентин и составляют собственно коронку зуба, имеющую, по существу, ту же форму, как у *Agassizodus*, *Fadenia* и *Parahelicoprion*, но только еще более заостренную, чем у последнего рода, и имеющую то же строение из трубчатого дентина, как коронки зубов брахиодонтов вообще.

Под трубчатым дентином, а в промежутках между эмалевыми полосами — непосредственно выходя на поверхность, лежит волокнистый вазодентин (= остеоодентин). В нем лежат большой продольный канал спирали и отходящие от него и загибающиеся в зубные конусы пульпарные каналы. Этот волокнистый остеоодентин соответствует центральным частям коронок и корням, слившимся друг с другом без заметных границ.

Наконец, узкотреугольное (в поперечном разрезе) пространство в центре спирали занимает губчатый вазодентин (= остеоодентин), имеющий резко продольное строение, с каналами, идущими вдоль по спирали. Карпинский правильно замечает, что этот центральный остеоодентин соответствует выемке основания *Parahelicoprion* или *Agassizodus* (1924б, стр. 380; 1925, стр. 130; 1945, стр. 310, 332), т. е. является новообразованной, осью спирали, возникшей в связи со срастанием зубов.

В такой трактовке укладываются в более стройный морфологический ряд роды *Agassizodus* — *Fadenia* — *Parahelicoprion* — *Helicoprion* и уничтожается противоречие в строении едестид и геликопрониид, заставлявшее считать их имеющими различное происхождение (Ньютон, Вудворд, 1917). Различие между этими группами рыб, действительно, очень велико, но оно заключается отнюдь не в направлении корней (см. стр. 61).

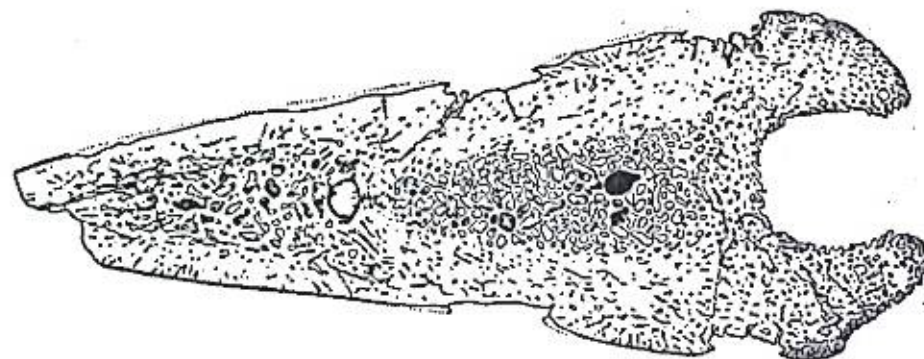


Рис. 27. Поперечный разрез оборота спирали *Helicoprion bessonowi*. × 5,5 (из Карпинского, 1899).

Слоесобразное строение коронок у *Helicoprion*, направленных острыми шпорами под резким углом вперед, имеет, вероятно, чисто механическое значение — эта самая прочная часть спирали, из эмали и трубчатого дентина, служила для передачи толчков, получаемых спереди или сверху, по спирали вперед и внутрь, где они и амортизовались спирально без вредных последствий, которые имели бы толчки, переданные назад, в рот. Таким образом, спираль *Helicoprion* представляет орган, рассчитанный на сильные лобовые удары (а не просто «пенушки» зубы, по Вудворду или Фуку). Поэтому так мало вероятно, чтобы все спирали, найденные возле Красноуфимска, были потеряны рыбами в бою. Исключением представляет, может быть, только экземпляр, описанный в работе 1915 г.

Возвратимся к работе А. П. Карпинского об ориентировке зубных сегментов (1924б). В ней он дает диагнозы типов, которые можно различать среди едестид и сходных с ними форм, «основываясь лишь на характере срединной защитной части зубной системы» и «не касаясь присутствия или отсутствия латеральных зубов» (1924б, стр. 383—385; 1945, стр. 312—314). Этих типов он различает шесть: *Campodus*, *Parahelicoprion*, *Helicoprion*, *Edestus* (среди видов которого в свою очередь различаются три типа: тип *Ed. minor*, тип *Ed. Heinrichi*, тип *Ed. giganteus*), род вида «*Edestus?*» *Newtoni*, *Toxoprion*. Развив предложенные автором «типы», можно построить систему едестид, что мы сделаем в заключении (стр. 57 и сл.), где перечислены уже 11 родов, принадлежащих к двум семействам Edestidae и Helicoprionidae.

Александр Петрович еще раз вернулся к едестидам, сделав 3 апреля 1930 г. в отделении физико-математических наук Академии Наук доклад «Об изучении проблематических объектов и явлений: исследование остатков *Helicoprion*», в котором вкратце подвел итоги истории изучения *Helicoprion* и споров вокруг его природы.

До самого конца своей жизни он продолжал интересоваться едестидами. Это видно из письма К. К. Брансона (см. прил. 14) в ответ на запрос А. П. Карпинского относительно *Helicampodus* из Индии, сделанный, очевидно, в конце 1935 г.

На этом мы можем закончить обзор работ А. П. Карпинского, посвященных едестидам. В 1945 г. вышел том (1-й) собрания его сочинений, содержащий палеонтологические работы, в том числе все работы об едестиде. В редакционной статье (А. А. Борисяка) разбирается значение работ Карпинского. К сожалению, качество таблиц этого издания много ниже оригинальных.

Обзор работ А. П. Карпинского и полемика по вопросу о значении спирали *Helicoprion* дал Л. Ш. Давиташвили (1947). Без изменений он вошел и в его «Историю» (1948, стр. 512—520).

В заключительной главе я постараюсь показать, как работы Карпинского выдержали проверку времени, здесь же приведу мнения разных ученых о роли, которую они сыграли в деле изучения все еще загадочной группы едестид.

«Описание странного «ихтиодорулита», *Helicoprion*, д-ром Карпинским — образец того, чем должен быть такой труд — обстоятельное с каждой точки зрения, геологической, химической и биологической» (А. С. Вуд-форд, 1900, стр. 33).

«Карпинским написана образцовая монография о загадочной артинской рыбе» (Борисяк, 1937, стр. 593).

«Монография... на ряд лет сделалась центром внимания мировой палеонтологической литературы» (Борисяк, 1936, стр. 27; 1945, стр. 7).

«Карпинский неизменно парировал все возражения, которые ему делали, — так глубоко и тщательно было проведено его исследование» (Борисяк, 1947, стр. 13).

«Детальный, скрупулезный, всесторонний, полный анализ, который отличал все работы А. П., и большая интуиция, которой он обладал...» (Геккер, 1949, стр. 102).

«Тщательное исследование строения *Helicoprion* Карпинским, опубликованное в 1899 г., все еще остается непревзойденным» (Тейхерт, 1940, стр. 143). «Даже сегодня... нельзя дать лучшей формулировки, чем предложенная Карпинским в 1899 и 1915 гг.» (там же, стр. 144).

«Во всей мировой палеонтологической литературе мы затрудняемся указать другого ученого, который дал бы столь же совершенный образец такого всестороннего изучения каких-либо вымерших животных и их остатков. Такую работу мог выполнить только выдающийся естественный исследователь, в совершенстве владевший всеми методами геологических и биологических наук и обладавший колоссальной эрудицией» (Давиташвили, 1947, стр. 64; 1948, стр. 520).

«Гениальное решение Карпинским задачи о геликоприоне было блестяще подтверждено фактами» (Косыгин, 1950, стр. 14).

Некоторые еще не опубликованные отзывы читатель найдет в приложениях.

7. ПОВЕИШИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

(1930—1951)

В этой главе нам надо познакомиться с исследованиями по едестидам, выполненными за последнее двадцатилетие, которые не нашли уже отражения в работах А. П. Карпинского.

Три работы были посвящены специально геликоприонидам.

К. К. Брансон (1935) выделил *Helicoprion* Кокена из Соляного Крижа в Индии (см. стр. 25) и новый род и вид *Helicampodus kokeni*, промежуточный между «*Campodus*» и *Helicoprion* (табл. IV, фиг. 3). Он отличается от *Helicoprion* отсутствием «безэмалевых промежутков» между зубами и зазубренностью задних краев «эмалевых полос» (рис. 28) — этим он похож на *Parahelicoprion*, от которого отличается короткостью «эмалевых полос», зазубренностью краев коронки и небольшой глубиной вырезки в основании дуги (рис. 22, б).

У изображенного Брансоном нового экземпляра стерты верхушки зубчиков на обоих краях каждого зуба (это плохо видно на его табл. I, фиг. 2, 3, но хорошо различимо на подлинной фотографии фиг. 3, присланной им А. П. Карпинскому — см. табл. IV, фиг. 3), а на трех зубах заметны фасетки стирания, идущие от заднего края у верхних зуба на боковую сторону. Автор не указывает, затронуты ли стиранием обе боковые стороны, или только одна. Вследствие этого мы не можем судить, было ли у *Helicampodus* два симметричных ряда зубов в противоположной челюсти, как у *Agassizodus*, или только один, как у *Edestodus mirus*. Брансон (стр. 19) считает, что зубной ряд был скорее только изогнутым, а не спиральным. К. Тейхерт (1940, стр. 142) говорит даже решительно о «прямом, но свернутом ряде зубов». Но этот вопрос остается открытым, так как дуга, по которой изогнут образец, не исключает его спиральной формы. Против последней, однако, говорит характер стирания, сближающий новый род с *Agassizodus*, а не с *Helicoprion*.

Интересен вопрос о возрасте образцов, которые происходят, вероятно, из яруса Чидеру Верхнего продуктового известняка, относимого к верхам перми (Шухерт, 1935), хотя другие геологи (Чернышев, 1902; Грабау, 1931) сопоставляют его с артинским ярусом (см. сводку у Шерлока, стр. 271—272). Хотя прямое сопоставление горизонтов по разным родам невозможно, однако *Helicampodus* несомненно ближе к предкам *Helicoprion*, чем к его потомкам, почему нижнепермский возраст его гораздо вероятнее, чем верхнепермский.

Брансон дает список известных видов едестид, но в нем пропущен *Helicoprion ivanovi* и неверно указан возраст *Edestus karpinskii* и *Ed. minusculus* (артинский ярус вместо московского). Кроме этих ошибок, работа содержит ошибки в измерениях. Так, при фиг. 2 и 3 на табл. I указало уменьшение $\frac{4}{5}$, а в письме к Карпинскому сказано, что приложенная фотография (фиг. 3) — в натуральную величину (см. прил. 14). Высота самой большой коронки указана 4 мм, самой малой — 44,5 мм. Счет зубов противоречит их описанию.

Уилер (1939) описал два вида, *Helicoprion nevadensis* и *H. sierrensis* из вулканогенных свит западных штатов Северной Америки, которые раньше относили к триасу. Автор дает обзор стратиграфического распре-

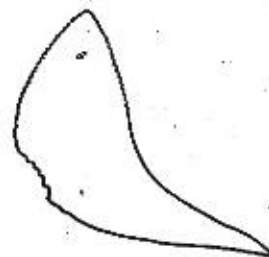


Рис. 28. Сегмент *Helicampodus kokeni*, пат. вел. (из Брансона, 1935).

деления всех известных находок *Helicoprion* и на основании его определяет возраст этих свит, не содержащих других ископаемых, как «антраколитический (уральский или артинский)». Оба вида, однако, очень близки к *H. bessonovi*, а не к *H. ivanovi*, единственному уральскому (по возрасту) виду, поэтому их возраст скорее артинский. Они отличаются друг от друга настолько незначительно, что не исключена возможность объединения их в один вид. А. П. Карпинский (1911, стр. 114; 1945, стр. 267) подчеркивал значительную индивидуальную изменчивость *H. bessonovi*.

В связи с этими находками *Helicoprion* встают два вопроса, которые следовало бы разрешить американским исследователям: 1) не происходит ли найденный также в Канаде *Toxoprion lecontei* из тех же артинских отложений, хотя его возраст указывался как каменноугольный с вопросом, и 2) не является ли *Toxoprion* дефектным экземпляром *Helicoprion*? Дня дал в свое время только рисунок, по которому трудно решить этот вопрос, однако проксимальная часть «дуги» *Toxoprion* имеет несомненно геликопрionoвое строение (см. рис. 1).

Интересно, что все три американских вида *Helicoprion* (включая *H. ferrieri*) найдены в отложениях полузамкнутого бассейна (формация Фосфориа), отделившегося от океана вулканическим барьером (новые два вида — на самом барьере).

К. Тейхерт (1940) описал новые хорошо образцы *H. davisii* Н. Woodw., доказав правоту А. П. Карпинского, настаивавшего на принадлежности этого вида к роду *Helicoprion*, хотя другие авторы относили его то к *Camptopryon* (Нетмен, 1902б), то к *Toxoprion* (Хей, 1909 и др.).

Возраст этого вида определяется как верхнеартинский, т. е. он, так же как *H. bessonovi*, обитал в регрессирующем бассейне — артинском ярусе в Западной Австралии кончаются морские палеозойские отложения.

У нас *Helicoprion bessonovi* был найден в верхнеартинских отложениях. Однако В. А. Даревич нашла спираль этого вида в пределах распространения самой нижней свиты артинского яруса — белокатайской, в конгломератовой фации, в верховьях р. Арты, на рч. Цеганке (сообщение А. В. Хабакова).

В коллекциях Палеонтологического института имеется образец *Helicoprion* (табл. VI, фиг. 2), к сожалению лишенный этикетки, по форме и величине зубов представляющий, несомненно, новый вид, *H. karpinskii* sp. n. Он заключен в белом известняке и происходит из других слоев, чем красноуфимские оригиналы. По всем данным, его возраст более поздний — кунгурский, а местонахождение — р. Сырца.

А. В. Хабаков в «Атласе руководящих форм» дал краткие описания едестид среднего и верхнего карбона (1939б, стр. 148—150) и перми (1939а, стр. 208—209). Он относит их всех к семейству Edestidae и различает в нем следующие формы, найденные в Союзе:

1) в среднем карбоне: *Edestus minor* Newb. [= *Edestodus minusculus* (Hay)], *Ed. heinrichsi* Newb. et Worth. var. *protopirata* Trd [= *Protopirata protopirata* (Trd)]; 2) в верхнем карбоне: *Helicoprion ivanovi* Karp.; 3) в нижней перми: *Hel. bessonovi* Karp., *Parahelicoprion clercki* Karp.

Фотографии зубов *Camptodus agassizianus* Kopinck появились в работе Демане (1941); в объяснении таблиц отдельные зубы фигурируют в качестве «ридон» зубов.

Дж. С. Вильямс и Д. Х. Данкл (1948) сообщили на съезде Американского геологического общества о находках «*Lissoprion ferrieri* Hay в формации Фосфориа Канада США, воскрешая род Хей, от которого отказались серьезные исследователи.

Принципиально новое представление о положении едестид в системе было создано Э. Нильсеном (1932). До сих пор большинство авторов вслед за Нетменом (см. стр. 25) сближает едестид полностью или частично («*Camptodus*») с современным семейством акулы Cestraciontidae (= Heterodontidae) или мезозойским Hybodontidae (например, Борисяк, 1906; Кокон, 1911; Яковлев, 1911, 1925, 1932, 1937; Штрומר, 1912; Помпецкий, 1913; Шюссер, 1923, 1934; Хабаков, 1927; Хей, 1929; Вудворд, 1932; Ромер, 1933, 1939, 1947; Уайт, 1936; Давиташвили, 1941, 1949).

Нильсен отнес сем. Edestidae (в составе родов *Agassizodus*, *Fadenia* n. g., *Edestus* и *Helicoprion*) к отряду Bradyodonti. Этот отряд «медленно-зубых» был установлен А. С. Вудвордом (1921, стр. 34) для палеозойских эласмобранхий, у которых в течение жизни сменялось не более 6—8 последовательных поколений зубов. Они «кажется, образуют естественную группу, промежуточную между примитивными эласмобранхиями и химерами или цельноголовыми». Эта группа была противопоставлена таким акулам, как *Camptodus* и *Helicoprion*, у которых челюсть последовательных зубов так же велика, как у обычных современных форм, и содержала петалодонтид, псаммодонтид, колодонтид и кохлидонтид. Все это — семейства с плоскими дробящими зубами.

Нильсен расширил понятие Bradyodonti, включив в этот отряд едестид и ородонтид: «У наименее специализованных родов едестид, как, например, *Agassizodus* и *Fadenia*, мы замечаем такую тесную связь с группой брадиодонтов в отношении микроструктуры и озубления, что семейство едестид по праву могло бы быть отнесено к Bradyodonti, даже если ими этого отряда вследствие этого сделается менее логичным» (1932, стр. 20).

Нильсен подробно описывает зубы и их микроскопическое строение у двух новых форм едестид, *Agassizodus groenlandicus* и *Fadenia crenulata* из «пермокарбона» Гренландии. Новый род *Fadenia* имеет боковые и симфизные зубы, последние (рис. 2б, в) по форме направленных вперед концов коронки и величине корня несколько напоминают *Parahelicoprion*. Построены все эти зубы из трубчатого остеодентина — так же, как зубы *Helicoprion* (Карпинский, 1899) или *Protopirata* (Траутпольд, 1888).

Утверждение, что у *Ed. mirus* непарному симфизному ряду одной челюсти соответствуют два ряда в другой (стр. 26) — несколько неожиданно, так как данных для него в работе Хей нет.

Мой-Томас (1939а) еще более расширил объем группы брадиодонтов, включив туда, в качестве одного из подотрядов, химер, Poloscephali. Он различает среди эласмобранхий две основные линии развития и два отдела — селакхий и брадиодонтов (рис. 29). Последние отличаются строением зубов из трубчатого дентина без эмали и автостигмическим черепом (что связано с дробящими зубами). Мой-Томас вслед за Нильсеном относит едестид к брадиодонтам, но замечает, что «Карпинский, однако, описал очень «маленоподобный» наружный слой у *Helicoprion*, а поскольку у многих других форм микроскопическое строение зубов неизвестно, то может быть опасно заключать, что все формы, включаемые в эту группу, — брадиодонты. Если строение зубов, как я думаю, имеет значение для классификации, то возможно, что едестиды — гетерогенное собрание акул, некоторые из которых — брадиодонты, другие — селакхий» (стр. 12).

С последним замечанием решительно нельзя согласиться.

1) Строение зубов *Edestus* ничем принципиально от строения зубов *Helicoprion* не отличается (Хей, 1909, стр. 50), они также покрыты эмалью, под которой расположен трубчатый дентин.

2) У *Agassizodus* центральные конусы симфизных зубов также явно покрыты эмалью (Истмен, 1902б, табл. 1), в отличие от крыльев коронки, хотя и нет данных об их микроскопическом строении. Э. Нильсен (1932, стр. 33) даже считает, что у брадиодонтов вообще имелся толстый слой эмали, который на поверхности зубов стирался, но оставался в промежутках между трубками дентина. Однако, как справедливо замечает Тор Орвиг (1951, стр. 342), «подлинная природа этой твердой ткани все еще неизвестна».

3) Поэтому нет оснований разделять на части группу едестид. В то время как режущим и колющим зубам необходима эмаль, образующая

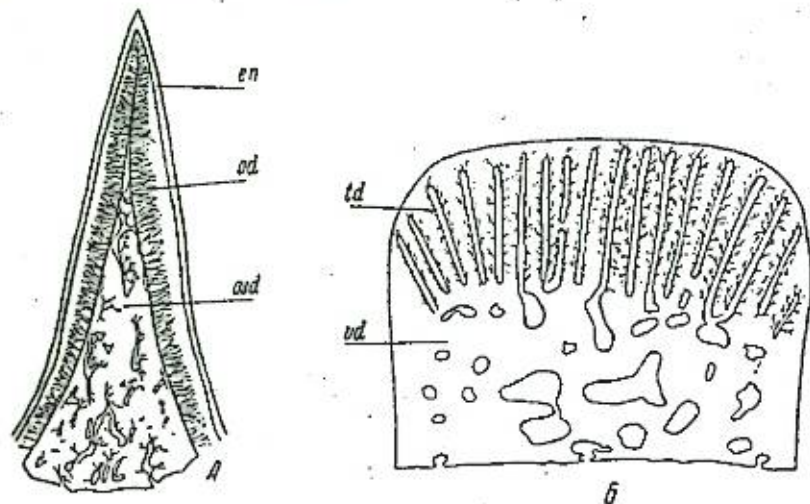


Рис. 29. Два разных типа строения зубов эласмобранхий:

А — селашевый; Б — брадиодонтовый (из Мой-Томаса, 1939а); en — эмаль; od — ортодентин; ovd — остеоидентин; td — трубчатый дентин; vd — сосудистый дентин.

прочный острый край зуба, для дробящих и перетирающих зубов полезнее иметь поверхность, сложенную участками различной твердости, как у лошадей и других копытных, где имеются перпендикулярные к поверхности зуба складки эмали, чередующейся с дентином и цементом. Такую же роль у брадиодонтов играют перпендикулярные к поверхности зуба трубки дентина, стенки которых, пронизанные дентинными канальцами, тверже, чем разделяющая их ткань («эмаль» Нильсена) и, повидно, чем просветы самих трубок. В результате получается шероховатая трущая поверхность (табл. V, фиг. 3), тогда как зуб, покрытый эмалью, имеет поверхность гладкую. Такое же строение из трубчатого дентина независимо выработалось в зубах двоякодышащих и скатов.

Присутствие или отсутствие эмали связано с функциональным значением зубов, а отнюдь не является изначальным свойством, отличающим одну линию развития от другой, как, повидному, думает Мой-Томас (стр. 2).

Система эласмобранхий, по Мой-Томасу, в этой работе (сдана в январе 1938 г.) была:

Подкласс Elasmobranchii.

Отдел 1. Selachii, с 4 отрядами.

Отдел 2. Bradyodonti.

Отряд 1. Eubradyodonti, с 6 подотрядами, из которых

Подотряд 6. Edestidi, например *Edestus*, *Agassizodus*, *Orodus*, *Helicoprion*.

Отряд 2. Chondrenchelydi.

Несколько позже (март 1939) имеются уже только отряды Selachii и Bradyodonti, в последнем три подотряда, Eubradyodonti, Chondrenchelydi и Edestidi, хотя автор и замечает опять: «кажется наиболее вероятным, что эти своеобразные симфизные завитки развились независимо у представителей как селаший, так и брадиодонтов» (1939б, стр. 74).

Многу представляется иррациональным сохранять малоудачное, хотя и живописное, название Bradyodonti. Более правильно поступил Л. С. Берг в своей замечательной «Системе рыб» (1940, стр. 139—144), включив всех «брадиодонтов» в подкласс Chimaerae и даже отряд Chimaeriformes своего класса Holocerphali. Своё представление о систематике едестид я изложу в восьмой главе.

Не говоря о том, что едестиды несколько не «медленозубы», повидному, и некоторые из тиличных брадиодонтов чаще меняли зубы, чем это кажется палеонтологам. Так, среди зубов *Lagarodus* Jaekel из Мячкова (более известных под именем *Psammodus*) имеется много экземпляров, у которых сточена не столько коронка (что естественно для зубов перетирающего типа), сколько корень — иногда почти нацело. Это показывает, что корни зубов резорбировались и они выпадали, заменяясь новыми сзади, как полагается у акул, а снизу. Поэтому нельзя утверждать, что у них сменялось мало зубов — это число абсолютно неизвестно.

Трудно серьезно разбирать работу Германа Шмидта (1928), который утверждает, что на экземпляре *Edestus mirus* имеются два нижних зубных ряда (это невозможно уже потому, что эти ряды имеют разные пропорции), а от верхних — только четыре зуба, или что у этого вида корни зубов — короткие, как у *Ed. navtoni* и т. д., показывая свое полное незнание с вопросом. Его реконструкция «нижней челюсти *Edestus*» только подтверждает это. Шмидт реконструирует зубы *Dicrenodus* cf. *major* (Agassiz) в виде двух симфизных рядов и сблизает их с едестидами. На сходство зубов *Dicrenodus* и *Edestus* указал еще А. П. Карпинский (1899а, стр. 62; 1945, стр. 249), который, однако, понимал, что зубы *Dicrenodus* — боковые и по возрасту (нижний карбон) не могут принадлежать едестидам.

Как мы видели, у едестид имеются зубы брадиодонтного типа, тогда как у *Dicrenodus* строение зубов селашевое (Романовский, 1853, стр. 407). Это лишает смысла всякие разговоры о родстве этих форм.

До получения более полного материала и до настоящего его описания и анализа можно *Dicrenodus*, так же как работу Шмидта, не принимать во внимание, когда речь идет об едестидях. То же относится к *Chilodus carbonarius* Germar, упоминаемому А. П. Карпинским (1899а, стр. 10; 1945, стр. 196).

8. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как уже говорилось в предисловии, настоящая работа из очерка по истории отечественной науки переросла в ревизию всего вопроса об едестидях. К каким же выводам привела нас эта ревизия?

Выше мы видели, что новые факты и пересмотренные в их свете старые данные заставляют нас отойти от некоторых положений, развивавшихся А. П. Карпинским на протяжении 30 лет. Самым существенным из этих

отступлений является иная ориентировка зубов едестид, корнем назад, причем неожиданно оказалось, что это правило распространяется и на зубные спирали *Helicoprion*.

Другое отступление было отчасти принято самим А. П. Карпинским — признание «шагрелей» за призмь обызвестленного хряща.

Остальные расхождения касаются вопросов гипотетического порядка — о способе захоронения остатков *Helicoprion* и об образе жизни этой рыбы. В противоположность А. П. Карпинскому я думаю, что группа едестид была моллюсковидной и придонной, а не пелагической и хищной, и что спирали отваливались от плавающих трупов, а не терялись акулами в бою. Об этих вопросах можно еще спорить.

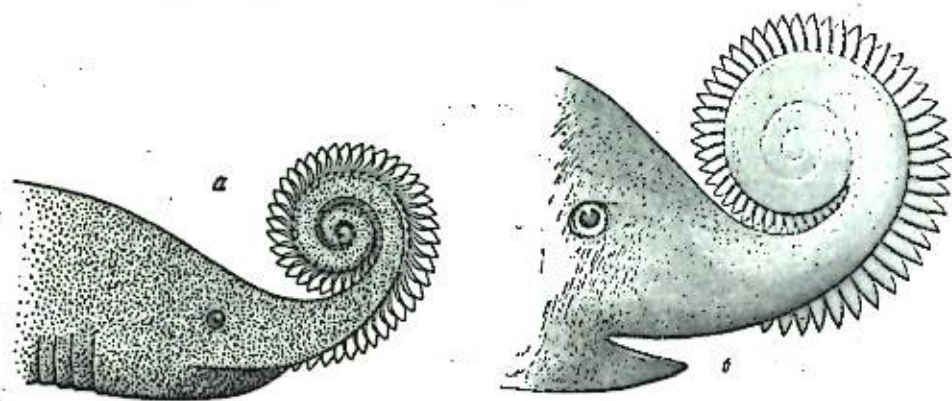


Рис. 30. Реконструкции головы *Helicoprion bessonovi*:

а — по Карпинскому, с нанесением хрящевого тика; б — измененная для сохранения постоянной кривизны спирали в проксимальной части.

Бесспорным я считаю решение вопроса об ориентировке зубов (не говоря уже о хряще). Однако, хотя оно «в корне» отличается от взглядов А. П. Карпинского, тем не менее основные положения великого ученого этим не только не подрываются, но еще больше подтверждаются. В самом деле, Александр Петрович начал со сравнения спиралей *Helicoprion* с «плавничковыми шипами» *Edestus*, доказав принадлежность тех и других к системе ротовых зубов и объединив эти формы в одном семействе — *Edestidae*. Более поздние находки показали, что у некоторых видов рода *Edestus* (*Ed. newtoni*), как думал А. П. Карпинский, или у всех видов, как считали О. П. Хей, А. С. Вудворд, Э. Т. Ньютон, корни зубов направлены назад, тогда как у *Helicoprion*, по общему признанию, — вперед. Это заставило усомниться в общности происхождения этих форм. Когда теперь оказывается, что корни зубов *Helicoprion* направлены также назад, объединение всех едестид и геликопрioniд в одной группе становится снова возможным, но уже на новой основе (ср. стр. 61).

Наибольшие разногласия в свое время вызвал вопрос о том, где помещалась спираль *Helicoprion*. Предложенное А. П. Карпинским толкование в настоящее время уже никем не оспаривается, хотя вопрос о том, имелись ли две спирали или одна, и если одна, то в какой челюсти, — оставлен открытым самим автором. Я считаю, что наиболее правильной была первоначальная реконструкция, рисовавшая *Helicoprion* с одной спиралью — в верхней челюсти. С изменениями — с нанесением хрящевого тика — она воспроизведена в моей статье (1952, рис. 4) и здесь (рис. 30, а). Против нее, однако, возражают (О. П. Хей, 1912, стр. 38), что при этом начальная

часть спирали во рту оказывается слишком выпрямленной. Избежать этого можно, только переместив рот на нижнюю сторону головы (рис. 30, б). Надо надеяться, что новые находки когда-нибудь покажут, насколько близка к истине такая реконструкция.

Монография Карпинского (1899) является поворотным моментом в истории изучения едестид. Для всех, кто дал себе труд внимательно с ней ознакомиться, было ясно, что это — работа исключительная. Она сразу положила конец беспочвенным гаданиям и заложила основу настоящего научного изучения этой группы. К сожалению, далеко не все достаточно внимательно познакомились с этой работой, но сочли себя компетентными выступить с возражениями.

История палеонтологии чрезвычайно богата необоснованными гипотезами и совершенно невероятными для позднейшего читателя фантазиями. История изучения едестид не составляет исключения. Среди всего этого моря необоснованных суждений и «остроумных» догадок работы великого русского ученого высятся, как несокрушимое сооружение, построенное на прочном фундаменте тщательно изученных фактов и логически вытекающих из них выводов. Не все выводы оказываются верными и светлыми фактами, но изменяются детали, а все сооружение остается и останется стоять как пример классической работы над очень нелегкой темой.

Систематика едестид также почти целиком создана А. П. Карпинским. В заключение я даю новую систему этой группы, в основу которой положены диагнозы родов, данные им в 1922 г. (1924б), с учетом новых данных по систематике брахиодонтов в работах Шильсена (1932), Мой-Томаса (1939а) и Берга (1940).

Подкласс *Holocephali*

Надотряд *Chondrenchelyes* (рис. 31)

Надотряд *Chimaerae*

Отряд *Cochliodontiformes* (рис. 32; рис. 33, F; рис. 36, C, D)

» *Janassiformes* (= *Petalodontidae*) (рис. 33, G)

» *Psammodontiformes* (рис. 33, E)

» *Copodontiformes* (рис. 33, D)

» *Menaspiformes*

» *Edestiformes*

Сем. *Edestidae* (рис. 33, B)

» *Helicoprionidae* (рис. 33, A, C)

» *Orodontidae* (рис. 33, H)

Отряд *Chimaeriformes*

Отряд *Edestiformes*. Крупные рыбы с хрящевым, частью обызвестленным скелетом, с дробными зубами типа «*Campodus*» в челюстях, с симфизными рядами большей частью режущих зубов, возможно с загнутыми вперед шипами типа «*Xystracanthus*» в одном переднем (?) спинном плавнике.

Сем. *Orodontidae* Davis, 1883. Известны только длинные боковые зубы с возвышением посередине и с продольным ребром, от которого в обе стороны отходит ветви. Род *Orodus* (рис. 33, H). Карбон.

Сем. *Helicoprionidae* Karpinsky, 1911. Симфизная зубная дуга или спираль из зубов, сидящих седлом на выступающем назад корне предыдущих зубов, с направленными вперед крыльями коронки. Боковые зубы типа «*Campodus*». Средний карбон — пермь.

1. Род *Campodus* Koninck, 1844. Симфизные зубы неизвестны. Длинные боковые зубы с выступами по обе стороны. Пизы среднего карбона, Бельгия. Тип: *C. agassizianus* Koninck, 1844. Ихтиодорулиты *Xystracanthus konincki* Lohest, 1885, вероятно, относится к этому же виду.

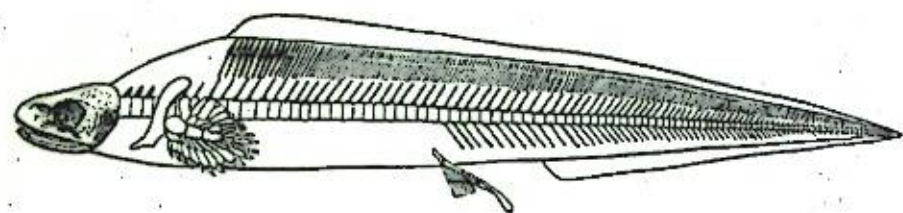


Рис. 31. *Chondrenchelys problematica*, реконструкция (из Мой-Томаса, 1939а).

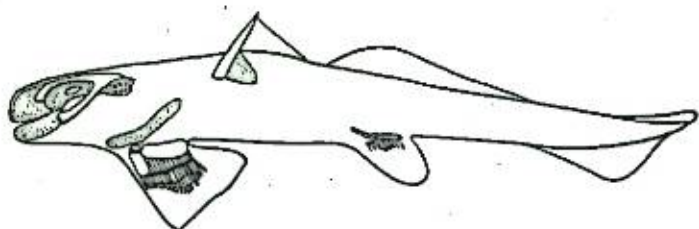


Рис. 32. Реконструкция *Helodus simplex* (из Мой-Томаса, 1939а).

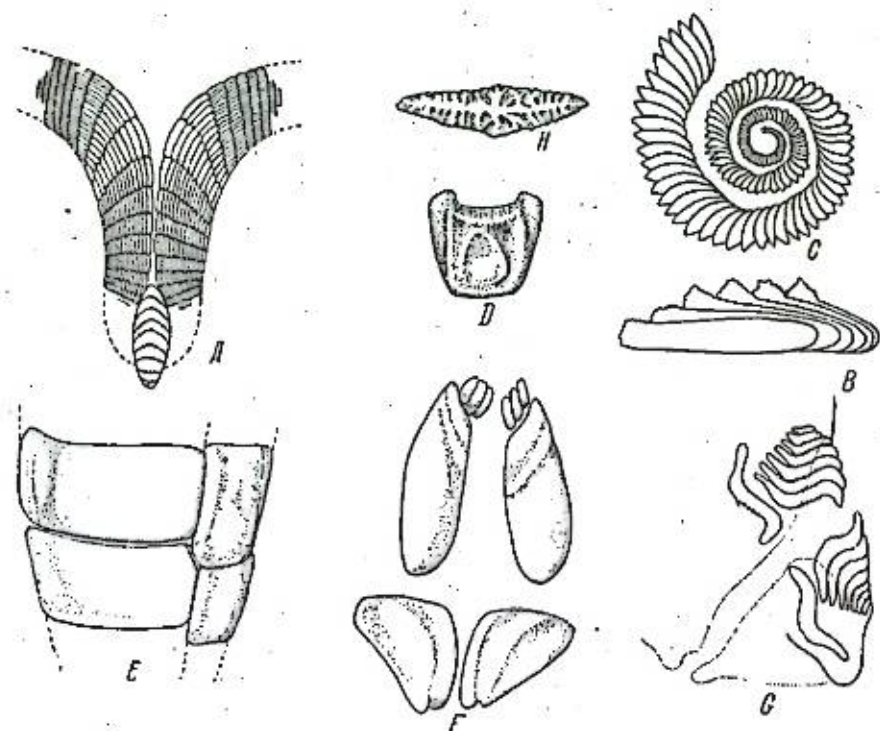


Рис. 33. Зубы брахиодонтов:

A — *Agassizodus variabilis*; B — *Edestus crenulatus*; C — *Helicoprion bessonovi*;
D — *Copodus*; E — *Pezammodus rugosus*; F — *Otocanthus armigerus*; G — *Janassa bituminosa*;
H — *Orodus ramosus* (из Мой-Томаса, 1939а).

2. Род *Agassizodus* St. John et Worthen, 1875 (рис. 14; рис. 33, A). Симфизная дуга зубов около половины окружности. В противоположной челюсти, вероятно, две дуги — аппарат дробящего типа. Боковые зубы с выступами в одну лабиальную сторону. Симфизные зубы сильно изогнуты, образуют параболическую выемку в основании, их крылья направлены вперед, так же, как выступы, среднее возвышение превратилось в крупный конус, корень немного выступает назад. Верхний карбон, США, Приуралье, Подмосковье; нижняя пермь, Гренландия. Тип: *A. variabilis* (Newberry et Worthen, 1870).

3. Род *Fadenia* Nielsen, 1932 (рис. 26, б). Боковые зубы широкие с гладкой поверхностью, со средним возвышением, но без боковых. Выступы крупнее в лабиальную сторону, мелкие — в лингвальную. Симфизный ряд из широких зубов, с гребнем вместо конуса посередине, с корнем, заметно выступающим назад. Нижняя пермь, Гренландия. Тип: *F. crenulata* Nielsen, 1932.

4. Род *Parahelicoprion* Karpinsky, 1922 (рис. 22, в; 26, в). Боковые зубы неизвестны. Симфизный ряд (вероятно, дуга, а не спираль) с незазубренными зубами режущего типа (стирался задний край). Боковые крылья коронок параллельны друг другу, удлинены, направлены вперед (образуют глубокую выемку), с передним зубчатым и задним мелкозазубренным краем. Корень сильно выдается назад, под всю ширину следующего зуба. Плавниковый шип типа *Xystracanthus* (рис. 23) относится, возможно, к этому роду. Нижняя пермь, Приуралье. Тип: *P. clercki* (Karpinsky, 1916).

5. Род *Helicampodus* Branson, 1935 (табл. IV, фиг. 3; рис. 22б, 28). Боковые зубы неизвестны. Симфизный ряд из зазубренных зубов режущего типа, с фасетками стирания на боковой (или боковых) стороне. Боковые крылья коронок короткие, направлены вперед, с зубцами на заднем крае, налегающем на передний край следующего зуба. Строение корня неизвестно. Выемка основания мелкая и широкая. Пермь (вероятно, нижняя), Индия. Тип: *H. kokeni* Branson, 1935.

6. Род *Toxoprion* Hay, 1909 (рис. 1). Боковые зубы неизвестны. Крючкообразная симфизная дуга из сросшихся незазубренных (?) зубов режущего типа, коронки короткие, широко и закругленно в начале дуги, постепенно переходят в удлиненные и заостренные типа *Helicoprion*. Основание дуги, по видимому, как у *Helicoprion*. Средний — верхний карбон?, США (не нижняя ли пермь?). Тип: *T. lecontei* (Dean, 1895) (не дефектный ли экземпляр *Helicoprion*?).

7. Род *Helicoprion* Karpinsky, 1899 (табл. V, фиг. 1, табл. VI и мн. рис.). Боковые зубы типа «*Campodus*», может быть, принадлежат к этому роду. Симфизная спираль в несколько оборотов из сросшихся зазубренных зубов режущего типа. Крылья коронок представлены направленными вперед эмалированными шпорами, между которыми обнажаются основания сросшихся, выступающих назад корней. Выемка основания маленькая. Верхний карбон, Подмосковье. Нижняя пермь, Приуралье, Япония, Австралия, Сев. Америка. Тип: *H. bessonovi* Karpinsky, 1899.

Сем. *Edestidae* Leidy, 1857. По одной симфизной зубной дуге (до 10 зубов одновременно) в верхней и нижней челюстях. Зазубренные коронки режущего типа. Эмаливые шпоры коронок направлены назад. Направленные назад длинные корни желобообразно охватывают снизу следующую коронку (рис. 34). Боковые зубы типа «*Orodus*» или «*Campodus*». Средний — верхний карбон.

8. Род *Edestus* Leidy, 1856 (рис. 1; рис. 24, в). Симфизная дуга со слабо выгнутым верхним и вогнутым нижним краем. Коронки зубов широкие, черепицеобразно налегающие друг на друга; передний край их выгнутый,

задний слабо вогнут, вершинный угол $\sim 70^\circ$. Коронки немного наклонены вперед, высота их меньше высоты (отдельных) корней. Корни передних зубов охватывают три следующих зуба. Пенсильванская система, США. Тип: *Ed. vorax* Leidy, 1856.

9. Род *Protopirata* Trautschold, 1888 (рис. 1; рис. 24,а; рис. 34; рис. 35). Симфизная дуга со слабо выпуклым верхним краем и прямым и даже немного выпуклым нижним. Коронки зубов широкотреугольные, вершинный угол $70-90^\circ$. Они слабо наклонены вперед, высота их меньше высоты (отдельных) корней. Корни передних зубов охватывают пять-шесть следующих. Верхний среднего карбона, Подмосковье; пенсильванская система, США. Тип: *Pr. protopirata* (Trautschold, 1879).



Рис. 34. Поперечный разрез зубного ряда *Protopirata protopirata*, пат. вел.

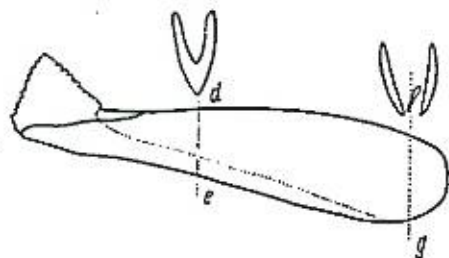


Рис. 35. Зуб *Protopirata karpinskii* и поперечные разрезы по линиям *d-e* и *f-g* (из Карпинского, 1924б).

10. Род *Edestodus* n. g. (рис. 1; рис. 17; рис. 24,б). Симфизная дуга более или менее сильно изогнута. Коронки зубов остроугловатые, с выпуклым передним и вогнутым задним краем, сильно наклонены вперед, вершинный угол $25-35^\circ$, их высота равна или больше высоты отдельных корней. Корни передних зубов охватывают два-три следующих зуба. Верхний среднего карбона, Подмосковье; средний карбон, Англия; пенсильванская система, США. Тип: *Ed. minor* (Newberry, 1866).

11. Род *Lestrodus* n. g. (рис. 19; рис. 20). Симфизная дуга сильно изогнута (до половины круга). Коронки зубов высокотреугольные, вертикальные, вершинный угол $40-45^\circ$; высота их вдвое больше высоты корней. Корни передних зубов охватывают один следующий зуб. Середина среднего карбона, Англия. Тип: *L. newtoni* (Woodward, 1917).

Современные химеры — ярко выраженная реликтовая группа, включающая три семейства и почти столько же родов (ср. характеристику понятия у Родендорфа, 1946, стр. 95). Однако до недавнего времени было неизвестно, реликтом какой же ископаемой группы они являются. Их история начиналась с конца триаса, когда появились уже близкие к современным семейства, а от кого они произошли, никто не знал и только высказывались маловероятные догадки — маловероятные потому, что никакое ответвление их от какой-либо группы в пределах селасхий не давало ответа на вопрос — где же та значительно более многочисленная группа, жалким остатком которой химеры являются.

Только Некель (1911) включал кохлиодонтид, менаспид и псаммодонтид в качестве подотряда *Trachyacanthi* в отряд *Holocerphala*, однако других брадиодонтов и едестид — в отряд *Selachii* и качестве подотряда *Statodonti* (предшественники «медленнозубых» — «неподвижнозубых»).

Мысль о родстве кохлиодонтид с химерами повторилась потом разными авторами, но только благодаря работам Мой-Томаса эта родоначальная группа была, наконец, найдена — это оказались давно известные по многочисленным, находимым в карбоне и юрме зубам дробящего типа рыбы, которых Вудфорд (1921) объединил под названием «медленнозубых».

Уже исходя из того же представления о реликтовом характере современных химер, следовало думать, что в верхнем палеозое существовал целый ряд отрядов этой группы и поэтому неправильно их все включать в отряд *Chimaeriformes* (Берг, 1940). К последнему относится только мезозойские и современные семейства. В палеозое же, действительно, имеются группы, столь отличающиеся друг от друга по строению зубного аппарата, что они без натяжки могут образовывать выделенные выше шесть отрядов.

Отряд едестид стоит среди них несколько особняком и по наличию симфизных зубных рядов с большим количеством зубов и по наличию эмали на зубах. Однако, как говорилось выше (стр. 53 и сл.), не следует эти признаки принимать за первоначальные отличия, так как они — выражение своеобразной специализации отряда едестид. Такая крайняя форма, как *Helicoprion*, хорошо связывается через *Helicampodus*, *Parahelicoprion*, *Fadenia* и *Agassizodus*, у которых известны симфизные зубные ряды, с брадиодонтами *Orodus* и *Helodus*, а последний, по Мой-Томасу (1936), очень близок по строению черепа и плавников к химерам (рис. 36).

Все брадиодонты, подобно современным химерам, были придонными обитателями и ежурофагами — моллюскоедом¹. На это указывает строение их зубов — дробящего типа, из трубчатого дентина (рис. 33). Многочисленность зубов, результат слияния отдельных зубов в крупные пластинки, связана с их функцией. Она также является приспособлением к определенной пище, а не изначальным свойством. Мы ничего не знаем о том, сменялись ли эти зубные пластинки у таких «медленнозубых», как кохлиодонты, псаммодонты, коподонты, менаспиды, и если сменялись, то как и сколь часто. Только для псгалодонтов (*Janassa*) известно, что сменяемые зубы оставались под функционирующими (рис. 33, G) и число их сводилось к единицам. Также ясно, что у едестид сменялось не малое количество зубов. Поэтому названия *Bradyodonti* или *Statodonti* неприемлемы, так как основаны на предположении, а не на действительном признаке.

Со строением зубов и характером пищи связано другое важное отличие химер — сращение верхней челюсти с черепом, автостилия. Автостилия доказана для *Helodus* (рис. 36) и *Chondrenchelys*, но ее можно с уверенностью приписывать всем «медленнозубым». Можно думать, что и такое сооружение, как спираль *Helicoprion*, могло развиваться только на прочном основании автостилического черепа.

Таким образом, систематика тоже подводит нас к представлению об едестидях, как донных моллюскоедах, а не пелагических хищниках. Последнее представление было связано с их отнесением к акулам, а не к целноголонам.

Приведенная система отражает и те соображения о филогенетическом развитии едестид, которые вытекают из всего изложенного в этой работе. Едестиды происходят от каких-то нижнекаменноугольных брадиодонтов типа *Orodus* или *Helodus* и развиваются в двух направлениях (как предположил в свое время Нетмен). Развитие одного из них, от *Agassizodus* до *Helicoprion*, достаточно ясно. Оно шло путем слияния отдельных зубов

¹ Вместо предложенного Абелем термина «ежурофагия», представляющего смешение латинского и греческого слов, я применил здесь термин «склерофагия».

симфизного зубного ряда в плотную спираль. Труднее связать собственно едестид (сем. Edestidae) с Agassizodus, от которого, как и от остальных членов первого направления развития, они отличаются формой корня. Последний не охватывает седлом корень предыдущего зуба, а ложится в его желоб. Поэтому невозможно непосредственно сопоставлять зубы

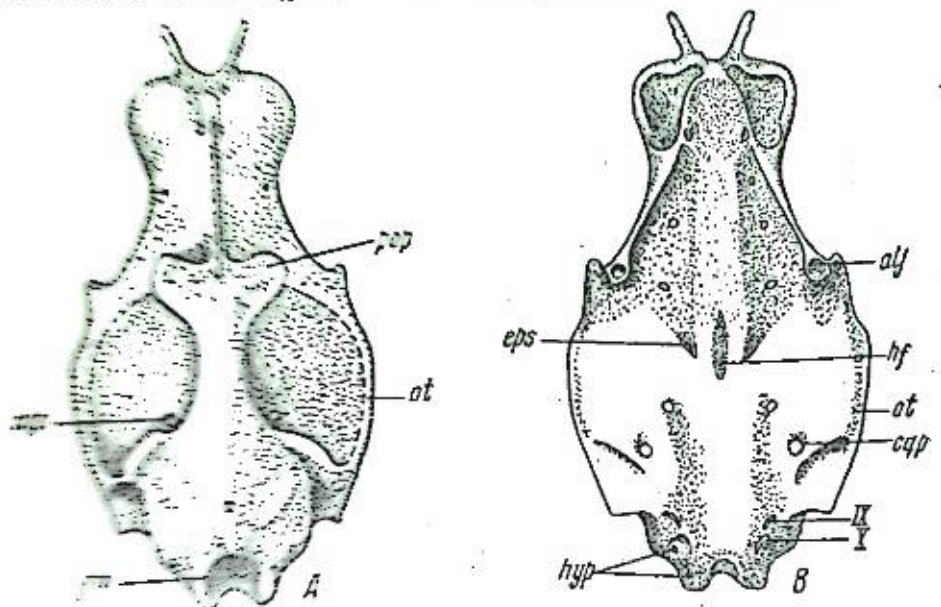


Рис. 36. *Helodus taylori* (A, B) и *Helodus simplex* (C, D); череп сверху (A, C) и снизу (B, D) (по Милл Томаса, 1930а).

epa — отверстие аллюментарного канала; cap — брахиокаратина проход; hf — бугорок височной кости; ot — отверстие среднего уха; hyp — отверстие аллюментарного канала; pop — отверстие аллюментарного канала.

Самым трудным вопросом в истории едестид, или долин Карпинский и другие авторы считают, как же происходило развитие едестид из симфизного зуба *Agassizodus* и *Lestrodus* (рис. 37). Для того чтобы из симфизного зуба *Agassizodus* образовался орган едестид, нужно представить себе, что у корня симфизного зуба *Agassizodus* образовался желоб, который в дальнейшем превратился в спиральную форму корня.

образуя спираль, которая у едестид направлена назад, а не вперед, как у геликопрониид. Выводить едестид из *Agassizodus* нельзя и потому, что они появились раньше этого рода. Приходится признать, что мы еще не знаем исходную форму для сем. Edestidae. Последнее во всяком случае уже не может признаваться предковым для сем. Helicoprionidae, как думал Карпинский, а только, вероятно, связано с последним общим предком.

Итак, хотя нам приходится во многом пересмотреть первоначальные представления А. П. Карпинского, что неизбежно при поступательном движении науки, основные его выводы «о природе спирального органа» остаются в силе. Критически разобрав все мыслимые гипотезы, он пришел

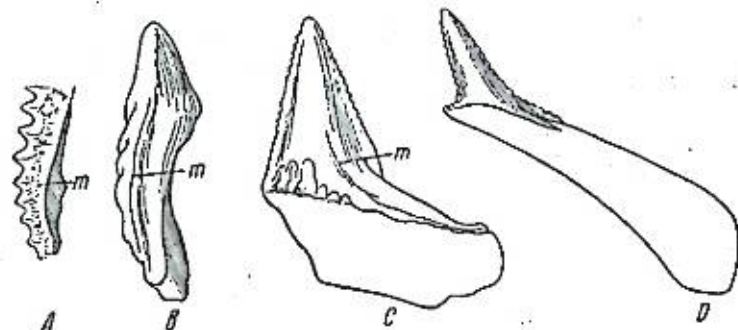


Рис. 37. Воображаемое развитие зуба едестид из зуба *Agassizodus* (по Вудворда, 1917):

A — половина бокового зуба *Agassizodus* сверху; B — D — симфизный зуб *Agassizodus*, *Lestrodus* и *Edestodus* слева; m — продольное ребро.

к единственно возможному заключению, что это — симфизный орган эластобранхий, возникший во рту, но при продолжающемся росте и увеличении числа зубов неизбежно выходящий наружу, становясь органом защиты и нападения. Все другие многочисленные гипотезы были результатом или полного незнания того, «как зубы растут» (Брук, Виле, Кемпа, Симуне), или случайных аналогий с адаптациями совсем другого характера (Вудворд, Фуке, Хей), или крайне поверхностного знакомства с вопросом (Клаач, Вальтер). Все эти гипотезы отпали, когда новые находки (*Agassizodus*, *Edestus mirus*, *Ed. newtoni*) блестяще подтвердили точку зрения А. П. Карпинского. Однако, если бы этих находок не было, вероятно, еще и теперь появлялись бы новые или возрождались старые гипотезы — чему примером работа Шмидта. Конечно, легко рассуждать, когда пользуешься всем материалом, накопленным за полвека, однако смеем думать, что никаких ошибочных гипотез не появилось бы, если бы авторы их дали себе труд познакомиться внимательно как с материалом, так и с литературой вопроса — так же внимательно и так же широко, как делал это великий русский ученый в любом вопросе, к изучению которого он приступал. Но не только этим объясняется успех Карпинского в изучении едестид и не только его личными способностями. Недаром он был младшим современником великих философов-материалистов шестидесятых годов, современником таких русских ученых, как Сеченов, Тимирязев, Павлов, братья Ковалевские. Традиции русской науки, которая была самой передовой и в царское время, уберегли его от идеалистических ошибок многих его оппонентов, которые не хотели видеть в спирали едестид органа, полезного для животного, возникшего в результате приспособления к определенным условиям, а считали ее за прошлые или будущие,

но одинаково пенужные зубы. А. П. Карпинский рассматривал ископаемое, как несущую определенные функции часть организма, живущего в определенной среде. Благодаря этому его работы и через пятьдесят лет, хотя и устарев в деталях, так же близки нам по своему духу, как если бы они писались сейчас.

9. ПРИЛОЖЕНИЯ

Ниже публикуются отрывки из переписки А. П. Карпинского, освещающие историю изучения едестид.

1. А. П. КАРПИНСКИЙ — А. Г. БЕССОНОВУ (ЧЕРНОВИК)

Имею честь уведомить Вас, что возвращенные Вами 250 руб. получены. Геологический Комитет, члены которого в настоящее время уже разъехались для путешествий по России, без сомнения будет вместе со мною чрезвычайно Вам благодарен и отнесется с глубоким уважением к предложению трудиться на общую научную пользу, расходуя свои собственные средства. Комитет также несказанно будет благодарен Вам за предоставленные в его распоряжение экземпляры замечательного ископаемого, изучением которого я теперь все свободное время занят. Фотографированный экземпляр во избежание его порчи недостаточными и неосторожными лицами, я сделал в особый футляр — ящик, в котором его отлично можно видеть под стеклом. В таком виде я возил его в Академию Наук, где сделал маленький предварительный доклад, причем ископаемое возбудило общий интерес и внимание. По фотографии почти никто не может узнать того класса животных, к которому ископаемое принадлежит, до того вид его для этого класса (рыбы) является исключительным. Почти все ученые, которые занимались формами подобными красноуфимскому ископаемому, делают о них самые разнообразные предположения, сходные лишь в причислении их к классу рыб, никому не приходит в голову, что ископаемое может иметь такую своеобразную форму, какая показывается Вашими экземплярами, которые относятся к новому роду и новому виду. Хотя отпечаток подобной формы этого же неопределенного еще рода и был найден однажды в Австралии, но описан под неверным названием *Edestus*... В настоящее время я прошу Вас, если Вам встретится надобность в средствах, которые превышают Ваши личные ресурсы, то будьте добры уведомить об этом Комитет.

2. О. ИЕКЕЛЬ — А. П. КАРПИНСКОМУ

Берлин, 24 марта 1899

«... Я надеюсь, что Вы за это время уже получите чешуи *Janassa*. Я теперь отдал шлифовать еще один обломок, но и он не позволяет различить никаких гистологических деталей. Толкование Вашего удивительнейшего из всех остатков позвоночных как симфизного челюстного ряда кажется мне все более истинным, чем более я об этом напряженно думаю. Это, конечно, интереснейшая находка, сделанная в палеонтологии за долгое время.

3. Э. ВАН ДЕН БРУК — А. П. КАРПИНСКОМУ

21 ноября 1899

И благополучно получил для Общества и для себя Вашу прекрасную и столь интересную посылку, за которую искренне Вас благодарю.

Она будет представлена и обсуждена на заседании сегодня вечером и, конечно, вызовет живейшее любопытство.

Я несколько не сведущ в предмете ихтиологии и может быть покажется дерзким, если я позволю себе выразить отличную от Вашей точку зрения. Однако в интересах науки высказать, перед лицом загадки, все возможные гипотезы, чтобы вызвать обсуждение.

Вот, в двух словах, гипотеза, которую мой коллега г. Ш. Бомме и я рассчитываем защищать, основываясь на вопросах роста, с одной стороны, и практического употребления, с другой.

Эта зубная спираль должна была быть не наружной, а внутренней, совершенно так же, как радула брюхоногих моллюсков, которая образует равным образом ротную

спираль такого же рода и такого же облика у некоторых гастропод (*Littorina* и т. п.). С другой стороны, несомненно, что действующая часть должна быть образована самыми мощными, самыми большими зубами, что самые мелкие должны быть у внутренней оси органа и что, наконец, этот драгоценный резерв должен был быть защищенным, а не наружным.

Вот, следовательно, как г. Бомме и я понимаем органическое назначение этой любопытной зубной спирали, которая, без сомнения, должна была помешаться в ископаемого рода костном желобе нижней челюсти (может быть, в свою очередь, снабженной зубами) [рис. 38].

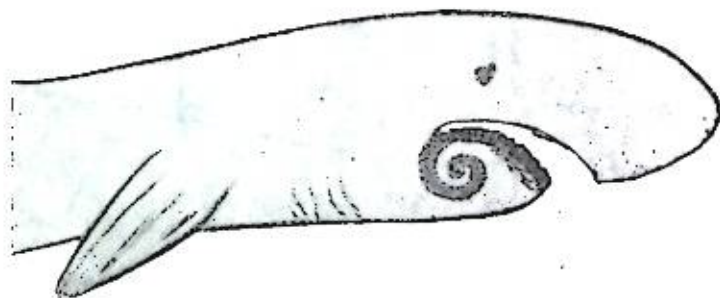


Рис. 38.

Я позволю себе представить эту гипотезу на Ваше серьезное обсуждение, как сегодня вечером я предложу ее своим коллегам.

Мне было бы приятно узнать, к заседанию 19 декабря сего года, возражения, которые Вы считали бы нужным сделать против этой гипотезы.

4. А. П. КАРПИНСКИЙ — А. П. ИВАНОВУ

2 января 1909 г.

Присланные Вами окаменелости пришли исправно; только у *Helicoprion* кусочек зуба *a* отпал, но он легко может быть приклеен (на эскизном рисунке показанная пунктиром часть *bb* — представляет приставленный эскиз кусочек, приклеенный отдельно). *Helicoprion* очень интересен; экземпляр сохранился хуже, чем большинство уральских экземпляров, и правая (на рисунке), т. е. задняя, более молодая сторона значительно обтерта. Часть с основания соответствует 3 сегментам или зубам; сохранился след лишь передней границы эмалевой полосы одного, 8-го сегмента. Ваш образец представляет обломок части оборота спирали без переднего и заднего его продолжения. Быть может, ввиду некоторых замечаемых неправильностей правый конец экземпляра близок к действительному концу спирального органа уже стареющего животного, но пока доказать это вряд ли возможно.

При существующих данных о роде *Helicoprion*, Ваш экземпляр, как Вы справедливо указали, надо считать новым видом.

От *H. Bessonowi* он отличается:

1) Формой зубов. У *Hel. Bess.* задний режущий край *ab* зуба *ab* [рис. 39] представляет почти прямое продолжение задней границы *ab* средней части эмалев. полосы *cbfd*; у *Hel. n. sp.*, наоборот, заднее ребро *ab* зуба наклонено вперед. Сплошной чертой показан профиль зуба *Hel. Bess.*, пунктиром — *H. n. sp.*

2) Зубчики на переднем крае *ac* у *Hel. Bess.* преобразуются в пунти *c*, где соприкасается задний край предшествовавшего зуба, который облекается основанием последующего зуба вполне с п м м е т р и ч н о. У *Hel. n. sp.* край зубов заходит черепицеобразно, почему режущий край старейшего зуба не углубляется в облакаивающий более новый сегмент [рис. 40].



Рис. 39.

3) Поперечное сечение зуба *H. Bess.* приближается к правильному чечевицеобразному; у *Hel. n. sp.* — режущие края более вытянуты.

4) Зубчики на ребрах у *H. Bess.* зазубрены, у *H. n. sp.* — быть может, простые? Зубчики на ребрах у *Hel. n. sp.* разделяются более длинными углублениями (бороздками) [рис. 41].



Рис. 40.

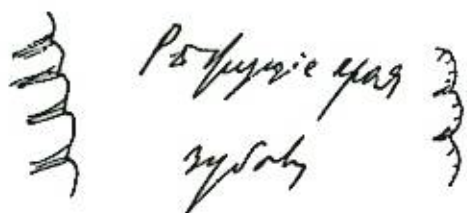


Рис. 41.

5) Оба вида различаются также формой выемки в основании оборотов спирали, как это уже замечено Вами. В правой (на рисунке) стороне экземпляра эта выемка не могла сохраниться; она находится в части *cc'*, а дальнейшее направление першинны выемки следует по линии *cd* в несохранившейся части оборота.

Очень желательно возможно точно определить возраст сл о я, заключающего остаток *Hel. n. sp.* Все образцы *Helic.* до сих пор найдены в отложениях, которые следует отнести к пермокарбону.

Не окажется ли и здесь каких-нибудь данных для отнесения к тому горизонту РС, который найден напр. Сибирцевым в Владимирской губ.? Сравнивали ли Вы брахиоподы с описанными Чернышевым из Артинских слоев. Если *H. n. sp.* относится действительно к *C₂*, то он ищется древнейшим видом этого рода.

Один экз. *Edestus* из Мичкова, как Вы заметили, относится к *Ed. minor* или близкому виду; кроме образца, описанного мною, у меня есть еще 2 экз. от Чернова. Другой экз. *Edestus* действительно принадлежит к новому виду.

Кость определить очень трудно; наиболее интересен образец из горизонта с *Helicoprion*.

Желательно, чтобы Вы поскорее опубликовали описание *Helic.*, не откладывая до обработки всего собранного материала.

5. А. П. КАРПИНСКИЙ — А. П. ИВАНОВУ

11 февр. 1909 г.

В то время, как я писал мое письмо, Вы писали Ваше, и наши послания разошлись. Сожалею, что послав свое, причинил Вам беспокойство, но я также беспокоился за сохранность возвращенных улик.

После того, как известны внутренние обороты спирального органа *Helicoprion*, последовательные отношения сегментов друг к другу (морфологические и гистологические), мне кажется, уже не может быть сомнения, что конец *e* является, как это Вы и принимаете, — задним, — полемичным. Когда животное было очень молодым и малым, зубы его были маленькими. Животное росло, и постепенно возникали новые зубы, все больших и больших размеров, которые последовательно и вытеснили более ранние и мелкие зубы. Эти более ранние зубы, отгибая края хрящевой челюсти, не выпадали, как у ныне живущих акул и скатов, но, оставаясь сросшимися, постепенно и естественно должны были загигаться в обороты спирали. Наибольшие размеры в каждое данное время жизни животного имели активные зубы в полости рта. На стр. 63 моей работы (рис. 70) активными являются 3 изображенные наверху зуба; более ранние зубы (начинаю с мельчайших, когда акула была молодой) вытеснены из челюсти и отпали; внутри челюсти замечаются новые зубы, еще не вполне развитые. О переднем или заднем конце какой-нибудь части оборота р. *Helicoprion* можно судить по взаимным отношениям сегментов (зубов), но не по виду выемки. У *H. Bessonowi*, этого особого вида, выемка тем больше, чем больше сегменты. У очень мелких первоначальных сегментов, когда они по форме приближаются к сегментам *Edestus* (стр. 54, рис. 64), выемки почти наверное вовсе нет. Если на Вашем экземпляре основание в месте разреза *CD* сохранилось и основание с выемкой не стерто¹, то я бы сказал, что Ваш экземпляр представляет ч а с т ь спирали, очень близкую к концу, когда животное сделалось старым, когда образование новых зубов шло уже вяло, неправильно, когда зубы начали мельчать и основания их недоразвивались.

6. Л. ХУСАКОВ — А. П. КАРПИНСКОМУ

Нью-Йорк, 30 октября 1912

... Я хочу выразить Вам свою благодарность за отклик Вашей новой работы о «*Helicoprion* и других *Edestidae*», который Вы любезно прислали мне. Я прочитал его с величайшим интересом. После прочтения Вашего изложения доказательства, не остается, по моему мнению, сомнений, что эти своеобразные образования были ротовыми и, весьма вероятно, частью выдавались из рта, так что они могли быть обломаны, — как Вы указываете, — когда рыба ударялась о какое-либо препятствие. — Вы, конечно, получили последнюю работу д-ра О. П. Хей об этом предмете, опубликованную в Вашингтоне, в которой он описывает [спираль] *едестид* в связи с частями нижнечелюстных (?) хрящей, давая таким образом последнее звено в доказательстве того, что эти образования были действительно по происхождению зубами. Ваша ревизия видов и распределение их в три рода — *Helicoprion*, *Campyloprion* и *Edestus* очень полезны.

7. А. С. ВУДВОРД — А. П. КАРПИНСКОМУ

Лондон, 22 ноября 1915

... Я очень рад получить Ваше любезное письмо. Открытие нового *Helicoprion* в Екатеринбурге особенно интересно и я благодарю Вас за две фигуры из Вашей следующей работы. Я жду с большим интересом новое произведение. — Я не удерживаю в том, что единственный известный образец головы *Protodus* достаточно хорошо сохранился, чтобы сделать шлиф одной из многоугольных пластинок, но я попробую, возможно ли это. Из Португалии и Шницбергера известны только зубы.

8. А. С. ВУДВОРД — А. П. КАРПИНСКОМУ

Лондон, 22 июля 1916

... Множество благодарностей за прекрасный мемуар о *Helicoprion*, который я буду изучать с большим интересом. Не может быть больше сомнения, что ископаемое представляет ряд челюстных зубов. — Я также очень доволен новым *Helicoprion clerei*, потому что в одном любопытном отношении он совпадает с новым английским каменноугольным *Edestus*, который я описал на последнем собрании Геологического общества. Я замечая, что Ваши зубы много толще, чем обычно, и гофрированы у основания; таковы же зубы моего нового ископаемого. Наш образец представляет симфи-

¹ Мне этого не казалось ввиду того, что у *C* я заметил лишь надзубный без остатков породы. Обращаю Ваше внимание на то, что внешние части основания спирали имеют более тонкопористое строение, чем внутренние, более губчатые части дентина. Если в разрезе *CD* у выемки (*u* *C*) наблюдается относительно грубогубчатый дентин, то придется заключить, что внешняя более плотная часть стерта.

зальное озубление челюсти, остальные зубы которой — *Campodus*. Он промежуточный между *Campodus*, описанным Истменом, и настоящим *Edestus*. Он показывает, что гофрировка у основания зуба — последний остаток своеобразных контрфорсов на зубах *Campodus*.

9. А. П. КАРПИНСКИЙ — А. П. ИВАНОВУ 14 ноября 1916

...В Довешном бассейне в каменноугольных слоях найден *Helicoprion*, который может оказаться сходным с Вашим. Я образца или фотографии не мог пока получить. Но жаль, что Вы медлите описанием Вашего экземпляра.

10. А. П. ИВАНОВ — А. П. КАРПИНСКОМУ
Февраля 19 дня 1922 г.

Позвольте мне в день Вашего 75-летия вернуть в лоно Вашего рода одного потомка, остававшегося, по нерадению родителей, некрещеным 15 лет.

Примите, окрестите и усыновите его с Вашей обычной ласкою, а в утешение нерадивому родителю пошлите его портрет и метрику, а если будет милость, то и В а ш у ф о т о г р а ф и ю. Некрещеным тщательно очищен и вполне подготовлен к конфирмации; мыть его уже нельзя.

На нижней части ножек я заметил у него нитевидный валик, которого, кажется, нет у старшего брата; это все, кажется, что я мог добавить к сделанному уже Вами (в письме) описанию.

11. А. П. КАРПИНСКИЙ — А. П. ИВАНОВУ

(черновик на обороте предыдущего письма)

От всей души благодарю Вас за добрые приветия и память и за пожелания. А. Е. Ферман передал мне Вашу драгоценную посылку, описание которой Вы, очевидно, поручаете мне и [которая], конечно, должна получить название в честь почтенного московского геолога *Hel. Ivanovi*. Если у Вас сохранилось мое письмо о признаках нов. вида, то не пришлите ли при случае копию. Я не достаточно бережно отнесся к своим записям и не беспокоился их сохранить, рассчитывая, что описание сделаете Вы. Повидимому, с узкого конца образца отщиплена выдававшаяся часть основания, быть может для препарата. Если верно, то быть может пришлите для исследования гистологического строения...

12. О. П. ХЕЙ — А. П. КАРПИНСКОМУ

Вашигтон, 24 ноября 1922

...Я изучил Ваши письма и исследовал имеющиеся под рукой образцы *Edestus* и сообщаю Вам заключения, к которым я пришел. Я сначала рассмотрю вудвордовский тип *Edestus newtoni*. Я думаю, что нижний конец оси или дуги, на таблице Вудворда, является передним концом, потому что

1) как показал Вудворд, зубы этого конца несут следы употребления, тогда как зубы другого конца — не стертые;

2) на верхнем конце фигуры имеется отдельный зуб, по описанию Вудворда, не вполне развитый;

3) нижний конец дуги свободен от хрящевых образований; будучи задним концом, он должен был бы торчать сквозь череп позади глаз, или (если это нижняя дуга) — сквозь горло;

4) зубы нижнего конца дуги меньшей величины.

Обратимся теперь к моему типу *Edestus mirus*. Концы дуг, обращенные направо на моей табл. I, должны быть передними, потому что

1. Как в п. 3 выше, они свободны от всяких хрящевых образований и (если бы они были задними) должны были бы торчать сквозь череп сверху и сквозь горло вназад.

2. Так показывает форма зубов. Коронки наклонены назад, передние их края выпуклы, задние — вогнуты. Этого следовало ожидать в том случае, если добычу надо втягивать в рот. Кроме того, зубчики на вогнутом крае крупнее, чем на выпуклом.

3. Нижняя челюсть 9 моей таблицы II имеет закругленный конец, как следовало ожидать, впереди. С правой стороны этой таблицы челюсть обломана поперек там, где треснул сланец. Очевидно, симфиз был налево.

4. На таблице I изображено несколько, повидимому, свободных зубов, как будто не полностью сформированных и не прикрепленных прочно к задним концам дуг.

Я беру зубной ряд *Edestus crenulatus*. См. табл. 13, том 37, Национ. Музей США. Раньше я принимал тот конец этой дуги, который снабжен зубом, за задний (Proc. U. S. Nat. Mus., том 37, стр. 46). Позднее (тот же журнал, том 42, стр. 35), когда и открыл, что эти объекты принадлежат челюстям, я изменил свое мнение и этого взгляда и все еще придерживаюсь. Если конец с зубом — передний, то дуга представляла бы действительное оружие. Если другой конец — передний, то от дуги было бы мало проку, поскольку на протяжении 55 мм на нем нет зубов.

Как я заметил в первоначальном описании *E. crenulatus*, у него имеется бороздка, идущая вдоль средней линии беззубой части, и имеются признаки того, что, незадолго до фоссильзации, здесь выпал зуб. Это был, вероятно, молодой, еще не прикрепленный прочно зуб.

Верхний ряд должен был занимать среднюю линию крыши рта, заходя дальше глаз. Действительно, у многих эласмобранхий передний край рта находится под глазами или немного впереди них.

Труднее решить вопрос о нижней дуге. Мне кажется теперь, что она должна была заходить назад туда, где мы можем ожидать найти язык. Я не вижу, однако, чтобы это затруднение могло уменьшиться, если мы предположим, что конец, принимаемый мною за передний, на самом деле был задним.

В Вашем первом письме Вы спрашивали, асимметрично или симметрично соприкасаются зубы верхней челюсти *Edestus mirus*. Зубы нижней челюсти перекрывают друг друга черепицеобразно. Верхние зубы различимы не так хорошо, как в нижней челюсти, но, повидимому, они перекрывали друг друга таким же способом, как и нижние. Но крайней мере, я не нахожу никаких признаков, чтобы они соприкасались асимметрично...

13. А. П. КАРПИНСКИЙ — А. П. ИВАНОВУ

6 января 1924

С глубокой благодарностью посылаю и возвращаю Вам следующее:

1) Присланные Вами для просмотра ископаемые зубы (в отдельной коробке).
а) Наибольший образец без №, подобный *Chastodus Trautsch. = Campodus sp.*

cf. *corrugatus N. and W.*

Синонимика приведена на этикетке (а).

№ 17. *Helodus sp.* (симфизалин. зуб).

№ 18. Gen. et sp. indet. (близкий к *Helodus?*).

2) Корректуру моей статьи *Helicoprion Ivanovi n. sp.* Пабрана она давно, но по типографским условиям еще не отпечатана, что, вероятно, будет исполнено в этом месяце. Рисунки на корректуре вышли плохо, но будут при отпечатании гораздо лучше. Посылаю одну из фотографий.

3) Мои письма к Вам, которые Вы желали получить обратно.

Все это возвращаю Вам, благодаря любезности молодых ученых студентов; посылать же по почте не решился.

Я не совсем понял, какое назначение Вы дадите оригиналу *H. Ivanovi*. Пужно ли его возвратить немедленно с оказией или можно подождать? Великим Вашим ответом буду много доволен.

4) Посылаю Вам согласно Вашему желанию мою фотографию¹.

14. К. К. БРАНСОН — А. П. КАРПИНСКОМУ

Янв. 15, 1936

Ваше письмо с запросом относительно едестиды из Индии, упомянутой мною в автореферате в протоколах Геологического общества Америки, только что мною получено. Моя работа, описывающая этот материал, находится в печати и должна появиться в этом месяце в одном из мемуаров Коннектикутской Академии наук, и я пошлю Вам оттиск, как только статья появится. Пока же я прилагаю фотографию лучшей сохранности части образца и даю беглое (informal) описание тех черт, которые не видны на фотографии [табл. IV, фиг. 3].

Образец состоит из одиннадцати элементов, которые изогнуты в виде дуги круга радиусом в 250 см. Взятка в основании колоколообразного очертания, более мелкая и широкая, чем у *Helicoprion*. Фотография в натуральную величину. Образец происходит из сланца Чидеру в Солином Кряже. Образец Кокена происходил из того же горизонта и местонахождения и принадлежит, вероятно, к тому же виду. Я устанавливаю новый род для этого образца.

Вы спрашиваете, видел ли я Ваши работы об этом типе едестид. Я не уверен, что я видел все Ваши работы. Я познакомился с Вашим первоначальным описанием 1899 г.

¹ Воспроизводится в этой работе.

и с Вашими позднейшими работами 1911, 1912 и 1915 гг. о *Helicoprion* и видел Вашу работу 1916 г., описывающую *H. clerei*, и Вашу работу 1924 г., описывающую *Palaeoprion*. Я видел работу Ябе, изображающую *H. bessonowi* на фузулиновом известняке Японии.

Я специализируюсь по пермской палеонтологии и стратиграфии и давно являюсь почитателем Ваших трудов. Я надеюсь встретить Вас на заседаниях Международного геологического конгресса в Москве в будущем году, хотя я совсем не уверен, что смогу совершить это путешествие. Как только работа об образце из Индии выйдет из печати, я пошлю Вам отклик, вместе с отрисками других моих работ о пермских рыбах.

Л И Т Е Р А Т У Р А

а. Аннотированная библиография литературы по едестидам

- Абель Отенио (1875—1946)**
 A b e l Othenio. 1904. Über das Aussterben der Arten.— Verh. Intern. Geol. Kongr. IX. Wien, стр. 739—748.
 Стр. 745: чрезмерное развитие зубной спирали *Helicoprion*, как причина вымирания этого рода.
 A b e l O. 1908. Angriffswaffen und Verteidigungsmittel fossiler Wirbeltiere.— Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, 58, № 6—7 & 8—9, стр. (207—217), 4 рис.
 Стр. (208): едестиды и *Helicoprion*, как пример оружия нападения, сравнимого с зубами современных скатов (по Фуксу).
 A b e l O. 1912. Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere.— Stuttgart, E. Nägele, 1912. XV + 708 стр., 470 рис.
 Стр. 567—569: *Edestus* (рис. 439) и *Helicoprion* (рис. 440) — слияние спинных шипов.
 A b e l Othenio. 1919. Die Stämme der Wirbeltiere.— Gruyter, Leipzig, 1919; XVIII + 914 стр., 669 рис.
 Стр. 121: *Campodus* в сем. Heterodontidae; стр. 136—139: сем. Edestidae, *Edestus*, *Toxoprion*, *Lissooprion*, *Helicoprion* (рис. 102) — вероятно, плашкинковые шипы. *Edestus* и *Helicoprion* указаны из артинского яруса Москвы.
 A b e l O. 1920. Lehrbuch der Paläozoologie.— Jena, G. Fischer, 1920. VII + 500 стр., 700 рис.
 Стр. 331: *Edestus crenulatus* Hay (рис. 524) и *Helicoprion bessonowi* Karp. (рис. 525), как примеры шипов у Plagiostomi.
 A b e l O. 1924. Lehrbuch der Paläozoologie. 2 Aufl.— Jena, G. Fischer, 1924. XIV + 523 стр., 700 рис.
 Стр. 342—343: те же рисунки, что в 1-м изд. 1920 г.
- Агассис Луи Жан Родольф (1807—1873)**
 A g a s s i z. 1856. [О зубах *Edestus*].— Proc. Amer. Ass. Adv. Sci., 9-th meet., Providence, Aug. 1855; Cambridge, 1856; стр. 230.
 Выступление по сообщению Э. Хичкока (см.) на 9-м съезде Американской научной ассоциации об *Edestus*: новое семейство, близкое к шле-рыбе, с парным ростром.
- Берг Лев Семенович (1876—1950)**
 Б е р г Л. С. 1940. Система рыбообразных и рыб, шипы живущих и ископаемых.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 5, п. 2; стр. 87—517, 190 рис.
 Стр. 142, 384: отр. Chimaeriformes, сем. Edestidae.
- Борисяк Алексей Алексеевич (1872—1944)**
 Б о р и с я к А. 1906. Курс палеонтологии. Часть II: позвоночные.— Москва, изд. Сабанинковых, 1906; VI + 394 стр., 175 рис.
 Стр. 32—35: подотряд Edestoidea (наравне со Squaloidea и Batoidea) отряда Selachii, *Edestus*, *Helicoprion*, *Camptoprion*. Рис. 15.
 Б о р и с я к А. А. 1936. А. П. Карпинский в палеонтологии.— Природа 1936, № 10, стр. 26—29.
 Стр. 27—28: характеристика работ Карпинского об едестидях.
 Б о р и с я к А. А. 1937. Александр Петрович Карпинский.— Изв. АН СССР, отд. мат. и ест. наук. 1937, № 4, стр. 591—598, с портр.
 Стр. 595: упоминается монография о загадочной артинской рыбе с весьма неудобным придатком.
 Б о р и с я к А. А. 1947. Краткий очерк истории русской палеозоологии.— Тр. Ин-та ест. ест., 1, стр. 5—20.
 Стр. 13: абзац о геликопроне.

- Брансон К. К.**
 Branson C. C. 1935. A labyrinthodont from the Lower Gondwana of India and a new *Edestid* from the Permian of the Salt Range.— Mem. Connecticut Acad. Arts & Sci., 9, Art. II; стр. 19—26, табл. 1—2, 2 рис.
Helicampodus kokeni n. gen., n. sp., из перми Соляного Крижа в Индии (табл. 1, фиг. 2, 3; рис. 1). Список находок едестид.
- Брук Эрнест ван ден (1851—1932)**
 Broeck E. v. d. 1902. Ce quo doit signifier le spirale de *Helicoprion*.— Bull. Soc. Belge Géol., Paléont., Hydr., 13, Pr.-verb., стр. 215—218.
 Доклад на заседании Бельгийского общества геологии, палеонтологии и гидрологии 21.XI 1899. Спираль *Helicoprion* — внутриротовой орган, зубы внутренних оборотов — запасные. Спиралей было несколько.
- Вальтер Иоханнес (1860—1937)**
 Walther Johannes. 1908. Geschichte der Erde und des Lebens.— Leipzig, Veit, 1908; IV + 571 стр., 283 рис.
 Стр. 294: спираль геликопрiona (рис. 164).
 Вальтер И. 1911. История земли и жизни. Пер. Г. Н. Кваша.— Изд. П. П. Союзна, С.-Петербург, 1911; 537 стр., 283 рис.
 Стр. 287: *Edestus*, *Helicoprion* (рис. 164).
- Виле ван де**
 Wiele C. van de. 1902. Aperçu sur les vestiges fossiles d'*Edestidés* et le nouveau genre *Helicoprion*, A. Karpinsky.— Bull. Soc. Belge Géol., Paléont., Hydr., 13, 1900—1902; Pr.-verb., стр. 244—247, 1 рис.
 Заключительное обозрение вопроса о значении спирали *Helicoprion*, обсуждавшегося в 1899 г. в Бельгийском об-ве геологии, палеонтологии и гидрологии.
- Уильямс Джеймс Стилл**
 Williams James Steele a. Dunkle David H. 1948. *Helicoprion*-like fossils in the Phosphoria formation.— Bull. Geol. Soc. Amer., 59, № 12, pt. 2, Dec. 1948; стр. 1362.
 Автореферат доклада на съезде Амер. геол. об-ва в Нью-Йорке, 11—13.XI 1948, с перечислением находок *Helicoprion* и «*Lissoprion*» в формации фосфорна.
- Вудворд Артур Смит (1864—1944)**
 A. S. W. 1890. Palaeozoic fishes of North America.— Nature, 43, № 1103, 18.XII 1890; стр. 146—147.
 Реферат книги Ньюберри 1889. Стр. 147: *Edestus* в сравнении с хвостовыми шипами *Trygon*.
 Woodward Arthur Smith. 1889. Catalogue of fossil fishes in the British Museum (Natural History): Vol. I, London 1889; XLVII + 474 стр., 17 табл., 13 рис.
 Стр. 238, 239: *Arpagodus* Trautschold = *Camposus* Koninck.
 Woodward Arthur Smith. 1891. Catalogue of fossil fishes in the British Museum (Natural History): Vol. II, London 1891; XLIV + 567 стр., 16 табл., 58 рис.
 Стр. 151—154: *Edestus* среди «кожных защитных органов сомнительного положения». *Ed. heinrichsi*, *Ed. minor* (рис. 12 — в вертикальном положении). Упоминаются *Ed. giganteus*, *Ed. protospirala*, *Ed. vorax*.
 A. S. W. 1900. *Helicoprion* — spine or tooth? — Geol. Mag. (n. s., dec. IV) 7, № 1, Jan. 1900, стр. 33—36.
 Реферат работы Карпинского 1899. Референт считает, что у *Helicoprion* имелось несколько спиралей во рту, сравнивая его с *Protodus*.
 Woodward Arthur Smith. 1902a. Note sur l'*Helicoprion* et les *Edestidés*.— Bull. Soc. Belge Géol., Paléont., Hydr., 13, Pr.-verb., стр. 230—233, 1 рис.
 Письмо секретарю Бельгийского об-ва о *Helicoprion* с теми же замечаниями, что в работе 1900 г.
 Woodward A. Smith. 1902b. Pisces, in: K. Zittel. Text-book of palaeontology. Translated and edited by Charles R. Eastman. Vol. II, London and New York 1902; VIII + 283 стр., 373 рис.
 Переработка рыб (стр. 1—114). Стр. 27: *Edestidae*.
 Woodward A. Smith. 1904. Some recent discoveries concerning the teeth of extinct animals.— Trans. Odont. Soc. Gr. Brit. (n. s.) 36; стр. 185—198, 6 рис.
 Стр. 189: *Helicoprion* (рис. 3).

- Woodward A. Smith. 1910. A guide to the fossil reptiles, amphibians, and fishes in the department of geology and palaeontology in the British Museum (Natural History). 9-th ed., London 1910; XVIII + 110 стр., 8 табл., 116 рис.
 Стр. 64—65: *Edestus*, *Helicoprion* (рис. 62).
- Woodward Arthur Smith. 1915. The use of fossil fishes in stratigraphical geology (Presidential address).— Quart. Journ. Geol. Soc. London, 71, pt. I, № 281, 17.IX 1915; стр. LXII—LXXV, 2 рис.
 Стр. LXVI: *Edestus*, *Helicoprion*, стр. LXVII: *Protodus* (рис. 1) — сближаются по наличию спиралей.
- Woodward A. Smith. 1916. A new species of *Edestus* from the Upper Carboniferous of Yorkshire; with a geological appendix by J. Pringle.— Nature, 98, № 2452, 26.X 1916; стр. 162—163.
 Резюме доклада в Лондонском геол. об-ве 28 июня 1916 о находке нового вида *Edestus* (*Ed. newtoni*, см. Woodward, 1917) в жерновом песчанике Йоркшира (средний карбон).
- Woodward Arthur Smith. 1917. A new species of *Edestus*.— Quart. Journ. Geol. Soc. London, 72, 1916, № 285 (8.V 1917); стр. 1—6, 1 табл., 4 рис.
Ed. newtoni n. sp. из перхов среднего карбона Англии.
- Woodward A. Smith. 1921. Observations on some extinct elasmobranch fishes.— Proc. Linn. Soc. London, sess. 133 (Nov. 1921); стр. 29—39, 4 рис.
 Установление отряда *Bradyodonti* для кожно-, петало-, коно-, несамодонтид, в противоположность едестидам.
- Woodward Arthur Smith. 1922. A guide to the fossil reptiles, amphibians and fishes in the department of geology and palaeontology in the British Museum of Natural History. 10 ed.— London, 1922; XVI + 112 стр., 8 табл., 117 рис.
 Стр. 68: *Helicoprion* (рис. 65).
- Woodward Arthur Smith. 1924. The animals of the Carboniferous period, with special reference to the discoveries in Yorkshire.— Naturalist, 1924, стр. 105—117, 8 рис.
 Стр. 110: *Edestus* (рис. 3).
- Woodward Arthur Smith. 1932. Text-book of Palaeontology by Karl A. von Zittel. 2-d edit., vol. II.— Macmillan, London, 1932. XVII + 464 стр., 533 рис.
 Стр. 63—65: сем. *Edestidae* с родами *Camposus* (рис. 88), *Edestus* (рис. 89), *Toxoprion*, *Helicoprion* (рис. 90), *Parahelicoprion*.
- Вудворд Хенри (1832—1921)**
 Woodward Henry. 1886. On a remarkable ichthyodorulite from the Carboniferous series, Gaskoynce, Western Australia.— Geol. Mag. (n. s., dec. III), 3, № 1, Jan. 1886; стр. 1—7, 1 табл., 5 рис.
 Описание *Edestus davisi* n. sp.; как показал Карпинский (1899) и подтвердил Тойхерт (1940), это — *Helicoprion*. Возраст — нижняя пермь.
- Геккер Роман Федорович**
 Геккер Р. Ф. 1949. К истории русской науки. А. П. Карпинский и изучение проблематических окаменелостей.— Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. геол., 24(2), 1949; стр. 101—111.
 Описание находки *Helicoprion bessonovi* из-под Кузгурса (?).
- Гудрич Эдвин Стефен (1868—1940)**
 Goodrich Edwin S. 1909. Vertebrata craniata. 1-st. fasc.: Cyclostomes and fishes. В книге: A. Lankester. A Treatise on Zoology, pt. 9; XVI + 518 стр., 515 рис.
 Стр. 147: *Protodus*, *Camposus*, *Edestus*, *Helicoprion* (рис. 108) в сем. *Edestidae* подотр. *Heterodonti*.
- Грегори Вильям Кинг (р. 1876)**
 Gregory W. K. 1907. The orders of teleostomous fishes. A preliminary review of the broader features of their evolution and taxonomy.— Ann. N. Y. Acad. Sci., 17, pt. 2, стр. 437—508, табл. 29, 30.
 Классификация челюстноротых рыб. Стр. 446: сем. *Edestidae* в отряде *Prosarthri*, Dill. (= *Cestraciontes*, Agassiz), подотр. *Plagiostomi*, кл. *Pisces*.
- Давиашвили Лео Шнович**
 Давиашвили Л. Ш. 1941. Курс палеонтологии.— Гостопнефтеиздат, Москва, 1941; 527 стр., 781 рис., 5 портр.
 Стр. 314: *Helicoprion* (рис. 507²) и рисунок *Edestus* (507³) среди гетеродонтид.

- Давиташвили Л. Ш. 1947. А. П. Карпинский как палеонтолог.— Изв. АН СССР, сер. геол., 1947, № 1, стр. 51—74.
Стр. 56—64: «Изучение семейства Edestidae».
- Давиташвили Л. Ш. 1948. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней.— АН СССР, Москва 1948; 584 стр.
Стр. 512—520: работы Карпинского об едестидях (повторение работы того же автора 1947 г.).
- Давиташвили Л. Ш. 1949. Курс палеонтологии. 2-е изд., Госгеолгиз, Москва — Ленинград, 1949; 835 стр., 782 рис.
Стр. 447—448: *Edestus* (рис. 507^а) и *Helicoprion* (рис. 507^б), среди «разнозубых акул» (*Heterodontidae*).

Демане Ф.

- Demane F. 1941. Faune et stratigraphie de l'Étage Namurien de la Belgique.— Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, No 97, 30.XI 1941; 327 стр., 18 табл., 40 рис.
Стр. 157: *Campodus agassizianus* Kon. из свиты Шоко (Nш I), табл. VIII, фиг. 1—3 (отдельные зубы в качестве «рядов»)

Джордан Дэвид Старр (1851—1931)

- Jordan David Starr. 1905. A guide to the study of fishes.— New York, 1905; т. I, XXVI + 624 стр., 393 рис.; т. II, XXII + 599 стр., 113 рис.
Т. I, стр. 529: *Edestus*, *Helicoprion*.
Т. II, стр. 574: *Helicoprion*.
- Jordan David Starr. 1910. Notes on ichthyology.— Amer. Naturalist, 44, № 519, March 1910; стр. 178—191.
Стр. 186: *Edestus* (аннотация работы Хей, 1909).
- Jordan David Starr. 1919. The genera of fishes. Part II. From Agassiz to Bleeker, 1833—1858.— Stanford U-ty Series, 1919; стр. I—IX, 163—284, I—XIII.
Стр. 272: в числе родов рыб, установленных за данный период, *Edestus* Leidy 1856, с типом *E. vorax* Leidy.
- Jordan David Starr. 1920. The genera of fishes. Part IV. From 1881 to 1920.— Stanford U-ty series, 1920, стр. 411—576, I—XVIII.
Стр. 487: в числе родов рыб, установленных за данный период, *Helicoprion* Karpinsky, 1899, с типом *H. bessonovi* Karp. Стр. 443: *Protopirata* Trautschold, 1888, с типом *Edestus protopirata* Trd, синоним рода *Edestus*.
- Jordan David Starr. 1923. A classification of fishes, including families and genera as far as known.— Stanford U-ty ser., Biol. Sci., 3, № 2, 1923; стр. 79—243 + X.
Отряд Cestraciontes: *Campodus* в сем. Orodontidae (стр. 95), *Agassizodus* в сем. Heterodontidae (стр. 96). Сем. Edestidae (стр. 96) включает: *Edestus*, *Cynopodus* (!), *Eucatenius* (!), *Spiraxis* (!), *Prospiraxis* (!), *Protopirata*, *Sphenophorus* (!), *Oestophorus* (!), *Helicoprion*, *Campyloprion*, *Lissoprion*, *Toxoprion*.

Дин Башфорд (1867—1928)

- Dean Bashford. 1895. Fishes, living and fossil; an outline of their forms and probable relationships.— New York, Macmillan, 1895; XIV + 300 стр., 344 рис.
Стр. 28: «шпиль» *Edestus*, как метамерное образование на спине. Рис. 35—38 (рис. 35 изображает *Ed. minor* с подписью «*Ed. heinrichsi*»).
- Dean Bashford. 1897. On a new species of *Edestus*, *E. lecontei*, from Nevada.— Trans. N. Y. Acad. Sci., 16, 1897; стр. 61—69, табл. IV, V.
Новый вид *Edestus lecontei* (позднее отнесенный к роду *Campyloprion* Eastman, тип рода *Toxoprion* Hay) из Невады.
- Dean Bashford. 1912. Palaeozoic fishes, in: Symposium on ten years progress in Vertebrate Paleontology.— Bull. Geol. Soc. Amer., 23, № 2, June 1912; стр. 224—228.
В «Обзоре успехов палеонтологии позвоночных за 10 лет» упомянуты: стр. 124: открытие «*Lissoprion*» и нескольких дестрационтид; стр. 227 — решение загадки *Edestus*: находка Хей (1912).

Досс Карл Бруно (1861—1919)

- Doss K. B. 1902. Über die Bedeutung von *Helicoprion Bessonovi* für die Entwicklungsgeschichte der Selachier.— Korr.-Bl. Naturf. Ver. Riga, 45; стр. 133—134.
«Теперь принятию ко взгляду» (по Клаачу), что *Helicoprion* — помертно свернутые ряды спинных шипов, из которых произошли плавниковые шипы современных сельхий.

Некель Отто Макс Поханиссе (1863—1929)

- Jaekel Otto. 1899. Ueber die Organisation der Petalodonten.— Ztschr. Deutsch. Geol. Ges., 51, 1899, № 2; стр. 258—298, табл. 14—15, 8 рис.
Стр. 297: «шпиль» едестид — ряд симфизных зубов, выдававшихся из нижней челюсти в качестве ударного органа.
- Jaekel Otto. 1900. A. Karpinsky: Über die Reste von Edestiden und die neue Gattung *Helicoprion*.— Neues Jahrb. Min., Geol. u. Paleont., 1900, 2Ref., стр. 144—148—
Реферат монографии Карпинского 1899б, с пространными замечаниями референта, который объединяет едестид с петалодонтидами, химерами и трахнакантидами.
- Jaekel Otto. 1901. Ueber jurassische Zähne und Eier von Chimaeriden. Neues Jahrb. Min., Geol., Pal., Beil.-Bd. 1, 4; стр. 540—564, табл. 21—24, 3 рис.
Стр. 557: едестиды и геликопрон, как пример противоречия между нарастающим и невыпадающим зубом.
- Jaekel Otto. 1911. Die Wirbeltiere. Eine Übersicht über die fossilen und lebenden Formen.— Borntraeger, Berlin 1911; VIII + 252 стр., 281 рис.
Подотряд Statodonti отряда Selachii включает *Psephodus*, *Janassa*, *Polyrhizodus*, *Edestidae* (стр. 56—57).

Истмен Чарлз Рочестер (1868—1918)

- Eastman C. R. 1898. Dentition of Devonian Ptyctodontidae.— Amer. Naturalist, 32, № 379, July; стр. 473—488; № 380, Aug.; стр. 545—560, 50 рис.
Стр. 554: автор присоединяется ко взглядам Б. Дина на *Edestus*, как метамерный спинной ихтиодорзонт.
- Eastman C. R. 1900. Karpinsky's genus *Helicoprion*.— Amer. Naturalist, 34, № 403, July 1900; стр. 579—582, 1 рис.
Реферат работы Карпинского 1899б. Автор склоняется к мнению Вудворда о множественности спиралей в полости рта.
- Eastman C. R. 1901. On *Campodus*, *Edestus*, *Helicoprion*, *Acanthodes*, and other Permian-Carboniferous Sharks.— Science, n. s., 14, № 360, 22.XI 1901; стр. 795.
Краткий реферат работы автора 1902б.
- Eastman C. R. 1902a. On *Campyloprion*, a new form of *Edestus*-like dentition.— Geol. Mag., dec. IV, 9, № 4, Apr. 1902; стр. 148—152, 3 рис.
Описано «*Campyloprion annectans* gen. et sp. nov. и рассуждение о вероятной множественности зубных дуг *Edestus* и *Helicoprion* — сравнение с «*Campodus*», *Protodus*, *Periplectrodus*.
- Eastman C. R. 1902b. Some Carboniferous Cestraciont and Acanthodian Sharks.— Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 39, № 3, June 1902; стр. 55—99, 7 табл., 14 рис.
Описание симфизного ряда зубов «*Campodus*» (= *Agassizodus variabilis* Newb. & Worth. (табл. 1—3, рис. 2) и «*Campyloprion*» (= *Helicoprion annectans* n. g. n. sp. (табл. 4, рис. 3, 4). Сравнение родов едестид.
- Eastman C. R. 1902c. Some hitherto unpublished observations of *Orestes* St. John on Palaeozoic fishes.— Amer. Naturalist, 36, № 428, Aug. 1902; стр. 635—659, 4 рис.
Стр. 658: отдельный зуб *Edestus minor* Newb. (названный *Ed. vorax* Leidy).
- Eastman C. R. 1902 d. Phylogeny of the Cestraciont group of sharks.— Science, n. s., 16, № 398, 15.VIII 1902; стр. 267.
Едестиды как члены «долгового» семейства акул, Cestraciontidae.
- Eastman C. R. 1902e. Notice of interesting new forms of Carboniferous fish remains.— Amer. Naturalist, 36, № 431, Nov. 1902; стр. 849—854, 2 рис.
Стр. 854: симфизный зубной ряд «*Campodus*» (= *Agassizodus corrugatus* Newb. & Worth.
- Eastman C. R. 1903a. Carboniferous fishes from the central western States.— Bull. Mus. Comp. Zool. 39, № 7, July 1903; стр. 163—226, табл. I—V, 17 рис.
Стр. 184—186 — «*Campodus*» (= *Agassizodus variabilis* Newb. & Worth. Реконструкция челюстей с симфизным рядом, табл. I (воспроизведена у Карпинского, 1903 в учебниках).
- Eastman C. R. 1903b. On the nature of *Edestus* and related forms.— Mark anniv. volume, New York, 1903; стр. 279—289, с табл.
Эволюция едестид: «*Campodus*» — *Edestus* и «*Campodus*» — «*Campyloprion*» — *Helicoprion*. Диагнозы этих 4 родов.
- Eastman C. R. 1905. The literature of *Edestus*.— Amer. Naturalist, 39, 1905; стр. 405—409.
Список литературы, 44 названия.
- Eastman C. R. 1912. Palaeontology.— Amer. Year Book (1911), стр. 556—660.
Краткий обзор успехов палеонтологии за 1911 г. Стр. 657: *Edestus*.

- Eastman C. R. 1913. Palaeontology.— Amer. Year Book (1912); стр. 676—678. Стр. 677: *Helicoprion*.
- Eastman C. R. 1917. Palaeontology.— Amer. Year Book (1916); стр. 654—657. Стр. 655: *Helicoprion*.
- Eastman C. R. 1917. *Campodus* and *Edestus*.— Bull. Geol. Soc. Amer., 28; стр. 214. Резюме доклада.
- Eastman C. R. 1917. Fossil fishes in the collection of the United States National Museum.— Proc. U. S. Nat. Mus., 52, № 2177. 24.II 1917; стр. 235—304, табл. I—XXIII, 9 рис.
- Стр. 269—270: экземпляр *Edestus heinrichsii* в Национальном музее США.
- Eastman C. R., Gregory W. K. a. Matthew W. D. 1917. Recent progress in Paleontology.— Science (n. s.), 45; стр. 117—121.
- Стр. 117: *Edestus*, *Helicoprion*.

Карпинский Александр Петрович (1847—1936)

- Карпинский А. П. 1898. О новом замечательном ископаемом из артинских отложений.— Дневн. X съезда русск. ест. и врачев. в Кисло, № 7, 27.VIII 1898; стр. 242—243.
- Протокол заседания секции минералогии и геологии 26.VIII; доклад о *Helicoprion*.
- Карпинский А. 1899а. Об остатках едестид и о новом их роде *Helicoprion*.— Зап. Имп. Ак. Наук (VIII сер.), 8, № 7; 67 стр., 4 табл., 73 рис.
- Классическая монография об едестидях.
- Карпинский А. 1899б. Ueber die Reste von Edestiden und die neue Gattung *Helicoprion*.— Зап. Имп. СПб. мин. об-ва, 2 сер., 36, № 2; стр. 361—475, 4 табл., 72 рис.
- Немецкий перевод работы 1899а.
- Карпинский А. П. 1899в. Об остатках едестид и новом их роде *Helicoprion*. Изв. Имп. Акад. Наук (5 сер.) 10, № 2, февр. 1899; стр. IX.
- Протокол заседания Физико-математического отделения 16.XII 1898. Реферат работы 1899а.
- Карпинский А. 1902. Ueber die Reste von Edestiden und die neue Gattung *Helicoprion*. (Aperçu sur les vestiges d'Edestidés et sur le nouveau genre *Helicoprion*). [Résumé par Van de Wiele].— Bull. Soc. Belge Géol., Paléont., Hydr., 13, 1900—1902; Pr.-verb., стр. 205—215, 9 рис.
- Резюме работы 1899б, составленное ван де Виле и доложенное на заседании Бельгийского об-ва геологии, палеонтологической и гидрологии 21.XI 1899.
- Карпинский А. П. 1903а. О новых литературных и других данных, касающихся остатков *Helicoprion*.— Зап. Имп. СПб. мин. об-ва, 2 сер., 40; стр. 94 (прот.).
- Протокол заседания 19.XI 1902, сообщение о новых находках *Helicoprion*.
- Карпинский А. П. 1903б. [О новых находках *Helicoprion*].— Изв. Имп. Акад. Наук (5 сер.) 18, № 4, стр. XXIII—XXIV.
- Протокол заседания Физико-математического отделения 16.IV 1903. Доклад о новых находках и критических статьях и о значении «шагреня».
- Карпинский А. П. 1904. Присутствие остатков рода *Campodus* de Kon. в артинских отложениях России.— Зап. Имп. СПб. мин. об-ва, 2 сер., 41, 1903; прот., стр. 32—37; 5 рис.
- Сообщение на заседании общества 23.IX 1903 о находке зуба *Campodus* на Урале (рис. 2—5). Реставрация зубной системы «*Campodus variabilis* из Истмена (рис. 1).
- Карпинский А. 1911. Замечания о *Helicoprion* и о других едестидях.— Изв. Имп. Акад. Наук, 6 сер., 5, № 16, 15.XI 1911; стр. 1105—1122, 6 рис.
- Отчет критикам работы 1899 г. Сводка известных форм и замечания о систематике едестид. *Lissoprion* и *Campyloprion* — синонимы *Helicoprion*.
- Карпинский А. 1912а. On *Helicoprion* and other Edestidae.— Зап. Имп. СПб. мин. об-ва, 2 сер., 49, 1911; стр. 69—94, 6 рис.
- Английский перевод работы 1911 г.
- Карпинский А. П. 1912б. О некоторых новых исследованиях едестид.— Тр. СПб. об-ва естествоисп., 43, вып. 1 (прот.), № 2—3, стр. 55.
- Доклад на заседании 12. XI 1911. Содержание не изложено. Выступления и прения Н. И. Карацана, А. П. Карпинского и А. А. Иностранцева.
- Карпинский А. П. 1912в. [Сообщение о новой работе О. П. Хел].— Изв. Имп. Акад. Наук (6 сер.) 6, № 16, стр. 972—973.
- Доклад на заседании Физико-математического отделения 10.X 1912 о работе Хел, 1912.
- Карпинский А. 1915а. К вопросу о природе спирального органа *Helicoprion*.— Зап. Урал. об-ва люб. ест., 35, 1915; стр. 117—145, 1 табл., 17 рис.
- Описание новых экземпляров *H. bessonowi*. Замечания о природе спиралей и о способах их обламывания и захоронения.

- Карпинский А. 1915б. Notice sur la nature de l'organe hélicoïdal du *Helicoprion*.— Там же.
- Французский перевод предыдущей работы, напечатанный параллельно с ней.
- Карпинский А. 1916. О новом виде *Helicoprion* (*Helicoprion clerci*, n. sp.). Предварительное сообщение.— Изв. Имп. Акад. Наук, 6 сер., 10, 15.V 1916; стр. 701—708, 5 рис.
- Описание 5 обломков из Красноуфимска, позднее (1924) получивших название *Parahelicoprion clerci*. Замечания о распространении и вымирании едестид.
- Карпинский А. П. 1918. [О находках едестид с челюстями].— Ежегод. Русск. палеонт. об-ва, 2, 1917, стр. 134.
- Доклад на заседании 19.XI 1917 о значении находок *Edestus mirus* и *Ed. newtoni*.
- Карпинский А. 1924а. *Helicoprion Ivanovi* n. sp.— Изв. Росс. Акад. Наук, 6 сер., 16, 1922; стр. 369—378, 4 рис.
- Описание нового вида из гжельского горизонта подмосковного верхнего карбона и сравнение с *H. bessonowi*. Доложено 17.V 1922, но вышло из печати только в 1924 г.
- Карпинский А. 1924б. Замечания о зубных сегментах Edestidae и об их ориентировке.— Изв. Росс. Акад. Наук, 6 сер., 16, 1922; стр. 379—388, 11 рис.
- Ориентировка зубов у *Edestus newtoni* Woodw. и других видов. Диагнозы родов едестид. Ориентировка образца *Ed. mirus* Нау. Доложено 17.V 1922, вышло из печати в 1924 г.
- Карпинский А. П. 1924в. *Helicoprion* (*Parahelicoprion* n. g.) *clerci*.— Зап. Урал. об-ва люб. ест., 39, 1924; стр. 1—10, 2 табл., 5 рис.
- Подробное описание *H. clerci*, выделенного в новый род. Написано в апреле 1922 г.
- Карпинский А. 1925. Sur une nouvelle trouvaille de restes de *Parahelicoprion* et sur les relations de ce genre avec *Campodus*.— Livre Jubil. Soc. Géol. de Belgique, 1924, Liège; стр. 127—137, 19 рис.
- Описание зуба и плавничкового шипа *Parahelicoprion clerci* Карп. из Красноуфимска. Сравнение с «*Campodus*» (= *Agassizodus*). Написано в феврале 1924 г.
- Карпинский А. П. 1928. О некоторых новых данных об остатках организмов, признаваемых проблематическими, о делаемых относительно их и других ископаемых выводах и о научной критике.— Ежегод. Русск. палеонт. об-ва, 7, 1927; 1—24, 1 табл., 6 рис.
- Стр. 2—4: описание нового обломка *Parahelicoprion clerci* и реставрация части спирали из 6 зубов. Доложено 21.XII 1926.
- Карпинский А. П. 1930. Об изучении проблематических объектов и явлений: исследование остатков *Helicoprion*.— Докл. АН СССР 1930; стр. 385—386.
- Краткое изложение истории вопроса. Доложено 3.IV 1930.
- Карпинский А. П. 1945. Собрание сочинений. 1.— АН СССР, Ленинград, 1945; 521 стр., 18 табл., 234 рис.
- Стр. 185—342, 479—481: Edestidae (табл. VII—XI, XVIII).
1947. Александр Петрович Карпинский. Библиографический указатель трудов.— АН СССР, Библиотека, Ленинград, 1947, 176 стр.
- Кемна Ад.
- Кемна А. 1902. [Заметки о *Helicoprion*].— Bull. Soc. Belge Géol., Paléont., Hydr., 13, 1900—1902; Pr.-verb., стр. 233—234.
- Автор присоединяется к возражениям ван ден Брука против взглядов Карпинского.
- Клаач Герман (1863—1916)
- Klaatsch H. 1901. Zur Deutung von *Helicoprion* Karp.— Ztbl. Min., Geol., Pal., 1901; стр. 429—436, 2 рис.
- Спираль *Helicoprion* — результат помертного скручивания.
- Кокен Эрст Фридрих Рудольф Кипа (1860—1912)
- Koken E. 1901. *Helicoprion* im Productus-Kalk der Saltrange.— Ztbl. Min., Geol. Palaeont., 1901; стр. 225—227, 1 рис.
- Находка обломка *Helicoprion* в верхнем продуктусовом известняке Чидеру, в Солином Краже, Индия. Впоследствии выделен в род *Helicampodus* (Koken): Брансон, 1935.
- Koken E. 1907. Indisches Perm und die permische Eiszeit.— Neues Jahrb. Min., Geol., Paläont., Festband, 1907; стр. 446—546, 1 табл.
- Стр. 472, 481, 482, 511, 512, 546: *Helicoprion*, его распространение и возраст.

Кокен Е. 1911a.— Neues Jahrb. Min. 1911, 1, № 2, стр. 329. Некритический реферат работы Хей, 1909.

Кокен Е. 1911b. Pisces. В кн.: Karl. A. von Zittel. Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). 2 Aufl., II Abt. Vertebrata. R. Oldenburg, München, 1911; стр. 3—142, рис. 1—264.

Стр. 57: *Campodus* (рис. 97—98) в сем. Cestracionidae; стр. 58—59: сем. Edestidae: *Edestus* (рис. 99), *Toxoprion*, *Helicoprion* (рис. 100—101), *Lissoption*.

Коп Эдвард Дрингер (1840—1897)

Соре Е. D. 1870. On the Saurodontidae.— Proc. Amer. Philos. Soc., II; стр. 529—538. Стр. 535: «сегментированные плавниковые лучи *Edestus* сравниваются с лучами *Sauropschalus*».

Соре Е. D. 1875. The vertebrata of the Cretaceous formations of the West.— Rep. U. S. Geol. Surv. Terr., 2; 302 стр., 57 табл., 10 рис.

Стр. 244: сходство грудного плавника *Pelecoplerus* Соре (= *Protosphyraena* Leidy) и «шпилов» *Edestus*.

Соре Е. D. 1890. Newberry's paleozoic fishes of North America.— Amer. Naturalist, 24, № 285, Sept.; стр. 844—847.

Реферат работы Ньюберри, 1889. Стр. 846: *Edestus*; автор поддерживает гипотезу Ньюберри.

Косыгин Юрий Александрович

Косыгин Ю. А. 1950. Академик А. П. Карпинский — основатель школы русских геологов. — Вс. об-во распр. полит. и научн. зн., Москва, 1950; 24 стр., 9 рис. Стр. 12—14: история геликоприона (рис. 2, 3). Есть ошибки.

Ламб Лоренс Моррис (1863—1919)

Lambe Lawrence M. 1917. Report of the vertebrate paleontologist.— Summ. Rep. Geol. Surv. Canada 1916 (1917); стр. 288—295.

Стр. 294: находка «*Lissoption ferrieri* и «*Lissoption*» sp. в Альберте, Канада.

Ланкестер Эдвин Рей (1847—1929)

Ланкестер Э. Рей. 1924. Вымершие животные. Перевод под ред. А. А. Борисяка, 2-е изд., Гос. изд., Петроград, 1924; 200 стр., 214 рис. Стр. 164: *Helicoprion* (рис. 188^b).

Ланкестер Э. Рей. 1936. Вымершие животные. Перевод под ред. А. А. Борисяка, 2-е изд., Биомедгиз, Москва, 1936; 168 стр., 164 рис. Стр. 141: *Helicoprion* (рис. 125).

Леиди Джозеф (1823—1891)

Leidy Joseph. 1856a. Indications of five species, with two new genera of extinct fishes.— Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 7, 1854, 1855; стр. 414.

Первая заметка об *Edestus vorax*, n. g., n. sp., представлена 16.X 1855, принята к печати 20.X.

Leidy Joseph. 1856b. Descriptions of some remains of fishes from the Carboniferous and Devonian formations of the United States.— Journ. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 2 ser., 2, pt. III, Nov. 1856; стр. 159—165, табл. 15—17.

Описание, с рисунками, *Edestus vorax* (стр. 159—160, табл. 15). Отд. отд. Аур. 1856.

Leidy Joseph. 1857. Remarks on certain extinct species of fishes. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1856, 8; стр. 301—302.

Стр. 301: *Edestus vorax*, может быть, представляет плавниковый шип, а не челюсть.

Лидеккер Ричард (1849—1915)

Liddeker R. 1910. Vertebrate palaeontology in 1909.— Sci. Progress, 4; стр. 469—476, рис. Стр. 475: *Edestus*.

Лон Марк Жозеф Максимилиан (1857—1920)

Lohbest Maximilian. 1885. Recherches sur les poissons des terrains paléozoïques de Belgique, Première partie, Poissons de l'ampélite aluminifère des genres *Campodus*.

Petrodus et Xystracanthus.— Ann. Soc. Géol. de Belgique, 12, Mém. 1885; стр. 295—325, табл. 3—5, 3 рис.

Описание *Campodus agassizianus* Кон. из палеозоя Бельгии. *Agassizodus* рассматривается как синоним *Campodus*. Реконструкция челюсти этого рода.

Миссуна Анна Болеславовна (1869—1922)

Missuna A. 1907. Ueber eine neue Edestus-Art aus den Karbon-Ablagerungen der Umgebungen von Kolomna.— Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., 1907, № 4, стр. 529—535, 4 рис.

Описание *Edestus karpinskii* nov. sp. из мячковского горизонта среднего карбона окр. Коломны, сравнено с *Ed. proloprata* и *Ed. heinrichsi*.

Missunianna Anna. 1908. O novym gatunku Edestusa, znalezionym w warpieniu formacji węglowej w okolicach m. Kolomny, gubern. moskiewskiej.— Kosmos, Lwow, 33, 1908, № 11—12, стр. 604—621, 9 рис. Нем. резюме, стр. 622—624.

Описание *Ed. karpinskii* из мячковского горизонта окр. Коломны и изложение истории изучения и толкования едестид.

Мой-Томас Дж. А. (1908—1944)

Moу-Thomas J. A. 1939a. The early evolution and relationships of the Elasmobranchs.— Biol. Rev., 14, 1, 1939, pt. 1; стр. 1—26, 12 рис.

Характеристика отдела *Bradyodonti* в противоположность *Selachii*. Едестиды — гетерогенное собрание брадиодонтов и селачний.

Moу-Thomas J. A. 1939b. Palaeozoic fishes.— Methuen's monogr. on biol. subj., London, 1939; VIII + 149 стр., 33 рис.

Стр. 74: *Edestidi* — подотряд отряда *Bradyodonti*, хотя, может быть, часть их относится к отр. *Selachii*.

Муди Рой Ли (1880—1934)

Moudio R. L. 1913. Some recent advances in vertebrate paleontology.— Amer. Naturalist, 47, № 555, March, 1913; стр. 183—192.

Стр. 188: реферат работы Хей, 1912.

Нильсен Эйгил

Nielsen Eigil. 1932. Permo-Carboniferous fishes from East Greenland.— Medd. om Grönland, 86, № 3, 1932; 63 стр., 16 табл., 7 рис.

Стр. 9—49: отряд *Bradyodonti* — исторический очерк; организации брадиодонтов, особенно едестид — ориентация и устройство зубов и эндоскелета. Сем. *Edestidae*: *Agassizodus grönlandicus* n. sp. (рис. 2, табл. VII—VIII, X, XI, XIII), *Parentia crenulata* n. g. n. sp. (рис. 3, табл. II—VI, IX, XII, XV, XVI).

Ньюберри Джон Стронг (1822—1892)

Newberry J. S. a. Worthen A. H. 1866. Descriptions of new species of vertebrates, mainly from the Sub-Carboniferous limestone and Coal Measures of Illinois.— Geol. Survey of Illinois, 2, стр. 9—134, табл. 1—XIII, 2 рис.

Стр. 84—85: *Edestus minor* Newb. n. sp. (один зуб), табл. IV, фиг. 24.

Newberry J. S. a. Worthen A. H. 1870. Descriptions of fossil vertebrates.— Geol. Survey of Illinois, 4; стр. 343—374, табл. I—IV.

Стр. 350—353: *Edestus heinrichsi* n. sp. (табл. I, фиг. 1). Доказательство пхтидорунтовой природы *Edestus*. Табл. I, фиг. 2: *Ed. minor*, ошибочно названный *Ed. vorax*.

Стр. 360—361: *Lophodus variabilis* (табл. IV, фиг. 4, 5, 11) [= *Agassizodus*, St. John and Worthen, 1875].

Newberry J. S. 1879.— Rept. State Geol. Indiana, 1876—78 (1879); стр. 341—340. Письмо с описанием ископаемых рыб, найденных в Индиано. Стр. 347: *Edestus heinrichsi*, стр. 348: *Ed. minor*.

Newberry J. S. 1888. On the structure and relations of *Edestus*, with a description of a gigantic new species.— Ann. New York Acad. Sci., 4, № 3—4, Febr. 1888; стр. 113—122, табл. IV—VI.

Зубы *Edestus* занимали место заднего спинного и хвостового шипов акуловых, подобно шипам *Trygon*. Описание нового вида *Ed. giganteus*. Доложено 16.I 1888.

Newberry John Strong. 1889. The palaeozoic fishes of North America.— Monogr. U. S. Geol. Surv., 16, 1889; стр. 1—340, 53 табл., 3 рис.

Стр. 217—226: перепечатка работы 1888 г. об *Edestus*; табл. XXXIX и XL.

Ньютон Эдвин Талли (1840—1930)

Newton E. T. 1904. On the occurrence of *Edestus* in the Coal Measures of Britain.— Quart. Journ. Geol. Soc. London, 60, № 237, Feb. 1904; стр. 1—8, табл. 1, 2 рис.

Описание нового вида, *Ed. iriserratus*, из группы *Ed. minor* из каменноугольных отложений Англии. Доложено 18.XI 1903.

Newton E. T. [О различной ориентировке оснований зубов у *Edestus* и *Helicoprion*].— Quart. Journ. Geol. Soc. London, 72, № 285, 8.V 1917; стр. 6.

Вопрос А. С. Вудворду после его доклада 28.VI 1916.

Обручев Дмитрий Владимирович

Обручев Дм. 1951. Новая находка *Edestus protopirata* Trautschold.— Докл. АН СССР, т. 81, № 2; стр. 273—276, 1 табл.

Описание экземпляра из Акушина на Оке; ориентировка зубов едестид.

Обручев Дм. 1952. Происхождение и значение спирали *Helicoprion*.— Докл. АН СССР, т. 87, № 2; стр. 277—280, 4 рис.

Направление корней, строение, положение и функции спирали.

Орвиг Тор.

Ørving, Tor. 1951. Histologic studies of Placoderms and fossil Elasmobranchs. I. The endoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general.— Ark. f. Zool., 2 ser., 2, № 2, 27.IV 1951; стр. 321—454, 8 табл., 22 рис.

Стр. 418—419, 422: строение облызавшего хряща у едестид.

Оуэн Ричард (1810—1890)

Owen Richard. 1861. Palaeontology or a systematic summary of extinct animals and their geological relations.— 2-d ed. A. & Ch. Black, Edinburgh, 1861; XVI + 463 стр., 174 рис.

Стр. 123—124: *Edestes (minor)* в качестве ихтиодорулита (рис. 38).

Павлова Мария Васильевна (1854—1938)

Павлова М. В. 1929. Палеозоология. Ч. II. Позвоночные.— Гос. изд., Москва, 1929; 368 стр., 414 рис.

Стр. 22—23: *Edestidae*, *Helicoprion* (рис. 30) и *Edestes* (рис. 30, А).

Помпеецкий Позеф Феликс (1867—1930)

Pompecky J. F. 1913. Fische. Paläontologie.— Handwörterb. d. Naturwiss. G. Fischer, Jena, 1913, Bd. 3; стр. 1107—1147, 53 рис.

Стр. 1126—1127: сем. *Cestracionidae* с родом *Campodus* (рис. 28) и сем. *Edestidae*, с родами *Edestus* (рис. 29), *Toxoprion*, *Helicoprion* (рис. 29), *Lissoption*. См. Шлоссер, 1934.

Прим Фернан (1857—1919)

Prim F. 1900. L'«*Helicoprion*», restes d'un poisson fossile découvert en Russie.— La Nature, 28, № 1391, 20.I 1900, стр. 121—122, 3 рис.

Реферат работы Карпинского, 1899б.

Реневье Эжен (1831—1906)

Renévier Eugène. 1900 [Сообщение о *Helicoprion*].— Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat., 36, № 135, Lausanne, Mars 1900; Pt.-verb., стр. VI—VII.

Протокол заседания 6.XII 1899. Сообщение о работе Карпинского, 1899б.

Романовский Геннадий Данилович (1830—1906)

Romanovski G. 1853. Ueber eine neue Gattung versteinertes Fish-Zähne.— Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 26, 1853, № 2; стр. 405—409, табл. VIII.

Описание зубов нового рода *Dicrenodus okensis* из серпуховской свиты нижнего карбона, с Подмоклое на р. Оке. *Dicrenodus* Карпинским (1899) сблизился с едестидами. См. также Шмидт, 1929.

Romanovskij Gen., 1857. Ueber die Verschiedenheit der beiden Arten: *Chilodus tuberosus* Gieb. und *Dicrenodus okensis* Rom.— Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 30, № 1; стр. 290—295, 4 рис.

Возражение Гиббелю, несомнительно объявившему *Dicrenodus* синонимом *Chilodus*.

Ромер Алфред Шервуд

Romer Alfred Sherwood. 1933. Vertebrate Paleontology.— U. of Chicago Press, 1933; VIII + 491 стр., 359 рис.

Стр. 53: *Edestus* (рис. 42^c) среди гетеродонтных акул.

Ромер А. Ш. 1939. Палеонтология позвоночных. Перевод под ред. Л. Ш. Давиташвили.— Гос. изд. нефт. и горно-топл. лит., Ленинград, 1939; 414 стр., 359 рис.

Стр. 52: *Edestus* (рис. 42^c) и *Helicoprion* (рис. 42^d) среди *Heterodontoides*.

Romer Alfred Sherwood. 1947. Vertebrate paleontology. 2-d ed.— U. of Chicago Press, 1947; 687 стр., 377 рис.

Стр. 65: *Edestus* и *Helicoprion* (рис. 48 C, F) в сем. *Hybodontidae*.

Сент-Джон Орестес Хоули (1841—1921)

St. John Orestes a. A. H. Worthen. 1875. Descriptions of fossil fishes.— Geol. Survey of Illinois, 6, 1875; стр. 245—488, 22 табл.

Стр. 311—324: род *Agassizodus*, включая *Ag. variabilis* (табл. VIII, фиг. 1—22); *Ag. virginianus* (табл. VIII, фиг. 23), *Ag. scitulus* (табл. VI, фиг. 16—18) и *Ag. corrugatus* (табл. VIII, фиг. 24).

Симюнс Ж.

Simons G. 1902. Note sur *Helicoprion bessonowi* (Karpsinsky).— Bull. Soc. Belgo-Géol., Paléont., Hydr., 13, 1900—1902; pt.-verb., стр. 235—243, 6 рис.

Доклад на заседании Бельгийского об-ва 19.XII 1899: У *Helicoprion* было две спирали в ротовой полости. Мелкие зубы — запасные.

Соваж Анри Эмиль (1842—1917)

Sauvage H. E. 1901. [Реферат работы Карпинского 1899б].— Rev. crit. Paléozool., 5, стр. 69.

Тейхерт Курт

Teichert Curt. 1940. *Helicoprion* in the Permian of Western Australia.— Journ. Paleont., 14, № 2, March 1940; стр. 140—149, 2 рис., 2 табл.

Описание новых находок *Helicoprion davisi* (H. Woodw.) из нижней перми Западной Австралии.

Траутшольд Герман Адольфович (1817—1902)

Trautschold H. 1879. Die Kalkbrüche von Mjatschkowa (Schluss).— Nouv. Mém. Soc. Imp. Nat. Moscou, 14, livr. 1, 1879; 82 стр., 7 табл.

Стр. 49: *Edestus protopirata* n. sp. (табл. VI, фиг. 8). Стр. 59: *Atropodus* (= *Agassizodus*) *rectangulus* n. g. n. sp., из мячковского горизонта.

Trautschold H. 1884. Ueber *Edestus* und einige andere Fischreste des Moskauer Bergkalks.— Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 58, 1883, pt. 2, № 3 (1884), стр. 160—174, табл. 5, 3 рис.

Новый экземпляр *Ed. protopirata*, представляющий, по мнению автора, нижнечелюстной зуб.

Trautschold H. 1886. Ueber das Genus *Edestus*.— Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 61, 1885, pt. 2, № 3—4 (1886); стр. 94—99.

Ed. protopirata — спиной аппарат с зубом для разрывания брюха других рыб.

Trautschold H. 1888. Ueber *Edestus protopirata* Trd.— Zschr. Deutsch. Geol. Ges., 40, № 4, Oct.—Dec. 1888; стр. 750—753, 2 рис.

Выделение *Ed. protopirata* в новый род несегментированных ихтиодорулитов *Protopirata centrodon*. Описание и 2 рис. микроскопического строения.

Trautschold H. 1891. Ueber *Protopirata centrodon* Trd.— Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, n. sér., 4, 1890, № 3; стр. 317—321, 1 рис.

Характеристика рода *Edestus* как сегментированного многозубого ихтиодорулита и рода *Protopirata* как несегментированного однозубого.

Уайт Э. Грейс

White E. Grace. 1936. A classification and phylogeny of the elasmobranch fishes.— Amer. Mus. Nov., № 837, 3.IV 1936; 16 стр.

Стр. 5: сем. *Edestidae* в надсем. *Edestoidea*, подотр. *Edestida*, отр. *Heterodontea*. Стр. 12: образование спиралей, как крайний пример прочного прикрепления корней зубов.

Уилер Харри Э.

Wheeler Harry E. 1939. *Helicoprion* in the Anthracolithic (Late Paleozoic) of Nevada and California, and its stratigraphic significance.— Journ. Paleont., 13, № 1, Jan. 1939; стр. 103—114, 4 рис.

Описание новых видов *H. nevadensis* и *H. sierrensis* из нижней перми запада США. Их стратиграфическое и палеогеографическое значение.

Фредерикс Георгий Николаевич

Фредерикс Георгий. 1912. Заметка о некоторых верхнепалеозойских окаменелостях из окрестностей гор. Красноуфимска.— Прот. Об-ва ест. Каз. ун-та, 43, 1911—1912, прил. № 269; 12 стр., 1 табл.

Доклад на заседании Общества 2.X 1911. Стр. 5—8; *Helicoprion* (фиг. 4, 5). Новые находки. Возражения Клаучу.

Фредерикс Г. Н. 1915. Фауна верхнепалеозойской толши окрестностей г. Красноуфимска.— Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 109, 1915; VII + 117 стр., 10 табл., 1 рис.

Стр. 98—99 — два новых образца *Helicoprion* (табл. VIII, фиг. 1 и 2); *Hybodus* sp. [= *Cladodus*] и *Petalodus* sp. [= *Ctenoptychius*] (табл. X, фиг. 6).

Фукс Теодор (1842—1925)

Fuchs Th. 1900. Ueber die Natur der Edestiden, mit besonderer Rücksicht auf die Gattung *Helicoprion*.— Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Mat.-Naturw. Kl., Abt. 1, 109, 1900; стр. 5—9, рис. 3.

У *Helicoprion* и др. едестид было много зубных спиралей во рту, как у ныне живущего ската *Raja*.

Хабакон Александр Васильевич

Шабаков А. В. 1927. Synopsis of the ichthyofauna of the Permian deposits of Russia.— Зап. Росс. импер. об-ва, 56, 1927, № 1; стр. 199—213.

Стр. 202 и 205 — Heterodontidae: *Campodus*; Edestidae: *Helicoprion*, *Parahelicoprion*.

Хабакон А. В. 1939а. Класс Pisces. Рыбы.— Атлас руковод. форм ископ. фаун СССР, т. 6, Пермская система; стр. 206—216, табл. 49—51.

Стр. 208—209: сем. Edestidae, *Helicoprion bessonowi* Карп. (табл. 49, фиг. 1—12), *Parahelicoprion clerici* Карп. (табл. 49, фиг. 13, 14, 20), *Parahelicoprion (Xystracanthus)* — табл. 49, фиг. 15—17.

Хабакон А. В. 1939б. Класс рыбы — Pisces.— Атлас руковод. форм ископ. фаун СССР, т. 5, Средний и верхний отделы каменноугольной системы; стр. 148—153, табл. 36.

Стр. 148—150: сем. Edestidae. *Edestus minor* Newb. (фиг. 1) [= *Edestus minusculus* Hay], *Edestus heinrichi* N. & W. var. *protopirata* Trd (фиг. 2) [= *Protopirata protopirata* Trd], *Helicoprion ivanovi* Карп. (фиг. 3).

Хей Оливер Перри (1846—1930)

Hay Oliver Perry. 1902. Bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North America.— Bull. Un. St. Geol. Surv., № 179, 1902; стр. 1—868.

Стр. 337: *Edestus* (ихтиодорулит). Стр. 296: *Campodus* (сем. Orodontidae).

Hay O. P. 1907. A new genus and species of fossil shark related to *Edestus* Leidy.— Science, n. s., 26, 1907; стр. 22—24, 1 рис.

Новый род, *Lissoprion ferrieri*, из нижней перми Айдахо, в действительности новый вид рода *Helicoprion*.

Hay Oliver P. 1909. On the nature of *Edestus* and related genera, with descriptions of one new genus and three new species.— Proc. Un. St. Nat. Mus., 37, № 1699, 16.X 1909; стр. 43—61, 5 рис., табл. 12—15.

Новые виды: *Edestus crenulatus*, *Ed. serratus*, *Ed. minusculus* (= *Ed. cf. minor* Karpinsky, 1899). Гистология *Edestus*. Новые образцы *Lissoprion* [= *Helicoprion*] *ferrieri* Hay. Новый род *Toxoprion* (тип: *Ed. lecontei* Deau). Диагнозы родов едестид. Природа едестид (плавничковые шипы!).

Hay Oliver Perry, 1912. On an important specimen of *Edestus*; with description of a new species.— Proc. Un. St. Nat. Mus., 42; стр. 31—38, табл. 1—2.

Описание экземпляра *Edestus mirus* n. sp., с симфизными дугами в верхней и нижней челюстях.

Hay Oliver Perry. 1929. Second bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North America. Vol. I.— Carnegie Inst., Washington, Aug. 1929; 916 стр.

Стр. 570—573: надсем. Edestoidea, вкл. сем. Edestidae (роды *Campodus*, *Scotiorhiza*, *Edestus*, *Toxoprion*, *Campyloprion*) и Helicoprionidae (*Helicoprion* и *Lissoprion*), в составе подотр. Squaliformes.

Хичкок Эдвард (1793—1864)

Hitchcock Edward 1856. Account of the discovery of the fossil jaw of an extinct family of sharks, from the Coal formation.— Proc. Amer. Ass. Adv. Sci., 9-th meet., Providence, Aug. 1855; Cambridge, 1856; стр. 229—230, 1 рис.

Первое изображение образца, позднее отнесенного к *Edestus minor* Newb.

Хичкок Фанни Р. М.

Hitchcock Fanny R. 1888. On the homologies of *Edestus* (Abstract).— Amer. Naturalist, 21, 1888, стр. 847—848. Proc. Amer. Ass. Adv. Sci., 36-th meet., New York, Aug. 1887; Salem, 1888; стр. 260—261.

Зубные дуги *Edestus* были расположены по средней линии между ветвями нижней челюсти, как у *Onychodus*.

Хусаков Луи (р. 1881)

Hussakov Louis. 1908. Catalogue of types and figured specimens of fossil vertebrates in the American Museum of Natural History.— Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 25; стр. 1—163, табл. I—VI, 49 рис.

Стр. 43—49: Каталог образцов «*Campodus*», «*Lissoprion*», *Edestus* и *Helicoprion* (главным образом слепки) в Американском музее ест. истории.

Hussakov L. and Bryant W. L. 1918. Catalog of the fossil fishes in the Museum of the Buffalo Society of Natural sciences.— Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci., 12, 1918; 346 стр., 70 табл., 64 рис.

Стр. 163: слепок *Edestus minor* в Музее об-ва ест. наук в Буффало.

Циттель Карл Альфред фон (1839—1904)

Zittel Karl Alfred von. 1887. Handbuch der Palaeontologie. 1 Abt., III Bd., Vertebrata.— Oldenbourg, München — Leipzig, 1887—1890; XII + 900 стр., 719 рис.

Стр. 119: *Edestus* среди проблематических ихтиодорулитов, рис. 131 (*Ed. minor*, по подписи: *Ed. vorax*).

Zittel Karl A. von. 1895. Grundzüge der Palaeontologie (Paläozoologie).— Oldenbourg, München, 1895; VII + 971 стр., 2048 рис.

Стр. 551: шипы совершенно сомнительного положения: *Edestus*.

Чернышев Феодосий Николаевич (1856—1914)

Чернышев Ф. 1902. Верхнекаменноугольные брахиоподы Урала и Тимана.— Тр. Геол. ком., т. 16, № 2, вып. 1, текст; VIII—749 стр.

Стр. 413, 430, 431: артинский возраст находок *Helicoprion*.

Шейнхей В.]

Schoenichen W. 1900. Mundwerkzeuge im Thierreiche.— Deutsche Monatschr. Zahnheilkunde, 18, стр. 500—510.

Стр. 503: *Helicoprion*.

Шерлок Р. Л.

Sherlock R. L. The Permo-Triassic formations.— Hutchinson, London (без даты); 367 стр., 16 рис.

Стр. 67: *Helicoprion*.

Шлоссер Макс (1854—1932)

Schlosser M. 1923. Pisces, в кн. Karl A. Zittel, Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie), II Abt.: Vertebrata. 4 Aufl., Oldenbourg, München 1923, стр. 5—162, 259 рис.

Стр. 63—64: сем. Edestidae в отр. Selachii: *Edestus* (рис. 103), *Toxoprion*, *Helicoprion* (рис. 104), *Lissoprion*, *Campodus* (рис. 102) в составе сем. Cestracionidae.

Schlosser M. 1934. Fische (Paläontologie).— Handwörterb. d. Naturwiss. Fischer, Jena, 1934, Bd. 4; стр. 53—82, 51 рис.

Стр. 26—27: та же система едестид, как в работе 1923 г. Рис. 26—27. Без принципиальных изменений сравн. с работой Позинского, 1913.

Шмидт Герман

Schmidt Hermann. 1929. Ein den Edestiden ähnliches Haigebiss aus dem Kullm des Harzes, *Dicrenodus cf. major* (Agassiz).— *Palaeont. Zeitschr.*, 11, № 2, 22.VII 1929; стр. 82—85, 2 рис.

Автор считает, что у *Dicrenodus* из нижнего карбона имелась пара симфизных зубных рядов.

Штронер фон Рейхенбах Эрнст (р. 1871)

Stromer E. 1905. [Рефераты работ Фукса, 1900; Клаача, 1901; Кокена, 1901, Истмена, 1902 а, б, в] — *Neues Jahrb. Min., Geol., Pal.*, 1905, II, Ref.; стр. 132—133. Замечания об едестидях, *Helicoprion* и *Campodus*.

Stromer von Reichenbach E. 1912. *Lehrbuch der Paläozoologie*, II Teil.— *Wirbeltiere*.— Leipzig und Berlin, 1912; VII + 325 стр., 234 рис.

Стр. 22: Edestidae (Elasmobranchii incertae sedis). Рис. 6 — обизвестленный хрящ *Helicoprion*.

Шухерт Чарлз

Schuchert Charles. 1935. Correlations of the more important marine Permian sequences.— *Bull. Geol. Soc. Am.*, 46, 31. I 1935; стр. 1—46, 1 табл., 1 рис.

Стр. 18: *Helicoprion* в коровом горизонте Урала (1).

Ябе Хисакатэ

Yabe H. 1903. On a Fusulina — limestone with *Helicoprion* in Japan.— *Journ. Geol. Soc. Tokyo*, 10, № 113; стр. 1—13, табл. 1—3.

Стр. 8—12: *Helicoprion bessonowi* Karp. (табл. 2) из фузуллинового известняка Ханана в Японии.

Yabe Hisakatsu. 1938. Carboniferous-Permian deposits of the Japanese Islands, Työsen (Korea) and Manchuria.— *C. R. 2-nd Congr. Adv. Study Carbon.*, Heerlen, 1935 (1938); стр. 1617—1649.

Стр. 1625: *Helicoprion bessonowi*.

Яковлев Николай Николаевич (р. 1870)

Яковлев Н. Н. 1911. Учебник палеонтологии.— Изд. Горн. ин-та, СПб., 1911; V + 469 стр., 763 рис.

Стр. 306: *Helicoprion* (рис. 572); в сравнении с *Cestracion*.

Яковлев Н. Н. 1925. Учебник палеонтологии, 3-е изд.— Госизд., Л., 1925; 462 стр., 831 рис.

Стр. 294: *Helicoprion* (рис. 597) рядом с *Cestracion*.

Яковлев Н. Н. 1932. Учебник палеонтологии. Изд. 4-е.— Гос. техн. горн. изд., М.—Л., 1932; 458 стр., 844 рис.

Стр. 293: *Helicoprion* (рис.), сближаемый с *Cestracion*.

Яковлев Н. Н. 1937. Учебник палеонтологии. 5-е изд.— ОНТИ, Л., 1937; 512 стр., 865 рис.

Стр. 310: *Helicoprion* (рис. 616) среди цестрационтид.

б. Цитированная литература

сверх приведенной в аннотированной библиографии

Быстров А. П. 1944. О зубах *Fleuranlia denticulata*.— *Докл. АН СССР*, 44, 1944, № 1; стр. 32—34, 1 рис.

Лысенко Т. Д. 1949. *Агробиология*. 5-е изд.

Максимова С. В. и Осипова А. П. 1950. Опыт палеоэкологического исследования верхнепалеозойских терригенных толщ Урала.— *Тр. Палеонт. ин-та АН СССР*, т. 30, 1950; 148 стр., 7 табл., 28 рис.

Мирчик М. Е. 1940. Анна Болеславовна Миссуна (1869—1922).— *Моск. об-во исп. прир.*, сер. ист., № 6, 1940; 15 стр., 2 портр.

Павлов А. П. 1903. Памяти Г. А. Траутшольда.— *Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou*, n. s., 16, 1902, № 4 (1903); прот., стр. 32—37.

Родендорф Б. Б. 1946. Эволюция крыла и филогенез длинноусых двукрылых *Oligoneura* (Diptera, Nematocera).— *Тр. Палеонт. ин-та АН СССР*, т. 13, вып. 2, 1946; 108 стр., 16 табл., 97 рис.

Руженцев В. Е. 1950. Верхнекаменноугольные аммониты Урала.— *Тр. Палеонт. ин-та АН СССР*, т. 29; 223 стр., 15 табл., 4 фот., 84 рис.

Северцов С. А. 1951. Проблемы экологии животных. Неопубликованные работы, том I.— Изд. АН СССР, М., 1951; 170 стр., портр., 44 рис.

Graham-Smith W. a. Westoll T. S. 1937. On a new longheaded Dipnoan fish from the Upper Devonian of Scaumenac Bay, Canada.— *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 59, 1, 1937; стр. 241—266, 2 табл., 12 рис.

Gross W. 1950. Die paläontologische und stratigraphische Bedeutung der Wirbeltierfaunen des Old Red und der marinen altpaläozoischen Schichten.— *Abh. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin, math.-naturwiss. Kl.*, 1949, № 1; 130 стр.

Moy-Thomas J. A. 1936. On the structure and affinities of the Carboniferous Cochliodont *Helodus simplex*.— *Geol. Mag.* 73, № 869. XI, 1936; стр. 488—503, табл. 14—15, 11 рис.

Watson D. M. S. 1937. The Acanthodian fishes.— *Phil. Trans Roy. Soc. London*, ser. B, № 549, v. 228, 1937; стр. 49—146, табл. 5—14, 25 рис.

Wills L. J. 1935. Rare and new Ostracoderm fishes from the Downtonian of Shropshire.— *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 58, pt. 2, № 18, 1935; стр. 427—448, 7 табл., 4 рис.

Woodward A. Sm. 1906. The relations of Palaeontology to biology.— *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 7, 18, № 106; Oct. 1906; стр. 312—318.

Woodward A. S. 1934. Notes on some recently discovered Palaeozoic fishes.— *Ann. Mag. Nat. Hist.* (ser. 10), 13, May 1934; стр. 526—528.

ОБЪЯСНЕНИЯ ТАБЛИЦ

Таблица I

Фиг. 1. *Protopirala protopirala* (Trautschold), а — слева и б — справа, $\times 3/4$;
в — сзади, $\times 1$.

Таблица II

Фиг. 1. *Protopirala protopirala* (Trautschold), слева, 1-я коронка, $\times 3$.
Фиг. 2. *Protopirala karpinskii* (Missuna), слева, коронка, $\times 3$.

Таблица III

Фиг. 1. *Agassizodus uralicus* sp. n. а — сверху и б — с латеральной стороны, $\times 2$.
Фиг. 2. *Edestodus mirus* (Hay). Репродукция табл. I Хей, 1912.

Таблица IV

Фиг. 1. «*Campodus*» sp., а — разрез двух ветвей челюсти с зубами, $\times 1$; б — один
зуб, $\times 4,5$.
Фиг. 2. *Protopirala protopirala* (Trautschold), сверху, $\times 3/4$.
Фиг. 3. *Helicampodus kokent* Branson. Фотография, присланная Карпинскому
в 1936 г., $\times 1$.

Таблица V

Фиг. 1. *Helicoprion ivanovi* Karpinsky. Фотография Карпинского (1924, рис. 1а;
1945, рис. 159а). $\times 1$.
Фиг. 2. *Protopirala karpinskii* (Missuna), а — справа, б — слева, $\times 1$.
Фиг. 3. *Lagarodus angustus* (Romanovsky). Часть трупей поверхности зуба. $\times 8$.

Таблица VI

Фиг. 1. *Helicoprion bessonowi* Karpinsky. Фотография Карпинского с образца в Центр-
геол.-разв. музее им. Чернышева, $\times 1$.
Фиг. 2. *Helicoprion karpinskii* sp. n., $\times 1$.

Таблица I

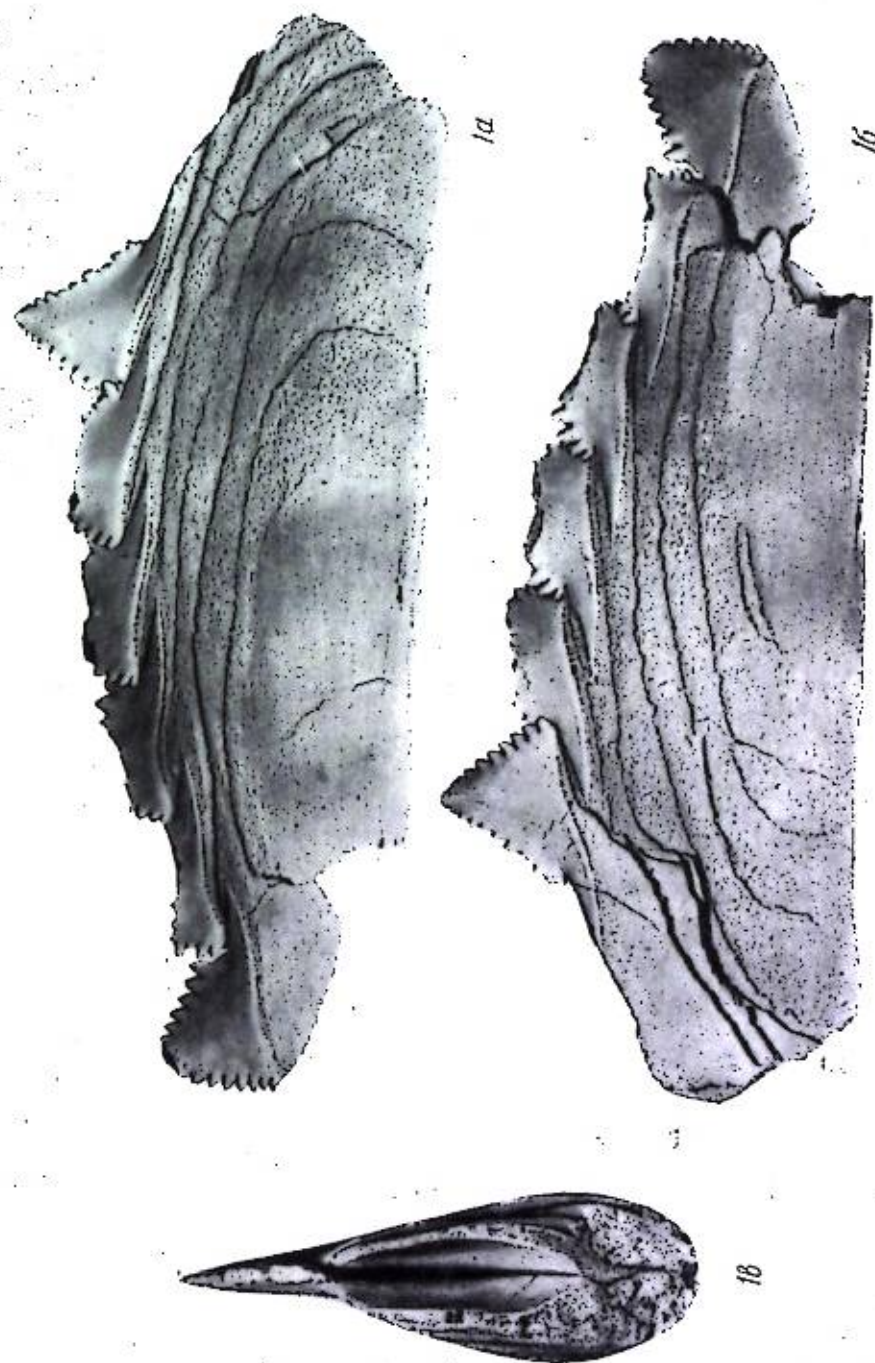


Таблица II



Таблица III

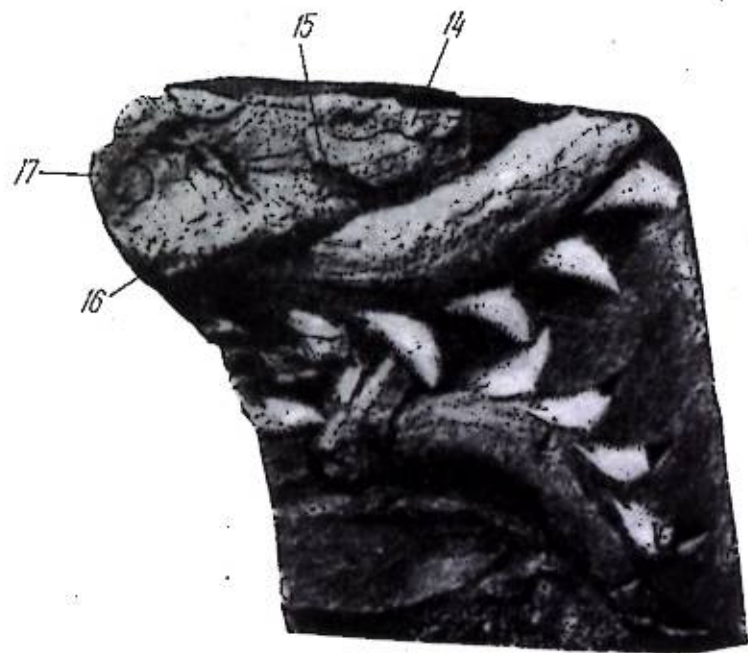


Таблица IV



1a



1b



3



2

Таблица V



1



3



2a

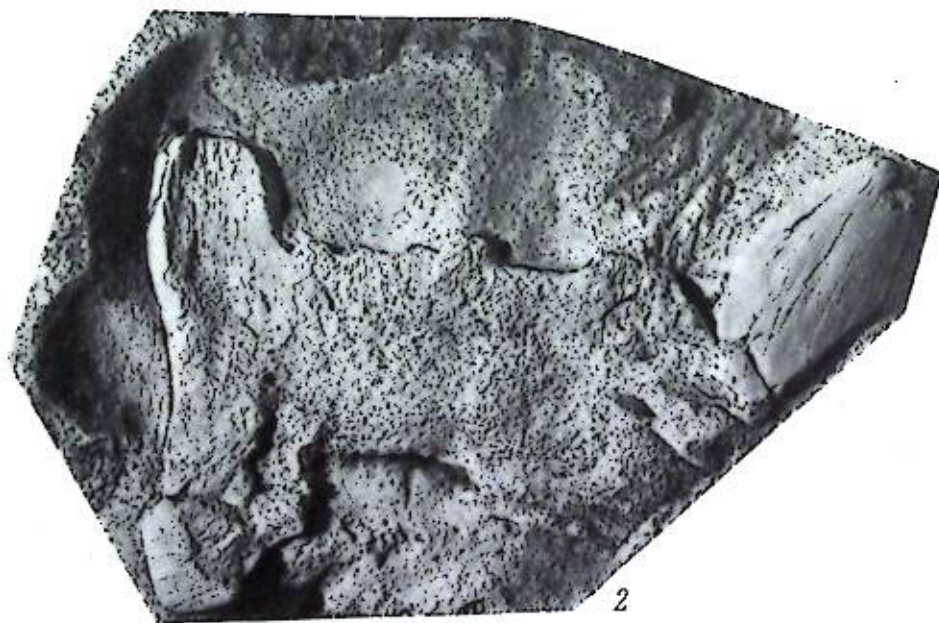


2b

Таблица VI



1



2

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
1. До Карпинского (1856—1898)	5
2. Монографии о <i>Helicospira</i> (1898—1899)	9
3. Борьба мнений (1899—1901)	14
4. Новые факты (1901—1911)	23
5. Окончательная победа (1912—1930)	32
6. Ориентировка зубных сегментов	42
7. Новейшие исследования (1930—1951)	51
8. Заключение	55
9. Приложения	61
10. Литература	71
а. Аннотированная библиография литературы по едстидам	71
б. Цитированная литература сверх приведенной в аннотированной библиографии	84
Объяснения таблиц	86

Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом
Академии Наук СССР

Редактор издательства Б. Б. Родендорф
Технический редактор Т. В. Алексеева
Корректор О. А. Ковалевская

РИСО АН СССР № 97-39В. Т-07670. Издат. № 122.
Тип. заказ № 1676. Подп. к печ. 30/X 1953 г.
Формат бум. 70×108¹/₂. Бум. л. 2,75+4 вклейки.
Печ. л. 7,53+4 вклейки.

Уч.-изд. 7,50+4 вкл. (0,6 уч.-издат. л.) Тираж 1200.

Цена по прейскуранту 1952 г. 5 р. 65 к.

2-я тип. Издательства Академии Наук СССР
Москва, Шубинский пер., д. 10

ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

Стр.	Страна	Напечатано	Должно быть
10	12 сп.	А. К. Карпинский стр. 18 сделал [сперва в работе, на- печатанной в апреле 1902 г. (1902 а)], <i>Pr. crenulatum</i>	А. П. Карпинский стр. 12 сделал сперва, в работе, на- печатанной в апреле 1902 г. (1902 а), <i>Pr. crenulatus</i>
23	16 сп.		
24	7 сп.		
32	13 св.		

Дм. Обручев

5 руб. 65 коп.