

Труды Палеонтологического
института

Т 4 1935

147
АКАДЕМИЯ НАУК
СОЮЗА СОВЕТСКИХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК

ТРУДЫ
ПАЛЕОЗООЛОГИЧЕСКОГО
ИНСТИТУТА

ТОМ IV

TRAVAUX DE L'INSTITUT PALÉOZOOLOGIQUE
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

TOME IV

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА · 1935 · ЛЕНИНГРАД

Август 1935 г.

Напечатано по распоряжению Академии Наук СССР

Непрерывный секретарь академик В. П. Воллин

Редактор издания акад. А. А. Борисяк

Технический редактор и ученый корректор К. А. Гранстрем

Сдано в набор 22 января 1935 г. — Подписано к печати 14 августа 1935 г.

Сдано в набор 22 января 1935 г.

1944 п. 5094

326-1 IV стр. 1-33 табл.

Формат бум. 72/110 с/б. 251; пер. л. 251; тип. а. — Тираж 1000

Формат бум. 72/110 с/б. 251; пер. л. 251; тип. а. — Тираж 1000

Аннотация № 22665. — АИИ № 333. — Заказ № 13300

Типография Академии Наук СССР, В. О., 9 линия, 12

М. Г. ПРОХОРОВ

20 июня 1934 г. скончался 49 лет от роду старший preparator Палеозоологического института Академии Наук Михаил Гаврилович Прохоров.

Покойный начал preparatorскую работу в 1907 г. в Геологическом кабинете Новочеркасского Политехнического института. В 1914 г. М. Г. Прохоров перешел на службу в Геологический музей Академии Наук, где работал с небольшим перерывом по раскопкам, препаровке и монтировке ископаемых позвоночных. Этому делу Михаил Гаврилович посвятил все свои силы, принимал деятельное участие в палеонтологических экспедициях Геологического музея Академии Наук, а с разделением последнего на три института — в экспедициях Палеозоологического института Академии Наук. М. Г. Прохоровым был собран огромный остеологический материал главным образом по третичным млекопитающим в Закавказьи (Эльдар, 1913, 1914 гг.), Тургайской области (1915, 1916, 1924, 1926, 1928 гг.), на р. Или и Сары-Су (1927 г.), Иртыше (1929, 1930 гг.), в нижнеудинских пещерах в Восточной Сибири (1930 г.), на Северном Кавказе (1931, 1932 гг.) и на Аральском море (1933 г.).



Покойный отличался большой любовью к своему делу, настойчивостью и огромной выносливостью в полевой работе, проходившей подчас в исключительно трудных условиях. Вместе с тем М. Г. Прохоров обладал большим чутьем при „охоте за ископаемыми костями“ и не имел за все годы своей работы ни одной неудачной экспедиции. Для Музея Палеозоологического института Академии Наук покойным были монтированы скелеты двух добытых его раскопками третичных носорогов и мастодонта, скелет пещерного медведя, не считая целого ряда более мелких работ.

М. Г. Прохоров отличался большим мастерством в технической работе, в особенности при склейке и реставрации ископаемых объектов.

Свой опыт покойный изложил в „Инструкции для раскопок, препарировки и монтировки ископаемых позвоночных“, вышедшей под редакцией акад. А. А. Борисяка и выдержавшей два издания. Кроме того М. Г. Прохоровым напечатаны заметки о своих полевых работах в „Природе“ (1931 г.), „Экспедиционном сборнике Академии Наук“ (1934 г.), „Вестнике Академии Наук СССР“ (1934 г.).

В лице М. Г. Прохорова Палеозоологический институт Академии Наук потерял преданного своему делу и исключительно ценного сотрудника.

Ю. Орлов

A. MARTYNOV

PERMIAN FOSSIL INSECTS FROM ARKHANGELSK DISTRICT.
PART 5. HOMOPTERA

[А. В. Мартынов. Пермские насекомые из Архангельского края. Часть 5.
Homoptera]

Till now but few *Homoptera* are known (Martynov, 1928¹) from the Upper Permian deposits at the shores of Sojana River,—in Iva Gora and Sheimo Gora, Arkhangelsk distr., as follow: *Sojanoneura edemskii* Mart., *Sojanoneura elytrata* Mart., *Sojanoneura proxima* Mart. and *Anomoscyta reducta* Mart. Recently I have described² (1933) five species of the fam. *Archescytinidae*. In the present paper are described the remaining *Homoptera*. The greatest part of them (about 25 species) proved to belong to the fam. *Prosbolidae*, three species — to the fam. *Scytinopteridae*, and 7 species proved to be more peculiar, therefore I have separated them into three distinct families, *Coleoscytidae* n. fam., *Pereboridae* Zal. and *Cicadopsyllidae* Mart. This fauna is evidently allied to that of Tikhiye Gory, but not identical; several forms of *Sojanoneura*, *Permocicada* and *Scytinoptera* from Sojana River remind closely of some forms of Tikhiye Gory and nevertheless represent distinct species; the greatest part of the species of *Prosbolidae* proved to represent more different species. Only few forms, *Scytoneura elliptica* n. g., n. sp. and some species of *Sojanoneura*, somewhat remind of Australian *Homoptera*; the greatest part of our *Homoptera*-fauna is considerably different from the Australian one.

Terminology, as in my foregoing papers; anterior and posterior branches of SC are named SCA and SCP respectively, without paralleling them with MA and MP.

Following species are described in this paper.

¹ Permian fossil Insects of North-East Europe. Travaux Mus. Géol. Acad. Sc. URSS, t. IV, 1928.

² On the Permian family *Archescytinidae* (*Homoptera*) and its relationships. Bull. Acad. Sc. URSS, 1933 (cl. math.-natur.)

Fam. PROSBOLIDAE

1. *Prosbote sojanensis* n. sp.
2. " *jucunda* n. sp.
3. " *dilatata* n. sp.
4. " *reducta* n. sp.
5. " *ovalis* n. sp.
- 6-9. " spsp. 1-4.
10. *Sojanoneura edemskii* n. sp.
11. " *bimaculata* n. sp.
12. " *dubiosa* n. sp.
13. " *triangularis* n. sp.
14. " *signata* n. sp.
15. " *aberrans* n. sp.
16. " sp. (*proxima* Mart.?)
17. " *furcatula* n. sp.
- 18-19. " spsp. 1-2.
20. *Permocicada borealis* n. sp.
21. " *elliptica* n. sp.
22. " *simulatrix* n. sp.
23. " *subtruncata* n. sp.
24. " *angustata* n. sp.
- 25-26. " spsp. 1-2.

Fam. PROSBOLIDAE

Gen. *Prosbote* Handl.

Four species of the gen. *Prosbote* are described from Tikhije Gory, — *P. hirsuta* Handl., *P. elongata* Mart., *P. excisa* Mart., *Prosbote* sp. (clavus). From the deposits of Arkhangel'sk district the gen. *Prosbote* was unknown but now we may describe from this district about 8 species.

1. *Prosbote sojanensis* n. sp.

(Fig. 1)

Specimens № 145/2334 (Fig. 1, plate I, fig. 1), positive, and № 144/2334 negative. Iva-Gora, 1929, Edemskij. Spec. № 117/2334, positive, and № 90/2334, negative. Iva-Gora, 1929, Edemskij.

Tegmina large, broad, narrower in their distal portion; length 29 mm, breadth 12.5 mm. Clavus and basal part of tegmen covered all over with dotted pits. Costal margin convex, and along it some trace of an anterior longitudinal branch of SC (SCa) may be perceived. R forming R_1 and R_2 as usual, R_3 simple, not branched; RS forming two branches (the greatest part of them is indistinct in our specimen). Both main branches of M forking again; M_1 and M_3 simple, M_2 and M_4 forming, each, three branches. Cu_1 arcuately curved; CuA_1 forming an additional (probably, variable) fork; cross-vein $M_1 - CuA_1$ distinct, oblique; one may perceive about four cross-veins between the branches of M. Transverse stripe between R_1 and the end of Cu_1 moderately distinct, brownish (fig. 1). Clavus large, A_1 sinuate, A_2 running

Fam. CICADOPSYLLIDAE

27. *Scytonewra elliptica* n. g. n. sp.

Fam. PEREBORIDAE

28. *Permopibrocha* n. g. n. sp.

Superfam. FULGOROIDEA

29. *Proselopsis ovalis* n. g. n. sp.
30. " *simplex* n. sp.
31. " sp.

Fam. SCYTINOPTERIDAE

32. *Scytinoptera ivensis* n. sp.
33. *Scytinoptera* sp. (*obliquo-ovata* Mart.?)
34. *Anomoscyta reducta* Mart.

Fam. GOLEOSCYTIDAE n. fam.

35. *Coleoscyta rotundata* n. g. n. sp.
36. *Coleoscytodes elytrata* n. g. n. sp.

close to the extreme base of tegmen and only at the anal angle a little departing from it. Common stem R + M slightly curved; anteriorly from it remains of SCp may be perceived.

This species appears to be allied to *Prosbote hirsuta* Handl.¹ from Tikhije Gory; it reminds of this species in the width, in the size and, even, in the venation of tegmina. The specimens №№ 117 and 90 somewhat differ from the foregoing; length of its tegmen — 27.5 mm; R_2 forming a minute branch near its end; RS with two oblique branches anteriorly; M_1 forming three branches, M_2 simple, M_3 and M_4 as in foregoing specimen. CuA_1 does not form any fork. Clavus not preserved.



Fig. 1. *Prosbote sojanensis* n. sp. Tegmen — нахрыльце. Sp. № 145/2334.

Although the details of venation in the specimen № 117/2334 are somewhat different, I do not think that it belongs to a distinct species, since the details of venation in the apical part of the tegmina in *Prosbote* are subject to some variability.

Prosbote sojanensis is allied to *P. hirsuta*, but differs 1) in the cross-veins being very few, 2) in the form of RS, 3) in the absence of some apical branches, 4) in smaller size.

2. *Prosbote jucunda* n. sp.

(Fig. 2)

Specimen № 128/2334, positive. Iva-Gora, 1929, Edemskij. The tegmen in its shape is very similar to that in *P. sojanensis*, but its venation is simpler; RS straight, simple, in its middle connected by a cross-vein with M_1 ; M_{1+2} dividing earlier, than M_{3+4} , all four branches being simple and straight;

¹ Handlirsch. Mém. Acad. Sc. Pétersb., XVI, (5) 2, fig. 1, 2, 1904. M. D. Zalesky has recently described a new species of *Prosbote* from Tikhije Gory. — *P. tchirkovaena* Zal., but, to my opinion, this species is identical with *Prosbote hirsuta* Handl., since it is completely similar to it in size, in shape and in the venation of its tegmina (Bull. Acad. Sc. URSS, VII s., 1930, № 10).

base of CuA , connected by an oblique vein with M_{2+3} ; CuA forming simple forked branch. R . Transverse brownish stripe oblique. Clavus, as in foregoing species, with two similar anal veins; at the base of tegmen are

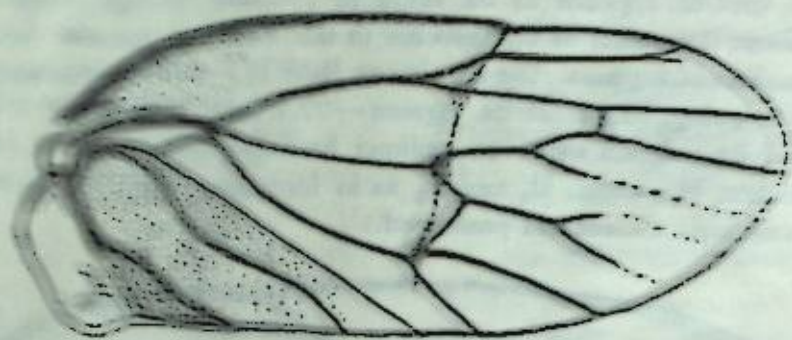


Fig. 2. *Proshole jucunda* n. sp. Tegmen — magnified. Sp. № 109/2334.

24 mm, breadth 10.1 mm. Transverse brownish stripe not oblique; there are narrow brownish stripes along the ends of apical branches.

The tegmina in this species are similar to those in *P. jucunda* and at first I took them for the same species, but afterwards, basing on the shape of the branches of M and on the position of transverse stripe I came to the conclusion, that this is, probably, a distinct species.

4. *Proshole reducta* n. sp.

(Fig. 4)

Specimen № 109/2334, negative. Iva-Gora, Edemskij, 1929.

Specimen № 109 represents the whole tegmen; preservation fine.

Tegmen very broad, with convex acute costal margin; area between it and R very broad; remains of SCu distinct. R somewhat shortened; fork



Fig. 4. *Proshole reducta* n. sp. Tegmen — magnified. Sp. № 109/2334.

of M_{2+3} a little longer, than its petiole; M_{2+3} dividing much earlier, than M_{2+3} all four branches of M simple; fork of CuA elongated, narrow, CuA strongly curved; dividing line distinct. Clavus, as in foregoing species, with two distinct anal veins; pits and dots distinct. Length of tegmen 17 mm, breadth 7.9 or 8 mm.

Although RS , branches of M and of CuA are simple, resembling those in *Sojanoneura*, the dividing line and nodus are distinct, similar to those in the foregoing species, therefore I consider this species as belonging to the gen. *Proshole*.

5. *Proshole* sp. 1

Specimen № 155/2334. Iva-Gora, Edemskij, 1930.

The specimen represents the negative reprint of the basal part of the tegmen; clavus lacking. Length from the base up to the nodus — 19 mm, therefore total length should be about 30 mm, as in *P. sojanensis*; between M and Cu , near the point of their approximation, a small brown spot.

preserved remains of the jugal membrane. Clavus and the basal part of tegmen covered with dotted pits. Length of tegmen 23 mm, breadth 13 mm.

3. *Proshole elliptica* n. sp.

(Fig. 3)

Specimen № 292/2455, negative; № 292/2455, positive reprint. Iva-Gora, 1930, Gaidarov.

Tegmina very similar to those in *P. sojanensis*, but somewhat broader; with the apical portion a little shorter. Both main branches of M distinct



Fig. 3. *Proshole elliptica* n. sp. Tegmen — magnified. Sp. № 292/2455.

nearby at same level; M_{2+3} forming two simple branches, M_{2+3} — anterior simple and posterior forked branch; all branches of M curved, arcuate; CuA curved as in *P. jucunda* (clavus not preserved). Length of tegmen

6. *Prosbole ovalis* n. sp.

(Fig. 5)

Specimens №№ 163/2334 negative, and 149/2334 positive. Iva-Gora, Edemskij.

The specimen represents two impressions of a whole tegmen. The tegmen very broad, but not very large; its length — 13.5 mm, breadth — 6.5 mm. Costal margin convex, arcuate, area between it and R very broad; apical

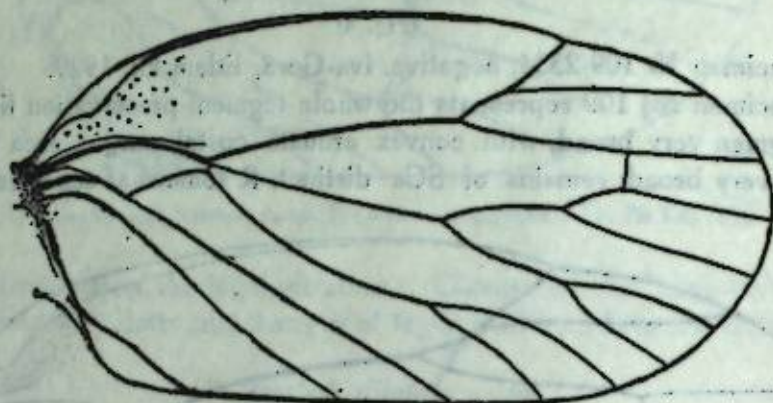


Fig. 5. *Prosbole ovalis* n. sp. Tegmen — надкрылье. Sp. № 163/2334.

margin rounded. Venation resembling that in *P. reducta*, but M_{3+4} is as long as its fork, like *P. jucunda*; cubital fork elongated and narrow, as in *P. reducta*; dividing line lacking; anterior branch of subcosta (SCa) distinct; behind it in the basal part of tegmen — several (few) dotted pits. Clavus, as usual, but A_1 becoming very slender and quite indistinct in its distal part. Venation comparatively slender.

7. *Prosbole* sp. 2.

(Fig. 6)

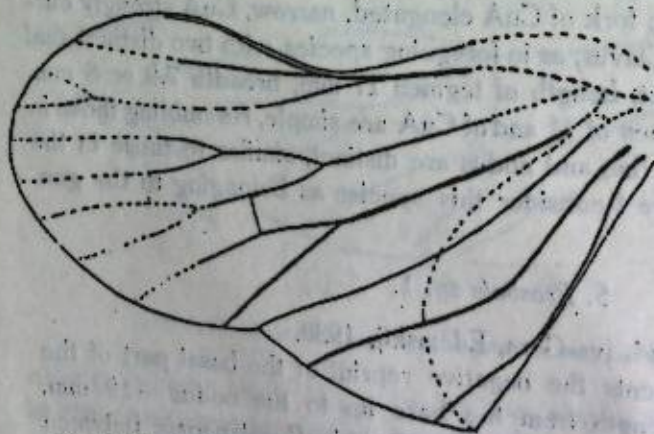


Fig. 6. *Prosbole* sp. Tegmen — надкрылье. Sp. № 137/2334.

Specimens № 137/2334 positive, № 156/2334, negative. Iva-Gora, Edemskij, 1929.

The specimen represents the impression of the central and of the anal portions of a hind wing; length of wing should be about 23–24 mm. Venation resembles that in *Prosbole biexcisa* Mart., but M_{1+2} divided earlier, than in that species, and the cross-vein

$m-cu$ is placed almost at the level of its dividing; anterior margin not as deeply concave as in *P. biexcisa*. Apical portion not preserved.

This species may belong to *P. sojanensis*.

8. *Prosbole* sp. 3.

Specimen № 94/2334, Iva-Gora, Edemskij; № 56/2455 and № 53/2455. Iva-Gora, Gundersen, 1930.

Well preserved large clavi; length of № 56—15.5 mm; length of № 53—13 mm; all specimens covered all over with numerous pits. Probably represents a new species; length of the tegmen in this species should be about 35 mm.

9. *Prosbole* sp. 4.

Specimen № 52/2455. Iva-Gora, Gundersen, 1930.

Well preserved clavus; length — 8 mm; covered with dotty pits.

Gen. *Sojanoneura* Mart.1. *Sojanoneura edemskii* Mart.

Sojanoneura edemskii Martynov. Trav. Mus. Géol. Acad. Sci. URSS, vol. IV.

Specimen № 89/2334, positive, and 116/2334, negative. Iva-Gora, Edemskij, 1929.

These are impressions of tegmina; their length — 14 mm; clavus not preserved. Venation of the first tegmen not very distinct, but judging by the shape and size of this tegmen, I believe it belongs here. In the second tegmen apical portion is brownish, as in the type specimen of *S. edemskii*.

2. *Sojanoneura bimaculata* n. sp.

(Fig. 7)

Specimens № 150/2334, positive, and 147/2334, negative. Iva-Gora, Edemskij, 1929. Specimen № 170/2455, tegmen, negative; № 213/2455, tegmen, negative. Iva-Gora, Gundersen, 1930. Specimens №№ 150 and 147 are two reprints of the same tegmen (type); preservation well.

Tegmina elongated; length 12 mm; breadth 4.5 mm; fore margin feebly convex, apical margin rounded; the whole tegmen covered all over with dotty pits, becoming indistinct in its apical part. SCa present, although weak; SCp distinct but in its basal portion; free portion of R thick, straight; M furcating, as in *S. edemskii*, its anterior branch dividing a little farther from the base; M_1 connected with RS by a cross-vein; cubitus dividing, as in that species; clavus reaching nearly $\frac{2}{3}$ of the total length of tegmen; A_1 feebly sinuate, A_2 strongly sinuate, in its distal part running next to the hind margin of tegmen; dividing line lacking, or quite indistinct. Two brown spots are present on the tegmina; one spot is rounded and placed in the end-portion of the area between M and Cu, the other is

situated in the clavus, behind the end-portion of A_1 ; a portion of CuA, near the point of its approximation to R+M, is also somewhat brownish.

Preservation of the specimen № 179 is poorer; length of the tegmen 11 mm.

The specimen № 213 is smaller, its length reaching not more than 10 mm, but brown spots distinct; basal part of CuA (behind its union with M+R) is also brown.



Fig. 7. *Sojanoneura bimaculata* n. sp. Tegmen — надкрылье. Sp. № 150/2334.

This species resembles *S. edemskii*, but is smaller; in its size, as well as in the venation of its tegmina it is more similar to *Sojanoneura marginata* Mart. and *S. kasanensis* Zal. (*S. marginata* is, perhaps, but a synonym of *S. kasanensis*), but distinct, differing in the shorter stem M_{1+2} and in the colour-pattern.

3. *Sojanoneura dubiosa* n. sp.

(Fig. 8)

Specimen № 62/2455. Iva-Gora, Gundersen, 1930.

The specimen represents the negative impression of a whole tegmen. Shape of the tegmen as in foregoing species, but a little broader, size smaller,



Fig. 8. *Sojanoneura dubiosa* n. sp. Tegmen — надкрылье. Sp. № 62/2455. length — 8.5 mm; basal part covered with minute dotty pits, in the distal one the pits become indistinct. Venation resembling that in *S. bimaculata*,

but differing in the apical veins being more divergent; M divides as in that species; cubital fork subacute at base; clavus, as in that species; brown spots lacking.

Venation of this tegmen being very similar to that in *S. bimaculata*. I am not quite sure, that this is a distinct species, although brown spots are here lacking.

4. *Sojanoneura triangularis* n. sp.

(Fig. 9)

Specimen № 65/2455, tegmen, positive. Iva-Gora, Gundersen, 1930.

Length of the tegmen only 7.5 mm; it is covered all over with minute dotty pits, appreciable even in the apical part. Anterior margin strongly con-

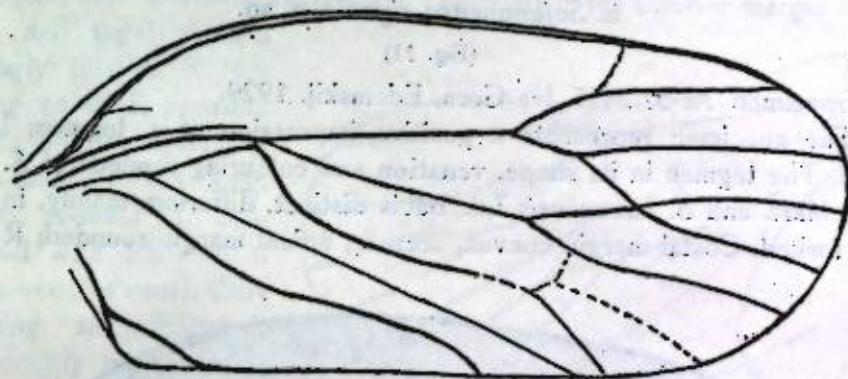


Fig. 9. *Sojanoneura triangularis* n. sp. Tegmen — надкрылье. Sp. № 65/2445.

vex in its basal half; anterior branch of subcosta (SCa) distinct, running along the costal margin; venation resembling that in the foregoing species, but the cross-vein rs-m is very oblique and connects the basal part of RS with the base of the fork M_1-M_2 , forming with the common stem M_{1+2} an acute triangle; clavus, as usual.

This is a small form, somewhat reminding of *S. dubiosa*, but distinct.

5. *Sojanoneura aberrans* n. sp.

(Fig. 10)

Specimens №№ 79/2334, positive, and 102/2334, negative. Iva-Gora, Edemskij, 1929.

These are two impressions of a whole tegmen. Length 8.4 mm, breadth 3.5 mm. Shape of the tegmen, as in *S. bimaculata*, but the venation is differing, RS deriving from R considerably earlier, than in other species of *Sojanoneura*; M divides also into three branches, M_1 connected with RS by a cross-vein. CuA divides at same level with M, the base of cubital fork acute; cross-vein m-cu lacking; dividing line indistinct. Clavus elongated, with two anal veins,

shaped as in the remaining species. Basal part of tegmen covered with minute dotted pits, becoming indistinct in its distal half; coloration rather yellowish, with some indistinct brown spots along costal margin.

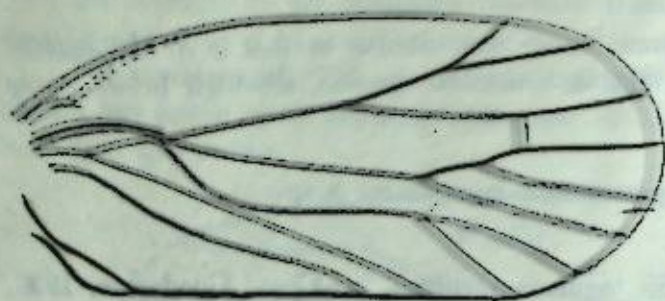


Fig. 10. *Sojanoneura aberrans* n. sp. Tegmen — надкрыльце. Sp. № 75/2334.

This is a new species of *Sojanoneura*, differing mainly in the earlier departing of RS, which represents a somewhat aberrant condition in this genus.

5. *Sojanoneura signata* n. sp.

(Fig. 11)

Specimen № 57/2455. Iva-Gora, Edemskij, 1929.

The specimen represents a positive impression of a tegmen; length 11 mm. The tegmen in its shape, venation and coloring reminds of *S. marginata* Mart. and *S. kazanensis* Zal., but is distinct, differing, mainly, in M_{3+4} being forked. Costal margin convex, arcuate, apical margin rounded; R divi-



Fig. 11. *Sojanoneura signata* n. sp. Tegmen — надкрыльце. Sp. № 57/2455.

ding a little earlier than M and Cu, M_{3+4} — a little earlier, than M_{1+2} and connected by a cross-vein with CuA_1 ; R and M almost straight; CuA curved. Apical portion coloured with pale brownish; basal portion of the clavus almost black; venation yellowish.

Specimen № 58/2455 from Iva-Gora represents also the positive impression of a tegmen and belongs, probably, to this species, although the common stem M_{3+4} is longer, than in specimen № 57. In other features this specimen is very similar to the specimen № 57 and has the same coloring; length of the tegmen about 11 mm.

7. *Sojanoneura* sp.

Specimen № 75/2334, Iva-Gora, Edemskij.

The specimen represents a positive impression of a whole tegmen, length 10 mm; venation, unfortunately, indistinct, therefore, I cannot name the species; basal part covered with dotted pits. May belong to *S. bimaculata*.

HIND WINGS

B. *Sojanoneura* sp.

(Fig. 12)

Specimen № 134/2334, Iva-Gora, Edemskij.

This is the positive impression of a whole posterior wing with the neck (=jugum) bent under the anal region. Concavity of the anterior margin shallow, anal and jugal regions strongly dilated. R furcating as in *S. proxima* Mart.; anterior branch of M forming a fork, as long, as its pedicel; M_1 connected with RS with a cross-vein, as usual; CuA forming an elongated, moderately narrow fork; A_2 strongly curved, as in *S. furcatula* n. sp. (see below), but apparently without additional branches (A_1 , not preserved).

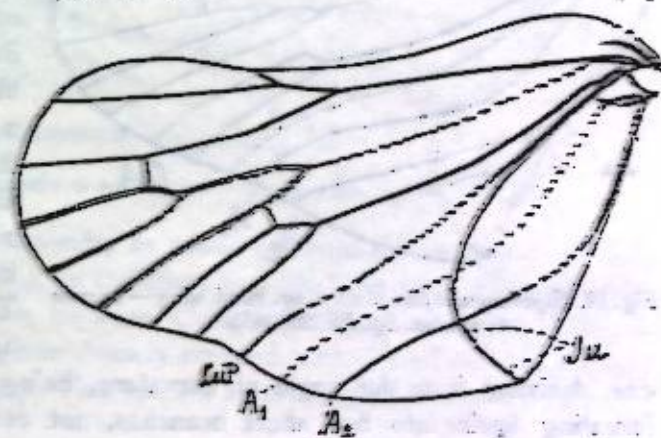


Fig. 12. *Sojanoneura* sp. (*bimaculata*?) Hind wing — заднее крыло. Spec. № 134/2334.

Veins R, RS and Cu distinct, M indistinct, but its branches are thick, distinct. Length of wing 11.5 mm.

It appears very possible, that this wing belongs to *S. bimaculata*, which is the most usual species at Iva-Gora.

The specimen № 93/2334, from Iva-Gora, belongs, probably, also here; length of the wing is 12 mm.

9. *Sojanoneura* sp. 2 (*proxima* Mart.?)

(Fig. 13)

Specimens № 125/2334 and № 121/2334 represent the distal part of a wing. Iva-Gora, Edemskij.

Venation in the distal half of this wing resembles closely that in *S. proxima* Mart.,



Fig. 13. *Sojanoneura* sp. (*proxima* Mart.?). Part of hind wing — часть заднего крыла. Sp. № 125/2334.

and I presume, that it belongs, probably, to this species. Length of the specimen 8 mm, total length of the wing should be 13—14 mm, eventually, somewhat greater, than in the type-specimen of *S. proxima* (10.5 mm).

10. *Sojanoneura furcatula* n. sp.

(Fig. 14)

Specimen № 229/2455. Iva-Gora, Gundersen, 1930.

This is the positive impression of a large hind-wing; its length 16 mm, maximal breadth 10 mm.

The shape of the wing resembles that in *S. proxima* Mart., but the excision of the hind margin at the end of CuP and A_1 is very shallow, almost lacking. R dividing, as usual; M forming three branches, common stem M_{1+2} being very short; cross-vein $rs-m$ reaching M_1 at the end of its first third; M_1 thin, M also thin, indistinct; CuA forming a narrow fork, connected at its base with M_{3+4} . CuA a little curved, A_1 strongly sinuate; A_2 curved like A_1 , but its distal portion straight.

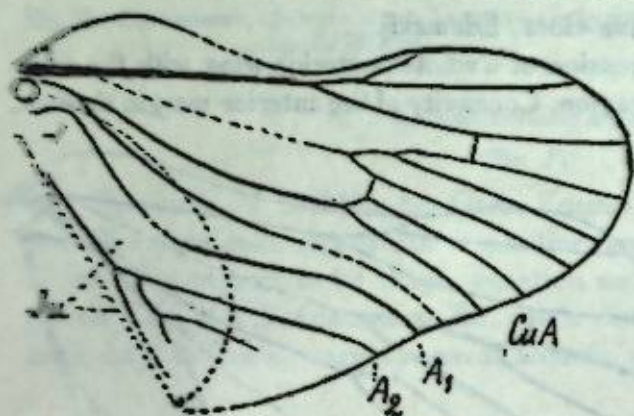


Fig. 14. *Sojanoneura furcatula* n. sp. Hind wing — заднее крыло. Sp. № 229/2455.

Two additional branches arise from the middle of A_2 , one, deriving from the angle of curvature, being simple, another one soon bifurcating again into two short branches, not reaching the hind margin of wing. I think this wing is belonging to a separate new species, differing in some details of venation and, especially, in the branching condition of A_2 .

Gen. *Permocicada* Mart.

This genus was described in 1928 by the species *Permocicada umbrata* Mart. and *P. nigroneurosa* Mart., from Tikhiye Gory. These species were different enough from the gen. *Prosbole*, with its known species *P. hirsuta* Handl., *P. elongata* Mart. and *P. biexcisa* Mart. In 1931 I described the hind-wings in *Permocicada nigroneurosa*, which proved to be very similar to the hind-wings in *Prosbole*. Now I am describing several new species of *Permocicada*, but some of them proved to be very similar, in their tegmina, to some species of *Prosbole*, therefore the boundary between these two genera becomes somewhat doubtful. Obvious similarity in the venation of tegmina we meet with, chiefly, in the forms with simplified venation; forms with more complex venation are more different. However, the presence in *Prosbole* of distinct *arctus* is a character, which, usually, separates well this genus from the gen. *Permocicada*, in which this structure is lacking.

1. *Permocicada borealis* n. sp.

(Fig. 15)

Specimen № 60/2455, negative (fig. 15) № 46/2455, positive (plate I, fig. 2). Iva-Gora, Gundersen, 1930.

These are two impressions of same tegmen. Shape and size of the tegmen similar to those in *P. umbrata*; length—12.5 mm. Venation is also similar to that in this species, differing, chiefly, in M_{1+2} being simple, but

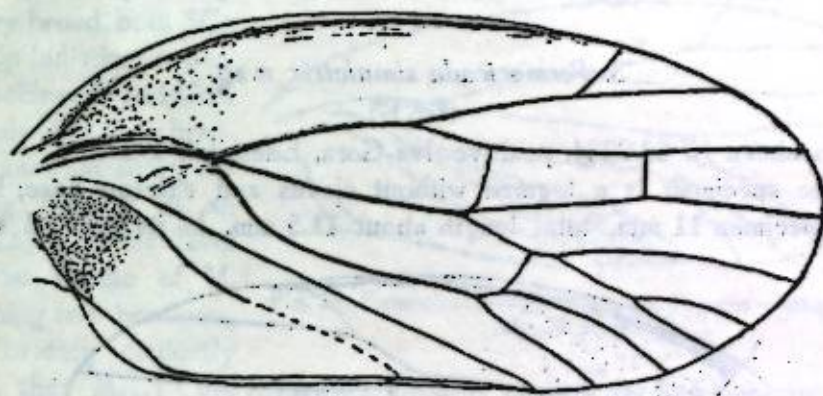


Fig. 15. *Permocicada borealis* n. sp. Tegmen — надкрылье. Sp. № 60/2455.

connected with RS by a cross-vein, as usual; between the basal part [of RS and the extreme base of M_{1+2} an indistinct line like that in *P. nigroneurosa*, R_1 deriving from R very late; between CuA₁ and M_{3+4} —a weak oblique cross-vein. Basal part of tegmen densely covered with dotted pits, becoming less distinct in the apical part. This species is evidently allied to *P. umbrata* from Tikhiye Gory.

2. *Permocicada elliptica* n. sp.

(Fig. 16)

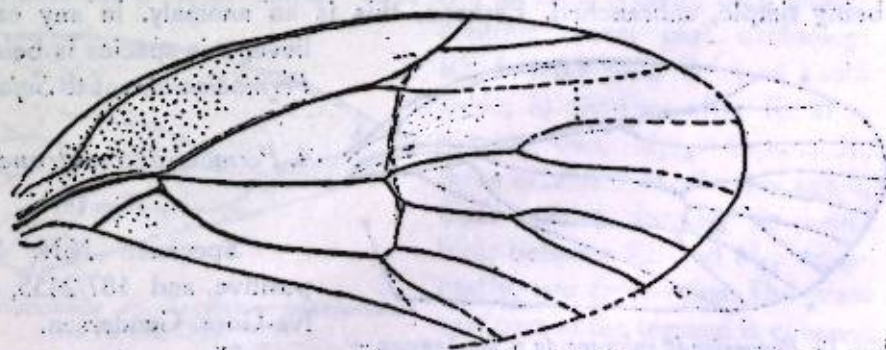


Fig. 16. *Permocicada elliptica* n. sp. Tegmen — надкрылье. Sp. № 122/2334.

Specimens №№ 122/2334, negative, and 80/2334, positive. Iva-Gora, Edemskij, 1929.

Tegmen; negative reprint is better preserved (fig. 16).

Shape elliptical; length—20 mm. This tegmen by its venation resembles closely those in *Proshole reducta* and *Proshole ovalis*, but differs at once from them in the absence of nodus and in the shape, which is elliptic, more elongated in its distal part and resembles more that in the gen. *Permocicada*. M four-branched, forming two elongated forks, commencing at same level; CuA curved, R+SCp also somewhat curved, as in *P. umbrata*; basal part of tegmen (clavus is lacking here) covered with dotted pits. This species closely resembles *P. nigronervosa* Mart., from Tikhiye Gory, but is much larger.

3. *Permocicada simulatrix* n. sp.

(Fig. 17)

Specimen № 83/2334, positive. Iva-Gora, Edemskij, 1929.

The specimen is a tegmen without clavus and extreme base; length of the specimen 11 mm, total length about 11.5 mm. In its general shape,

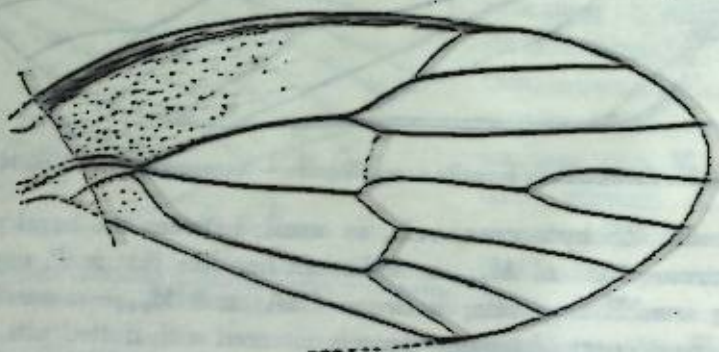


Fig. 17. *Permocicada simulatrix* n. sp. Tegmen — *напечатано*. Sp. № 83/2334.

in the length of the apical part and, even in the venation: this tegmen resembles closely those in *P. elliptica* or in *P. nigronervosa*, but differs in M_{1+2} being simple, unbranched. Perhaps, this is an anomaly; in any case, I believe, this species is belonging to *Permocicada*, not to *Sojanoneura*.

4. *Permocicada subtruncata* n. sp.

(Fig. 18)

Specimen: №№ 189/2455;

positive, and 187/2455; negative. Iva-Gora, Gundersen.

The specimen represents a tegmen without clavus; length 9 mm. Venation reminding of that in *P. nigronervosa*, but; the apical margin is here almost truncate; apical portion not as elongated, as in that species; RS deriving from R distinctly earlier, than in this species; cross-veins distinct;



Fig. 18. *Permocicada subtruncata* n. sp. Tegmen — *напечатано*. Sp. № 189/2455.

RS and M and M_1 lacking; M forming four branches, M_{1+2} dividing a little earlier, than M_{3+4} ; cross-vein m-cu transverse; CuA strongly curved; SCp distinct.

5. *Permocicada angustata* n. sp.

(Fig. 19)

Specimen № 302/2455; tegmen, negative. Iva-Gora, Gundersen, 1930.

This is a small tegmen with length 7.5 mm; tegmen elliptic, elongated; area between C and R not very broad, both SCa and SCp indistinct or perhaps lacking. M and CuA relatively long, their branches somewhat short; RS deriving from R at an acute angle, at the level near the middle of M. M forming four branches, M_{1+2} dividing distinctly earlier, than M_{3+4} ; CuA elongated, strongly curved, its fork—narrow; anal veins running as usual; dotted pits indistinct.



Fig. 19. *Permocicada angustata* n. sp. Tegmen — *напечатано*. Sp. № 302/2455.

This species is very distinct, differing in the early departing of RS and in the elongated shape of M and of CuA.

6. *Permocicada* sp. 1.

(Fig. 20)

Specimens № 127/2334, positive, and 121/2334, negative. Iva-Gora, Edemskij, 1929.

The specimens represent the impressions of one tegmen without clavus; shape broad, oval; length 9.4 mm; area between fore-margin and R much broadened near the point of uniting of R with M_1 ; SCa present, SCp imperceptible, basal part excluding. RS deriving from R at an acute angle; M dividing after R. M_{1+2} forming two, M_{3+4} apparently, three branches, M_1 dividing again, CuA curved, forming an usual fork; between RS and M_1 , apparently, two cross-veins. The greatest part of the tegmen is covered all over with dotted pits.



Fig. 20. *Permocicada* sp. Tegmen — *напечатано*. Sp. № 127/2334.

This form somewhat reminds of *Permocicada subtruncata* and *P. angustata*, but is distinct, differing, mainly, by the very large area between C+SCa and R, as well as by the forking of M_{1+2} . Arrangement of apical veins, however, being not very obvious, I will not give a name to this form.

7. *Permocicada* sp. 2.

Specimen № 55/2455. Iva-Gora, Edemskij, 1930.

The specimen represents a negative impression of the tegmen, without its apical portion; length of the preserved portion 10 mm, total length should be about 12 mm. Venation of the apical portion poorly preserved and cannot be elucidated; in the distal parts of the radial and median areas are seen two large brownish spots; basal part of tegmen covered with usual pits.

Fam. CICADOPSYLLIDAE Mart. (n. fam.)

Subfam. *Cicadopsyllinae* (fam. *Permopsyllidae*) Martynov. Trav. Mus. Géol. Acad. Sc. URSS, t. VIII.

Tegmina elliptical or oval, somewhat leathery, but without dotted pits. Area between C+SCa and R broad. SCa present, distinct, SCp lacking; common stem R+M long; free portion of R somewhat shorter and soon dividing; R₁ directed almost rightly to the fore margin, R₂ directed outwards; Rs long, simple, M dividing much later, than R and forming but three branches; CuA dividing a little earlier, or later, than M; basal portion of CuA not long, running nearly parallel to R+M; clavus elongated, A₁ almost straight, A₂ running along the hind margin of tegmen.

I refer here two genera — *Cicadopsylla* Mart., with *C. permiana* Mart., from Tikhiye Gory, and *Scytoneura* n. gen., from Iva-Gora, Arkhangelsk distr.

Gen. *Scytoneura* n. gen.

Tegmina elongated, elliptical, but the area between C+SCa and R broad; RS deriving from R early, at the middle of tegmina; R₂ directed outwards, R₁ almost rightly to the costal margin; RS long, straight, connected at its middle with the base of M₁; M dividing much later, M₂ connected by a cross-vein with CuA₁; CuA curved, dividing earlier, than M. Clavus elongated, A₁ straight, A₂ running along the hind margin of tegmen (basal portion of A₂ unknown). Tegmen, apparently, somewhat leathery, with fore margin unbent, dotted pits are lacking.

In its main features, — absence of dotted pits, presence of SCa, absence of SCp, early origin of RS, long R+M, parallel running to it of CuA (basal portion), the gen. *Scytoneura* is similar considerably to the gen. *Cicadopsylla* Mart., in the same time reminding of the gen. *Permocicada* Mart., and, even, of some *Archescytinidae*.

Scytoneura elliptica n. sp.

(Fig. 21, pl. I, fig. 3)

Specimen № 267/2455. Iva-Gora, Gundersen, 1930.

The specimen represents a well preserved negative impression of a tegmen; length — 7.9 mm, breadth — 3.2 mm. Tegmen elliptical; SCa distinct; SCp

absent, only indistinct traces of it existing in the basal part of tegmen; R dividing early and somewhat shorter than R+M; cross-vein rs-m connecting RS with the base of M₁; fork of CuA elongated and rather narrow; basal portion of CuA not long, nearly parallel to R+M; A₁ parallel to CuP.

This tegmen in the absence of dotted pits and in its venation somewhat resembles those in *Archescytinidae*, but differs clearly in the presence of SCa, absence of SCp and in the broad area between C+SCa and R; moreover, it appears to be somewhat leathery, and its fore margin is somewhat unbent. In these features (except the latter) it reminds more of *Cicadopsylla* Mart., which differs

from *Scytoneura* n. gen. mainly, in the shorter fork of CuA and, apparently, in the more membranous condition of tegmen. The tegmina in *Scytoneura*, as also in *Cicadopsylla*, resemble evidently those in *Psyllidae* in the shape, in the presence of anterior sub-

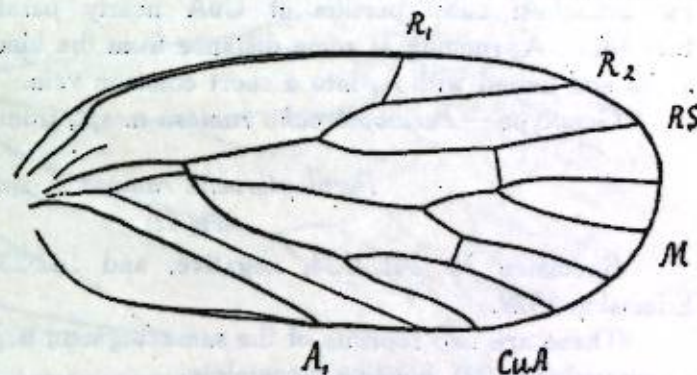


Fig. 21. *Scytoneura elliptica* n. g. n. sp. Tegmen — надкрылье. Sp. № 267/2455.

costa, running near C, in the elongated pterostygmal region, in the absence of dotted pits and, even, in the shape of clavus, with A₂, running near their basal anal margin. In the same time venation of the tegmen in *Scytoneura* resembles also that in *Sojanoneura* and in *Permocicada*. On these grounds the systematical position of *Cicadopsyllidae* appears somewhat doubtful and may be elucidated, when their hind-wings also will be discovered and examined. Since the gen. *Permopsylla* Till. proved to belong to *Archescytinidae*, and allied Australian forms were erected by Carpenter into a distinct fam. *Protopsyllidiidae*, it became necessary to separate also the former subfamily *Cicadopsyllidae* into a distinct family.

Fam. PEREBORIDAE Zal. s. emend.

Fam. *Pereboridae* Zalessky. Bull. Acad. Sc. URSS, VII sér., 1930, № 10, p. 1026.

Tegmina subdivided into more tough basal and somewhat membranous distal part, containing ramifications of R, RS, M and CuA; dotted pits present or lacking; SCa present, SCp absent; M dividing earlier, than R and CuA; R and RS with many branches; M₁₊₂ and M₃₊₄ forming, each, several branches, furcating again; CuA dividing later, than M, its fork also forming additional branches. Clavus elongated, A₂ running at some distance from the hind margin of tegmen and at its end uniting with A₁ into the common short vein.

To this family I refer two genera, *Pereboria* Zal., from the basin of the river Petchora and *Permopibrocha* n. gen., from Iva-Gora.

Gen. *Permopibrocha* n. gen.

Tegmina elongated, with rounded apical margin; costal margin moderately convex; area between it and R broad; dotted pits lacking, except the basal part, where one may perceive some few indistinct dots. R long enough, its distal part dividing early and forming series of several oblique branches, running to the fore-margin; RS dividing much later and forming several branches. M dividing somewhat earlier, than R, and forming two branches, soon dividing repeatedly. CuA long, curved, dividing much after M and forming few branches; basal portion of CuA nearly parallel to R+M and rather short; A_2 running at some distance from the hind margin of tegmen and at its end united with A_1 into a short common vein.

Genotype—*Permopibrocha ramosa* n. sp., from Iva-Gora.

Permopibrocha ramosa n. sp.

(Fig. 22)

Specimen № 141/2334, negative, and 142/2334, positive. Iva-Gora, Edemskij, 1929.

These are two reprints of the same tegmen; negative specimen is well preserved (fig. 22), positive incomplete.

Tegmina subelliptical, with rounded apical margin; costal margin evenly convex; length 13 mm, breadth 5.5 mm. The whole tegmen smooth, and only in the basal part are several few indistinct dots behind SC. R+M elongated, feebly curved; common stem of R straight till to its division into R and RS. RS dividing but in its apical portion and forming 5 branches; R dividing earlier and forming a series of 5 branchlets, running to the fore-margin and forming a sort of pterostigma; fore branch of M with about 5 branches, hind branch dividing earlier into two branches, each forking again; CuA_1 with three branches, CuA_2 with one short fork; several few cross-veins are perceptible between R, branches of M and of CuA_1 . Clavus elongated, A_1 somewhat sinuous, A_2 in its distal part running at some distance from the hind margin and at its end united with A_1 into a short common vein.

In the venation, as well as in their shape, the tegmina in the gen. *Permopibrocha* n. gen. remind rather closely of those in some recent *Fulgoroidea*, for instance in the fam. *Dictyopharidae*, in the genera *Dictyophara* Gem., *Pibrocha* Kirk. and in some other ones. This resemblance is quite obvious, and I believe the gen. *Permopibrocha* is allied to the recent *Dictyopharidae* and represents an early forerunner and, perhaps, an immediate ancestor of some forms of this family. Tegmina-venation in *Permopibrocha* differs, chiefly, in the common vein A_{1+2} being much shorter, than in *Dictyopharidae*.

Moreover, the gen. *Permopibrocha* appears to be evidently allied to the gen. *Pereboria* Zal., from the basin of Petchora. In the tegmina of this genus M divides also earlier, than R and CuA, but the ramifications of R, RS,

M and CuA are much more abundant, and between secondary branches exist numerous cross-veins. Then, the basal part (corium) in *Pereboria* is covered all over with dotted pits („creux ponctiformes“ of Zalesky). Thus, the gen. *Permopibrocha* differs rather sharply from *Pereboria*, but nevertheless I consider, that the separation of it into a distinct family at present is rather unnecessary, because *Pereboria* appears to be also allied to some *Dictyopharidae*.



Fig. 22. *Permopibrocha ramosa* n. g. n. sp. Tegmen.—надкрылье. Sp. № 141/2334.

Unfortunately, clavus in the gen. *Pereboria* is not preserved; I presume, that the arrangement of anal veins is here similar to that in *Permopibrocha*. In every case, the fam. *Pereboridae* may be considered as representing an archaic group of *Fulgoroidea*.

APPENDIX TO THE SUPERFAMILY FULGOROIDEA

Gen. *Prosbolopsis* n. gen.

Tegmina broad, with strongly convex costal margin, flatly covering the dorsum of insect, when at rest; area between costal margin and R very broad; SCa present, SCp absent, represented but with short trace of it in the basal part; the stem R+M very long, basal part of CuA straight, horizontal; R, M and CuA comparatively short, R dividing a little earlier, than M and CuA and forming several branches, RS simple; M forming usually four branches; fork of CuA elongated; A_1 and A_2 somewhat curved; A_2 running at some distance from the hind margin of tegmen and at its end uniting with A_1 into a short common vein; dotted pits lacking.

1. *Prosbolopsis ovalis* n. sp.

(Fig. 23)

Specimen № 130/2334. Iva-Gora, Edemskij, 1929.

The specimen represents the positive reprint of a tegmen, but without clavus. Tegmen broad, with strongly convex costal margin, R+M long, thick

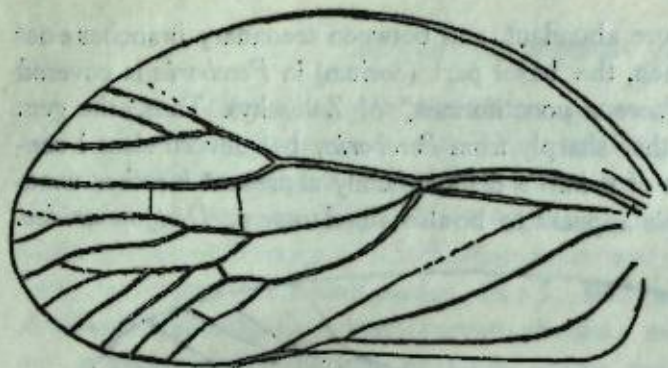


Fig. 23. *Prosbolopsis ovalis* n. g. n. sp. Tegmen — надкрылье. Sp. № 130/2334.

Clavus not preserved (restored in the figure); dotted pits lacking. Length of tegmen 8.7 mm.

2. *Prosbolopsis simplex* n. sp.

(Fig. 24—25)

Specimens №№ 95/2334, negative, and 97/2334, positive (reverse); 99/2334 positive, and 192/2334, negative (reverse); 96/2334, negative. Iva-Gora, Edemskij, 1929. № 304/2455, negative. Iva-Gora, Gundersen, 1930.

All specimens represent reprints of tegmina. Shape of tegmina, as in foregoing species, costal margin strongly convex, R dividing, anteriorly from RS, into two branches, hind branch forming three branches; M four-branched, M_{1+2} usually shorter, than M_{3+4} ; fork of CuA also elongated; there is cross-vein rs-m, connecting RS with the basal part of M_1 , and in one specimen (№ 99/2334) one may perceive cross-vein rs-r; vein m-cu also present. A_1 and A_2 distinct and somewhat



Fig. 24. *Prosbolopsis simplex* n. sp. Tegmen — надкрылье. Sp. № 95/2334.



Fig. 25. *Prosbolopsis simplex* n. sp. Tegmen — надкрылье. Sp. № 99/2334.

and arcuate; RS simple; R forming three branches; M_{1+2} and M_{3+4} dividing early at same level, M_{1+2} forming two enough long and somewhat curved branches, M_4 simple, M_3 forked; CuA curved and forked at same level with M_1 ; cross-vein m-cu and, apparently, rs-m present.

Length of tegmina 7.7—8.7 mm. Type-specimen № 95/2334.

Specimen № 304/2334 is similar to № 95/2334, but M_1 forms a small end-fork; length 8.7 mm. In the specimen № 99/2334 M_{1+2} and M_{3+4} are almost equal; the mode of furcation of R is also somewhat different (fig. 25), but I think, that the separation of this specimen into a distinct species is hardly necessary.

Prosbolopsis sp.

(Fig. 26 and pl. I, fig. 5)

Specimen № 110/2334. Iva-Gora, Edemskij, 1929.

In this specimen abdomen, mesothorax, portions of prothorax and anterior parts of tegmina are preserved well enough. Tegmina flatly covering the dorsum (at rest) and forming together a broad oval figure; length of each tegmen 8.6 mm. R and RS, as in foregoing species, but M_{3+4} divides, apparently, earlier, than M_{1+2} , and therefore this specimen may represent a distinct new species.

8 segments of abdomen (1st abdominal and mesothorax not preserved) are well preserved and show their ventral parts; at the end of abdomen is an ovipositor.

Systematical position of the gen. *Prosbolopsis* is doubtful. In its tegminovenation it somewhat reminds of the gen. *Permocicada* (fam. *Prosbolidae*), but the resemblance to the tegmina of *Permopibrocha* appears to be more evident; it resembles this genus also in the absence of dotted pits, in the presence of but SCa, and the configuration of anal veins. On these grounds I consider at present the gen. *Prosbolopsis* as allied to *Pereboridae* and, probably, belonging to the superfam. *Fulgoroidea*.

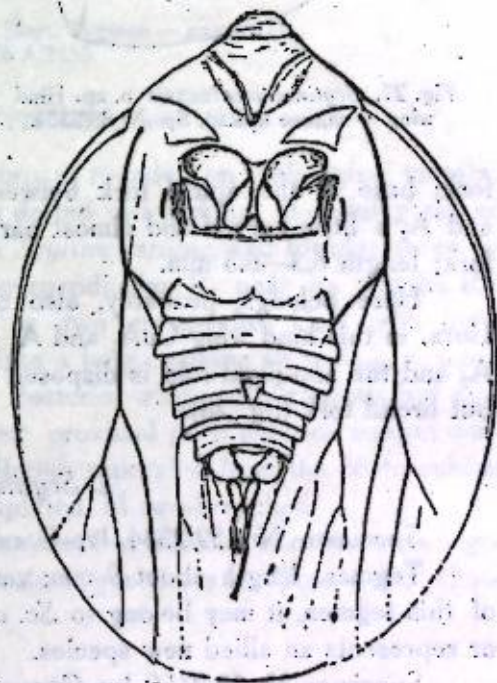


Fig. 26. *Prosbolopsis* sp. Body and anterior portions of tegmina — тело и часть надкрыльев. Sp. № 110/2334.

Fam. SCYTINOPTERIDAE

Gen. *Scytinoptera* Handl.

1. *Scytinoptera ivensis* n. sp.

(Fig. 27)

Specimens № 100/2334, hind wing, negative; № 88/2334, hind wing, positive; № 87/2334, hind wing, negative. Iva-Gora, Edemskij, 1929. № 81/2334, tegmen, positive. Sheimo-Gora, Edemskij, 1929.

Tegmen resembling that in *Sc. maculata* Mart., from Tikhiye Gory, but its venation is but poorly preserved; colour-pattern indistinct, length 6.3 mm. Hind wings similar to those of *Sc. maculata*, but M_1 and M_2 united in their basal parts into common vein M_{1+2} , nearly equal to the length of the

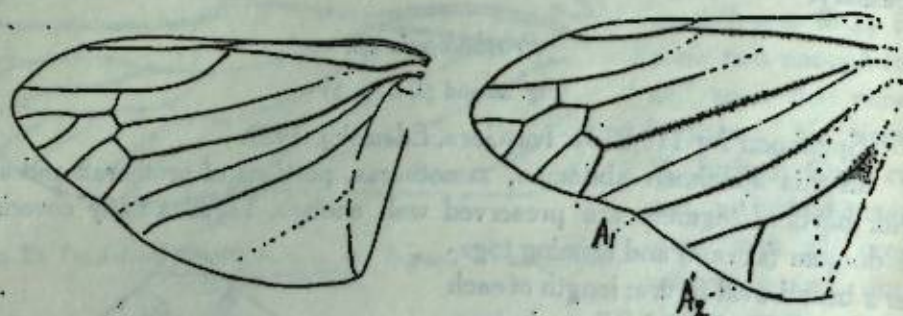


Fig. 27. *Scytinoptera ivensis* n. sp. Hind wing — заднее крыло. Sp. № 88/2334.

Fig. 28. *Scytinoptera ivensis* n. sp. ? Hind wing — заднее крыло. Sp. № 124/2334.

fork; base of the apical fork between $M_{2+3} + CuA_1$ and CuA_2 broad, CuP and A_1 a little curved and almost parallel; A_2 ending, probably, with a short fork; length 6.3—6.5 mm.

Here belongs, probably, also the specimen № 124/2334, from Iva-Gora. In this hind wing CuA_1 and A_1 are margined with brown, and between A_2 and the ano-jugal fold is disposed a brownish spot; A_2 ending with a short but broad fork (fig. 28).

2. *Scytinoptera* sp.

Specimen № 159/2334. Iva-Gora, Edemskij, 1929.

Tegmen; length about 9 mm; venation indistinct. Judging by the length of this tegmen, it may belong to *Sc. obliquo-ovata* Mart., from Tikhiye Gory, or represents an allied new species.

Specimen № 59/2455. Iva-Gora, Gundersen. Hind-wing, belonging, perhaps, to *Sc. ivensis*.

Anomoscyta reducta Mart.

(Fig. 29)

Specimens № 176/2334, tegmen, positive; № 176/2334, reverse. Iva-Gora Edemskij, 1929.

Shape of this tegmen, as in type-specimen: the whole tegmen is also covered all over with dotted pits; RS usual, not thickened; M not simple, but dividing at the level of the middle of RS into the anterior branch, forming a short apical fork, and a posterior branch, soon disappearing. CuA straight, not reaching the hind-border of the tegmen; like the type-specimen, described earlier (Martynov, 1928); A_2 running near, but at some distance from the hind margin. Length of tegmen 7 mm.

This tegmen belongs, probably, to *A. reducta* Mart., but its venation is better preserved than in the type-specimen.



Fig. 29. *Anomoscyta reducta* Mart. Tegmen — надкрыльце. Sp. № 176 A/2455.

Fam. COLEOSCYTIDAE n. fam.

Tegmina hard, shortened, very broad, rounded on their apical margin, abruptly narrowed at the extreme base; dotted pits lacking; M dividing rather in the apical portion of tegmina, as in *Scytinopteridae*, and forming three or two branches; R forming an almost perpendicular R_1 near its middle; RS simple, connected with M by one or two cross-veins; CuA with fork; A_2 rather short, soon uniting with A_1 into a long common stem A_{1+2} , running at some distance from the hind margin. Posterior wings membranous but also short, and somewhat narrowed in their proximal part; anterior margin concave; anal region rather small, not dilated, separated from the costo-cubital region by a straight CuP ; venation simplified, M two-branched.

This family is allied to *Scynopteridae*, but distinct. It contains two genera, *Coleoscyta* n. gen. and *Coleoscytodes* n. gen., from Iva-Gora and Sheimo-Gora, Arkhangelsk district.

Gen. *Coleoscyta* n. gen.

Tegmina or elytra short, but very broad, a little broadening in their distal half, margined with distinct, thickened border; margin at the base of elytra abruptly bent backwards, extreme base being narrow, as usual; SCa and SCP lacking or indistinct; clavus not large. Venation distinct, moderately thick; R_1 reaching anterior border at its middle; R_2 (or the continuation of R) present; RS curved, irregular, in its distal portion connected with R_2 by a cross-vein; M dividing in the distal part of tegmen and forming three branches; it is connected with RS by an oblique cross-vein $rs-m$; M_1 also connected with RS by $rs-m$, thus closing a false median cell; CuA dividing at same level with R and forming a fork, connected with M_2 by cross-vein $m-cu$; common stem $R + M$ rather short and nearly straight; basal portion of CuA almost parallel to it. CuP straight, distinct; A_1 and A_2 arranged, as in the gen. *Coleoscytodes* n. gen. Type of the genus — *Coleoscyta rotundata* n. sp., from Iva-Gora.

Coleoscyta rotundata n. sp.

(Fig. 30, plate I, fig. 6)

Specimen № 107/2334, tegmen, positive; specimen № 113/2334, tegmen. Iva-Gora, Edemskij, 1929.

Tegmen but a little broader in its apical, than in its basal part; length 7 mm, breadth 4.4 mm. R_1 somewhat curved, R_2 ending with a short triangular fork; RS curved, angulated and is as drawn to R_2 by the cross-vein in;

M connected with RS by an oblique elongated cross-vein and thus forming a sort of false median cell; M with three branches, fork M_1 — M_2 bounded with the transverse vein (basal part of M_1), basally; cross-vein m-cu also transverse; cubital fork but a little broader, than the foregoing cells; basal part of CuA short and nearly parallel to R +M. CuP distinct. Colour dark brown.

Hind-wings unknown, but, probably, similar to those in two next species.

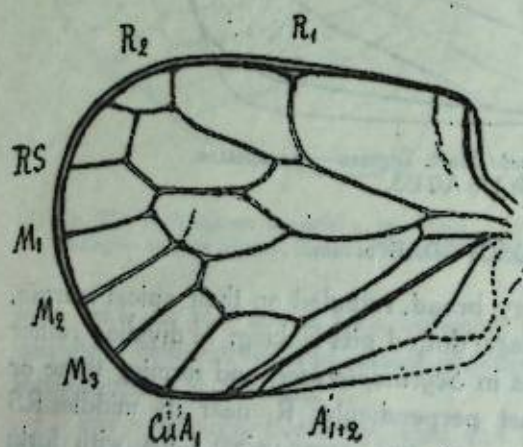


Fig. 30. *Coleoscyta rotundata* n. g. n. sp. Tegmen — надкрылье. Sp. № 107/2334.

Gen. *Coleoscytodes* n. gen.

Tegmina similar in shape to those in *Coleoscyta*, but differing in their venation; R_1 transverse, arcuate; R_2 simple, without any fork at its end, sometimes indistinct or lacking; RS arcuate in its basal part, as in *C. rotundata*, but not connected with R_2 by a cross-vein; SC lacking; M straight, not connected with RS by cross-vein; fork M_1 — M_2 rectangular at its base, as in that species, and M_1 is connected with RS by cross-vein rs-m; M_3 united with CuA into one vein; fork of CuA appears to be very broad, since its fore-branch is united with M_3 (or vanished). Venation in some forms indistinct, in the shape of low elevations. Clavus not large. A_2 short, curved and united with A_1 at the level of the uniting of M with R; common vein A_{1+2} straight, running almost in the middle of clavus. Hind-wings short, membranous, their proximal part distinctly narrower, than the distal; apical margin rounded; fore-margin concave; R (R and R_2) a little curved, R_1 indistinct, or lacking; RS connected with M_{1+2} by a short cross-vein and here strongly bent; M appears as to be two-branched, but M_3 is, probably, united with CuA_1 , as in the tegmina; CuA_2 may not reach the margin. Anal region short, CuP straight, as in clavus; A_1 distinct and nearly straight. A_2 imperceptible or lacking (?).

Here belong two species — *Coleoscytodes venosa* n. sp. and *Coleoscytodes elytrata* n. sp.

1. Venation distinct; R_2 present; tegmen not broadening distally...
..... *C. venosa* n. sp.
2. Venation indistinct; R_2 lacking; tegmen broadening distally
..... *C. elytrata* n. sp.

Coleoscytodes venosa n. sp.

(Fig. 31, 32)

Specimen № 299/2455; tegmen. Iva-Gora, Gundersen, 1930. Specimen № 310/2455; hind wing. Iva-Gora, Gundersen, 1930.

Shape of tegmen similar to that in *Coleoscyta rotundata* n. sp., length 7 mm. Anterior margin appears to be more abruptly bent at its base, than in *Coleoscyta rotundata*, and the area between fore margin and R is somewhat broader; R_1 transverse, long, arcuate, R_2 a little curved; RS curved, the cell between it and M_1 broad, but subacute at base, triangular; CuA_1 united with M_3 , therefore the cubital fork appears to be much broader, than in *Coleoscyta rotundata*; R +M thick, but short, basal part of CuA nearly parallel to it.

Posterior wings (fig. 32) membranous, with concave fore-margin, parallel to R; area between fore-margin and R narrow, R_1 apparently lacking; RS placed far from R and strongly bent at the cross-vein rs-m; cross-vein (apparent) m-cu transverse; cubital fork very broad, but CuA_2 does not reach the hind margin; A_1 distinct, almost straight. Length of wing 6 mm.

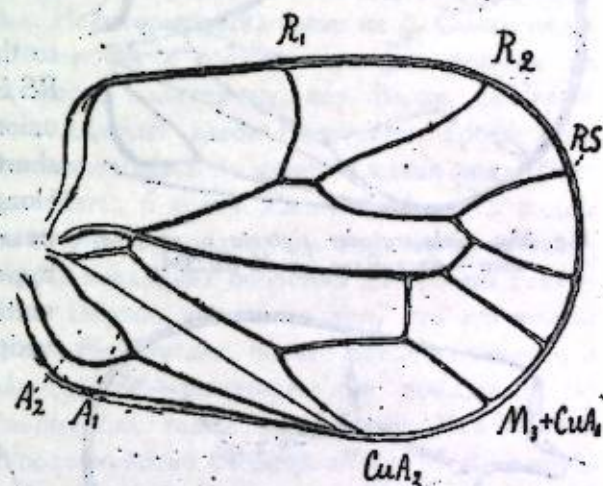


Fig. 31. *Coleoscytodes venosa* n. g. n. sp. Tegmen — надкрылье. Sp. № 299/2455.

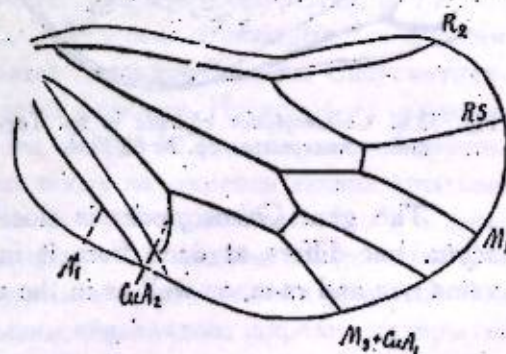


Fig. 32. *Coleoscytodes venosa* n. g. n. sp. Hind wing — заднее крыло. Sp. № 310/2455.

Coleoscytodes elytrata n. sp.

(Fig. 33—34)

Specimens №№ 85/2334, positive, and 82/2334, negative; tegmen. Sheimo-Gora, Edemskij, 1929. Specimen № 91/2334, hind-wing. Iva-Gora, Edemskij, 1929.

Tegmina somewhat more broadened in their distal part, than in *C. venosa*. Veins indistinct (except clavus), in the form of but feeble elevations; R_1 transverse, curved, R_2 lacking (or quite indistinct). M , apparently, three-branched, but its furcation is indistinct; cubital fork appears as being very broad, but one may perceive in its middle a feeble trace of the vein, which should

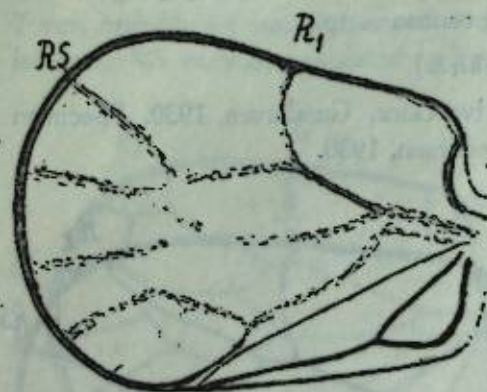


Fig. 33 a. *Coleoscytodes elytrata* n. sp. Tegmen — надкрылье. Sp. № 82/2334.

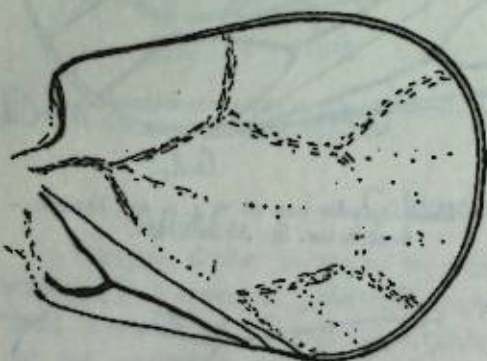


Fig. 33 b. *Coleoscytodes elytrata* n. sp. Tegmen — надкрылье. Sp. № 85/2334.

be true CuA_1 ; clavus as in *C. venosa*; A_1 , A_2 and common A_{1+2} distinct. Length of tegmen 8.4 mm, maximal breadth 6 mm; colour dark brown.

Posterior wings (fig. 34) similar to those in *C. venosa*; R_1 present; RS is as fractured at the point of its union with cross-vein $rs-m$, which is short; cross-vein (apparent) $m-cu$ elongated, oblique; cubital fork appears as being very broad, but its upper branch is, evidently, M_3+CuA_1 , united together; A_1 somewhat curved; length of the hind wing 7 mm.

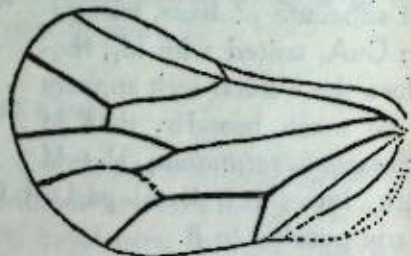


Fig. 34. *Coleoscytodes elytrata* n. sp. Hind wing — заднее крыло. Sp. № 91/2334.

The gen. *Coleoscytodes* is closely allied and similar to the gen. *Coleoscyta*, but differs at once from it in the absence, in the tegmina, of cross-veins $r-rs$ and $rs-m$, as well as in the union of CuA_1 with M_3 .

ADDITIONAL NOTE

In the paper „New Permian Palaeoptera etc“. (Travaux Inst. Paléozool. Acad. Sciences URSS, vol. 1, p. 12, 1932) I have described the new gen. *Palaeothemis*. Since this name is nomen praeoccupatum, I propose to change it in *Permothemis* nom. nov. The family should be named *Permothemidae* nom. nov.

РЕЗЮМЕ

В настоящей статье описываются *Homoptera* из отложений Ивы-Горы и Шеймо-Горы на р. Сояне. До сих пор отсюда было известно только четыре вида, три вида *Sojanoneura* и один вид *Anomoscyta* (*A. reducta* Mart.). В новых коллекциях, собранных в 1929 г. М. Б. Едемским и в 1930 г. Н. Гундерсеном я обнаружил около 40 видов *Homoptera*, из которых 5 видов (из сем. *Archescytinidae*) были описаны мною недавно (1933) в особой заметке,¹ остальные описываются здесь впервые; не менее 25 видов из них оказались, естественно, новыми. Некоторые найденные на р. Сояне виды оказались очень сходными и близкими к соответствующим формам из Тихих Гор, но тождественных форм, повидимому, нет. Выше, на стр. 2 мною приведен общий список найденных здесь *Homoptera*, кроме сем. *Archescytinidae*. Как видим, мы имеем здесь не менее 6 видов рода *Prosbolole* Handl., 9 видов *Sojanoneura* Mart., 6 видов *Permocicada*, и 3 видов *Scytinopteridae*; затем имеется до 5 новых родов, являющихся представителями трех особых семейств. Из последних особенно интересны семейства *Pereboridae* и *Coleoscytidae*. Первое интересно тем, что его можно считать уже членом надсемейства *Fulgoroidea*, богато представленного и в настоящее время. Сем. *Coleoscytidae* — вымершее; оно примыкает, по мнению, к сем. *Scytinopteridae*, также вымершему. Как особое тело трактуется прежнее подсемейство *Cicadopsyllinae* Mart., в которое включил одну форму из Ивы-Горы — *Scytoneura elliptica* n. g. n. sp. Первоначально я отнес *Cicadopsyllinae* к сем. *Permopsyllidae* Till., но недавно Карпентер показал, что типичный род этого семейства, р. *Permopsylla* Till., из Канзаса, на деле принадлежит к сем. *Archescytinidae* и, таким образом, сем. *Permopsyllidae* оказывается ликвидированным. Систематическое положение *Cicadopsyllidae* остается неясным. Несмотря на сходство надкрыльев их с надкрыльями *Psyllodea*, вопрос об отношении этой группы к последней может быть решен лишь после нахождения задних крыльев. Неясным остается пока и положение особого рода *Prosbolopsis* n. gen.; я трактую его здесь в качестве „придатка“ к надсем. *Fulgoroidea*. На одном экземпляре *Prosbolopsis* сохранились и остатки тела (фиг. 26). Как видим, брюшко ♀ кончалось небольшим яйцекладом; широкие надкрылья ложились на спине плоско. Очень своеобразную внешность должны были иметь *Coleoscytidae*, с их почти четырехугольными передними надкрыльями (фиг. 30—34); задние крылья их были несколько сужены к основанию.

В общем, фауна *Homoptera* отложений р. Сояны была уже довольно разнообразной и состояла из нескольких семейств. Из Канзаса известно до сих пор только одно сем. *Archescytinidae*; оно представлено хорошо и у нас (5 видов). В Австралии в верхнепермское время существовали те же

¹ On the family *Archescytinidae* and its relationships. Bull. Acad. Sci. USSR, 1933.

два главных наших семейства — *Prosbolidae* (к которому я отношу и род *Orthoscytina* Till.) и *Scytinopteridae*, а кроме того и некоторые своеобразные архангелские *Sternorrhyncha*. Большинство австралийских *Prosbolidae*, однако, сильно отклоняется от северо-русских форм; своими надкрыльями, жилкованием, отсутствием точечных ямок австралийские роды *Orthoscytina* Till. и некоторые другие более напоминают наш род *Scytoneura*, чем наших настоящих *Prosbolidae*. Австралийские *Homoptera*, таким образом, представляют собою отличный от северо-русских форм комплекс.

Даем самые краткие данные об отдельных видах.

Сем. PROSBOLIDAE Handl.

Род *Prosbole* Handl.

Этот род указывается для перми Архангельского края впервые. Я различаю в нашем материале до 8 видов.

1. *Prosbole sojanensis* n. sp.

(Фиг. 1, табл. I, фиг. 1)

Надкрылья большие; длина 29 мм, ширина 12.5 мм. Основная часть надкрылья густо покрыта точечными ямками; позади костального края видны следы передней ветви субкосты (SCa); RS дает две ветви; M_1 и M_2 простые, M_3 и M_4 трехветвистые; CuA с тремя веточками; поперечная полоса между R_1 и концом CuP ясная. Clavus широкий, A_1 изогнута.

Близок к *Prosbole hirsuta* Handl., из Тихих Гор. Сюда относятся четыре отпечатка №№ 145/2334, 144/2334, 90/2334 и 117/2334, Ива-Гора.

2. *Prosbole jucunda* n. sp.

(Фиг. 2)

Длина надкрылья 23 мм, ширина 9.8 мм; жилкование упрощено; RS простой, M образует лишь 4, CuA — 2 ветви; clavus и поперечная полоса сходны; основная часть с ямками.

Отпечаток № 128/2334, Ива-Гора.

3. *Prosbole dilatata* n. sp.

(Фиг. 3)

Длина надкрылья 24 мм, ширина 10.1 мм; сходен с *P. jucunda*, но обе ветви M делятся на одном уровне, M_{3+4} образует 3 ветви. №№ 292/2455 и 275/2455, Ива-Гора.

4. *Prosbole reducta* n. sp.

(Фиг. 4)

Надкрылья широкие; длина 17, ширина 7.9—8 мм; костальный край сильно выпуклый; остатки SCa явственные; жилкование почти как у *P. jucunda*, но M_{3+4} делится раньше, чем M_{1+2} ; R_2 несколько укорочена; поперечная полоса и узелок (nodus) ясные. № 109/2334, Ива-Гора.

5. *Prosbole* sp. 1

Сохранилась основная часть надкрылья (№ 155/2334); длина должна быть около 30 мм.

6. *Prosbole ovalis* n. sp.

(Фиг. 5)

Надкрылья очень широкие; длина 13.5 мм, ширина 6.5 мм; позади SCa лишь несколько ямочек; поперечной полосы нет; жилки тонкие, жилкование походит на таковое у *P. jucunda*, но M_{3+4} равна по длине своему развилку, кубитальный развилок узкий; A_1 слабо изогнута, тонка. № 163/2334 и 149/2334, Ива-Гора.

7. *Prosbole* sp. 2

(Фиг. 6)

Заднее крыло, длиною 23—24 мм. Жилкование, как у *P. biexcisa* Mart., но M_{1+2} делится раньше, и поперечная жилка m-cu расположена почти на уровне этого деления. Это крыло может принадлежать *P. sojanensis*. Экз. №№ 137/2334 и 156/2334, Ива-Гора.

8. *Prosbole* sp. 3

Сохранились только анальные части (clavus); длина 15.5 (№№ 94/2334 и 56/2955) или 13 мм (№ 53/2455); ямки есть; длина всего надкрылья должна быть около 35 мм. Ива-Гора.

9. *Prosbole* sp. 4

№ 52/2455; clavus, длиной 8 мм. Ива-Гора.

Род *Sojanoneura* Mart.

1. *Sojanoneura edemskyi* Mart.

Два надкрылья, длиною 14 мм; №№ 89/2334 и 116/2334, Ива-Гора.

2. *Sojanoneura bimaculata* n. sp.

(Фиг. 7)

Надкрылья очень напоминают по своему жилкованию и размерам надкрылья *S. marginata* Mart. и *S. kazanensis* Zal., но отличаются более коротким стеблем M_{1+2} и присутствием двух темных пятен, в конце поля между M и CuA и в конце A_1 . Экземпляры №№ 150/2344 и 147/2334, 170/2455 и 213/2455, Ива-Гора.

3. *Sojanoneura dubiosa* n. sp.

(Фиг. 8)

Жилкование, как у предыдущего вида, но апикальные ветви более расходятся; размеры меньше, длина — 8.5 мм; бурых пятен нет. Экз. № 62/2455, Ива-Гора.

4. *Sojanoneura triangularis* n. sp.

(Фиг. 9)

Все надкрылье покрыто точечными ямками; длина 7.5 мм; SC_a явственная; жилкование, как у предыдущего вида, но поперечная жилка $rs-m$ очень косая. Напоминает *S. dubiosa*, но более мелкий вид. № 65/2455, Ива-Гора.

5. *Sojanoneura aberrans* n. sp.

(Фиг. 10)

Форма надкрыльев, как у *S. bimaculata*, но RS отходит от R значительно раньше, чем в других видах рода; CuA делится на одном уровне с M , поперечной $m-cu$ нет; точечные ямки ясны только в основной части; окраска желтая, с неясными пятнами вдоль переднего края. №№ 79/2334 и 102/2334, Ива-Гора.

6. *Sojanoneura signata* n. sp.

(Фиг. 11)

Надкрылье похоже на надкрылья *S. marginata* Mart.; но M_{2+4} делится; R делится раньше, чем M и Cu , а M_{2+4} раньше, чем M_{1+2} ; R и M почти прямые, CuA изогнут; апикальная часть имеет буроватую окраску, основная почти черна. №№ 57/2455 и 58/2455, Ива-Гора.

7. *Sojanoneura* sp.

Экз. № 78/2334, Ива-Гора, длина 10 мм; это надкрылье принадлежит, может быть, *S. bimaculata*, но жилкование неясно.

8. *Sojanoneura* sp.

Экз. № 134/2334, Ива-Гора. Представляет собою отпечаток заднего крыла. Жилкование (фиг. 12) напоминает таковое у *S. proxima* Mart.; развилка передней ветви медианы равен своему стеблю; A_2 сильно изогнутая, но простая, без ветвей; длина 11.5 мм. Возможно, что принадлежит *S. bimaculata* n. sp.

Экз. № 125/2334 и 121/2334, Ива-Гора (фиг. 13), возможно, принадлежат виду *S. proxima*, но крупнее (длина 13—14 мм).

9. *Sojanoneura furcatula* n. sp.

(Фиг. 14)

Экз. № 229/2455, Ива-Гора. Заднее крыло; длина 16 мм, ширина 10 мм. Это крыло сильно отличается от предыдущих; M делится также на три ветви, но M_{1+2} очень коротка, а развилка ее длинен; A_1 и A_2 сильно и сходно изогнуты, и от места перегиба A_2 отходят назад две коротких веточки, из которых одна вскоре делится еще раз. Это, вероятно, особый вид.

Род *Permocicada* Mart.1. *Permocicada borealis* n. sp.

(Фиг. 15)

Экз. №№ 60 и 46/2455, Ива-Гора. Два отпечатка одного и того же надкрылья; длина 12.5 мм. Жилкование как у *P. umbrata* Mart., но M_{1+2} простая и связана с RS поперечной жилкой у середины и слабой поперечной полоской у основания; основная часть надкрылья покрыта точками.

2. *Permocicada elliptica* n. sp.

(Фиг. 16)

Экз. №№ 122/2334 и 80/2334, Ива-Гора. Это надкрылье (длина 20 мм) похоже на надкрылья *Prosbole reducta* n. sp. и *Prosbole ovalis* n. sp., но отличается от них отсутствием узелка и эллиптической формой; M 4-ветвистая, причем оба развилка ее начинаются на одном уровне. Очень напоминает *Permocicada nigronervosa* Mart. из Тихих Гор, но крупнее.

3. *Permocicada simulatrix* n. sp.

(Фиг. 17)

Экз. № 83/2334, Ива-Гора. Это надкрылье подобно предыдущему, но задняя ветвь медианы не делится; длина 11.5 мм.

4. *Permocicada subtruncata* n. sp.

(Фиг. 18)

Экз. №№ 187/2455 и 189/2455, Ива-Гора. Надкрылье небольшое, длина его 9 мм; RS отходит от R ранее, чем обычно; M образует два простых развилка, из которых передний довольно длинный.

5. *Permocicada angustata* n. sp.

(Фиг. 19)

Экз. № 302/2455, Ива-Гора. Мелкое надкрылье (длина 7.5 мм), более узкой формы. Субкосты не видно; M и CuA относительно длинны, M с 4 ветвями, CuA сильно изогнут; RS отходит от R рано.

6. *Permocicada* sp. sp.

(Фиг. 20)

Экз. № 121/2334, Ива-Гора. Надкрылье, длиной 9.4 мм. Поле между S и R очень широко; M_{1+2} с двумя, а M_{2+4} , по видимому, с тремя ветвями; поверхность покрыта мелкими точками. У экз. № 55/2455 жилкование надкрылья плохо сохранилось; в дистальной части видны два темных пятна.

Сем. CICADOPSYLLIDAE Mart.

Надкрылья без точечных ямок; костальное поле, между C+SCa и R₁ широкое, SCp нет; R делится рано; R₁ идет вперед, R₂ наружу, RS простой; M делится позже и образует 3 ветви, M₃₊₄ простая; CuA с простым развилком; A₁ почти прямая, A₂ протекает по заднему краю. Сюда относятся *Cicadopsylla* Mart. и *Scytoneura* n. gen.

Род *Scytoneura* n. gen.

RS отходит от R у середины надкрылья; M делится много позже, и передняя ветвь вскоре же делится на две ветви; CuA делится раньше M. Надкрылья кожистые, без точечных ямок.

Scytoneura elliptica n. sp.

(Фиг. 21; табл. I, фиг. 3)

Экз. № 267/2455, Ива-Гора; длина надкрылья 7.9 мм; жилкование дано на фиг. 21. Надкрылья *Scytoneura* и *Cicadopsylla* напоминают надкрылья *Archescytinidae*, но отличаются присутствием SCa и отсутствием SCp; есть некоторое сходство и с *Psyllidae*. Систематическое положение *Cicadopsyllidae* остается не вполне ясным; оно разъяснилось бы нахождением экземпляра с задними крыльями.

Сем. PEREBORIDAE Zalessky (s. emend.)

Надкрылья состоят из более жесткой основной и перепончатой дистальной части, содержащей разветвления R, RS, M и CuA. В анальной области A₂ протекает несколько отступя от заднего края. Два рода — *Pereboria* Zal. и *Permoribrocha* n. gen.

Permoribrocha ramosa n. g. n. sp.

(Фиг. 22)

Экз. №№ 141 и 142/2334, Ива-Гора. Надкрылье овальное, с закругленным апикальным краем; SCa присутствует; R делится поздно; дистальный отдел его дает ряд ветвей вперед, RS повторно делится в дистальной части. M делится немного ранее, и обе ветви богато разветвляются; CuA делится позже и дает несколько веточек, A₂ соединяется в своей дистальной части с A₁ в общий ствол. Длина 13 мм, ширина 15.5 мм. Точечные ямки имеются только в самом основании.

Ввиду наличия некоторого сходства с р. *Pereboria* Zal. я отношу р. *Permoribrocha* к сем. *Pereboridae*, хотя отношения этих двух родов не близки. Род *Permoribrocha* интересен большим сходством в жилковании надкрылий с современным семейством *Dictyopharidae*, из фульгорид. Очень возможно, что это один из предков этого семейства.

К надсемейству *Fulgoroidea* близко примыкает и следующий род.

Род *Prosbolopsis* n. gen.

Надкрылья широкие с сильно выпуклым, дугообразным передним и прямым или слегка вырезанным задним краем; точек нет. SCa присутствует, SCp нет. Ствол R+M очень длинный, дугообразный; стволы R, M и CuA коротки; R дает несколько веточек, RS простой, M обычно 4-ветвистый, CuA с простым развилком; A₂ проходит отступя от заднего края и на конце соединяется с A₁ в короткую общую жилку. Длина 7.7—8.7 мм.

Сюда относятся *Prosbolopsis ovalis* n. sp. (фиг. 23, экз. № 130/2334), *Pr. simplex* n. sp. (фиг. 24 и 25, экз. №№ 95, 97, 99, 96/2334 и 304/2455), *Prosbolopsis* sp. (фиг. 26 и табл. I, фиг. 5, экз. 110/2334). Здесь сохранилось брюшко, часть груди и передняя часть надкрыльев.

Род *Prosbolopsis* напоминает р. *Permocicada* Mart., но на деле, конечно, стоит ближе к р. *Permoribrocha*, почему я и сближаю его с *Fulgoroidea*.

Сем. SCYTINOPTERIDAE

Scytinoptera ivensis n. sp.

(Фиг. 27)

Экз. №№ 100/2334; 87/2334 и 88/2334, Ива-Гора, задние крылья; 81/2334, Шеймо-Гора, надкрылье. Надкрылья подобны таковым у *Sc. maculata* Mart. из Тихих Гор, но рисунок неясный; длина 6.3 мм.

В задних крыльях M₁ и M₂ в основной части слиты в общий ствол; апикальная ячея между M и CuA широкая, прямоугольная при основании; CuP и A₁ слабо изогнуты; длина крыла 6.3—6.5 мм. Вероятно, сюда же относится и экз. № 124/2334 с Ивы-Горы (фиг. 28). Здесь CuA и A₁ обрамлены бурными полосами, и видно пятно позади A₂; A₂ кончается треугольным развилком.

2. *Scytinoptera* sp.

Экз. № 159/2334, Ива-гора. Жилкование этого надкрылья плохо сохранилось; вероятно, это или *S. obliquo-ovata* Mart. (Тихие Горы), или особый близкий вид.

3. *Anomoscyta reducta* Mart.

(Фиг. 29)

Экз. № 176/2334, Ива-Гора. Надкрылья покрыты точечными ямками; RS обыкновенный, не утолщенный. M делится в апикальной части крыла, но задняя ветвь ее коротка и скоро исчезает; CuA не доходит до конца, обрывается; A₂ протекает отдельно от заднего края и соединяется на конце с A₁. Длина 7 мм.

Сем. COLEOSCYTIDAE n. fam.

Надкрылья твердые, очень широкие, но укороченные, резко суженные лишь в самом основании. R образует две ветви, из которых проксимальная (R₁) идет к переднему краю почти перпендикулярно; RS простой.

М делится в апикальной части и образует три ветви, из которых задняя может сливаться с CuA_1 . CuA с развилком; A_2 рано соединяется с A_1 в длинный общий ствол.

Задние крылья перепончатые, укороченные, несколько расширенные в дистальной части, с очень небольшой анальной областью, ограниченной прямым CuP ; жилкование упрощенное, М двуветвистая.

Это семейство примыкает к сем. *Scytinopteridae*, хотя представители его должны были иметь очень своеобразный *habitus*. Мы различаем в нем два рода.

Род *Coleoscyta* n. gen.

Надкрылья немного расширяются к концу, с сильно утолщенным и закругленным апикальным краем; SCa и SCr не видны, *clavus* небольшой. Жилкование явственное. R_2 присутствует, RS имеет ломаный вид и связан в концевой части поперечной жилкой с R_2 . М образует три почти равной длины ветви и связан с RS косой жилкой; развилком CuA не очень широк; основание CuA параллельно $R+M$; CuP очень резкий; A_1 и A_2 рано соединяются в общий длинный ствол.

Coleoscyta rotundata n. sp.

(Фиг. 30; табл. I, фиг. 6)

Экз. №№ 107/2334 и 113/2334 из Ивы-Горы представляют собою два отпечатка одного и того же надкрылья. Длина 7 мм, ширина 4.4 мм. R_2 кончается коротким развилком; RS связан в основании косой поперечной жилкой с М, затем короткой жилкой с M_1 , а в концевой части с R_2b ячеей между M_1 и M_2 и между M_2 и CuA_1 ограничены в основании прямыми жилками; окраска черно-бурая.

Задние крылья не известны, но, вероятно, сходны с крыльями следующих форм.

Род *Coleoscytodes* n. gen.

Внешность надкрыльев, как у предыдущего рода, но жилкование несколько отличается. R_2 без концевой развилка; RS в основании изогнут, но не связан с М поперечной жилкой; M_2 слит с CuA_1 , почему кубитальный развилок представляется очень широким. У некоторых форм жилкование становится менее ясным.

Задние крылья расширены в дистальной части; передний край волнистый; радиус ($R+R_2$) слегка изогнутый, R_1 слаб или отсутствует; RS связан короткой поперечной жилкой с M_{1+2} ; M_3 , вероятно, слита с CuA_1 , почему кубитальный развилок очень широк. Анальная область ограничена прямым CuP , как в надкрыльях. A_1 ясная, слегка изогнутая, A_2 не заметна или ее нет.

Coleoscytodes venosa n. sp.

(Фиг. 31—32)

Экз. № 299/2455, надкрылье; № 310/2455, заднее крыло, Ива-Гора. Форма надкрылья, как у *Coleoscyta rotundata* n. sp., но поле между передним краем и R более широко; R_2 идет к передне-наружному краю и слегка изогнут, RS связан поперечной жилкой с M_1 ; M_2 слит с CuA_1 , почему кубитальный развилок здесь широк. В задних крыльях R_1 нет; CuA_2 не достигает конца крыла. Длина надкрылья 7 мм, длина крыла 6 мм.

Coleoscytodes elytrata n. sp.

(Фиг. 33—34)

Экз. №№ 85/2334 и 82/2334 Ива-Гора, надкрылье; экз. № 21/2334, Ива-Гора, заднее крыло. Жилкование надкрыльев неясное (кроме *clavus*), жилки в виде слабых поднятий. R_2 отсутствует; медиана, повидимому, 3-ветвистая между M_2 и CuA_2 видна слабая ветвь CuA_1 . Анальные жилки сильные. A_2 назади загибается и затем соединяется с A_1 в длинный общий ствол A_{1+2} , протекающий отступя от края. Длина надкрылья 8.4 мм, ширина 6 мм; окраска темная.

Задние крылья (фиг. 34), как у *C. venosa*; R_1 есть; CuA_2 достигает заднего края; A_1 изогнута. Длина — 7 мм.

EXPLANATION OF PLATE I

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦЫ I

Photographs

Fig. 1. *Prosbote sojanensis* n. sp. Tegmen.
№ 145/2334.

Fig. 2. *Permocicada borealis* n. sp. Tegmen.
№ 46/2455.

Fig. 3. *Scytoneura elliptica* n. g. n. sp. Tegmen.
№ 267/2455.

Fig. 4. *Prosbolopsis simplex* n. g. n. sp. Fore
wing. № 97/2334.

Fig. 5. *Prosbolopsis* sp. Photograph of the
whole body. № 110/2334.

Fig. 6. *Coleoscyta rotundata* n. g. n. sp.
Tegmen. № 107/2334.

Фиг. 1. *Prosbote sojanensis* n. sp. Надкрылье. № 145/2334.

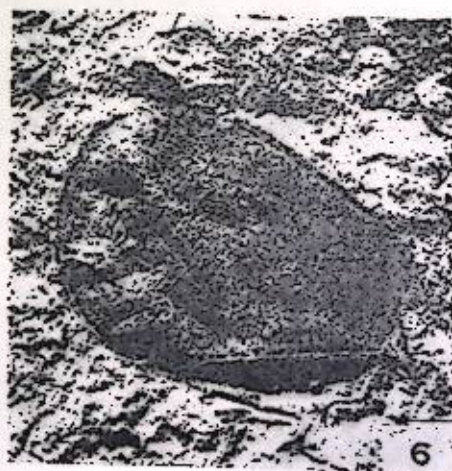
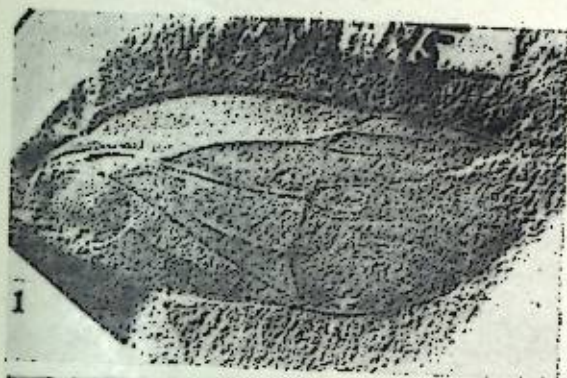
Фиг. 2. *Permocicada borealis* n. sp. Надкрылье. № 46/2455.

Фиг. 3. *Scytoneura elliptica* n. g. n. sp. Надкрылье. № 267/2455.

Фиг. 4. *Prosbolopsis simplex* n. g. n. sp. Переднее крыло. № 97/2334.

Фиг. 5. *Prosbolopsis* sp. Фотография всего насекомого. № 110/2334.

Фиг. 6. *Coleoscyta rotundata* n. g. n. sp. Надкрылье. № 107/2334.



А. В. МАРТЫНОВ

ЗАМЕТКА ОБ ИСКОПАЕМЫХ НАСЕКОМЫХ ИЗ
МЕЗОЗОЙСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ЧЕЛЯБИНСКОГО
БУРОУГОЛЬНОГО БАССЕЙНА

[A. Martynov. Note on the fossil insects from the Mesozoic deposits
in Cheliabinsk district]

В настоящей заметке описываются остатки ископаемых насекомых, в количестве трех видов, обнаруженных А. Н. Криштофовичем при его работах летом 1933 г. в Челябинском бурoughольном районе, производившихся по поручению Центрального Научно-исследовательского геолого-разведочного института в Ленинграде и Уральского Геолого-разведочного треста. Отпечатки насекомых были найдены в образцах породы из колонок, полученных при бурении мезозойских пород бассейна, с глубины 200—300 м. Два насекомых были обнаружены в колонках, взятых у пос. Сухомесовского, а одно у пос. Коркинского. Ввиду отсутствия каких-либо сведений о мезозойских насекомых Урала и Западной Сибири находка этих трех видов представляет большой интерес, и я приношу здесь глубокую благодарность Центральному Научно-исследовательскому геолого-разведочному институту и, в частности, А. Н. Криштофовичу за предложение обработать эти остатки.

При изучении ископаемого жука я должен был обратиться к сравнению с некоторыми современными формами, именно с представителями сем. *Donaciini* и *Sagrini*. За предоставление мне коллекций этих жуков для сравнения я очень обязан зоологу Зоологического института Акад. Наук А. Н. Рейхардту; зоологу Д. А. Оглобину я очень благодарен за приготовление рис. 3 и за некоторые ценные указания.

Декабрь 1933 г.

Отряд ПЛЕСТОПТЕРА — Поденки

Сем. MESEPHEMERIDAE Carp. (?)

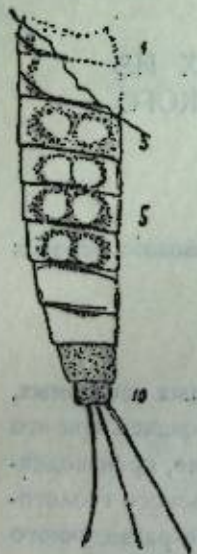
Genus? *ornata* n. sp.

(Фиг. 1).

Обр. № 46. Челябинский район, пос. Сухомесовский, скв. № 22, глубина 234—236.93 м.

Один отпечаток брюшка нимфы поденки.

Длина брюшка 5.5 мм; общая длина тела должна быть 8—10 мм. От второго сегмента сохранилась левая половина, от первого небольшой участок с левой стороны. 6-й, 5-й, 4-й и 3-й украшены, каждый, двумя бурыми кольцевидными фигурами, соприкасающимися по средней линии; в наружных частях эти бурые фигуры более широки. На втором тергите видна буроватая полоса у наружного края, но срединной бурой полосы не замечается; на 1-м тергите также заметна бурая полоса близ края. 7-й и 8-й тергиты бледны, и лишь по переднему краю их находится по узкой буроватой поперечной полоске. 9-й и 10-й тергиты сплошь буры. Три желтоватых хвостовых нити обрамлены бурыми полосками; полоски эти вероятно представляют собою измененные следы обрамлявших их волосков, которые, однако, не видны. Длина нитей неясна, так как их концы не сохранились.

Фиг. 1. Брюшко поденки gen. ? *ornata* n. sp.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ

Так как описанный вид сохранился в нимфальной фазе, то сказать что-либо определенное о систематическом положении его очень трудно. От всех известных видов золенгофенского рода *Mesephemera* Handl. вид *ornata* сразу отличается своими малыми размерами, так как трудно допустить чтобы у формы, хотя бы и нимфы, с длиной тела 8—9 мм крылья достигали бы длины 22—32 мм. Некоторые виды *Paedephemera* Handl., как *P. mortua* Hagen и *P. oppenheimi* Handl., по длине передних (19 мм и 16 мм) несколько более подходили бы к нашему экземпляру, но также, пожалуй, были несколько велики.

Более подходит по длине крыльев (15—16 мм) *Hexagenites weyenbergi* Scudder, но, конечно, сближать на этом только основании нашу форму с этим видом не приходится. Carpenter указывает¹ что Hagen опре-

делил в свое время находящийся в Гарвардском Музее экземпляр этого вида, как *Ephemera cellulosa* Hag. (*Mesephemera cellulosa*), что говорит о близости рода *Hexagenites* к *Mesephemera*.

По размерам к нашей форме более всего приближаются устьбалейские *Mesobaetis sibirica* Brau. и *Mesoneta antiqua* Brau., описанные по нимфам; у нимфы первого вида длина тела 14 мм, второго—8 мм. Нимфа *Mesoneta* имеет очень широкое тело и решительно отличается от нашей; нимфа *Mesodaetis* имеет более тонкое тело, но сближать ее на этом только основании с нашей формой не приходится; никакого рисунка брюшка для нее не указывается. Ввиду изложенного определение рода, к которому могло бы относиться брюшко описанной нимфы, в настоящее время не представляется возможным; по размерам эта форма, все-таки, более походит на устьбалейские виды.

Отряд NEUROPTERA — Сетчатокрылые

Сем. PROHEMEROBIIDAE Handl.

Род *Archedilaropsis* n. gen.

Строением сложного кубитуса и анальных жилок, затем ветвлением жилок в их дистальных частях и, повидимому, также и формой крыльев этот род напоминает род *Archegetes* Handl. из верхней юры (мальма) Баварии, но не может быть отнесен ни к этому, ни к другим известным юрским родам. Наиболее характерной особенностью крыльев нашего рода является строение радиального сектора (фиг. 2), который очень рано делится на две ветви, причем нижняя ветвь вскоре же вновь делится повторно. Медиана делится рано, и задняя ветвь ее, повидимому, простая, передняя же делится. Размеры небольшие.

Тип рода—*Archedilaropsis furcata* n. sp. из юрских отложений Челябинского района.

Archedilaropsis furcata n. sp.

(Фиг. 2)

Челябинский район, окрестности Коркинского, бур. скважина.

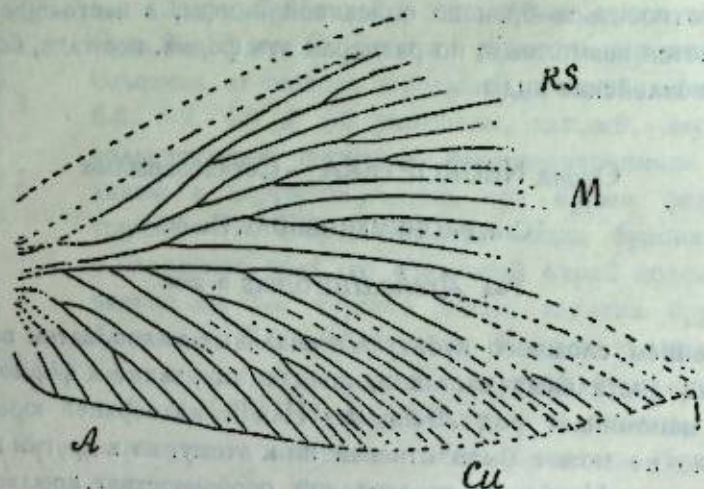
Два отпечатка одного и того же крыла; негативный отпечаток сохранился лучше и с него и сделан рис. 2.

Отпечаток представляет собою переднее крыло, но в задней части его заметны хорошо жилки, принадлежащие, несомненно, другому крылу, вероятно, заднему. Это налегание в задней части одного крыла на другое значительно затрудняет распознавание их жилок, тем не менее можно все-таки сказать, что большая часть всего отпечатка принадлежит переднему крылу, которое и изображено на фиг. 2. Самая передняя и дистальная части не сохранились; не сохранилась и часть жилок в задней части крыла; не сохранившиеся части жилок намечены пунктиром. От второго

¹ Carpenter, F. Jurassic Insects from Solenhofen in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoology. Annals of the Carnegie Museum, vol. XXI, No 3, 1933, p. 103.

налегающего крыла сохранилась ясно лишь самая задняя часть изображенная на фиг. 2а; жилки этого участка сохранились довольно хорошо и принадлежат кубитальной области.

Описание. Крыло широкое. Длина сохранившегося остатка, от основания до конца кубитуса, около 14,5 мм, общая же длина всего крыла должна быть около 25—26 мм, следовательно, на много меньше длины передних крыльев у верхнеюрского рода *Archegetes* Handl., с одним видом *A. neuropterorum* Handl., из литографских сланцев Баварии, у которых она доходит до 70—75 мм. Коста, субкоста и костальное поле не сохранились.



Фиг. 2. Переднее крыло *Archedilaropsis furcata* n. g. n. sp.

Радиальный сектор отходит от радиуса очень рано и вскоре же бифурцирует; передняя ветвь его вскоре отделяет с задней стороны две, а вероятно и более ветвей (не сохранились), задняя же еще раньше делится на две ветви, и задняя из них вскоре образует еще три ветви, а передняя делится несколько позже.

Медиана делится почти на одном уровне с радиальным сектором на заднюю простую (может быть бифурцирующую в дистальной части) и переднюю ветвь, вскоре же делящуюся.

Кубитус сложный и дает по крайней мере 7—8 ветвей, большую частью дающих еще по одному развилку; особых мелких концевых развилков нет. Анальных жилок видно 4; передняя из них сложная и состоит из трех ветвей.

Между продольными жилками довольно хорошо заметны тонкие промежуточные полоски слегка приподнятого хитина; подобные полоски замечаются и у современных сетчатокрылых.

Сохранившаяся задняя часть другого крыла относится к области кубитуса; мы видим здесь три почти одинаковой длины развилки, перед которыми проходят простые жилки.

Описанное крыло по характеру кубитуса и анальных жилок более всего напоминает передние крылья у рода *Archegetes*, с его единственным известным видом *A. neuropterorum* Handl., но сразу же отличается от него, помимо отличий в жилковании, почти втрое меньшими размерами. Другие сетчатокрылые верхней юры сильно отличаются от *Archedilaropsis* и останавливаться на них мы не будем. Если сравним теперь нашу форму с известными лейасовыми европейскими видами *Prohemerobiidae*, то увидим, что от них наш род также отличается довольно сильно. У главного рода *Prohemerobius* Handl., включающего в себе до 8 видов, жилкование крыльев было гораздо сложнее и, в частности, сектор радиуса имел совсем иной, гребенчатый вид. Это были еще более мелкие формы, с длиной крыльев от 4 до 10 мм. По размерам к нашему виду более подходили бы *Actinophlebia* Handl. и *Paractinophlebia* Handl., у которых длины крыльев были 15 и 11 мм у первого и 25 и 30 мм у видов второго рода, но густое сложное жилкование их было очень отлично от жилкования нашей формы. Еще меньше сходства с другими мезозойскими сетчатокрылыми.

В результате сравнения описанной формы с известными видами мезозоя приходится высказать то мнение, что генетически она ближе других стоит к верхнеюрскому роду *Archegetes* Handl. из Баварии, но гораздо меньше его, что говорит о ее большей архаичности, а тем самым и о большей древности. Ранним ветвлением задней ветви сектора радиуса, а также и характером дистальных бифуркаций род *Archedilaropsis* несколько напоминает современный род *Dilar*; отсюда заимствовано и его название.

Отряд COLEOPTERA — Жуки

Сем. CHRYSOMELIDAE

Род *Mesosagrites* n. gen.

Элитры удлиненные, своей формой напоминающие элитры жуков из рода *Donacia* Fabr., но по скульптуре более сходные с элитами соседнего подсемейства *Sagrini*. По несколько выпуклыми надкрыльям проходит до 14 тонких полосок из мелких точечных углублений; между полосками замечается тонкая поперечная морщинистость; основная часть надкрыльям образует выпуклость, за которой следует заметная впадина. Боковые края с тонкой краевой каемкой.

Тип рода — *Mesosagrites multipunctatus* n. sp. из юрских отложений близ Челябинска.



Фиг. 2а. Участок заднего крыла в области концевых ветвей кубитуса.

Mesosagrites multipunctatus n. sp.

(Фиг. 3)

Обр. № 33; Челябинский район, пос. Сухомесовский, скв. № 63, глубина 243—245 м.



Фиг. 3. Надкрылье жука *Mesosagrites multipunctatus* n. g. n. sp.

Образец представлен двумя отпечатками одного и того же надкрылья; позитивный отпечаток лучше, яснее, и с него и сделан рис. 3. Сохранилось почти все надкрылье, лишь с немногими изъянами. Надкрылье удлиненное, к концу почти заостренное, кверху слабо выпуклое. Вдоль по надкрылью проходит до 14 тонких рядов маленьких ямочек в виде точек; в концевой части ряды эти или полоски становятся неясными и исчезают. В основной части наружные полоски, отвечающие приблизительно области медианы и радиуса, загибаются наружу, в самом же основании, вероятно, загибаются прямо к основанию. Основная часть поднята, образуя ясную выпуклость, за которой следует мелкая, но широкая впадина, занимающая среднюю часть надкрылья; задние $\frac{2}{3}$ надкрылья опять слабо выпуклы. По краям, особенно внутреннему, видны очень тонкие краевые каемки. Между точками, преимущественно в основной трети, но также и в основании дистальной трети и в наружной (т. е. прилегающей к переднему краю) области, расположены тонкие, мелкие, но более ясные морщинки.

Длина всего надкрылья 11,5 мм, максимальная ширина 3,8—4 мм.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА MESOSAGRITES

Формой и скульптурой элитр описанная форма очень напоминает с одной стороны *Donaciini*, с другой *Sagrini*. В форме, т. е. в очертаниях элитр больше сходства с родом *Donacia* Fabr., но во всей скульптуре элитр больше сходства с тропическим родом *Sagra* Fabr. из подс. *Sagrini*. У *Donaciini* ямки крупнее, резче, у видов же рода *Sagra* эти ямки так же мелкие, как у *Mesosagrites*, а число и расположение рядов или полосок этих ямок очень сходно с таковыми у нашего рода; таких полосок у *Sagra* и *Donacia* можно насчитать 12, у нашего рода 14. У некоторых видов *Sagra*, как у *S. kirbyi* Boly, *S. bicolor* Lac. и ряда других, появляются и тонкие морщинки, еще не всюду ясно выраженные; у видов же *S. tristis* Fabr. и некоторых других они распространяются по всему надкрылью и становятся редкими и грубыми, значительно более грубыми, чем у *Mesosagrites*. Мелкие морщинки около ямочек замечаются и у *Donacia*. У значи-

тельной части видов рода *Sagra*, как-то у *borneensis* Jacob, у *Fabricii* Lac., у *longicollis* Lac., *superba* Lac., *perlucida* Lac., *chrysochlora* Lac. и некоторых других, вся основная часть надкрылья образует аналогичное поднятие или выпуклость, за которой следует широкая впадина, как у *Mesosagrites*, только расположенная ближе к основанию. Полоски области медианы и радиуса и у *Sagra* ясно загибаются, ближе к основанию, сначала наружу, а затем в основании несколько внутрь. У других видов *Sagra*, как и у *Donacia*, дифференцируется в основной части особый плечевой бугор, у нашего вида еще отдельно не выраженный. У многих видов рода *Sagra* полоски точек оказываются слегка сближенными друг с другом попарно, так что получаются двойные ряды, отделенные от соседних рядов несколько более широкими гладкими полосками. У *Mesosagrites* такого сближения отдельных полосок нет или почти нет, но при некоторых условиях освещения тенденция к началу образования двойных полосок как будто замечается. Все эти сходства между родами *Mesosagrites* и *Sagra*, замечаемые не только в числе и расположении точечных полосок и морщинистости, но также и в наличии выпуклостей и впадины на их надкрыльях, приводят нас к определенному заключению, что наш ископаемый род действительно генетически более или менее близок к роду *Sagra*, но в то же время по очертаниям и форме элитр напоминает более род *Donacia*. Последнее вполне понятно, так как тропический род *Sagra*, как и другие *Sagrini*, в некоторых отношениях является очень специализированным родом, и элитры у него, как и у других *Sagrini*, очень выпуклы, чего нет в такой степени у рода *Donacia*. Это, в свою очередь, приводит нас к второму заключению, именно, что род *Mesosagrites* примитивнее рода *Sagra* и вряд ли может быть включен в подс. *Sagrini*; скорее его следует выделить в особое подсемейство *Mesosagritini*, родственное как *Sagrini*, так и *Donaciini*, и в надкрыльях объединяющее некоторые черты тех и других.

Как известно, личинки *Donaciini* ведут водный образ жизни, встречаясь в прибрежных мелководных областях озер, заросших камышом *Phragmites*, хвощами и другими водными растениями.

Личинки *Donaciini* вгрызаются передней частью тела в корни и основания стеблей водных растений и дышат газами их воздухоносных полостей. Личинки *Sagra* живут уже внутри самих стеблей, притом стеблей уже наземных растений, — бататов и др. Вряд ли можно сомневаться в том, что такая биология личинок *Sagra* носит более вторичный, производный характер, чем биология менее измененных *Donaciini*.

На этом основании с большим вероятием можно думать, что и личинки *Mesosagrites* вели, подобно *Donacia*, водный образ жизни и встречались в подобных условиях.¹

¹ Это предположение находит себе косвенное подтверждение в том, что в области относящихся сюда отложений в больших количествах обнаружены хвощи *Neocalamites*, произраставшие, по всей вероятности, в озерах.

В начале статьи мы описали из тех же слоев одну поденку, а нимфы всех поденок ведут водный образ жизни, встречаясь в озерах, ручьях и т. п. Это приводит нас к заключению, что в районе сохранения насекомых находились в то время значительные озера.

ОБЩИЕ ЗАМЕТКИ

О характере местообитания найденных форм

Нахождение жука *Mesosagriles* и личинки поденки свидетельствует, как мы видим, о том, что здесь было какое-то озеро, в прибрежной области которого, среди водных растений, и должны были жить личинки указанного жука; их имаго, вероятно, сидели на надводных частях растений, подобно современным видам *Donaciini*.

Как видно из работы А. Н. Криштофовича и В. Д. Принады „О рзто-лейасовой флоре Челябинского буро-угольного бассейна Восточного Урала“¹ в интересующих нас отложениях Челябинского района особенно обильно представлены остатки хвоща *Neosalamites Nordenskiöldii* (Heer). Как любезно сообщил мне А. Н. Криштофович, он думает, что этот *Neosalamites* жил в озерах, а сама порода (глинистые сланцы), в которой заключены остатки растений, а местами и прослой угля, образованного, главным образом, остатками *Neosalamites*, является озерным отложением.

Итак, в области находок растений и насекомых существовало озеро или ряд озер. В прибрежной области их в большом количестве произрастал указанный *Neosalamites*, на котором и встречались жуки *Mesosagriles*. В тех же озерах жила и описанная выше поденка.

При таком господстве озер в мезозое Челябинского района вполне понятным становится тот факт, что из трех видов найденных насекомых два оказались водными. Это обстоятельство, в свою очередь, невольно ставит перед нами вопрос и о биологии найденного сетчатокрылого из сем. *Prohemerobiidae*. Об образе жизни этих вымерших сетчатокрылых и их личинок мы не знаем ничего, но так как и в настоящее время некоторые сетчатокрылые (*Sisura*, *Osmylus*, затем и весь родственный им отряд *Megaloptera*) живут еще в воде, то нахождение в фауне этого озерного района представителя более древних сетчатокрылых естественно вызывает предположение, не были ли *Archedilaropsis* водными насекомыми? Я считаю такую гипотезу очень вероятной. В свое время (1908) Handlirsch также высказал предположение, что личинки *Prohemerobiidae* жили, может быть, в воде.

О возрасте найденных насекомых

Основываясь на изучении найденных в Челябинском буроугольном районе остатков растений (24 вида), особенно *Neosalamites Nordenski-*

¹ Труды Геол.-разв. объедин. НКТП, вып. 356, 1933, М.—Л.—Новосибирск.

öldii, *Taeniopteris ensis*, *Podozamites angustifolius*, *Cycadocarpidium Erdmanni* и *Ginkgo sibirica*, Криштофович и Принада пришли к тому заключению (loc cit.) что 1) челябинская флора является одной из древних флор Сибири и возраст ее можно оценивать рзтом или нижним лейасом и 2) что она многими элементами связана с сибирскими флорами и входит в состав Сибирской флористической провинции.

Дают ли рассматриваемые выше насекомые какие либо указания для суждения о геологическом возрасте их? На это следует ответить, что некоторые указания они дают, но слишком общие и неопределенные. Дело в том, что из трех найденных форм лишь одна, — *Archedilaropsis furcata*, — может быть сравнена с другими уже известными формами из того же сем. *Prohemerobiidae*, из двух же других видов один описан нами только по брюшку (*MesepheMERIDAE*, gen.? *ornata* n. sp.) и установить его род было невозможно, а другой вид, именно жук *Mesosagriles multipunctatus* не имеет сколько-нибудь близких родов среди известных мезозойских жуков, а потому также не может дать сколько-нибудь определенных указаний о возрасте. Поденка своими малыми размерами несколько напоминает роды *Mesoneta* и *Mesobaetis* из Усть-Балея, однако, сблизать ее с этим родом пока не приходится. Надкрылье *Mesosagriles* носит, в общем, юрский отпечаток (s. latu), но высказаться точнее о возрасте его никак не возможно. Остается один вид сетчатокрылого *Archedilaropsis furcata*. Как указано выше, эта форма жилкованием крыльев напоминает более всего верхнеюрский род *Archegetes* Handl., но гораздо меньше ее, что говорит о ее большей архаичности, большей древности. Большинство известных лейасовых *Prohemerobiidae* еще мельче, но это все другие, не сходные роды. Вывод из всего этого можно сделать, мне кажется, лишь тот, что нахождение названного сетчатокрылого свидетельствует о возрасте не выше средней юры, вероятнее же о лейасовом. Конечно, это заключение весьма „приблизительное“, но оно не противоречит выводу, сделанному на основании изучения растительных остатков.

SUMMARY

The fossil insects under description are recorded by Dr. A. N. Kryshtofovich in the Mesozoic shales at the vill. Sukhomesovo and Korkino, Cheliabinsk District.

Order PLECOPTERA

Fam. MESEPHMERIDAE Carr.?

Gen.? *ornata* n. sp.

(Fig. 1)

One specimen, № 46, representing the positive impression of the abdomen of an ephemeridan nymph; preservation well.

Length of abdomen 5.5 mm, total length of body should be 8—9 mm; 6th, 5th, 4th and 3rd tergites, each adorned with two ring-like brown figures, united with their inner portions; on the second tergite exist only the outer brown portions of rings, but the median band is lacking; on the first tergite also but the outer brownish spots or streaks are perceivable; median portion, probably, is also lacking (only a small portion of the first tergite is preserved). 7th and 8th tergites pale, with but narrow brown stripes on their anterior margins. 9th and 10th tergites brown. Three caudal filaments pale, margined with brown; gills not preserved. Vicinity of the vill. Sukhomesovo, Tcheliabinsk distr.

Judging by the shape of abdominal segments, this is a nymph, although the gills are lacking (not preserved?). The genus is indeterminable. This is a small form, thus at once differing from the most European species of *Mesephemera* and *Paedephemera* Handl. Ustbaleian species *Mesobaetis sibirica* Brau. and *Mesoneta antiqua* Brau., known but by larvae, are more similar in size to *ornata*, but the body in *Mesoneta* was very broad, and *Mesobaetis* was a more large form.

Order NEUROPTERA

Fam. PROHEMEROBIDAE Handl.

Archedilaropsis n. gen.

By the structure of CuA, arrangement of anal veins, by the branching of the distal portions of longitudinal veins, as well as, perhaps, by the shape of wings this genus somewhat reminds of Upper Jurassic *Archegetes* Handl., but differs from this, as well as from other *Prohemerobiidae* by the very early branching of RS_{3+4} . Mediana divides at the level of the main furcation of RS; anterior branch dividing again, posterior one simple. Size not large.

Archedilaropsis furcata n. sp.

(Fig. 2)

The specimen represents two impressions of an anterior wing, but without the distal, anterior and a portion of its posterior part; in the region of Cu is preserved a portion of the other, probably, of the posterior wing (Fig. 2a).

Anterior wing broad; length of the preserved portion (up to the end of CuA)—14.5 mm, total length of the wing should be about 25—26 mm. Thus, this wing is much smaller, than that in *Archegetes* (*A. neuropterorum* Handl., 70—75 mm). RS deriving from R very early and almost immediately dividing into two branches; anterior branch soon forms several branches behind (on the preserved portion there are only two such branches), the posterior divides earlier into RS_2 and RS_3 , and both these branches divide again. Mediana divides almost at the same level with RS, anterior main branch furcating again,

posterior one, apparently, simple. Cubitus (CuA) composite and forms 7—8 secondary branches, the greatest part of which furcate again and form simple forks; small endforks lacking. Four anal veins are seen, the first one composed of three branches. At least three branches of CuA form simple forks in the posterior wings (fig. 2a).

Vicinity of the vill. Korkino, Cheliabinsk District.

By the character of Cu and of anal veins the anterior wings in the gen. *Archedilaropsis* resemble clearly those in the Upper Jurassic *Archegetes*, but differ at once in the structure of RS and in much smaller size, the length of fore-wings in *Archegetes* reaching 70—75 mm. Liassic *Prohemerobiidae* are mostly, smaller, except the gen. *Actinophlebia* Handl. and *Paractinophlebia* Handl., but the venation in all these genera is much different from that in our form. Thus one may say, that the gen. *Archedilaropsis* is somewhat allied to Upper Jurassic *Archegetes*, but is smaller and more archaic. In the furcation of RS it somewhat reminds also of the gen. *Dilar*.

Order COLEOPTERA

Fam. CHRYSOMELIDAE

Mesosagrites n. gen.

Elytra elongated, in their shape resembling those in the gen. *Donacia* Fabr., but in the sculpture more similar to those in the gen. *Sagra* Fabr. Elytra adorned with about 14 slender stripes of very small dotted pits, between which slender wrinkles are observable; lateral borders slender, basal part somewhat elevated, forming a distinct convexity.

Mesosagrites multipunctatus n. sp.

(Fig. 3)

Specimen № 33, representing an elytron in two impressions; fig. 3 is made from the positive impression.

Elytron elongated, acuminate to its end; there are about 14 longitudinal stripes of almost parallel series of dotted pits, becoming indistinct in the apical part; basal portion of elytron somewhat elevated and the stripes, situated in the median and radial parts, are somewhat curved here outwards, then to the base; behind this convexity is a shallow and broad concavity; distal portion feebly convex; transverse wrinkles more distinct in the basal part, near the distal third and on the external portion.

Length of elytron 11.5 mm, maximal breadth 3.8—4 mm.

Vicinity of the vill. Sukhomesovo, Tcheliabinsk distr.

Although the just described elytron in its general shape is much reminding of the elytra of *Donaciini*, in the sculpture, as well as in the presence of a shallow concavity behind the convex basal part, it resembles more to those in the subfam. *Sagrini*, in the gen. *Sagra* Fabr., in particular. Transverse

wrinkles are present also in many species of *Donacia* and *Sagra*, but in *Sagra* they are not as dense and slender, often irregular. Longitudinal stripes of dotted pits in *Sagra* are curved in the basal part of its elytra, as in *Mesosagrites*.

Such an obvious similarity between the gen. *Mesosagrites* and *Sagra* proves, that the first genus is allied to the recent *Sagrini*, but I do not think that it can be included in this subfamily, since the elytra in *Sagrini* are much more convex, and the shape of elytra in *Mesosagrites* resembles more that in *Donacia* Fabr. Therefore I believe, the gen. *Mesosagrites* should be separated rather into a distinct subfam. *Mesosagritini* n. subfam., allied to both recent subfamilies. It is very likely, that the larvae of *Mesosagritini* were living in the water, in the littoral parts of lakes, like *Donacia*, imagines of which are often met with on the stems of rushes of *Equisetum*, *Phragmites* etc.

According to Prof. A. N. Kryshfovich, who has examined remains of plants, the deposits, containing the insects, are filled somewhere with numerous remains of *Neocalamites Nordenskiöldii* (Heer), which was growing, probably, in water, like many recent *Equisetaceae*.

The coal beds are formed here chiefly by remains of these *Neocalamites*. It is quite evident, and Dr. Kryshfovich is of the same opinion (in litt.), that in the region of these deposits existed one or several lakes with an abundant vegetation of *Neocalamites* etc. Among the stems of these plants were living *Mesosagrites*. The above named ephemerid „*ornata*“ lived also in these lakes, and it appears not impossible and rather probable, that the Proheme-robiiid *Archedilaropsis* has had also aquatic larvae and pupae.

On the age of the Mesozoic strata of the Cheliabinsk district

Only one form, *Archedilaropsis furcatus* may give some indications about the age of these deposits, and our conclusion is that these beds are not younger, than Middle Jurassic, but, more probably, Liassic. The opinion of Kryshfovich and Prinada is that it is Rhetic or Lower Liassic.

П. П. СУШКИН

PERMOCYNODON, ЦИНОДОТ ИЗ ВЕРХНЕ-ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ р. СЕВЕРНОЙ ДВИНЫ

[P. P. Sushkin. Permocynodon, a cynodont reptile from the Upper Permian of Russia]

Настоящая статья представляет собою точный перевод доклада покойного автора на X Международном Зоологическом Конгрессе в Будапеште в 1927 г. Форма, описываемая автором, представляет выдающийся научный интерес; в то же время Труды X Конгресса являются библиографической редкостью, что и побудило Палеозоологический институт опубликовать перевод статьи в своих „Трудах“.

Животное, описываемое мною, как *Permocynodon*, было найдено покойным проф. В. П. Амалицким в верхне-пермских отложениях на р. Северной Двине и принадлежит к замечательной фауне по существу южно-африканского типа, на территории СССР впервые открытой этим исследователем.

С достоверностью от *Permocynodon* известен только череп. Вполне возможно, что этому же индивиду принадлежат найденные вместе с черепом таз с несколькими соединенными вместе пресакральными и постсакральными позвонками и оба бедра — но обработка этих частей скелета в настоящее время еще не закончена. Череп был найден в небольшой, величиной с кулак, конкреции желтовато-серого песчаника. Порода цементирована кальцитом, чрезвычайно тверда и с трудом поддается обработке. Сохранность костей очень хорошая. Череп почти полный; исчезли лишь: левая скуловая дуга и кончик верхней челюсти. Нижняя челюсть и stapes — на месте; замечательно, что наряду с этим, левое spleniale отделено и несколько смещено. Длина черепа 91 мм, т. е. приблизительно та же, что у крупного опоссума. Максимальная ширина = 66 мм. Продолговатая мозговая коробка значительно длиннее, чем у *Ictidopsis*, *Nyctosaurus* и у *Diademodon*.

Далее заслуживают внимания строение морды позади клыков, несколько ложкоподобный симфиз нижней челюсти и тонкая, но полная посторбитальная дуга и большая височная ямка.

В особенности интересен зубной аппарат. Зубная формула:

$$I \frac{4+?2}{6} C \frac{1}{1} M \frac{12}{?12}$$

Верхние резцы конические, слегка согнутые; самый задний мал и ясно наклонен назад; ближайшие два толстые; впереди сохранилось основание еще одного зуба той же величины; далее, к концу морды альвеолярный край обломан; здесь несомненно могли свободно поместиться еще два зуба того же размера. Таким образом, число резцов могло равняться шести. Позади самого заднего резца находится глубокая впадина, в которую входит клык нижней челюсти; впадина продырявлена с лицевой поверхности. Нижние резцы имеют сжатые коронки и несколько расширены в поперечном направлении; передние наклонены на 45° к горизонтальной плоскости. Верхний клык большой, его задний край острый. Благодаря значительной толщине корней альвеолы верхних клыков сильно вздуты и морда имеет здесь расширенный вид.

Нижний клык — тех же размеров, что и верхний; при плотно закрытом ротовом отверстии он лежит впереди и медиально от верхнего клыка и входит в вышеописанную ямку верхней челюсти.

Коренные зубы верхней челюсти следуют за клыком почти без промежутка и плотно прилегают друг к другу. Три передних малы и конической формы. Следующие два несколько крупнее и заметно утолщены в основании коронок. Остальные еще больше и устроены сложнее; форма коронок напоминает древесную почку. Основание коронки утолщено, имеется один центральный конус, два или три маленьких добавочных на наружной стороне и столько же на лингвальной; эти конусы стираются, повидимому, довольно быстро. Нижние коренные входят в ряд верхних коренных. Форма и точное число нижних коренных зубов не могут быть установлены при настоящем состоянии препаровки с точностью, но, повидимому, нижний ряд зубов подобен во всех отношениях верхнему. Некоторые коренные зубы в описываемом черепе находятся в состоянии смены; таким образом, можно установить, что смена зубов происходит без определенной последовательности (как это и вообще обычно для рептилий) и что в этом отношении нет разницы между передними и задними зубами; таким образом, несмотря на различия в форме, нельзя говорить о „премолярах“ и „молярах“.

Как упомянуто, височная яма широка и длинна. Скуловая дуга довольно тонкая и обнаруживает соотношения костей, типичные для сумчатых и плацентарных и отличные от таковых у *Monotremata*.

От squamosum у основания скуловой дуги отходит вниз большой отросток, который поддерживает quadratum и несет на своем наружном краю небольшое, но ясное quadrato-jugale. Имеется маленькое foramen подонтов; все расположение частей напоминает, в существенном, ди-

Теменная область образует высокий и острый гребень. Теменное отверстие совсем незначительных размеров, хотя и выражено отчетливо. Оно сдвинуто значительно вперед по сравнению с таковым у *Diademodon* и *Ictidopsis*.

Frontale длиннее и простирается дальше вперед, чем у других названных форм.

Septomaxillare хорошо развито. Epipterygoideum лежит непосредственно впереди prooticum и имеет вид широкой пластинки. Его верхний край доходит до нижнего края parietale. Epipterygoideum отдает небный отросток вперед и processus quadratus назад. Последний достигает внешнего края параокципитального гребня и связан с ним, но не с quadratum. Небольшое orbitosphenoideum лежит далеко впереди.

Как видно при рассмотрении сверху, соединение основания черепа и небноквадратного комплекса подобно таковому у *Nyctosaurus* и вероятно *Ictidopsis*. Имеется короткий крепкий базиптеригонидный отросток, с которым швом соединены как птеригониды, так и epipterygoidea. Ramus quadratus птеригоида почти полный, но ее задний конец свободный и не доходит до quadratum. Ветвь птеригоида к quadratum покрывает таковую птеригоида и не достигает quadratum. Имеется небольшая интерптеригонидная ямка.

Сошник образует перегородку между хоанами. Правый и левый vomera наклонены друг к другу, образуя выступ в вентральном направлении и заключая некоторый участок свободного пространства в спинном. Имеется зачаточное вторичное небо, доходящее по медиальной линии до уровня седьмого „коренного“ зуба. Quadratum малое, хотя и функционирующее. Его processus oticus входит в углубление нижнего края squamosum. Stapes имеет вид короткого крепкого стержня с большим артериальным отверстием; его наружный конец прикреплен к концу paroccipitale, вероятно, он имел также хрящевое соединение с quadratum.

Dentale широкое и парное, соединено с массивным короноидным отростком, несущим большое углубление от musculus masseter. Spleniale принимает участие в образовании симфиза.

Постдентальные элементы почти не уменьшены в размерах; однако, начинающаяся редукция их обнаруживается в полном переходе прикрепления m. masseter к одному лишь dentale и в ослаблении articulare. Наружная сторона angulare совершенно гладкая, снабжена углублением и несет вырост, который я называю „lobus tympanicus“. Supraangulare имеет вид пластинки, лежащей вдоль верхнего края angulare. Имеется complementare. Articulare имеет хорошо развитый предсуставной отросток.

В сочленении нижней челюсти с черепом принимают участие: articulare с quadratum и задний конец supraangulare с quadratojugale.

Вероятно, гладкая поверхность angulare являлась стенкой полости, которая была замкнута тимпанальной перепонкой, натянутой между lobus tympanicus и верхним краем нижней челюсти.

Таз и соединенные с ним части в настоящий момент еще не обработаны. Следует, однако, отметить, что — по крайней мере в задних позвонках — нет никаких признаков такого расширения ребер, какое наблюдается у *Cynognathus* и *Ictidopsis*.

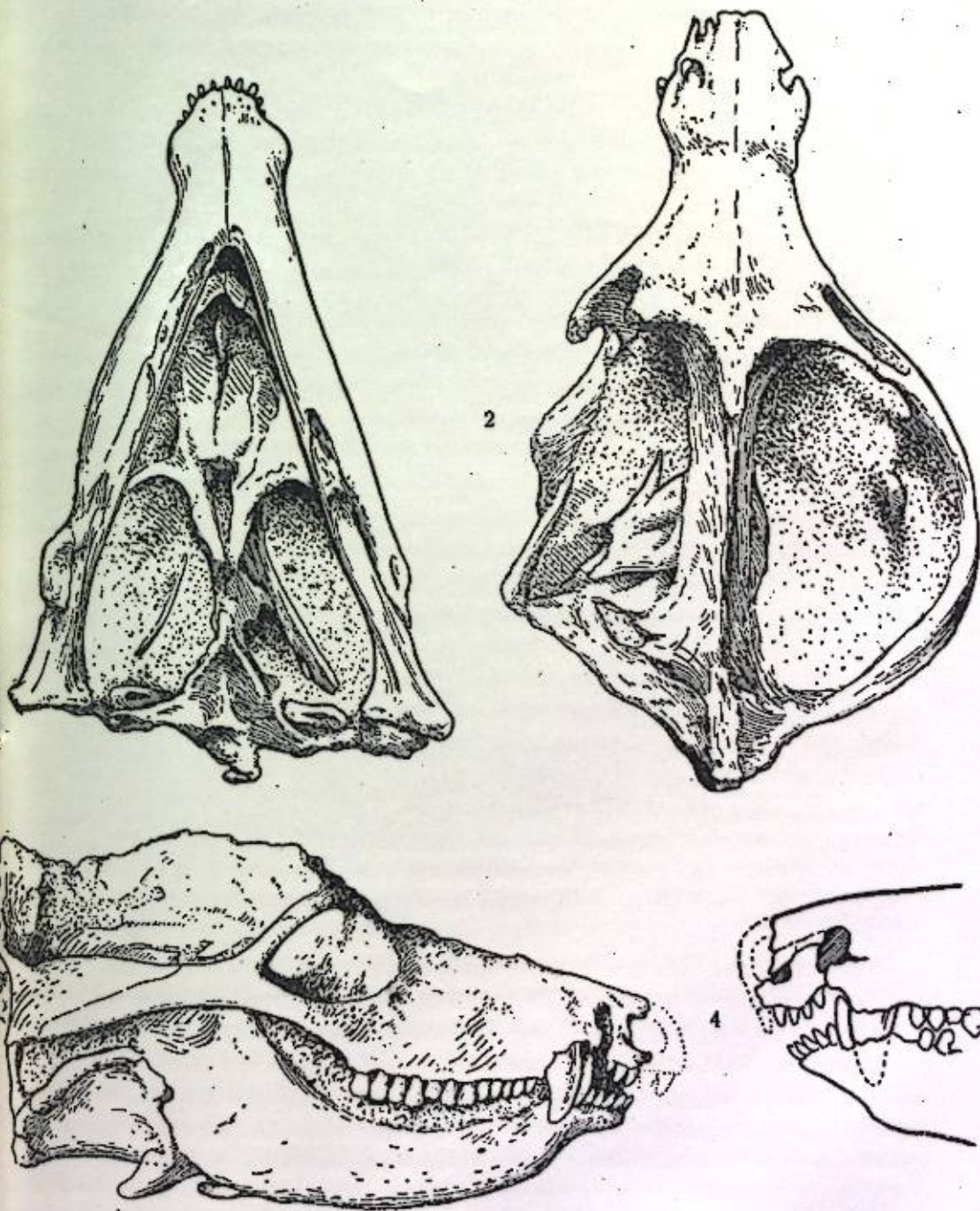
Рассмотренная здесь форма наряду со стоящей с ней в близком родстве, но не полно изученной *Dwinia*, описанной Амалитским, являются единственными европейскими цинодонтами. Они принадлежат к самым древним родам этой группы, хотя верхне-пермские *Cynodontia* известны также из Африки. Как бы то ни было *Permocynodon* — ранняя и по многим признакам примитивная форма, притом во многих отношениях более примитивная, чем верхне-пермские *Ictidopsis* и *Nyctosaurus*, не говоря уже о *Diademodon*.

Заслуживает внимания отсутствие признаков специализации, которые ставят других цинодонтот в стороне от линии предков млекопитающих. Одно лишь углубление в верхней челюсти для нижнего клыка можно рассматривать как черту такой специализации. Но я не думаю, чтобы этот признак был особенно важным; сверх того, следы его обнаружены мною у опоссума.

В связи с этим отсутствием особенностей специализации, направленной в сторону от главного ствола, особенно замечательным представляется большая чем у других цинодонтот длина: 1) frontalia и 2) мозговой коробки. Вполне вероятно, что пермоцинодонтот из всех описанных цинодонтот обнаруживает наименьшее расхождение с линией развития пресмыкающихся в направлении млекопитающих!

SUMMARY

The form in question, together with nearly related, but incompletely known *Dwinia*, described by Amalitzki, are the only European Cynodonts. They belong to the oldest genera of the group, although Upper Permian Cynodonts are known from South Africa too. Anyhow, *Permocynodon* is an early and in many characters primitive form, which is in several respects definitely more primitive than the Upper Permian *Ictidopsis* and *Nyctosaurus*, to tell nothing of the *Diademodon*. Very remarkable is the absence of the characters of specialisation, which lead away the other Cynodonts from the line of descent of the Mammals. Only the pit of the upper mandible for the lower canine may be considered as such a character, but I do not think it is an important one and moreover, I think I have found traces of it in the opossum. And, in connection with this absence of the sideways directed specialisation, particularly remarkable are a greater length of the frontals and of the brain-case, than in the other Cynodonts. It seems possible, that *Permocynodon* is the form which, of all Cynodonts described, presents least divergence from the mammalian line of descent.



Череп *Permocynodon* сверху. Нат. вел. 2. Череп *Permocynodon* снизу. Нат. вел. 3. Череп *Permocynodon* сбоку. Нат. вел. 4. Передняя часть черепа *Permocynodon*, вид сбоку. Нат. вел.
Skull of *Permocynodon* from above. Natural size. 2. Skull of *Permocynodon* from below. Natural size.
Skull of *Permocynodon* from the side. Natural size. 4. Anterior part of the skull of *Permocynodon* from the side. Natural size.

А. ГАРТМАН-ВЕЙНБЕРГ

КОЖНЫЕ ОКОСТЕНЕНИЯ РУССКИХ СЕЙМУРИД

[A. Hartmann-Weinberg. Die Hautverknöcherungen der russischen *Seymouriamorphae*]

I

Современная систематика объединяет наиболее примитивные формы ископаемых рептилий (они же являются одновременно и наидревнейшими из известных в настоящее время) в одну группу — *Superorder Cotylosauria*. D. M. S. Watson (11) считает основными признаками этой группы анапсидный череп и плоский таз („a roofed skull and plate-like pelvis“), т. е. внешне-руководящие особенности костной системы, действительно резко выступающие у всех представителей трех установленных названным автором отрядов *Cotylosauria*: *Seymouriamorphae*, *Captorhinomorphae* и *Diadectomorphae*.

В составе *Seymouriamorphae*, в момент выделения этого отряда (1917, Watson, 11) различали лишь один род *Seymouria* Broili (3), так как русский материал по рептилиям этой группы был еще неизвестен в литературе, а *Solenodonsaurus* Broili еще не подвергался ревизии. В 1921 г. вышла посмертным изданием работа В. П. Амалицкого (1) по *Seymouriamorphae* из северо-двинских отложений (верхняя пермь).

В 1924 г. F. Broili (5) описал вновь *Solenodonsaurus* из Nyfan, Bohemia (верхний карбон), а H. S. Pearson (7) высказала предположение о принадлежности последнего к *Seymouriamorphae*.

В 1925 г. П. П. Сушкин, обревизовав русский материал по сеймуридам, дал дополнительное описание черепа и некоторых элементов скелета их и установил для них 2 рода, вследствие чего отряд *Seymouriamorphae* в установке П. П. Сушкина (8) получил более усложненный состав:

Order SEYMOURIAMORPHAE Watson

Fam. Seymouridae Watson

Conodectes Cope (*Seymouria* Broili) — Texas, Artinskian
Kotlassia Amalitzky — N.-E. Russia, Upper Permian

Fam. Karpinskiosauridae Sushkin

Karpinskiosaurus Sushkin — N.-E. Russia, Upper Permian
Solenodonsaurus Broili — Bohemia, Upper Carboniferous.

Все авторы, изучавшие когда-либо представителей *Seymouriamorphae* различных геологических периодов, от нижнего карбона до верхней перми, и из различных местонахождений, т. е. из различных, весьма удаленных друг от друга ареалов их распространения: Loanhead-Scotland, Texas, Bohemia, Северо-двинский бассейн, согласны в вопросе признания этой группы рептилий весьма примитивной, сохранившей в строении черепа и скелета стегоцефальные черты. Наряду с этим, в оценке филогенетического положения *Seymouriamorphae* мнения тех же исследователей сильно расходятся. D. M. S. Watson (12) и F. Broili (4), учитывая все значение стегоцефальных черт в облике *Seymouriamorphae*, тем не менее рассматривают представителей этой группы как истинных рептилий, входящих в состав *Stammreptilien* и, повидимому, происходящих от эмболомерных (D. M. S. Watson), или темносpondильных (F. Broili) стегоцефалов.

D. M. S. Watson (12) пишет „The study of the *Seymouria* skeleton, which fills this paper, shows, that that reptile is far more primitive than any other, presenting a strange mosaic of characters derived without change from the Embolomeres Labyrinthodonts with common reptilian characters marking distinct advance over an amphibian structure, and one or two which are restricted to the mammal-like reptiles and such Cotylosaurs as can be brought into connection with them“.

P. P. Sushkin (1926, 9) на основании изучения комплекса *Palatoquadratum* и *Stapes* у низших *Tetrapoda* пришел к обратным заключениям, исключив *Seymouriamorphae* из ряда предков рептилий как боковую ветвь амфибиального ствола.

„By this character alone (т. е. по строению *Palatoquadratum* и *Stapes*) the *Seymouriamorphae* cannot be considered as ancestral forms of other reptiles, all primitive members of which show more archaic relations of the *Stapes*. Thus in my opinion *Seymouriamorphae* are to be excluded from the ancestry of reptiles. Progressive characters which *Seymouriamorphae* share with other reptiles in distinction from the Amphibians are to be considered as acquired independently. They may give us a general idea of the structure of the ancestral reptiles, but shown by a part of their characters, to represent only a side branch at the base of the main stem of reptilian evolution and to belong decidedly to the Amphibians“ (P. P. Sushkin.)

Приведенные здесь мнения выдающихся морфологов наших дней лишь подчеркивают полную неразрешенность вопроса филогенетических отношений *Seymouriamorphae*. Остается все еще неясным,

имеем ли мы в представителях *Seymouriamorphae* рептилий, представляющих переходные формы между лабиринтодонтами и примитивными рептилиями, или же они являются амфибиями с примитивными чертами одной из ветвей рептилий самых ранних стадий эволюции последних.

Невыясненность этого основного вопроса филогенеза *Seymouriamorphae*, а с ними и филогенеза рептилий в целом, заставляет не только подвергать критическому обследованию уже известные морфологические особенности *Seymouriamorphae*, но и одновременно особо осторожно подходить в оценке каждого вновь открываемого элемента структуры сеймурид.

Еще в 1929 г. среди материалов из Северо-двинского местонахождения парейазавровой фауны, оставшихся неопределенными В. П. Амалитским, мое внимание привлек фрагмент окостеневшего панциря довольно значительных размеров (табл. I, фиг. 1). Дополнительная препаровка вскрыла в связи с панцирем, с вентральной стороны его, несколько ребер туловищного отдела и фрагмент последнего шейного, с сильно расширенным дистальным концом (табл. II, фиг. 1). По морфологическому типу эти ребра не могли принадлежать никакой иной форме, как *Kotlassia prima* Amal. из *Seymouriamorphae* северо-двинских отложений. На этом основании фрагмент щита был определен мною как часть кожного окостенения — панциря русских сеймурид. Находка этого панциря подтверждала предположение П. П. Сушкина (8) о возможном наличии окостенений у *Karpinskiosaurus* (*Seymouriamorphae* северо-двинских отложений) ввиду особой формы остистых отростков его позвонков: „The shape of the neural spines makes the existence of a cutaneous armour very probable“. Заметка о панцире была уже подготовлена к печати, когда летом 1930 г. мною было открыто в Тетюшинском кантоне Татарской Республики крупное местонахождение парейазавровой фауны, где наряду с остатками *Pareiasauridae* были встречены элементы скелета *Seymouridae*. В связи с этими находками печатание заметки было отложено до получения дополнительных материалов из нового местонахождения. Раскопки последнего, ведшиеся под моим руководством летом 1931 г., дали большой материал, далеко не законченной препаровкой которого весной 1932 г. были обнаружены следующие элементы скелета *Seymouridae*: неполная *Clavicula*, фрагмент *Squamosum* из пределов *Incisura oticalis* и фрагменты позвонка и нижней челюсти (?) с 2 щитками панциря. По форме и скульптуре ключица и *Squamosum* ничем не отличаются от тех же элементов скелета северо-двинских *Seymouriamorphae*. Щитки, найденные в связи с фрагментом позвонка и частью нижней челюсти (?), имеют ту же скульптуру, что и щитки панциря из северо-двинского местонахождения, определенного мною в 1929 г. принадлежащим русским сеймуридам.

Осенью 1932 г., благодаря любезности А. Н. Рябинина, я имела возможность ознакомиться с остатками *Seymouriamorphae* из третьего в Союзе местонахождения парейазавровой фауны на р. Оке под г. Горьким.

Таким образом, располагая данными по кожным окостенениям *Seymouriamorphae* из всех известных в настоящее время местонахождений их остатков на территории Европейской части СССР, я считаю возможным взять на себя ответственность за опубликование результатов изучения кожных окостенений русских сеймурид.

II

Основой настоящего исследования было стремление подойти новым путем не к разрешению, а лишь хотя бы к частичному освещению проблемы филогенетического положения *Seymouriamorphae*; в связи с назревшей необходимостью ревизии группы *Cotylosauria* в целом.

Имевшийся в моем распоряжении материал позволил мне в первую очередь поставить на разрешение совершенно определенный вопрос:

К какому типу, амфибиальному или рептильному, может быть отнесена микроструктура панцыря русских *Seymouriamorphae*?

Различные типы кожного покрова принято рассматривать как результат защитного приспособления, отвечающего требованиям среды в широком значении этого слова. Но несомненно также и то, что помимо образа жизни и совокупности условий жизненной обстановки животного, его собственная конституция определяет в основе тип защитного приспособления. На примере чешуи рыб мы видим, каких широких колебаний могут достигать вариации не только макро-, но и микроструктур этих защитных приспособлений в зависимости от конституции несущего их организма. Указанные вариации позволяют также, основываясь на законах наследственности, предполагать о возможности отражения на микроструктуре защитного кожного приспособления типовых основ тканевого строения предков данной формы.

Мое изучение микроструктуры кожных окостенений *Pareiasauridae*¹ из верхне-пермских отложений Северо-двинского бассейна показало, что в них мы имеем своеобразный орган терморегуляции наземных рептилий, живших в условиях сухого с резкими температурными колебаниями климата. Русские *Seymouriamorphae*, постоянные составные элементы парейазавровых фаун верхне-пермских отложений на территории Европейской части СССР, жившие, следовательно, в одних климатических условиях с наземными *Pareiasauridae*, повидимому, являлись своеобразными водными формами, так как их кожные окостенения уже внешне отличаются от щитков *Pareiasauridae* наличием эмалевидного, водоупорного слоя.

На водный образ жизни русских сеймурид, в частности *Kotlassia prima* Amal. указывали в свое время D. M. S. Watson и П. П. Сушкин, основываясь свои предположения на своеобразной форме тела и незначительности размеров конечностей названного животного.

Детали микроструктуры панцыря русских сеймурид заставляют предположить, что последние были даже скорее наземно-водными формами, проводившими, повидимому, часть жизни и вне водной стихии. Подобный образ жизни и вызвал необходимость, в соответствующих климатических условиях, развития особого панцыря, удовлетворяющего одновременно требованиям терморегуляции как при временных пребываниях на суше (наличие спонгиозы), так и при более длительных — в воде (наличие эмалевидного слоя). Американские и богемские сеймуриды, жившие в условиях относительно постоянного влажно-тропического климата верхнего карбона и нижней перми, повидимому, не имели панцыря: среди многочисленных остатков американских *Seymouriamorphae* до настоящего времени не встречено никаких следов кожных окостенений, тогда как остатки русских сеймурид, во всех известных местонахождениях их, всегда сопровождаются остатками окостеневшего панцыря.

¹ Не опубликовано.

Итак, специфические особенности жизненных условий русских *Seymouriamorphae* способствовали развитию у последних кожных окостенений — органа терморегуляции, подобно тому как это известно для современных им *Pareiasauridae* не только русских, имевших вполне развитый панцырь, но также и для более древних южно-африканских, у которых можно проследить постепенное его развитие на протяжении от *Tapinocephalus* до *Cistecephalus*-зон (L. D. Boonstra, 2).

Влияние конституции *Seymouriamorphae* нашло себе отражение уже внешне на форме и на скульптуре кожных окостенений русских сеймурид; еще глубже оно сказалось на их микроструктуре, как показало проведенное исследование.

Изученный материал

1. Фрагмент спинного панцыря *Kotlassia prima* Amal. Верхне-пермские отложения Северо-двинского бассейна.
2. 2 щитка спинного панцыря *Seymouriamorphae* из верхне-пермских отложений Тетюшинского кантона Татарской Республики.
3. Несколько щитков панцыря *Seymouriamorphae* из верхне-пермских отложений по р. Сухоне (Северо-двинский бассейн).
4. Щитки панцыря *Pareiasauridae* из верхне-пермских отложений Северо-двинского бассейна.
5. Фрагменты сагарах *Trionychidae* из меловых отложений Туркестана (бассейн р. Или).
6. Фрагменты панцыря стегоцефала *incertae sedis* из верхне-пермских отложений Тетюшинского кантона Татарской Республики.

Метод

Микроструктура кожных окостенений изучалась на срезах-шлифах, при следующих увеличениях:

1. Малое — Ocul. compens 4; Obj. 3; Tubus 160 мм.
2. Большое — Ocul. 8; Obj. Hart-Apochromat 4 мм + +; Tubus 160 мм.

Макроскопически объект, легший в основу исследования, представляет собою плоский блок плотного песчаника, величиною 23 см × 9.5 см. На одной стороне блока отпрепарирован фрагмент кожных окостенений — панцыря (табл. I, фиг. 1), на обратной — дистальный расширенный конец одного из последних шейных ребер, затем полное 2-е туловищное ребро, типично сеймуридное, с прекрасно сохранившимися, далеко отстоящими друг от друга *Capitulum* и *Tuberculum costae* и, наконец, частью полные, частью фрагментарные 9 последующих, лежащих друг за другом почти *in situ*, туловищных ребер (табл. II, фиг. 1).

Описываемый фрагмент панцыря (табл. I, фиг. 1) состоит из 10 поперечно-лежащих (по отношению к продольной оси тела) скульптурированных полос. В проксимальной части панцыря эти полосы тесно прилегают друг к другу; расстояние между ними увеличивается в каудальном направлении. Общая длина фрагмента равна по средней линии 19 см, наибольшая ширина его — 8 см. Ширина полос, составляющих панцырь, равна 1.2 см. Каждая из полос состоит из сросшихся щитков прямоугольной формы, размерами

1 см × 1,2 см в проксимальном отделе панциря и 1,9 см × 1,2 см — в дистальном. Дорзальная поверхность каждого щитка скульптурирована, вентральная — гладка и несет многочисленные отверстия *Foramina nutritia*. Скульптура щитка очень проста и тождественна в образцах из Северо-двинского, Тетюшинского и Нижегородского местонахождений. Каждый щиток пересекается тремя продольными округлыми валиками, средним и двумя крайними. В промежутках между валиками возвышаются пять параллельно идущих поперечных, слегка извитых, тоже округлых гребешков-складок. Поверхность валиков и складок гладка, блестяще-эмалевидна (табл. III, фиг. 1). На крайних щитках наружный край не имеет скульптуры, что особенно ярко выражено на щитках из сухонских отложений. Скульптура щитков из сухонских местонахождений слегка модифицирована; она отличается большей высотой продольных валиков, особенно среднего, и ясно выраженной бугорчатостью поперечных гребешков-складок, в результате чего скульптура сухонских щитков значительно рельефнее, чем на образцах из Северо-двинского и Тетюшинского местонахождений (табл. III, фиг. 2). На дорзальной поверхности щитков из всех известных местонахождений, нутритивные отверстия открываются едва заметными устьями как на вершинах валиков и складок, так и на дне углублений между последними, благодаря чему увеличивается общая площадь поверхностной кровеносной сети, выполняющей основную работу в процессе терморегуляции.

Вследствие сильной окатанности щитки из Тетюшинского местонахождения не имеют поверхностного эмалевидного слоя (табл. III, фиг. 3).

Микроструктура щитков изучалась на вертикальных тонких срезах-шлифах, при малом и большом увеличениях, что дало возможность установить как сложность, так и своеобразие структуры панциря русских *Seymouriamorphae*.

При малом увеличении (Ocul. compens 4; Obj. 3; Tubus 160 mm) удается разграничить следующие слои (табл. IV, фиг. 1).

1. Темный бесструктурный поверхностный слой, местами четко образно перетянутый, проходящий в виде узкой тесмы по наружному краю щитка (т. е. по краю его вертикального среза).

2. Второй слой, превышающий в 10—12 раз по ширине поверхностный слой, дает картину перемежающихся шести вертикально исчерченных слоев, трех более светлых, слабее исчерченных и трех более темных, с густой исчерченностью.

3. Третий слой представлен компактой с редкими клетками (т. е. костными полостями, заполнившимися породой в процессе фоссилизации). По ширине этот слой превышает предыдущий в 25—30 раз.

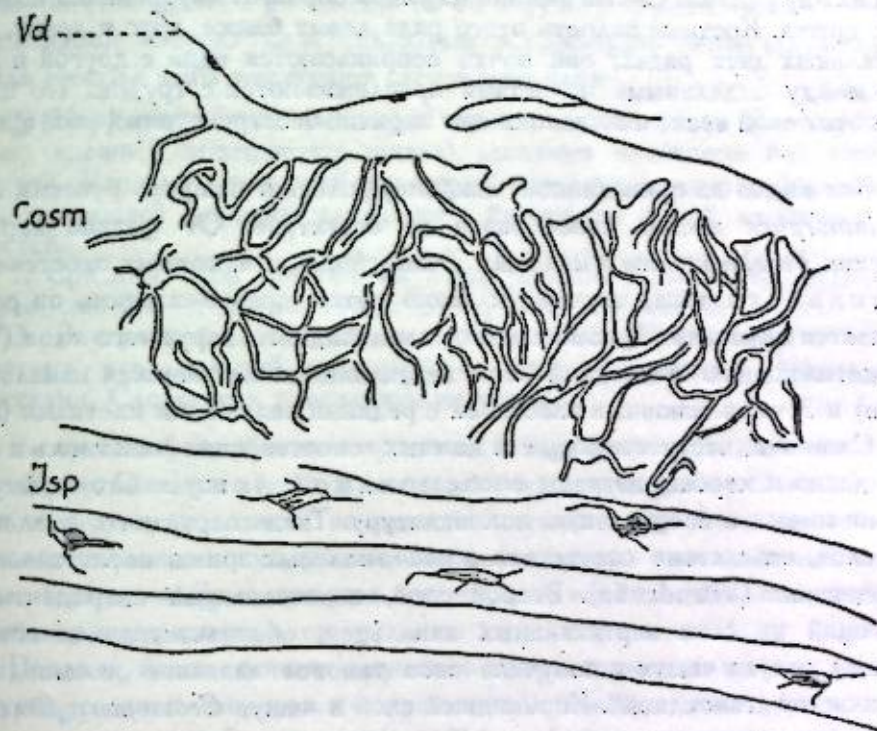
4. Четвертый слой — спонгиоза состоит из комплекса крупных гаверзовых полостей, местами гаверзовых каналов, захваченных срезом в различных сечениях. Мощность этого слоя равна мощности наружной компакты (3-й слой).

5. Пятый слой представлен внутренней компактой с редкими клетками.

6. Шестой слой, более темный по окраске, нежели спонгиозный и

компактный слой, состоит из основного вещества с тремя рядами горизонтально вытянутых костных полостей с многочисленными канальцами-отростками.

При большом увеличении (Ocul. 8; Obj. Hart-Apochromat 4 mm + +; Tubus 160 mm) рассмотренные слои панциря русских сеймурид дают следующую картину (фиг. 1):



Фиг. 1. *Kotlassia prima* Amal. Микроструктура трех верхних слоев щитка на шлифе-срезе при большом увеличении. Vd — Vitrodentin, Cosm — Cosmin, Isp — Isopodin. Контуры рисов. с призмой Abbe.

1. Первый слой и при большом увеличении остается бесструктурным. На наружной поверхности его видны редкие устья (см. макроскопическое описание панциря *Kotlassia prima* Amal.). Со стороны внутренней поверхности в него вступают окончания канальцев второго ниже лежащего слоя (фиг. 1, Vd).

2. Второй слой, при большом увеличении, оказывается состоящим из довольно густой сети почти вертикально к поверхности слоя идущих канальцев, извитых, анастомозирующих друг с другом и открывающихся как в верхний бесструктурный, так и в нижний компактный слой (фиг. 1, Cosm).

3. Третий слой, при большом увеличении, представлен системой волнообразно изогнутых слоев костных пластинок с редкими небольшими костными полостями вытянутой формы, с короткими канальцами-отростками. Этот слой является наружным слоем основных пластинок (фиг. 1, Isp).

4. Четвертый слой дает обычную под большим увеличением картину спонгиозы.

5. Пятый слой состоит из параллельных горизонтальных рядов костных пластинок с редкими костными полостями овальной формы, с многочисленными канальцами-отростками. Этот слой является внутренним слоем основных пластинок.

6. При большом увеличении костные полости шестого слоя представляются в виде узких овалов с многочисленными канальцами-отростками, связывающими костные полости как в пределах каждого из трех рядов, так и между рядами. Самый нижний из рядов образует внутреннюю поверхность щитка. Костные полости этого ряда лежат ближе друг к другу, чем в остальных двух рядах; они почти соприкасаются одна с другой и границы между отдельными полостями прослеживаются с трудом. По плотности этот слой несколько напоминает верхний бесструктурный слой щитка.

Как видно из приведенной микроморфологии, панцырь русских *Seymouriamorphae* весьма своеобразен по структуре. От щитков верхнепермских *Pareiasauridae* и меловых *Trionychidae*, т. е. кожных окостенений рептильного типа, изученных мною путем срезов-шлифов, он резко отличается наличием: 1) гомогенного, эмалевидного наружного слоя (Vd), 2) подстилающего последний слоя вертикальных ветвящихся канальцев (Cosm) и 3) слоя основных пластинок с редкими овальными клетками (Isp).

Слои эти, отсутствующие в кожных окостенениях рептильного типа, давно и хорошо изучены в космоидной чешуе *Crossopterygii*, где они имеют и специальную номенклатуру. Ткань наружного, эмалевидного слоя, вследствие отсутствия в ней эмалевых призм, носит название витродентина (Vitrodentin). Второй слой, подстилающий витродентин и состоящий из сети вертикальных канальцев, обозначается как космин (Cosmin), откуда чешуя и получила свое типовое название „космоидная“ в отличие от „ганоидной“. Космоидный слой в чешуе *Crossopterygii* лежит обычно на горизонтально параллельных рядах основных пластинок, с редкими веретенообразными клетками. Комплекс основных пластинок, являясь последним внутренним слоем космоидной чешуи носит название изопедина (Isopedin).

Все эти три слоя космоидной чешуи *Crossopterygii* повторяются, с некоторыми модификациями вторичного характера, в структуре кожных окостенений *Seymouriamorphae*, как это видно из выше приведенного описания среза-шлифа одного из щитков панцыря *Kotlassia prima* Amal. Но в то время как космоидная чешуя *Crossopterygii* совершенно лишена спонгиозы, щитки панцыря русских *Seymouriamorphae* подобно щиткам рептильного типа (*Pareiasauridae*, *Trionychidae*) снабжены значительным слоем спонгиозы (терморегуляция), ограниченной, как обычно, слоями компакты, из которых верхний или наружный соответствуют слою изопедина (Isopedin) космоидной чешуи.

К сожалению, в современной специальной литературе вовсе отсутствуют указания о характере микроструктуры кожных окостенений ископаемых амфибий. Кожные панцыри таких форм как *Sacops*, *Dissorophus*, *Aspidosaurus*, *Euchirosaurus* и др., не подвергались гистологическому

исследованию; известны лишь внешняя форма их щитков и скульптура последних. Вследствие этого мне пришлось ограничиться в качестве сравнительного материала бывшими в моем распоряжении остатками панцыря, найденными без элементов скелета в верхне-пермских отложениях Тетюшинского местонахождения и определенными мною на основании их микроморфологии, принадлежащими стегоцефалу *incertae sedis*. Микроструктура этих щитков не сходна ни со структурой рептильного типа, ни с космоидной чешуей. На вертикальном шлифе-срезе через щиток стегоцефала *incertae sedis* выступают следующие слои:

1. Наружный слой, состоящий из изогнутых рядов (повторяющих рельеф внешней поверхности щитка) основных пластинок без костных полостей. Местами этот слой воронкообразно опускается в подлежащий слой, и просвет воронки сливается с просветом одной из гаверзовых полостей.

2. Средний слой состоит из очень рыхлой спонгиозы, с крупными гаверзовыми полостями, захваченными срезом в разных сечениях.

3. Внутренний слой образует компакта, изобилующая костными полостями неправильной угловатой формы, с короткими канальцами-отростками. Слоистости проследить не удается.

В описанной здесь микроструктуре нет ни витродентина, ни космина, чем она и отличается как от космоидной структуры щитков *Crossopterygii*, так и от структуры кожных окостенений русских *Seymouriamorphae*. От щитков рептильного типа (*Pareiasauridae*) панцырь тетюшинского стегоцефала *incertae sedis* отличается отсутствием горизонтальной слоистости в компакте внутреннего слоя.

Подводя итоги данным изучения микроструктуры щитков русских сеймурид, с одной стороны, и результатов сравнения этой структуры со строением щитков *Pareiasauridae*, *Trionychidae*, стегоцефала *incertae sedis*, с другой, можно провизорно установить 3 типа микроструктур кожных окостенений ископаемых низших *Tetrapoda*.

1. Рептильный тип, свойственный *Pareiasauridae*, *Trionychidae* (возможно и панцырным палеорептилиям вообще).

2. Амфибиальный тип, свойственный стегоцефалу *incertae sedis* из верхне-пермских отложений Тетюшинского кантона Татарской области (возможно и панцырным палеоамфибиям вообще).

3. Сеймуридный тип, свойственный русским *Seymouriamorphae*.

В последнем типе смешанного характера мы имеем комбинацию двух структур — космоидной чешуи (*Crossopterygii*) и щитка панцырных палеорептилий (*Pareiasauridae*, *Trionychidae*).

Возвращаясь к поставленному выше вопросу: „к какому типу — амфибиальному или рептильному — должна быть отнесена микроструктура кожных окостенений русских *Seymouriamorphae*“, приходится сознаться, что и в этом случае, так же как и во всех предыдущих исследованиях морфологии *Seymouriamorphae*, мы останавливаемся перед невоз-

возможностью формулировки прямого ответа. Нам пришлось тип микроструктуры кожных окостенений русских сеймурид обозначить как сеймуридный, т. е. своеобразный, свойственный лишь *Seymouriamorphae*. Древние черты микроморфологии чешуи предков (*Crossopterygii*) в данном случае ярко выступают и определяют основной тип микроструктуры изученных кожных окостенений, но наряду с этим особенности кожных окостенений амфибнального и рептильного типа, в частности спонгиозный слой, достигают не меньшего развития, чем у истинных рептилий и амфибий, т. е. повторяется положение, отмеченное в свое время D. M. S. Watson (12): „In every part of its skeleton it (т. е. *Seymouria*) shows a mixture of Temnospondyl and Reptilian characters, each recognisable, and in general showing little evidence of an intermediate condition. The whole effect of its structure is that of a mosaic of separate details, some completely amphibian, some completely reptilian, and very few, if any, showing a passage leading from one to the other.“

Микроструктура панцыря русских *Seymouriamorphae* также как изученные ранее особенности строения черепа, зубов, Palatoquadratum, Stapes *Seymouriamorphae* в целом заставляет, с нашей точки зрения, считать правильным выделение *Seymouriamorphae* из группы *Cotylosauria* в самостоятельную группу — *Proreptilia*, в которой *Papposaurus traquairi* Watson (10) является одним из древнейших представителей (нижний карбон Шотландии). Несомненно также, что в основе ствола *Proreptilia*, близкого стволу *Labyrinthodontia*, должны быть поставлены в каком-то приближении *Crossopterygii*, определившие основной тип кожных окостенений *Seymouriamorphae*. Близость конституций последних и *Crossopterygii* несомненна в пределах опорных тканей, т. е. одной из главных систем организма позвоночных.

Своеобразие *Seymouriamorphae* послужило поводом к воссозданию облика *Kotlassia prima* Amal. в виде биорекострукции (табл. V, фиг. 1).

ЛИТЕРАТУРА

1. Амалитский, В. П. *Seymouridae*. Северо-двинские раскопки проф. В. П. Амалитского, II, 1921.
2. Voornstra, L. D. Paleobiologische Beskuinge oor'n uitgestorwe Reptielgroep (*Pareiasauridae*). South Afric. Journ. of Science, vol. XXIX, 1932.
3. Broili, F. Permische Stegocephalen und Reptilien von Texas. Paläontographica, Bd. 51, 1904.
4. — Stammreptilien. Anat. Anz., Bd. 25, № 23, 1904.
5. — Ein Cotylosaurier aus der obercarbonischen Gaskohle von Nyřan in Böhmen. Sitzungsber. d. Bayer. Akad. d. Wiss., Mat.-Nat. Abt., 1924.
6. — Über den Zahnbau von *Seymouria*. Anat. Anz., Bd. 63, 1927.
7. Pearson, H. S. *Solenodonsaurus* Broili, a *Seymouriamorph* reptile. Ann. Mag. Nat. Hist. 1924, № 81.
8. Sushkin, P. P. Notes on the prejurassic *Tetrapoda* from Russia. Palaeontologia hungarica, vol. I, 1921—1923.
9. — On the modifications of the mandibular and hyoid arches and their relations to the brain case in the early *Tetrapoda*. Palaeont. Zeitschr., Bd. VIII, 4, 1926.

10. Watson, D. M. S. A femur of reptilian type from the Lower Carboniferous of Scotland. Geol. Mag., № 3, vol. I, 1914.
11. — A sketch classification of the prejurassic tetrapod Vertebrates. Proc. Zool. Soc. London, 1917.
12. — On *Seymouria*, a most primitive known reptile. Proc. Zool. Soc. London, 1919.

ZUSAMMENFASSUNG

Es existieren zwei ganz verschiedene Ansichten über die phylogenetische Stellung der *Seymouriamorphae*, was auf die morphologischen Eigentümlichkeiten dieser primitivsten Gruppe des Super-Order *Cotylosauria* zurückzuführen ist. Trotz einer Reihe von ausführlichen Forschungen (3, 5, 6, 8, 9, 12) ist es zur Zeit noch nicht klar, ob die *Seymouriamorphae* primitive Reptilien mit einigen Merkmalen der Labyrinthodonten vorstellen, oder eigentlich den Amphibien zugerechnet werden müssen und nur einige Anklänge an ganz primitive Reptilien in den frühen Stadien ihrer Entwicklung aufweisen. Diese bis jetzt bestehende Unklarheit der Frage über die Phylogenese der *Seymouriamorphae* hat einen grossen Einfluss auf sämtliche Fragen, die mit dem Problem der Herkunft der Reptilien überhaupt zusammenhängen. Es ist deshalb von grosser Wichtigkeit, alle neu entdeckten Elemente der Struktur der *Seymouriamorphae* äusserst vorsichtigen Prüfungen zu unterziehen, zugleich aber nach Möglichkeit neue Untersuchungsmethoden zu versuchen. Im Jahre 1929 war es dem Verfasser gelungen in den Sammlungen von Prof. Amalitzki (von der Nord-Dwina) die Reste eines Panzers von russischen Seymouriden zu bestimmen. Im Jahre 1931 entdeckte der Verfasser einen neuen Fundort der Pareiasauriden-Fauna in den Ober-Perm Ablagerungen am Mittellaufe der Wolga. Dieses neue Material enthielt ergänzende Bestandteile der Hautverknöcherung der *Seymouriamorphae*. Im Jahre 1932 wurde das Material durch die Sammlungen von Prof. A. Rjabinin vervollständigt, welche von einem dritten Fundorte am Flusse Oka stammten. In vorliegender Arbeit wird der Versuch gemacht, die Frage über die Phylogenese der *Seymouriamorphae* wenigstens teilweise unter neuem Gesichtspunkte zu untersuchen. Zur Beantwortung wurde eine ganz bestimmte Frage vorgelegt, nämlich ob die Mikrostruktur des Panzers der russischen *Seymouriamorphae* zum Typus der Amphibien oder Reptilien gehört. Die Erforschung der Mikrostruktur der Hautverknöcherungen bei den Pareiasauriden des Ober-Perm führte zu folgendem Ergebnis. Diese Hautverknöcherungen bildeten bei den derzeitigen Landreptilien ein besonderes Organ der Thermoregulierung, was in den Verhältnissen eines ariden Klimas mit scheinbar starken Temperaturschwankungen offenbar nötig war. Die russischen Seymouriden, welche unter denselben klimatischen Verhältnissen lebten, wie die *Pareiasauridae*, waren augenscheinlich Wasserformen, was man schon daran erkennen kann, dass ihre Hautverknöcherungen eine wasserundurchdringliche emailleartige

Schicht tragen. Dass die russischen Seymouriden Wassertiere waren, hatten schon D. M. S. Watson und P. P. Suschkin erkannt, indem sie auf die eigentümliche Körperform und auf die geringe Grösse der Extremitäten bei denselben hinwiesen. Das Vorhandensein einer ziemlich grossen spongiosen Schicht in den Hautverknöcherungen der russischen *Seymouriamorphae* scheint aber seinerseits darauf hinzudeuten, dass diese Formen auch längere Zeit auf dem Lande verweilen konnten. Interessant ist es zu erwähnen, dass die amerikanischen und böhmischen Seymouriden überhaupt keine Hautverknöcherungen besessen haben scheinen, was an einem reichen Material sichtbar ist. Augenscheinlich stand dieses Fehlen von Hautverknöcherungen in Zusammenhang mit dem feuchten Klima des oberen Karbon und unteren Perm, in welchem die amerikanischen und böhmischen Formen gelebt haben.

Die Hautverknöcherungen der russischen Seymouriden sind vom Verfasser in ihrer mikroskopischen Struktur an Vertikalschliffen untersucht worden, bei folgender Vergrösserung: 1) Mikroskop Leitz; Ocul. compens 4; Obj. 3; Tubus 160 mm. und 2) Ocul. 8; Obj. Hart Apochromat 4 mm. + + +; Tubus 160 mm.

Makroskopisch stellt das untersuchte Objekt einen flachen Block aus festem Sandstein von 23 cm × 9.5 cm vor. Auf der einen Seite ist ein Fragment der Hautverknöcherung präpariert (Taf. I, Fig. 1), auf der entgegengesetzten Seite das distale, verbreitete Ende einer der letzten Halsrippen, alsdann die vollständige zweite Rumpfrippe, welche typisch seymourid ist, mit prachtvoll erhaltenen, weit auseinander stehenden Capitulum und Tuberculum costae, und endlich die teils vollständigen, teils in Fragmenten erhaltenen 9 folgenden Rumpfrippen (Taf. II, Fig. 1), welche sich fast in situ befinden. Das oben erwähnte Panzerfragment (Taf. I, Fig. 1) besteht aus 10 quergerichteten (zur Längsachse des Körpers) mit Skulptur versehenen Streifen. Im proximalen Teile des Panzerfragments liegen diese Streifen eng aneinander, während in kaudaler Richtung die Zwischenräume zwischen ihnen sich allmählich vergrössern. Die Gesamtlänge des Fragments längs der Mittellinie beträgt 19 cm, die grösste Breite — 8 cm. Die Breite der einzelnen Panzerstreifen beträgt 1.2 cm. Die Streifen bestehen aus zusammengewachsenen rechtwinkligen Schildchen, welche im proximalen Teil des Fragments 1 cm × 1.2 cm, im distalen Teile 1.9 cm × 1.2 cm gross sind. Die Oberfläche eines jeden Schildchens trägt eine Skulptur, die Ventralseite ist glatt und besitzt zahlreiche Öffnungen — Foramina nutritia. Die Skulptur der Schildchen ist sehr einfach und von allen Fundorten die gleiche. Jedes der Schildchen wird von 3 abgerundeten Längsleisten (1 in der Mitte, 2 an den Seiten) durchzogen. In den Zwischenräumen zwischen diesen Längsleisten befinden sich 5 in parallele Querreihen angeordnete leicht gewundene, runzelförmige Falten. Die Oberfläche der Leisten und Falten ist glatt und glänzend, emailleartig (Taf. III, Fig. 1). An den Randschildchen ist der äussere Rand ohne Skulptur, was besonders bei den Funden von Suchona auffällt. Die Skulptur der Schildchen von diesem Fundorte ist etwas modifiziert. Sie fällt durch grössere Höhe der

Leisten, insbesondere der mittleren, sowie durch kammartige Zackung der Quersfältchen, also überhaupt durch stärkere Entwicklung auf (Taf. III, Fig. 2). Auf der Dorsalfläche öffnen sich die nutritiven Öffnungen in Form von kaum merkbar Poren auf den Graten der Leisten und Runzeln, sowie in den Vertiefungen zwischen ihnen. Da die Schildchen des Fundortes von Tetjuschi an der Oberfläche stark abgeschliffen sind, so fehlt bei ihnen die emailleartige Schicht (Taf. III, Fig. 3).

Die Untersuchung der Schiffe ergab folgendes.

Bei geringer Vergrösserung (Ocul. compens 4, Obj. 3, Tubus 160 mm, (Taf. IV, Fig. 1).

1. Eine dunkle strukturlose Oberflächenschicht, die stellenweise rosenkranzartig eingengt ist, zieht sich als Band längs dem äusseren Rande des Vertikalschliffes des Schildchens hin.
2. Die zweite Schicht, welche 10—12 Mal dicker ist, als die äussere, besteht aus 6 vertikal gestrichelten Zwischenschichten, 3 helleren, schwächer gestrichelten, und 3 dunkleren, stärker gestrichelten.
3. Die dritte Schicht besteht aus der Kompakte mit undichten Hohlräumen. Sie ist 25—30 Mal stärker, als die vorige.
4. Die vierte Schicht wird durch Spongiose gebildet, deren Dicke etwa derjenigen der äusseren Kompakte (dritten Schicht) gleichkommt.
5. Eine feste Schicht, welche die innere Kompakte (mit wenigen Hohlräumen) vorstellt.
6. Die sechste Schicht, welche dunkler, als alle übrigen ist, besteht aus einer Grundsubstanz mit 3 Reihen von horizontal verlaufenden Hohlräumen mit zahlreichen sich abzweigenden Kanälchen.

Bei starker Vergrösserung (Ocul. 8; Obj. Hart Apochromat 4 mm + + +; Tubus 160 mm).

1. Die erste Schicht ist strukturlos. An der Aussenfläche sind die Mündungen einiger Poren sichtbar. An der Innenseite dringen aus der nächsten Schicht die Enden der Kanäle ein (Abb. 1, Vd).
2. Die zweite Schicht erweist sich bei starker Vergrösserung von einem Netz zahlreicher, fast senkrecht zur Oberfläche verlaufender, gewundener, miteinander anastomosierender und sich sowohl in die vorige, als auch in die nachfolgende Schicht öffnender Kanälchen durchdrungen (Abb. 1, Cosm).
3. Die dritte Schicht stellt bei starker Vergrösserung ein System von wellenförmig gebogenen Schichten von Knochenplättchen vor, das von wenigen und kleinen Hohlräumen von gestreckter Form mit kurzen sich abzweigenden Kanälchen durchdrungen ist. Diese Schicht ist die äussere Schicht der Grundlamellen (Abb. 1, Ips).
4. Die vierte Schicht gibt ein für Spongiose bei starker Vergrösserung gewöhnliches Bild.
5. Die fünfte Schicht besteht aus parallelen horizontalen Reihen von Knochenplättchen mit wenigen ovalen Hohlräumen, von welchen sich zahlreiche Nebkanälchen abzweigen. Das ist die innere Schicht der Grundlamellen.
6. Die Hohlräume der sechsten Schicht haben bei starker Vergrösserung das Aussehen von schmalen Ovalen mit zahlreichen sich abzweigenden Kanälchen, die sowohl die Hohlräume innerhalb einer jeden der 3 Reihen, als auch diejenigen der verschiedenen Reihen miteinander verbinden. Die innerste dieser Reihen bildet die innere Fläche des Schildchens. Die Hohlräume

dieser Reihe liegen dichter, als in den übrigen. Stellenweise gränzen sie fast unmittelbar aneinander, so dass die Masse der einzelnen Hohlräume zum Teil schwer festzustellen ist. Was die Dichtigkeit dieser Schicht betrifft, so erinnert sie an diejenige äussere strukturlose Schicht.

Wie man sieht, ist die Mikrostruktur des Panzers der russischen Seymouriden sehr eigentümlich. Von derjenigen des Typus der Reptilien (*Pareiasauridae*, *Trionychidae*) unterscheidet sie sich auffallend durch das Vorhandensein von: 1) einer homogenen Emaille-förmigen Aussenschicht, 2) einer Schicht vertikaler sich verzweigender Kanälchen, 3) die Schicht der Grundlamellen mit weniger ovalen Hohlräumen. Diese Schichten fehlen in den Schildchen der Reptilien, sind aber in den kosmoiden Schuppen der *Crossopterygii* gut ausgebildet und führen sogar eine eigene Nomenklatur. Während aber die kosmoiden Schuppen der *Crossopterygii* keine Spongiose besitzen, sind die Schildchen der russischen *Seymouriamorphae* ähnlich denjenigen des reptilen Typus mit einer reichlichen Schicht von Spongiose versehen, welche wie gewöhnlich von Schichten der Kompakte begrenzt werden, von denen die äussere dem Isopodin der kosmoiden Schuppen der *Crossopterygii* entspricht. Da es in der Literatur keine Angaben über die Mikrostruktur des Panzers fossiler Amphibien (*Cacops*, *Dissorophus*, *Aspidosaurus*, *Euchinosaurus*) gibt, so war der Verfasser genötigt als Vergleichsmaterial das Schildfragment eines Stegocephalen incertae sedis aus den ober-permischen Ablagerungen des Mittellaufes der Wolga zu benutzen. Die Struktur dieses Fragments ist folgende.

1. Die äussere Schicht besteht aus gebogenen Reihen von Grundlamellen, welche das Relief der äusseren Oberflächenschicht wiederholen. Stellenweise senkt sich diese Schicht trichterförmig in die nachfolgende und die Öffnung des Trichters fällt mit der Öffnung einer der Haversischen Höhlungen zusammen.

2. Die mittlere Schicht besteht aus einer sehr porösen Spongiose mit grossen Haversischen Höhlungen.

3. Die innere Schicht wird von der Kompakte gebildet, welche zahlreiche Höhlungen von eckiger Form besitzt. Eine Schichtung ist nicht zu merken.

Die hier beschriebene Struktur unterscheidet sich sowohl von derjenigen der kosmoiden Schuppen der *Crossopterygii*, als auch von der Struktur der Schildchen der russischen *Seymouriamorphae*. Von der Struktur der Reptilien unterscheidet sie sich durch das Fehlen einer horizontalen Schichtung der inneren Kompakte.

Die vergleichende Untersuchung der Mikrostruktur der Hautverknöcherung der primitiven *Tetrapoda* lässt provisorisch 3 Typen erkennen.

1. Der Reptilientypus, welcher den *Pareiasauridae*, *Trionychidae* (vielleicht allen panzerbedeckten Palaeoreptilien) eigen ist.

2. Der Amphibientypus, welcher bei dem Stegocephalen incertae sedis aus den Oberpermablagerungen an der mittleren Wolga gefunden ist. (Vielleicht ist er allen panzerbedeckten Palaeoamphibien eigentümlich).

3. Der Seymouridentypus, welcher den russischen Seymouriden eigentümlich ist.

In letzterem Typus finden wir eine Mischung der Charaktere sowohl der kosmoiden Schuppen der *Crossopterygii*, als auch der Schilde der panzerbedeckten Palaeoreptilien.

Wenden wir uns nun wieder zur Frage über die Zugehörigkeit der Mikrostruktur der Hautverknöcherungen der russischen *Seymouriamorphae* zu dieser oder jener Tiergruppe, so müssen wir sagen, dass eine bestimmte Beantwortung derselben zur Zeit noch nicht möglich ist. Die primitiven Merkmale der Vorfahren (*Crossopterygii*) dominieren tatsächlich, aber andererseits finden sich auch nicht wenige Anklänge an die Mikrostruktur der Hautverknöcherungen der Palaeoamphibien und Palaeoreptilien. Insbesondere findet die spongiose Schicht nicht geringere Entwicklung, als bei den Reptilien und Amphibien. Hier findet sich also das, was schon D. M. S. Watson (12) für die anderen Skeletteile der *Seymouriamorphae* betont hatte, nämlich ein Gemisch von amphibialen, reptilienförmigen und eigenen Merkmalen.

Die Mikrostruktur des Panzers, ebenso wie die Besonderheiten des Schädelbaues im Ganzen, so wie der Zähne, Palatoquadratum, Stapes, alles deutet darauf hin, dass die *Seymouriamorphae* eine eigene, vollständig selbständige Gruppe bilden. Der Verfasser hält es deshalb für angebracht, die *Seymouriamorphae* aus der Gruppe der *Cotylosauria*, zu der sie bisher gerechnet wurden, zu entfernen und als eigene Gruppe *Proreptilia* anzusehen. Innerhalb dieser Gruppe ist der *Papposaurus traquairi* eine der ältesten Formen (Unterkarbon Schottlands). Es muss noch hinzugefügt werden, dass die *Seymouriamorphae* in dem Bau des Schutzgewebes, d. h. eines der wichtigsten Systeme des Vertebraten-Organismus, den *Crossopterygii* zweifellos nahe stehen.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

ERKLÄRUNG DER TAFELN

Таблица I

Фиг. 1. Дорзальная поверхность кожных окостенений *Kotlassia prima* Amal.

Таблица II

Фиг. 1. Ребра *Kotlassia prima* Amal. на вентральной поверхности кожных окостенений.

Таблица III

Фиг. 1. Часть кожных окостенений *Kotlassia prima* Amal. Скульптура отдельных щитков. Нат. вел.

Фиг. 2. Скульптура щитка *Seymouriamorphae* из Сухонских местонахождений.

Фиг. 3. Скульптура щитка *Seymouriamorphae* из Тетюшинского местонахождения.

Таблица IV

Фиг. 1. Микроструктура щитка *Kotlassia prima* Amal. Слэб. увел.

Таблица V

Фиг. 1. Биорекострукция *Kotlassia prima* Amal.; выполнена акварелью художником А. И. Чугуновым под руководством автора.

Tafel I

Fig. 1. Dorsale Oberfläche der Hautverknöcherungen von *Kotlassia prima* Amal.

Tafel II

Fig. 1. Rippen von *Kotlassia prima* Amal. auf der ventralen Oberfläche der Hautverknöcherungen.

Tafel III

Fig. 1. Teil der Hautverknöcherungen von *Kotlassia prima* Amal. Skulptur der einzelnen Schildchen. Nat. Grösse.

Fig. 2. Skulptur des Schildchens von *Seymouriamorphae* aus dem Suchona-Fundorte.

Fig. 3. Skulptur des Schildchens von *Seymouriamorphae* aus dem Tetjushi Fundorte.

Tafel IV

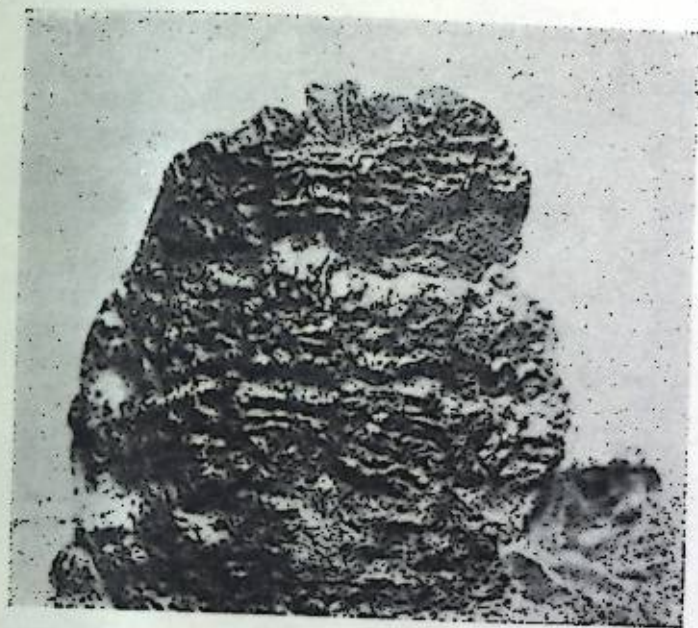
Fig. 1. Mikrostruktur des Schildchens von *Kotlassia prima* Amal. Geringe Vergrößerung.

Tafel V

Fig. 1. Biorekonstruktion von *Kotlassia prima* Amal. Ausgeführt in Aquarell vom Maler A. I. Tschugunov unter Anleitung des Verfassers.



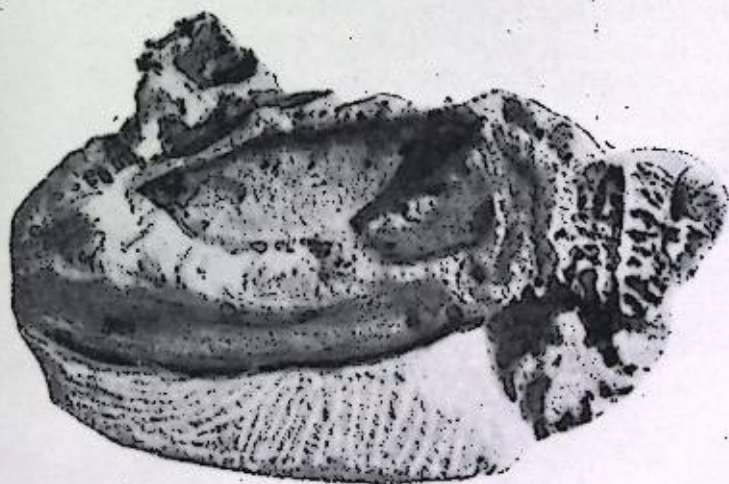




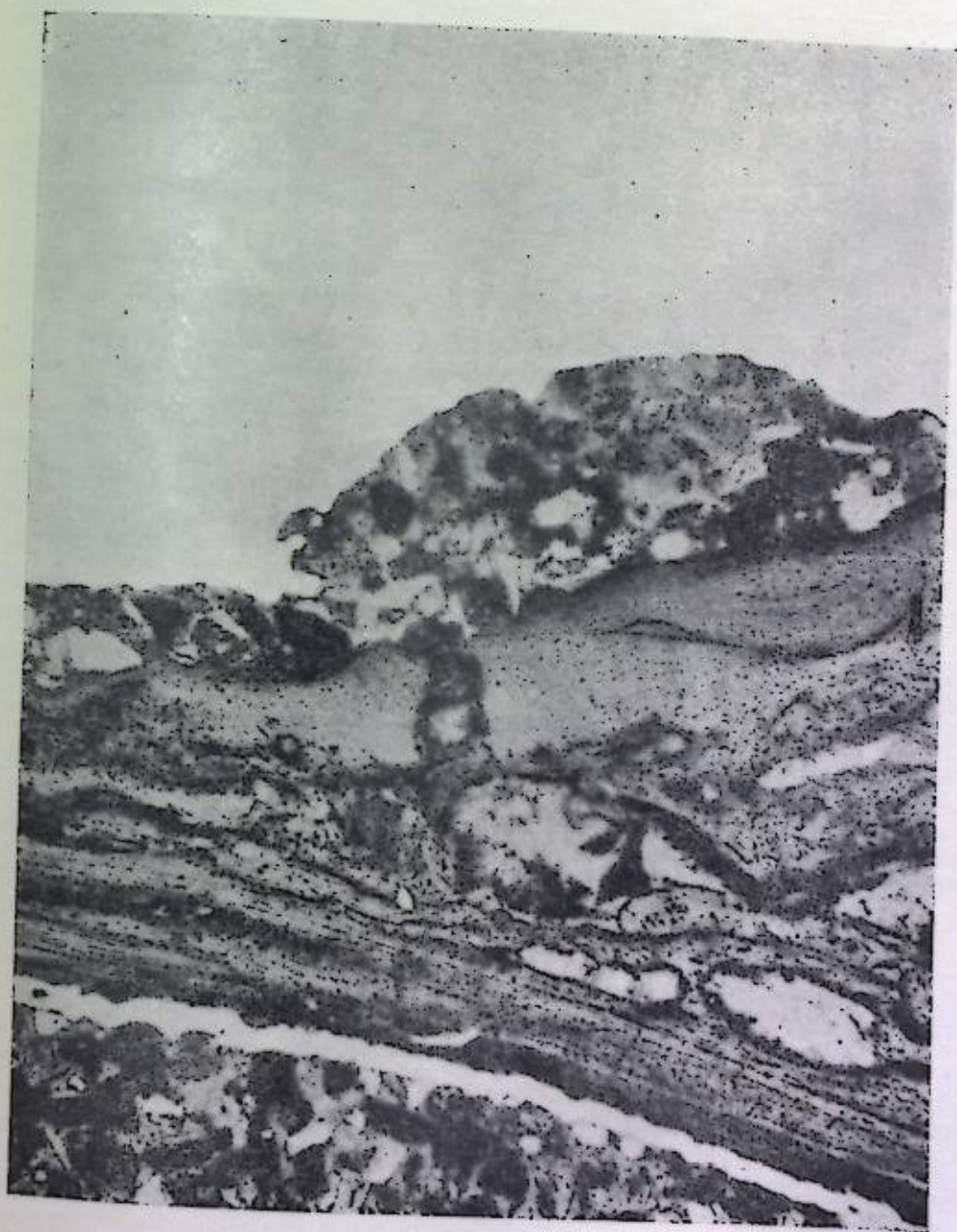
1

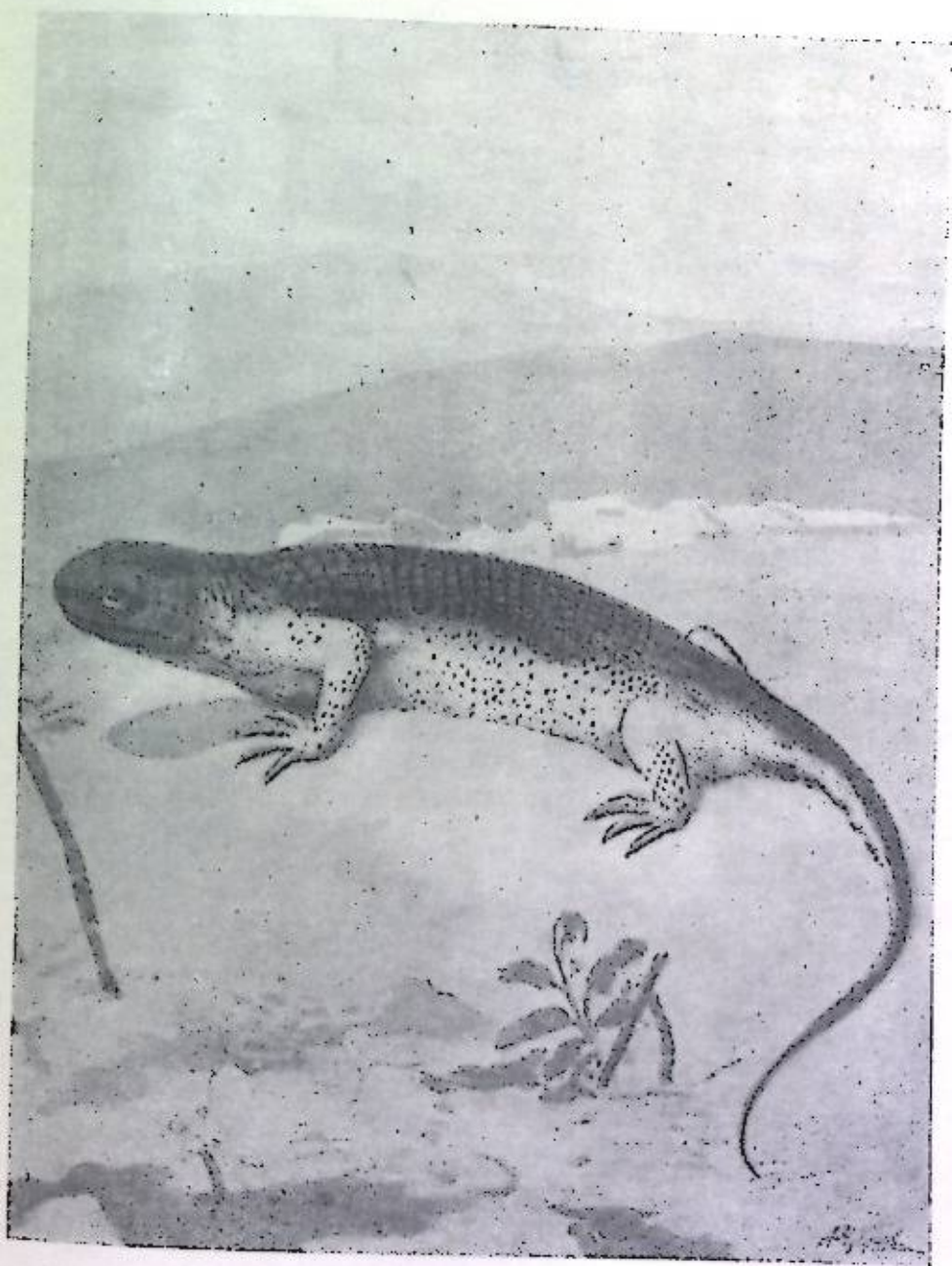


2



3





А. Н. РЯБИНИН

ОСТАТКИ ЧЕРЕПАХИ ИЗ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ
 ОТЛОЖЕНИЙ ПУСТЫНИ КЫЗЫЛ-КУМ

[A. Riabinin. Restes de tortue du Crétacé supérieur du désert de Kysyl-koum]

I

Среди остатков позвоночных, собранных в 1932 г. Кызыл-Кумской Геохимической экспедицией Академии Наук под руководством А. Ф. Соседко, были найдены и отдельные щитки брюшного и спинного панцыря различных черепах и вместе с ними один образец в виде цельного панцыря хорошей сохранности.¹

Остатки были найдены коллектором В. Г. Сургаем не *in situ*, у подножия обрыва верхнемеловых песчаников вместе с остатками костей конечностей, позвонков и частей черепа *Dinosauria*, близ колодцев Бисекты, расположенных в 20—23 км к юго-западу от известных родников Мын-Булак (42°16'36" сев. шир. и 62°40'45" вост. долг. от Гринича).

Обрыв, изученный Геохимической экспедицией, слагается, по А. Ф. Соседко, следующими породами:

- С₂sm
1. Мелкий железистый песчаник и конгломерат с фауной беспозвоночных . . . 1.00 м
 2. Тонкослойные глины, перемежающиеся тонкими прослойками песка. Глины серые, розовые, зеленоватые. Пески слоистые. Встречаются прослойки известняков 25.00 „
 3. Серый слегка слюдястый песок, образующий в оврагах, подобно лёссу, вертикальные обрывы. В верхней части песок косвенно-слоистый, в нижней — следует параллельно напластованию. Как в верхней, так и в нижней части имеется ряд слоев черного и бурого конгломерата и песчаника, обогащенного окислами железа и марганцем; по простиранию они выклиниваются. Два горизонта все же прослеживаются на протяжении всего обрыва. Число этих горизонтов колеблется от 6 до 10, мощность их от 1—1.2 м. Конгломерат содержит хорошо окатанные гальки кварца, мергелей и глини ниже-

¹ А. Ф. Соседко. Новые находки позвоночных ископаемых в пустыне Кызыл-кум (Средняя Азия). In litteris.

лежащих пород, многочисленные обломки и целые стволы деревьев, а также иногда окатаные, иногда прекрасной сохранности обломки больших костей позвоночных. Стволы попадают в лежачем положении и достигают очень большой длины (до 7 м). Свита заканчивается железистыми конгломератами с большим количеством обломков ископаемого дерева. Общая мощность песчанистой свиты 65,00 м

Сг₁ 4. Ниже следуют зеленоватые гипсоносные глинны, лишенные фауны. А. Д. Архангельский относит их к нижнему мелу. Они идут до самого основания обрыва и имеют видимую мощность 50,00 м

Породы имеют слабое падение на ССВ, под углом 5—8°.

По сообщению А. Ф. Соседко, остатки черепах происходят из слоя (3), поэтому возраст их должен считаться ценоманским. Кроме цельного панциря, в той же коллекции имеются и другие обломки карапакса и пластрона черепах, с уверенностью позволяющие пока сказать только, что часть их относится к верхнемеловым *Trionychiidae*.

II

Изучение костей и щитков панциря черепахи из верхнемеловых отложений Кызыл-Кумов позволяет прежде всего установить ее близость к двум семействам: *Emydidae* Gray и *Dermatemydidae* Gray.

С первым ее сближают следующие признаки: характер невральныи пластинок, шестиугольных, широким концом обращенных вперед; сильно развитые плечевые и паховые подпорки; существование узких фонтанелей между *costalia* и *periferalia*, подобно тому, как у современных индостанских *Hardella*.¹

На близость ко второму семейству (*Dermatemydidae*) указывает присутствие у ней *inframarginalia*, в числе трех, т. е. несколько редуцированным. Признаками, отличными от *Dermatemydidae* являются полное число *neuralia*, вероятное отсутствие *intergularia*, указанное существование фонтанелей, характер скульптуры щитков, близкий к скульптуре щитков у *Emydidae*, и мощное развитие паховых и плечевых подпорок, подобно тому, как у *Echmatemys* из эоценовых эмидид Сев. Америки.

Можно считать, таким образом, что количество признаков, сближающих кызыл-кумскую черепаху с *Emydidae*, значительно больше, чем с *Dermatemydidae*; присутствие же редуцированных *inframarginalia* указывает, по моему мнению, на генетическую связь с *Dermatemydidae*. В самом деле, по мнению О. Р. Най,² весьма возможно, что *Dermatemydidae* являются предками *Emydidae* и *Chelydridae*.

Редукция *inframarginalia* среди *Dermatemydidae* наблюдается, например, у верхнемелового рода *Basilemys* и, если бы у него не было *intergularia* и своеобразной скульптуры щитков, то его следовало бы отнести к *Emydidae*. Точно так же среди *Dermatemydidae* встречается

¹ Malcolm A. Smith. The Fauna of British India including Ceylon and Birma. Reptilia and Amphibia. Vol. I. Loricata, Testudines. London, 1931.

² О. Р. Най. The fossil turtles of N. America, p. 225. Washington, 1908.

иногда и полное число *neuralia*, как у *Emydidae*, например, у эоценового рода *Baptemys*.

Таким образом, возможно относить кызыл-кумскую черепаху как к сем. *Emydidae*, так и к сем. *Dermatemydidae* с полным числом *neuralia* и редуцированными *inframarginalia*. Однако известно, что типичные *Emydidae* встречаются только с палеогена. Исключение составляет нахождение рода *Gyremys* Hay в верхнем мелу Сев. Америки.

Широкий карапакс этого рода совершенно не сходен с карапаксом кызыл-кумской черепахи, поэтому я предлагаю для нее новое название *Lindholmemys elegans* n. g. et sp., в честь известного знатока черепах, старшего зоолога Зоологического музея В. А. Линдгольма, которому я весьма признателен за любезные указания при изучении этой черепахи.

III

CRYPTODIRA

Род *Lindholmemys* n. g.

Вид *Lindholmemys elegans* n. sp.

Образец кызыл-кумской черепахи представляет почти цельный панцирь; карапакс вытянут в длину более, чем в ширину; кзади заметно уширен; с явственной, но слабой килеватостью в передней и задней половине панциря.

Карапакс. Роговые щитки. Отпечатки швов и скульптуры роговых щитков на костях карапакса резко выражены. Передний край карапакса вогнуто-срезанный.

Nuchale — короткая, уширенная; осевых щитков — пять; 1 щиток трапецоидален, с уширенным и изогнутым вперед передним краем; задний в виде ломаной линии, вершиной излома направленный кзади; второй щиток вытянут, шестиуголен; задние боковые края с вырезами вовнутрь; третий щиток также шестиуголен, прикрывает часть третьей, четвертую и часть пятой невральной пластинки, подобно тому, как у *Hardella*.¹ Четвертый щиток шестиугольный, но суживается кзади; пятый — снова в виде трапеции с выпуклой наружу задней стороной.

Боковые щитки в количестве 4 с каждой стороны, с резко уширенными наружными краями у первого и последнего. Наружные края прикрывают границу между *costalia* и *periferalia*, налегая, повидимому, на последние. Краевые щитки (*marginalia*) в количестве 12 с каждой стороны, более вытянутые в задней половине карапакса. Края карапакса ровно округленные. Форма карапакса слабо выпуклая.

Костные пластинки. Передняя или затылочная пластинка (*nuchale*) не шире первого щитка, сужена кпереди.

¹ R. Lydekker. Catalogue of the fossil Reptilia etc. Part III. Chelonia. London, 1889.

I пластинка удлиненная, округленно-четыреугольной формы;
II пластинка в виде уширенного кпереди шестиугольника, с вогнутой передней стороной;

III, IV и V пластинки — также шестиугольны, с прямыми краями;

VI и VII пластинки в виде короткого шестиугольника с выпуклой задней стороной, а для VII — с вогнутой передней стороной; имеется сверхсчетная VII пластинка в виде уширенного поперек четырехугольника; VIII пластинка снова уширенная, кпереди шестиугольная.

Супрапигальных наблюдается, повидимому, одна пластинка: *suprargale* в виде трапеции с уширенным и выпуклым основанием; *rugale* не сохранилась, но вероятно четырехугольная или слегка трапециoidalная ее форма: *costalia* насчитывается 8; из них первая и седьмая имеют сильно уширенные наружные края; такие же края у второй; у шестой и восьмой наружные края уширены весьма слабо. Наружные края *costalia* не соприкасаются с *periferalia*, образуя фонтанели, прерываемые краевыми отростками ребер (*costae*), подходящими под соответственные *periferalia*. Краевых пластинок (*periferalia*) по 11 с каждой стороны, уширенных, начиная с VIII или IX.

Пластрон. Пластрон цельный без фонтанелей. Энтопластрон имеется. Эпипластральный край, обломанный спереди, не доходит до края карапакса, слабо выдаваясь вперед за плечевые выемки. Задняя часть пластрона уже и длиннее передней; до заднего края карапакса не доходит.

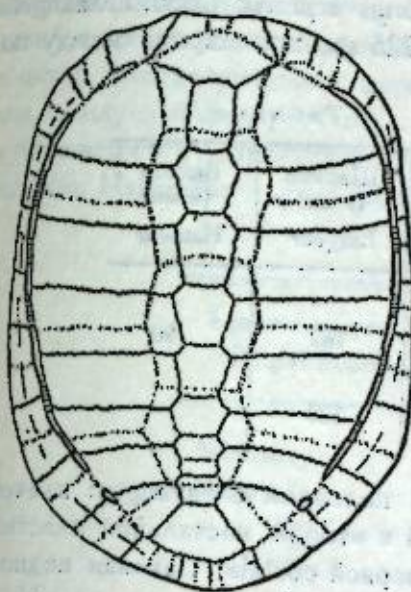
Роговые щитки. Роговых щитков пластрона 6 пар: *analia*, отделенные от *femoralia* выпуклым кпереди швом примерно в расстоянии трети длины заднего узкого конца пластрона; *femoralia* отделены от *abdominalia* слабо выпуклым швом, начинающимся во внутреннем паховом углу пластрона; занимают $\frac{2}{3}$ конца пластрона; *abdominalia* — короткие и вытянутые в ширину щитки, отделены от *pectoralia* почти прямыми поперечными швами. *Pectoralia* — почти такой же длины по оси, как *abdominalia*; от *humeralia* отделены коленчатым швом. Граница между *humerales* и *gularis* неясна.

Передняя часть пластрона представляется измененной, быть может аномально, а именно, средний шов роговых щитков, весьма правильно идущий по осевой линии пластрона и совпадающий со швом костных его пластинок, отгибается вправо к боковому правому краю пластрона, причем передняя часть эпипластрального края обломана.

Inframarginalia. Между щитками пластрона и *marginalia* расположены три *inframarginalia*: первая, вторая и четвертая. Первая (*infm₁*) граничит с *pectorale*, вторая (*infm₂*) — с *pectorale* и *abdominale*, четвертая (*infm₄*) — с *abdominale*. Третья отсутствует, и *infm₂* и *infm₄* не соприкасаются, будучи соединены лишь мостовым продольным швом. Щитки эти вытянуты по оси.

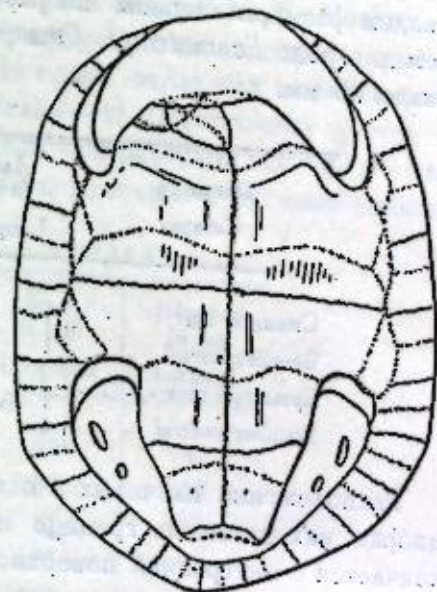
Костные пластинки. Костных пластинок пластрона — 9, четыре парных и энтопластрон. *Eriplastra* — узкие, треугольные; смещены, по-видимому, аномально вправо.

Энтопластрон — небольшой, округленной формы. *Hypoplastra* граничат швами, косо направленными вперед, с *epiplastra* и прямым поперечным



Фиг. 1. Реставрация спинного щита черепахи *Lindholmia elegans* n. g. n. sp. $\frac{1}{3}$ nat. vel.

Fig. 1. Restauration du bouclier dorsal de la tortue *Lindholmia elegans* n. g. n. sp. $\frac{1}{3}$ gr. nat.

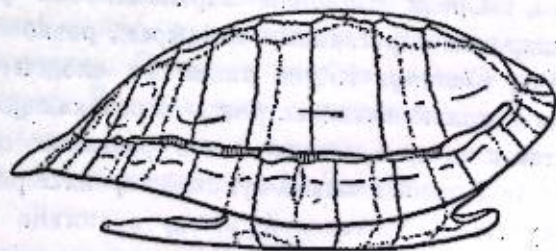


Фиг. 2. Реставрация брюшного щита черепахи *Lindholmia elegans* n. g. n. sp. $\frac{1}{3}$ nat. vel. Видны три *inframarginalia*.
Fig. 2. Restauration du bouclier ventral de la tortue *Lindholmia elegans* n. g. n. sp. $\frac{1}{3}$ gr. nat. On aperçoit trois *inframarginalia*.

швом с *hypoplastra* (по середине пластрона). *Hypoplastra* граничат с *Xiphoplastra* вогнутым швом (почти на половине узкого конца пластрона).

Скульптура карапакса местами сетчатая; пластрон почти гладкий, покрытый продольными струйками, особенно заметными на переднем краю *abdominalia*. По характеру скульптуры, *Lindholmia* резко отличается, таким образом, от ямчатых и точечных карапаксов *Dermatemydidae*, как, например, у *Adocus*, и ближе стоит к *Emydidae* и *Testudinidae*.

Плечевые и паховые подпорки. Образования эти, сближающие данную форму с *Echmatemys*, у кызыл-кумской черепахи весьма сильно развиты. При ширине панцыря в середине 162 мм, ширина его между плечевыми подпорками — 61 мм, ширина же между пахо-



Фиг. 3. Реставрация панцыря черепахи *Lindholmia elegans* n. g. n. sp. $\frac{1}{3}$ nat. vel. Видны фонтанели между *costalia* и *periferalia*.
Fig. 3. Restauration de la carapace de la tortue *Lindholmia elegans* n. g. n. sp. $\frac{1}{3}$ gr. nat. On voit les fontanelles entre les *costalia* et les *periferalia*.

выми подпорками равняется 54 мм. Таким образом, помещение внутри панцыря является весьма суженным спереди и сзади. Для сравнения приводим размеры ширины панцыря у *Emys septaria* Cope, являющейся типом для рода *Echmatemys*. Она равна 225 мм, при ширине между подпорками 80 мм.

Таблица 1

Панцырь Сагарах	Длина (в мм) Longueur	Ширина (в мм) Largeur	Высота (в мм) Hauteur
Спинальный щит Bouclier dorsal	225	162	90
Брюшной щит Bouclier ventral			

Расположение плечевых и паховых подпорок следующее: плечевая подпорка находится на границе первой и второй костальной пластинок и кончается с внутренней поверхности первой costale. Паховая подпорка находится на границе четвертой и пятой costale и кончается на V пластинке.

СХОДСТВО И ОТЛИЧИЯ

Наиболее близким к описываемой черепахе является среди *Dermatemydidae* род *Baptemys* Leidy с полным числом neuralia и сильно развитыми inframarginalia; однако, ни по форме пластрона с приостренными концами, ни по форме и положению энтопластрона этот род не сходен с описываемым.

Среди *Emydidae* верхнемеловой род *Gyremys* Hay, обладающий широким округленным панцырем, резко отличается от данной черепахи. Род *Clemmys* Ritgen также не сходен с описываемым образцом как по положению энтопластрона, пересекающегося гумеропекторальным швом, так и по присутствию слабо развитых плечевых и паховых поддержек.

Близок к кызыл-кумской черепахе род *Echmatemys* Hay. Однако, присутствие фонтанелей между pectoralia и costalia, трех inframarginalia, отличие в форме переднего края пластрона, в положении энтопластрона не позволяют отождествить все-таки эту черепаху с кызыл-кумской.

Другие роды из *Emydidae* уже по отсутствию inframarginalia не могут быть отождествлены с описываемым образцом.

ДИАГНОЗ РОДА LINDHOLMEMYS n. g.

Карапакс — продолговатый, слабо выпуклый, слегка уширенный кзади, со слабым гребнем в задней и передней части. Невральных пластинок 8; из них VII пластинка состоит из двух частей. Форма пласти-

нок шестиугольная, как у *Emydidae*, вытянутая по средней линии. Седьмая (VII) сверхсчетная — широкая четырехугольная с округленными боковыми сторонами. Реберных пластинок (costalia) — 8. Nuchale неправильно-шестиугольной формы. Suprapygalia повидимому, 1; pygale — вероятно, четырехугольной формы. По краям карапакса имеются фонтанели, между costalia и periferalia. Periferalia — 11. Позвоночных щитков — 5; по отношению к невральным пластинкам они расположены так же, как у *Hardella*. Marginalia — 12. Сильно развиты плечевые и паховые подпорки.

Таблица 2

Костные пластины Plaques neurales	Длина (в мм) Longueur	Ширина (в мм) Largeur
Nuchale	25	42
Neurale 1	30	13
" 2	19	16
" 3	24	21
" 4	24	20
" 5	22	22
" 6	17	21
" 7	12	19
" 7'	7	15
" 8	13	19
Suprapygale	ок. 71	43
Pygale		

Пластрон. Передний край пластрона уширенный, не доходит до переднего края карапакса. Задний конец пластрона суженный, далеко не доходит до заднего края карапакса. Пластрон состоит из 9 костных пластинок. Mesoplastra отсутствуют. Энтопластрон округленно-четыреугольный, вытянутый по средней линии. Щитков пластрона, повидимому, нормальное число (anale, femorale, abdominale, pectorale, humerale и gulare).

Таблица 3

Позвоночные щитки Ecailles centrales	Длина (в мм) Longueur	Ширина (в мм) Largeur	Наибольшая ширина (в мм) Largeur max.
Первый (1)	33	45	45
Второй (2)	45	31	45
Третий (3)	50	34	44
Четвертый (4)	43	34	46
Пятый (5)	40	21	60

Имеются *inframarginalia* в количестве 3 (*infr₁*, *infr₂*, *infr₄*). Третья по счету *inframarginale* редуцирована до исчезновения.

Диагноз вида *L. elegans* n. sp. — тот же.

Местонахождение. Пустыня Кызыл-Кум, окрестности колодца Биссекты, в 23 км к юго-западу от родников Мын-Булак.

Возраст. Ценоман (верхний мел).

Образ жизни. Вероятный образ жизни *Lindholmemys elegans* n. g. n. sp. водный.

На это указывает [и присутствие фонтанелей между *costalia* и *periferalia*, наблюдающихся как у молодых экземпляров, так и у хороших пловцов из взрослых черепах; например, у эмидид *Hardella*, ныне живущих в Индостане.

RÉSUMÉ

L'auteur décrit une nouvelle tortue du Crétacé supérieur (Cénomaniens) du désert de Kysyl-Koum (Asie Centrale). L'échantillon a été trouvé par V. Sourgaï avec des restes de *Dinosauria* et des fragments de carapaces de *Trionychiidae* au cours de recherches exécutées par l'expédition géochimique de l'Académie des Sciences de l'URSS sous la direction de A. Sosedko. Tous ces restes ont été recueillis au pied d'un abrupt de grès du Crétacé supérieur (non in situ).

L'auteur rapporte ladite tortue au nouveau genre et espèce *Lindholmemys elegans* n. g. et sp., qui réunit en lui certains caractères de la famille des *Dermatemydidae* avec la majorité des caractères de la famille des *Emydidae* Gray.

Voici la diagnose du genre et de l'espèce.

Carapace allongée, peu élevée, légèrement élargie à l'arrière, avec crête peu marquée à la partie antérieure et plus distincte à la partie postérieure. Neuralia au nombre de 8, la septième formée de deux parties. Plaques de forme hexagonale, comme chez les *Emydidae*, allongées suivant la ligne médiane. La 7-e, surnuméraire—large, de forme quadrangulaire arrondie. Plaques costales au nombre de 8. Nuchale—de forme hexagonale irrégulière. Suprapygale—probablement unique; pygale apparemment de forme quadrangulaire. Sur les côtés de la carapace se trouvent des fontanelles, entre les *costalia* et les *periferalia*. *Periferalia*—11. *Marginalia*—12. Écailles centrales—5, disposées de la même manière par rapport aux plaques neurales que chez *Hardella*. Les contreforts inguinaux et brachiaux sont très fortement développés. Les brachiaux se trouvent entre la 1-e et la 2-e plaque costale, se terminant sur la face interne de la 1-e; les inguinaux entre la 4-e et la 5-e plaque costale, se terminant sur la face interne de la 5-e.

Plastron. Le bord antérieur du plastron est épaissi et n'arrive pas jusqu'au bord antérieur de la carapace. L'extrémité postérieure du plastron

est amincie et loin d'atteindre le bord postérieur de la carapace. Le plastron est constitué par 9 plaques osseuses. Pas de mésoplastron. L'entoplastron est de forme quadrangulaire arrondie et allongée suivant la ligne médiane. Les écailles du plastron sont apparemment en nombre normal (*analia*, *femoralia*, *abdominalia*, *pectoralia*, *humeralia* et *gularia*). *Inframarginalia* au nombre de trois (*infr₁*, *infr₂* et *infr₄*), la troisième étant réduite jusqu'à disparaître. La présence d'*inframarginalia* réduites dénote les affinités de la tortue décrite avec les *Dermatemydidae*.

Lindholmemys elegans n. g. et sp. était une tortue aquatique, ce qu'atteste également la présence des fontanelles entre les *periferalia* et les *costalia*.

Localité. Désert de Kysyl-Koum, environs des puits de Bissekty, à 23 km, au SW des sources de Myn-Boulak. Grès.

Âge géologique. D'après les données de A. Sosedko—Cénomaniens (Crétacé supérieur).

Dimensions—voir texte russe, pp. 74, 75.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

EXPLICATION DES PLANCHES

Таблица I

Фиг. 1. *Lindholmemys elegans* n. g. n. sp.
Верхнемеловые отложения пустыни Кызыл-
Кум. Панцырь. Спинной щит. Вид сверху.
Около 1/2 н. в.

Фиг. 2. То же. Оттуда же. Панцырь. Брюш-
ной щит. Вид снизу. Около 1/2 н. в.

Таблица II

Фиг. 1. То же. Оттуда же. Панцырь. Вид
сбоку. Около 1/2 н. в.

Фиг. 2. То же. Оттуда же. Панцырь. Вид
спереди. Около 2/3 н. в.

Фиг. 3. То же. Оттуда же. Панцырь. Вид
сзади. Около 2/3 н. в.

Planche I

Fig. 1. *Lindholmemys elegans* n. g. et sp. Os-
tacé supérieur du désert de Kysyl-Koum. Car-
apace. Bouclier dorsal. Vue en-dessus. Environ
1/2 gr. nat.

Fig. 2. Idem. Même localité. Carapace. Bou-
clier. Vue en-dessous. Environ 1/2 gr. nat.

Planche II

Fig. 1. Idem. Même localité. Carapace. Vue
de côté. Environ 1/2 gr. nat.

Fig. 2. Idem. Même localité. Carapace. Vue
de face. Environ 2/3 gr. nat.

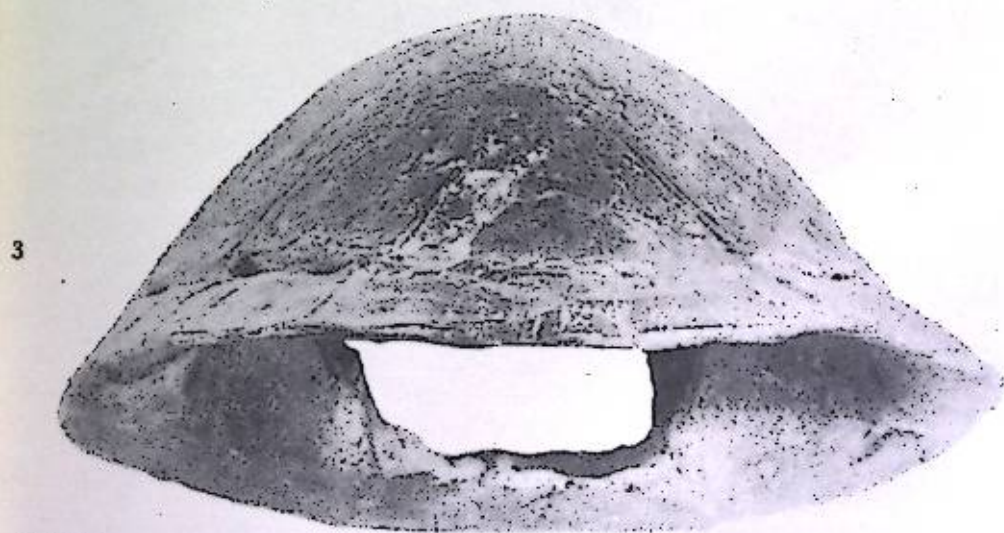
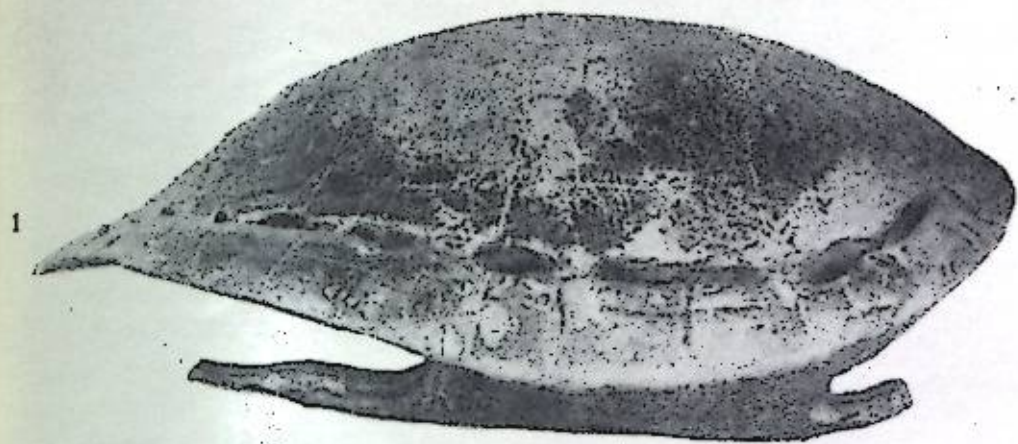
Fig. 3. Idem. Même localité. Carapace. Vue
de derrière. Environ 2/3 gr. nat.

1



2





А. Я. ТУГАРИНОВ

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ДЛЯ ПЛИОЦЕНОВОЙ ОРНИТОФАУНЫ СИБИРИ

[A. J. Tugarinov. Einige Angaben über die Pliozänornithofauna Sibiriens]

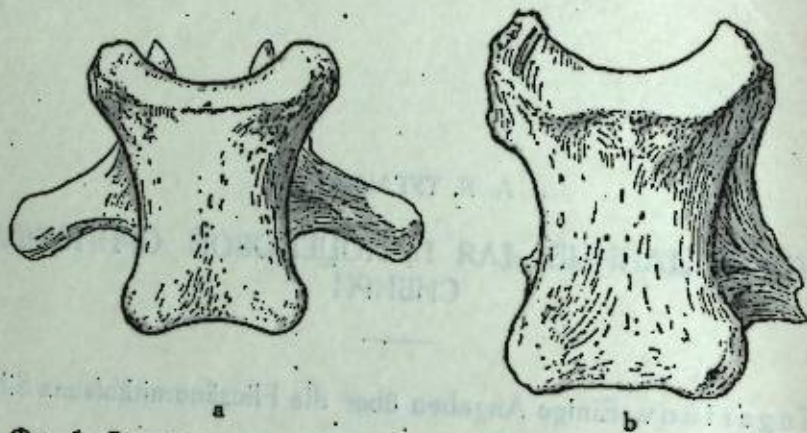
Ю. А. Орлов, изучающий в последние годы открытые им на Иртыше у г. Павлодара (юго-западная Сибирь) богатейшие костеносные отложения гиппарионовой фауны, предоставил мне для изучения две кости птиц, найденные среди этих отложений. Результатом моего ознакомления с ними является настоящая заметка.

Первый объект (№ $\frac{2346}{7787}$ по каталогу Палеозоологического института Академии Наук СССР) представляет последний свободный спинной позвонок какого-то страуса — *Struthio* sp. (см. фиг. 1, 3 и 4). Тело позвонка сохранилось более или менее полностью. Задняя сочленовная поверхность целиком, у передней обломаны грани, примыкающие к сочленовой поверхности ребра. Нацело сохранились левый постзигапофиз и левый презигапофиз, правый частично обломан; processus spinosus и оба pr. transversi обломаны почти до основания. Для характеристики размеров привожу некоторые измерения и параллельно для сравнения те же величины позвонка современного *Struthio camelus*.

	<i>Struthio</i> sp.	<i>Struthio camelus</i>
Длина тела позвонка по вентральной стороне	49.7 мм	38.8 мм
Наименьшая ширина по середине	31.1 "	29.8 "
Высота передней сочленовой поверхности по линии канала	22.9 "	17.3 "
То же задней	19.7 "	13.0 "
Максимальная ширина задней сочленовой поверхности	46.2 "	38.5 "

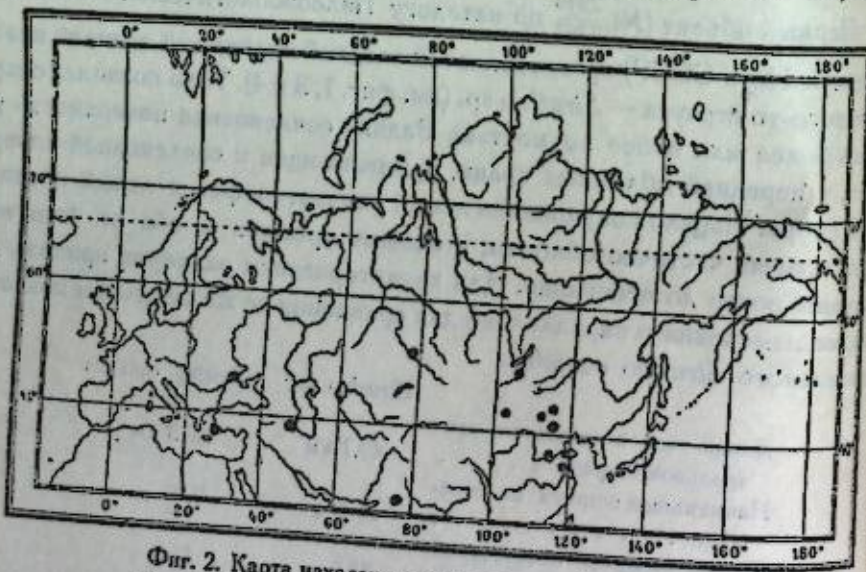
К сожалению, дать иные размеры не представляется возможным, так как все выступающие части разрушены. Однако, из цифр видно, что

позвонок принадлежал птице гораздо более крупной чем современный *S. camelus*. Тело позвонка представляется более массивным и высоким. Так, если у современного вида соотношение ширины задней сочленовой



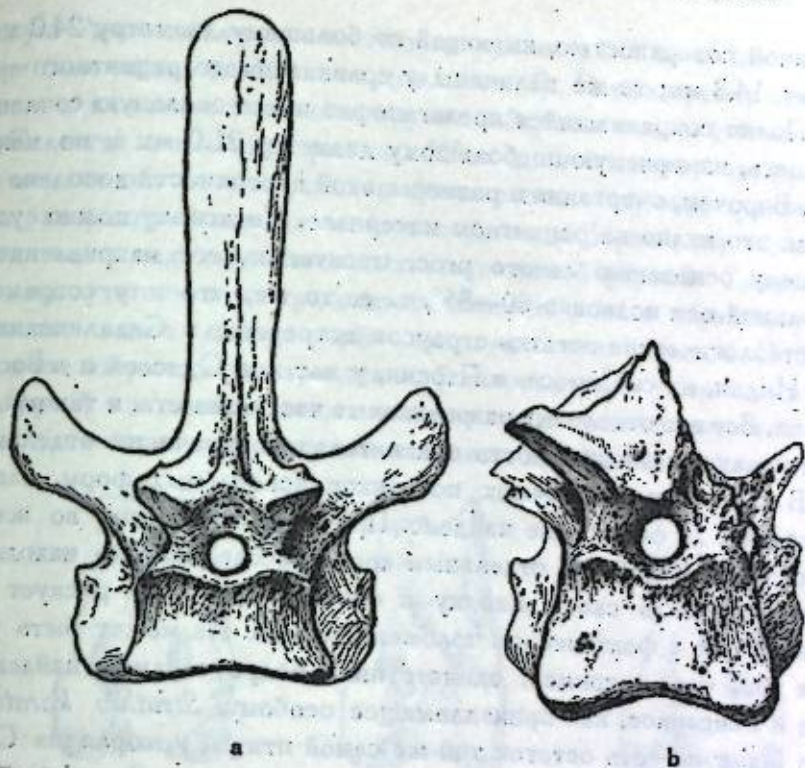
Фиг. 1. Вентральная поверхность позвонков: а — рецентного *Struthio camelus*, б — ископаемого. $\frac{2}{3}$.
Fig. 1. Ventrale Oberfläche der Wirbel: а — des rezenten *Struthio camelus*, б — die des fossilen. $\frac{2}{3}$.

поверхности к высоте (взятым по горизонтальной и вертикальной осей) составляет 2.3, то у ископаемой формы оно равно 1.8. С другой стороны оно более вытянуто, имея отношение длины к ширине равным 1.6, тогда

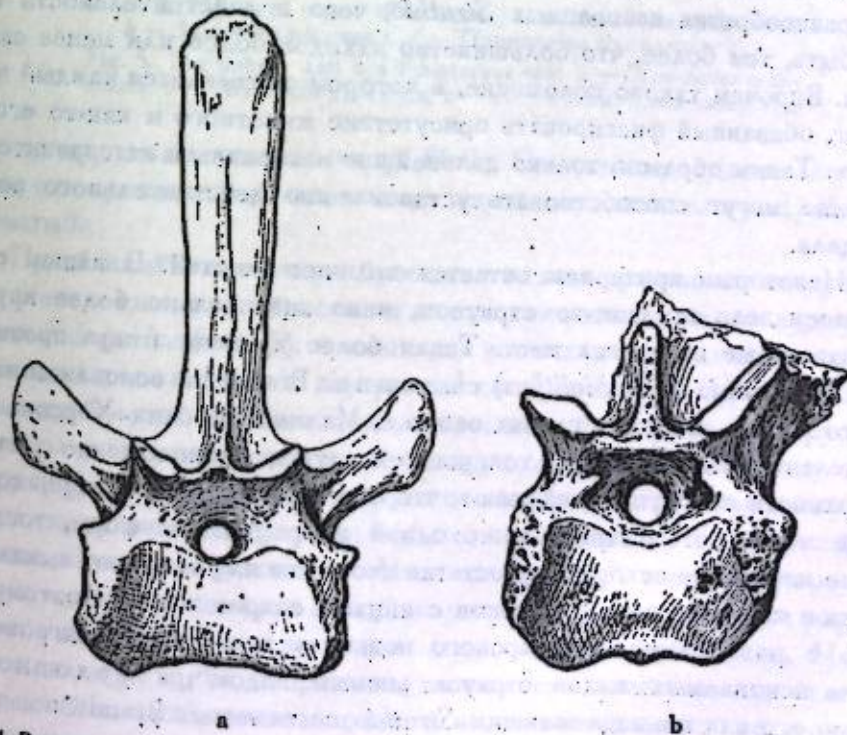


Фиг. 2. Карта находок ископаемых остатков страуса.
Fig. 2. Kärtchen der Verbreitung fossiler *Struthio*-Reste.

как у рецентного это соотношение составляет 1.3. Диаметр спинного мозгового канала почти тот же, что и у современного — 7.8 мм. Из сохранившихся апофизов постзигапофиз, имея в общем то же направление, что и у современного, отличается значительно больше



Фиг. 3. Передняя сочленовая поверхность позвонка: а — рецентного, б — ископаемого. $\frac{2}{3}$.
Fig. 3. Vordere Gelenkfläche des Wirbels: а — des rezenten, б — des fossilen. $\frac{2}{3}$.



Фиг. 4. Задняя сочленовая поверхность позвонка: а — рецентного, б — ископаемого. $\frac{2}{3}$.
Fig. 4. Hintere Gelenkfläche des Wirbels: а — des rezenten, б — des fossilen. $\frac{2}{3}$.
Труды Палеонтол. Инст., т. IV.

сочленовой поверхностью, имеющей по большому диаметру 24.0 мм и по меньшему 14.8 мм; те же величины у сравнимого рецентного — 13.6 и 9.8 мм. Полно сохранившийся презигаподиз имеет овальную сочленовую поверхность, измеряемую по большому диаметру 21.0 мм и по меньшему 11.6 мм. Впрочем, очертания и размеры этой поверхности довольно изменчивы, как это видно на рецентном материале. Поскольку можно судить по уцелевшему основанию левого прос. transversus, его направление было к продольной оси позвонка 80—85°, т. е. то же, что и у современного.

Остеологические остатки страусов встречены в Сиваликских отложениях Индии, на о. Самосе, в Персии, у нас под Одессой и в Восточной Монголии. Все это отдельные разрозненные части скелета, и таким образом для нас исключена возможность сравнительного изучения отдельных находок. В частности поясничных позвонков ископаемых форм, насколько мне известно, до сих пор не найдено. При этом положении во всех случаях, когда по подобным отдельным костям исследователь находит возможность относить свою находку к особому виду, он рискует впасть в противоречие с фактическим положением дела. Не может быть уверенности в том, что, например, единственное бедро страуса, найденное на Самосе и описанное, как принадлежащее особому *Struthio karatheodoris* Forsyth Major не есть остаток той же самой птицы, которая из Сиваликских холмов описана по другим костям под именем *S. asiaticus* Milne-Edwards. Идя таким путем, мы можем создать впечатление большого видового разнообразия ископаемых *Struthio*, чего в действительности могло и не быть, тем более, что большинство находок более или менее синхроничны. Впрочем таково положение, в котором оказывается каждый палеозоолог, обязанный фиксировать присутствие животного и как-то его именовать. Таким образом, только дальнейшие материалы и их сравнительное изучение могут способствовать установлению действительного положения дела.

Некоторым критерием остается величина костей. В нашем случае мы имеем дело с каким-то страусом, явно значительно более крупным, чем известные из других мест. Такая более крупная птица провизорно названа *Struthio (Struthiolithus) chersonensis* Brandt на основании находке целого яйца в лёссовых глинах около с. Малиновки близ Херсона. Действительно, размеры яйца, толщина скорлупы, расположение устьиц на поверхности скорлупы указывают, что оно принадлежало птице, которую мы не можем отождествить ни с одной из рецентных форм, тогда как другие известные ископаемые остатки скорлупы яиц наоборот показывают большое сходство этих признаков с яйцами современных. Поэтому, считаясь с размерами павлодарского позвонка и не желая загромождать списка ископаемых видов страуса „новым видом“, я условно обозначаю его как принадлежавшим *Struthio chersonensis* Brandt.

Как теперь выясняется, область обитания различных видов страусов в мио-плиоцене тянулась от Средиземноморья через Переднюю и Цент-

ральную Азию до северо-восточных провинций Китая, на территории Сибири поднимаясь до 52° с. ш. (см. фиг. 2). Павлодарское нахождение является пока самым северным, другая сибирская находка (скорлупы яиц на р. Селенге) лежит примерно под 51° с. ш. Это дает основание считать, что в момент обитания страуса в Азии соответствующие условия ландшафта распространялись далее к северу, чем в Европе; как и на Иртыше, большая часть находок связана с гиппарионовой фауной. Следовательно, как по присутствию этих травоядных животных, так и страуса, мы можем представить себе плиоценовый ландшафт этих частей Сибири как господство открытых пространств в обстановке тепло умеренного климата.

Другой полученный мною остаток представляет дистальный конец левой tibiotarsus с сохранившимися обоими condyli и частью тела кости



Фиг. 5. Нижняя часть tibiotarsus: a — *Dissodectes ardesiacus*, b — *Sushkinia pliocaena*, c — *Tinnunculus tinnunculus* $\frac{3}{1}$.
Fig. 5. Der untere Teil des Tibiotarsus von: a — *Dissodectes ardesiacus*, b — *Sushkinia pliocaena*, c — *Tinnunculus tinnunculus* $\frac{3}{1}$.

ниже прикрепления нижнего конца fibula. Повидимому, судя по структуре кости, она принадлежала не вполне взрослому экземпляру. Цвет кости беловатый.

При ближайшем осмотре бросается в глаза признак, по которому без затруднения описываемый остаток можно признать принадлежащим птице из сем. *Falconidae* (фиг. 5): в основании кости хорошо отличаются щели — две нижних над внешним и внутренним condylus и одна верхняя. Мостик, отделяющий верхнюю и нижнюю внутреннюю щель, правда, разрушен, но при небольшом увеличении ясно обозначаются места его прикрепления к наружной стороне кости и к другому мостику, так что более или менее правильно устанавливается ширина его и направление. Борозда передней стороны, образуемая сухожилием *Musc. extensor digit. communis*, хорошо выражена, с внутреннего края кости она углубляется постепенно, с наружной отделена от него резким, но видимо скоро сбегаящим гребнем. Мостики, ограничивающие щели, направлены к оси кости примерно под углом 40°. Внутренний из них значительно шире, но, повидимому, не достигает двойной ширины наружного. Нижняя наружная щель представляется овальной, вытянутой вдоль оси кости и приблизительно одной ширины с внутренней.

Последняя расположена ниже и имеет несколько почковидную форму, так как мостик, отделяющий ее, имеет изгиб в сторону щели. Ее нижняя доля уже верхней, мало вытянута и по нижней грани округлого очертания. Внутренний condylus направлен почти вдоль оси кости (т. е. не отклонен внутрь), что обуславливает равномерное без изгибов сужение кверху самой голени. Размеры: ширина на уровне обоих condyli 6.7 мм, ширина тела кости на уровне верхней щели — 4.6 мм, ширина внутреннего мостика — 1.35 мм и расстояние между condyli 2.35 мм.

Пытаясь ближе установить систематическое положение птицы, доставившей нам рассматриваемый остаток, мы по размерам можем сравнить его из всей группы рецентных соколов современной Палеарктики лишь с родами *Tinnunculus*, *Hypotriorchis* и *Aesalon*. Что касается р. *Erythropus*, то, не говоря о значительно меньшей величине, строение нижнего отдела tibiotarsus у него значительно отличается от только что названных. Однако, как видно из приведенного описания и помещаемых изображений, описываемый остаток не может быть существенно сближен, а тем более отождествлен ни с одной из названных форм. Против этого говорят очертания, расположение и размеры щелей, направление condylus'ов, большая ширина и сплюснутость собственно самой tibiotarsus, ширина ее борозды и т. д. Из других родов сем. *Falconidae* я имел возможность сравнить изучаемый остаток с голенью *Dissodectes ardesiacus*. По форме нижней внутренней щели, ее положению, по направлению condylus'ов, а также некоторой сплюснутости кости спереди, последняя несколько ближе стоит к этому африканскому роду, хотя говорить о большом сходстве все же трудно. Имеет, видимо, значение и принадлежность объекта к не вполне взрослой особи.

Поскольку речь идет о птице, обитавшей в начале палеоцена, естественно ожидать существования вымершей формы, с каковой, очевидно, мы имеем дело. Черты сходства с р. *Dissodectes*, т. е. принадлежность к какой-то, ныне палеарктической группе, обитавшей в условиях теплого климата, стоит в соответствии с общим южным обликом палеодарской фауны.

Третьими представителями сем. *Falconidae* известны не только Кромеювского *Falco falconellus* Schufeldt из Уайоминга Соед. Америки, описанный по находке верхнего палеоцена Италии *F. risalis* Fortia. Я считаю, что и на этом случае мы имеем дело с новой формой, резко стоящей родового значения, так как отличия ее от рецентных родов более значительны, чем последние между собой.

Я предлагаю назвать эту птицу в память покойного П. П. Сушкина, оставившего нам свои монографии по остеологии соколов, первого зоолога, писавшего о третичной орнитофауне Сибири: — *Sushkini* *piloscus* gen. et sp. n.

SCHRIFTEN

- Lowe, P. R. Studies and observations bearing on the phylogeny of the ostrich and its allies. Proc. Zool. Soc., 1928, p. 185.
 Rothschild, W. On the former and present distribution of the so called *Ratitae* or ostrich-like birds with certain deductions and a description of a new form. Verh. d. V. Intern. Ornith. Kongress., 1910, p. 144.
 Lambrecht, K. Fossilium Catalogus, pt. 12. Aves. Berlin, 1921.
 Сушкин, П. П. Сравнительная остеология дневных хищных птиц. М., 1902.

ZUSAMMENFASSUNG

J. A. Orlov, welcher mit der Bearbeitung der von ihm am Fluss Irtysh bei Pawlodar (S.-W. Sibirien) entdeckten äusserst reichen knochenführenden Ablagerungen einer Hipparionfauna beschäftigt ist, überreichte mir zur Untersuchung zwei Vogelknochen, die von ihm in diesen Ablagerungen gefunden wurden. Vorliegende Notiz bildet das Resultat der Untersuchung dieser Knochen.

Das erste Objekt (№ 2346/7787 nach dem Katalog des Paläozoologischen Instituts der Akademie der Wissenschaften der UdSSR) stellt den letzten freien Rückenwirbel eines Strausses (*Struthio* sp.) dar (siehe Abb. 1, 3 und 4). Der Wirbelkörper ist fast vollkommen erhalten. Die hintere Gelenkfläche ist vollständig, bei der vorderen sind die Kanten, welche der Rippengelenkfläche anliegen, abgebrochen. Vollkommen sind die linke Praezygapophysis und die linke Praezygapophysis erhalten, die rechte ist partiell abgebrochen, der Processus spinosus und beide Proc. transversi sind beinahe bis zur Basis abgebrochen. Zur Charakteristik der Dimensionen führe ich einige Masse und zum Vergleich dieselben Masse des Wirbels des rezenten *Struthio camelus* an.

	<i>Struthio</i> sp.	<i>Struthio camelus</i>
Länge des Wirbelkörpers an der		
Ventralseite	49.7 mm	38.9 mm
Kleinste Breite in der Mitte	31.1 "	29.88 "
Höhe der hinteren Gelenkfläche in der Linie der Kanäle	22.9 "	17.33 "
Dauelhöhe in bezug auf die hintere Gelenkfläche	19.77 "	13.00 "
Maximale Breite der hinteren Gelenkfläche	46.22 "	33.35 "

Letzteres ist nicht möglich, weitere Masse zu geben, da alle drei vertikal den Teile des Wirbels zerstört sind. Aus dem obengenannten Wert ist ersichtlich, dass der Wirbel aus Pawlodar einem viel größeren Vogel angehört, als der rezente *Struthio camelus* ist. Der Wirbelkörper ist massiver und höher. Während, z. B., bei dem rezenten Art das Verhältnis der Breite

der hinteren Gelenkfläche zur Höhe derselben (welche in der Horizontal- und Vertikalachse genommen sind) 2.3 beträgt, ist es bei der fossilen Form gleich 1.8. Andererseits ist er mehr langgestreckt, wobei das Verhältnis der Länge zur Breite 1.6 beträgt, während es bei der rezenten Form gleich 1.3 ist. Der Durchmesser des Rückenmarkkanals ist beinahe derselbe, wie bei der rezenten Art: 7.8 mm und 7.3 mm. Was die Apophysen anbetrifft, so zeichnet sich von den erhaltenen die Postzygapophys, welche im allgemeinen dieselbe Richtung hat, wie bei der rezenten Form, durch eine viel grössere Gelenkfläche aus; diese letztere hat im grössten Durchmesser 24 mm, im kleinsten—14.8 mm; dieselben Dimensionen betragen bei der rezenten Form, welche zum Vergleich dient,—13.6 und 9.8 mm. Die vollständig erhaltene Praezygapophys hat eine ovale Gelenkfläche, welche im grössten Durchmesser 21.0 mm, in kleinsten—11.6 mm beträgt. Die Konturen und Dimensionen dieser Oberfläche sind aber ziemlich veränderlich, wie dies aus dem rezenten Material ersichtlich ist. Inwiefern wir nach der erhaltenen Basis des linken Proc. transversus urteilen können, betrug seine Richtung in bezug auf die Längsachse des Wirbels 80—85°, d. h. sie war dieselbe, wie bei der rezenten Form.

Straussenknochenreste sind in den Ablagerungen der Sivalik Hills Indiens, auf der Insel Samos, in Persien, bei uns in der Nähe der Stadt Odessa und in der östlichen Mongolei gefunden worden. Das sind alles Reste von einzelnen Skeletteilen, so dass es für uns unmöglich ist, eine vergleichende Untersuchung der einzelnen Befunde vorzunehmen; Lendenwirbel der fossilen Formen sind meines Wissens noch nicht gefunden worden. Infolgedessen kann der Forscher, der auf Grund seines mangelhaften Materials eine besondere Art aufstellt, immer die Gefahr laufen, mit dem tatsächlichen Stand der Sache in Widerspruch zu kommen. Wir können z. B. uns nicht davon überzeugen, dass das einzige bekannte Oberschenkelbein des fossilen Strausses, welches auf der Insel Samos gefunden und als ein Knochen einer neuen Art *Struthio karatheodoris* Forsyth Major beschrieben wurde, nicht ein Rest desselben Vogels ist, welcher auf Grund anderer Knochen aus den Sivalik Hügeln unter dem Namen *Str. asiaticus* Milne-Edwards beschrieben wurde. Auf solche Weise kann man den Eindruck bekommen, dass die fossilen *Struthio* durch viele Arten vertreten waren, was in der Wirklichkeit nicht der Fall zu sein brauchte, um so mehr, da die Mehrzahl der Befunde mehr oder minder synchron ist. Das ist zwar eine Lage, in welche jeder Paläozoologe gelangt, welcher die Anwesenheit eines Tieres fixiert und ihm einen Namen geben muss. Nur das weitere Material und die vergleichende Untersuchung desselben können also die Feststellung des wirklichen Standes der Dinge fördern.

Ein gewisses Kriterium bleibt die Grösse der Knochen. In unserem Falle haben wir es mit einem Strauss zu tun, welcher ansehnlich grösser war, als die aus anderen Orten bekannten Formen. Ein derartiger grösserer Vogel ist provisorisch als *Struthio (Struthiolithus) chersonensis* Brandt bezeichnet

worden, auf Grund des Fundes eines ganzen Eies in den Lösstonen in der Umgegend der Dorfschaft Malinowka, in der Nähe der Stadt Cherson. Die Grösse des Eies, die Dicke der Schale, die Anordnung der Poren an der Schalenoberfläche weisen in der Tat darauf hin, dass es einem Vogel angehörte, welchen wir mit keiner einzigen rezenten Form identifizieren können, während die übrigen bekannten fossilen Eierschalenreste eine grosse Ähnlichkeit dieser Merkmale mit den Eiern der rezenten Formen zeigen. Auf Grund der Dimensionen des Wirbels aus Pawlodar und meines Bestrebens, die Liste der fossilen Straussenarten durch eine „neue Art“ nicht zu verlängern, stelle ich die Form aus Pawlodar konventionell zur Art *Struthio chersonensis* Brandt.

Wie dies gegenwärtig festgestellt werden kann, erstreckte sich das Verbreitungsgebiet verschiedener Straussenarten im Mio-Pliozän vom Mittelmeergebiet durch das Vordere und Zentrale Asien bis zu den östlichen Provinzen Chinas, wobei es sich in Sibirien bis auf 52° nördlicher Breite (siehe Abb. 2) erweiterte. Der Fund von Pawlodar ist der nördlichste; die zweite Fundstelle in Sibirien (Eierschalen vom Fluss Selenga) liegt annähernd unter 51° nördlicher Breite. Das veranlasst uns zur Annahme, dass zur Zeit der Existenz der Strausse in Asien sich hier entsprechende Lebensbedingungen weiter gen Norden erstreckten, als in Europa. Die Mehrzahl der Funde steht ebenso wie am Flusse Irtysh mit der Hipparionfauna in Zusammenhang. Nach der Anwesenheit dieser herbivoren Tiere und des Strausses können wir uns also die Landschaft dieser Teile Sibiriens im Pliozän als ein Vorherrschen von offenen Gegenden in den Bedingungen eines mässig-warmen Klimas vorstellen.

Der zweite von mir erhaltene Rest stellt das Distale des linken Tibiotarsus mit erhaltenen beiden Condylis und einem Teil des Knochenkörpers unterhalb der Insertionsstelle des unteren Fibulaendes dar. Nach der Struktur des Knochen zu urteilen gehört der Knochen scheinbar einem nicht vollkommen erwachsenen Exemplar an. Die Färbung des Knochens ist weisslich.

Bei näherer Untersuchung fällt ein Merkmal auf, nach welchem man ohne Mühe feststellen kann, dass der Rest einem Vogel aus der Familie der Falconiden zugehört (Abb. 5): in der Knochenbasis sind Spalten gut unterscheidbar,—zwei untere Spalten über dem äusseren und inneren Condylus und eine obere Spalte. Die Brücke, welche die obere und untere innere Spalte voneinander trennt, ist zwar zerstört, bei einer schwachen Vergrösserung treten aber die Insertionsstellen derselben an der Aussenseite des Knochens und an der zweiten Brücke deutlich hervor, so dass man die Breite und die Richtung derselben mehr oder minder genau feststellen kann. Die Furche der vorderen Seite, welche durch die Sehne des Musc. extensor digit. communis gebildet wird, ist gut ausgesprochen, von dem Innenrand des Knochens vertieft sie sich allmählich, von aussen ist sie von demselben durch einen scharfen, aber, wie es scheint, rasch ablaufenden Kamm abgetrennt.

Die Brücken, welche die Spalten begrenzen, sind in bezug auf die Knochenachse etwa unter einem Winkel von 40° gerichtet. Die innere Brücke ist bedeutend breiter, sie erreicht aber, wie es scheint, nicht die doppelte Breite der äusseren Brücke. Die untere äussere Spalte ist oval, längs der Knochenachse gestreckt, und weist annähernd dieselbe Breite auf, wie die innere. Die letztgenannte ist niedriger gelegen und weist eine nierenförmige Gestalt auf, da die Brücke, durch welche sie abgegrenzt ist, eine Krümmung zur Spaltenseite bildet. Der untere Lappen der in Rede stehenden Spalte ist schmaler, als der obere, wenig gestreckt, an der unteren Kante mit runden Konturen. Der innere Condylus ist annähernd längs der Knochenachse gerichtet (d. h. er weicht nach innen nicht ab), was eine gleichmässige Verengerung des Unterschenkels nach oben ohne Krümmungen bedingt. Dimensionen: Breite auf der Höhe beider Condyli — 6.7 mm, Breite des Knochenkörpers auf der Höhe der oberen Spalte — 4.6 mm, Breite der inneren Brücke — 1.35 mm, Abstand zwischen den Condyli — 2.35 mm.

Wenn wir den Versuch machen, die systematische Stellung des Vogels zu bestimmen, von welchem der in Rede stehende Rest stammt, so können wir denselben, auf Grund seiner Dimensionen nur mit den Gattungen *Tinnunculus*, *Hypotriorchis* und *Aesalon* aus der ganzen Gruppe der rezenten Falconiden des gegenwärtigen paläarktischen Gebietes vergleichen. Was die Gattung *Erythropus* anbetrifft, so unterscheidet sich der Bau des unteren Teils des Tibiotarsus bei derselben in bedeutendem Masse von den eben genannten Gattungen, ohne von der bedeutend geringeren Grösse desselben zu reden. Aus der Beschreibung und aus den Abbildungen ersehen wir, dass der in Rede stehende Rest zu keiner einzigen von den genannten Formen nahe gestellt, geschweige denn mit ihnen identifiziert werden kann. Dagegen zeugen die Konturen, die Anordnung und die Grösse der Spalten, die Richtung der Condyli, die grosse Breite und Abflachung des Tibiotarsus, die Breite der Furche desselben u. s. w. Von den übrigen Gattungen der Falconiden hatte ich die Möglichkeit den untersuchten Rest mit dem Unterschenkel von *Dissodectes ardesiacus* zu vergleichen. Nach der Form der unteren inneren Spalte, nach ihrer Lage, nach der Richtung der Condyli sowie nach einer gewissen Abflachung des Knochens von vorne, steht die letztgenannte etwas näher zu dieser afrikanischen Gattung, obschon es schwer ist, von einer grossen Ähnlichkeit zu reden. Von Bedeutung ist, wie es scheint, auch die Zugehörigkeit des Knochens zu einem nicht vollkommen erwachsenen Individuum.

Inwiefern es sich um einen Vogel handelt, welcher im unteren Pliozän lebte, muss mit der Möglichkeit seiner Angehörigkeit zu einer ausgestorbenen Form gerechnet werden; eine solche haben wir, allem Anschein nach, vor uns. Die gemeinsamen Merkmale mit der Gattung *Dissodectes*, d. h. die Zugehörigkeit zu irgend einer heutzutage nicht paläarktischen Gruppe, welche in einem warmen Klima lebte, stehen in Übereinstimmung mit dem allgemeinen südlichen Charakter der Fauna von Pawlodar.

Es sind wenige tertiäre Vertreter der Falconiden bekannt. Abgesehen von *Falco falconellus* Schufeldt aus dem Eozän (aus Wyoming, Nord-Amerika), ist nach einer Ulna aus dem oberen Pliozän Italiens der *F. pisanus* Portis beschrieben worden. Ich nehme an, dass wir es in unserem Fall mit einer neuen Form zu tun haben, welche den Charakter einer neuen Gattung deutlich aufweist, da die Unterscheidungsmerkmale derselben von den rezenten Gattungen beträchtlicher sind, als dieser letzteren voneinander.

Ich schlage es vor, den in Rede stehenden Vogel *Sushkinia pliocaena* gen. et sp. n. zu nennen, zum Andenkem an den verstorbenen P. P. Suschkin, welcher uns seine Monographien über die Osteologie der Falconiden zurückgelassen hat, und als den ersten Zoogeographen, der über die tertiäre Ornithofauna Sibiriens geschrieben hat.

ВЕРА ГРОМОВА

ОБ ОСТАТКАХ НОСОРОГА МЕРКА (*RHINOCEROS MERCKI*
JAEG.) С НИЖНЕЙ ВОЛГИ

[Vera Gromova. Über die Reste des Merckschen Nashorns (*Rhinoceros Mercki Jaeg.*) von der unteren Wolga]

Поводом к настоящей работе послужили две челюсти *Rh. Mercki*, переданные в Зоологический институт Академии Наук Астраханским музеем через любезное посредство проф. П. А. Православлева. Находка представляет настолько большую редкость, и не только в СССР, но и во всем мире, и особенности строения челюстей этого вида настолько мало известны, что подробное описание их безусловно заслуживает внимания.

I. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ
 И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ НОСОРОГА МЕРКА

Систематика четвертичных носорогов, несмотря на большое количество посвященных ей работ, до сих пор еще содержит много неясностей, и мнения палеонтологов в этом направлении сильно расходятся. Если исключить хорошо отграниченный, высоко специализированный вид *Rhinoceros antiquitatis* Blum. (= *R. tichorhinus* Cuv.) с массивной, целиком окостеневшей, носовой перегородкой, особенно сильно развитым носовым рогом, широкими, приспособленными для захватывания травы, губами и челюстно-зубным аппаратом, приспособленным для перетирания хвой и жестких трав, то все остальные четвертичные носороги Европы и северной Азии, имеющие неполную носовую перегородку, более слабый носовой рог, более узкие губы и не только перетирающий, но и раздавливающий зубной аппарат, отличаются между собою лишь незначительными признаками в строении коренных зубов, различной формой верхней линии профиля, шириной затылка и проч.

Хотя эти признаки представляют различную степень проявления у различных найденных экземпляров, но, взятые в совокупности, послед-

ние смыкаются в один непрерывный ряд без резких разграничений. Это обстоятельство, а вместе с тем редкость находок цельных черепов четвертичных носорогов этого круга форм (сколько мне известно, имеется всего 8 более или менее цельных черепов, три из которых находятся в СССР, из них два еще не описаны) и, больше всего, отсутствие до последнего времени сведений о размахе индивидуальной изменчивости каждого из признаков у предполагаемых различных форм, затрудняет правильное разграничение их друг от друга. Мысль о необходимости детального изучения индивидуальной изменчивости ископаемых животных все более и более укрепляется в последнее время в палеонтологии млекопитающих: только выяснение на сериях остатков из одного местонахождения средних и крайних значений каждого из изменяющихся во времени признаков и обнаружение смещения этих значений во времени может дать возможность выяснить преемственность форм и восстановить действительный ход эволюционного процесса.¹

Наибольшее допускаемое число видов интересующего нас круга форм, четыре: *Rh. etruscus* Falc., *Rh. Mercki* Jaeg., *Rh. hemitoechus* Falc. и *Rh. leptorhinus* Ow.; большинство исследователей, однако, считает два последние вида синонимами *Rh. Mercki*, сводя, таким образом, число видов к двум. Труднее разграничение *Rh. etruscus* и *Rh. Mercki*, и здесь мы находим резко различные мнения: от Осборна (H. F. Osborn, 12), который относит их (на совершенно неясных основаниях) к двум различным подсемействам семейства *Rhinocerotidae* (*Rh. etruscus* — к *Ceratorhininae*, *Rh. Mercki* — к *Atelodinae*), и до Брандта (8), к которому присоединяются Портис (A. Portis, 15), И. Черский (7) и Симонелли (V. Simonelli, 19), допускающие всего лишь один вид *Rh. Mercki* с различными вариантами, в том числе и *Rh. etruscus*. Более всего, однако, распространен взгляд на *Mercki* и *etruscus*, как на два различных вида, причем одни авторы, как, например, Фрейденберг (W. Freudenberg, 10) разделяют их в два различных ствола, развившиеся независимо друг от друга из различных третичных предков, большинство же ставит их в один филогенетический ряд, считая *Rh. etruscus* предком *Rh. Mercki* (Вурм — A. Wurm, 30, Тоула — F. Toula, 26—28, Шредер — H. Schroeder, 17, Симонелли, 19, Штромер — E. Stromer, 25, и др.). Штромер вообще считает несущественным вопрос о том, принимать ли эти формы за виды или за разновидности, но подчеркивает, во всяком случае, неравноценность систематических единиц, к которым они будут отнесены, с далеко отстоящим от них, „хорошим“ видом *Rh. antiquitatis*.

Не имея возможности входить здесь в критический разбор перечисленных мнений, укажу лишь, что просмотр литературы по разбираемому вопросу приводит к заключению, что *etruscus* — *Mercki*, действительно

¹ Особенно обстоятельно разобран этот вопрос Зергелем (W. Soergel) в статье богатой интересными и плодотворными мыслями (22).

представляет собою один эволюционный ряд. Слишком много накопилось данных о находках, имеющих во всех отношениях переходный от *Rh. etruscus* к *Rh. Mercki* характер и, что еще важнее, эти промежуточные формы и во времени занимают положение промежуточное между типичными „видами“. В этом отношении мы должны быть особенно благодарны Шредеру (17) и Вурму (30), проделавшим кропотливое и детальное изучение коренных зубов ранне-плейстоценовых *Rh. etruscus* (первый — на остатках из Мосбаха, второй из Мауера); исследования эти показали, что, наряду с большинством типичных для этого вида зубов, в указанных местонахождениях встречаются также такие, которые имеют признаки, смешанные с таковыми зубов *Rh. Mercki* или переходные к ним. Уже раньше были известны черепа, имеющие промежуточный характер между типичными *etruscus* (во Флоренции, описанные Фалькнером) и типичным *Mercki* (в Зоол. инст. Акад. Наук, № 10718 из Иркутска, описанный Брандтом); таковы: знаменитый, совершенно цельный череп из Даксланда в музее г. Карлсруе (описан Мейером — H. v. Meyer 11, вновь описан Шредером под именем *Rh. Mercki* var. *brachycephala* — 17) и череп из Дузино в Италии, описанный Сакко (Sacco, 16). К сожалению, не известен точный их возраст. Промежуточный характер имеют и носороги из Хундсгейма и Кронштадта, описанные Тоула.¹ Именно смешанный характер таких объектов, особенно даксландского черепа, побудил Брандта слить виды *etruscus* и *Mercki* в один, считая различные находки лишь за варианты или индивидуальные отклонения; последовательность во времени этих форм и их филогенетическое значение в то время остались для Брандта неясны.

Таким образом, наиболее вероятным в настоящее время представляется, что верхнеплейстоценовый *Rh. etruscus* Falc. в течение раннего и среднего плейстоцена (Мауер, Мосбах и Зюссенборн в Германии — доминдельское время включительно,² Хундсгейм в Австрии, Кронштадт в Семиградьи — миндель-рисское³ или рисское⁴ время) превращается в *Rh. Mercki* Jaeg. (Таубах в Германии — рисс-вюрмское⁵ или миндель-рисское⁶ время, нижеволжские остатки, описываемые ниже — конец миндель-рисса; вероятно сюда же относится иркутский череп); одним из центров этого процесса была Германия. Важнейшие направления, в которых шла эволюция: увеличение размеров, увеличение носового рога и коррелятивно связанные с ним: утолщение и понижение носовой перегородки, возвышение затылка и отклонение его назад; переход к зубам более гипсодонтного типа со связанными с этим

¹ Под именем *Rh. hundsheimensis* и *Rh. kronstadtensis*.

² См. Зергель (21).

³ См. Тоула (26).

⁴ См. Фрейденберг (10).

⁵ См. Зергель (20).

⁶ См. Фрейденберг (10), Вюст (31).

свойством деталями их стросния, уменьшение воротничка (*singulum*) на коренных зубах и некоторые другие. Основания, по которым Фрейденберг отказывается ставить оба вида в филогенетическую связь, кажутся мало убедительными. Эти основания: 1) нахождение в Форестбед в Англии зуба *Rh. Mercki* в слоях ниже слоев с *Rh. etruscus* и 2) нахождение в Мосбахе вместе с остатками типичного *etruscus*, остатков *Rh. Mercki* var. *brachycephala*, т. е. переходного типа. Первому факту трудно придавать серьезное значение при спутанности и неясности стратиграфии Форестбед; Зергель (21) недаром предостерегает от привлечения этих отложений для датировки. Что касается второго, то он после вышеназванного не представляется удивительным: если в Мосбахе, действительно, произошло смещение средних изменчивости в направлении вида *Mercki*, то там естественно должны, наряду с типичными *etruscus*, встречаться остатки переходного типа.

При занимаемой нами точке зрения, вопрос о номенклатуре, хотя и чисто технический, становится особенно трудным. Зергель правильно указывает, что не может быть естественного расчленения на отдельные формы членов одного филогенетического ряда, хотя такое расчленение практически необходимо. На каких уровнях провести это расчленение и выделять ли отдельные „виды“ или варианты,¹ зависит от научного такта исследователя и от оценки им большей или меньшей значительности происшедшего изменения. Метод, предлагаемый для случаев такого рода Зергелем — установление видов на основании аналогий с отличиями у ближайших современных родственных форм, считаемых различными видами — представляется не достаточно пригодным. В большинстве случаев современные виды ясно различаются друг от друга остеологически, иначе говоря, между их остеологическими признаками наблюдается так называемый хиатус; если же остеологические отличия между двумя видами лишь относительны и они установлены на основании строения мягких частей тела — шерсти, ногтей и проч., то у других двух видов того же рода могут оказаться абсолютные остеологические отличия, иначе говоря, степень расхождения признаков в строении скелета даже в пределах одного рода у различных видов может быть очень различна, и мы не сможем найти точного критерия для выделения видов среди ископаемых родственников.

Для случая рассматриваемого здесь ряда *etruscus* → *Mercki* представляется целесообразным пока удерживать два различные видовые названия, поскольку мы в настоящее время знаем сравнительно много типичных и близких к типичным остатков и сравнительно мало переходных экземпляров.

¹ Выражения „подвид“ для различных членов одного эволюционного ряда следует, на мой взгляд, избегать, так как с ним довольно прочно связано понятие о географических формах рецентного вида.

Формы, близкие к тому или другому из этих типичных видов, можно обозначать предложенными тройными названиями: *Rh. etruscus* var. *hundsheimensis* Toulou, *Rh. etruscus* var. *heidelbergensis* Toulou, *Rh. Mercki* var. *brachycephala* Schroed. и др., не увеличивая, однако, их числа более, чем это необходимо, и лишь тогда, когда это оправдывается наличием смещенной средней изменчивости на сериях находок из двух различных местонахождений. Следует, однако, ожидать, что, если предположение о генетической связи обоих видов правильно, дальнейшее накопление материала переходного характера заставит соединить оба вида в один *Rh. Mercki* (как ранее описанный) с различными вариантами, причем самая древняя из известных форм ряда, свойственная верхнему плиоцену Италии, получит название *Rh. Mercki* var. *etruscus* Falc. Расхождение этого начального члена ряда с конечным (рисс-вюрмским *Mercki*) не кажется настолько значительным, чтобы обозначать их различными видовыми названиями даже после установления полной непрерывности ряда.

Наконец, безусловно особое видовое название должно пока сохраниться за шерстистым носорогом (*Rh. antiquitatis* Blum.), который стоит совершенно особняком от других четвертичных форм, и филогенетические связи которого для нас еще неясны.¹

2. ОБЗОР ИЗВЕСТНЫХ НАХОДОК

Указания на находки носорога Мерка из пределов Союза очень скудны. До сих пор мы имели следующие сведения:

1. Цельная нижняя челюсть из Польши, найденная в 1811 г. при саянии рр. Лиура и Буга на глубине двух локтей от поверхности земли. Хранится в Зоологическом институте Акад. Наук за № 10743; в каталоге значится: „получена из Варшавы в 1832 г.“. Эта челюсть в свое время подробно описана и изображена Брандтом (8, табл. III, рис. 2—4), позже ее промеры дает И. Черский (7, стр. 519—520), о ней упоминает также М. Павлова (13) и неоднократно ссылки на нее мы встречаем в западно-европейской палеонтологической литературе. Однако, она до сих пор еще не была сфотографирована, ввиду чего я нахожу нужным дать здесь ее фотографию (табл. I, фиг. 3), тем более, что уже после рисунка, который приводит Брандт, она была восполнена найденными ее частями (ср. И. Черский, 7, стр. 520), хотя и сейчас отсутствуют оба кондиллярных и оба венечных отростка и весь передний отдел симфиза.

2. Цельный череп (без нижней челюсти), обнаруженный И. Черским в коллекциях Сибирского отделения Русского Географического общества в Иркутске и описанный впервые им же,² позже снова подробно описан

¹ Мне уже приходилось подробно высказывать соображения по поводу принципов палеонтологической номенклатуры в другом месте (7).

² Зап. имп. Акад. Наук, т. XXV, 1874.

и изображен Брандтом и неоднократно упоминается как в русской, так и в иностранной литературе. Хранится в Зоологическом институте за № 10718. Представляет исключительную ценность, так как, кроме него, сколько мне известно, имеется всего лишь один цельный череп носорога Мерка, а именно из послетретичных отложений Даксланда, хранящийся в музее г. Карлсруе (подробное описание и изображение см. у Мейера, 17); впрочем, вопрос о видовой тождественности обоих черепов еще нельзя считать окончательно решенным (см. об этом выше). К сожалению, на иркутском черепе совершенно отсутствуют зубы.

3. Фрагмент нижней челюсти молодого животного из Семипалатинска, полученный от Гуляева в 1869 г.; хранится в Зоологическом институте за № 10742, описан Брандтом, как принадлежащий *Rh. Mercki*, под тем же названием приводится И. Черским (7, стр. 608); однако, для меня не представляет сомнения, что его следует отнести к шерстистому носорогу (*Rh. antiquitatis* Blum.), на обоснование чего я останавливаюсь ниже, в специальной главе.

4. Брандт указывает (8, стр. 9) на находку Гончаровым в Самарской губернии большого количества костей носорога Мерка, в том числе частей черепа и зубов; коллекция, по словам автора, находится в музее Горного института в Петербурге. При просмотре коллекций указанного хранилища мне, однако, не удалось обнаружить этих остатков.¹

5. Тот же автор упоминает о находке Барбот-де-Марни близ г. Тульчина в Подолии в балтском ярусе обломков верхних и нижних челюстей носорога Мерка. Вероятно, именно эти остатки хранятся сейчас в Музее Горного института с этикеткой, на которой рукою Брандта написано „*Rhinoceros Merckii*“; место находки указывается, как Подолия между Винницей и Балтой близ Тульчина, дер. Журавлевка, 1874 г. „*Barbot de Magny*“. Те же остатки описаны М. Павловой как *Rh. megarhinus*² (13, стр. 155—160), однако, Шредер указывает на причину ошибки М. Павловой и восстанавливает определение Брандта (17). Тем не менее, ввиду чрезвычайного сходства в строении зубов *Rh. megarhinus* de Christ. и *Rh. Mercki* Jaeg., отмечаемого всеми авторами, а также ввиду указания М. Павловой на находку из близких мест и из тех же желтых песков остатков *Hipparion*, вопрос об определении тульчинского носорога нельзя считать решенным.

6. А. Рогович в списке остатков млекопитающих, найденных в южной России, приводит различные кости и зубы *Rhinoceros leptorhinus* Cuvier из дилювиальных песков близ Киева, Триполья, Канева, Пекарей и Ольвиополя (6). На мой запрос об указанных остатках И. Пидопличка любезно

¹ Впрочем, не все коллекции этого музея сейчас доступны для осмотра.

² *Rh. megarhinus* de Christ., как и *Rh. leptorhinus* Cuvier представляют третичные формы без окостеневшей носовой перегородки и с сохраняющейся на всю жизнь парой крупных нижних передних зубов („резцов“ по терминологии большинства авторов, см. об этом ниже, стр. 109—112); многие считают оба названия синонимами.

сообщил мне,¹ что в Геологическом музее Украинской Академии Наук и сейчас хранится цельный череп и две нижних челюсти из сборов А. Роговича в Киеве или Каневе, без стратиграфических указаний. Череп, по словам И. Пидоплички, принадлежит носорогу с костяной, хотя и неполной, носовой перегородкой, и, следовательно, определение А. Роговича, очевидно, ошибочно; именно об этом черепе имеется указание в каталоге четвертичных объектов, изданном Украинской Академией Наук (14): „череп *Rh. Mercki* (?) из Канева“. К сожалению, экземпляр такого выдающегося значения, как цельный череп носорога Мерка, до сих пор остается неописанным.²

7. И. Черский (7, стр. 607) указывает на часть нижней челюсти из дер. Мысов на р. Каме, Казанской губ., принадлежащую Музею Уральского общества любителей естествознания (№ 465). Автор не описывает подробно объекта и не дает его изображения, однако, сам отмечает некоторые отличия от известных челюстей носорога Мерка, считая ее всетаки ближе к этому виду, чем к *Rh. antiquitatis* на основании узкой желобчатой поверхности заднего отдела симфиза (передний отдел обломан). Замечу, что из Мысов мне пришлось видеть остатки носорогов в Геологическом музее Казанского университета, причем оказалось, что три черепа и целая серия нижних челюстей, без сомнения, представляют собою настоящих *Rh. antiquitatis* Blum. В то же время фауна Мысов однородна, она представляет собою одну из фаун млекопитающих „волжского“ типа (ср. В. Громова, 2), относящуюся, как можно думать, к эпохе последнего межледниковья. Более древних элементов, сколько мне известно, в Мысах не найдено (их нет ни в коллекциях Казанского университета, ни в сборах Волжской экспедиции Четвертичной Комиссии Акад. Наук 1931 г.). С другой стороны, очень редки и не достаточно обоснованы случаи нахождения двух указанных видов носорогов вместе; скорее можно думать, что они исключают друг друга. Таким образом, в вопросе о видовой принадлежности указываемой И. Черским челюсти приходится пока оставить открытым.

8. Тот же автор (стр. 522—533) описывает из дер. Хрящевки на р. Черемшане б. Ставропольского у. б. Самарской губ. первый и второй шейные позвонки, принадлежащие, по его мнению, носорогу Мерка и хранящиеся в Музее Горного института. Эти позвонки отнесены Брандтом к виду *Mercki* лишь предположительно, автор допускает возможность принадлежности их эласмотерию. И. Черский устанавливает свое определение, с одной стороны, на отличиях обоих позвонков от типичных для *Rh. antiquitatis*; с другой стороны на некоторых чертах сходства их с изображенными Портисом (15) позвонками *Rh. Mercki*.

¹ В письме от 8 января 1933 г.

² На просьбу Зоологического института Акад. Наук прислать его для описания, Геологический институт Украинской Акад. Наук ответил отказом, пояснив, что он сам в ближайшем будущем предполагает выполнить эту работу, что, разумеется, можно только приветствовать.

9. Тот же автор описывает, как принадлежащую носорогу Мерка локтевую кость с р. Уфы (колл. Ф. Н. Чернышева), основываясь опять таки на некоторых общих признаках с локтевой костью *Mercki* из Таубаха, изображенной Портисом, оговариваясь впрочем, что она не имеет важнейшего, согласно Портису, признака носорога Мерка — тонкости строения, являясь, напротив, очень массивной.

По поводу определения частей скелета носорога, не относящихся к черепу, следует отметить следующее: рискованно давать такие определения, 1) не зная размеров изменчивости признаков костей *Rh. antiquitatis*, 2) не имея в руках цельных скелетов *Rh. Mercki* и *Rh. etruscus*, 3) не располагая основательными сравнительно-остеологическими работами, так как работы, где проведено сравнение скелетов *Rh. Mercki* и *Rh. antiquitatis* (работы Портиса, Штримера) рассматривают вопрос слишком кратко и в общих чертах. Таким образом, все подобные определения, а в том числе и указанные в пп. 8 и 9, требуют в будущем проверки.

10. М. Павлова описала (5, стр. 51, табл. III, рис. 22) из тираспольского гравия Херсонской губ., наряду с челюстями и зубами *Rh. etruscus*, челюсть молодого носорога „*Rhinoceros aff. hemitaechus* Falc.“, вид, который, по всей вероятности, является синонимом *Rh. Mercki* Jaeg. Ввиду того, что тираспольская фауна принадлежит к раннему плейстоцену (по А. Павлову, к концу минделя и началу миндель-рисса), в ней возможно совместное существование видов *etruscus* и *Mercki*, вернее, появление отдельных мерковидных экземпляров, провозвестников перехода одного вида в другой, как это имеет место и в Западной Европе (в Мосбахе, см. Шредер, 17); действительно, приводимые автором размеры остатка (длина ряда зубов $pd_1 - m_1 = 18$ см и высота челюсти между pd_2 и $pd_4 = 7$ см) кажутся слишком велики для *Rh. etruscus*. Таким образом, принадлежность к виду *Rh. Mercki* очень вероятна.

Этими указаниями исчерпываются наши сведения о находках носорога Мерка на территории Союза до сегодняшнего дня. Из них, как видно, наиболее надежными в смысле определения являются №№ 1, 2, 4, 6 и 10. К приведенному списку я могу в настоящее время прибавить следующие находки:

11. Цельная нижняя челюсть и правая половина нижней челюсти (Зоол. институт Акад. Наук № 16948 и Геол. кабинет Ленингр. университета), полученные от Музея г. Астрахани через посредство проф. П. А. Православлева; найдены в Нижнем Поволжье, близ сел. Черный Яр и составляют главный предмет содержания настоящей работы. Обе принадлежат очень старым экземплярам. Сюда же я принуждена отнести половину нижней челюсти молодого носорога из сел. Никольского на Нижней Волге, неподалеку от Черного Яра (Зоол. институт Акад. Наук № 16290). Эта челюсть уже описана мною раньше (2, стр. 153—155, табл. V, рис. 1, 2), как *Rhinoceros* sp.? (*Mercki* Jaeg. aut *etruscus* Falc. ?); в настоя-

щее время, с появлением нового сравнительного материала, она должна быть с уверенностью отнесена к виду *Mercki* Jaeg.; обоснование этого, как и определения черноморских челюстей, дано ниже (стр. 122—124).

12. Почти цельная нижняя челюсть, присланная в Палеозоологический институт Акад. Наук для определения музеем г. Пугачевска (б. Николаевск, б. Самарской губ.), найденная у подошвы высокого берега р. Б. Узенья, в 5 км выше сел. Куриловки, в 1929 г. Подробное описание дано ниже.

13. Кроме указанных остатков, мне пришлось видеть летом 1931 г., при беглом просмотре палеонтологических коллекций Геологического музея Казанского университета, верхние коренные зубы типа *Rh. Mercki*, на этикетке которых значится: „найлены в 4 верстах от Шурминского завода, дер. Кодочниковская, красная глина на берегу р. Шурминки; И. Кротов, 1876 год“. Ввиду уже указанной трудности в различении зубов *Rh. Mercki*, *Rh. etruscus*, *Rh. megarhinus* и др. и ввиду лишь беглого их просмотра мною, я не решаюсь дать им точного определения и упоминаю о них здесь лишь с целью обратить на них внимание товарищей по работе, которые будут иметь возможность когда-нибудь подвергнуть их подробному исследованию.

3. ОПИСАНИЕ ОСТАТКОВ

Челюсти из Черного Яра (Нижеволжский край, б. Астраханская губ.).

Цельная челюсть (Зоол. институт, № 16948) и правая половина другой челюсти (Геол. кабинет Ленингр. университета) получены П. Алексеевым: первая — от Черноморского Исполн. комитета, вторая — от Черноморского пункта Госторга в 1929 г. и переданы в Астраханский краевой музей, откуда, при участии проф. П. А. Православлева, в 1932 г. доставлены, вместе с богатыми сборами четвертичной фауны из Черного Яра, в Ленинград; большая часть этих сборов поступила в Зоологический институт Акад. Наук, некоторые экземпляры — в Геологический кабинет Ленинградского университета.

Нет сомнения, что сборы эти, включая и интересующие нас челюсти, сделаны в том же классическом месте залежей богатой четвертичной черноморской фауны, из которого уже известны другие находки; в частности, сюда относятся остатки, вошедшие в описание нижеволжской фауны, сделанное автором настоящей статьи, а также коллекция костей, собранная Волжской экспедицией Четвертичной Комиссии Академии Наук летом 1931 г.¹ и еще не описанная (хранится в Геологическом институте Акад. Наук). Сборы ископаемых костей в Черном Яру производятся на берегу р. Волги километрах в 1½ и ниже от селения, вдоль отмели, куда попа-

¹ При участии автора.

дают при размыве высокого правого берега, где имеются мощные четвертичные отложения различного возраста.¹ Как выяснено сотрудниками геологами экспедиции Академии Наук 1931 г., проф. Г. Ф. Мирчинком и В. И. Громовым, большая часть костей происходит из так называемых „хозарских“ слоев, которые, согласно общепринятому расчленению четвертичного периода, должны быть отнесены к рисской (предпоследней ледниковой) или к рисс-виурмской (последней межледниковой) эпохе. Как выяснилось, хозарская фауна содержит в себе следующие элементы: длиннорогий зубр (*Bison priscus longicornis* mihi), гигантские олени (*Cervus euryceros germaniae* Pohl.), верблюды (*Camelus Knoblochi* Nehr.), влассмотерий (*Elasmotherium sibiricum* Fischer), слон-трогонтерий (*Elephas trogontherii* Pohl.) и др. Однако, интересующие нас здесь челюсти носорога происходят не из хозарских слоев, а из более древних, „касожских“, как удалось установить В. И. Громову на основании сохранившихся на них частиц породы; слон эти, по мнению указанных выше исследователей, относятся, если следовать обычному делению квартала, к миндель-рисской эпохе и, притом, скорее к ее концу. Из этих же (касожских) слоев описан мною зуб *Elephas antiquus* var. *meridionaloides* и часть нижней челюсти, которую я могу теперь с уверенностью отнести к виду *Mercki*. Таким образом, носорог Мерка жил в нижнем Поволжье в миндель-рисское время; ко времени расцвета хозарской рисс-виурмской фауны он из этих мест, повидимому, исчезает; впрочем, и шерстистый носорог в эту более позднюю эпоху в Нижнем Поволжье не обнаружен, несмотря на богатые сборы. Быть может, хозарская фауна вообще не имела здесь в своем составе носорогов; в более северных местностях, напротив, *Rh. antiquitatis* был ее несомненным членом.² Сопровождающая остатки носорога Мерка фауна, за исключением упомянутой примитивной формы древнего слона, не известна.

Цельная челюсть (табл. I, II, III, фиг. 1, 5, 8, Зоол. инст. Акад. Наук, № 16948). Реставрирована из двух кусков; правая половина была отломана позади симфиза, сохранившегося при левой половине. Раздроблен угловой отдел левой половины и отсутствуют верхушки венечных отростков. Сильно повреждены зубы, особенно на правой половине, где сохранилась только задняя половина коронки M_2 ; от остальных зубов остались лишь сидящие в альвеолах корни. Правая половина вблизи симфиза (а снаружи и на протяжении половины его) имеет наружу и внутрь неправильное вздутие, — очевидно следствие какого-то болезненного процесса в кости; вызванная этим асимметрия челюсти хорошо видна на фотографиях, особенно с нижней поверхности (табл. III, фиг. 8). Другая асимметрия заключается в том, что зубной ряд на правой половине заходит назад значительно дальше, чем на левой (см. табл. II, фиг. 5).

¹ Подробное описание отложений см. в работах проф. П. А. Православлева, кратко — в предисловии того же автора к статье В. Громовой (2).

² Устье р. Камы, близ сел. Мисы.

а также разницу в длине зубных рядов в таблице промеров); это зависит от того, что между P_4 и M_1 , а также, хотя и в меньшей степени, между M_1 и M_2 и между M_2 и M_3 на правой стороне имеются промежутки, что, вероятно, связано с отмеченным выше болезненным процессом.

Челюсть принадлежит очень старому животному: зубы стертые так сильно, что небольшие остатки внутренних долинок (в виде выемок на глубину около 10 мм) сохранились только на задних полулуниях M_2 и M_3 . Обращают на себя внимание: очень крупные бугры на наружной и внутренней поверхности угловых отделов у заднего и нижнего их края; очень широкая лентовидная поверхность по заднему краю углового отдела, вертикальное направление венечного отростка, величина и массивность всей челюсти и ряд других признаков, рассматриваемых подробно ниже, в четвертой главе.

Половина челюсти (табл. I, II, III, фиг. 2, 6, 9; Геол. каб. Ленингр. ун-в.) также с цельной, находящейся при ней симфизарной областью, очень сходна с только что описанной цельной челюстью, принадлежит лишь немногим менее старому зверю (на M_3 имеется остаток не только задней долилки — на глубину около 16 мм, но и передней — на глубину около 7 мм); P_4 — M_3 сохранились целиком, P_3 — только в задней половине, P_2 отсутствует; венечный отросток обломан на верхушке на большем протяжении, чем у предыдущего экземпляра. Челюсть несколько менее массивна, симфизарная область в задней части на верхней поверхности уже и глубже вогнута желобообразно. Болезненных изменений не заметно.

Особенно ценной является на обеих черноморских челюстях полная сохранность симфизарных отделов, что представляет большую редкость для носорога Мерка. Симфиз, изображенный под этим именем у Мейера (11, табл. XL, рис. 1—3) и происходящий из Мауера, в настоящее время должен считаться принадлежащим этрусскому носорогу, так как остатков *Rh. Mercki* в Мауере не обнаружено (ср. Вурм, 30, Зергель, 20). Единственный известный мне из литературы симфизарный отдел, несомненно принадлежащий последнему виду, это — изображенный Портисом из Таубаха (15, табл. XX, рис. 4). Симфизы черноморских челюстей подробно описаны ниже.

Челюсть из р. Б. Узень. Как уже указано, найдена у подножии высокого берега р. Большой Узень в 5 км выше сел. Куриловки; принадлежит музею г. Пугачевска (б. Николаевск, б. Самарской губ.). Челюсть цельная с обломанным передним отделом симфиза и обоими венечными отростками (у самого основания), повреждены также закондиллярные отростки, находящиеся позади суставных мыщелков. Принадлежит молодому животному: M_2 несколько стертые только на переднем полулунии, M_3 скрыты в альвеолах, P_2 и P_4 режутся, на левом P_4 еще держится остаток молочного предшественника; имеются следы молочных P_1 в виде шероховатых треугольных углублений;

P_2 с обеих сторон утеряны. По состоянию зубов возраст животного, согласно Зергелю,¹ должен быть $2\frac{1}{2}$ —3 года. Соответственно этому, вся челюсть значительно менее массивна, чем черноморские, кость ее имеет более рыхлую и пористую консистенцию, бугры и выступы по заднему краю наружной и внутренней поверхностей углового отдела развиты слабее, задний край этого отдела уже и т. д.

Сравнительный материал

Для сравнения в моем распоряжении были:

1) Челюсть носорога Мерка из Польши, описанная Брандтом (табл. I, рис. 3, Зоол. инст., № 10743). Сохранность хуже, чем у черноморских экземпляров, так как совершенно разрушены кондиллярные отделы и обломана передняя часть симфизарной области; зато венечные отростки сохранились, хотя и не полностью, но на сравнительно большую высоту. Принадлежит зверю совершенно взрослому, но менее старому, чем черноморские челюсти, так как P_4 — M_2 сохранили внутренние выемки задних полулуний, а M_3 имеет даже хорошо развитые обе долилки. Челюсть в общем очень сходна с черноморскими и имеет все, отмеченные для последних, особенности.

2) Челюсть молодого носорога Мерка (возраст несколько моложе, чем узеньского носорога, так как весь M_2 не затронут стиранием и сохранились pd_3 и pd_4) из сел. Никольского на нижней Волге, взятая *in situ* П. А. Православлевым из тех же касожских слоев, из которых, по мнению В. Громова, происходят и черноморские челюсти. Описана и сфотографирована мною в другом месте (2, стр. 153, табл. V, фиг. 1, 2), где я сомневалась, отнести ли ее к виду *Mercki* или *etruscus*; в настоящее время сомнение разрешилось в пользу первого, о чем подробно ниже.

3) Челюсть *Rhinoceros etruscus* Falc., найденная В. Громовым вместе с черепом и костями скелета этого животного, а также с костями ряда других элементов древнечетвертичной фауны на р. Псекупсе, притоке р. Кубани, в 20 км от сел. Горячий Ключ, на Северном Кавказе; кости залежали, по словам коллектора, в нижних галечниках (3-й слой, считая сверху); как стратиграфия, так и сопровождающая фауна,² по мнению В. Громова, указывают на принадлежность к эпохе, переходной от верхнего плиоцена к нижнему кварталу или, самое позднее, к мицельской эпохе. Остаток представляет собою левую половину нижней челюсти, обломанную впереди P_2 ; кондиллярная, венечная и угловая области сохранились почти целиком; возраст особи приблизительно такой же, как челюсти носорога Мерка из Польши.

¹ W. Soergel. Die Jagd der Vorzeit, 1922, S. 131—132.

² Обработывается В. Громовым; общий очерк дан тем же автором (3).

Кроме того, в моем распоряжении имелась большая серия челюстей *Rh. antiquitatis* различных возрастов из коллекций Зоологического института Академии Наук, в том числе и спорная челюсть молодого носорога из Семипалатинска (№ 10742), которой ниже посвящена особая глава. Наконец я пользовалась также описаниями и изображениями, имеющимися в доступных мне палеонтологических работах (см. список литературы).

4. СРАВНЕНИЕ НИЖНИХ ЧЕЛЮСТЕЙ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ЧЕТВЕРТИЧНЫХ НОСОРОГОВ И УСТАНОВЛЕНИЕ ВИДОВОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ ОПИСЫВАЕМЫХ ОСТАТКОВ ВЗРОСЛЫХ ОСОБЕЙ

Несмотря на то, что отдельные указания на особенности строения челюстей четвертичных носорогов разных видов встречаются в палеонтологической литературе, они и неполны и несистематизированы. Отчасти эта неполнота объясняется недостатком материала (до сих пор не известно ни одной цельной челюсти носорога Мерка и находки его симфизарного отдела совершенно единичны). Между тем, нижняя челюсть, ее обломки и зубы (в том числе и нижние) принадлежат к наиболее часто находимым частям скелета ископаемых млекопитающих, ввиду чего я и полагаю, что предпринятая мною сравнительно-osteологическая работа не будет бесполезной.

Прежде всего, необходимо отметить, что черноморские челюсти не могут принадлежать ни одному из позднетретичных носорогов, не доживших до четвертичного времени: *Rh. megarhinus* de Chr. или *Rh. leptorhinus* Cuvier; не говоря уже о том, что они найдены в несомненно четвертичных отложениях, они не имеют пары крупных передних зубов в нижней челюсти (в толковании большинства авторов, резцов),¹ которые имеются у обоих упомянутых третичных видов. В этом отношении мы находимся в счастливых условиях, благодаря сохранности симфизарных отделов, вообще же говоря, легко возможно смешение челюстей этих видов с челюстями носорога Мерка, ввиду большого сходства их зубов.² Таким образом, с самого начала устанавливается для черноморских челюстей возможность принадлежности лишь к одному из трех видов: *Rh. etruscus* Falc., *Rh. Mercki* Jaeg. и *Rh. antiquitatis* Blum. Дальнейшее рассмотрение покажет правильность второго из этих предположений.

1) Размеры

К сожалению, в литературе имеется очень мало данных, характеризующих размеры нижних челюстей носорога Мерка. В классическом месте находок остатков этого животного, в Таубахе близ Веймара, откуда

¹ См. фотографии на табл. II, фиг. 5, 6.

² В частности, по этой причине остается неясным систематическое значение тульского носорога (см. выше, отдел 2, п. 5).

имеются фрагменты нижних челюстей 30 особей (см. Портис, 15, стр. 147), только два из этих фрагментов принадлежат взрослым животным. Может быть, именно это обстоятельство привело упомянутого автора к неправильному заключению о том, что голова носорога Мерка была легче, чем голова шерстистого носорога, хотя он и признает, что отдельные, необыкновенно крупные, зубы показывают, что в некоторых случаях *Rh. Mercki* превосходил размерами самых крупных представителей *Rh. antiquitatis*. К сожалению, автор не приводит промеров челюстей ни молодых, ни взрослых особей. Мы не можем также привлечь для сравнения промеров, приводимых Мейером (17), так как они взяты на челюстях из Мауера близ Гейдельберга, где, как показали позднейшие исследования (Вурм, 30, Фрейденберг, 10), встречается только вид *etruscus*, а не *Mercki*. Сравнение возможно лишь с данными Шредера (17), Фрейденберга (10) и Вюста (31), из которых почти только у первого имеются промеры не одних зубов, но и самой челюсти. Промеры челюстей *Rh. etruscus* взяты как из уже указанных, так и из других работ. Результаты сопоставления цифр (см. таблицу промеров в конце статьи) следующие:

По сравнению с этрусским носорогом челюсть из Польши, как и челюсти из Черного Яра, оказываются значительно крупнее не только челюсти из Псекупсы, принадлежащей ранней форме (о датировке см. выше стр. 102), но и большей части западно-европейских находок; однако, среди последних, особенно германских, более поздних, чем итальянские (Мосбах, Мауер, Хундсгейм), встречаются отдельные экземпляры, приближающиеся по величине к челюстям носорога Мерка или даже достигающие их (см., напр., промер 9-й). Именно наличие среди серий остатков *etruscus* таких экземпляров переходного к *Mercki* характера (наблюдаемое не только для размеров) и заставляет признать фактическое превращение вида *etruscus* в вид *Mercki* (см. об этом в I главе). Мы должны принять, таким образом, что остатки как польского, так и волжского носорога Мерка представляют собой очень крупный, высоко развитый тип вида, что является главным основанием для отнесения их к этому виду, а не к *etruscus*; в частности, он резко отличается по величине от мелкого псекупского носорога. Очень вероятно, что последний как более ранний вариант (переход от плиоцена к плейстоцену), был мелким, аналогично плиоценовому итальянскому *etruscus*, или даже тождественным с последней расой.

Что касается сравнения с шерстистым носорогом, то описываемые здесь три челюсти также много крупнее, чем у последнего: в круглых цифрах размеры их составляют $\frac{6}{5}$ или даже $\frac{4}{3}$ размеров челюстей *Rh. antiquitatis*. Это заметно на промерах длины (1, 2, 3), ширины (12), толщины (15, 16) и высоты (20, 22); резкое уклонение от этого соотношения показывают промер длины зубного ряда (9), которая у носорога Мерка в среднем в $1\frac{1}{2}$ раза больше

и промер 4-й, который у шерстистого носорога достигает такого у носорога Мерка, т. е. оказывается у первого непропорционально большим (по причинам этого — см. ниже). Ввиду того, что, как мы увидим ниже, по морфологическим особенностям польская и нижеволжские челюсти резко отличаются от челюстей шерстистого носорога, мы можем высказать следующее положение: нижняя челюсть (а следовательно и весь череп) носорога Мерка в его развитой форме значительно крупнее, чем челюсть (и череп) шерстистого носорога.

2) Строение области симфиза

Как уже указано, находки симфизарного отдела нижней челюсти носорога Мерка представляют большую редкость, ввиду чего я остановился подробнее на описании этой области, тем более, что изменение ее играет важную роль в филогении носорогов, как в связи с утратой в некоторых рядах крупных передних зубов (так называемых «резцов», см. об этом ниже), так и в корреляции с различными размерами носовых костей и носового рога или, наконец, в связи с тем или иным родом пищи. В данном случае существенно также и то, что мы имеем два экземпляра интересующей нас части челюсти из одного и того же места, что дает некоторую возможность говорить о степени ее индивидуальной изменчивости.

Общая форма симфиза волжского носорога Мерка сходна с таковой этрусского носорога, поскольку можно судить по имеющимся изображениям: задний межзубной отдел его сверху глубоко-желобовидно вогнут, передний, беззубый — ложковидный в очертании, суженный перед зубами и снова расширенный в переднем отделе, где он образует два угловидных боковых выступа, отмечающих наружные края альвеол крупных передних зубов предков *etruscus* — *Mercki*; передняя часть снова сужена, представляя в очертании трапецию, высота которой в $1\frac{1}{2}$ раза меньше основания. Такая форма резко отличается от формы симфиза шерстистого носорога, аналогично расширенного в переднем отделе, с едва заметными боковыми выступами и закругленного по переднему краю (см. фотографии на табл. III и фиг. 1 в тексте).

Длина симфиза

Как показывает помещенная ниже табличка, симфиз волжского носорога Мерка относительно длиннее, чем у двух других видов; наиболее короток симфиз этрусского носорога, симфиз шерстистого носорога занимает промежуточное положение. В значительной степени это различие в длине связано с различно далеким заложением назад заднего конца симфиза: 2-й ряд таблички показывает,

¹ Что подтверждается и сравнением иркутского черепа *Rh. Mercki* с черепами *Rh. antiquitatis*.

Таблица 1

ТАБЛИЦА СООТНОШЕНИЯ ДЛИНЫ И ШИРИНЫ СИМФИЗА
(Länge und Weite des Symphysenteiles)

Отношения	<i>Rhinoceros Mercki</i> Jaeg.						<i>Rhinoceros antiquitatis</i> Blum.					
	Черный Яр Tschernij Jar		Польша	Taubach	Mosbach	Maurer (Schroeder)	Dusino (Sacco)	Zool. Inst. d. Akad. d. Wiss.				
	Zool. Inst. № 16948	Univ. zu Leningr.	Polen Zool. Inst. № 10743	(Portis)	(Schroeder)			№ 5017	№ 4070	№ 10734		№ 4732
1. Отношение длины симфиза по средней линии к полной длине челюсти (5:2 в %).	27.5	26.5	—	—	—	21.5	—	23.9	24.7	26	24.4	1. Verhältnis der Symphysenlänge zur Kieferlänge (5:2 in %)
2. Соотношение заднего конца симфиза с коренными зубами	До заднего конца P ₃ Bis zum hinter. Ende des P ₃	До половины P ₃ Bis zur Hälfte des P ₃	До заднего конца P ₃ Bis zum hinter. Ende des P ₃	До заднего конца P ₂ Bis zum hinter. Ende des P ₂	Почти до заднего конца P ₃ Fast bis zum hint. Ende des P ₃	6 экз. до конца P ₃ до половины P ₃ 1 экз. перед P ₃ 6 экз. до P ₂ hint. Ende P ₂ 1 Ex. hint. Ende P ₂ 1 Ex. hint. Ende P ₂	До заднего конца P ₂ Bis zum hint. Ende des P ₂	Назад не далее задних концов P ₂ Nicht hinter dem hint. Ende des P ₂				2. Beziehung zwischen dem hinteren Ende der Symphyse und der Zahnreihe
3. Отношение наибольшей ширины симфиза к полной длине челюсти (13:2 в %).	11.5	11.6	—	—	—	16.5	—	17.5	17.4	17.6	18	3. Verhältnis der Symphysenbreite zur Kieferlänge (13:2 in %)
4. То же к длине симфиза по средней линии (13:5 в %).	41.8	43.8	—	60.9	—	57.3 68.1	—	73.2	70.3	67.7	73.7	4. Verhältnis der Symphysenbreite zur Symphysenlänge (13:5 in %)

что, несмотря на значительную индивидуальную изменчивость этого соотношения, в среднем у носорога Мерка срастание обеих половин челюстей далее простирается назад, чем у обоих других видов; в частности, такое отодвигание назад произошло в ряду *etruscus*—*Mercki*. Кроме того, на большую относительную длину симфиза носорога Мерка влияет сильно выдвинутая вперед передняя (перед боковыми выступами) часть его (ср. *Rh. Mercki* с *Rh. antiquitatis* на фиг. 1 в тексте).

Ширина симфиза и его очертания

Третий ряд цифр помещенной выше таблички показывает, что симфизарный отдел нижней челюсти волжского носорога Мерка уже, чем у двух других видов, по отношению к длине челюсти. Симфиз *Rh. etruscus* относительно шире потому, что боковые выступы переднего отдела, находящиеся на месте наружных краев альвеол нижних передних зубов предков этого вида, у него развиты сильнее, чем у *Rh. Mercki*; впрочем, встречаются исключения: так, на челюсти *Rh. etruscus* из Пизы, изображенной Брандтом, эти выступы совершенно отсутствуют (верен ли рисунок? В. Г.), благодаря чему интересующий нас индекс¹ здесь меньше, чем у черноярских челюстей. Симфиз *Rh. antiquitatis*, относительная ширина которого является наибольшей из всех, хотя и совершенно лишен боковых выступов, но весь расширен лопатообразно, что и создает значительную величину указанного индекса. Ввиду узости симфиза носорога Мерка с одной стороны и значительной длины его с другой (см. выше), показательным для этого вида оказывается индекс ширины симфиза к его длине, меньший, чем у двух других четвертичных носорогов (исключение — череп из Пизы); у шерстистого носорога тот же индекс оказывается наибольшим, благодаря расширенности симфизарного отдела и короткости его; этрусский носорог занимает промежуточное положение.

Часть симфизарного отдела, лежащая впереди боковых выступов, у *etruscus* и *Mercki*, как правило, сильно выступает вперед в форме трапеции, у *antiquitatis* — выступает вперед слабо, передний край ее округлен.

Интересные отличия от ниже-волжских челюстей обнаруживает в строении симфиза челюсть *Rh. Mercki* из Таубаха, описанная Портисом (15, табл. XIX, рис. 4), — единственная, у которой до сих пор был известен симфизарный отдел челюсти. Боковые выступы переднего отдела здесь почти отсутствуют и резцовая часть не выступает вперед в виде трапеции, но укорочена и срезана впереди боковых выступов почти прямо. Благодаря

¹ Вычислен по рисунку.

последнему обстоятельству симфиз сильно сокращен в длину, индекс его по отношению к длине здесь, несмотря на отсутствие выступов, сравнительно мал (см. 4-й ряд цифр таблички), находясь в пределах такового *etruscus*; причина большой относительной величины этого индекса, однако, в обоих случаях различна: у *etruscus* значительное расширение в боковых выступах (при сильно выступающей вперед резцовой части и длинном симфизе), у таубахского *Mercki* — редукция резцовой части и сокращение симфиза в длину (при узком переднем отделе). Благодаря малому количеству материала (1 симфиз из Таубаха и 2 — с Волги) и сильной индивидуальной изменчивости симфизарного отдела вообще, мы не можем делать выводов из описанного различия, но лишь констатируем его как факт, требующий объяснения. Если это различие подтвердится на сериях остатков, необходимо будет признать, что таубахский вариант пошел по пути редукции резцового отдела шагом далее, чем волжский; особый интерес вопрос приобретает в связи с тем, что таубахские находки (по большинству авторов, росс-виурм),¹ по видимому моложе волжских (мин-эль-ресс), так что они могут представлять собою не только две географических разновидности, но и разные ступени одного эволюционного ряда.

Резцовые альвеолы

Благодаря уже неоднократно упомянутой челюсти *Rh. Mercki* из Таубаха, опубликованной Портисом, у которой, соответственно описанной выше редукции резцового отдела, нет и следа резцовых альвеол, утвердилось мнение, что последние совершенно утрачены носорогом Мерка. Настоящие находки показывают, что это не так: на обеих волжских челюстях имеются явные рудименты резцовых альвеол.² На цельной челюсти Зоологического института, на верхней поверхности симфизарного отдела, вблизи переднего края, по сторонам от средней линии, на расстоянии около 15 мм друг от друга, помещаются две округлые ямки; еще одна, меньшая, впадина помещается снаружи от правой из средних ямок, на расстоянии около 6 мм от нее, слева имеется лишь намек на вторую альвеолу. На половине челюсти Ленинградского университета две срединных альвеолы расположены так же как на цельной челюсти, слева хорошо выражена маленькая боковая ямка на расстоянии 9 мм от средней, справа — очень мелкая впадина смыкается к срединной вплотную. Следует отметить, что в обоих случаях рудименты сохранились до глубокой старости особей.

О резцовых альвеолах у *Mercki* я нашла упоминание только у Шредера, который установил наличие их на челюсти молодого экземпляра из Таубаха. У *Rh. etruscus* присутствие или отсутствие их индивидуально из-

¹ Впрочем, в датировке таубахских остатков существуют разногласия: так Фрейдберг (10, стр. 143—144) относит их к дорисской, отчасти к рисской эпохе.

² На фотографиях не видны; см. рис. в тексте. Фиг. 1 „В“.

менчиво: на челюсти из Италии Фальконер описал рудименты их,¹ на мосбахских челюстях Шредер иногда наблюдал их следы, иногда же не мог их обнаружить; Вурм (30) установил наличие резцовых ямок на двух из шести сохранившихся симфизов из Мауера, причем на одном из них справа были две ямки, аналогично описанным выше волжским *Mercki*; на мауеровской челюсти, изображенной Мейером (11, табл. XI, рис. 3), альвеолы отсутствуют.

У *Rh. antiquitatis* наличие рудиментарных резцовых альвеол установлено еще Брандтом. Просмотр коллекций Зоологического института убеждает, что они присутствуют не всегда, но на некоторых экземплярах видны совершенно отчетливо; при этом нередко имеется по две пары с каждой стороны. Соответственно расширению у этого вида переднего отдела симфиза, наружная пара ямок отодвинута от внутренней дальше, чем у носорога Мерка (см. фиг. 1Г в тексте); кроме того, они помещаются дальше от переднего края симфиза, чем у этого последнего, и благодаря этому, а также более косо вверх направленному симфизарному отделу челюсти (см. об этом ниже), у шерстистого носорога резцы (молочные) имели направление вперед и косо вверх, в то время как у носорога Мерка (а также, вероятно, и у этрусского) они должны были быть направлены прямо вперед. В том случае, если рудиментарные альвеолы у *Rh. antiquitatis* есть, они также сохраняются до глубокой старости животного.

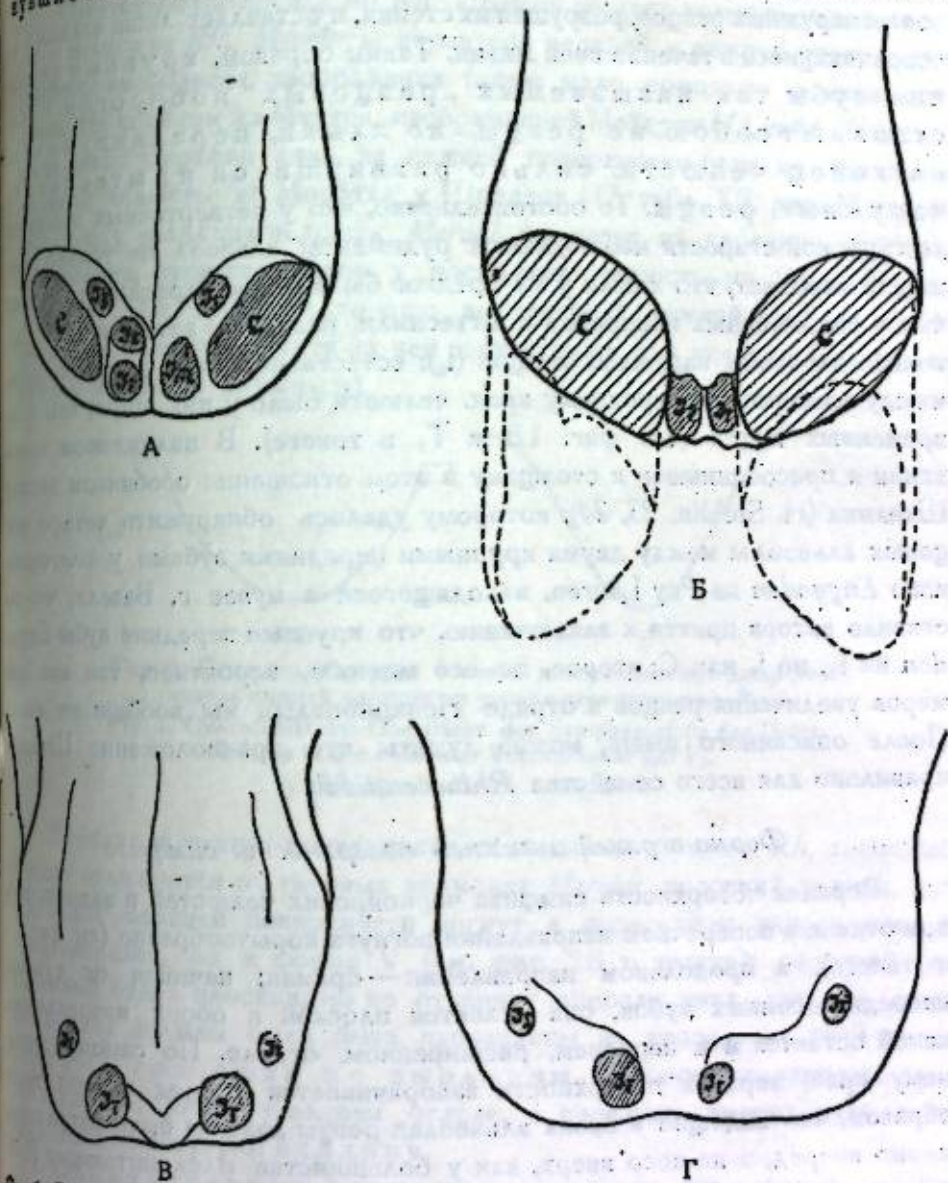
Таким образом, степень редукции резцовых альвеол, повидимому, находится на одной ступени у всех трех четвертичных форм, являясь сильно изменчивой индивидуально, как это вообще свойственно рудиментарным органам. Вопрос о том, имеется ли в этом отношении разница между волжской и западно-европейской (таубахской) формами *Rh. Mercki*, требует разрешения в будущем.

Наличие во многих случаях двух резцовых ямок с одной стороны впереди боковых выступов, отмечающих собою наружные края альвеол пары крупных передних зубов, имеющих у многих, как современных, так и ископаемых видов носорогов, заставляет пересмотреть вопрос: правильно ли общераспространенное толкование этих передних нижних зубов, как вторых резцов (I₂).² Этот вопрос заставил меня пересмотреть челюсти современных носорогов, причем в коллекциях Зоологического института Академии Наук оказалась нижняя челюсть молодого *Rh. sondaicus* (№ 7210), которая, как мне кажется, позволяет решить поставленный вопрос в отрицательном смысле. На этой челюсти (см. фиг. 1А, в тексте) медиально от альвеолы крупного переднего зуба находятся справа три, а слева — две хорошо раз-

¹ По Шредеру (17).

² См., например, A. Brehm. Die Säugetiere, Bd. III, Unpaarhufer, bearb. von L. Heck, 1925, S. 601; также M. Weber. Die Säugetiere, Bd. II, S. 651, в диагнозе сем. *Rhinocerotidae* значится: „Untere C fehlend“.

ных альвеол для молочных резцов.¹ Совершенно очевидно, что крупные передние зубы представляют собою клыки, сдвинутые вперед из своего первоначального положения.



Фиг. 1. Схематическое изображение резцовой части нижней челюсти (заштрихованы отверстия альвеол и альвеолярных ямок, пунктиром показаны очертания пары крупных передних зубов и их поверхностей стирания).

Fig. 1. Schematische Darstellung des Symphysenteils des Unterkiefers.
A. *Rh. sondaicus* juv., № 7210. B. *Rh. sondaicus* ad., № 122. C. *Rh. Mercki* sen., № 16948.
D. *Rh. antiquitatis* sen., № 5107.

При этом передвижении клыков вперед, а также значительном их увеличении, резцы оказываются стесненными и сдвинутыми со своих мест, так что только внутренняя пара их (I₁) помещается, как обычно, по краю

¹ Все передние зубы выпали.

челюсти, остальные оттеснены назад от альвеол клыка. Нет сомнения, что постоянный клык, еще более крупный, чем молочный (см. фиг. 1Б в тексте — челюсть взрослого *Rh. sondaicus*, № 122) поглощает альвеолы наружных резцов, разрушая их стенки, и оставляет лишь альвеолы I_1 , сохраняющиеся в течение всей жизни. Таким образом, крупные передние зубы так называемых „резцовых“ носорогов представляют собою не резцы, но клыки, передвинувшиеся на конец челюсти,¹ сильно разившиеся и вытеснившие наружные резцы. То обстоятельство, что у четвертичных носорогов до глубокой старости наблюдаются рудименты альвеол не только I_1 , но и I_2 , показывает, что клыки у их предков были менее передвинуты вперед, чем у современных носорогов и оттеснили назад, а затем и поглотили только альвеолы наружных резцов (I_2); естественно, что и пространство между клыками по переднему краю челюсти было у них шире, чем у современных видов (см. фиг. 1В и Г, в тексте). В изложенном толковании я присоединяюсь к стоящему в этом отношении особняком взгляду Штелина (H. Stehlin, 23, 24), которому удалось обнаружить четыре резцовых альвеолы между двумя крупными передними зубами у олигоценового *Engyodon* из Puy Laugen, находящегося в музее г. Базеля, что поставило автора притти к заключению, что крупные передние зубы *Engyodon* не I_2 , но I_1 или С; второе, по его мнению, вероятнее, так как примеров увеличения резцов в отряде Непариональных мы вообще не знаем. После описанного выше, можно думать, что предположение Штелина правильно для всего семейства *Rhinocerotidae*.

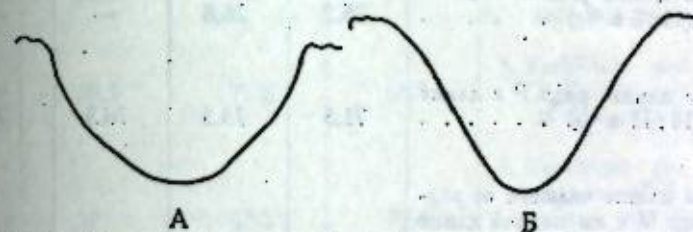
Форма верхней и нижней поверхности симфиза

Верхняя поверхность симфиза черноморских челюстей в заднем, зубном отделе в поперечном направлении вогнута корытообразно (см. фиг. 2А в тексте), в продольном направлении — прямая; начиная от сужения впереди коренных зубов, она делается плоской в обоих направлениях, какой остается и в переднем, расширенном, отделе. По самому переднему краю верхняя поверхность заворачивается вперед и вниз таким образом, что сидящие в своих альвеолах резцы должны быть направлены прямо вперед, а не косо вверх, как у большинства млекопитающих (*Carnivora*, *Artiodactyla*). От переднего конца альвеолы P_2 вдоль продолжения альвеолярного края челюсти тянется до резцового расширения местами прерывающийся гребешок, отделяющий верхнюю поверхность симфиза от боковой. Нижняя поверхность позади выпуклая, широкая, без перерыва переходящая в нижнюю поверхность ветвей челюсти; на месте предзубного сужения она естественно суживается и образует выступающий вниз киль, крышеобразно спадающий в стороны; ближе к переднему краю киль теряется, и поверхность делается плоской; по

¹ Аналогично тому, что наблюдается у жвачных.

сторонам от средней линии, во всей передней половине нижней поверхности имеется по несколько крупных питательных отверстий.

Отсутствие материала по *Rh. etruscus* не дает возможности сравнить его с волжским *Rh. Mercki* в характере верхней и нижней поверхностей симфиза; имеющиеся изображения также мало помогают в этом отношении. На челюсти из Мауера, изображенной Мейером (11, табл. XI, рис. 3), очень слабо выражен киль на нижней поверхности (или не передан на рисунке); челюсть из Мосбаха у Шредера (17, табл. XII, рис. 1) напоминает сверху волжские челюсти *Mercki*, но несет на середине переднего края выемку, отсутствующую у последних; челюсть из Пизы (Брандт, 3, табл. IV, рис. 5) имеет хорошо выраженный нижний киль и верхние предзубные гребешки (хотя на ней отсутствуют, как указано, боковые выступы и резцовые альвеолы).



Фиг. 2. Поперечный разрез верхней поверхности симфизарного отдела нижней челюсти на уровне передних краев P_2 .

Fig. 2. Querschnitt der Oberfläche des Symphysenteils des Unterkiefers in der Höhe der Vorderränder der P_2 .

A. *Rh. Mercki*. B. *Rh. antiquitatis*.

Верхняя и нижняя поверхности симфизарного отдела *Rh. antiquitatis* хорошо отличаются от таковых волжских *Mercki*: короткий задний, зубной, отдел верхней поверхности вогнут в поперечном направлении не корытообразно, но в форме V (см. фиг. 2Б в тексте); передний расширенный отдел плоский, но не отвернут впереди вниз, так что резцы (молочные) должны были быть направлены не вперед, но косо вверх; боковые гребешки не выражены. Нижняя поверхность, сходная с таковой *Mercki* в заднем отделе, в переднем, вместо кля, несет продольно вытянутую впадину.

Сравнительное изучение симфиза волжских челюстей дает нам полную уверенность в резком отличии их от *Rh. antiquitatis* и, наряду с результатами сравнения зубов (см. ниже), заставляет отнести их к типу *etruscus* — *Mercki*.

3) Коренные зубы

Помещенная ниже табличка индексов показывает, что:

1) длина всего зубного ряда носорога Мерка относительно длины челюсти такая же, как у этрусского носорога, но больше, чем у шерстистого (1-й ряд чисел);

СООТНОШЕНИЕ РЯДА
Beziehungen zwischen de

Отношения	<i>Rhinoceros Mercki</i> Jaeg.				
	Черный Яр Tschernij Jar		Mosbach	Italien	
	Зоол. Инст.	Ленингр. унив.	(Schroe- der)	Freuden- berg	Simonelli
1. Отношение длины всего ряда коренных к длине челюсти (9:2 в %)	42.5	45.8	—	—	55.2
2. Отношение длины ряда М к длине челюсти (11:2 в %)	25.2	26.8	—	—	—
3. Отношение длины ряда Р к длине ряда М (10:11 в %)	71.5	73.5	78.3	75	81.3
4. Отношение длины челюсти от заднего конца М к ее полной длине (4:2 в %)	41.7	36.3	—	—	—

2) сокращение длины коренных у последнего произошло преимущественно за счет премоляров, а не моляров (2-й и 3-й ряды чисел);

3) задний конец ряда зубов мало изменил свое положение на челюсти, лишь незначительно передвинувшись вперед, но сокращение длины этого ряда произошло путем отодвигания переднего конца этого ряда назад (4-й ряд чисел).

Эта редукция премолярного отдела сказывается также и в том, что Р₂ у носорога Мерка и этрусского сохраняется и функционирует до глубокой старости, в то время, как у большинства взрослых особей шерстистого носорога он отсутствует, и альвеола его, очертания которой явственны, оказывается заполненной губчатым костным веществом.

Следует отметить далее, что, в то время, как у *Rh. Mercki* молодых и старых длина коренных зубов одна и та же, у *Rh. antiquitatis* мало стертые зубы значительно длиннее стертых (см., например, М₂). Это происходит, повидимому, благодаря тому, что коренные зубы последнего от корня расходятся веерообразно, сильно сдавливая и стесняя друг друга вблизи корня, тогда как они у носорога Мерка расположены более или менее параллельно;¹ благодаря этому для последнего, мало стесненного

¹ Хорошо видно на фотографиях табл. I.

ЧЕЛЮСТИ
Unterkiefer

<i>Rh. antiquitatis</i> Blum.				Verhältnisse
Zool. Inst. d. Akad. d. Wiss.				
№ 5017	№ 4070	№ 10734	№ 4732	
37.9	41.5	36	36.8	1. Verhältnis der Länge der gesamten Zahnreihe zur Kieferlänge (9:2 in %).
24.3	25.8	22.6	24.6	2. Verhältnis der Länge der Reihe von M zur Kieferlänge (11:2 in %).
56	60.5	71.8	66.1	3. Verhältnis der Länge der P-Reihe zur Länge der M-Reihe (10:11 in %).
43	39	45.3	39.6	4. Verhältnis der Länge des hinteren Teiles des Unterkiefers zur gesamten Kieferlänge (4:2 in %).

зуба (М₂) *Rh. antiquitatis* разница в длине у молодых и старых особей сравнительно незначительна (см. таблицу промеров в конце статьи).

Строение коренных зубов. Мне уже приходилось в другом месте (2) излагать отличия нижних коренных зубов *Rh. antiquitatis* и носорогов группы *etruscus* — *Mercki*, введенные на основании литературных данных, польской челюсти и челюсти из Никольского (о ней ниже, стр. 122—124). Я позволю повторить здесь целиком приведенную там сравнительную табличку, изменив лишь кое-где неудачные или ошибочные выражения (стр. 116).

Указанные отличия, кроме 1-го, 2-го, 4-го, 8-го и 9-го, лучше выражены на слабо стертых зубах, 9-е — на сильно стертых, но не до полного стезновения долиннок, когда вообще сохраняют силу только отличия 1-е, 2-е, отчасти 4-е и 8-е. Признаки иллюстрируются фиг. 3 в тексте, где изображены типичные зубы *Rh. antiquitatis* и *Rh. etruscus* и обозначены названия их элементов. Отличие, приведенное, как п. 7 в моей старой работе, здесь выпущено, как не достаточно убедительное; повидимому, можно сказать лишь, что в большинстве случаев эмаль шерстистого носорога относительно толще, чем у этрусского и у носорога Мерка.

Все описанные для группы *etruscus* — *Mercki* особенности нижних коренных зубов очень ясно выражены

как на обеих черноморских челюстях, так и на польской и на челюсти из Псекупсы, что и заставляет отнести их в указанную группу.

Rh. Mercki Jaeg. и *Rh. etruscus* Falc.

1. Передний отдел настоящих коренных у основания коронки уже, чем задний.

2. Передний отдел M_2 и M_3 по наружной поверхности короче, чем задний, по крайней мере, в базальной части коронки, благодаря чему разделяющая вертикальная бороздка расположена ближе к переднему краю коронки, чем к заднему.

3. Наружные поверхности как переднего, так и заднего отдела коронки всех коренных зубов выпуклы в передне-заднем направлении; самое большее, если эта выпуклость в средней части этих отделов слабее выражена; вертикальные валики по переднему и заднему краю наружных поверхностей обоих отделов отсутствуют.

4. Поверхность корня переходит в наружную поверхность коронки при посредстве легкого вздутия.

5. Стенки долинков всех зубов образуют суживающуюся ко дну долинки воронку; лофиды в базальной части сильно утолщаются, дно долинков не обособлено.

6. Долинки сравнительно мелкие.

8. Эмаль почти никогда не покрыта цементом; поверхность ее имеет гладкую, фарфоровую структуру.

К перечисленным отличиям я могу в настоящее время добавить еще одно:

9. Задне-внутренние концы лофидов не вздуты в передне-заднем направлении, благодаря чему очертания долинков на жевательной поверхности при стирании широко треугольные, с широким входом снаружи и заостренной вершиной снаружи (особенно ясно в заднем отделе зуба).

Что касается отличия нижних коренных зубов *Mercki* от *etruscus*, то все авторы указывают на большое их сходство у обоих видов и затрудняются различать их иначе, как по величине; но и этот признак, как уже указано, действителен лишь в типичных случаях. Для верхних зубов *Rh. etruscus* характерна незначительная высота коронки (так называемые брахидонтные зубы), в отличие от *Rh. Mercki* и *Rh. antiquitatis*

Rh. antiquitatis Blum.

1. Передний отдел настоящих коренных шире, чем задний.

2. Передний отдел M_2 и M_3 по наружной поверхности длиннее, чем задний; по крайней мере, в базальной части коронки разделяющая бороздка расположена ближе к заднему краю коронки, чем к переднему.

3. Наружная поверхность переднего отдела в передне-заднем направлении уплощена или даже вогнута; по переднему и заднему краю ее обособляются вертикальные валики, отделенные бороздками от остальной поверхности (признак сильнее выражен на молярах, чем на премолярах).

4. Поверхность корня переходит в наружную поверхность коронки совершенно плоско, без вздутия.

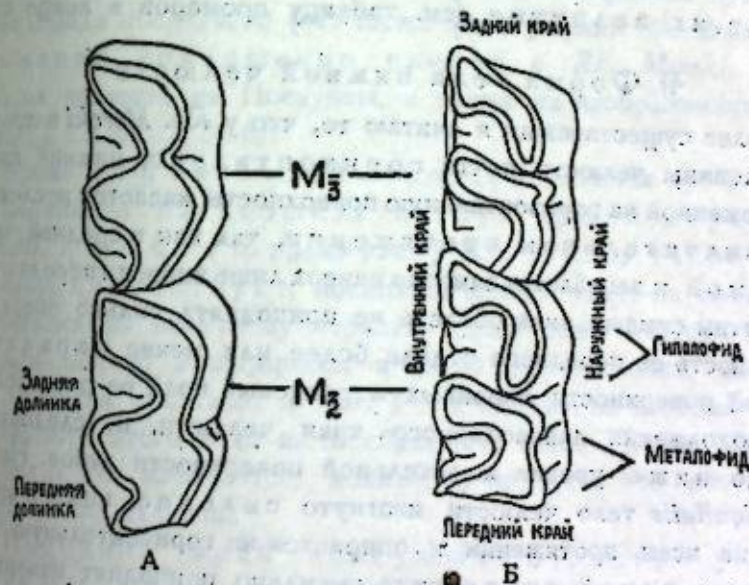
5. Стенки долинков представляют собою поверхность, близкую к полупризматической или к полупризматической; лофиды почти не утолщаются к базальной части, дно долинков обособлено.

6. Долинки глубже.

Эмаль нередко покрыта цементом; поверхность ее шероховатая, мелкоморщинистая.

9. Задне-внутренние концы лофидов (особенно гиполофида) вздуты в передне-заднем направлении, очертания долинков при стирании овальные, внутренняя вход в них уже в передне-заднем направлении, чем середина долинки.

(так называемые гипсодонтные зубы); того же мы вправе ожидать и от нижних зубов. Однако, эти особенности возможно установить лишь на востертых или очень мало стертых зубах, и, следовательно, они не проявляются ни на волжских и польских, ни на псекупской челюстях. Тем не менее, на M_2 и M_3 последней заметен очень сильный наклон наружной поверхности коронки к средней продольной линии зуба, что, несомненно, свидетельствует о незначительной высоте коронки; аналогичный наклон на зубах описываемых челюстей *Rh. Mercki* выражен слабее, а на зубах *antiquitatis* почти отсутствует. Таким образом, с большой долей



Фиг. 3. Нижние коренные зубы.

Fig. 3. Untere Molaren.

A. *Rh. etruscus* (Псекупса). Б. *Rh. antiquitatis*, № 4732.

вероятности можно считать зубы *Rh. Mercki* более гипсодонтными, чем *Rh. etruscus*.¹ Для верхних зубов *etruscus* далее указывается (см. Шредер, 17) более сильное развитие так называемого *singulum*, т. е. эмалевого воротничка или складочки, направленной вниз и расположенной в виде пояса вдоль основания коронки, на небольшом расстоянии от границы ее с корнем и более или менее параллельно этой границе. *Singula* развиты на премолярах сильнее, чем на молярах; с ними нередко связаны сидящие по их краю, а иногда и изолированно, выступы, которые не выяснены. На зубах челюсти из Псекупсы наблюдается очень мелко-зубчатый край; на молярах воротнички отсутствуют, лишь на наружной вертикальной борозде M_2 у основания коронки сидит борода-

¹ См. об этом также ниже, стр. 123.

вочка.¹ На наружных поверхностях всех сохранившихся зубов челюстей *Rh. Mercki*, в том числе и на премолярах, *cingula* отсутствуют; остатки их косо поднимающиеся к жевательной поверхности, заметны на передней и задней поверхности зубов; бородавочек нет.

В остальном не заметно существенных отличий в строении зубов псекупской челюсти—с одной стороны польской и чернойярских—с другой, так что отнести первую из них к виду *etruscus*, а последние—к виду *Mercki* заставляет нас почти исключительно значительная разница в их величине (см. таблицу промеров в конце статьи).

4) Форма тела нижней челюсти

Наиболее существенным я считаю то, что у *Rh. Mercki* направление каждой половины челюсти почти горизонтально, нижний край челюсти, положенной на горизонтальную поверхность, касается последней на довольно значительном протяжении, так как в средней части она почти прямой и загибается заметно вверх лишь впереди переднего зуба. В связи с этим симфизарная область не приподнята сильно вверх, верхняя поверхность ее переднего отдела более или менее параллельна жевательной поверхности коренных и резцовый край ее расположен не выше продолжения альвеолярного края челюсти, и, следовательно, значительно ниже уровня жевательной поверхности зубов. Напротив, у *Rh. antiquitatis* тело челюсти изогнуто сильнее, нижний край его выпукл на всем протяжении и опирается на горизонтальную поверхность почти в одной точке; симфиз сильно приподнят вверх, верхняя поверхность его переднего отдела направлена под тупым углом к жевательной поверхности коренных, резцовый край находится значительно выше альвеолярного края челюсти и нередко достигает уровня жевательных поверхностей зубов. Отличия хорошо видны в рисунках табл. I.

Таким образом, челюсть шерстистого носорога по сравнению с таковою носорога Мерка в переднем отделе не только укорочена, но и загнута вверх.

Что касается челюсти *Rh. etruscus*, то, сколько можно судить по сохранившейся части ее из Псекупсы и по имеющимся в литературе профильным изображениям (также неполным) она в описанном отношении, по видимому, сходна с челюстью *Rh. Mercki*.

Кроме того, для последнего характерно, что наибольшую толщину каждая половина челюсти имеет под M_3 , откуда по направлению вперед суживается; у *Rh. antiquitatis* челюсть толще всего под M_2 или даже под M_1 ; *Rh. etruscus* в этом отношении занимает промежуточное положение (ср. промеры 15-й и 16-й, а также фотографии табл. III).

¹ Передние и задние эмалевые поверхности на всех зубах уничтожены стиранием.

5) Восходящая ветвь с ее отростками и угловой отдел

Вся восходящая ветвь нижней челюсти направлена у носорога Мерка более вертикально, иначе говоря, более отвесно относительно тела челюсти, чем у шерстистого носорога, у которого она отклонена назад (см. табл. I). В связи с этим, угловой отдел челюсти (*pars angularis*) у первого сильнее выступает назад, чем у второго: отвесная прямая, проведенная к заднему краю суставного отростка (*proc. condyloideus*) у *Rh. Mercki* касается заднего края углового отдела или даже пересекает его, у *Rh. antiquitatis* проходит значительно позади последнего (см. также фотографии). *Rh. etruscus* в этом отношении совершенно сходен с *Rh. Mercki*, что хорошо видно на челюсти из Псекупсы, а также на изображениях (см., напр., 16, VI, pl. 11, fig. 2, 3, 6).

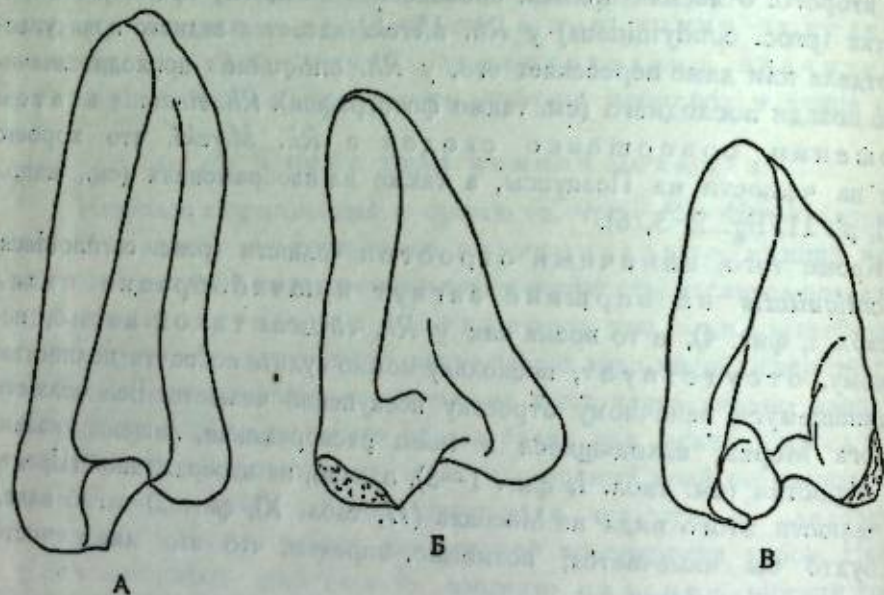
Кроме того, венечный отросток челюсти (*proc. coronoides*) *Rh. antiquitatis* на вершине загнут крючкообразно назад (см. табл. I, фиг. 4), в то время как у *Rh. etruscus* такой изгиб, по видимому, отсутствует, поскольку можно судить по почти полностью сохранившемуся венечному отростку псекупской челюсти. Все челюсти носорога Мерка, находящиеся в моем распоряжении, лишены указанного отростка (см. табл. I, фиг. 1—3), однако, на изображенной Шредером челюсти этого вида из Мосбаха (17, табл. XI, фиг. 2) загиб назад как будто бы намечается; возможно, впрочем, что это лишь чисто перспективная иллюзия.

Передний край венечного отростка у носорога Мерка острый, режущий,—как на цельной волжской челюсти, так и на польской, где он прослеживается особенно высоко. У шерстистого носорога он притуплен в лентовидную плоскую поверхность; такая же поверхность наблюдается на *proc. coronoides* этрусского носорога.

Угловая часть (*pars angularis*) челюсти носорогов Мерка и этрусского сильнее отогнута наружу по отношению к телу, чем у шерстистого носорога: если смотреть спереди, прямо на передний край венечного отростка, то у первых двух видов видна лишь наружная поверхность углового отдела латерально от указанного отростка, у третьего—как наружная, так и внутренняя его поверхности, последняя—медиально от *proc. coronoides*. В связи с этим, наружная поверхность углового отдела у *etruscus*—*Mercki* оказывается сильнее вогнутой, чем у *antiquitatis*. По заднему и нижнему краю угловой части, как на внутренней, так, особенно, на наружной поверхности у *etruscus* и *Mercki* находится ряд сильных чускульных бугров, разделенных впадинами, отсутствующих или едва намеченных в виде краевой волнистости у *antiquitatis*. Задне-нижний край челюсти у всех носорогов

расширен в лентовидную поверхность, которая у *etruscus* и *Mercki* относительно шире, чем у *antiquitatis*: индекс наибольшей ширины ее к длине челюсти (пром. 2) у *Rh. Mercki* 11.8 и 12, у *Rh. antiquitatis* 9.5; 8.3; 9.2; 10.

Верхний край челюсти позади M_3 , составляющий продолжение альвеолярного края и загибающийся на передний край восходящей ветви, представляет хорошие дифференциальные признаки: у *etruscus* — *Mercki* он сильно расширен и уплощен: наибольшая ширина его у *Mercki*



Фиг. 4. Вид сверху *proc. condyloideus*. Слева — суставная поверхность, справа — закондилярный отросток.
Fig. 4. *Proc. condyloideus*. Ansicht von oben. Links die Gelenkfläche, rechts — der hintercondilare Fortsatz.
A. *Rh. Mercki*. B. *Rh. etruscus*. V. *Rh. antiquitatis*.

9.8% и 9.5% длины челюсти; образовавшаяся на нем площадка ограничена не только сонутри, но и снаружи хорошо выраженными гребешками, причем наружный из них представляет собою непосредственное продолжение острого переднего края *proc. coronoides*; у *antiquitatis* рассматриваемый край уже: соответствующий индекс — 7.4; 7.1; 6.5; 8.7, гребешок по наружному краю не развит.

Суставная головка у *Rh. Mercki* и *Rh. etruscus* направлена своей длинной осью наклонно к горизонтали, так что наружный конец ее приподнят значительно выше, чем внутренний; у *Rh. antiquitatis* ее ось горизонтальна.

Отросток, расположенный по заднему краю восходящей ветви позади суставной головки, у *Rh. Mercki* при взгляде сверху направлен своей длинной осью почти на всем протяжении почти параллельно оси головки, лишь на медиальном конце он внезапно загибается назад, так

что вся верхняя поверхность *processus condyloideus* имеет форму узкой буквы Л; у *Rh. etruscus* и *Rh. antiquitatis* закондилярный отросток расположен на всем протяжении под углом к оси суставной головки, так что верхняя поверхность *processus condyloideus* имеет форму треугольника (см. фиг. 4 в тексте). Весь отросток развит у группы *etruscus* — *Mercki* в ширину сильнее, чем у *antiquitatis*, заходя далее, чем у последнего внутрь в виде лопасти, спускающейся вниз значительно ниже внутреннего конца мыщелка.

ИТОГИ СРАВНИТЕЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ

На основании всего вышесказанного, я считаю установленной принадлежность черноморских и польской челюстей к виду *Rh. Mercki* Jaeg., псекупской — к виду *Rh. etruscus* Falc. Вместе с тем мы получаем следующую характеристику нижней челюсти каждого из трех видов четвертичных носорогов:

Rhinoceros Mercki Jaeg.: размеры крупные; передний (премолярный) отдел удлиненный; симфиз длинный, задний конец его сравнительно далеко отодвинут назад, ширина его незначительна, боковые выступы его переднего отдела имеются, резцовая часть сильно выступает вперед в виде трапеции; рудиментарные резцовые альвеолы, когда они налицо, направлены вперед; верхняя поверхность симфиза в задней части корытообразно вогнута, боковые гребешки хорошо развиты; нижняя поверхность симфиза со срединным килем; зубы рядом признаков отличаются от *Rh. antiquitatis* (см. выше); угловой отдел сильно отогнут наружу и сильно выступает назад, несет по краю наружной и внутренней поверхностей сильные бугровидные выступы; восходящая ветвь направлена отвесно; *proc. coronoides* по переднему краю острый, режущий; суставные головки расположены наклонно; закондилярные отростки большие, направленные почти по всей длине параллельно оси головки; тело челюсти изогнуто слабо, нижний край его выпукл незначительно, симфизарный отдел не приподнят; верхний край челюсти позади зубного ряда широкий, ограничен снаружи острым гребешком; наибольшая толщина челюсти под M_3 .

Rhinoceros antiquitatis Blum.: размеры меньше; передний (премолярный) отдел сокращен в длину; симфиз короче и значительно шире, задний конец его недалеко заходит назад; боковые выступы в его переднем отделе почти не выражены; рудиментарные резцовые альвеолы, когда они налицо, направлены вверх; резцовая часть выступает вперед слабо, передний край ее закруглен; верхняя поверхность симфиза в задней части выпукла с боков и вогнута в середине; предзубные боковые гребешки отсутствуют; нижняя поверхность симфиза

со срединной впадиной; зубы рядом признаков отличаются от *Rh. Mercki* (см. выше); угловой отдел менее отогнут наружу и слабее выступает назад, краевые бугры его развиты слабее; восходящая ветвь отклонена назад; *proc. coronoideus* по переднему краю расширен и притуплен; суставные головки расположены горизонтально; закондилярные отростки меньше, направлены под углом к оси головки; тело челюсти изогнуто сильно, нижний край его значительно выпукл; симфизарный отдел приподнят; верхний край челюсти позади зубного ряда узкий, гребешок снаружи от него слабо выражен; наибольшая толщина челюсти под M_2 или M_1 .

Rhinoceros etruscus Falc. в большинстве признаков сходен с *Mercki*, от которого в типичных случаях отличается значительно меньшими размерами, более коротким, но более широким в переднем отделе, благодаря большим боковым выступам, симфизом, задний конец которого, в большинстве случаев, менее заходит назад, притупленным передним краем *proc. coronoideus*, слабее развитым, расположенным под углом к оси головки, закондилярным отростком и, повидимому, более брахидонтными зубами.

Надо заметить, что перечисленные признаки я считаю более или менее надежными для *Mercki* и *antiquitatis*, так как в моем распоряжении имелись три совершенно однотипных челюсти первого вида и целая серия таковых — второго; что касается вида *etruscus*, то я располагала всего на всего одной неполной (без переднего отдела) челюстью из Пескупсы и несколькими изображениями с очень краткими описаниями, в которых к тому же отсутствует сравнение с *Rh. Mercki*. Ввиду этого выяснение дифференциальных признаков *Mercki* и *etruscus* я никак не считаю законченным, но требующим проверки и дополнений. Но и относительно *Rh. Mercki* необходимо подчеркнуть, что описание всего симфизарного отдела дается здесь впервые, а потому в будущем предстоит выяснить, принадлежат ли изложенные выше особенности этой части вообще виду *Mercki* или свойственны только волжской форме (географическому варианту или стадии развития ствола), тем более, что единственный известный до сих пор симфиз носорога Мерка (из Таубаха) обнаруживает довольно значительные отличия от волжских (подробно см. выше).

5. О ВИДОВОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ ЧЕЛЮСТЕЙ МОЛОДЫХ ОСОБЕЙ

Труднее решить вопрос о том, какому виду принадлежат челюсти молодых животных — из Никольского, описанная мною ранее как *Rhinoceros* sp.? (*Mercki* Jaeg. aut *etruscus* Falc.?)¹ и вновь описываемая здесь, принадлежащая музею г. Пугачевска, с р. Б. Узень. У них обе

¹ 2, стр. 153.

строение коренных зубов, а у второй и сохранившейся задней части симфиза¹ настолько характерны для круга *etruscus—Mercki*, что принадлежность их к виду *antiquitatis* совершенно исключается. Для решения вопроса, принадлежат ли они виду *etruscus* или *Mercki*, приходится прежде всего обратиться к их размерам. Сами челюсти имеют небольшую величину (см. таблицу промеров), которая, однако, в этом случае может объясняться их молодым возрастом и потому не служит препятствием для отнесения их к виду *Mercki*. Более показательны должны быть размеры зубов, как образований, не меняющих величину после момента их появления. Сравнение промеров зубов показывает, что в то время как длина их соответствует таковой у *Mercki* и значительно превышает длину коренных даже поздних вариантов *etruscus*, ширина мала, — укладывается в пределы *etruscus* и не достигает ширины их у *Mercki*. Таким образом, коренные зубы обоих молодых экземпляров оказываются длинными, но узкими.

Если обратиться к высоте коронки (признак, отличающий зубы *etruscus* и *Mercki*, см. выше), то зубы узеньской челюсти следует признать гипсодонтными, как показывает следующая табличка индексов:

Таблица 3

Размеры и индексы	<i>Rh. cf. Mercki</i>	<i>Rh. kronstadtensis</i>	<i>Rh. etruscus</i>		<i>Rh. antiquitatis</i> Зоол. Инст. АН	
	Б. Узень	Перех. форма (по Тоула)	Мауер (по Вурму)	Зюссенборн (по Вьюсу)	№ 10740	№ 10742
Высота коронки нестертого M_2 (в переднем отделе)	ca. 64	33	—	28	ca. 58	ca. 61
Индекс к наибольшей высоте коронки (в ‰)	121.1	69.8	—	71	109.5	115.5
Такая же высота M_2	—	—	35; 32	—	57	67
Индекс к наибольшей высоте коронки (в ‰)	—	—	77.8; 71.4 71.1	—	103.6	119.6

Несмотря на незначительное число цифр, — свободные или свободно вынимающиеся из челюсти нестертые нижние коренные попадают очень редко, — достаточно ясно выступает гипсодонтность зубов *antiquitatis* по сравнению с *etruscus*; зубы узеньского носорога имеют коронку даже более высокую, чем у шерстистого и, во всяком случае, значительно более высокую, чем у *etruscus*. Высоту коронки M_2 из Никольского измерить не удастся, так как значительная часть ее скрыта в альвеоле, но и выступающей части достаточно, чтобы убедиться в меньшей его гипсодонтности, чем у узеньского экземпляра. Такая

¹ У никольской челюсти отсутствует вся передняя часть.

высота зубов сильно говорит в пользу принадлежности обеих молодых челюстей носорогу Мерка.

Следы *singulum* имеются лишь на передней и задней поверхности зубов, на наружной они отсутствуют; самое большее, если на соответственном месте имеется линия; бородавочек в разделяющей наружную поверхность борозде нет.

Следует упомянуть еще, что форма закондилярного отростка челюсти из р. Б. Узень совпадает с таковою *etruscus*, а не *Mercki*¹ и что передний край *proc. coronoides* никольской челюсти притуплен так же как у *R. etruscus*.²

Несмотря, таким образом, на смешение признаков обоих видов, я полагаю, что челюсти из Никольского и из р. Б. Узень обе принадлежат молодым особям *Rh. Mercki*, так как наибольшее значение в данном случае следует придавать характеру зубов, а именно — их размерам и гипсодонтности; остальные особенности могут зависеть и от молодого возраста животных.

Если это определение правильно, то подтверждается предположение о гипсодонтности зубов *Rh. Mercki* не только верхних, что было известно и ранее, но и нижних; можно думать, что коронки нижних коренных *etruscus* в высоту меньше, чем в длину, *Mercki* и *antiquitatis* — в высоту больше, чем в длину.

6. О ЧЕЛЮСТИ МОЛОДОГО НОСОРОГА ИЗ СЕМИПАЛАТИНСКА

Брандт упоминает (8, стр. 96) о находке фрагмента челюсти молодого *Rh. Mercki* из Семипалатинска; с тем же определением приводит эту находку и И. Черский (7, стр. 608). Эта челюсть и сейчас хранится в коллекциях Зоологического института Академии Наук за № 10742 с этикеткой с собственноручной надписью Брандта, гласящей: „Mandibula speciminis juvenilis (pulli) Rhinocerotis Merckii Semipalatinsk 1864, Gulajew“. Она совершенно совпадает с изображением Брандта (8, табл. III, рис. 5, б), с той разницей, что теперь в ней имеются с правой стороны зубы, отсутствовавшие прежде: P_1 , P_2 , и незначительно стертый M_2 ; кроме того при ней находится, очевидно к ней же принадлежащий, M_3 из того же места и от того же коллектора, но с определением Брандта „Rhinoceros tichorhinus“. Сколько мне известно, зубы подобраны и вставлены в челюсть б. заведующим остеологическим отд. Зоологического музея А. А. Бирулей, рукою которого на отдельном зубе M_3 написано: „ad № 10742“; вставленные в альвеолы зубы подходят к ней совершенно.³

¹ На челюсти из Никольского закондилярный отросток поврежден.

² На челюсти из р. Б. Узень оба венечных отростка обломаны.

³ А. А. Бируля уже отметил в свое время ошибочность определения Брандта, так как в каталоге Остеологического отделения против записи № 10742 имеется пометка, сделанная его рукою: „по моему мнению, *Rh. antiquitatis*.“

Имеющиеся теперь налицо зубы дают возможность проверить определение Брандта, причем оказывается, что челюсть, вне всякого сомнения, принадлежит виду *Rh. antiquitatis* Blum. Долинки зубов имеют характерные для этого вида отвесные стенки, широкое дно стужены внутрь, к выходу; наружная стенка переднего отдела уплощена, а и не несет по переднему и заднему краю вертикальных валиков; передний отдел зуба шире, чем задний как в боковом, так и в передне-заднем направлении. Брандт был введен в заблуждение высоким основанием симфиза, несвойственным шерстистому носорогу; однако, о принадлежности симфизарного отдела¹ именно этому виду свидетельствуют: отсутствие предзубных боковых гребешков, слабое захождение назад заднего конца симфиза (до уровня половины P_2) и сохранившаяся часть срединной впадины на нижней поверхности; значительная высота симфиза объясняется, вероятно, молодостью животного.

1. ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ОБЪЯСНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ОТЛИЧИЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СООБРАЖЕНИЯ

Целый ряд морфологических отличий в нижней челюсти *Rh. Mercki* и *Rh. antiquitatis* допускает физиологическое толкование. Сильно развитый угловой отдел челюсти носорога Мерка, отогнутость его наружу, сильно развитые мускульно-фасциальные бугры по его краям — указывают на сильные жевательные мускулы, поднимающие челюсть вверх — *musculus masseter* (скуловая дуга — наружная поверхность *pars angularis*) и *musculus pterygoideus internus* (*processus pterygoideus* — внутренняя поверхность *pars angularis*); развитию первого соответствует скуловая дуга, у *Mercki* значительно более мощная, чем у *antiquitatis*. Расширенный задний край углового отдела, повидимому, является лишь результатом сильного отгиба обеих поверхностей. Та же причина, вероятно, вызывает у *Mercki* отвесное направление *proc. coronoides*, более выгодное в качестве плеча рычага при действии *musculus temporalis* (поверхность *os temporale* до *crista temporalis* — *processus coronoides*), также поднимающего челюсть. Указанная совокупность признаков свойственна современным азиатским носорогам и африканскому *Rh. bicornis*, питающимся ветвями и листвой кустарников; размягчение пищи у них, очевидно, не только перетирающее, но и раздавливающее. Особенно сильно выражена эта группа признаков у тех видов, которые имеют крупные нижние передние зубы (в нашем толковании — клыки). Эти зубы, направленные вперед и несколько косо вверх, служат для выкапывания из земли корней, клубней и т. д.; функция, очевидно, связана с сильным движением челюсти вверх. Напротив, шерстистого носорога слабое развитие углового отдела и его бугров

¹ Весь передний отдел симфиза обломан.

указывает на слабое развитие *m. masseter* и *m. pterygoideus internus*; это вполне согласуется с его высокими, призматическими зубами с толстой эмалью и более сложной складчатостью (на верхних коренных) — строение, указывающее на преимущественно перетирающее размельчение пищи. О том же свидетельствует редукция у этого вида премолярного отдела, наблюдаемая и у других степных травоядных животных, например, у сайги (*Saiga tatarica* L.), где дело доходит до исчезновения P_2 ¹, имеющегося у других жвачных. Направление гребней на коренных зубах носорогов указывает, что перетирание пищи происходит у них путем движения челюсти как в боковом, так и в передне-заднем направлении; с этим согласуется и форма их челюстного сустава, допускающего свободное движение во всех направлениях. В связи с этим, отклонение назад венечного отростка *Rh. antiquitatis* можно связать с усилением оттягивающего челюсть назад действия задней порции *m. temporalis*; отвисное направление отростка при этих условиях было бы невыгодным. Выпуклость нижнего края тела челюсти шерстистого носорога зависит отчасти от неразвитости его *pars angularis*, отчасти от редукции премолярной и симфизарной областей в длину и в высоту. Узкий, длинный, с хорошо выраженными боковыми выступами, симфизарный отдел челюсти носорога Мерка указывает, с одной стороны, на сравнительно недавнее исчезновение нижних клыков, с другой — объясняется преимуществом при захватывании ветвей и листьев: у носорога Мерка носовой рог находится не на самом конце морды, как у шерстистого носорога, что сильно затрудняло бы ему питание в кустарниковых зарослях, но несколько отступя от конца; впереди него, по всей вероятности, спускалась, как у современных кустарниковых форм, длинная подвижная губа, естественное содействие которой при отрывании веток и листьев должна была оказывать длинная нижняя губа; опору для последней и представляет, очевидно, удлинненный симфиз. В противоположность этому, шерстистый носорог имел, судя по его лопатообразно расширенному симфизарному отделу, широкие губы, выгодные для щипания травы. Хорошую и давно отмеченную параллель к *Rh. antiquitatis* представляет современный африканский белый носорог (*Rh. simus* Burch.), живущий исключительно в открытых местностях и питающийся травой: он имеет широкие, толстые губы и, соответственно этому, расширенный симфиз нижней челюсти, призматические, очень гипсодонтные зубы со сложной складчатостью,² угловая часть нижней челюсти развита у него слабее, чем у других носорогов, нижний край сильно выпукл; таким образом, этот вид отличается от обыкновенного африканского носорога (*Rh. bicornis* L.) в том же смысле, как *Rhinoceros antiquitatis* отличается от *Rhinoceros Mercki*; обе эти формы развились конвергентно, независимо друг от друга.

¹ P_2 рудиментарен.

² У него одного из современных носорогов имеется средняя фасетка на верхних и свойственная также шерстистому носорогу, и единственно только ему из вымерших форм

Согласно изложенному, уже анализ одной лишь нижней челюсти дает право считать *Rhinoceros antiquitatis* высоко специализированным обитателем открытых пространств, питающимся жесткими травами,¹ *Rh. Mercki* — обитателем кустарников, возможно, и лесов; так как его особенности приближаются к древним группам *Rhinoceroidea*, мы можем считать его тип более примитивным.

Из сказанного возможны и некоторые палеогеографические выводы. А priori можно сказать, что *Rh. Mercki* не мог быть сколько-нибудь широко распространен в Восточной Европе в ресс-виюрмское время, когда там на большом пространстве процветала типичная степная фауна — с верблюдами, ослами, длиннорогим зубром и пр. (ср. В. Громова, 2). И, действительно, волжские нижние челюсти носорога Мерка, как изложено выше, относятся к более раннему, миндель-рисскому, времени. Интересно, что и у нас, как и в Западной Европе, спутником *Rh. Mercki* оказывается древний слон (*Elephas antiquus* Falc.) хотя здесь — в виде особой расы (*meridionaloides*).² Однако, в то время, как в Западной Европе (Германия) фауна типичных *antiquus* — *Mercki* считается характерной для последнего межледникового времени (ресс-виюрмского), у нас на Волге оба вида и, притом, *Rh. Mercki* в высоко-развитой форме, относятся к предпоследнему межледниковью (миндель-рисскому). Эта разница объяснима одним из двух предположений: или 1) произошла путаница в синхронизации отделов четвертичного периода в Восточной и Западной Европе и фауна *antiquus* — *Mercki* и в Западной Европе должна относиться к миндель-рисскому времени (как и полагает Фрейденберг относительно Таубаха), или 2) эволюция ствола *etruscus* — *Mercki* в Восточной Европе опередила таковую в Западной и закончилась здесь в миндель-риссе, когда там еще жили переходные между обоими видами формы (*hundsheimensis*, *kronstadtensis*); в ресс-виюрме же, когда на Западе процветала конечная ветвь *Rh. Mercki* и, следовательно, широко распространен был свойственный ему кустарниково-лесной ландшафт, на Востоке расстилались степи, исключаяющие существование этого вида. В это именно время появляется, вероятно, в Восточной Европе *Rh. antiquitatis*, фило-тении которого пока для нас темна.

При переходе от *etruscus* к *Mercki* вид не претерпел значительных морфологических изменений, которые бы указывали на резкое изменение экологической обстановки; изменения его, поскольку можно судить по

¹ Как выяснили исследования остатков флоры, найденных вместе с трупом шерстистого носорога в Польше, в Старунии, он был жителем тундры (см. статью W. Szafer в сборнике I. Nowak, E. Panow, I. Tokarski, W. Szafer, I. Stach. The second woolly Rhinoceros from Starunia, Poland. Bull. Intern. de l'Acad. Pol. des Sc. et des lettres. 1930, № suppl.). Впрочем, это не исключает возможности того, что он жил также и в условиях более теплых степей.

² Впрочем, эта раса установлена чисто провизорно, на основании одного зуба, который, возможно, окажется индивидуальной вариацией обычного *Elephas antiquus* Falc.

нижней челюсти, сводились: к увеличению размеров, повышению коронки зубов, сужению симфиза, уменьшению его боковых выступов и отодвиганию назад заднего его конца и некоторым менее значительным явлениям. Все же, второй из указанных признаков указывает на более жесткую пищу у *Mercki*, чем у *etruscus*. Ход эволюции ствола аналогичен таковому в Западной Европе: от верхнетретичного мелкого *etruscus* (Псекупса, аналогичен плиоценовым итальянским) через ранне-четвертичный тип, представляющий смесь *etruscus* с *Mercki* или просто сдвигание средних изменчивости в сторону второго (Тирасполь — аналогичен Мосбаху) к высоко развитому *Mercki*, приходящемуся, как уже сказано, на различное время в Западной и Восточной Европе (Черный Яр, аналогичен Таубаху и Эрингсдорфу).

8. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Важнейшие выводы, которые позволяет сделать произведенное исследование, следующие:

1. На восточно-европейской равнине, по крайней мере, в нижнем Поволжье, в миндель-рисское время, вероятно в конце его, жил носорог Мерка, крупные размеры которого указывают на высоко специализированную форму, аналогичную западно-европейской форме из Таубаха и Эрингсдорфа (по большинству авторов, рисс-вюрм).

2. От последней он, возможно, отличался большим развитием резцового отдела и всего симфиза (требует проверки).

3. По всей вероятности, этот вид представлял собою непосредственного потомка верхнетретичного (Псекупса) и ранне-четвертичного (Тирасполь) *Rh. etruscus*, приспособившегося к более жесткой пище и увеличившегося в размерах.

4. Позже рисского оледенения до сих пор остатков *Rh. Mercki* в Восточной Европе и Северной Азии не известно; в рисс-вюрме его замечает сперва на севере (Костромская губ., устье Камы), а затем в вюрме, и до южных границ включительно (Крым) шерстистый носорог, филогенетические связи которого и на русском, как и на западно-европейском материале, совершенно неясны.

5. Все известные до сих пор более или менее надежные остатки *Rh. Mercki* найдены в низких широтах: до Самарской губ. в Европе и до Иркутска в Азии. В этом отношении наблюдается резкая разница с *Rh. antiquitatis*, остатки которого известны в Азии — до берегов Северного Ледовитого океана, в Европейской части СССР — до 6. губерний Новгородской, Тверской, Владимирской, Костромской, Нижегородской и Ирбитского округа; нахождение их в более северных районах, вероятно, лишь впоследствии.

6. Ряд признаков в нижней челюсти *Rh. Mercki* характеризует его как животное кустарникового и лесного ландшафта, *Rh. antiquitatis* — как обитателя открытых пространств с жесткой растительностью. Отсюда

следует наличие в Восточной Европе (и в Азии?) лесов в миндель-рисское время (или в какой-то отрезок его) и широко распространенных степей — в вюрмское (и рисс-вюрмское) время.

7. Так называемые нижние „резцы“ как современных, так, вероятно, ископаемых „резцовых“ носорогов — на самом деле не резцы, но клыки.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

LITERATURVERZEICHNIS

- Громова, Вера. Первобытный зубр (*Bison prisus* Voj.) в СССР. Труды Зоол. инст. Акад. Наук (печатается). Über *Bison prisus* Voj. in UdSSR (im Druck, russisch mit deutscher Zusammenfassung).
- Новые материалы по четвертичной фауне Поволжья. Тр. Комм. по изуч. четверт. пер., т. II, 1932. Vera Gromova. Beiträge zur Kenntnis der quartären Fauna des Wolgagebietes u. s. w. Trav. de la Comm. pour l'étude du quaternaire de l'Acad. des Sciences de l'USSR, vol. II, 1932 (russisch, mit deutscher Zusammenfassung).
- Громов, В. Новые данные по четвертичной фауне северного Кавказа. Тр. Геол. инст. Акад. Наук. 1933.
- Мирчик, Г. Волжская экспедиция для изучения отложений четвертичного периода. Вестн. Акад. Наук, 1932, № 3, стр. 40.
- Павлова, М. Ископаемые млекопитающие Тираспольского гравия, Херсонской губ. Мем. Геол. отд. Общ. Любит. Естествозн., Антроп. и Этногр., вып. 3, 1925. Mammifères fossiles du gravier de Tiraspol, gouv. de Kherson. Mém. de la sect. géol. de la Soc. des Amis des Sc. Nat., d'anthr. et d'ethnol., livr. 3, 1925 (Resumé).
- Рогович, А. Заметка о местонахождении костей ископаемых млекопитающих животных в юго-западной России. Зап. Киевск. Общ. Естествозн., т. 6 (1), вып. 1, 1875, стр. 33.
- Черский, И. Описание коллекций послетретичных млекопитающих животных, собранных Ново-Сибирской экспедицией 1885—86 гг. Прил. к 65 т. Зап. имп. Акад. Наук, № 1, 1891. I. Tscherski. Beschreibung der Sammlung der posttertiären Säugetiere... Mém. de l'Acad. des Sciences de St. Pétersbourg, VII sér., t. 40, № 1, 1892.
- Brandt, J. F. Versuch einer Monographie der Tichorhinen Nashörner. Mém. de l'Acad. des Sciences de St. Pétersbourg, VII sér., t. 24, № 4, 1877.
- Breuning, S. Beiträge zur Stammesgeschichte der *Rhinocerotidae*. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 73, 1923 (1924).
- Freudenberg, W. Die Säugetiere des ältesten Quartärs von Mitteleuropa. Geol. u. Palaeont. Abh., N. F., Bd. 12, H. 4/5, 1914.
- Meyer, H. Die diluvialen *Rhinoceros*-Arten. Palaeontographica, Bd. 11, 1863—64.
- Osborn, H. F. Phylogeny of the *Rhinoceros* of Europe. Bull. of the Amer. Mus. of Nat. Hist., 1900, vol. XIII.
- Pavlov, M. Les *Rhinocerotidae* de la Russie et le développement des *Rhinocerotidae* en général. Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou, N. S., t. 6, 1892 (1893).
- Pidoplitschka, J. Ausstellung „Die Quartärperiode in der Ukraine“. Ukr. Akad. d. Wiss. Quartärkommission, Lief. 4, 1932.
- Portis, A. Über die Osteologie von *Rhinoceros Mercki* Jaeg. Palaeontographica, Bd. 25, 1878.
- Sacco, T. Le *Rhinoceros* de Dusino. Arch. du Mus. d'Hist. Nat. de Lyon, 6, 1895.
- Schroeder, H. Die Wirbeltiere des Mosbacher Sandes. I. Gattung *Rhinoceros*. Abh. d. Kön. Preuss. Geol. Landesanst., N. F., H. 18, 1903.

18. Schroeder, H. Über das *Rhinoceros Mercki* von Heggen im Sauerlande. Jahrb. d. Kgl. Preuss. Geol. Landesanst., Bd. 26, 1905.
19. Simonelli, V. J. Rhinoceroti fossili del Museo di Parma. Palaeontographica Italiana, vol. 3, 1897.
20. Soergel, W. *Elephas trogontherii* Pohl. und *Elephas antiquus* Falc. Palaeontographica, Bd. 60, 1913.
21. — Die diluvialen Säugetiere Badens. Mitt. d. Badischen Geol. Landesanst., Bd. 9, 1920. Teil f. älteres und mittleres Diluvium.
22. — Die Bedeutung variationsstatistischer Untersuchungen für die Säugetier-Paläontologie. Neues Jahrb. Geol. u. Palaeont. Stuttgart, 63 Bd., 1930.
23. Stehlin, H. Bemerkungen zur Vordergebissformel der Rhinocerotiden. Verh. d. Schweiz. Naturf. Ges., 1930 (S. 350).
24. — Bemerkungen zur Vordergebissformel der Rhinocerotiden. Eclogae Geol. Helv., vol. 23, № 2, 1930.
25. Stromer von Reichenbach, E. Über *Rhinoceros*-Reste im Museum zu Leiden. Samml. des geol. Reichs-Mus. zu Leiden, N. F., Bd. II, H. 2, 1899.
26. Toulia, F. Das Nashorn von Hundsheim (*Rh. hundsheimensis* nov. forma). Abh. d. K. K. Geol. Reichsanst., Bd. 19, H. 1, 1902.
27. — Das Gebiss und Reste der Nasenbeine von *Rhinoceros hundsheimensis*. Ibid., Bd. 20, H. 2, 1906.
28. — Diluviale Säugetiere vom Gesprengberg, Kronstadt in Siebenbürgen. Jahrb. d. K. K. Geol. Reichsanst., Jahrg. 1909, Bd. 59, H. 3 u. 4 (1910).
29. Weithofer, K. Über die tertiären Landessäugetiere Italiens. Ibid., 1889.
30. Wurm, A. Über *Rhinoceros etruscus* Falc. von Mauer a. d. Elsenz. Verh. d. Naturhist. Med. Ver. zu Heidelberg, N. F., 12, 1912—14.
31. Wüst, E. Untersuchungen über das Pliozän und das älteste Pleistozän Thüringens. Abh. d. Naturf. Ges. zu Halle, 63, 1901.
32. — Zwei bemerkenswerte *Rhinoceros*-Schädel aus dem Pleistozän Thüringens. Palaeontographica, Bd. 58, 1911.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Verfasser gibt eine ausführliche Beschreibung zweier Unterkiefer von *Rhinoceros Mercki* Jaeg., welche an der unteren Wolga neben dem Dorfe Tschernij Jar gefunden und von dem Museum der Stadt Astrachan nach Leningrad geschickt worden sind, wo ein vollständiger Kiefer neben anderen fossilen Knochen aus demselben Orte dem Zoologischen Institut der Akademie d. Wissensch. (№ 16948, Taf. I—III, Fig. 1, 5, 8) und die Hälfte eines anderen Kiefers—dem Geologischen Kabinett der Universität (Taf. I—III, Fig. 2, 6, 9) übergeben worden sind. Gesteinsreste, welche an den Kieferresten, überzeugten den Geologen V. Gromov davon, dass die Funde nicht aus den „chosarischen“, vermutlich, riss-würmschen Schichten des Wolga-Ufers am Tschernij Jar stammen, welche bereits eine reiche, durch den Autor seinerzeit beschriebene Fauna (2) lieferten, sondern aus älteren, „kassovischen“, vermutlich, mindel-risschen Schichten.¹

¹ Datierung von G. Mirtschink und V. Gromov.

Die Reste sind von grosser Bedeutung, da sichere Funde des Merck-schen Nashorns in Osteuropa überaus selten sind. Überdies, sind an beiden Kiefern vollständige Symphysenteile erhalten, was bis jetzt, soweit es dem Verfasser bekannt ist, nur an einem einzigen Exemplare dieser Art der Fall ist (A. Portis, 15, Taf. XIX, Fig. 4). Dieser Umstand begünstigte in hohem Grade den vom Verfasser ausgeführten Vergleich der Unterkiefer von *Rh. Mercki*, *Rhinoceros antiquitatis*, deren mehrere Exemplare im Zoologischen Institut aufbewahrt werden, und *Rh. etruscus*. Hinsichtlich der letzten Art verfügte der Verfasser, ausser Literaturangaben, über eine Kieferhälfte (ohne Vorderteil), welche zusammen mit einem beinahe vollständigen Schädel und einigen Skelettknochen desselben Tieres von V. Gromov am Flusse Psekupsa; Nebenfluss des Fl. Kuban im Kaukasus, gefunden worden ist; die begleitende Fauna, ebenso, wie die stratigraphischen Verhältnisse deuten auf ein hohes Alter, nicht jünger als die Mindelzeit, vielleicht sogar der Übergang vom Pliozän zum Quartär.¹ Von *Rhinoceros Mercki* liegt dem Verfasser noch der von Brandt beschriebene (♂) Unterkiefer aus Polen vor (Taf. I, Fig. 3), welcher leider des Symphysenteiles entbehrt.

Die Gehörigkeit der Unterkiefer aus Tschernij Jar zur Art *Mercki* dokumentiert sich durch die vollständig von *Rh. antiquitatis* abweichende Beschaffenheit der Symphyse und der Zähne und durch sehr grosse Dimensionen, welche die Zugehörigkeit zu *Rh. etruscus* gänzlich ausschliessen und auf eine grosse, hochentwickelte (der aus Taubach ähnliche) Varietät der Art *Mercki* deuten.

Es erwiesen sich folgende Unterschiede in der Beschaffenheit des Unterkiefers zwischen den drei pleistozänen *Rhinoceros*-Arten:

Rhinoceros Mercki Jaeg. Dimensionen sehr gross, der praemolare Teil verlängert; Symphyse lang, ihr hinteres Ende weit nach hinten reichend, ihre Breite unbeträchtlich, seitliche Vorsprünge im Vorderteile vorhanden, Incisiventeil in Form einer Trapezie stark nach vorn vorspringend, rudimentäre Incisivalniveolen, wenn vorhanden, nach vorn gerichtet, obere Fläche des Symphysenteils hinten muldenartig eingebogen,² seitliche Kämme vorhanden, untere Fläche des Symphysenteils an der Mittellinie mit einem Kiele; der Winkel des Kiefers stark nach aussen abgebogen und nach hinten vorspringend, längs dem hinteren Rande an der Aussen- und Innenfläche mit beulenartigen Auftreibungen versehen; der Hinterrand des Winkels breit; der aufsteigende Ast senkrecht gerichtet; proc. coronoideus am Vorderrande scharf; Gelenkköpfe schräg zur Horizontalfläche gerichtet (aussen höher, als innen); postkondilare Fortsätze gross, fast in ganzer Länge der Achse des Gelenkkopfes parallel;³ der Körper des Kiefers schwach gekrümmt, sein Unterrand wenig konvex, der Symphysenteil nicht erhoben; Alveolarrand

¹ Datierung von V. Gromov; die Fauna ist noch nicht beschrieben.

² S. Fig. 2 A im Text.

³ S. Fig. 4 A im Text.

hinter M_2 — breit, von beiden Seiten durch Kämme begrenzt; grösste Dicke des Kiefers befindet sich unter M_2 .

Zähne hypsodont; der Vorderteil schmaler und kürzer, als der Hinterteil; äussere Flächen beider Teile von vorn nach hinten konvex, an der Grenze mit der Wurzel etwas angeschwollen; Halbmonde in der Richtung zur Wurzel verbreitert. Wände der Täler trichterförmig; Boden der Täler schmal, hintere Enden der Halbmonde von vorn nach hinten nicht verbreitert, Oberfläche des Schmelzes glatt, porzellanartig, fast niemals mit Zement bedeckt.

Rhinoceros antiquitatis Blum. Dimensionen kleiner; der praemolare Teil verkürzt; Symphyse kurz, weniger nach hinten reichend: der Symphysenteil beträchtlich breiter, seine seitlichen Vorsprünge unbedeutend, Incisiventeil nicht vorspringend, vorn abgerundet; rudimentäre Incisivalveolen, wenn vorhanden, schräg nach vorn und nach oben gerichtet; die obere Fläche des Symphysenteils (hinten V-artig eingebogen,¹ seitliche Kämme fehlend; untere Fläche des Symphysenteils in der Mittellinie mit einer Mulde; der Winkel des Kiefers weder nach aussen abgebogen, noch nach hinten vorspringend; die Auftreibungen an seinem Hinterrande schwach ausgeprägt, der Hinterrand schmaler; der aufsteigende Ast schräg nach hinten gerichtet, proc. coronoideus am Vorderrande abgestumpft, Gelenkköpfe horizontal; postkondilare Fortsätze kleiner, in einem Winkel zur Achse des Gelenkkopfes;² der Körper des Kiefers stark gekrümmt, sein Unterrand stark konvex; der Symphysenteil erhoben; Alveolarrand hinter M_2 — schmaler, sein Aussenkamm schwach ausgeprägt; grösste Dicke des Kiefers befindet sich unter M_2 oder M_1 .

Zähne hypsodont; der Vorderteil breiter und länger, als der Hinterteil; äussere Flächen beider Teile von vorn nach hinten verplattet, am Vorderteile sogar etwas konkav; an der Grenze mit der Wurzel nicht angeschwollen, Halbmonde in der Richtung zur Wurzel nicht verbreitert; Wände der Täler cylinderförmig; Boden der Täler breit; hintere Enden der Halbmonde (besonders des vorderen) von vorn nach hinten verbreitert, Oberfläche des Schmelzes rau, runzelig, öfters mit Zement bedeckt.

Rhinoceros etruscus Falc. Im wesentlichen dem des *Rh. Mercki* ähnlich; Dimensionen in der typischen Form viel kleiner. Symphysenteil im Durchschnitt kürzer, weniger nach hinten reichend und, dank den beträchtlichen seitlichen Vorsprüngen, breiter; Vorderrand des proc. coronoideus abgestumpft; postkondilare Fortsätze schwächer und im Winkel zur Achse des Gelenkkopfes gestellt.³

Zähne kleiner, vermutlich brachydont und mit etwas schwächer ausgeprägtem cingulum.

¹ S. Fig. 2 im Text, „B“.

² S. Fig. 4 im Text, „B“.

³ S. Fig. 4 im Text, „B“.

Alle aufgezählten Unterschiede können durch die Abbildungen der Tafeln I—III und die Zeichnungen im Text 1—4, sowie durch die Zahlen der Messungstabelle und der Indextabellen im Text illustriert werden.

Der Verfasser neigt sich zur Ansicht der meisten Forscher, welche in *Rh. etruscus* den direkten Vorfahren des *Rh. Mercki* sehen, weshalb natürlich Übergangsformen und Exemplare zwischen den beiden Arten existieren, während extreme Glieder sich scharf voneinander unterscheiden. Ebenso, wie in Westeuropa, erblicken wir in Osteuropa im Oberpliozän *Rhinoceros etruscus*, als eine typische kleine Form (Psekupsa; analog den italienischen Formen), im Altpleistozän — gemeinschaftliche Existenz von *Rh. etruscus* und *Rh. Mercki*, vielleicht, eine Übergangsstadie zwischen beiden Arten (Tiraspol, beschrieben von M. Pavlov, 5, analog den Funden aus Mosbach), und endlich, im Mittelpleistozän eine hochentwickelte, grosse typische Form des *Rh. Mercki* (Tschernij Jar, analog dem *Mercki* aus Taubach). Es ist aber hervorzuheben, dass, während im Westen das Endglied der phylogenetischen Reihe *etruscus*—*Mercki* in die Riss-Würm-Epoche fällt,¹ wir im Osten diese hochentwickelte Form, und nach bisherigen Kenntnissen den letzten Repräsentanten der Stammreihe, schon in der Mindel-Riss-Zeit finden. Ob es hier um einen Fehler in der Datierung handelt, oder ob der Stamm *etruscus*—*Mercki* im Osten seine Evolution schneller durchgelaufen hat, als im Westen, wagt der Verfasser nicht zu entscheiden. Es ist ausserdem zu bemerken, dass der einzige bisher bekannte Symphysenteil des *Rh. Mercki*, nämlich der von A. Portis aus Taubach beschriebene, sich in mancher Hinsicht von den betreffenden Teilen der Wolga-Kiefer unterscheidet: er ist kurz, vorn nicht in Form einer Trapezie verlängert, sondern gerade abgeschnitten, und entbehrt der seitlichen Vorsprünge. Künftige Untersuchungen haben zu entscheiden, ob das taubachsche Exemplar nur individuelle Besonderheiten aufweist, oder eine von der russischen verschiedene Varietät bildet.

Eine Reihe von Unterschieden zwischen den Unterkiefern der quartären Nashörner darf funktionell erklärt werden. So weisen die Merkmale des Kieferwinkels von *Rh. Mercki* auf eine starke Entwicklung des musc. masseter und musc. pterygoideus internus hin, was seinerseits von einem nicht zur zerreibenden, sondern auch zerquetschenden Kauvermögen spricht; im Gegenteil dazu, sollte bei *Rh. antiquitatis* das Zerreiben der Nahrung dominiert haben, was im Einklange mit der Reduktion der Praemolaren und mit der Beschaffenheit der Zähne dieser Art steht. Die schmale und lange Symphyse des Merckschen Nashorns spricht einerseits von dem unlängst geschehenen Verluste des vorderen unteren Zahnpaars, andererseits — deutet sie auf den Besitz von schmalen spitzen Lippen hin, welche zum Abreissen von Asten und von Laub geeignet sind; indessen weist die breite schaufelförmige Symphyse des wollhaarigen Nashorns auf breite Lippen und auf Grasnahrung,

¹ Nach der Meinung der meisten Autoren.

hin. Alles in allem erscheint uns das *Rh. Mercki* als ein Gebüsch- und Waldbewohner, das *Rh. antiquitatis* — als ein Tundren- und Steppenbewohner.

Der Verfasser äussert ferner die Meinung,¹ dass die vergrösserten vorderen unteren Zähne der Nashörner nicht, wie man meistens glaubt, Schneidezähne, sondern nach vorn verschobene, enorm vergrösserte C vorstellen, welche die Alveolen der I_3 (fossiler Formen) oder der I_3 und I_2 (rezenter Formen) zuerst nach hinten verdrängen und am Ende gänzlich absorbieren. Daraus überzeugt ihn die Zahl und die Anordnung der Vorderzahnalveolen bei einem jungen *Rh. sondaicus* des Zool. Inst. d. Akad. d. Wissenschaften (№ 7210, Fig. 1 im Text „A“).

Aus Osteuropa und Nordasien hält der Verfasser nur folgende Funde als sicher dem *Rh. Mercki* angehörend: der vollständige Schädel aus Irkutsk, welcher von J. Brandt (8) beschrieben ist (Zool. Inst., № 10718), der bekannte Unterkiefer aus Polen (Taf. I, Fig. 3, Taf. II, Fig. 7), auch von J. Brandt beschrieben, ein Unterkiefer aus Tiraspol (M. Pavlov, 5), die zwei oben beschriebenen Unterkiefer aus Tschernij Jar, das vom Verfasser früher beschriebene Unterkieferfragment eines jungen Tieres (2, Taf. V, Fig. 1, 2) aus dem Dorfe Nikolskoje an der unteren Wolga, und ein beinahe vollständiger Unterkiefer, auch einem jungen Individuum angehörig, aus dem Flusse Gr. Usenj im Gouv. Samara, bez. Nikolajevsk, welcher dem Verfasser von dem Paläozoologischen Institut der Akademie der Wissenschaften zwecks Bearbeitung übergeben worden war. Die Beschaffenheit und die Dimensionen der Zähne lassen in ihm leicht das Mercksche Nashorn erkennen, wenn auch die Grösse des Stücks dank dem jungen Alter des Tieres, gering ist (s. Tabelle). Das Fragment aus Nikolskoje, welches früher vom Verfasser als *Rhinoceros* sp. (*Mercki* Jaeg. aut *etruscus* Falc.?) bestimmt worden war, erweist sich jetzt, bei näherer Untersuchung, als dem *Rh. Mercki* angehörig. Es stammt ebenso, wie bereits erwähnt, aus Mindel-Riss-Schichten, wo es von Prof. Pravoslavlev in situ gefunden ist.

Ein höchst interessantes Objekt stellt ferner der fast vollständige Schädel vor, welcher im Geol. Institut der Ukrainischen Akademie der Wissenschaften in Kiew aufbewahrt wird, gefunden im Bez. Kanew, Gouv. Kiew von A. Rogowitsch, welcher ihn als *Rh. leptorhinus* Cuv. bestimmt hat (6). I. Pidoplitschka vermutet in ihm den Schädel eines *Rh. Mercki* (14); leider hat ihn in neuester Zeit kein Paläontologe einer genauen Prüfung unterzogen.

Alle übrigen Angaben über die Funde von *Rh. Mercki* in Osteuropa bleiben vorläufig fraglich, insofern sie jeder geologischen Datierung entbehren und insofern einzelne Zähne von *Rh. Mercki* leicht mit solchen tertiärer Arten verwechselt werden können und die differenzialen Merkmale anderer Skeletteile ausser dem Schädel noch zu wenig bekannt sind. Das Unterkieferfragment aus Semipalatinsk, welches von J. Brandt und I. Tscherski zu *Rh. Mercki* bezogen ist (Zoologisches Institut, № 10742), erweist sich unzweifelhaft als

dem *Rh. antiquitatis* angehörig, da seine, damals fehlenden, aber später in den Sammlungen des Instituts gefundenen Zähne in deutlichster Weise die Merkmale der letztgenannten Art aufweisen.

Somit werden die Funde von *Rh. Mercki* in Osteuropa und Nordasien bis auf 7—8 Exemplare beschränkt, von welchen keins einer jüngeren Zeit, als die Mindel-Riss-Epoche angehört und welche alle aus südlichen Breiten stammen. Keine bekannte Tatsache rechtfertigt Brandt's Meinung, *Rhinoceros Mercki* sei im hohen Norden entstanden.

¹ Im Einladng mit H. Stehlin (23, 24).

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

ERKLÄRUNG DER TAFELN

Таблица I

Нижние челюсти носорогов, вид сбоку.

1. *Rhinoceros Mercki* Jaeg. Нижняя Волга, близ сел. Черный Яр. Эка. Зоол. инст. Акад. Наук, № 16948.

2. *Rhinoceros Mercki*. Оттуда же. Геол. каб. Лешингр. унив.

3. *Rhinoceros Mercki*. Польша, при слиянии рр. Лура и Буга. Эка. Зоол. инст. Акад. Наук, № 10743.

4. *Rhinoceros antiquitatis* Blum. Северная Азия, р. Вилюй. Эка. Зоол. инст. Акад. Наук, № 5017.

Таблица II

Нижние челюсти носорогов, вид сверху.

5. *Rhinoceros Mercki* Jaeg. Тот же экземпляр, что фиг. 1.

6. *Rhinoceros Mercki*. Тот же экземпляр, что фиг. 2.

7. *Rhinoceros Mercki*. Тот же экземпляр, что фиг. 3.

Таблица III

Нижние челюсти носорогов, вид снизу.

8. *Rhinoceros Mercki* Jaeg. Тот же экземпляр, что фиг. 1.

9. *Rhinoceros Mercki*. Тот же экземпляр, что фиг. 2.

10. *Rhinoceros antiquitatis* Blum. Тот же экземпляр, что фиг. 4.

Все рисунки — около $\frac{1}{5}$ nat. vel.

Tafel I

Unterkiefer der Nashörner, Seitenansicht.

1. *Rhinoceros Mercki* Jaeg. Unterlauf der Wolga, neben dem Dorfe Tschernij Jer. Zool. Inst. d. Akad. d. Wiss., № 16948.

2. *Rhinoceros Mercki*. Von demselben Ort. Geol. Kab. d. Universität zu Leningrad.

3. *Rhinoceros Mercki*. Polen, am Zusammenflusse der Fl. Liur und Bug. Zool. Inst. d. Akad. d. Wiss., № 10743.

4. *Rhinoceros antiquitatis* Blum. Nordasien, Fl. Wiluj, Zool. Inst. d. Akad. d. Wiss., № 5017.

Tafel II

Unterkiefer der Nashörner, Ansicht von oben.

5. *Rhinoceros Mercki* Jaeg. Dasselbe Stück wie Fig. 1.

6. *Rhinoceros Mercki* Jaeg. Dasselbe Stück wie Fig. 2.

7. *Rhinoceros Mercki* Jaeg. Dasselbe Stück wie Fig. 3.

Tafel III

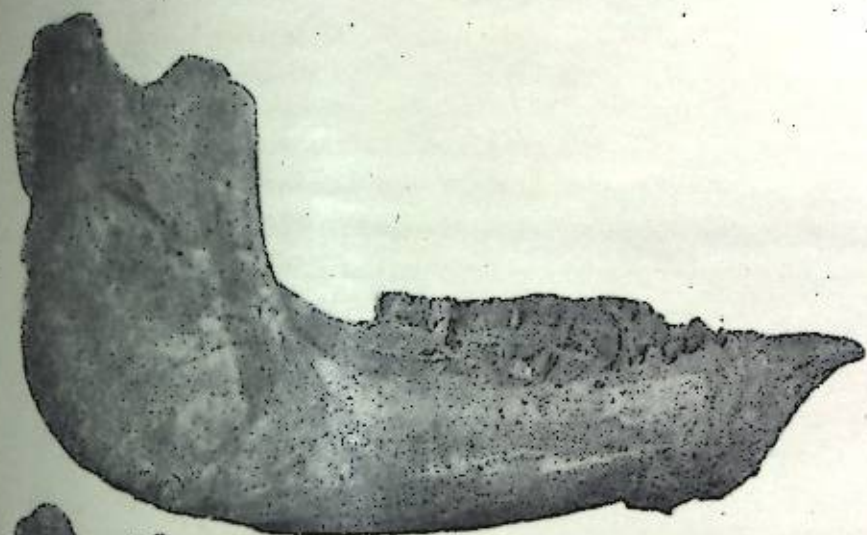
Unterkiefer der Nashörner, Ansicht von unten.

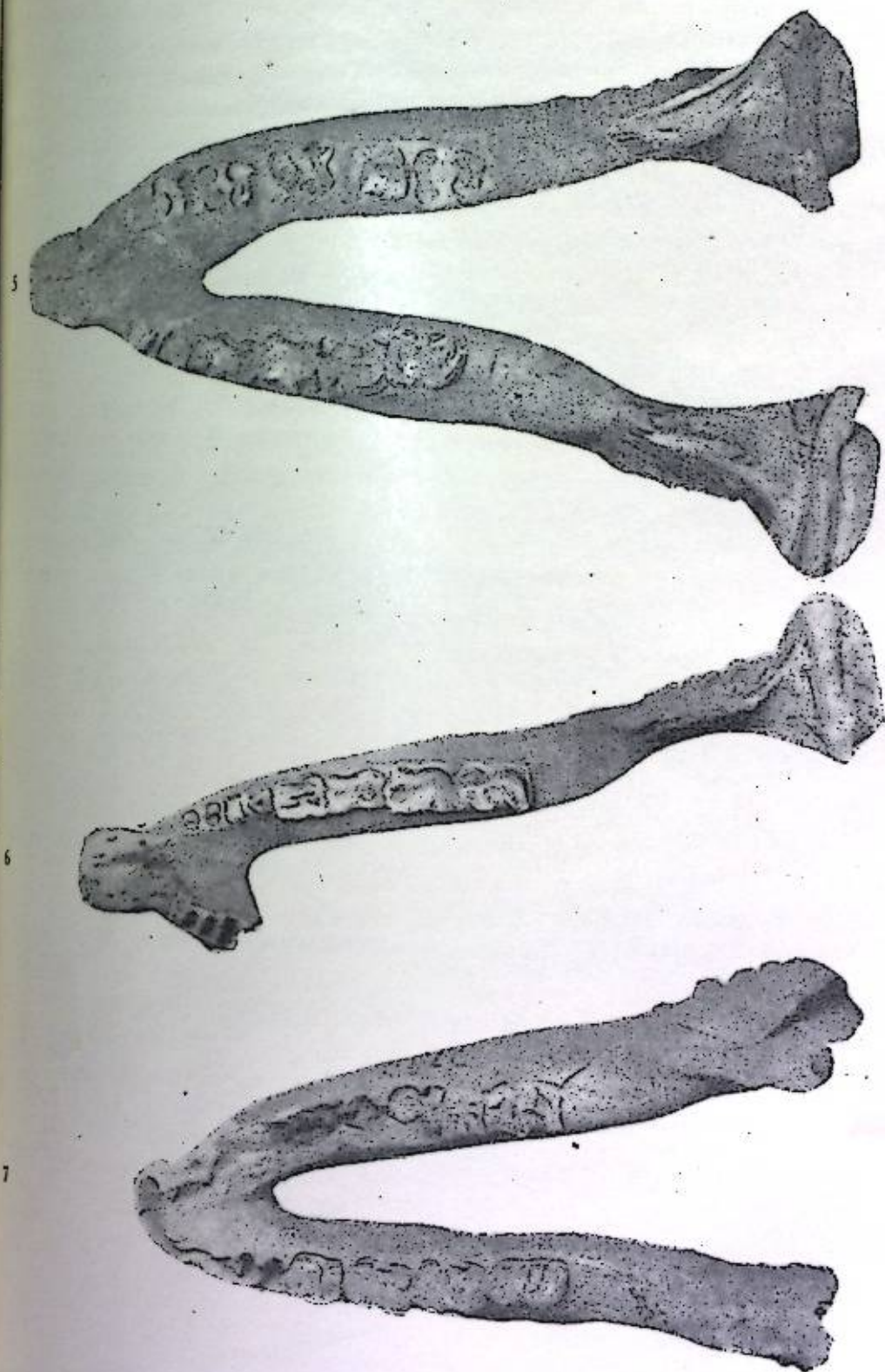
8. *Rhinoceros Mercki* Jaeg. Dasselbe Stück wie Fig. 1.

9. *Rhinoceros Mercki* Jaeg. Dasselbe Stück wie Fig. 2.

10. *Rhinoceros Mercki* Jaeg. Dasselbe Stück wie Fig. 4.

Alle Abbildungen ca $\frac{1}{5}$ nat. Grösse.







ВЕРА ГРОМОВА

О НОВЫХ НАХОДКАХ *BISON PRISCUS LONGICORNIS* МИНИ
 И О СИЛЬНО УКЛОНЯЮЩЕМСЯ ОТ НОРМЫ ЧЕРЕПЕ
 ЭТОЙ ФОРМЫ

[Vera Gromova. Über neue Funde von *Bison priscus longicornis* mihi
 und über einen stark von der Norm abweichenden Schädel dieser Form]

В моей монографии о *Bison priscus* Woj.¹ я нашла возможным установить новый вариант этого вида, *Bison priscus longicornis*. Поводом к этому послужила небольшая серия (4 экз.) фрагментов черепа из одного и того же места, а именно, с берега Волги близ дер. Лучки, недалеко от гор. Сарепты, по всей вероятности, относящаяся ко времени рис-вюрмского межледниковья. К тому же времени относится и роговой стержень из сел. Черный Яр на нижнем течении Волги, южнее Лучки, описанный мною, вместе с сопровождающей его фауной, в другом месте.² Эта длиннорогая степная рисс-вюрмская форма была характеризована мною следующим образом. Длина рогового стержня по кривизне не менее 550 (и до 715) мм, индекс ее к анатомической мозговой оси черепа большей частью более 200%, обхват основания стержня почти всегда больше 350 мм (и до 425), по отношению его к длине стержня всего 53.3—75.7%; сам череп крупный: длина мозговой оси 260—302 мм. В противоположность этому, все короткорогие черепа первобытного зубра (с длиной стержня по кривизне ниже 550 мм) имеют индекс длины стержня к анатомической мозговой оси, почти никогда не превышающий 200%, обхват основания стержня 295—365 мм, отношение его к длине 60.8—88.1%, анатомическую мозговую ось 249—286 мм. Таким образом, вариант *longicornis* отличается от других форм первобытного зубра более длинными, но в среднем относительно более тонкими рогами и в сред-

¹ Перобытный зубр (*Bison priscus* Woj.) в СССР. Печатается в т. II Трудов Зоол. инст. Акад. Наук.

² Труды Комиссии по изучению четвертичного периода Акад. Наук, т. II, 1932.

нем более крупными размерами; кроме того, череп его в среднем относительно несколько уже, чем у короткорогих вариантов. Все остальные особенности черепа, как, например, форма лба и темени, ширина и высота затылка, особенно же форма и направление роговых стержней, оказались непригодными для установления различных форм *Bison*, ввиду их необычайной изменчивости. В той же работе мною было высказано следующее предположение: „Все длиннорогие экземпляры Восточной Европы и Северной Азии относятся к одному и тому же варианту, называемому указанными областями не позже, чем до середины последнего межледниковья“. Дальнейшие исследования привели меня к заключению, что после указанного расцвета вида *Bison priscus*, последний, приблизительно к концу росс-вюрмского времени, стал клониться к упадку и мельчать. Это измельчание продолжалось и в течение последнего оледенения, пока ствол не закончил свое существование в недавно вымерших измельчавших формах *Bison bonasus bonasus* и *Bison bonasus caucasicus*.

Полученный мною новый материал вполне подтверждает сделанное мною прежде предположение о том, что форма *Bison priscus longicornis* — не случайная совокупность крайних длиннорогих вариантов обычной формы, но действительно самостоятельный вариант, связанный с определенной геологической эпохой. Эти новые данные я и хочу здесь предложить читателю, а сверх того коснуться подробнее одного необычайного черепа, что, как мне кажется, будет не бесполезным с точки зрения методики палеонтологических исследований.

В 1932 г. Зоологический институт Акад. Наук получил от музея г. Астрахани, при любезном содействии проф. П. А. Православлева, коллекцию костей четвертичных млекопитающих, собранных близ сел. Черный Яр и Никольское на Нижней Волге, — пунктов, давно уже известных обилием находок подобного рода. Кроме того, экспедиция Четвертичной комиссии Акад. Наук 1931 г. также доставила значительный материал из Черного Яра.¹ Особое значение имеет то обстоятельство, что сотрудникам упомянутой экспедиции, геологам проф. Г. Ф. Мирчинку и В. И. Громову удалось установить возраст „хозарских“ слоев, содержащих большую часть костных находок, а именно они оказались принадлежащими к предпоследнему оледенению и к началу последнего межледникового времени. Такая датировка довольно хорошо совпадает с мнением проф. П. А. Православлева.² Так как остатки *Bison*, без сомнения, также происходят из хозарских слоев, то возраст длиннорогой формы первобытного зубра можно, таким образом, считать установленным.

¹ Между прочим, цельный череп *Elephas trogontherii* Pohl.; весь материал хранится в Геологическом институте Акад. Наук.

² См. его предисловие к выше цитированной моей работе (1932 г.).

Из Черного Яра и Никольского имеются следующие экземпляры:

1. Мозговая часть черепа с правым стержнем. Никольское. Зоол. инст., № 16976.
2. " " " с основаниями обоих стержней. Черный Яр. Зоол. инст., № 16977.
3. Мозговая часть черепа с правым стержнем. Оттуда же. Зоол. инст., № 16978.
4. " " " с основанием левого стержня. Оттуда же. Зоол. инст., № 16979.
5. Мозговая часть черепа с основаниями обоих стержней. Оттуда же. Зоол. инст., № 16980.
6. Мозговая часть черепа, фрагмент. Оттуда же. Зоол. инст., № 16981.
7. " " " " Оттуда же. Зоол. инст., № 16982.
8. " " " " Никольское. Зоол. инст., № 16983.
9. Два роговых стержня (одной особи). Никольское. Зоол. инст., № 16984.
10. Неполный стержень с частью лобной кости. Черный Яр. Геол. инст., № 202.
11. Левый роговой стержень с частью лобной кости. Оттуда же. Геол. инст., № 208.
12. Фрагмент стержня в основной части. Оттуда же. Геол. инст., № 209.
13. Затылочная часть черепа. Оттуда же. Геол. инст., № 195.
14. Много других частей скелета, включая мелкие обломки черепа и стержней. Все части черепа, по видимому, принадлежат самцам.

Приведенная ниже таблица промеров показывает, что по размерам роговых стержней новые находки падают в пределы цифр, ранее полученных нами для длиннорогой формы и, следовательно, по важнейшему признаку принадлежат к *Bison priscus longicornis* mihi. При этом значительное число экземпляров повышает нашу уверенность в реальности установленного варианта. Такая большая серия найденных вместе частей черепа *Bison priscus* принадлежит, по нашим сведениям, к величайшим редкостям; нам известна только одна, приближающаяся к ней по числу, а именно описанная М. Хильцгеймером из Штейнгейма на р. Муре, принадлежащая, по видимому, к тому же варианту и к той же геологической эпохе.

Особенно убедительно противопоставление нашей волжской серии другой, происходящей с р. Яны в Северной Азии, сплошь короткорогой, описанной мною под именем *Bison priscus tscherskii*.¹

Почти все промеры черепов серии Никольское — Черный Яр находятся в пределах изменчивости описанных ранее длиннорогих экземпляров (см. таблицу промеров); некоторые уклоняющиеся цифры² непосредственно примыкают к полученным прежде пограничным цифрам, расширяя несколько, таким образом, пределы изменчивости соответствующих признаков. Исключение представляют только некоторые резко отличающиеся цифры, полученные на замечательном фрагменте № 16976, о котором будет ниже.

Следует отметить также, что широкая изменчивость формы роговых стержней *Bison priscus*, подчеркнутая мною в прежней работе, вполне

¹ В монографии *Bison priscus* (см. выше).

² Напечатаны в таблице курсивом.

подтверждается новыми находками (см. промеры 28—34 и индексы I—III); некоторые особенности стержней черепа № 16976 даже выражены настолько сильно, что выводят его из до сих пор известных границ не только рассматриваемого варианта, но и вида *Bison priscus* в целом.¹

Особенно сильно варьируют: степень загнутости (индекс I), степень захождения стержней за поверхность лба (пром. 32), угол между основа-

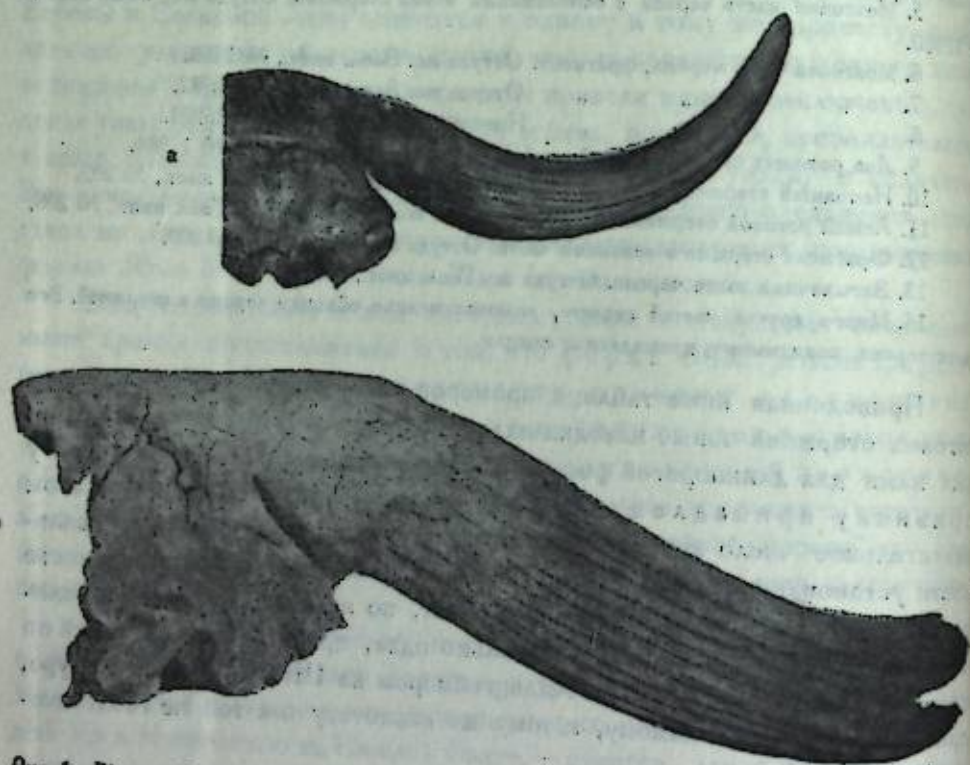


Рис. 1. *Bison priscus longicornis*. Вид со стороны затылка, в одинаковой ориентировке. а. — Череп нормальной формы из Сев. Азии. Палеозоол. инст. Акад. Наук, № 2368, около $\frac{1}{10}$ nat. вел. б. — Череп из Черного Яра, Зоол. инст. Акад. Наук, № 16976, около $\frac{1}{8}$ nat. вел.

Fig. 1. *Bison priscus longicornis*. Ansicht von der Hinterhauptfläche; auf gleiche Weise orientiert. а. — Normal gebauter Schädel aus Nordasien. Paläozool. Institut der Akademie der Wissenschaften, № 2368. Ca $\frac{1}{10}$ nat. Gr. б. — Tschernij Jar. Zool. Institut der Akademie der Wissenschaften, № 16976. Ca $\frac{1}{8}$ nat. Gr.

нием стержня и продольной осью лба (пром. 34), массивность стержней (индекс II), отстояние их верхушек от поверхности лба и т. д.

На основании всего вышесказанного так же, как выясненного в моей прежней работе, я считаю возможным принять следующие положения:

1. Вариант *Bison priscus longicornis* представляет собою определенную филогенетическую ступень в развитии плейстоценового ствола *Bison priscus* Woj.

¹ См. подробно ниже.

2. Верхняя граница его существования — приблизительно середина последнего межледниковья, после чего вид изменяется в другую, более мелкую и короткорогую форму, *Bison priscus deminutus* mihi.¹

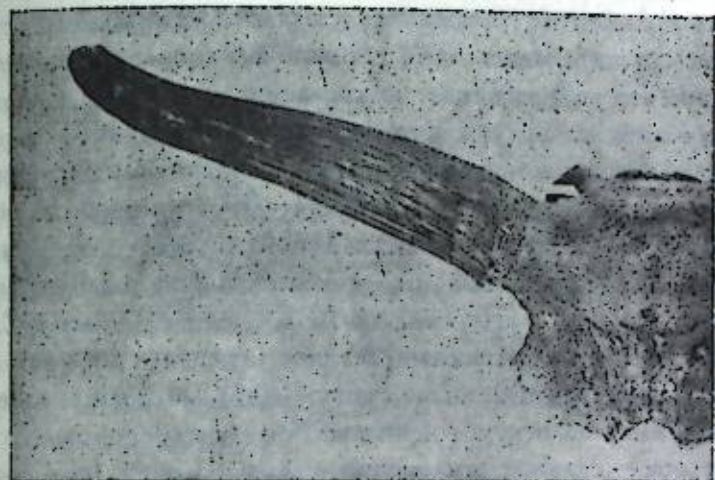


Рис. 2. *Bison priscus longicornis*. Вид с середины лобного сужения, в одинаковой ориентировке.
 а. — Череп нормальной формы из р. Днепра. Зоол. инст. Акад. Наук, № 12272, около $\frac{1}{10}$ nat. вел. б. — Череп из Черного Яра. Зоол. инст. Акад. Наук, № 16976, около $\frac{1}{6}$ nat. вел.
 Fig. 2. *Bison priscus longicornis*. Ansicht von der Mitte der Stirnenge; auf gleiche Weise orientiert. а. — Normal gebauter Schädel aus dem Flusse Dnjepr. Zool. Institut der Akademie der Wissenschaften, № 12272. Ca $\frac{1}{10}$ nat. Gr. б. — Tschernij Jar. Zool. Institut der Akademie der Wissenschaften, № 16976. Ca $\frac{1}{6}$ nat. Gr.

3. Нижняя граница времени существования длиннорогого вариетета в настоящее время неясна; возможно, что она находится где-то в середине или в конце предпоследнего межледниковья.

4. *Bison priscus longicornis* отличается от других вариететов только длиной и относительной тонкостью рогов и в среднем большими размерами черепа; все другие признаки, особенно форма роговых стержней и лба, не пригодны для расчленения вида *Bison priscus*.

¹ Возможно, тождественную с типичным *Bison priscus priscus* Woj.; вопрос сейчас еще не достаточно ясен.

Фрагмент черепа № 16976 (фиг. 1 и 2b) из Черного Яра уже при беглом осмотре поражает необычайной формой своих роговых стержней. Последние исключительно сильно отклонены назад (при горизонтальном положении черепа — вниз), так что, при полной их сохранности, череп не мог бы быть положен на горизонтальную плоскость, потому что стержни должны бы были спуститься ниже указанной плоскости. Кроме того, несмотря на то, что на фрагменте не хватает не более $\frac{1}{4}$ длины стержней, нет и следа загиба их верхушки, тогда как обычно роговые стержни *Bison priscus* в дистальной половине явственно загибаются вперед (при горизонтальном положении черепа — вверх). Описанная особенность сказывается в необыкновенно большом отстоянии стержней от поверхности лба (пром. 32), которое здесь составляет 208 мм, — число далеко выходящее из пределов того же промера у всего вида *priscus* (свыше 100 экз.). Следствием описанного свойства является необычайное сужение височной ямки, ширина которой здесь равна 0, иначе говоря, верхний край скуловой дуги и верхний край ямки вплотную соприкасаются между собою. Вторая особенность черепа — сильное отклонение стержней вниз (при горизонтальном положении черепа — вперед). К сожалению, это отклонение не может быть выражено промером, благодаря отсутствию верхушек стержней; ясно, однако, что последние должны бы находиться ниже (яначе впереди) глаз, — соотношение, не наблюдавшееся до сих пор, сколько мне известно, ни на одном черепе *Bison*.

Описанные особенности хорошо видны на прилагаемых рисунках, где рядом с черепом № 16976 изображены черепа длиннорогого варианта первобытного зубра со стержнями более или менее нормальной формы. Я думаю, что даже верхушки футляров замечательного зверя не могли выступать вперед его глаз, опускаясь в то же время вниз до уровня последних; обычно у ископаемых зубров они выступают вперед лба и поднимаются вверх выше границы затылка, представляя, таким образом, для животного отличное орудие защиты.

Если бы необыкновенный череп был найден отдельно и если бы прежде наши исследования, проведенные на обильном материале, не убедили нас в грандиозной изменчивости рогов ископаемых зубров, этот экземпляр, без сомнения, был бы признан представителем нового, доселе неизвестного вида. Теперь же мы принуждены видеть в нем лишь резко уклоняющийся от нормы вариант обычной длиннорогой формы. Этот факт является лишним примером того, что отдельные ископаемые остатки тащат в себе опасность излишнего умножения систематических единиц и напоминанием о том, что палеонтологу никогда не следует при оценке находок упускать из виду возможности широкой изменчивости признаков.

ZUSAMMENFASSUNG

In meiner Monographie über *Bison priscus* Boj.¹ fand ich die Möglichkeit die neue Form dieser Art, *Bison priscus longicornis*, festzustellen. Den Anlass dazu gab mir eine kleine Reihe (4 Exempl.) von Schädelfragmenten aus ein und demselben Orte, nämlich vom Wolgaufer neben dem Dorfe Lutschka, unweit der Stadt Sarepta, vermutlich dem riss-würmschen Interglazial angehörig. Zur selben Epoche gehört auch der Zapfen aus Tschernij Jar, im Unterlaufe der Wolga, südlich von Lutschka, welcher von mir an anderer Stelle beschrieben worden ist,² wo auch die gesamte Fauna vom bezeichneten Orte ausführlich behandelt wurde. Diese langhörnige riss-würmsche Steppenvarietät wurde von mir folgenderweise charakterisiert: Hornzapfenlänge nicht kleiner, als 550 mm³ (bis 715 mm), deren Index zur anatomischen Hirnschädelachse meistens höher, als 200%; Hornzapfenlänge fast immer höher, als 350 mm (bis 425 mm), aber im Verhältnis zur Zapfenlänge nur 53.3—75.7%; der Schädel selbst gross: anatomische Hirnschädelachse 260—302 mm. Im Gegensatz dazu erweisen die kurzhörnigen (unter 550 mm Länge) fossilen *Bison*-Exemplare entsprechend folgende Zahlen: Index der Zapfenlänge zur Hirnschädelachse fast niemals höher, als 200%, Hornzapfenumfang 295—365 mm, dessen Verhältnis zur Zapfenlänge 60.8—88.1%, anatomische Hirnschädelachse 249—286 mm; somit hat die Varietät *longicornis* längere, im Mittel schlankere Hörner, und im Mittel grössere Dimensionen; überdies ist ihr Schädel im Mittel etwas relativ schmaler, als bei kurzhörnigen Varietäten. Alle übrigen Schädelmerkmale, wie z. B. die Form der Stirn- und Parietalgegend, die Breite und Höhe des Hinterhaupts, besonders aber die Form und Richtung der Hornzapfen, erwiesen sich als zur Unterscheidung verschiedener *Bison*-formen unbrauchbar infolge ihrer ausserordentlich starken individuellen Variabilität. Es war von mir damals auch folgende Vermutung geäussert worden: „Alle langhörnigen *Bison*-exemplare aus Osteuropa und Nordasien gehören zu ein und derselben Varietät, welche diese Gegenden nicht später, als bis zur Mitte der letzten Zwischeneiszeit, besiedelte“. Weitere Untersuchungen führten mich zum Schlusse, dass

¹ *Bison priscus* Boj. in USSR. Zur Zeit im Druck im Jahrb. d. Zool. Inst. d. Akad. d. Wissensch. Leningrad (russisch, mit kurzer Zusammenfassung in deutscher Sprache). Die Arbeit umfasst ein Material von 90 Exemplaren pleistozäner Bisonschädel.

² Travaux de la Commission pour l'étude du quaternaire de l'Acad. des Sc. de l'URSS, t. II, p. 97, 1932. (Russisch, mit Zusammenfassung in deutsch).

³ In der beigelegten Tabelle der Masse steht in der betreffenden Spalte 540—715 mm, diese Verschiebung der unteren Grenze um 10 mm erklärt sich durch das Vorhandensein zweier Schädel, deren beträchtlicher Zapfenumfang ihre Zugehörigkeit zu irgend einer kurzhörnigen Varietät ausschliesst. Das Vorhandensein solcher intermediären Exemplare ist eben der Grund dafür, dass wir die *longicornis*-Form als eine Varietät, nicht aber als eine Art betrachten.

nach dieser Blütezeit der Art *Bison priscus*, dieselbe etwa zu Ende der genannten Epoche in Verkümmern geriet, welche auch während der letzten Vereisung weiter dauerte, und schliesslich in der neusten Zeit als Zwergformen *Bison bonasus bonasus* und *Bison bonasus caucasicus* ihr Ende fand.

Durch das neue Material finde ich jetzt meine Vermutung bestätigt, dass die *longicornis*-Form keine zufällige Gesamtheit der langhörigen Varianten der gemeinen Form, sondern in der Tat eine selbstständige Varietät vorstellt, welche einer bestimmten geologischen Epoche angehört. Dieses neue Material will ich hier kurz beschreiben und habe ausserdem die Absicht, etwas ausführlicher ein merkwürdiges Schädelfragment zu besprechen, was, wie ich hoffe, in Betreff der Untersuchungsmethode nicht ohne Nutzen sein wird.

Im Jahre 1932 wurde vom Museum der Stadt Astrachan dem Zoologischen Institut der Akademie der Wissenschaften in Leningrad dank der lebenswürdigen Vermittlung von Prof. P. Pravoslavlev eine Sammlung quartärer Säugetierreste übergeben, welche unweit der Dörfer Tschernij Jar¹ und Nikolskoje an der unteren Wolga gesammelt worden sind. Die genannten Punkte sind schon längst als Fundorte einer reichen pleistozänen Fauna bekannt; manche Objekte derselben Herkunft sind in meiner bereits erwähnten Arbeit (1932) beschrieben. Eine Expedition der Akademie der Wissenschaften im Jahre 1931 lieferte auch ein ansehnliches Material aus Tschernij Jar,² u. a. einen vollständigen Schädel des *Elephas trogontherii* Pohl. Von grosser Wichtigkeit ist der Umstand, dass es den Mitgliedern der genannten Expedition, den Geologen Prof. G. Mirschink und W. Gromov gelungen ist, das Alter der die Mehrzahl der Reste führenden, sogenannten „chosarischen“ Schichten festzustellen; sie sollen nämlich der vorletzten Vereisung und dem Anfange der letzten Zwischeneiszeit angehören, welche Ansicht ziemlich genau mit der früher ausgesprochenen Meinung von Prof. P. Pravoslavlev übereinstimmt.³ Da die gesamten Bisonfunde auch den chosarischen Schichten angehören, so wird somit das geologische Alter der langhörigen *Bison*-Varietät festgestellt.

Aus Tschernij Jar und Nikolskoje liegen mir folgende Knochenstücke vor:

1. Hirnteil mit rechtem Hornzapfen. Nikolskoje, Zool. Inst., № 16976.
2. „ mit basalen Teilen beider Hornzapfen. Tschernij Jar, Zool. Inst., № 16977.
3. „ mit rechtem Hornzapfen. Ebenda, Zool. Inst., № 16978.
4. „ mit basalem Teile des linken Hornzapfens. Ebenda, Zool. Inst., № 16979.
5. „ mit basalen Teilen beider Hornzapfen. Ebenda, Zool. Inst., № 16980.
6. „ Ein Fragment. Ebenda, Zool. Inst., № 16981.
7. „ „ Ebenda, Zool. Inst., № 16982.
8. „ „ Nikolskoje, Zool. Inst., № 16983.

¹ Der Name „Tschernij Jar“ bedeutet „schwarzes steiles Ufer“.

² Im Geologischen Museum der Akademie der Wissenschaften aufbewahrt.

³ Siehe z. B. das Vorwort von P. Pravoslavlev zu meiner zitierten Arbeit (1932).

9. Zwei Hornzapfen (einem Individuum zugehörig): Nikolskoje Zool. Inst., № 16984.
10. Ein unvollständiger Hornzapfen mit einem Fragmente des Stirnbeines. Tschernij Jar, Zool. Inst., № 202.
11. Ein linker Hornzapfen mit einem Fragmente der Stirnbeines. Ebenda, Geol. Inst., № 208.
12. Fragment eines Hornzapfens im basalen Teile. Ebenda, Geol. Inst., № 209.
13. Hinterhauptgegend. Ebenda, Geol. Inst., № 195.

Ausserdem wurde eine Reihe anderer Skeletteile, inklusive kleine Schädel- und Zapfenfragmente gefunden, welche an dieser Stelle nicht näher besprochen werden können. Alle Schädelfragmente scheinen Männchen angehört zu haben.¹

Die unten angeführte Tabelle der Masse zeigt, dass die neuen Funde deren Zapfendimensionen nach in die Grenzen der für die langhörige Varietät früher gewonnenen Zahlen fallen, also dem wichtigsten Merkmale nach zu *Bison priscus longicornis* mihi gehören. Dazu kommt die beträchtliche Zahl der Exemplare, welche die Überzeugung in der Realität der von uns angenommenen Varietät steigert. Eine so grosse Serie zusammen gefundener Schädelfragmente der Art *Bison priscus* gehört, meinem Wissen nach, zu den grössten Seltenheiten; es ist mir nur eine ähnlich grosse, von M. Hilzheimer beschriebene,² bekannt, nämlich, die aus Steinheim a. d. Murr, welche vermutlich zur selben Varietät und zur selben Epoche angehört. Es ist die Gegenüberstellung dieser Wolga-Serie einer anderen, vom Flusse Jana in Nordasien stammenden, durchwegs kurzhörigen Schädelserie besonders bedeutungsvoll. Letztere ist von mir unter dem Namen *Bison priscus tscherskii* beschrieben (loc. cit., im Druck).

Fast alle Schädelmasse der Serie Nikolskoje—Tschernij Jar fallen in die Grenzen der Variabilität der bereits beschriebenen *longicornis*-Form (vgl. die Tabelle); einige abweichenden Zahlen (in der Tabelle im Kursiv gedruckt), schliessen sich unmittelbar den früher gewonnen Grenzwerten an, wodurch sie die Grenzen der Schwankungen der betreffenden Merkmale etwas weiter auseinanderrücken. Eine Ausnahme aus dieser Regel bilden nur manche sprunghaft abweichende, dem ungewöhnlichen Schädelfragment № 16976 gehörende Zahlen, wovon etwas weiter unten die Rede sein wird.

Auch ist es zu betonen, dass die breite Variabilität der Hornzapfenform des *Bison priscus* von den neuen Funden völlig bestätigt wird, was durch die Masse 28—34 und die Indexe I—III zum Ausdruck kommt; manche Eigenschaften der Zapfen des Schädels № 16976 sind sogar so ausseror-

¹ Auf die Begründung dieser Behauptung kann hier nicht näher eingegangen werden; ich verweise den Leser auf meine Bisonmonographie, wo die Geschlechtsunterschiede auseinandergesetzt sind.

² M. Hilzheimer: 1) Wisent und Ur im K. Naturalienkabinett zu Stuttgart. Jahresh. des Ver. f. Vaterl. Naturk. in Würtemb., Bd. 65, 1909. 2) Beitrag zur Kenntnis der fossilen Bisonten. Sitzber. der Ges. Naturf. Fr. zu Berlin, 1910. Die Serie besteht aus 10 oder 11 Schädelfragmenten.

dentlich ausgeprägt, dass sie ihn ausser die bis jetzt bekannten Grenzen nicht nur der besprochenen Varietät, sondern selbst der gesamten Art *Bison priscus* stellen, was weiter ausführlich auseinandergesetzt wird. Es variieren überaus stark: der Grad der Zapfenkrümmung (Index I), der Grad des Zurücktretens der Zapfen hinter die Stirnfläche (Ausm. 32), der Winkel zwischen der Zapfenbasis und der Längsachse der Stirn (Ausm. 34), die relative Dicke des Zapfens (Index II), der Abstand der Zapfenspitzen von der Stirnfläche u. s. w.

Nach dem oben gesagten, sowie nach dem in meiner früheren Arbeit aufgeklärten, finde ich möglich folgende Thesen anzunehmen:

1. Die Varietät *Bison priscus longicornis* ist eine phylogenetische Stufe des pleistozänen Stammes *Bison priscus* Bojanus.

2. Die obere Zeitgrenze ihrer Existenz ist ungefähr die Mitte der letzten Zwischeneiszeit, wonach die Art sich in eine kleinere und kurzhörnigere Form, *Bison priscus deminutus* mihi,¹ verwandelt.

3. Die untere Zeitgrenze der langhörnigen Varietät ist uns zur Zeit nicht genau bekannt, soll aber vermutlich in die Mitte oder in das Ende des vorletzten Interglazials fallen.

4. Die langhörnige Varietät wird nur durch die Länge und durch die relative Schlankheit ihrer Hornzapfen charakterisiert, sowie durch die im Mittel grösseren Dimensionen; alle übrigen Merkmale, besonders die Form der Hornzapfen und der Stirn, sind für die Gliederung der Art *Bison priscus* unhaltbar.

Das Schädelfragment № 16976 (Fig. 1 und 2, B) aus Tschernij Jar fällt schon bei flüchtiger Besichtigung durch seine ungewöhnliche Hornzapfengestaltung auf. Seine Hornzapfen sind nämlich ausserordentlich stark nach hinten (bei horizontaler Lage nach unten) abgebogen, so dass der Schädel bei vollkommener Erhaltung eigentlich nicht mit seiner Basis auf eine horizontale Fläche gelegt werden könnte, da seine Zapfen unter die genannte Fläche herabsinken würden. Dazu kommt noch, dass, obgleich der Spitze kaum ein Viertel der gesamten Zapfenlänge zu fehlen scheint, von einer distalen Heraufkrümmung der Zapfen noch nichts zu merken ist, während in der Regel der Zapfen des Bisonschädels in seiner distalen Hälfte sich wieder nach vorn (bzw. nach oben) krümmt. Diese Eigentümlichkeit äussert sich in dem ungemein grossen Abstände des Zapfens von der Stirnfläche (Mass 32), welcher hier 208 mm beträgt, — die Zahl, die weit ausserhalb der Grenzen der Schädelserie der gesamten Art *priscus* (über 100 Exemplare) liegt. Eine weitere Folge der genannten Eigentümlichkeit ist die ungemein starke Verengung der Schläfengrube, deren Breite hier 0 beträgt, anders gesagt, stossen der obere Rand des Jochbogens und der obere Rand der Schläfengrube dicht aneinander. Die zweite Besonderheit des Schädels ist

¹ Vielleicht mit *Bison priscus priscus* Boj. identisch, was zur Zeit noch nicht klar genug ist.

die starke Abwärtsrichtung (bei horizontaler Lage — Vorwärtsrichtung) der Hornzapfen. Leider kann die dies charakterisierende Messung 29 wegen des Fehlens der Zapfenspitze nicht ausgeführt werden, jedoch ist es klar, dass die Spitzen unter (bzw. vor) den Augen zu liegen kämen — ein Verhalten, das meines Wissens, bis jetzt noch bei keinem einzigen Bisonschädel festgestellt worden ist. Die beschriebenen Eigentümlichkeiten sind auf den nebenstehenden Abbildungen gut sichtbar; zum Vergleich sind daneben zwei ziemlich normal ausgebildete langhörnige Bisonschädel abgebildet. Ich glaube, dass selbst die Spitzen der Hornscheiden des merkwürdigen Tieres nicht vor die Augen hervortreten und zugleich bis zu den letzten nach unten herabhängend ausmüssen, während sie in der Regel bei den fossilen Bisons als gut geeignete Waffe vor die Stirn hervorragten und nach oben über die Hinterhauptgrenze sich erhoben.

Wäre der eigentümliche Schädel vereinzelt gefunden, und hätten wir nicht schon durch frühere Untersuchungen die Überzeugung von der ungeheuren Variabilität der Bisonhörner gewonnen, so wäre ohne Zweifel das merkwürdige Exemplar als ein Vertreter einer besonderen, noch unbekannteren Art angesehen worden, während wir es jetzt für nichts anderes, als für eine stark vom Mittel abweichende Variante der gemeinen langhörnigen Form halten müssen. Ich möchte an dieser Stelle hervorheben, dass einzelne fossile Funde immer in sich die Gefahr einer solchen Formenvermehrung bergen und dass man bei der Bewertung der Fossilien niemals die Möglichkeit der breiten Variabilität aus dem Auge lassen darf.

Е. И. БЕЛЯЕВА

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ЧЕТВЕРТИЧНОЙ ФАУНЕ
 МЛЕКОПИТАЮЩИХ РЕКИ ИРТЫША

(Предварительное сообщение)

[E. J. Belajeva. Einige Bemerkungen zur quartären Fauna der Säugetiere
 des Flusses Irtysh]

Нижне- и средне-четвертичные фауны млекопитающих СССР до последнего времени остаются изученными сравнительно слабо; некоторым исключением в этом отношении являются млекопитающие тираспольского гравия (М. Павлова, 1906, 1910, 1925 гг., В. Громова, 1932 г.). Ввиду этого представляются заслуживающими внимания предварительные данные, полученные мной при обработке материалов по четвертичным млекопитающим среднего и нижнего течения р. Иртыша (см. карту), собранных экспедициями Палеозоологического института Академии Наук в 1928—1930 гг., Союзгеологоразведки 1931 г., Кулундинской экспедицией Академии Наук 1932 г., равно как и рядом частных лиц. Дополнительно были использованы материалы краеведческих организаций, присланные для определения, а также ответы краеведческих учреждений Заволжья и Западной Сибири на обращение и анкету Института. Все это позволяет наметить в общих чертах состав четвертичной фауны млекопитающих Иртыша.

Литературные данные по этому вопросу, затрагиваемые в работах И. Д. Черского (1888, 1891 гг.), Ю. А. Орлова (1929, 1930 гг.), В. И. Громиной (1932 г.) и др. — немногочисленны.

Предварительная обработка имеющихся в моем распоряжении сборов указывает на следующий состав фауны.

Из *Proboscidea* по *Elephantidae* имеется большой материал (преимущественно зубной). Следует отметить нижнюю челюсть *Elephas anti-*
quis Falc. из Красноярска — первую находку в Сибири этого слона, известного в СССР с достоверностью лишь из тираспольского гравия, с Таманского полуострова и низовьев Поволжья.

Elephas trogontherii Pohl. — коренные массивные зубы из Железинского, имеющие большое сходство с зубами *Elephas trogontherii* Pohl. позднего типа с Поволжья и Заволжья и отличающиеся от примитивных зубов древнего типа — тираспольского *Elephas trogontherii* Pohl. (= *Elephas Wüsti* Pavl.).

Elephas primigenius trogontherii Pohl. — несколько зубов из Черноярки и Железинского со смешанными признаками *Elephas primigenius* Bl. и *Elephas trogontherii* Pohl.

Зубы *Elephas primigenius* Bl. из местонахождений выше Омска отличаются большей примитивностью, чем зубы сибирского мамонта. С подобными зубами *Elephas primigenius* Bl. был распространен также и в б. Акмолинской области и в Заволжье.

Зубы *Elephas primigenius* Bl. из пунктов вниз по Иртышу от Омска могут быть отнесены к типу сибирского мамонта. К *Elephas* sp. отнесен необработанный пока остеологический материал. Таким образом хоботные иртышской фауны представлены несколькими слонами — более древними *Elephas antiquus* Falc., *Elephas trogontherii* Pohl. и более молодым — *Elephas primigenius* Bl.

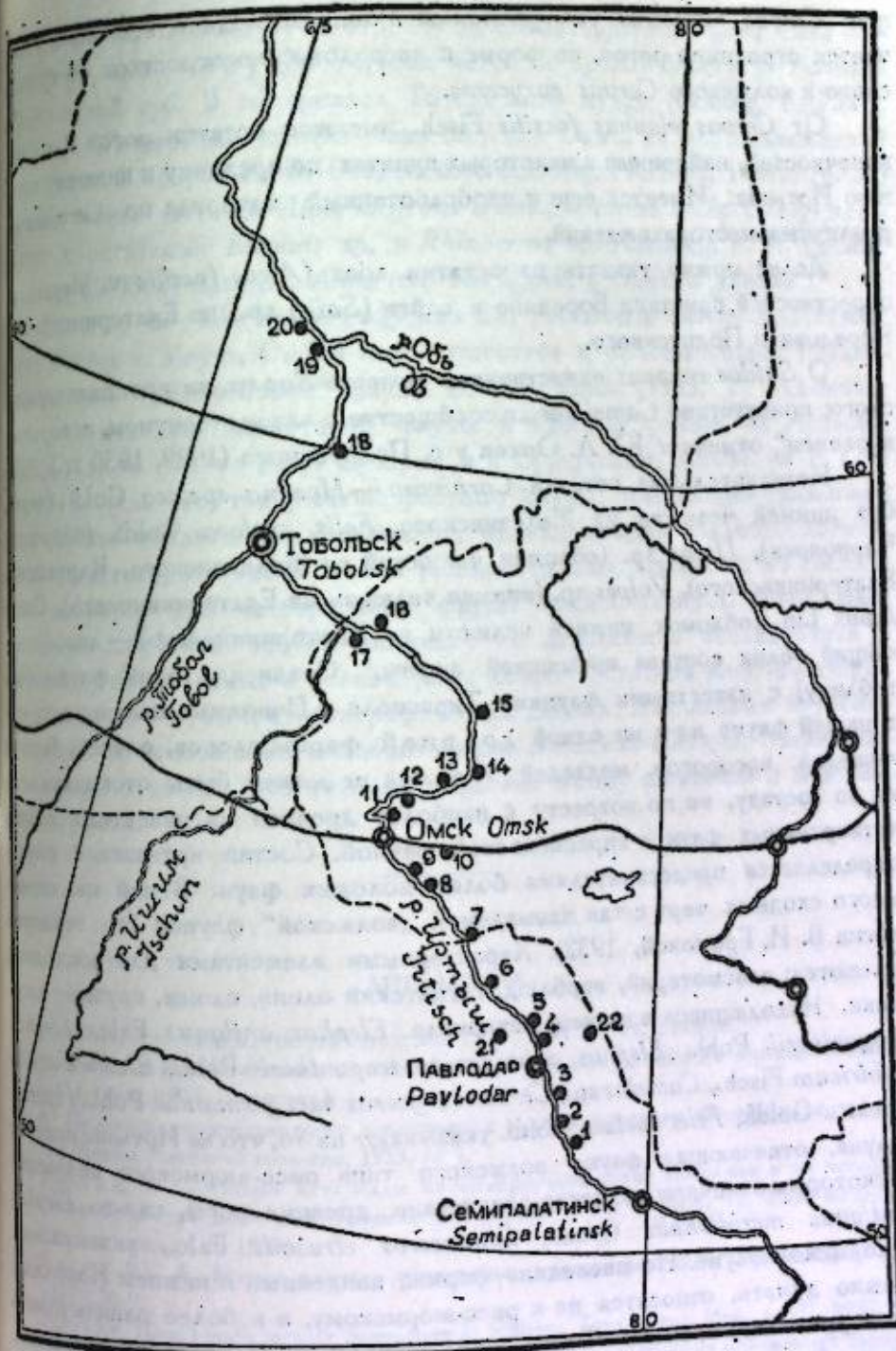
Далее мы имеем различных представителей *Ungulata*. *Equus caballus fossilis* Lin. представлен многочисленными остатками различных частей скелета, собранными из различных местонахождений на всем протяжении Иртыша.

Из *Rhinocerotidae* имеются остатки зубов, челюстей и различных частей скелета. Материал, принадлежащий *Rhinoceros tichorhinus* Fisch. и *Rhinoceros* cf. *tichorhinus* Fisch., происходит из некоторых пунктов среднего и нижнего течения Иртыша. Необходимо отметить, что древние носороги, как *Rhinoceros etruscus* Falc. и *Rhinoceros Merckii* Jaeg., на Иртыше пока не обнаружены.

Далее интересными являются остатки *Elasmotherium sibiricum* Fisch., найденные по среднему течению Иртыша, в особенности от очень крупного индивидуума из Черноярки (radius и грудной позвонок), превышающего своими размерами известных до сих пор эласмотериев. Главнейшим ареалом распространения *Elasmotherium* в СССР являются Поволжье и Заволжье; отдельные находки были отмечены на юге России, Кавказе и Сибири (В. Громова, 1932). Находка Штанге в 1904 г. череша *Elasmotherium* в 160 км к северу от г. Тургай в отложениях р. Кабарды указывает на распространение его и в Казахстане (Архив Геологического института Академии Наук).

В большом количестве был собран материал по *Bovidae*; многочисленные и разнообразные остатки *Bison* cf. *priscus* v. Meyer встречаются во многих пунктах по всему Иртышу. Находки *Ovibos* отмечаются только в одном пункте у пристани Бородино в нижнем течении Иртыша.

Cervidae представлены многочисленными остатками; имеются части рогов и скелета, найденные по среднему течению Иртыша и принадле-



КАРТА

местонахождений четвертичных млекопитающих на р. Иртыше, по материалам Палеозоологического института Академии Наук.

- | | | | | |
|---------------|----------------|--------------------|-----------------|-----------------------|
| 1. Подпускное | 6. Железинское | 11. Лежанка | 16. Новолгодное | 21. Баги-аул, Чидерта |
| 2. Лебяжье | 7. Урлютюпское | 12. Крузянское | 17. Тевризское | 22. Усть-суецкая |
| 3. Ялышево | 8. Татарское | 13. Карташево | 18. Демьянское | |
| 4. Красноярка | 9. Солное | 14. Муромцево | 19. Самаровское | |
| 5. Черноярка | 10. Татарка | 15. Екатерининское | 20. Троицкое | |

щие *Cervus euryceros* var. *germaniae* Pohl. Последний несколько отличается строением рогов, по форме и расположению отростков от тургайского и волжского *Cervus euryceros*.

От *Cervus elaphus fossilis* Fisch. имеются остатки рогов и костей конечностей, найденные в некоторых пунктах по среднему и нижнему течению Иртыша. Имеется еще и необработанный материал по *Cervidae* из различных местонахождений.

Далее можно указать на остатки лося (*Alces fossilis* v. Meyer) из окрестностей пристани Бородино и сайги (*Saiga* sp.) из Екатеринбургского, Чередова и Подпускного.

О *Suidae* говорит единственная челюсть *Sus* sp. из пос. Екатеринбургского; присутствие *Camelidae* „в сообществе с эласмотериумом, носорогом и оленем“ отмечает Ю. А. Орлов у с. Подпускного (1929, 1930 гг.).

Незначительные остатки *Carnivora* — *Hyaena spelaea* Goldf. (череп без нижней челюсти из Железинского), *Felis spelaea* Goldf. (бедро из Черноярки), *Ursus* sp. (обломки челюстей из Железинского, Карташева, Екатеринбургского), *Vulpes* sp. (нижняя челюсть из Екатеринбургского), *Canis lupus* Lin. (обломок нижней челюсти из Екатеринбургского) — дополняют общий облик состава иртышской фауны.¹ Сравнение этой фауны (см. таблицу) с известными фаунами Тирасполя и Поволжья показывает, что в нашей фауне нет ни одной древней формы слонов, оленей, быков, лошадей, носорогов, медведей, т. е. она не может быть отождествлена ни по составу, ни по возрасту с наиболее древней из известных наших четвертичных фаун — тираспольской фауной. Состав иртышской фауны определяется представителями более молодых фаун. В ней мы имеем много сходных черт с так называемой „волжской“ фауной (по терминологии В. И. Громовой, 1932). Характерными элементами для последней являются: эласмотерий, верблюд, гигантский олень, слоны, крупные хищники. Находящиеся в нашем материале *Elephas antiquus* Falc., *Elephas trogontherii* Pohl., *Elephas primigenius trogontherii* Pohl., *Elasmotherium sibiricum* Fisch., *Camelus* sp., *Cervus euryceros* var. *germaniae* Pohl., *Hyaena spelaea* Goldf., *Felis spelaea* Goldf. указывают на то, что на Иртыше имеется фауна, отвечающая фауне волжского типа ресс-вюрмского возраста.² Некоторым отличием является отсутствие древних форм, как-то *Elephas antiquus meridionalis* Grom., *Rhinoceros etruscus* Falc., указываемых в волжской фауне. Но последние формы, найденные в нижнем Поволжье, можно думать, относятся не к ресс-вюрмскому, а к более раннему (миндель-ресскому) времени. Фауна ранне-четвертичного возраста, возможно, также была распространена в Западной Сибири. Об этом можно предполагать по следующим находкам *Alces latifrons* Dawk. — одного из элементов

¹ Ниже приведен список местонахождений и состава иртышской фауны.

² Последние исследования В. И. Громовой (1933 г., 3) по четвертичной фауне СССР дают материалы для нового расчленения плейстоцена с одним оледенением, по которым волжская и иртышская фауны могут быть отнесены к позднему доледниковому времени.

иртышской фауны. М. Павлова (1906, стр. 10) описывает фрагмент рога *Alces latifrons* Dawk., найденный у дер. Загвоздинской на правом берегу р. Иртыша в Тобольской губ. В материалах Тобольского музея (Сообщ. ГАИМК, 1931, стр. 37) имеются остатки *Alces latifrons* Dawk. из местонахождений по р. Исети. В сборах Л. В. Введенского (Сообщ. ГАИМК, 1931, стр. 37) имеются также остатки *Alces latifrons* Dawk., которые были обнаружены вместе с остатками *Elephas* sp. и *Rhinoceros* sp. Наконец, В. И. Громов отмечает (1933, 2) находки *Alces latifrons* Dawk. в Омском районе.

Остатки же *Elephas primigenius* Bl., *Rhinoceros tichorhinus* Fisch., *Alces priscus* v. Meyer, *Ovibos* и др. относятся к более молодой поздне-четвертичной „мамонтовой“ фауне. В. И. Громов (1933, 2) указывает также на находки мамонтовой фауны в Омском районе на Иртыше, в Шадринском районе на р. Суверни и в Сургутском районе на р. Оби и отмечает (там же) три разновозрастные фауны, отвечающие указанным нами. Таким образом по материалам, принадлежащим Палеозоологическому институту, мы имеем в этом районе Иртыша различные по составу и по возрасту две четвертичные фауны млекопитающих. Этот факт заставляет обратить особое внимание на дальнейшие исследования и постановку специальных и планомерных сборов остатков млекопитающих с тщательным учетом и стратиграфических данных. Дальнейшее изучение материала по ископаемым млекопитающим Западной Сибири, Казакстана и Поволжья позволит осветить соотношение между азиатской и европейской фаунами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Архив Геологического института Академии Наук, дело № 559. Штанге.
2. Громов, В. И. Материалы по четвертичной геологии среднего и нижнего течения р. Иртыша. 1933. (Рукопись).
3. — Проблема множественности оледенений в связи с изучением четвертичной фауны. Проблемы советской геологии, 1933, № 7.
4. Громова, В. И. Новые материалы по четвертичной фауне Поволжья и по истории млекопитающих восточной Европы и северной Азии вообще. Тр. Ком. по изуч. четверт. пер., т. II. 1932.
5. Орлов, Ю. А. Новые находки ископаемых млекопитающих в Сибири. Природа, 1929, № 9.
6. J. Orlov. Neue Funde fossiler Säugetiere in Sibirien. Труды Геол. Муз., т. VII. 1930.
7. Орлов, Ю. А. Некоторые данные о третичных и послетретичных отложениях северной окраины Киргизской горной страны. Изв. Гл. Геол.-Разв. Упр., 1930, т. XLIX, № 10.
8. Ососков, П. А. Остатки послетретичных млекопитающих на косе „Тунгуз“ между Новодевичьим и Сенгилеем, Самарской губ. Bull. de la Soc. des Natur. de Moscou, 1915.
9. Павлова, М. В. Sélénodontes posttertiaires de la Russie. Мém. de l'Acad. des Sciences de St. Pétersbourg, vol. XX, № 1. 1906.
10. Pavlov, M. Les éléphants fossiles de la Russie. Nouv. Мém. de la Société I. des Naturalistes de Moscou, vol. XVII, livr. 2. 1910.

11. Павлова, М. В. Ископаемые млекопитающие из Тираспольского гранья Херсонской губ. Мем. геол. отд. Общ. Любит. Естествозн., Антроп. и Этногр., 1925, вып. 3.
12. Pavlov, Marie. Cimetière des os des mammifères posttertiaires, trouvés sur la rive gauche du Volga entre Senguilei et Novodevitchië. Mém. de la classe des sciences phys. et math. de l'Acad. d. Sciences de l' Oukraine, vol. 3, fasc. 1. 1926.
13. — *Cervus euryceros* Aldr. trouvé dans le gouv. de Riazan. Bull. de la Soc. des Natur. de Moscou, sect. géol., vol. 6 (2). 1928.
14. — Mammifères posttertiaires trouvés sur les bords du Volga. Ежег. Русск. Палеонт. Общ., 1930 (1931), т. IX.
15. Soergel W. *Cervus megaceros mosbachensis* n. sp. und die Stammesgeschichte der Riesenhirsche. Abh. d. Senckenb. Naturf. Ges., 1927, Bd. XXXIX.
16. Сообщения ГАИМК, 1931, февраль, № 2.
17. Черский, И. Д. Геологическое исследование Сибирского почтового тракта. Прил. к т. 59 Зап. Акад. Наук, № 2. 1888.
18. — Описание коллекций послетретичных млекопитающих, собранных Ново-Сибирской экспедицией. Зап. Акад. Наук, т. 65, № 1. 1891.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorläufige Bearbeitung der im Paläozoologischen Institut befindlichen quartären Säugetierreste aus Westsibirien (Fluss Irtysh, zwischen Semipalatsinsk und Troitzkoje, 61° N. Br.) lässt auf das Vorhandensein von zwei verschiedenen Faunen von mittel- und spätquartärem Alter schliessen. Die eine Fauna vom „Wolga-Typus“ enthält *Elephas antiquus* Falc. (später Typus), *Elephas trogontherii* Pohl. (später Typus), *Cervus euryceros* var. *germaniae* Pohl., *Cervus elaphus fossilis* Fisch., *Elasmotherium sibiricum* Fisch., *Camelus* sp., *Hyaena spelaea* Goldf., *Felis spelaea* Goldf.; die andere Fauna vom „Mammut-Typus“ weist folgende wichtige Formen: *Elephas primigenius* Bl., *Rhinoceros tichorhinus* Fisch., *Bison priscus* v. M., *Ovibos* sp. u. a. auf.

СПИСОК ФАУНЫ И МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА Р. ИРТЫШЕ

1. *Elephas antiquus* Falc. Красноярка.
2. *Elephas trogontherii* Pohl. Железинское.
3. *Elephas primigenius trogontherii* Pohl. Черноярка, Железинское.
4. *Elephas primigenius* Bl. Черноярка, Павлодар, Железинское, Татарское, Татарка, Екатерининское, Исаково Тарского у.,¹ Чередово¹ Тарского у., Танатово Тарского у.
5. *Elephas* sp. Боброва гора у сел. Подпускного, Черноярка, Черноярка, Павлодар, Железинское, Соленое, Урлютюп, Чередово, Тарского у.¹
6. *Equus caballus fossilis* Lin. Павлодар, Татарское, Железинское, Черноярка, Красноярка, Ямышево, Карташево, Екатерининское, Муромцево, Троицкое, Крупянское, Исаково Тарского у.,¹ Чередово Тарского у.,¹ Танатово Тарского у.,¹ Риначево, Новоягодное.
7. *Rhinoceros tichorhinus* Fisch. Ямышево, Черноярка, Железинское, Карташево, Екатерининское, Чередово Тарского у.,¹ Исаково Тарского у.,¹ Игнатовка.
8. *Rhinoceros* cf. *tichorhinus* Fisch. Екатерининское, Исаково Тарского у.¹
9. *Elasmotherium sibiricum* Fisch. Подпускное, Черноярка.
10. *Bison* cf. *priscus* v. M. Боброва гора у Подпускного, Черноярка, Красноярка, Павлодар, Железинское, Татарское, Ямышево, Карташево, Екатерининское, Троицкое Омского у., Пристань Бородино,¹ Усть-Суетга, Зиниково Тевризского у., Самаровское, Демьяновское, Исаково, Чередово Тарского у., Танатово Тарского у.,¹ Риначево, Новоягодное.
11. *Ovibos* sp. Пристань Бородино.¹
12. *Cervus euryceros* var. *germaniae* Pohl. Черноярка, Красноярка, Урлютюп.
13. *Cervus elaphus fossilis* Fisch. Урлютюп, Черноярка.
14. *Cervus* sp. Лебяжье, Екатерининское, Троицкое, Пристань Бородино,¹ Усть-Суетга, Лешанка, Башаул (Чидерга).
15. *Alces fossilis* H. Meyer. Пристань Бородино.¹
16. *Saiga* sp. Подпускное, Екатерининское, Чередово Тарского у.¹
17. *Sus* sp. Екатерининское.
18. *Camelus* sp. Подпускное.
19. *Hyaena spelaea* Goldf. Железинское.
20. *Felis spelaea* Goldf. Черноярка.
21. *Ursus* sp. Железинское, Карташево, Екатерининское.
22. *Valpes* sp. Екатерининское.
23. *Canis lupus* Lin. Екатерининское.

¹ На прилагаемой карте не отмечены следующие пункты: Исаково, Чередово, Танатово Тарского у., Риначево, Игнатовка, Пристань Бородино.

ТАБЛИЦА СРАВНЕНИЯ ЧЕТВЕРТИЧНЫХ ФАУН

Виды	Иртышская фауна	Волжская фауна			Тираспольская фауна
		Осоков ² 1915 г.	Павлова 1926—1930 гг.	Громова 1932 г.	
<i>Elephas armeniacus</i> . . .	—	—	—	—	+
<i>Elephas Wüsti</i>	—	—	—	—	+
<i>El. trogontherii</i>	+	—	—	+	—
<i>El. primigenius trogontherii</i>	+	—	—	—	—
<i>El. primigenius</i>	+	+	+	—	—
<i>El. sp.</i>	+	—	—	—	—
<i>El. antiquus</i> (древний тип)	—	—	—	—	+
<i>El. antiquus</i> (поздний тип)	+	—	—	—	—
<i>El. antiquus meridionalis</i> .	—	—	—	+	—
<i>Cervus latifrons</i>	—	—	—	—	+
<i>Cervus euryceros Belg.</i> . .	—	—	—	—	+
<i>Cervus euryceros germaniae</i>	+	—	+	+	+ ¹
<i>Cerv. aff. savini</i>	—	—	—	—	+
<i>Cerv. elaphus fossilis</i> . .	+	—	—	+	+
<i>Cerv. tarandus</i>	—	+	+	—	—
<i>Cervus sp.</i>	+	—	—	—	—
<i>Alces latifrons</i>	—	—	—	—	+
<i>Alces fossilis</i>	+	+	+	—	—
<i>Bison priscus</i>	+	+	+	<i>longicornis</i>	—
<i>Bison priscus var. Schoet.</i>	—	—	—	—	+
<i>Bos volgensis</i>	—	—	—	+	—
<i>Bos primigenius</i>	—	+	+	—	+
<i>Bos cf. primigenius</i>	—	—	—	—	+
<i>Ovibos sp.</i>	+	+	—	—	—
<i>Saiga sp.</i>	+	—	+	—	—
<i>Camelus Knoblochi</i>	—	—	+	+	—
<i>Camelus sp.</i>	+	+	—	—	+
<i>Equus stenorhis</i>	—	—	—	—	+
<i>Equus caballus fossilis</i> . .	+	+	+	+	+
<i>Equus (Asinus) sp.</i>	—	—	+	+	—
<i>Equus gobensis</i>	—	—	+	—	—
<i>Equus cf. curvidens</i>	—	—	+	—	—
<i>Equus occidentalis</i>	—	—	+	—	—
<i>Equus spelaeus</i>	—	—	+	—	—

¹ Эту форму Soergel (75) относит к древней форме *Cervus verticornis*.² Цитировано по М. Павловой, 1930 г. Работу Осокова непосредственно нами было использовать.

(Продолжение)

Виды	Иртышская фауна	Волжская фауна			Тираспольская фауна
		Осоков ² 1915 г.	Павлова 1926—1930 гг.	Громова 1932 г.	
<i>Equus cf. occidentalis</i> . . .	—	—	+	—	—
<i>Equus missi</i>	—	—	+	—	—
<i>Equus excellens</i>	—	—	+	—	—
<i>Elasmotherium sibiricum</i> .	+	—	—	+	—
<i>Rhinoceros etruscus</i>	—	—	—	(?)+	+
<i>Rh. etr. var. Heidel</i>	—	—	—	—	+
<i>Rh. aff. hemitaecus</i>	—	—	—	—	+
<i>Rh. tichorhinus</i>	+	+	+	—	—
<i>Rh. sp.</i>	+	—	—	—	+
<i>Sus sp.</i>	+	—	—	—	—
<i>Ursus Deningeri</i>	—	—	—	—	+
<i>Ursus sp.</i>	+	—	—	—	+
<i>Canis (Lepus) sp.</i>	+	—	—	—	—
<i>Lepus volgensis</i>	—	—	+	—	—
<i>Valpes sp.</i>	+	—	—	—	—
<i>Canis familiaris</i>	—	—	+	—	—
<i>Hyaena spelaea</i>	+	—	—	—	—
<i>Felis spelaea</i>	+	—	—	+	—

Р. Ф. ГЕККЕР

ЯВЛЕНИЯ ПРИРАСТАНИЯ И ПРИКРЕПЛЕНИЯ СРЕДИ
ВЕРХНЕДЕВОНСКОЙ ФАУНЫ И ФЛОРЫ ГЛАВНОГО ПОЛЯ
СЕРИИ СЕРИИ ПО ЭТОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ НАСЕЛЕНИЯ ПАЛЕЗОЙСКИХ МОРЕЙ
РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ. I)

R. Hecker. Anwachs- und Anheftungserscheinungen bei der Fauna und
Flora des Hauptdevonfeldes.
Ethologisch-ökologische Skizzen der Bevölkerung der paläozoischen Meere
der Russischen Tafel. I)

ВВЕДЕНИЕ

При изучении фауны беспозвоночных верхнедевонского моря, выходящего в свое время в пределы нынешней Ленинградской области, интересно рассмотреть совместно формы, прикреплявшиеся и прираставшие различными способами к местам их поселения. Специфические условия жизни в мелком и беспокойном девонском море должны были особенно благоприятствовать существованию и развитию прикрепленноживущих форм, в особенности форм с более массивной раковиной, способных противостоять сносу и повреждению. И, действительно, организмов, удовлетворявших этим условиям, мы встречаем среди различных групп животных, составлявших фауну северо-западного девона. Прикрепление и прирастание осуществлялось у них различными способами — прирастанием самой раковины или трубки, корнем, прикреплением при помощи мягких частей тела (ножкой) и при помощи биссусового пучка. Здесь встречаются обычные прикрепленноживущие формы, как-то кораллы и строматопоры, прираставшие к посторонним предметам, обволакивавшие их и затем постепенно нараставшие вверх, и брахиоподы, прикреплявшиеся при помощи ножки. Кроме того мы здесь встречаем также представителей тех же или других групп животных, проявлявших крайнюю специализацию в отмеченном направлении и являвшихся идеально выработанными типами для условий беспокойной среды, каковою было девонское море в разных частях указанных пределов, почти на всем протяжении его истории.

Прикрепленноживущие формы встречаются в большинстве известняковых, доломитовых и мергельных слоев, начиная с основания разреза толщи морских отложений и до ее верха; однако их распределение в разрезе неравномерно, оно зависело от особенностей условий образования отдельных слоев. Относительное количество прирастающих форм оказывается наибольшим в слоях и на поверхностях слоев, образовавшихся или выработанных в наиболее беспокойных условиях — в полосе донных течений или полосе прибоя. Эти последние характеризуются образованием галечниковых и ракушняковых отложений или размывом дна при прекращении осадкообразования. При этом необходимо иметь в виду, что сильное движение воды создает хорошую аэрацию и обуславливает постоянный приток пищи, что особенно благоприятствует пышному развитию жизни. Поэтому мы и встречаем максимальное количество организмов именно в условиях, характеризующихся подобным режимом.

Выработка у животных приспособлений, позволяющих им удерживаться в сильно подвижной среде, вытекает как необходимейшее требование, предъявлявшееся к ним последней. Для решения этой задачи имелся не один лишь путь, и различные организмы приспособлялись к подобным условиям жизни различно. Приходилось выбирать между: 1) прикреплением к поверхности дна или находившимся на нем твердым предметам и 2) внедрением в дно или в находившиеся на его поверхности предметы. Последнее могло осуществляться различно в зависимости от состояния субстрата: поскольку в рыхлые отложения организму возможно было зарываться и закапываться, постольку в дно, образованное уже затвердевшим осадком или в какую-нибудь раковину другой организм мог лишь всверливаться.

Наша литература содержит работы лишь по стратиграфии и фауне русского девона. Этологический и экологический анализ фауны верхнего девона Русской платформы до сего времени отсутствует. Необходимо, правда, отметить, что некоторые попытки в этом направлении содержатся в обеих монографиях П. Н. Венюкова,¹ но вместе с тем им же игнорируется ряд явлений и находок, весьма важных при восстановлении условий и образа жизни девонских беспозвоночных, обработанных им под обычным фаунистико-палеонтологическим углом зрения.

В данном очерке я остановлюсь на вопросе прикрепления и прирастания, основываясь на наблюдениях над верхнедевонской фауной и флорой из отложений Главного поля. В следующем очерке будут рассмотрены образ и условия жизни некоторых организмов, также предпочитающих селиться в зоне постоянных перемещений водных масс, однако не прикреплявшихся к поверхности дна и не обладавших приспособлениями к прирастанию; в том же очерке будет дано описание и всех остальных сохранившихся в осадках Главного девонского поля „следов жизни“

¹ П. Н. Венюков. Отложения девонской системы Европейской России. Опыт их подразделения и параллелизации. СПб., 1884. — Он же. Фауна девонской системы Северо-западной и Центральной России. СПб., 1886.

животных (Lebensspuren), не дошедших до нас в окаменелом состоянии. В этих очерках будем придерживаться чисто тематической трактовки вопроса; статьи не будут представлять сводки по распределению прирастающих, всверливающих форм, а также форм иного образа жизни в различных горизонтах отложений Главного девонского поля и различных слоев этих горизонтов; здесь также не будет дано полного описания биоценозов и танатоценозов, в которых эти формы встречаются. Подобный сбор, имеющий целью дать возможно полную биологическую характеристику отдельных фаций верхнедевонского моря с параллельным выяснением условий образования их осадков, будет опубликован в дальнейшем.

Краткую характеристику общих условий отложения верхнедевонских осадков и их новое подразделение на горизонты, названия которых будут употребляться ниже, можно найти в первом выпуске „Отложений Главного девонского поля“ (Труды Лен. Геол.-Разв. Треста, вып. 2, 1932), а детальное описание разрезов в последующих главах и выпусках этого издания. Относительно наших общих установок, положенных в основу полевых исследований и обработки собранных материалов и наблюдений см. статьи „К постановке исследований по палеобиологии (палеоэтологии и палеоэкологии)“ (Вопросы экологии и биоценологии, 1934 г.) и „Положения и инструкция для исследований по палеоэкологии“ (изд. Сев.-Зап. Геол.-Развед. треста, 1933 г.).

Просмотр и критическую оценку палеобиологического материала по интересующему нас сейчас вопросу, накопленного в течение трехлетнего периода изучения верхнедевонских отложений Главного поля, поведем следующим образом: будем давать возможно более подробные описания отдельных наиболее интересных находок и в связи с ними для полного освещения вопроса будем сводить все наши наблюдения над аналогичным материалом из той же области. В качестве сравнительного материала будет привлечен некоторый материал по современной морской фауне Мурманского побережья. Наблюдения над фауной и флорой воронежского девона (1932—1934 гг. исследований) не входят в данный очерк.

Прирастающие формы в верхнедевонской фауне, а также и флоре Главного поля нам известны среди представителей следующих групп:

- 1) Синезеленых водорослей.
- 2) Строматопор.
- 3) Кораллов (трубчатых и четырехлучевых).
- 4) Червей (трубкожилов).
- 5) Брахиопод (беззамковых и замковых).
- 6) Пелеципод.
- 7) Иголкожих (криноидей и текоидей).

При дальнейшем рассмотрении мы будем придерживаться указанного порядка по отдельным группам организмов, чего, однако, не удастся сделать в полной мере, так как одни прирастающие организмы часто встречаются на других, и совместное их рассмотрение является наиболее выгодным для выяснения некоторых подробностей их биологии.

I. ВОДОРΟΣЛИ

Известковые водорослевые желваки, принимавшиеся прежними исследователями за конкреции или за строматопоры, были найдены в различных горизонтах морских отложений верхнего девона Главного поля. Их остатки сейчас описаны проф. J. Pia в работе „Algenkalkknollen aus dem russischen Devon“¹ под названием *Girvanella amplefurcata* n. sp., *G. ducii* Wethered и *Pycnostroma*. Их местонахождения приурочены к западной половине Главного девонского поля в пределах Ленинградской области.

Так, скопления водорослей *Girvanella amplefurcata* Pia и *Pycnostroma* sp. встречаются в разрезах свинордского горизонта на р. Кудебе, правом притоке р. Великой, в двух слоях известняка; в этих слоях, в особенности в верхнем из них, водоросли встречаются в большом количестве и здесь являются пороодообразующими.

Величина желваков водорослевых колоний различна, однако она колебалась в определенных пределах и зависела, с одной стороны, от размеров объекта, на который они нарастали, а с другой — от продолжительности роста водоросли; их форма также зависела от этих двух причин, но в общем у более старых колоний обладала шарообразными очертаниями. Максимальная наблюдавшаяся величина водорослевого желвака достигает 7 см в поперечнике.

У молодых экземпляров колоний очертания полусферические или более плоские, с вогнутой нижней поверхностью у большинства из них. Форма последней обусловлена тем, что водоросли обычно селились в росли на разрозненных створках² брахиопод (или пелеципод), лежащих на поверхности дна в наиболее устойчивом для них положении, т. е. с выпуклой (у брахиопод чаще наружной) поверхностью раковины, обращенной вверх; в других случаях водоросли обосновывались на раковинах гастропод; нарастали они также и на известняковые гальки (табл. I, фиг. 1 и 2; фиг. 1 в тексте).³

В случае нарастания на створку брахиоподы или пелециподы (фиг. 1, а—d) водоросль имела первоначально в поперечном сечении серповидную или полумесяцевидную форму. По мере роста она постепенно возвышалась над своим субстратом, а также раздавалась в стороны

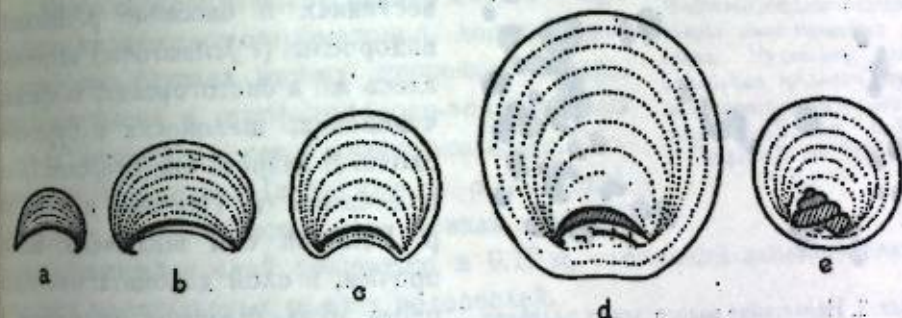
¹ Изв. Акад. Наук СССР, сер. VII, 1932, стр. 1345—1360.

² В некоторых случаях и на цельных раковинах брахиопод с одной створкой выпуклой и другой — вогнутой.

³ В ряде слоев, представляющих места захоронения водорослевых желваков, последние ориентированы безвидимого порядка: следовательно, скопления водорослей представляют здесь, повидимому, неприжизненные их сообщества. Для главного водорослевого слоя в разрезе свинордских слоев по р. Кудебу удалось подметить, что в верхней его части сосредоточены более крупные экземпляры водорослей, чем внизу.

высота колонии начинала превышать ширину основания, получалась форма набалдашника с почти сферическими очертаниями на небольшом, несколько выдающемся внутрь желвака основании. Такая форма являлась уже неустойчивой, почему должна была, при приложении какой-нибудь внешней силы, рано или поздно выйти из равновесия и опрокинуться.

О том, что водоросли селились не в абсолютно спокойной воде, свидетельствует хотя бы ориентировка створок, к которым они прирастали, — следовательно, силы, способные вывести их из первоначального положения, а также перекачивать по дну, несомненно существовали. В связи с этим мы и встречаем у экземпляров со сферической формой колонии объект первоначального прирастания, т. е. раковину или гальку,



Фиг. 1 а—d. Отдельные стадии развития водоросли *Girvanella amplefurcata* Pia (и *Pycnostroma*) на раковинах и отдельных створках брахиопод и пелеципод; е — та же водоросль на раковине гастроподы. Свинордские слои. Р. Кудеб. № 2425/405, 406 и др. $\frac{3}{4}$ nat. вел.

внутри колонии, покрытым со всех сторон известковыми пленками водоросли. Произойти это могло лишь после опрокидывания водорослевого желвака и последующего его лежания на первоначальной боковой или верхней поверхности. Сравнение друг с другом отдельных экземпляров с затянутым основанием свидетельствует о том, что колонии водорослей выводились из первоначального положения не в одинаковые, а в различные моменты их роста, что может говорить за то, что их выводили из равновесия силы неодинаковой величины или, если это была одна и та же сила, то такая, которая была способна вывести из первоначального положения колонии различной величины, вплоть до максимальной наблюдавшейся.

Основываясь на величине и форме перевернутых и кругом обросших колоний, можно было бы, прибегнув к эксперименту, вычислить ту силу, которая потребовалась для опрокидывания водорослевых желваков. Подобные вычисления силы напора воды представляли бы несомненный интерес для восстановления условий существования водорослевых зарослей, но имели бы реальное значение лишь в том случае, если допустить, что, повидимому, является приемлемым для нашего случая, что смещение и опрокидывание водорослевых желваков не произведено животными. Рассматриваемые колонии водорослей не могли развиваться на рыхлом осадке, не заключавшем какой-нибудь твердой опоры, необходи-

мой для поселения водорослей. Нарастание их на раковины и гальки происходило там, где не существовало иных объектов для обоснования. В случае же достаточной твердости самой поверхности дна могло иметь место непосредственное нарастание водорослей на последнюю. Примером могут служить водорослевые корки на поверхности известняков свинордских слоев в обнажении на левом берегу р. Великой около дер. Мочаловой. Здесь мы встречаем наряду с водорослевыми желваками, часто весьма неправильной формы, обраставшими гальки и более значительные неровности дна (фиг. 2), водоросли, в виде тонких пленок покрывающие мелкобугорчатую поверхность известнякового слоя.



Фиг. 2. Нарастание водорослевых желваков (*Pycnostroma*) на поверхность известнякового дна. Свинордские слои. Д. Мочалова на лев. бер. р. Великой. $\frac{1}{10}$.

Кроме как в свинордских известняках в бассейне р. Великой, водоросли (*Pycnostroma*) встречаются здесь же в снетогорских, псковских, чудовских, шелонских и бурегских слоях. В разрезе снетогорских слоев под самым г. Псковом и ниже по р. Великой они заключены, между прочим, в слой доломита: они здесь перекристаллизованы, размерами и формой напоминают вышеописанные водоросли из свинордских слоев, обрастают со всех сторон посторон-

ние предметы (наблюдались раковины), иногда сглажены с поверхности, часто сильно иссверлены и покрыты приросшими к ним трубочками *Spirorbis omphalodes* Goldf.

В бурегских известняках в разрезах по р. Великой (в Островском и Палкинском районах) и по ее притокам Щепцу, Утрое, Кухве, Вяде и Кудебу, водоросли образуют скопления в одном слое мощн. в 0.20 м, кроме того они встречаются на верхней поверхности этого слоя совместно со строматопорами, которые они иногда обрастают и с которыми переслаиваются пленками своих слоевищ.

Водоросли, известные из чудовских слоев в обнажениях по р. Шелони, образуют скопления в двух слоях известняка (в нижнем и верхнем „строматопорово-водорослевых“ слоях), выступающих в разрезах этих слоев в районе дер. Сухловой, а именно на протяжении между дер. М. Каменкой и Кузнецовой и под дер. Корчиловой. Водоросли являются здесь породообразующими, они находятся вместе с строматопорами и четырехлучевыми кораллами (*Cyathophyllum*). Размеры их самые разнообразные, начиная от весьма малых и кончая довольно крупными. Чисто водорослевые желваки *Girvanella ducii* Wethered здесь не достигают значительных размеров; более крупные желваки состоят из чередования слойков и пленок строматопоров водорослей (табл. I, фиг. 3); подобные желваки обычно окатаны и с поверхности сильно иссверлены. Колонии и одиночные экземпляры четырех-

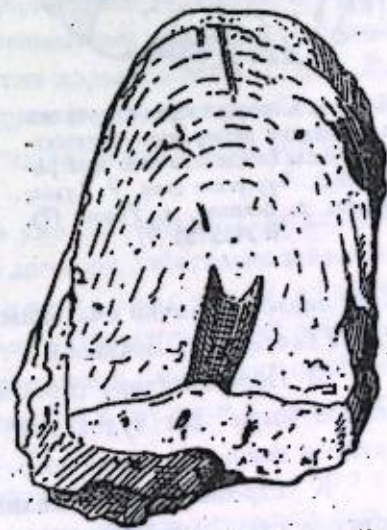
лучевых кораллов, будучи также часто окатанными, также обрастают водорослями. Центром образования желваков *Girvanella ducii* Wethered служат известняковые галечки, членики криноидей, обломки раковин (брахиопод) и раковины густропод (фиг. 3 и 4).

Водоросли, встреченные в чудовских известняках по р. Великой (в разрезах около Выбутских порогов, выше г. Пскова), в других разрезах чудовских слоев и в псковских слоях по рч. Тесовой, подчиняются тем же закономерностям в их нарастании, каковые были указаны выше.

Много водорослевых желваков вместе с еще большим количеством строматопор, достигающих в некоторых случаях весьма крупных размеров, было встречено в строматопорово-водорослевых „банках“ чудовских слоев в ломках около дер. Слобогина и Харлапкова (к западу от р. Великой). Здесь был также обнаружен в стенках карьеров поддерживающийся слой толщиной в 0.12 м, сложенный исключительно из одних известняковых пленок водорослей.

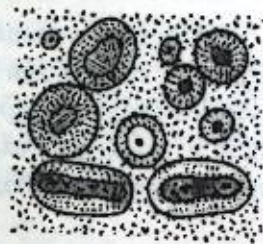


Фиг. 4. Водоросли на обломках раковин брахиопод и на члениках стеблей криноидей. Чудовские слои. Р. Шелонь, прав. бер., у д. Булавиной. Сглаженная поверхность верхнего строматопорово-водорослевого слоя. № 2425/358. $\frac{1}{4}$.



Фиг. 5. Водорослевый желвак над одиночным кораллом (*Cyathophyllum*), сохранившимся *in situ*. Чудовские слои (верхи). Р. Великая, лопки у д. Атаки. № 3425/360. $\frac{1}{4}$.

Кроме того около Выбутов по р. Великой были встречены *in situ* колонии и одиночные экземпляры *Cyathophyllum*, обросшие водорослями и строматопорами: поверхность слоя известняка покрыта буграми, образованными осадком и водорослями, заключающими кораллы, сохранившиеся, таким образом, на месте их обитания (фиг. 5).



Фиг. 3. Желвачки водоросли *Girvanella ducii* Wethered, образовавшиеся вокруг известняковых галечек. Чудовские слои, основание нижнего строматопорово-водорослевого слоя. Р. Шелонь, район д. Сухловой. № 2425/421. $\frac{3}{4}$.

2. СТРОМАТОПОРЫ

О строматопорах попутно говорилось выше при рассмотрении некоторых водорослей и их сообществ; встречаются они также и отдельно. Строматопоры обнаружены в псковских, чудовских, шелонских, свибордских и бургских слоях, причем они так же, как и водоросли, придерживались западных, более удаленных от берега, частей морского бассейна



и обитали вдали от мест выноса терригенных осадков. Данные об условиях прирастания строматопор, которые удалось собрать, менее полны, чем для водорослей. Наблюдались следующие случаи:

1) Нарастание строматопор на затвердевшую поверхность дна (в бургских известняках в бассейне р. Великой) с длительным периодом роста или их отмиранием после образования тонкой пленки. При этом в строении строматопор часто наблюдается ясно выраженная слоистость, обусловленная их периодическим частичным засыпанием известковым илом, образовавшим тонкие пленки, чередующиеся с вновь нараставшими пленками строматопор (фиг. 6 и табл. I, фиг. 4 и 5).

2) Обрастание одними видами строматопор скелетов других видов; при этом колонии последних являлись мертвыми, а их скелеты обычно окатанными. (Такие примеры известны из бургских слоев бассейна р. Великой).

3) Переслаивание строматопоровых пленок с водорослевыми, отмеченное выше для чудовских слоев районов р. Шелони и прослеженное также в псковских слоях по р. Великой (табл. I, фиг. 3).

К строматопорам желвакообразной формы, возвышавшимся над поверхностью дна, и пленчатым, выстилавшим дно (возможно совместно с водорослями), прирастали спириферы, лиманомии, аулопоры и спириорбисы (см. ниже).

3. КОРАЛЛЫ

А. ЧЕТЫРЕХЛУЧЕВЫЕ КОРАЛЛЫ

Четырехлучевые кораллы представлены в отложениях Главного девонского поля лишь одним родом (*Cyathophyllum*), встречающимся редко, притом лишь в чудовских, свибордских и бургских известняках (р. Великая,

р. Шелонь), в которых он приурочен к определенным уровням. Кроме окатанных экземпляров имеются находки одиночных и колониальных форм, сохранившихся на месте их обитания (табл. II, фиг. 1; фиг. 5 в тексте). Материал по своей сохранности и редкости нахождения ругоз не благоприятствует прослеживанию деталей прикрепления; имеющиеся данные говорят за то, что *Cyathophyllum* прирастал к поверхности твердого известнякового дна либо непосредственно, либо к поверхности, которая была затянута водорослевой (или строматопоровой) пленкой.

В. ТРУБЧАТЫЕ КОРАЛЛЫ

Трубчатые кораллы пользуются значительно большим распространением; они известны из большинства горизонтов, выделенных в морской толще. Обычной формой является род *Aulopora*, наиболее часто представленный видами *A. serpens* Goldf. и *A. tubaeformis* Goldf.¹ в особенности первой из них. Другие формы трубчатых кораллов, как-то *Favosites polymorpha* Goldf., *Alveolites suborbicularis* Lam. и ряд других встречаются в достижимой для нашего изучения части Главного поля почти исключительно в свибордских слоях. Последние формы иногда селились совместно, нарастая друг на друга. Так, например, в свибордских слоях по рч. Колошке, притоку р. Шелони, был найден желвак длиной в 18.5 см, шириной около 1.3 см и высотой в 11.5 см, целиком образованный наросшими друг на друга различными родами и видами трубчатых кораллов (табл. II, фиг. 2).

Аулопоры были формами стелющимися; мы всегда их находим приросшими либо к твердому субстрату неорганического происхождения, либо к раковинам.

Первым могут быть либо поверхность уже уплотненного, затвердевшего известкового осадка, образовавшего дно моря, либо гальки известняковых конгломератов. Непосредственное прирастание к твердому дну мы наблюдаем, например, у *Aulopora tubaeformis* Goldf. в чудовских слоях на р. Великой у Выбутских порогов, в ильменских слоях на берегу оз. Ильменя (к западу от с. Коростынь) и в тех же и в бургских слоях в бассейне р. Великой (табл. III, фиг. 5).

Великолепные образцы, иллюстрирующие поселения аулопор на гальках, были встречены в нижней части разреза псковских слоев по р. Сяси, где обнаружены целые „газоны“ мелкотрубчатой формы *Aulopora serpens*, густо покрывающие со всех сторон плоские гальки известняковых конгломератов, от более мелких до крупных, достигающих 40 см в поперечнике. Сравнительно небольшая цельная галька с аулопорой изображена на табл. III, фиг. 1. Увеличенное изображение аулопоровой колонии на поверхности другой гальки, также происходящей с р. Сяси, дано на табл. III, фиг. 2.

¹ Возможно, что при детальной обработке аулопор из имеющегося по ним материала будут выделены и другие формы.

Аулопоры селились на гальках галечных фаций девонского моря вместе с криноидеями и спирорбисами; они развивались первоначально на одной поверхности гальки, а именно на ее плоской поверхности, обращенной вверх, а затем, после того, как галька при напоре волн перемещивалась, ложилась на эту сторону, они покрывали и противоположную поверхность гальки.

Нарастание аулопор на раковины, а именно створки брахиопод, является обычным явлением в некоторых сообществах верхнедевонской фауны. В большинстве случаев мы здесь несомненно имеем дело с прирастанием к живым брахиоподам. Благодаря своему постоянному положению в прикрепленном состоянии на поверхности морского дна, большинство брахиопод представляло чрезвычайно удобный субстрат для поселения кораллов типа аулопор, нуждавшихся в площади достаточных размеров для развития своих колоний. Подвижные же и зарывающиеся формы беспозвоночных, как-то многие пластинчатожаберные моллюски, по причине их образа жизни не были удобны для развития колоний аулопор, хотя и обладали для этого достаточной поверхностью раковины.

К уже указанному присоединяется еще одна выгода, которую получали аулопоры, селясь на брахиоподах: последние создавали ток воды, который мог питать и аулопор.

Подобные случаи сожительства аулопор и брахиопод в русской палеонтологической литературе были описаны Н. Н. Яковлевым¹ по сборам В. Н. Вебера также из девона, а именно из Ухтинского нефтеносного бассейна. Яковлев изображает раковины *Cyrtia murchisoniana*, *Atrypa reticularis* и *Orthis iwanovi* с колониями *Aulopora serpens*, выросшими на их спинные створки, и высказывает мысль о том, что брахиоподы и кораллы находились в отношении симбиоза на подобие ныне живущего рака-отшельника с актинией. По мнению Яковлева: 1) аулопоры прикреплялись к спинным створкам брахиопод, обращенным вверх и представлявшим более свободную поверхность, чем брюшная створка, обращенная к субстрату, 2) аулопоры защищали брахиопод своими стрекательными органами от нападения врагов, получая со своей стороны, благодаря сожительству с брахиоподами (водоворота, производимого руками брахиопод), лучшую аэрацию, большой приток воды для дыхания и большой пригон пищевых частиц.

Кроме брахиопод аулопоры были встречены на корнях криноидей (см. стр. 258) и на строматопорах (стр. 193); в обоих случаях субстрат подобен объектам неживой природы. На раковинах гастропод, а также пелеципод они встречены не были.

Обычной формой трубчатых кораллов, прираставших к брахиоподам, среди фауны ленинградского девона является вид *Aulopora serpens* Goldf.;

¹ Яковлев, Н. Н. Явления паразитизма, комменсализма и симбиоза у палеозойских беспозвоночных. Ежег. Русск. Палеонт. Общ., т. IV, 1922—1924, стр. 121—123.

Aulopora tubaeformis Goldf. встречается на раковинах значительно реже. Из указанных двух видов был встречен на створках спириферид (*Spirifer schelonicus* Nal., *Sp. buregi* Nal., *Cyrtina demarlii* Bouch.) и атрипид (*Atrypa koloschka* Nal., *Atr. uralica* Nal., *Anatrypa micans* Buch); кроме того на *Schizophoria* aff. *striatula* Schl., *Productus petini* Nal., *Camarotoechia aldoga* Nal. и *Ladogia meendorfi* Vern. Частота нахождения аулопор на раковинах перечисленных форм не одинакова. При подсчитывании объема этому явлению приходится учитывать как размеры и форму раковин, так и различные условия, в которых жили эти формы. Особенно часто мы встречаем аулопор на раковинах *Spirifer schelonicus* Nal. из свинордских слоев. Наиболее богатые сборы подобных сожителей происходят с рч: Колошки, притока р. Шелони.

В Ильменско-Шелонском районе свинордская фауна характеризуется вообще наибольшим богатством форм по сравнению с фаунами остальных горизонтов; в связи с этим она включает наибольшее количество различных кораллов, правда лишь трубчатых. *Aulopora serpens* Goldf., селившаяся на свинордских спириферах (*Sp. schelonicus* Nal., но не на мелкой форме *Sp. svinordensis* Nal. из группы *Spirifer anossofi* Vern., на которой ей нельзя было разрастись), встречается на наружной поверхности как брюшных, так и спинных створок, как на разрозненных раковинах, так и на отдельных их створках, так и на цельных экземплярах. Большое число экземпляров *Spirifer schelonicus* из ряда слоев свинордского горизонта в указанной местности представлено цельными экземплярами, сохранившими естественную связь обеих створок. При просмотре материала выяснились определенные закономерности в распределении аулопор, как на цельных экземплярах, так и на разрозненных створках. Для выяснения этих закономерностей дадим сперва полное описание одного из экземпляров *Spirifer schelonicus* Nal. с аулопорами.

Spirifer schelonicus Nal. с *Aulopora serpens* Goldf.

р. Колошка, против д. Щапковой-Васильчиковой. Из оспей ракушияковского слоя свинордского горизонта. Сборы 1929 г., № 2425/31.

(Табл. IV, фиг. 1 а, б, с и табл. III, фиг. 3; фиг. 7 в тексте)

Цельный экземпляр с обеими створками очень хорошей сохранности, почти совершенно симметрично развитый; арка не высока, с краями, почти параллельными друг к другу, с клювовидно-загнутой макушкой брюшной створки.

Спинная створка покрыта густой сетью („войлоком“) *Aulopora serpens* Goldf., особенно сильно развитой на ее боковых поверхностях; более редка сеть трубочек кораллов в области седла (они здесь отчасти стерлись), и совершенно лишены кораллов макушка и прилегающие к ней части поверхности створки. Устья трубочек аулопор в общем направлены в разные стороны, вблизи от лобного края преимущественно к последнему.

Кроме аулопор к спинной створке приросло несколько экземпляров *Spirorbis omphalodes* Goldf., а именно два на боковых поверхностях раковины около лобного края и два к седлу, из которых один около самого лобного края, а другой несколько дальше от него.

Брюшная створка. Незначительная по своим размерам колония *Aulopora serpens* расположилась в язычке синуса около лобного края, а на боковых частях створки, также около самого края раковины,¹ наблюдаются лишь следы зачаточных колоний аулопор и 1 экз. *Spirorbis*.

Колонии аулопор не переходят с одной створки на другую, несмотря на то, что они касаются края раковины; они самостоятельны на каждой из них. Это обстоятельство является первым доказательством того, что аулопоры прирастали, как к данному экземпляру спирифера, так и к многим другим при их жизни, так как иначе при сохранении обеих створок и замкнутости раковины, ничего не могло бы аулопорам воспрепятствовать распространиться с одной створки на другую. Вторую особенностью в прирастании кораллов является их обилие на спинной створке и незначительное развитие на брюшной, и третьей — локализация колоний аулопор на обеих створках около лобного края раковины плеченогого. Последние две особенности размещения трубочек коралла на раковине спирифера так же, как и первая, служат доказательством прижизненного обрастания спириферов аулопорами, а вторая указывает кроме того и на прижизненную ориентировку раковины спирифера на месте ее прикрепления. Обязательное примыкание колоний аулопор к лобному краю раковины объясняется тем, что здесь образовывался наиболее сильный ток воды, создававшийся руками плеченогого; этим током, пригонявшим пищу и выносившим отбросы тела плеченогого, аулопоры пользовались для питания. Обильное обрастание кораллами спинной створки рассматриваемого экземпляра спирифера и многих других экземпляров связано с тем, что раковина спирифера лежала на выпуклой брюшной створке, прикрепленной к тому же ножкою к другой раковине, и, что весьма вероятно, была в некоторых случаях почти до края погружена в илистый осадок или раковинный детрит. В подобных случаях непокрытыми осадком поверхностями были спинная створка и язычок синуса брюшной; последний возвышался над боковыми частями лобного края раковины при ее лежании на брюшной створке и находился на одном уровне со спинной створкой спирифера (табл. IV, фиг. 1с и фиг. 7 в тексте). Этими обстоятельствами в первую очередь и объясняется часто наблюдаемая локализация аулопорового „войлока“ на отмеченных частях раковины спирифера. Кроме того, необходимо иметь в виду, что и в случае существования одинаковых возможностей для прирастания аулопор к обеим створ-

¹ Краевое расположение аулопор на брюшных створках отмечалось и Н. Н. Яковлевым (l. c.) для ухтинских брахиопод.

кам спириферов, — поселение кораллов к спинной створке плеченогого было для них несомненно более выгодным; лишь эта створка спирифера была подвижной и могла, независимо от рук животного, самостоятельными движениями создать при открывании и закрывании раковины ток воды, который ее омывал с поверхности. Вообще брюшную створку раковины спирифера можно уподобить сосуду, в котором находилось тело животного и который оставался неподвижным в то время, как спинная створка представляла подвижную крышку этого сосуда.

Подобное распределение колоний аулопор (*A. serpens*) по раковине *Spirifer schelonicus* Nal. является, однако, не обязательным, как это показал

систематический просмотр богатых сборов этой формы (с рч. Колошки) с целью выяснения закономерностей, управлявших прирастанием к спириферам других беспозвоночных. Первым делом отметим, что далеко не все экземпляры данного вида спириферов бывают покрыты аулопорами или спириферисами, также часто на них встречаются совершенно чистые цельные раковины и отдельные створки, как молодых, так и крупных экземпляров. Среди осмотренных образцов было



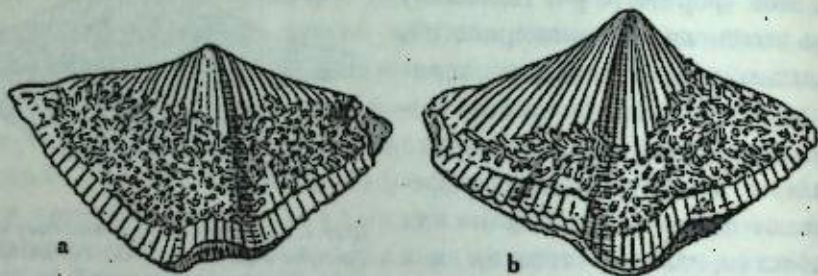
Фиг. 7. Вид цельной раковины спирифера — *Spirifer schelonicus* Nal., № 2425/31 (ср. табл. IV, фиг. 1) — лежащей на брюшной створке, со стороны лобного края; рисунок показывает расположение колоний аулопор (*Aulopora serpens* Goldf.) на одном уровне как на спинной створке, так и на язычке синуса брюшной створки. $\frac{5}{4}$.

отмечено много отдельных спинных створок с аулопорами (иногда вместе со *Spirorbis*; встречаются также створки со *Spirorbis*, но без аулопор), которые обычно располагались на боках створки (редко и на седле), то по всей их поверхности, то лишь около лобного края;¹ много реже аулопоры были находимы отступя от лобного края створки. На отдельных брюшных створках с аулопорами (а брюшные створки обрастают кораллами, повидимому, реже, чем спинные створки) аулопоры, всегда также вместе со спириферисами, развиваются обычно в синусе, распространяясь отсюда также и на крылья. При этом не так уже редки случаи, когда аулопоровый войлок занимает значительную, если не большую часть поверхности брюшной створки и подходит к самой ее макушке. Наблюдались также случаи, подобные вышеописанному, с расположением аулопор в язычке синуса и вдоль лобного края брюшной створки. Цельные раковины спириферов с аулопорами дают следующую весьма определенную картину: 1) в случае поселения аулопор на спириферах они обычно развиваются на обеих их створках; есть случаи, когда только на одной; 2) на спинной створке аулопоровый покров, как

¹ См., например, на экземплярах, составляющих естественную группу *Spirifer schelonicus* Nal. (табл. X, фиг. 1).

правило, бывает сильнее развит, чем на брюшной; бывают, конечно, и отклонения от этого положения: так наблюдались случаи, когда брюшная створка плеченого была затянута аулопорами довольно далеко по направлению к макушке, в то время как спинная створка оставалась совершенно чистой.

Для всех или преобладающего большинства рассмотренных случаев мы имеем полное основание принимать прижизненность поселения и развития на спириферах аулопоровых колоний (см. доводы, приведенные выше при рассмотрении цельного экземпляра *Spirifer schelonicus* Nal.). Особенно убедительным в этом отношении является также один крупный цельный



Фиг. 8 а и б. Развитие колоний аулопор (*Aulopora serpens* Goldf.) на обеих створках раковины *Spirifer schelonicus* Nal. до определенной стадии роста последнего. Свиногорские слон. Рг. Колошка, д. Шапкова-Васильчикова. № 2425/354. 1/2.

несколько перекошенный экземпляр *Spirifer schelonicus* Nal. с обильным развитием густого войлока *Aulopora serpens* Goldf. на обеих створках (№ 2425/354, фиг. 8 в тексте). И у этого экземпляра, как подчеркнуто выше, на спинной створке аулопоровый покров несколько обильнее, чем на брюшной. На обеих створках кораллы образуют широкие гирлянды, переходящие с одного бока (крыла) раковины через седло (или соответственно синус) на другой; свободными от аулопорового покрова остаются примакушечные части раковины: больший участок на брюшной створке и меньший — на спинной. На правой¹ стороне брюшной створки раковины две веточки аулопор спускаются на поверхность ареа, на левом боку последней также наблюдаются остатки одной небольшой веточки. Все перечисленные особенности вполне укладываются в характеристику, данную выше относительно размещения аулопор на раковинах спириферов. Отличительной особенностью описываемого экземпляра является наличие на обеих створках вдоль всего лобного края раковины каймы, почти абсолютно свободной от аулопор: ширина этой каймы в седле — 4 мм, в синусе — 6 мм, к краям крыльев она постепенно суживается. Кайма на обеих створках отделена от остальной раковины бороздой, особенно резко, переходящей в ли-

¹ Объяснение терминов „правая и левая сторона“ или „бока раковин“ брахиопод см. дальше в главе, посвященной последним.

вую ямку на крыльях вблизи от седла и синуса. Аулопоровый покров прорывается у внутренней границы этой каймы и лишь несколько отдельных веточек на брюшной створке переходят на нее. Образование борозд, отделяющих на обеих створках краевую кайму, относится к одному и тому же моменту жизни плеченого; эти резкие борозды отмечают остановку в развитии раковины последнего. Причина, вызвавшая остановку в развитии плеченого, пагубно отразилась и на кораллах; надо полагать, что большинство их ветвей отмерло, вследствие чего при возобновившемся росте раковины спирифера на вновь наростшую часть раковины распространились лишь немногочисленные веточки, оставшиеся в живых.

Разобранный случай снова свидетельствует о том, что аулопоры разместились на раковинах живых плеченогих: в случае допущения их поселения на мертвых раковинах не могло бы быть объяснено строгое следование на обеих створках границы распространения аулопоровых колоний одной и той же линии роста раковины плеченого и отсутствие кораллов за каймой, проходящей между этой линией и лобным краем раковины.

Значительное развитие аулопор на брюшной створке описываемого спирифера, в отличие от первого разобранного случая, объясняется тем (подробности см. в главе о прикреплении и прирастании брахиопод), что спириферы далеко не всегда лежали на брюшной створке и опирались на нее, а вследствие этого она не всегда была недоступна для заселения другими организмами. С несомненностью можно сказать, что очень часто, в особенности из-за тесноты их поселений, спириферы располагались „торчком“, т. е. лобным краем были обращены прямо или косо вверх, а макушками створок вниз, вследствие чего большая часть поверхности створок оказывалась удобной для поселения на ней кораллов (и спириферисов).

Таким образом аулопоры селились на частях раковин спириферов, бывших прямо или косо обращенными вверх, т. е. вместе с тем и к источнику света. При анализе одной из прижизненных групп спириферов, описанной ниже (стр. 204), возникла мысль о возможности влияния на распределение аулопор по поверхности раковин плеченогих также и фототропической реакции, если допустить, что в симбиозе с кораллами жили водоросли. Проявление фототропизма на распределении литотамниевых кораллов на створках мурманского пектена сказывается с большою отчетливостью (см. стр. 181). В то время, как на правой створке *Pecten islandicus* Mill., обычно обращенной книзу, селится большое количество разнообразнейших животных, а литотамний иногда занимает лишь небольшие участки около края раковины, — на противоположной „верхней“ створке пектена он часто пышно развивается и может покрывать ее полностью.

Кроме *Spirifer schelonicus* Nal. поселения аулопор (*Aulopora serpens* Goldf.) обильны и на раковинах другого крупного плеченого — *Ladogia meyerendorfi* Vern. (табл. VIII, фиг. 2). Эта форма часто встречается в ра-

кушниковых слоях псковского горизонта на рр. Сяси и Волкове. В первом месте было собрано много свободных от породы раковин¹ этого плеченого, причем отношение форм без аулопор к таковым с аулопорами было равно 7:1. Распределение аулопор на поверхности раковины *L. meyendorfi* дает вполне определенную картину: они могли развиваться, как на брюшной, так и на спинной створке этого плеченого, и на обеих всегда размещались в лобной части раковины, около ее края. При этом наибольшего развития аулопоры достигали всегда в глубоком язычке синуса брюшной створки, столь характерном для особей среднего и, в особенности, крупного размера данной формы. Эта часть раковины *Ladogia* всегда возвышалась над осадком, как при касании субстрата боковыми краями ее брюшной створки, так и при положении раковины „торчком“.



Фиг. 9. Целый экземпляр *Cyrtina demarllii* Bousch. с колонией *Aulopora serpens* Goldf. на брюшной створке, около ее лобного края. Свинордские слои. Рч. Колошка, лев. бер., ниже д. Шапковой-Шульгиной. № 2425/398, 2/1.

Кроме того глубокий синус представлял также и наиболее защищенное место для поселений, которое тем самым также благоприятствовало развитию здесь колоний поселенцев или, по крайней мере, сохранению их здесь при уничтожении на более выдававшихся частях раковины. Кроме аулопор, на *Ladogia* встречаются еще спирорбисы, в общем в небольшом количестве и иногда также скоплениями в язычке синуса (стр. 192).

Весьма часто *Aulopora serpens* Goldf. встречается и на *Atrypa koloschka* Nal. из свинордских слоев в разрезе рч. Колошки, для которых уже отмечалось обилие этих форм кораллов. На других же беспозвоночных, указанных выше, аулопоры были находимы много реже. Заслуживает внимания один небольшой целый экземпляр *Cyrtina demarllii* Bousch. из свинордских слоев с рч. Колошки (фиг. 9).

На брюшной створке этого экземпляра, около лобного края раковины, расположилась колония *Aulopora serpens* Goldf. с густо сидящими трубочками, направленными устьями к лобному краю раковины. Многие трубочки доходят до самого лобного края, не переходя через него, что при цельности раковины с несомненностью свидетельствует о том, что аулопоры на ней поселились при жизни плеченого. На спинной створке также имеются остатки колоний аулопор, менее сильно развитых и не переходящих на противоположную створку.

Прирастание более массивных колоний второго вида трубчатых кораллов — *Aulopora tubaeformis* Goldf. — к раковинам брахиопод является, как уже было сказано выше, значительно более редким явлением. При этом не во всех наблюдавшихся случаях может быть решен вопрос, имеем ли мы перед собой случай поселения аулопоры на створке живой

¹ Ввиду „целкости“ замка у *Ladogia meyendorfi* Vern. она, как правило, встречается здесь в виде цельных раковин, с обеими створками.

брахиоподы, либо на раковине отмершего экземпляра. Опишем несколько наблюдавшихся случаев.

Spirifer schelonicus Nal. с *Aulopora tubaeformis* Goldf. и *Aul. serpens* Goldf.

рч. Колошка, прав. бер., против д. Угощи; из осмелей свинордских слоев, № 2425/37. (Табл. III, фиг. 4.)

Отдельная спинная створка, в значительной степени выветрелая (на раковине видны многочисленные мелкие поры), покрытая густым войлоком *Aulopora serpens* Goldf., не доходящим до лобного края раковины, а также довольно густую сетью колонии *Aulopora tubaeformis* Goldf., своими трубочками поднимающейся над колонией первого вида аулопоры. Местами трубочки *Aulopora serpens* заходят на таковые *A. tubaeformis*. Степень сохранности колонии последнего вида удовлетворительнее, чем у *A. serpens*, возможно вследствие большей массивности и в связи с этим лучшего сопротивления разрушению скелета *A. tubaeformis*, по сравнению с таковой у *A. serpens*, состоящей из тонкостенных и мелких трубочек.

Колония *A. serpens* целиком находится на верхней поверхности створки спирифера; здесь же располагается и колония *A. tubaeformis*, у которой устьевая часть одной трубочки заходит на самый край створки в области седла, здесь несколько обломанный. Это захождение на край, по видимому, не мешало закрыванию раковины спирифера, и нарастание аулопор на нее может быть отнесено ко времени жизни плеченого.

Другой экземпляр *Spirifer schelonicus* Nal. из того же места (№ 2425/355) с большей убедительностью свидетельствует о развитии *Aulopora tubaeformis* Goldf. на раковине плеченого при его жизни. Этот экземпляр спирифера средней величины, цельный, симметрично-развитый, с цельной закрытой раковинной. Большое количество скелетов выросших формы наблюдается на спинной створке спирифера, преимущественно на части ее, примыкающей к лобному краю. Здесь расположены „войлок“ *Aulopora serpens* Goldf., одна трубочка *Spirorbis omphalodes* Goldf. (около края раковины) и колония *Aulopora tubaeformis* Goldf. Главная ветвь этой колонии тянется параллельно лобному краю раковины спирифера, местами вплотную к нему подходит, однако нигде не переходит на другую створку. На брюшной створке спирифера колония *A. serpens* расположилась в язычке синуса, в других частях раковины около лобного края имеются также остатки небольших колоний той же формы; в конце правого крыла расположена небольшая колония *A. tubaeformis* и в одном месте около самого лобного края прирасла одна трубка *Spirorbis omphalodes*.

Кроме этих двух экземпляров *Sp. schelonicus* Nal. с *Aulopora tubaeformis* Goldf. среди обильных сборов спириферов из свинордских слоев с рч. Колошки, колонии того же коралла располагаются еще на 10 экземплярах спириферов; большинство из них — отдельные створки, притом брюшные. Колонии *Aulopora tubaeformis* Goldf. обычно больших размеров

не достигают, иногда встречаются совместно с *Aulopora serpens* Goldf. и занимают то одно крыло, то синус, то заходят и на другое крыло створки. На одной цельной раковине спирифера, также из д. Угоща (№ 2422/529), расположено по колонии *A. tubaeformis* на левой половине как спинной, так и брюшной створки раковины, причем одна ветвь коралла с поверхности брюшной створки переходит на оттянутый конец арки; на той же раковине наблюдается значительное развитие колонии *Aulopora serpens* на обеих створках. В указанных случаях колонии аулопор не выходят за пределы створок спириферов и особой ориентировки их ветвей на наблюдается. *A. tubaeformis*, повидимому, нарастала на раковины *Spirifer* при жизни последних; мыслимы, конечно, случаи посмертного их поселения и развития.

На раковинах других животных *A. tubaeformis* почти не встречается (необходимо помнить, что в свинордский век *Spirifer schelonicus* Naef представлял наиболее частую и одну из наиболее крупных форм, обладавших раковиною, постоянно находившеюся на поверхности морского дна и борющуюся с засыпанием ее осадком). Известны находки створок *Schizophoria* aff. *striatula* Schl. с небольшими колониями этого коралла, находка одной колонии *A. tubaeformis* на створке *Atrypa koloschka* Naef. и

кроме того крупная строматопора из бурегских известняков р. Великой (№ 2425/165, табл. IV, фиг. 2) с широко распространившейся по ней после ее отмирания колонией *A. tubaeformis*, вместе с массой *Aulopora serpens* и *Spirorbis omphalodes*, а также большим количеством каналов сверлящих организмов (см. стр. 193).

При просмотре коллекции П. Н. Венюкова, хранящейся в Геологическом кабинете Ленинградского Государственного Университета, мною было в ней также найдено несколько раковин брахиопод с нарощенными на них колониями *Aulopora tubaeformis* Goldf. Во-первых, самый оригинал Венюкова этой формы (из дер. Девица), изображенный на табл. I, рис. 2 и описанный на стр. 14—15, оказался приросшим не к куску породы, как изображено на рисунке, а к брюшной створке *Stropheodonta asella* Vern. (фиг. 10).¹ При этом главная ветвь колонии оказалась расположенной вдоль одного из боковых и вдоль лобного края створки. Такое размещение колонии коралла на створке брахиоподы могло бы быть прижизненным (см. выше

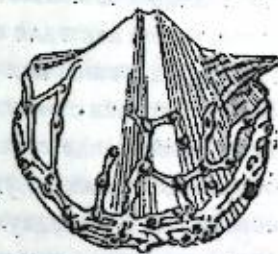


Фиг. 10. Колония *Aulopora tubaeformis* Goldf. на брюшной створке *Stropheodonta asella* Vern. Семилукские слои воронешского девона, д. Девица. (Оригинал П. Венюкова, 1886 г., табл. I, рис. 2). Лен. Гос. Университет. > 1/2.

¹ П. Н. Венюков. Фауна девонской системы Северо-западной и Центральной России. СПб., 1886.
² Эта деталь поназывает пренебрежение, как при изображении, так и при описании, особенностями прирастания аулопоры, т. е. вопросами биологического характера, и как нельзя лучше иллюстрирует возможность существования различных подходов при обработке одного и того же палеонтологического материала.

и *A. serpens*), а также посмертным по отношению к плеченогому. В рассматриваемом примере мы имеем перед собою, по всей вероятности, случай посмертного обрастания створки плеченогого кораллом, на что может указывать большая выветренность поверхности створки плеченогого по сравнению с колонией коралла. Далее в коллекции были обнаружены еще две брюшные створки *Stropheodonta asella* Vern. (лучшей сохранности) с колониями того же вида трубчатого коралла на них.

Особого внимания заслуживает встреченный в той же коллекции цельный двустворчатый экземпляр *Spirifer disjunctus* Sow. из Семилук на Дону, с довольно густою сеткою *Aulopora tubaeformis*, расположенною исключительно на брюшной створке раковины (фиг. 11). Колония вытянута главным образом вдоль лобного и одного из боковых краев этой створки и не переходит на спинную створку. Данное сожительство должно рассматриваться как прижизненное. Кроме этой раковины был встречен еще один отдельный экземпляр брюшной створки *Spirifer* (из Петина) с нарощенной на него колонией того же трубчатого коралла.



Фиг. 11. *Aulopora tubaeformis* Goldf. на брюшной створке (преимущественно около ее лобного края) цельного экземпляра *Spirifer disjunctus* Sow. Д. Семилуки на Дону. Колл. П. Венюкова в Лен. гос. университете. 3/4.

4. ЧЕРВИ

Из червей, выделявших известковые трубки, прираставшие к посторонним телам неорганической или органической природы, в отложениях Главного поля встречаются почти исключительно две формы из трубчатых аннелид: *Spirorbis omphalodes* Goldf. и *Serpula devonica* Pacht; из них первая форма является более распространенной, чем вторая.

Кроме этих двух видов встречено еще несколько экземпляров *Serpula vipera* Wen. в свинордских мергелях. Установление П. Венюковым нового вида *Serpula ilmenica* (для ильменского горизонта) основано на недоразумении; формы, описанные им под этим названием, ничего общего с серпулами не имеют, а являются заполнениями каналов, выточенных этими-то сверлящими организмами в раковинах *Schizodus devonicus* Vern. и обнаружившимися после растворения вещества раковины.

Биологические предпосылки для существования *Spirorbis omphalodes* Goldf. и *Serpula devonica* Pacht были не вполне одинаковыми. Об этом приходится заключать на том основании, что там, где в изобилии встречаются спириорбисы, попадает мало серпул и, наоборот, в тех местах, где последние достигают пышного развития, совершенно отсутствует *Spirorbis omphalodes* Goldf. (например, в известковистых глинах с тонкими известняковыми прослойками, лежащих в основании шелонских слоев).

Прирастание, являясь одним из обязательных условий для существования этих форм, могло происходить лишь там, где личинка червя находила подходящий для этого субстрат. Таковым же могли являться в девонском море, так же как и для аулопор, поверхность затвердевшего морского осадка, гальки, раковины как мертвых, так и живых животных, а также кости рыб. В соответствии с этим мы и встречаем трубочкожилых червей, во-первых, в таких условиях, где течение (и прибой) сносили поверхностные рыхлые слои осадка, доходили до уже затвердевшего известкового ила и превращали его поверхность в гладкую плиту, которая затем служила морским ложем в продолжение некоторого промежутка времени. На этой гладкой, как стол, поверхности, над которой проносились быстрые течения, увлекавшие с собою много питательных веществ, любили селиться трубочкожилами (в особенности *Spirorbis*) совместно с другими прираставшими организмами: трубчатыми кораллами из рода *Aulopora*, криноидеями (*Dactylocrinus*), текоидеями (*Agelacrinites*), брахиоподами (*Irboskites*), пелециподами (*Limonomia*), а также сверлящими организмами и другими формами, которые не оставили после себя следа, или раковины которых не обладали способностью плотно прикрепляться к дну, а потому после смерти животных уносились.

Таким образом, получались своеобразные биоценозы известняковых платформ в полосе сильных движений воды (быстрых течений). Подобные фауны, с меняющимся составом представителей органического мира, встречаются на разных уровнях в разрезе девонского поля; особенно хорошо они представлены в толще чудовских слоев, притом в ее разрезах по р. Шелони.

Не менее обильную фауну червей (*Spirorbis*) в составе подобных же биоценозов (*Aulopora*, криноидеи, сверлящие организмы) мы встречаем на плоских гальках прибрежных конгломератов в северо-восточной окраинной части верхнедевонского моря, — в разрезах по р. Сяси (табл. III, фиг. 1 и табл. IV, фиг. 3). Спирорбисы и другие организмы покрывают известняковые гальки со всех сторон — они селились на гальках, когда последние еще находились в движении; они перекатывались вместе с ними, при этом погибали, когда галька ложилась на поверхность, покрытую домиками червей.

Не менее редки случаи прирастания трубочек червей к скелетным образованиям беспозвоночных. Наблюдались случаи их прирастания к брахиоподам и пелециподам. Мыслимо и вполне возможно прирастание червей к поверхности створок как тех, так и других животных не только после их смерти, но и при жизни. Важно при этом только то, чтобы форма, к которой прирастали другие, не зарывалась, а находилась на поверхности дна в свободном или прикрепленном состоянии.

Наблюдения над современными живыми пелециподами и брахиоподами, произведенные мною в 1927 г. на Мурман-

своей биологической станции, показали, что все зависит от только что указанной причины, и что пелециподы и брахиоподы продолжают жить и развиваться при поселении на них других организмов даже в большом количестве. Обратимся к примерам из мурманской фауны.

Просмотр многих десятков экземпляров зарывающейся формы *Cardium edule* L. показал, что почти у всех экземпляров этого моллюска обе створки были с поверхности совершенно чисты, и лишь в виде исключений были обнаружены: 1) небольшой экземпляр *Balanus balanoides* на сифонном краю одной створки крупного экземпляра *Cardium*, 2) ризоиды фукусов опять-таки около заднего края раковины на двух экземплярах этого моллюска, 3) пучки биссусовых нитей, прикрепленные к створкам нескольких экземпляров. Случаи, отмеченные под №№ 1 и 2, будут вполне понятны, если вспомнить, что *Cardium* живет, зарывшись в песок, и в подобном состоянии лишь задний конец раковины с сифонами возвышается над поверхностью морского дна, да и то лишь в периоды поднятия к ней с целью питания.¹

Таким образом, на кардиумах трубчатые черви совершенно не были встречены, несмотря на то, что по ним был просмотрен большой материал и что спирорбисы представляют в мелководной фауне Мурмана весьма распространенную группу.

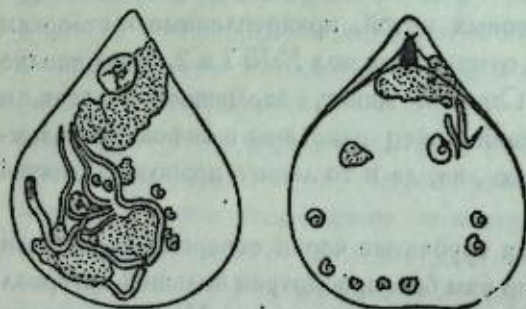
Иначе обстоит с брахиоподами, представленными в мурманской фауне несколькими видами. Просмотр всего спиртового материала по *Rhynchonella psittacea* (Gmel.), *Terebratulina caput serpentis* L. и *Waldheimia cranium* Gray на Мурманской станции показал, что прижизненное нарастание известковых трубочек *Spirorbis* и серпулид с вытянутой трубочкой представляет обычное явление для раковин *Rhynchonella psittacea*. При этом трубки червей встречаются на живых экземплярах ринхонелл как на спинной, так и на брюшной их створках в разных их частях без видимой ориентировки или предпочтения какой-нибудь определенной части раковины. Кроме червей на створках были обнаружены — притом опять-таки главным образом на раковинах *Rh. psittacea* — брахиоподовая молодь, раковинки пластинчатожаберного моллюска *Anomia* и усонного рачка *Verruca stroemi*, мшанки, губки и гидроиды. Все перечисленные организмы одинаково наблюдались как на брюшной, так и на спинной створках указанных брахиопод; крупный экземпляр *Rh. psittacea*, наиболее густо покрытый различными организмами, изображен (с обеих створок) на фиг. 12.

Отсутствие видимой закономерности в распределении прирастающих организмов на поверхности раковин мурманских брахиопод объясняется тем, что: 1) все названные брахиоподы подвешиваются к посторонним объектам при помощи ножки и не лежат на одной из створок, как это имело место у большого числа крупных ископаемых форм, 2) их створки бывают

¹ Hecht, Fr. u. H. Matern. Zur Ökologie von *Cardium edule*. Senckenbergiana, Bd. 12, № 6, 1930, S. 361.

различно ориентированы в пространстве, могут занимать как горизонтальное, так и вертикальное и все промежуточные положения, 3) доступной для нарастания посторонних организмов является вся поверхность обеих створок — от макушки и до лобного края.¹

Совершенно иначе обстоит дело с прирастанием к раковинам, занимавшим постоянно одно и то же положение относительно поверхности дна, и, в особенности, у лежавших на последнем. Не имея подобных форм среди мурманских брахиопод, мы знаем отсюда один часто встречающийся и легко доступный для наблюдения вид пелеципод, почти полностью



Фиг. 12. Массовое нарастание червей (спирорбисов и серпулид с вытянутой трубочкой), усоногих рачков (*Verruca stroemi*) и гидроидов (?) на обе створки живого экземпляра *Rhynchonella psittacea* (Gmel.). Баренцево море. Колл. Мурманск. биол. станции. Увелич.

удовлетворяющий этим требованиям. Я имею в виду *Pecten (Chlamys) islandicus* Müll. — форму, хотя и подвижную („порхающую“) и временами прикрепляющуюся выделением бисусовых нитей, все же по большей части лежащую на одной из створок. У мурманского *P. islandicus* нижней створкой, обращенной к субстрату при лежании на нем, является всегда одна и та же створка, а именно правая.²

Этим постоянством в ориенти-

ровке створок обусловлен ряд закономерностей в распределении на их поверхности прирастающих организмов. Эти закономерности проявляются в том, что ряд организмов селится либо на одной, либо на другой створке и никогда не переходит на противоположную; с другой стороны, и в распределении и расположении прирастающих организмов на поверхности створок иногда прослеживается определенный порядок.

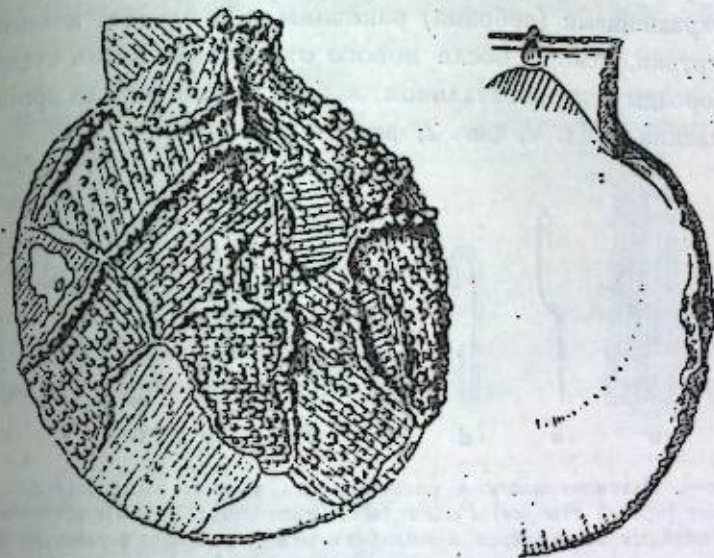
Формами, прирастающими к раковине *Pecten islandicus*, являются: корковый литотамний, спирорбисы, серпулиды, мшанки, *Balanus* и *Anomia squamula* L. На табл. V, фиг. 1, изображена правая (нижняя) створка *Pecten islandicus* Müll. из коллекции Д. М. Федотова, на которую согласно определением последнего выросли: *Schizoporella* sp., *Tubipora* sp., *Stomatopora* sp., *Bugula* sp., *Membranipora* sp., *Chitinopoma fabricii* Lew., *Spirorbis verrucosa* Fabr., *Sp. affinis* Lew. Этот экземпляр особенно сильно оброс различными сожителями: обычно их бывает меньше, хотя на одной и той же

¹ Эти наблюдения и обобщения относительно современных брахиопод помогут нам разобратся в материале по девонским брахиоподам, к оценке которого перейдем несколько позже.

² *Pecten*, перевернутый и положенный в аквариуме на противоположную сторону, после нескольких прыжков обычно переворачивался и ложился на обычную нижнюю, т. е. правую створку.

створке иногда селится и большее число различных форм. Створки пектеней, совершенно свободные от прирастающих организмов, встречаются сравнительно редко и чаще лишь среди молодых экземпляров.

Литотамний преимущественно развивается на верхней левой створке, причем в первую очередь обычно появляется на ее макушке и ушках, распространяясь отсюда к центральной части раковины, а также в дальние. Он покрывает и домики животных, прирастающих к створке



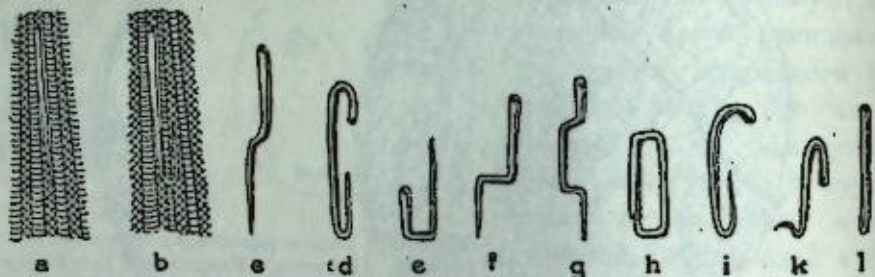
Фиг. 13. Левая створка *Pecten islandicus* Müll. с сильным развитием коркового литотамния, сказавшимся на правильном росте раковины пектена. Распространение литотамния шло из нескольких центров; на месте стыка отдельных корочек водорослей образовались валики. Кольский залив. № 2103/3. 3/4.

Pecten, например, раковины *Balanus*. Иногда слоевища литотамния развиваются особенно богато, распространяются по поверхности створки из нескольких центров и подходят к краю раковины пектена, препятствуя здесь ее нормальному развитию. На последнее указывает наблюдавшийся неправильный, собранный в складки мозолистый край раковины *Pecten* в некоторых местах сплошного подхода к нему литотамниевой корки (фиг. 13). На нижней створке (удаленной от прямого источника света)¹ литотамний появляется далеко не всегда и если появляется, то он занимает весьма небольшие участки около самого замочного края, на макушке и на ушках; при этом он присутствует на нижней створке *Pecten* лишь в том случае, когда пользуется более значительным развитием на створке, обращенной вверх. Преимущественное развитие коркового литотамния на „верхней“ створке пектена связано с явлением фототропизма. Уже по

¹ *Pecten* живет преимущественно на глубинах 20—100 м (Дерюгин. Фауна Кольского залива. Зап. ИАН, VIII сер., т. XXXIV, № 1, 1915, стр. 503).

одному этому распределению водорослей на раковине моллюска можно определить ориентировку ее створок на дне моря.

Переходя к червям, приходится отметить, что серпулы совершенно отсутствуют на верхней створке пектенов, зато часто прирастают к нижней; они наблюдались в разных частях поверхности створки, исключая центральной, на которую непосредственно опиралась раковина *Pecten* при лежании. Устьями серпулы бывают направлены в разные стороны; обычно они располагаются радиально, тянутся вдоль борозд между скульптурными украшениями (ребрами) раковины и, в случае коленчатого отклонения трубки, вскоре после нового отклонения вновь следуют вдоль соседней борозды в первоначальном, либо в диаметрально противоположном направлении (табл. V, фиг. 2; фиг. 14 в тексте).



Фиг. 14 а—л. Закономерности в расположении трубок ныне живущих серпул на раковине (правой створке) *Pecten islandicus* Müll.: преимущественный рост трубочек молодых экземпляров в желобках между ребрами скульптуры пектена. Кольский залив. № 51—2-9. $\frac{4}{3}$.

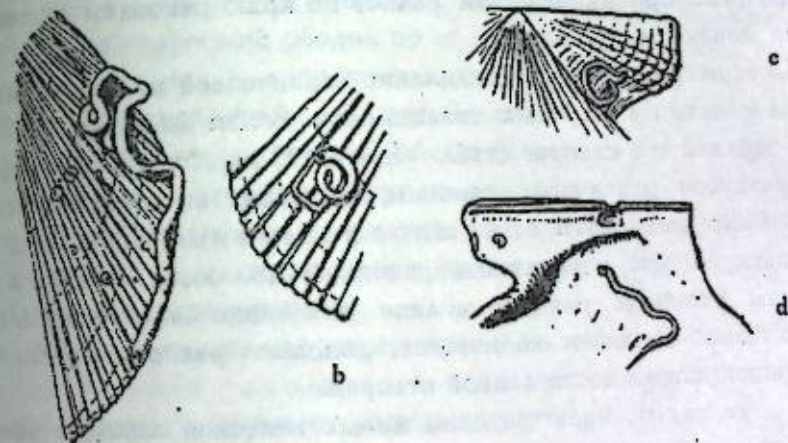
Более крупные трубки серпул, диаметр которых значительно превышает глубину желобков скульптуры пектена, располагаются безразлично по отношению к направлению ребер скульптуры; то же самое можно наблюдать и для мелких трубок серпул, развивающихся на гладких поверхностях раковины *Pecten islandicus* (фиг. 15).

Спирорбисы на верхней створке пектена почти совершенно не встречаются; лишь однажды наблюдался один молодой экземпляр спирорбиса около замочного края раковины, а также на другом пектене один экземпляр спирорбиса у основания раковины крупного балануса; чаще всего спирорбисы здесь встречаются на прирастающих к пектену раковинах *Balanus* и *Anomia*. В противоположность этому к нижней створке *Pecten* раковинки *Spirorbis* прирастают часто, бывают разбросаны по всей ее поверхности, то более или менее равномерно, то группируются в некоторых ее частях; они избегают наиболее выпуклой части створки *Pecten*, которой последний налегает на субстрат.

Мшанки развиваются преимущественно на нижней створке *Pecten*; на верхней встречаются редко и то лишь в виде мелких колоний.

Баланусы (*Balanus*) прирастают почти исключительно к верхней створке *Pecten islandicus*. Встречаются они здесь часто и достигают (все на живых экземплярах *Pecten*) весьма крупных размеров. Крупные экзем-

пляр баланусов присутствуют обыкновенно не в большом числе экземпляров; значительно обильнее встречается баланусовая молодежь. В распределении на поверхности створки пектена молодых баланусов, а также — в более редких случаях — и взрослых экземпляров этого рачка наблюдается ряд закономерностей. Оказывается, что баланусовая молодежь предпочитает селиться по периферии раковины и иногда только здесь и встречается. Далее, в этом прирастании иногда проявляется исключительная равномерность следующего рода: молодые экземпляры усонного рачка (в поперечнике около 1 мм) прирастают цепочкой около самого края



Фиг. 15 а—д. Безразличное расположение крупных трубок, диаметр которых значительно превышает глубину желобков, и расположение трубок на слабо ребристой или гладкой поверхности. Кольский залив. № 51—11-13 (а—с) и № 2103/12 (d). $\frac{1}{1}$.

раковины, образуя тем самым гирлянду, повторяющую очертания последнего (табл. V, фиг. 3 и 4). При дальнейшем росте *Pecten* край его раковины, около которого прикрепились баланусы, отодвигается вперед, и баланусы оказываются уже вдали от него. Одновременно с *Pecten* увеличиваются в размерах и сами баланусы. В случае их выживания, получится вдали от прохождения края раковины в последний момент жизни пластинчатожаберного моллюска замкнутая гирлянда взрослых экземпляров *Balanus*, повторяющая очертания края раковины в прежнем его положении. Подобный случай, хорошо иллюстрирующий это, изображен на табл. VI, фиг. 2. Кроме того приходится еще отметить, что в ориентировке самих раковин баланусов в большинстве случаев проявляются следующие закономерности (см. табл. V, фиг. 4 и табл. VI, фиг. 2): 1) баланусовые личинки садятся в бороздах скульптуры пектена и 2) они располагаются на раковине *Pecten* таким образом, что пучок их усиков выбрасывается по направлению к краю раковины *Pecten*. Так, например, на экземпляре *Pecten*, изображенном на фиг. 3 и 4 табл. V, из 41 уцелевших баланусов лишь 1 экземпляр расположен в обратном направлении; во второй изображенной гирлянде (табл. VI, фиг. 2) из меньшего числа особей также лишь один *Balanus* выбрасывал свои

усики в сторону, противоположную брюшному краю раковины пектена. Подобная ориентировка раковинок баланусов и предпочтительное поселение вдоль периферии верхней створки *Pecten* относятся к явлениям одного порядка: они несомненно связаны с теми выгодами, которые усоногие рачки получали именно здесь. Основательное обновление воды было выгодно и для питания и для дыхания рачков. Сильные токи воды, и притом именно у края раковины, создавались при резком закрывании и открывании створок *Pecten*; кроме того постоянный, хотя и слабый ток воды создавал при открытом состоянии раковины пеллециподы—щупальца по краю ее мантии, находившиеся в движении. Повидимому, ориентирующее значение при размещении рачков по краю раковины пектена имело именно движение щупалец.¹

Совершенно иное распределение баланусовой молодежи можно наблюдать на раковинах мертвых экземпляров *Pecten islandicus* Müll. Так, на одной верхней его створке (табл. VII, фиг. 1) наряду с целым рядом крупных баланусов различной величины, выросших на него при его жизни, можно было наблюдать сплошное поселение баланусовой молодежи, покрывающее всю поверхность раковины моллюска, а также и крупные раковины усоногих рачков; мелкие раковинки баланусов, однако лишь в значительно меньшем количестве, довольно равномерно покрывают и внутреннюю поверхность данной створки.

Кроме как по краю раковин живых пектенов молодые экземпляры усоногих рачков встречаются и на крупных баланусах, сидящих на раковине *Pecten*, а также непосредственно на последней под защитой крупных баланусов. Это обстоятельство по всей вероятности не свидетельствует о том, что баланусы селились только в подобных более защищенных местах; надо думать, что личинки их прикреплялись и затем развивали раковину и на других частях поверхности раковины *Pecten*, однако здесь не уцелевали, так как эта поверхность подвергалась воздействию со стороны каких-то организмов (брюхоногих моллюсков? и др.), которые ползали по ней, соскабливая или растворяя вещество раковины вместе

¹ Интересного вопроса о выборочных способностях личинок усоногих рачков (*Balanus* и др.) касаются в своих работах P. Krüger („Cirripedia“ в „Die Tierwelt der Nord- und Ostsee“, Lief. VIII, 1927, S. 24 и 23) и F. Trusheim („Paläontologisch Bemerkenswertes aus der Ökologie rezenter Nordsee-Balaniden“, Senckenbergiana, Bd. 14, № 1/2, 1932, S. 74—76). Согласно данным, сообщаемым этими авторами, личинки *Balanus* предпочитают для своего прикрепления дерево (а на последнем борозды), камни, корродированные раковины *Mytilus* (немолодые экземпляры), а также борозды (линии нарастания) на раковинах пеллеципод. Они не способны утвердяться на гладком стекле и могут плавать в аквариуме с гладкими стенками до месяца, не находя места, пригодного для прикрепления; зато царапая на стекле и шероховатое стекло представляют места, для них удобные. Сходные способности в выборе хозяина приходится приписать другим усоногим рачкам (*Coronula* и *Sacculina*). Трусгеймом отмечается также ориентировка раковин *B. crenatus* на дерево.

и другими раковинками и другими животными или растительными поселениями, которые на ней находились. Дело в том, что поскольку нижняя створка *Pecten* обычно с поверхности совершенно свежа, ярко окрашена и совершенно редко носит следы сглаживания, притом лишь на макушке или в примакушечной области, постольку верхняя створка пектена имеет такой вид лишь у молодых экземпляров; она обычно сильно сглажена, и притом в связи с этим в значительной степени теряет свою яркую окраску. Наиболее поврежденными оказываются наиболее старые части раковины, т. е. ближние к замочному краю; начиная отсюда потертость створки либо постепенно ослабевает по направлению к противоположному краю раковины, либо охватывает ее целиком, оставляя незатронутым лишь крайний, только что выросший ободок по ее периферии. При рассмотрении сглаженной поверхности в лупу можно различить тонкие беспорядочно расположенные бороздки (табл. VI, фиг. 1), либо, что наблюдается реже, мельчайшие, в свою очередь тонко бороздчатые неглубокие желобки, расположенные рядами, следующими друг за другом.

Прирастание баланусов, а именно их молодежи к нижней створке пектена, притом в значительном количестве вблизи от края раковины, наблюдалось лишь однажды.

В заключение остается еще упомянуть о пластинчатожабрном колаюске *Anomia squamula* L., находимом как на нижней, так и на верхней створке *Pecten* и повторяющем его скульптуру, о чем подробнее см. ниже при рассмотрении аналогичного случая среди девонской фауны у беззачемного плеченого *Crania proavia* Goldf. (стр. 239). *Anomia* была также встречена прикрепленной к крупному экземпляру *Balanus*, сидевшему на верхней створке *Pecten islandicus*—в этом случае она повторяла скульптуру последнего.

Если мы сейчас после отступления в область биологии некоторых современных морских форм, необходимого для истолкования случаев, которые ниже опишем из среды девонской фауны, снова обратимся к последней, мы в ней обнаружим ряд аналогий с только что описанными явлениями.

И в девонский период имели силу те же законы распределения отдельных организмов и их взаимоотношений, вступающие в права при густых поселениях; единственное отличие заключается в том, что состав фауны был прежде частично иным, и места некоторых современных организмов были заняты в экономии природы представителями других групп животных. Потому мы вправе встретить в древнепалеозойских фаунах проявление тех же закономерностей, что и среди современной фауны, однако проявляющихся на ином живом материале.

Современные серпулиды имеют полных аналогов в верхнедевонских *Spirorbis omphalodes* Goldf. и *Serpula devonica* Pacht. Девонский *Spirorbis omphalodes* Goldf. был встречен приросшим к раковинам следующих плеченогих: *Camarotoechia aldoaga* Nal., *Cam.*

čudovi Nal., *Ladogia meyendorfi* Vern., *Spirifer muralis* Vern., *Sp. schelonicus* Nal., *Sp. stolbovi* Nal., *Sp. čudovi* Nal., *Sp. buregi* Nal., *Sp. fimbriatus* Congr., *Cyrtina demarlii* Bouch., *Atrypa velikaja* Nal., *A. koloschka* Nal., *A. uralica* Nal., *Anatrypa micans* Buch, *Productus ilmenicus* Nal., *Pr. petini* Nal., *Pr. (Irboskites) fixatus* Bekk., *Schizophoria tulliensis* Van., *Sch. aff. striatula* Schl., *Athyris monzevi* Nal., *Anathyris helmersenii* Buch, *An. svinordi* Nal., *Streptorhynchus devonicus* Orb., а также иногда к отдельным створкам пластинчатожаберных моллюсков, к строматопорам и известковым водорослям. Другой червь, *Serpula devonica* Pacht, был отмечен на раковинах различных видов *Camarotoechia*, в особенности на *Cam. bifera* Phill., на *Spirifer muralis* Vern., *Sp. fimbriatus* Congr., *Anatrypa micans* Wen., *Productus (Irboskites) fixatus* Bekk., *Anathyris monzevi* Nal., а также в изобилии (в шелонских слоях) на раковинах пелеципод *Avicula rostrata* Eichw., *Lyriopecten ingriae* Vern., створках *Schizodus devonicus* Vern. и на раковинах других пелеципод.

Просмотр материала показал, что прирастание этих двух червей при одинаковых общих условиях жизни было далеко не одинаковым к различным формам. Это связано с особенностями экологии и этологии каждого вида червей, а также форм, на которых они селились; эти особенности сейчас еще не могут быть полностью учтены; некоторые закономерности, однако, уже могут быть намечены. Сначала остановимся на *Spirorbis omphalodes* Goldf.

Систематический просмотр всей фауны, собранной в псковских слоях на р. Сяси, выявил следующее. На 250 осмотренных экземплярах *Camarotoechia aldoga* Nal. трубочки *Spirorbis* встречены на многих из них из обеих створках без видимого предпочтения какой-нибудь определенной створки. У цельных экземпляров они найдены как на обеих створках, так и на одной из них; встречаются они здесь в различном числе экземпляров, причем то рассеяны по всей поверхности створок, то более сконцентрированы в какой-нибудь одной их части. Меньше всего трубочек попадает в начальной части роста раковины плеченогого. Спириорбисы предпочитали лобный и боковые края раковины и были найдены расположенными либо у самого края, либо поодаль от него; замечено было также некоторое предпочтение спириорбисами синуса брюшной створки. Сходную картину дает распределение спириорбисов на раковинах *Ladogia meyendorfi* Vern. (см. стр. 174). На створках *Spirifer muralis* Vern. трубочки *Spirorbis* в разрезе р. Сяси встречаются не часто и то обычно в единичных экземплярах. Из 60 экземпляров *Spirifer fimbriatus* Congr. лишь на одной единственной брюшной створке (плохой сохранности) был встречен 1 экз. *Spirorbis*. На *Anatrypa micans* Buch последний встречается на обеих створках без какой-либо заметной закономерности в размещении. На раковинах *Atrypa velikaja* Nal. и *Schizophoria tulliensis* Van. спириорбисы встречаются редко, притом в виде одиночных экземпляров то на той, то на другой створке; на раковинах *Productus ilmenicus* Nal. и *Anathyris mon-*

zevi Nal. их встречено еще меньше; прирастаний к створкам *Pentamerus* Schuchert вообще не наблюдалось.

Просмотр остальных перечисленных выше форм, на которых селились спириорбисы, показал их наибольшую частоту на наиболее крупных формах плеченогих, к каковым принадлежит *Spirifer schelonicus* Nal.; в других формах *Spirorbis* встречается реже, да и материал по ним количественно уступает таковому по *Sp. schelonicus*. Массовый материал этой формы, происходящий из свинордских слоев с рч. Колошки и других мест, позволил установить, что спириорбисы селились на обеих створках спириферов на всей поверхности их раковины; мы их находим на боковых крыльях, в синусе и на седле, иногда также и на ареа. Количество спириорбисов различно: их то несколько экземпляров, то они присутствуют массами. Особенно много спириорбисов (вместе с аулопорами) было встречено на взрослых экземплярах спириферов по р. Шелони около пог. Карантинцы (табл. VII, фиг. 2). Часто спириорбисы встречаются совместно с аулопорами; нередко также и экземпляры спириферов, совершенно лишены сожителей из перечисленных групп животных. Как для данного вида, так и для других брахиопод приходится помнить, что черви на них могли селиться одинаково как при их жизни, так и после смерти хозяев. Наиболее достоверные случаи поселения на живых экземплярах описаны ниже (случай так называемого „гирляндового нарастания“); о колониях червей на мертвых раковинах брахиопод яснее всего говорят находки створок спириферов плохой сохранности с трубочками червей лучше сохранившимися.

Из всех находок, сделанных на р. Сяси, наиболее интересным является экземпляр *Camarotoechia čudovi* Nal. с гирляндой из трубочек *Spirorbis omphalodes*, происходящий из чудовских известняков обнажения на левом берегу реки против мызы Морозовой (№ 2425/13) (табл. VII, фиг. 3). Образец представляет собой плитку известняка конгломератового сложения, в которой между плоскими известняковыми галечками рассеяны отдельные створки *Camarotoechia čudovi* Nal. и *Spirifer muralis* Vern. Среди последних выделяется брюшная створка первой формы с гирляндой трубочек *Spirorbis*. Створка обращена на плитку наружной поверхностью вверх. Всего к створке *Camarotoechia* приросло около 14 экземпляров *Spirorbis* разной величины, из которых 6 экземпляров образуют гирлянду, следующую почти совершенно точно лобному краю раковины. Расстояние между гирляндой и лобным краем равно 3—4 мм, между гирляндой и макушкой раковины — 10 мм. Трубки *Spirorbis*, составляющие гирлянду, почти одинаковой величины. Остальные экземпляры, за исключением одного, расположены на раковине плеченогого в промежутке между гирляндой и ее лобным краем; величина их различна — некоторые достигают размеров форм, входящих в гирлянду, другие очень малы. Кроме трубочек *Spirorbis* к створке *Camarotoechia čudovi* приросло два мелких экземпляра *Serpula devonica* Pacht.

Подобные гирлянды из трубочек *Spirorbis omphalodes* Goldf. на створках брахиопод удалось наблюдать еще в ряде случаев:

1. На брюшной створке *Spirifer muralis* Vern. (№ 2425/357) (фиг. 16) из чудовских слоев с р. Шелони у д. Булавиной, где вблизи от края раковины в ее синусе и на примыкающей части левого¹ крыла располагается почти строго в один ряд 5 экземпляров *Spirorbis*; кроме того здесь имеются еще следы нескольких трубочек этого вида.



Фиг. 16. Гирлянда *Spirorbis omphalodes* Goldf. на брюшной створке *Spirifer muralis* Vern. Чудовские слои. Р. Шелонь, прав. бер., д. Булавина, № 2425/357. 1/2.

положена на расстоянии 7 мм от края раковины; другие экземпляры спирорбисов расположены вразброску.

3. На спинной створке *Spirifer buregi* Nal. из ильменских слоев с юго-западного берега оз. Ильменя, между с. Коростыню и д. Мстонец (№ 2425/377), где, несколько отступя от лобного края раковины, но следуя его очертаниям, расположены в один ряд на седле и на левом крыле 5 экземпляров спирорбисов, а на кайме между гирляндой и краем раковины жмутся еще два.

Иногда наблюдается сосредоточение трубочек *Spirorbis* около лобного края, раковины, однако, без большой правильности в их размещении, вследствие чего говорить об их „гирляндовом“ расположении в связи с поселением вдоль края раковины не приходится.

Сходные гирлянды, но образованные трубочками второго червя, *Serpula devonica* Pacht, также наблюдались мною на раковинах брахиопод, а именно на *Spirifer muralis* Vern.

Перечислю ряд случаев:

1. На брюшной створке *Spirifer muralis* Vern., происходящей из чудовских слоев с р. Шелони у д. М. Каменки (№ 2425/368) (фиг. 17), 11 трубочек *Serpula devonica* Pacht образуют гирлянду. Все трубочки расположены радиально, образуют почти совершенно сомкнутый ряд и устьями обращены к лобному краю раковины; длина их не совсем одинакова: все они начинаются на одном уровне и большинство оканчивается на расстоянии 2 мм от края раковины.



Фиг. 17. Гирлянда *Serpula devonica* Pacht на брюшной створке *Spirifer muralis* Vern. Чудовские слои. Р. Шелонь, лев. бер., д. М. Каменка. № 2425/368. 3/2.

2. Сходная картина наблюдалась на другом экземпляре брюшной створки *Spirifer muralis* Vern. из чудовских же слоев той же местности: р. Шелонь, д. Корчилова.

3. На спинной створке *Spirifer muralis* Vern. из тех же слоев той же местности: р. Шелонь, д. Опоки (№ 2425/19) (табл. VII, фиг. 4) наблюдается большое нарастание (35 экз.) трубочек *Serpula devonica* Pacht различной величины, от крупных до мелких. Все экземпляры кроме одного небольшого направлены устьем к лобному краю раковины; большинство трубочек расходятся радиально согласно с направлением ребер и борозд скульптуры раковины.

4. К крупному экземпляру также отдельно лежащей спинной створки *Spirifer muralis* Vern. из чудовских слоев с р. Шелони, близ устья р. Удохи (№ 2425/144), приросло большое количество трубочек серпул различной величины. Есть мелкие и весьма крупные экземпляры; начинаются трубочки более или менее на одном уровне и большинство из них направлено устьем к лобному краю. Поверхность части раковины, примыкающей к лобному краю, не ровна, а выгнута (причина возникновения такой неровной поверхности остается неясной), при этом более крупные трубки *Serpula*, тянущиеся наиболее далеко, своею приустьевой частью распадаются в этих углублениях.

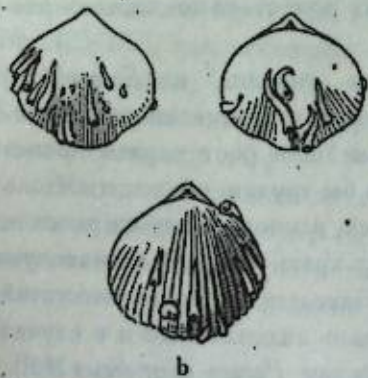
Все перечисленные случаи образования „гирлянд“ из *Spirorbis* и *Serpula* на раковинах *Camartoechia* и *Spirifer* с несомненностью свидетельствуют о том, что прирастание и дальнейший рост червей происходили при жизни плеченогих. Иначе было бы трудно объяснить столь большую правильность в размещении трубочек, расположение их цепочек параллельно (отступившему вперед) лобному краю, обычно одинаковую величину особей, входящих в гирлянду, и обязательное направление устьей к лобному краю. Мы здесь имеем то же самое явление, что и в случае гирляндового нарастания баланусов на раковину *Pecten islandicus* Müll., рассмотренном выше. Редкому нахождению правильных гирлянд баланусов вполне отвечает сравнительная редкость нахождения гирлянд из трубочек червей на раковинах девонских брахиопод. Как это обстоятельство, так и частое нахождение серпулид и спирорбисов, беспорядочно разбросанных на раковинах живых *Pecten* и *Rhynchonella psittacea*, может служить косвенным доказательством того, что многие, если не большинство экземпляров *Spirorbis* и *Serpula*, находимых на раковинах брахиопод на отложениях Главного девонского поля, приросли к ним при их жизни, и мы здесь, следовательно, имеем перед собою прижизненные сообщества.

Поскольку спирорбисы строят трубочки улиткообразной формы с „вращающимся устьем“, т. е. направленным в разные моменты роста хвостного в различные стороны и не удалявшимся от исходного места прирастания червя, постольку трубочки серпул в большинстве случаев выстраиваются в одном прямом направлении. Последнее является не случайным, а связанным с тем выгодами, каковые животное получало при

¹ Объяснение терминологии см. на стр. 198—199.

росте именно в этом направлении, которое животное избирает при своем развитии. Наиболее же выгодным для серпулид было направление роста к краям раковины плеченогого, где последняя раскрывалась и где возникали токи воды, доставлявшие пищу сожителям плеченогих (то же, что и в случае *Balanus* на раковине *Pecten*).

Поэтому мы и встречаем в большинстве случаев, также и при отсутствии правильно развитых гирлянд, на створках плеченогих радиальное расположение трубочек *Serpula* с устьями, касающимися лобного края раковины, или направленными к нему. Подобные примеры особенно обильны среди фауны из тех отложений, в которых *Serpula devonica* Pacht достигает своего максимального развития. Таковыми являются известковые слои глины с прослойками известняка, залегающие в основании шелонских слоев (в бассейне р. Шелони). Заключенная в них фауна весьма однообразна и среди нее весьма важную роль играет червь *Serpula devonica*. 1) он встречается на раковинах пелеципод *Schizodus devonicus* Vern., *Lyriopecten ingriae* Vern., *Avicula rostrata* Eichw. и др. Раковины пелеципод *Serpula* иногда покрывает целиком, поселяясь и развиваясь на них



Фиг. 18. Ориентированный рост трубочек *Serpula devonica* Pacht на раковинах живых особей *Camarotoechia bifera* Phill. (a) и *Cam. strugi* Nal. (b). Основание шелонских слоев. Р. Шелонь, д. Тербонни (*Cam. bifera* — № 2425/22) и д. Корчилова (*Cam. strugi* — № 2425/374). > 1/4.

Черви обыкновенно располагаются в бороздках между ребрами, и трубочки тянутся по этим бороздкам, и лишь впоследствии, по мере увеличения размеров трубочек, они переходят и на ребра или пересекают их. Предпочтительное прирастание трубочек в бороздах между ребрами *Camarotoechia* наблюдается и у *Spirorbis omphalodes* Goldf.

На раковинах ринхонелл (а также других брахиопод), к которым прирастали крупные серпулы, „тянувшиеся“ за удалившимся лобным краем раковины, одновременно наблюдаются иногда и очень мелкие трубочки

после отмирания моллюска (№ 2425/201) (табл. VIII, фиг. 7); 2) далее мы находим скопления раковинок *Serpula*, образующих подобие гребешков или грядок, состоящих из вплотную расположенных друг около друга трубочек, от большинства которых остаются видимыми одни лишь устья (табл. VIII, фиг. 6), и 3) трубочки *Serpula* в большом количестве нарастают на раковины брахиопод, здесь встречающиеся, а таковыми являются *Camarotoechia strugi* Nal. и *Cam. bifera* Phill. Особенно много экземпляров серпул присутствует на более крупных экземплярах этих плеченогих; они располагаются на разных частях их раковин как на спинной, так и на брюшной створке; при этом большинство трубочек серпул устьями смотрит в сторону лобного края раковины (табл. VIII, фиг. 3 и 4; фиг. 18 в тексте).

растущей, выросшие вдали от этого края. Правильности в расположении этих мелких экземпляров не наблюдается, они не обращены устьем к краю раковины плеченогого в виду того, что они приросли (сравнительно поздно) вдали от края и последний не оказывал на них ориентировочного влияния.

Обычно мы находим раковины ринхонеллид с серпулами уже отпавшими от тех объектов (также раковин), к которым они прикреплялись к ним — однако это обстоятельство ни в какой мере не может поколебать уверенности в правильности мнения о прирастании большинства серпул к ринхонеллам при жизни последних. Правильность этого предположения подкрепляется, кстати, также и ориентировкой раковинок серпул в единственной найденной естественной группе ринхонелл из шелонских глин, о которой речь будет впереди (стр. 228). Такую же ориентировку трубочек *Serpula devonica* мы находим на раковинах *Camarotoechia* (других видов) также и в чудовских и псковских слоях.

Выше мы подчеркивали, что в низах шелонского разреза *Serpula devonica* Pacht является формой, весьма распространенной и в то же время здесь совершенно отсутствует *Spirorbis omphalodes* Goldf., и указывали, что в других слоях *Serpula* не достигает столь крупных размеров, как в низах шелонского горизонта, и в количественном отношении сильно уступает спирорбисам. Эти данные свидетельствуют о том, что экологические предпосылки для существования представителей рода *Serpula* были иными, чем для спирорбисов. С другой стороны, величина и массовость трубочек серпул из шелонской толщи наводит на мысль о принадлежности шелонских серпул иному виду, чем *Serpula devonica*. Если последнее мнение справедливо, то великолепное развитие серпул в условиях порождавшейся лагуны шелонского возраста будет объясняться не результатом воздействия оптимальных условий жизни на вид *Serpula devonica* Pacht; однако и в этом случае останутся в силе сказанные выше слова о различии экологии родов *Serpula* и *Spirorbis*, так как ни в каких других слоях разреза Главного поля не встречается такое обилие представителей рода *Serpula* (вне зависимости от принадлежности их к одному или нескольким видам), как в шелонских глинах. Затрагивая вопрос о возможной принадлежности серпул к различным видам, необходимо отметить, что это является весьма вероятным: во-первых, более детальным специальным изучением остатков ископаемых полихет не занимались, а во-вторых, в окаменелом состоянии могли и не сохраниться морфологические детали, кладущиеся в основу при выделении отдельных видов у современных форм (ср. 9 видов спирорбисов, приводимых для фауны Кольского залива в работе К. М. Дерюгина, и одну форму — *Spirorbis omphalodes* Goldf., указываемую из всей толщи девона Русской платформы).

Для характеристики местонахождения, более богатого спирорбисами, чем серпулами, остановимся на псковских слоях р. Сяси.

Выше приводились результаты систематического просмотра сборов брахиопод с этой реки с целью выяснения участия в сяньской фауне *Spirorbis omphalodes* Goldf.

Трубки же *Serpula devonica* Pacht. были здесь встречены:

1. На *Camarotoechia aldoga* Nal. Обычно единичные экземпляры как на брюшной, так и на спинной створках, нередко около лобного края и с устьем, обращенным к последнему; большее количество серпул, расположенных в бороздах между ребрами, и точно так же устьями обращенных к лобному краю, наблюдалось лишь в двух случаях. Очень большое число мелких трубочек серпул было встречено лишь однажды на одной брюшной створке *Camarotoechia aldoga* Nal.; на ней все трубочки были обращены своими устьями к лобному краю раковины и тянулись вдоль желобков между ее ребрами. Много реже можно было наблюдать трубочки серпул, пересекающие ребра; либо трубочки червей, закладываясь в бороздах, сперва росли вдоль них, как бы под боковой защитой ребер, но затем, постепенно увеличиваясь в размерах, они могли переходить и на ребра и пересекать их, так как перерастали высоту последних. Иногда серпулы встречаются совместно со спирорбисами.

2. Из 60 осмотренных экземпляров *Spirifer fimbriatus* Conr. мелкие экземпляры серпул были найдены лишь на двух из них как на брюшной, так и на спинной створках; экземпляры, расположенные вблизи от лобного края спинной створки, направлены устьями к последнему.

3. У *Anatrypa micans* Wen. трубочки серпул были встречены на многих экземплярах как на спинной, так и на брюшной ее створках.

4. На раковинах *Anathyris monzevi* Nal. найдено лишь небольшое количество экземпляров серпул. На раковинах *Spirifer muralis* Vern., *Atrypa velikaja* Nal., *Schizophoria tulliensis* Van. и *Productus ilmenicus* Nal. серпулы совершенно встречены не были.

Рассмотренные выше случаи „гирляндового“ расположения спирорбисов свидетельствуют о выборе ими на раковине плеченого мест, наиболее выгодных в смысле аэрации и притока пищи, сейчас же отметим случаи выбора спирорбисами наиболее защищенного места поселения. Образец (№ 1747/138) (табл. VIII, фиг. 2) представляет хорошо сохранившую раковину *Ladogia meyendorfi* Vern., средней величины, с приросшими к ней спирорбисами и колониями аулопор, а также со створкою *Productus (Irboskites) fixatus* Bekk. Раковина происходит из псковских слоев с р. Волхова.

На выпуклой спинной створке с резко выраженным округлым седлом разбросаны отдельные трубочки *Spirorbis*, 1 раковинка *Irboskites* и вдоль самого края раковины как около лобного, так и замочного его отделов, расположены незначительные по величине колонии *Aulopora serpens* Goldf. На брюшной створке *Ladogia* в примакушечной ее части наблюдаются приросшие к створке основания лишь двух трубочек спирорбисов в то время как в синусе, представляющем глубокий и широкий прогиб

сосредоточено максимальное число приросших форм — спирорбисов и аулопор. Все это пространство, являвшееся наиболее защищенным и вместе с тем смежным с лобным краем частью раковины, занято только редкой колонией *Aulopora serpens* с радиально расходящимися устьями, ячен которых направлены устьями преимущественно к краю раковины; кроме того здесь в основании колонии коралла приросло другое 8 трубочек *Spirorbis* и имеются поблизости следы еще нескольких экземпляров тех же форм.

На другом экземпляре *Ladogia meyendorfi* Vern., происходящем из псковских слоев, мы имеем подобное же развитие сравнительно с тем же мест и отложений, среди петель которой расположено лишь меньшее число трубочек *Spirorbis*, чем в первом описанном случае. В ряде других случаев поселения спирорбисов на раковине *L. meyendorfi*, их наибольшее скопление всегда наблюдалось в области синуса брюшной створки и приуроченность этих экземпляров к краям спинной створки.

Крупноседельными бывают иногда и экземпляры *Camarotoechia* в псковских слоях (в особенности на западе нашего района исследований, на р. Великой, где они выделены в особый вид *Cam. pscovensis* Nal.). На одном крупном и длинноязычковом экземпляре *Camarotoechia* с р. Сяси (№ 2425/375) (фиг. 19) наблюдалось скопление спирорбисов (4 крупных и нескольких мелких экземпляров) в языке синуса большей частью около его края (а кроме того три небольшие трубочки *Serpula devonica* Pacht на той же створке также в синусе, но ближе к макушке брюшной створки; трубочки червей лежат в желобках между ребрами скульптуры раковины и направлены в сторону, противоположную от макушки раковины).

Покончив с брахиоподами, являвшимися обычным объектом прирастания для червей-трубкожилов, отметим наблюдавшийся случай массового поселения червей на скелете другого животного. При рассмотрении строматопор уже был отмечен (см. стр. 176) один экземпляр строматопоры из псковских слоев с р. Великой, покрытый колониями двух видов аулопор, личинками червей (*Spirorbis*) и сверлениями (табл. IV, фиг. 2). *Aulopora biseiformis* Goldf. дает на строматопоре лишь одну широко раскинутую колонию, зато веточек *A. serpens* и трубочек *Spirorbis omphalodes* в ней так много, что трудно найти даже небольшой участок строматопорной поверхности, свободной от них (табл. IX). Размеры трубочек *Spirorbis omphalodes* различны. От многих аулопор и червей остались лишь остатки их скелетов и трубочек, прираставшие к строматопоре, в то время, как остальная их часть разрушена. Высокий остов отмершей строматопоры



Фиг. 19. Крупный высокоседельный экземпляр *Camarotoechia* sp. со скоплением трубочек *Spirorbis omphalodes* Goldf. в языке синуса брюшной створки и ориентированными по направлению лобного края раковины трубочками *Serpula devonica* Pacht. Псковские слои. Р. Сясь, лев. бер., у д. Рябовой. №2425/375. 1/2.

поровой колонии возвышался над поверхностью дна и, несомненно, в продолжение долгого времени служил субстратом для поселений многих поколений червей и других животных. Особенно сильно иссверленная макушка строматопоры свидетельствует о том, что она особенно долго была заселена сверлящими организмами: даже тогда, когда ее основание уже было погружено в осадок.

Относительно пелеципод необходимо отметить, что, поскольку в шелонских глинах серпулы обычно покрывают раковины пелеципод, поселяясь на них иногда в большом количестве, постольку в псковских слоях по р. Сяси на пелециподах (*Schizodus devonicus* Vern., *Avicula rostrata* Eichw. и др.) — серпула обнаружено не было; то же самое можно сказать и о гастроподах (в шелонских глинах совершенно отсутствующих).

Для характеристики связи серпул с раковинами пелеципод рассмотрим сперва один случай нарастания трубочек *Serpula devonica*, ориентированных цепочкой параллельно краю раковины. Нарастание имеет место на одной из створок (левой) раковины *Lyriopecten ingriae* Vern. (№ 2425/11); группа найдена в отложениях, о которых много говорилось выше, а именно в глинах низов разреза шелонских слоев по р. Шелонь у д. Теребуни (ниже г. Порхова) (табл. VIII, фиг. 5).

У раковины *Lyriopecten* сохранились обе створки, и вверх (на плитке) обращена левая створка, т. е. та, которая у ныне живущего *Pecten islandicus*, рассмотренного выше, обращена вверх в моменты покоя раковины. На сохранившуюся часть этой створки *Lyriopecten* (она с одного края обломана)росло свыше 80 экз. *Serpula devonica* Pacht различных размеров. Особенно обильно нарастание около мантийного края раковины, где серпулы образуют подобие гирлянды, в которой почти все трубочки своими устьями направлены к краю раковины *Lyriopecten*.

Нарастание серпул не по всей длине гирлянды правильно и одинаково: гирлянда состоит более чем из одного слоя серпул. Основание гирлянды образует один слой трубочек червей (основной ряд гирлянды), на который в одной ее части (правой на изображении) нарастают, образуя ступок, еще трубочки серпул, ориентированные менее правильно, чем трубочки основного ряда. Величина трубочек в обоих рядах более или менее одинакова: трубочки этих рядов не доходят до самого края раковины пластинчатожаберного моллюска — между последним и устьями трубочек остается свободной кайма в 1—1.5 мм шириною.

Большинство трубочек основной гирлянды, а также большинство выросших на нее, не направлены перпендикулярно к краю раковины, а вытянуты в одном направлении, косо пересекаящем раковину. Ввиду этого в левой части раковины (на фотографии) трубочки расположены по отношению к краю раковины *Lyriopecten* значительно более косо, чем на правой стороне, где они оказываются даже ориентированными перпендикулярно к краю.

Кроме, как по краю раковины *Lyriopecten*, ряд серпул вырос на средней части его раковины, причем и эти экземпляры в своем расположении следуют общему направлению в сторону правого (заднего) угла мантийного края. Это общее выдерживающееся направление трубочек без сомнения является не случайным, а связанным с выгодами, которые из него вытекают для червей.

Следовательно, в описываемом случае мы имеем проявление двух ориентированных начал: с одной стороны край раковины *Lyriopecten*, обусловивший нарастание трубочек около него, параллельно его очертаниям и, с другой стороны, — существование какой-то причины, которая обусловила ориентировку трубочек в одном определенном преобладающем направлении. И здесь гирляндное нарастание трубочек серпул, притом в некотором расстоянии от лобного края раковины, приходится скорее всего рассматривать, как явление, произошедшее во время жизни пелеципод, в связи с биологической обстановкой и выгодами, поясненными выше при описании гирлянд на девонских брахиоподах и мурманском пектене. Дальнейшее одностороннее отклонение трубочек лучше всего объяснимо при допущении малой подвижности раковины, по крайней мере после прирастания к ней трубочек червей; последние, развивавшиеся на поверхности неподвижной раковины, тянулись, надо думать, в сторону постоянного источника пищи или света, что и обусловило их одностороннюю ориентировку.

Ориентированный рост трубочек серпул наблюдается и на другой пелеципode в шелонских слоях — *Avicula rostrata* Eichw., образывавшей банки на дне шелонской лагуны (не ползавшей и не зарывавшейся, как *Schizodus*).¹

На *Avicula rostrata* Eichw. (обычно в больших раковинах), лежащих в тех же слоях по соседству с шизодусами, можно наблюдать поселения серпул около самого брюшного края левой створки раковины, с обращенными к нему устьями трубочек (№ 2425/411) (фиг. 20). Такая ориентировка трубочек червей могла иметь место и на раковинах мертвых пелеципод, однако ее появление при жизни пелеципод является более вероятным.

Спирорбисы были встречены в верхнедевонских отложениях Ленинградской области всегда в приросшем состоянии либо к скелетным образованиям организмов, либо к предметам неорганической природы; очень редко их трубочки встречаются отдельно, однако и в этом случае принадле-

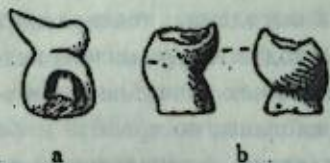
¹ На раковинах *Schizodus devonicus* Vern. не наблюдается серпул, сосредоточенных около края раковины, и мы их чаще всего находим без всякого порядка на выпуклой средней части створки, либо по всей ее поверхности (табл. VIII, фиг. 7).



Фиг. 20. Ориентированный рост трубочек *Serpula devonica* Pacht в области брюшного края левой створки раковины *Avicula rostrata* Eichw. Шелонские слои (основание). Р. Шелонь, прав. бер., д. Теребуни. № 2425/411. 2/4.

лежат экземплярам, оторванным от субстрата перечисленных категорий. В современных морях очень часто наблюдается обрастание трубчатых спирорбисов бурых водорослей (ср. Мурманский берег Баренцова моря). После отмирания и сгнивания последних трубочки спирорбисов падают на дно, где и захороняются. Мы совершенно не находим в девоне подобных скоплений трубочек спирорбисов, каковые могли бы образоваться от червей, прираставших к водорослям, после бесследного исчезновения последних. Поэтому мы в некотором праве предполагать отсутствие подобного рода биоценозов в верхнедевонском море и, следовательно, отсутствие в нем подобных (водорослевых) зарослей.

Вот те наблюдения и выводы, которые удалось сделать по вопросу о прирастании трубчатых червей; эти наблюдения проливают некоторый свет на экологию этих животных, а с другой стороны охарактеризовывают



Фиг. 21. Несколько особенно крупных экземпляров *Spirorbis omphalodes* Goldf., оторванные от субстрата. Псковские слои. Р. Сясь: а — лев. бер., выше д. Андреевщины (№ 2425/396) и б — лев. бер., против д. Булига „слои в 0.60 м“ (№ 2425/395). 3/5.

также и жизненную обстановку тех форм, которых они встречаются в приросшем состоянии, а именно плеченогих и пластинчатожабрных моллюсков. О паразитических отношениях червей к этим животным, конечно, говорить не приходится: мы здесь имеем случаи комменсализма — формы сожительства безвредной, а также и бесполезной для хозяев червей.

В заключение помещаем для иллюстрации рисунки и фотографии (фиг. 21 в тексте, табл. IV, фиг. 4 и табл. VIII, фиг. 1) более

5. ПЛЕЧЕНОГИЕ

Отложения Главного девонского поля дали большой и очень полезный материал по вопросу о прикреплении и прирастании плеченогих, с вытекающими отсюда последствиями. Подобно тому, как и по отношению к другим группам организмов, разбираемым в данном очерке, так и по отношению к брахиоподам успеху нашей работы способствовали, кроме обилия собранного материала, главным образом предпринятые в поле специальные поиски объектов, ценных в палеозтологическом отношении.

Вопросы, к рассмотрению которых мы переходим в этой части очерка, не впервые обсуждаются в русской литературе: им посвящена специальная работа Н. Н. Яковлева „Прикрепление брахиопод, как основа видов и родов“ (Труды Геол. Ком., Нов. сер., вып. 48, 1908 г.). Свои рассуждения

о прикреплении плеченогих и связанной с этим явлением преимущественно на русском материале, в частности на некоторых брахиоподах из девонских отложений, Яковлев пользуется при этом в значительной степени чужими сборами из разных мест и горизонтов, а также литературными указаниями. Такой широкий охват материала был необходим для подкрепления и обобщения выводов автора. Все же приходится отметить, что более широко поставленные личные сборы и личные полевые наблюдения, в частности над ископаемым в разрезе отдельных форм брахиопод, над их совместным отложением, над характером осадка, их захоронившего, и над другими факторами дали бы автору дополнительный и весьма ценный материал, который ему не доставал и который, наверное, повлиял бы на его окончательные выводы.

Наши сборы и наблюдения по брахиоподам из северо-западного района дополняют и отчасти изменяют картину, нарисованную Яковлевым в его очерке; к общим выводам, к которым можно прийти на основании изучения нашего материала, мы вернемся впоследствии после систематического просмотра материала.

Брахиоподы жили не во всех фациях дна девонского моря территории Главного поля; они, например, обычно отсутствовали в фациях глинистого дна, а если здесь и существовали, то в сильно обедненном составе, фауны представлены одним—двумя видами. Чаще всего мы встречаем брахиопод в фациях ракушняков, галечников, известняковых платформ и известковых илов; первые три разновидности этих фаций существовали в условиях сильно подвижной воды. В беспокойных условиях существования, под постоянным воздействием волн и течений, брахиоподы широко пользовались своей способностью к прирастанию, а среди них вырабатывались в этом направлении крайние типы вроде *Irboskites*.

Большинство плеченогих, населявших верхнедевонское море на территории нынешней Ленинградской области, тем или иным способом прикреплялись к месту своего обитания. Мы можем различить среди них по характеру прикрепления две группы: первую группу, представители которой прикреплялись к субстрату при помощи ножки, и вторую группу форм, у которых ножка отсутствовала и которые прикреплялись к субстрату непосредственно самой раковиной. Таким образом мы можем различать две группы: группу прикреплявшихся и группу прираставших плеченогих, фиксируя за каждым из этих терминов тот более широкий смысл, который указан выше.

В первой группе относятся представители следующих родов замковых брахиопод: *Spirifer*, *Cyrtina*, *Atrypa*, *Anatrypa*, *Anathyris*, *Camarotoechia*, *Ladogia*, *Pugnax*, *Schizophoria*; ко второй группе относятся: из замковых — *Productus* с подродом *Irboskites* и *Streptorhynchus*, а из беззамковых — *Crania*.

спинною створкою, экземпляр *c* — брюшною (экземпляр *d* обращен кверху площадкою брюшной створки).

Форма раковины у всех этих экземпляров различная: *a* обладает сжатою с боков, короткокрылою формою раковины, *b* — ширококрылою, *c* — не столь ширококрылою. Экземпляр *c* является наиболее крупным в то время, как по отношению к экземплярам *a* и *b*, в различной степени широким, все же можно говорить об одинаковом их росте. Дело в следующем: расстояние от макушки спинной створки до лобного края (в седле) у этих двух экземпляров является одинаковым, что дает право говорить об одинаковом их индивидуальном возрасте, о том, что они одновременно приросли к брюшной створке спирифера, к которой экземпляр *c*, судя по всему, прикрепился ранее.

Различная ориентировка створок у спириферов *a* и *b* с одной стороны, и у *c* — с другой, а также характер обрастания их аулопорам (*Aulopora serpens* Goldf.) дают нам возможность установить нижнюю и верхнюю поверхности группы спириферов в различные моменты ее существования.

Из сопоставления различных особенностей вытекает, что отдельная (брюшная) створка, служившая местом последовательного прикрепления остальных спириферов, была первоначально ориентирована выпуклостью вверх, т. е. занимала нормальное положение выпукло-вогнутой раковины на поверхности дна в условиях подвижной водной среды. В это время к створке прикрепилась и стала развиваться: 1) *Spirifer c*, расположившись таким образом, что брюшная створка была направлена вниз, а спинная вверх, и 2) *Spirifer d*, прикрепившийся торчком, т. е. макушками створок, направленными вниз и лобным краем раковины, направленным в противоположную сторону. На экземпляре *c* поселились аулопоры (заметны они и на экземпляре *d*); они сплошную сеткою покрыли вплоть до самого лобного края его спинную створку, оставив свободной лишь ограниченную примакущечную часть этой створки; на брюшной створке они заняли лишь небольшой участок в синусе около лобного края, а также слабо развились по крыльям вдоль того же края раковины. Одновременно с экземплярами *c* и *d* к створке, служившей для них субстратом, был прикреплен по крайней мере еще один спирифер. Он был расположен своим замочным краем под углом к первому экземпляру спирифера; при этом он находился в том месте, в котором четырехугольник, образованный впоследствии прикреплением и других спириферов (*a* и *b*), является сейчас незамкнутым. Этот второй экземпляр спирифера на верное уже находился на створке и достиг значительных размеров к моменту прикрепления к створке личинки экземпляра *c*. Судить обо всем этом мы можем по чрезвычайно сильной прижизненной деформации одного из крыльев (правого) экземпляра *c*. Эта деформация, совершенно изуродовавшая один бок раковины, свидетельствует, повидимому, о непреодолимом препятствии, которое встречал этот бок раковины

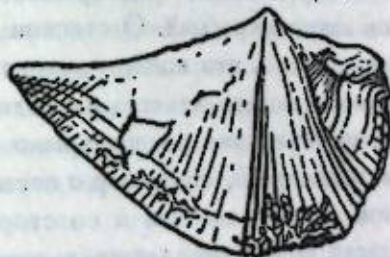
экземпляра *c* при своем росте. Подобной резкой деформации раковины, развившей ее полную асимметрию, мне не пришлось наблюдать во второй раз на других экземплярах спириферов. Левое крыло раковины развито и почти совершенно нормально, зато правое, можно сказать, почти полностью отсутствует. На брюшной створке этой половинки раковины наблюдается очень глубокая широкая вдавленность, сопровождаемая довольно резкими линиями нарастания; кроме того вблизи лобного края имеются глубокая поперечная морщина и бородавкообразный вырост раковины (фиг. 23). На спинной створке имеется несколько глубоких морщинок в части раковины, примыкающей к замочному краю, и несколько направленных к последнему. На лобной створке укороченная область правой половины раковины имеет ненормальное образование в форме узкого валика, к концу области переходящего в пластину, вытянутую вдоль лобного края арка.

Дальнейшая судьба группы спириферов была такова. Группа была опрокинута, по всей вероятности лишь после того на ней (одновременно) поселились спириферы, обозначенные буквами *a* и *b*. Эти экземпляры спириферов так же, как в свое время и *Spirifer c*, обладали до жизни нормальной, часто встречаю-

щейся ориентировкой раковины, т. е. были направлены выпуклою брюшною створкою вниз, а спинною — в противоположную сторону. На этих экземплярах спириферов также поселились аулопоры (*A. serpens* Goldf.), распространившиеся на спинных створках гирляндобразно вдоль их лобного края; на обнаженных частях боковых поверхностей их брюшных створок также видны аулопоры вблизи лобного края раковины.

Прикрепление спириферов к субстрату, в описываемом случае к отдельной брюшной створке спирифера, происходило ножкою, которую мы себе можем мыслить в виде ножки современных *Rhynchonella*, *Terebratulina* и др. Ножка у *Spirifer*'ов из группы *Spirifer verneuili* March. несомненно существовала: с одной стороны у них всегда имелось открытое дельтириальное отверстие для выхода ножки, с другой стороны оно не закрывалось макушкою спинной створки при открывании раковины, даже если последнее было значительным.

Несмотря на крупное отверстие для выхода ножки, говорить о наличии длинной массивной ножки не приходится. Об этом с большой определенностью свидетельствуют следующие особенности, которые можно усмотреть на спириферах описываемой группы: во-первых, близость расположения у них дельтириального отверстия к месту прикрепления и, во-вторых, особенности в деформации створок, которые могли появиться



Фиг. 23. Поверхность брюшной створки наиболее крупного ненормально развитого экземпляра (*c*) в 1-й естественной группе *Spirifer schelonicus* Nal. Свиноордские слои. Рч. Колошка, лев. бер., против д. Шапковой. № 2425/52. 1/2.

лишь при соприкосновении вплотную раковин плеченогих с субстратом. Так, в дельтириальное отверстие раковины *a* даже несколько вдавливается макушка створки, служившей местом прикрепления группы; к примакнутой части агеа экземпляра *c* под прямым углом подходит лобный край этой створки в то время, как дельтириальное отверстие экз. *b* широко касается наружной поверхности той же створки.

Относительно деформации раковин, входящих в группу, можно сказать следующее. О крайней степени деформации одной из половин раковины экземпляра *c* выше уже говорилось. Экз. *b* развит симметрично или почти симметрично, поскольку об этом можно судить по сохранившейся большей части раковины — его крылья имели возможность правильно развиваться; он ширококрылый. О степени асимметрии экз. *a* говорить затруднительно ввиду того, что конец правого его крыла отломан; повидимому, это крыло было длиннее левого; последнее укорочено: правильному его развитию препятствовало правое крыло спирифера *b*. Кроме ущемления со стороны экземпляра *b*, спирифер *a* испытывал значительные стеснения в нормальном своем развитии и со стороны створки — субстрата; эти препятствия могли получиться лишь в результате плотного соприкосновения раковин с субстратом (см. выше). Мы здесь имеем следующее явление: правая ветвь замочного края, не соприкасавшаяся со створкой, служившей местом прикрепления раковины, является нормально развитой, прямой, с отходящими от нее тонкими линиями нарастания, запечатлевшими прежние положения края раковины; в то же время левая ветвь замочного края обладает изъятиями в местах ее стыка со створкою, а также рубцами и морщинками, направленными перпендикулярно к замочному краю и наиболее резкими у последнего, по мере же удаления от него постепенно затухающими. При рассмотрении последствий этого длительного соприкосновения вплотную живого спирифера с мертвой раковиной другого, естественно возникает вопрос, не прирастал ли данный спирифер к створке также и участком поверхности агеа.

2-я группа *Spirifer schelonicus* Nal.

Рч. Колошка, прав. бер., у д. Угощи, слой № 2, сборы 1929 г. № 2525/12.
(Табл. X, фиг. 3; фиг. 24 в тексте).

Группа состоит из 5 цельных, двустворчатых экземпляров *Spirifer schelonicus* Nal., среди которых имеются четыре крупных и один молодой экземпляр, и одного одностворчатого, а именно брюшной створки того же вида.

Крупные экземпляры окружают отдельную брюшную створку и макушками направлены к ней; маленький спирифер направлен макушками к одному из взрослых экземпляров. Все цельные крупные экземпляры ориентированы на плитке одинаково, а именно брюшною створкою вверх; отдельная створка ориентирована наоборот, а маленький экземпляр — наоборот цельным крупным и подобно отдельной створке. Экземпляры

d и *e* прикреплялись к отдельной брюшной створке, в то время как маленький экземпляр (*e*) был прикреплен к спинной створке крупного экземпляра *c*.

Экземпляры *a*, *b* и *c* прижимались друг к другу, они теснили друг друга, что отразилось на форме и проявилось на ряде деталей строения раковин; экземпляры *d* и *e* не находились в стесненных условиях во время роста, о чем можно судить по хорошо развитым их раковинам.

Рассмотрим в отдельности все экземпляры этой группы спириферов. Экземпляр *b*. Наибольшее стеснение в развитии, естественно, испытывал центральный экземпляр из группы спириферов *a*, *b* и *c*, зажатый между двумя, находившимися по его бокам, почему на нем наиболее отчетливо отразились неблагоприятные условия развития. Они проявились в сильном искривлении раковины, хорошо заметном на сильно изогнутом синусе брюшной створки, уклонившемся в сторону от соседнего экземпляра (*a*), являвшегося главным препятствием для правильного развития экземпляра *b*. Искривление раковины повторяет изгиб примыкающей к ней части раковины *a*. По направлению синуса спирифера *b* видно, что эта раковина (и ее синус) сперва, когда раковина была еще не велика и не испытывала тесноты, развивались симметрично (бока синуса образуют две расходящиеся от макушки прямые линии) и что лишь при дальнейшем росте началось и дальше продолжалось искривление раковины и, соответственно, ее синуса. На краю левого крыла, прижатого к раковине спирифера *c*, имеются ступенчато расположенные небольшие мозолистые площадки, являющиеся результатом стесненного развития раковины и с этой стороны. В дистальной половине синуса рассматриваемого экземпляра *b* к нему приросла (неполностью уцелевшая) редкая колония *Aulopora serpens* Goldf., веточки которой направлены в разные стороны. На доступном для наблюдения краевом участке лобной области спинной створки имеется более густое нарастание аулопор, достигающее до самого края створки, с устьями отдельных трубочек, направленными к этому краю.

Экземпляр *a* был несколько стеснен в своем развитии соседним экземпляром *b*, что сказалось в некотором, правда очень слабом, искривлении раковины в молодости, опять-таки отмеченном ее синусом, в сторону от спирифера *b*. В остальном раковина довольно симметричная; правое крыло развито хорошо; повидимому, и левое не было угнетено (оно целиком не сохранилось). *Aulopora serpens* Goldf. развита довольно густо в синусе вблизи от лобного края; сохранилась небольшая веточка и на одной из боковых поверхностей брюшной створки. Спинная створка покрыта густым войлоком аулопор, достигающим где полностью, где не совсем до лобного края раковины.

Экземпляр *c* менее ширококрыл, чем остальные крупные экземпляры спириферов и обладает более резкими линиями нарастания раковины вблизи ее лобного края. Обе эти особенности, повидимому, находятся в связи с зажатым положением этого спирифера между створкою,

служившего местом ее прикрепления, и соседним экземпляром *b*. На левой боковой поверхности (правая прикрыта крылом соседнего спирифера) вблизи от замочного края различимы морщины, указывающие на неправильности роста, повидному, в связи со стеснением раковины с этой стороны створкою-субстратом. В лобной части синуса расположилась небольшая колония *Aulopora serpens* с устьями отдельных трубочек, обращенными к краю раковины.

Экземпляр *d*, расположенный вдали от остальных экземпляров, не был стеснен в правильном росте, почему его раковина развита симметрично. На этом спирифере наблюдается довольно обильное нарастание аулопор, как в синусе брюшной створки, так, в особенности, на правой боковой поверхности; на левом боку они отсутствуют. Аулопоры развиты также обильно на доступной для наблюдения части спинной створки, на которой они доходят до лобного края. Столь значительное обрастание кораллами брюшной створки этого спирифера, не особенно часто встречающееся, бесспорно находится в связи с особенностями прикрепления этого экземпляра спирифера к отдельной створке. *Spirifer* был вплотную прикреплен к краю створки, расположенной в центре группы (фиг. 24) и во взрослом состоянии опирался не только на эту створку, но, главным образом, непосредственно на поверхность дна, которого он касался макушкой брюшной створки и ее левым боком.



Фиг. 24. Экземпляр *d* из 2-й группы *Spirifer schelonicus* Nal., своей арее вплотную примыкающий к отдельной, центральной створке, к которой он был прикреплен. Свиногорские слои. Рч. Колошка, против д. Угощи. № 2425/12. 1/4.

Вследствие этого аулопорный покров не мог развиваться на этих частях раковины, а распространился лишь на синусовый участок и правый бок раковины, которые возвышались над поверхностью дна.

Экземпляр *e* представляет молодой экземпляр *Spirifer schelonicus* Nal., прикрепившийся к краю спинной створки взрослого экземпляра *c*. Стеснения в своем развитии он не испытывал, а потому развит симметрично. На спинной створке молодого экземпляра, которая в отличие от всех остальных экземпляров обращена на плитке вверх, имеются лишь зачатки колоний аулопор, в то время, как они развиты значительно более сильно на видимой части брюшной створки и здесь доходят до ее лобного края. Такое распределение колоний аулопор на раковине спирифера *e*, не бывших стесненными в своем развитии на спинной створке, станет понятным, если принять, что аулопоры предпочитали селиться на створках брахиопод и на тех их частях, которые были обращены кверху по направлению к свету.¹ Таковую створкою у спириферов чаще всего

¹ Возможно, что мы здесь имеем перед собой проявление фототропизма, связанного с симбиозом кораллов с водорослями, как это имеет место у современных мадрепоровых кораллов, обитателей и строителей коралловых рифов.

была спинная, на которой мы в большинстве случаев и находим нормальное развитие аулопор, или лобные части обеих створок (см. отдел о кораллах); в данной же группе при жизни малый экземпляр составлял исключение, так как был направлен кверху не спинной створкой, как обычно, а брюшной.

О рассматриваемой группе спириферов можно с уверенностью сказать, что она является, как и первая группа, естественной, а не случайной, которая могла получиться при захоронении в тесном контакте отдельных экземпляров, не бывших связанными друг с другом при жизни. Аргументом тому служат из только что выясненных особенностей: 1) ориентированное направление макушек крупных экземпляров спириферов к общему центру, а именно к свободной створке спирифера; 2) искривления раковины, мозолистые образования и морщины, указывающие на взаимное стеснение в нормальном росте; 3) касание выпуклой поверхностью одного экземпляра вогнутой поверхности соседнего, указывающее на оптимальное использование пространства, предоставленного для развития.

Далее, из рассмотрения группы и отдельных ее составляющих вытекает, что поверхность группы, обращенная к наблюдателю, является ее «физиологической» нижней поверхностью: все крупные цельные экземпляры спириферов были обращены брюшными створками вниз, к поверхности дна, лежали на нем или касались его.¹ Об этом свидетельствует, как характер распределения аулопор на створках спириферов (см. отдел о кораллах), так и следующее обстоятельство. В случае неподвешивания прикрепленно-живущих брахиопод, что, как правило, имело место у таких крупных форм, как рассматриваемый *Spirifer* во взрослом состоянии, — а прикрепления при помощи ножки, соединенного с лежащим, раковина должна была опираться на одну из створок, лежала на ней. Таковую створкою не могла быть спинная, подвижная створка, при неподвижной или очень мало подвижной брюшной, так как иначе раковина не была бы в состоянии раскрываться. При лежании спириферов на брюшных створках,² отдельная брюшная створка, находящаяся в центре группы, при жизни последней была обращена выпуклостью вверх, согласно общим закономерностям ориентировки выпукло-вогнутых раковин в беспокойных условиях отложения осадка. Эта створка сейчас положена и вид у нее более ветхий, чем у всех остальных экземпляров: она

¹ Установлением физиологически нижней поверхности группы мы еще не доказали, что она являлась для группы нижней при захоронении в слое ракушняка на дне девонского моря. Дело в том, что группа представляла нечто цельное и могла быть выведена из естественного положения, целиком перевернута и в таком виде погребена.

² Раковины спириферов могли, конечно, располагаться и «торчком», т. е. с ареей направленной вниз и вверх глядящим лобным краем обеих створок (ср. описание групп *Spirifer buregi* Nal., даваемое ниже); подобное положение раковин было, повидному, также довольно обычным.

принадлежала уже отмершему экземпляру спирифера и некоторое время перекачивалась по дну и подвергалась растворяющему воздействию воды или организмов перед тем, как к ней прикрепилась личинка спирифера, составившие описанную биологическую группу.

Относительно характера прикрепления живых спириферов к мертвой створке можно высказать следующее. *Spirifer d.*, как указано выше, непосредственно своим дельтиримальным отверстием примыкает к наружной поверхности центральной створки, наподобие спириферов первой описанной группы. Экземпляры *a*, *b* и *c*, по крайней мере первые два из них, не касаются вплотную своей ареей общего субстрата; они с ним были связаны по всей вероятности при помощи более длинной ножки, чем остальные экземпляры этой и первой описанной группы; ножки у них, повидимому, вытянулись во время роста и раздвигания раковин. *Spirifer d* имел возможность вплотную прикрепляться ножкою к створке (спинной) спирифера *c*.

Таковы результаты биологического анализа обеих естественных групп *Spirifer schelonicus* Nal., найденных среди ракушняков свинордских слоев.¹ Все остальные экземпляры этого вида — а их собрано несколько сотен — были встречены врозь уже несвязанными друг с другом или с иным мыслимым субстратом. Они представлены цельными раковинами или отдельными створками. Число первых значительно, притом они обычно обладают великолепной сохранностью, мало или совершенно не потеряны. Отдельные же створки нередко несут на себе следы окатывания, в особенности выпуклых частей (например, седла), являющиеся результатом их перекачивания по дну и истирания другими раковинами.

Редкий экземпляр *Spirifer schelonicus* Nal. является абсолютно симметричным в строении раковины; на многих видно ее искривление, в различной степени сильно выраженное и резче всего проявляющееся на различиях в длине крыльев и связанных с ними обеих половин ареей, а также на отклонении вправо или влево макушки брюшной створки.

Сильная асимметрия раковины наблюдается, например, на экземпляре *Spirifer schelonicus* Nal., изображенном на табл. XI, фиг. 1 (№ 2425/351), также происходящем с рч. Колошки.

Можно определенно сказать, что для данного вида спирифера, как и для других видов этого рода, а также для ряда других родов брахиопод, которые прирастали, прикреплялись и жили в стесненной обстановке, (и некоторых из которых мы коснемся ниже), отсутствие полной двусторонней симметрии раковины является не исключением, а обычным явлением, даже правилом. Как явствует из описания обеих групп спириферов, асимметрия в строении их раковины вызвана двумя основными причинами:

¹ На табл. X фиг. 4 изображены два цельных экземпляра *Spirifer schelonicus* Nal., обращенные друг к другу ареей и, повидимому, также образующие естественную группу. Между этими экземплярами вклинилась брюшная створка небольшого спирифера и она была сдавлена после захоронения.

нормальностью их поселений при прикрепленном образе жизни. В то же время раковина спирифера, прикрепившаяся ножкою к постороннему объекту, обычно к раковине другого экземпляра спирифера, и не встречавшая препятствия для своего нормального роста, развивалась симметрично.

К явлениям, в значительной степени связанным с подобными условиями существования, относятся и асимметричные изъяны в развитии, наблюдаемые на целом ряде экземпляров *Sp. schelonicus* Nal. Один из таких спириферов, наиболее „пострадавших“, входит в первую группу (*Spirifer c*): у него почти совершенно не развито правое крыло, имеется лишь короткий уродливый „обрубок“ правого бока раковины с неправильной поверхностью створок, морщинами и неровным краем створки обеих створок (см. стр. 201). Другой экземпляр спирифера с ненормальностями в строении раковины подобного рода, однако значительно менее резко выраженными, изображен на табл. XI, фиг. 2 (№ 2425/413). У этого экземпляра пострадала правая половина раковины. В продолжение почти всей жизни спирифера рост ее протекал ненормально, что проявилось на образовании морщин, местами сильно углубленных, на обеих створках в этой половине раковины. Как всегда в подобных случаях бывает, морщины одной створки соответствуют морщинам на противоположной; в подобном соответствии находится и резкость морщин на отдельных створках. Все эти особенности указывают на то, что морщины или ямки не являются результатом повреждения уже сформировавшейся створки вдали от ее края, но представляют повреждения края раковины во время его формирования. Ступенчатое расположение борозд, столь резко отмеченных на брюшной створке, свидетельствует о том, что причина, обуславливавшая ненормальное развитие края раковины в данной ее части (мы полагаем — по соседству прикрепленная раковина, теснившая описываемую), существовала в течение значительного промежутка времени, покуда не исчезло ее воздействие. Ненормальное развитие правой половины раковины отразилось и на левой половине в том отношении, что синус и соответственно седло раковины отклонились влево, чтобы затем дать поворот направо. Изгиб срединной линии створки на экземплярах с недоразвитым одним боком в сторону последнего является обычным явлением и может быть объяснен стремлением животного уравновесить этот бок, обладавший меньшей величиной и соответственно меньшим весом.

На табл. XI, фиг. 3 изображен другой экземпляр *Spirifer schelonicus* Nal. (№ 2425/353) также из свинордских слоев с рч. Колошки (л. Шапкова-Васильчикова), с асимметрично развитой раковинкой в связи с образованием резкой борозды на ее правой половине. Как и в предыдущем случае, борозде на брюшной створке в точности соответствует борозда на спинной створке; в то же время синус вместе с седлом отклонился вправо, чтобы впоследствии занять снова положение в плоскости симметрии раковины.

Борозды, идущие вдоль определенных участков линий нарастания раковины *Spirifer schelonicus* Nal., а именно начинающиеся на спиной створке у самого замочного края, а на брюшной у перегиба поверхности раковины в арейную площадку, являются наиболее обычным явлением, и их локализация именно на этих частях раковины и отсутствие, например, в области синуса и седла, может быть объяснено тем, что как раз эти части раковины у поперечно-вытянутых спириферов должны были в первую очередь принимать боковое давление соседних экземпляров спириферов и других препятствий.

Фиг. 25. Брюшная створка *Spirifer schelonicus* Nal. с недоразвитым левым крылом и глубокими ямками в левой половине раковины около ареа. Свиногорские слои. Р. Шелони, прав. бер., ниже д. Петровщины. № 2425/362. 1/1.

На фиг. 25 изображен крупный экземпляр брюшной створки *Spirifer schelonicus* Nal. из свиногорских слоев с р. Шелони (д. Петровщины, № 2425/362) с глубокими ямками в левой половине около края ареа и соответственным недоразвитием последней. Другая брюшная створка с глубокой ямкой с рч. Колошки (д. Шапкова-Васильчикова, № 2425/363) изображена на фиг. 26.

Появление подобных ненормальностей, если не всех, то части их в развитии раковин брахиопод приходится, по видимому, отнести также за счет тесноты и скученности обитания (избежать которые неподвижным брахиоподам было невозможно). Одна раковина сильно теснила другую, как бы внедрялась в нее, чиня препятствия нормальному росту раковины плеченого вдоль ее края, образуя в ней изъяды, которые затем оставались запечатленными в раковине на всю жизнь. Возможно также и иное истолкование подобных изъядов (а также ненормально развитых боков раковин спириферов, неоднократно отмечавшихся выше): быть может подобные уродства являются результатом механических повреждений, впоследствии залеченных животным, или проявлением патологических явлений его самого.

К последнего рода явлениям (патологическим) мы можем с большею уверенностью отнести несимметричные, а симметричные неправильности в росте, не являющиеся локализованными в одной части раковины, а прослеживаемые, как на брюшной, так и на спиной створке по линиям, соответствующим прежнему положению края раковины. Положение последнего в отдельные моменты роста раковины отмечается линиями нарастания. Таковые являются указателями некоторой неравномерности, периодичности роста



Фиг. 26. Брюшная створка *Spirifer schelonicus* Nal. с глубокой ямкой на правой половине (на краю ареа). Свиногорские слои. Рч. Колошка, лев. бер. д. Шапкова-Васильчикова. № 2425/363. 1/1.

являющейся обычной для брахиопод и моллюсков. Изредка может-нибудь одна линия нарастания выделяется из остальных своею резкостью; она как бы отсекает ограничиваемую ею более старую часть раковины от последующего прироста (при этом может создаваться впечатление как бы вложенности большей раковины в меньшую). В подобном случае уже можно говорить о некоторой общей ненормальности роста, обусловившей его задержку. Таких резких линий нарастания может иметься на фоне других, нормальных, и более одной. На фиг. 27 изображена брюшная створка *Spirifer schelonicus* Nal. (№ 2425/422) с чрезвычайно резко отсеченной макушкой.

Следующим этапом в ненормальном развитии раковины, связанным с внутренними причинами, могущими, в свою очередь, зависеть от внешних, является выделение вдоль ненормальной линии нарастания борозд или ямок, развитых по всей линии, либо более локально. Именно приуроченность этих образований к ненормальной линии нарастания может быть рассматриваема как указание на наличие внутренней причины их появления, в особенности если борозд и ямок имеется больше, чем одна, и если они расположены симметрично по отношению к плоскости симметрии раковины. Правда, и в таком случае возможно иное объяснение, а именно данное повреждение или препятствие могло отразиться и на правильном развитии всей раковины, которое, со своей стороны, могло запечатлеться в характере линии нарастания, соответствующей данному моменту жизни плеченого. В этом случае одностороннего внешнего вмешательства в нормальное развитие раковины труднее могли образоваться изъяды в раковине не в одном, а в нескольких местах (в пределах той же линии нарастания), хотя, быть может, и это было возможно, если допустить появление регулятивной реакции в организме плеченого.

Из других особенностей большого количества просмотренных отдельных створок и раковин *Spirifer schelonicus* Nal. необходимо отметить, что большинство из них в той или иной степени обросло трубками *Spirorbis omphalodes* Goldf. и колониями аулопор (*Aulopora serpens* Goldf. и *Aulopora tubaeformis* Goldf.). Чистые раковины встречаются реже, чем раковины с червями и кораллами, причем совместно с обросшими экземплярами найдены, как мелкие, так и крупные, совершенно не обросшие экземпляры спириферов. Аулопоры и спириорбисы встречаются на спириферах, как отдельно, так и совместно; густота их распределения и порядок размещения различны. Есть обрастания заведомо вторичные,



Фиг. 27. *Spirifer schelonicus* Nal., претерпевший продолжительную задержку в нормальном росте раковины в начале ее развития. Свиногорские слои. Рч. Колошка, выше д. Шапковой. № 2425/422. 5/3.

т. е. нарастания на мертвые раковины. Большинство же, повидимому, является первичными, т. е. прижизненными, в общем подчиняющимися тем закономерностям в распределении на поверхности раковины, которые указывались при описании обеих естественных групп спириферов и более полно были освещены в отделах о червях и кораллах.

Spirifer buregi Nal.

Перейдем к рассмотрению наиболее интересных находок, относящихся к другому спириферу — *Spirifer buregi* Nal. — из бурегских слоев, по которым он получил свое название.

Групп и отдельных экземпляров этого вида, сохранившихся *in situ*, прикрепленными к месту их жизни, было найдено больше, чем *Sp. scholonicus* Nal.; при этом объекты, к которым они прикреплялись, оказались иными, чем у последнего вида. Относящиеся сюда находки были сделаны все в одном слое, точнее оказались приуроченными к поверхности одного слоя, расположенного в нижней половине разреза бурегских слоев в бассейне р. Великой. Эта поверхность была названа „нижней строматопоровой“ по обилию расположенных на ней желваков строматопор (*Parallelopora heckeri* Riab., *P. socialis* Riab., *Clathrodictyon actinostromiformis* Riab.) в отличие от „верхней строматопоровой поверхности“, залегающей на 0.6—0.8 м выше и также отмеченной присутствием строматопор, правда в меньшем количестве. Спириферы были обнаружены в прикрепленном состоянии, как на этих желвакообразных строматопорах, так и на более плоских строматопоровых покровах, выросших на поверхность известнякового слоя или покрывающих его тонкой пленкой. В некоторых наблюдавшихся случаях кажется, что спириферы селились непосредственно на поверхности слоя, представлявшего к моменту появления на нем строматопор и спириферов уже вполне затвердевшее известняковое ложе. В наружной поверхности строматопор, на которых встречены спириферы, наблюдались сверления, на других же экземплярах также и аупоры (*Aulopora tubaeformis* Goldf. и *A. serpens* Goldf.) и спирорбисы.

На „строматопоровых“ поверхностях разреза бурегских слоев р. Великой, как на нижней, так и на верхней, спириферы встречаются не только в прикрепленном состоянии: мы здесь находим все переходы от экземпляров, не сместившихся с того места, на котором они были прикреплены ножкою, через цельные раковины, оторванные от места жительства, и разрозненные створки — к измельченным остаткам их раковинной оболочки различной величины.

Спириферы были встречены *in situ* в указанных условиях в следующих местах в Островском районе:

- 1) на правом берегу р. Великой против д. Щегольцы (обн. № 1);
- 2) на правом берегу р. Великой под д. Ивахиной (обн. № 15); 3) на рч. Щепце, правом притоке р. Великой, в районе д. Казино (обн. №№ 15 и 18) и 4) на р. Кухве, левом притоке р. Великой, под д. Усоны (обн. № 7).

Наиболее интересным явилось первое из указанных местонахождений, где поверхность слоя была усеяна большим количеством спириферов. Опишем сперва несколько находок спириферов, прикрепленных к желвакообразным строматопорам.

1. Строматопора с 1 экз. спирифера

Р. Кухва, д. Усоны (?). № 2425/154. (Табл. XI, фиг. 5)

Желвакообразная строматопора, достигающая в высоту 6 см, выросла на нижнюю строматопоровую поверхность, являющуюся в данном месте мелкобугорчатой. Строение строматопоры отчетливо-слоистое; она состоит из чередования более светлых и более темных слоев; последние составляют строматопоровые пленки, первые — тонкие прослойки затвердевшего известнякового ила. Нижние слои желвака повторяют все неровности субстрата, заходя в его углубления; далее кверху пленки по мере наслаивания постепенно выравниваются над мелкими неровностями субстрата, в то время как над крупными они продолжают сохранять свою волнистую форму; объясняется это тем, что при наличии перегиба в поверхности строматопоры, на буграх нарастание строматопоровой пленки шло быстрее, чем на углубленных участках.

К боковой поверхности строматопоры, отвесно спадавшей к поверхности известнякового слоя, на который строматопора выросла, прикрепился спирифер (*Sp. buregi* Nal.). Он вплотную примыкает к строматопоре задней брюшной створки; замочный край его расположен почти совершенно отвесно по отношению к горизонту. Раковина спирифера деформирована, она сдавлена сверху вниз, вследствие чего у нее расплюснута обращенная вверх правая половина брюшной створки и сдавлена влево. От испытанного давления цельность раковины нарушена не была; она внутри заполнена кальцитом, через который просвечивают ручные поддержки.

2. Строматопора с 1 экз. спирифера

Р. Великая у д. Ивахиной. № 2425/158.

Желвакообразная строматопора удлиненной формы (12 см длины), свободная, с сильно выветрелой (растворенной) и несколько сглаженной поверхностью вдоль одного из боков, вытянутых по длинной оси. Характер этой поверхности указывает на то, что она была верхней, во всяком случае начиная с момента захоронения строматопоры. С этим согласуется характер деформации раковины спирифера. Последний, как и в первом описанном образце, расположен таким образом, что его замочный край направлен перпендикулярно к горизонтальной поверхности, в данном случае — поверхности со следами растворения. Как и в первом образце — задняя брюшная створка и здесь деформирована, притом сильнее, чем в предшествующем случае. Давление здесь также шло сверху вниз. Раковина

вина (брюшная створка) сильно сплющена: правая половина ее расплющена, левая же подмита и укорочена. Под действием сильного давления створки спирифера несколько разошлись; полость раковины заполнена не кальцитом, а затвердевшим известковым илом.

3. Строматопора с 4 экз. спириферов

Р. Щепец, между дд. Богдашкиной и Касино. № 2425/163.

Крупная желвакообразная строматопора (длина 14 мм) с несколькими крупными сглаженными поверхностями. К несглаженной, но довольно сильно выветрелой поверхности прикреплены три экземпляра спириферов, тесно примыкающих к ней своей арее. Все экземпляры сильно сдавлены, однако уцелели на местах своего прикрепления. Все экземпляры заполнены породой. Между двумя из них сохранились остатки четвертого спирифера, который, наверное, также был прикреплен к строматопоре.

От желвакообразных строматопор существует постепенный переход к пленчатым. Желвакообразные формы в значительной степени представляют колонии, отрывавшиеся от места прирастания, несколько окатывавшиеся и впоследствии иногда вновь служившие местом развития строматопоровых колоний. Сюда относятся строматопоры, описанные под №№ 2 и 3. Строматопора, указанная под № 1, представляет более простой случай; она достигла уже значительной высоты, также имеет вид желвака, однако обладала широким основанием и еще прочно сидела на поверхности известнякового слоя, откуда она и была взята. Далее были обнаружены значительно более низкие, но также еще многослойные колонии строматопор, прочно связанные с субстратом и, наконец, тонкие пленки, облегающие поверхность известнякового слоя.

Рассмотрим находки групп спириферов на строматопорах двух последних указанных стадий их развития.

4. Строматопора с 3 экз. спириферов

Р. Кухва, д. Усоны (?). № 2425/162.

На участке нижней строматопоровой поверхности, представляющей низкий бугор, диаметром около 15 см, сложенный большим количеством беспорядочно расположенных свободных раковин *Spirifer buregi* NaI., выросла строматопоровая многослойная колония. Она отчетливо слоиста, состоит из чередования (более светлых и более темных) пленок того же вида и происхождения (см. отдел о строматопорах). Толщина отдельных слойков на самом бугре значительно больше, чем на боках, где все слоистое образование сильно утоняется, в то время, как в наивысшей точке достигает толщины 13 см. К бокам (склонам) бугра прикрепилось три экземпляра спириферов: два крупных и один меньшего размера. Все они своими ареей плотно примыкают к субстрату и расположены таким образом, что 1) макушка брюшной створки у них направлена

к основанию бугра и 2) замочный край расположен более или менее горизонтально. Все три экземпляра этой группы, будучи сильно сплюснутыми, все же сохранились на тех местах, к которым они были прикреплены при жизни.

5. Поверхность известнякового слоя, покрытая строматопоровой пленкой, с прикрепившимся к ней несколькими группами и отдельными экземплярами *Spirifer buregi* NaI.

Великая, прав. берег, против д. Щегольцы. № 2425/166 (табл. XII и фиг. 28 и 29 в тексте)

Плита составлена из семи отдельных кусков, отколотых от нижней строматопоровой поверхности в указанном выше месте. Здесь в берегу была задана небольшая ломка для получения плит известняка для постройки платформы. В стенке ломки была обнажена на сравнительно небольшом протяжении неровная „строматопоровая“ поверхность, на которой были обнаружены довольно густо сидящие цельные раковины *Spirifer buregi* NaI. Кроме цельных экземпляров, прикрепившихся к поверхности слоя, на нем обнаружены, несколько поодаль от них, скопления разрозненных створок спириферов, принадлежащих экземплярам, также бывшим прикрепленными к этой поверхности, но оторванным от нее, разрозненным и сгруппированным на поверхности слоя поблизости от цельных экземпляров, оставшихся невредимыми.¹

Составные части плиты находились в естественных условиях не в той связи, в которой они сейчас смонтированы: плита в теперешнем ее виде представляет композицию из отколотых от поверхности нижнего строматопорового слоя кусков, на которых находились спириферы в прикрепленном состоянии (фиг. 28); куски известняка без спириферов взяты не были; участки со спириферами находились на поверхности слоя на больших расстояниях друг от друга, чем сейчас. Наша плита представляет концентрированную группировку спириферов *in situ*. На самом деле последние были распределены на поверхности слоя довольно неравномерно: то более густо, то реже, в большинстве случаев не в одиночку, а небольшими группами, состоящими из нескольких экземпляров (до 5 экз.).

Спириферы были прикреплены не непосредственно к поверхности слоя, а к тонкой строматопоровой пленке, его покрывавшей. Трудно убедиться в том, имеется ли эта пленка повсюду: местами она очень тонка, местами утолщается до нескольких миллиметров, местами ее как будто и нет, а поверхность плиты мелкобугорчата, как бы изъедена.

Весьма возможно, что на некоторых участках брахиоподы прикреплялись непосредственно к поверхности слоя, который был тверд; иначе бы на нем не могли обосновываться как они, так и строматопоры.

¹ Разрозненные створки спириферов в значительной степени изломаны, причем их раздробление относится ко времени после их засыпания осадком. Видно это из того, что обломки, относящиеся к одной и той же раковине, расположены рядом.

Поверхность, на которой сидят спириферы, волнисто-бугорчатая, что отчасти стоит в связи с „ходами“, пронизывающими самый слой; выходы „ходов“ на поверхность соответствуют углубления, однако лишь незначительные, в то время, как более крупные неровности поверхности плиты обусловлены не ими. В углублениях спириферы не сидят, они расположены по скатам бугров или на их вершине — чаще всего прижимаются к их бокам.

Приведем ряд статистических данных, характеризующих ориентировку раковин спириферов на месте их поселения.

На 7 кусков, составляющих плиту,росло 23 экземпляра спириферов, при этом:

а) Группками по 5 особей	1
б) „ 4 „	1
в) „ 3 „	1
г) „ 2 „	3
е) в одиночку	5

Положение замочного края:

а) Более или менее горизонтально у	16 экз.
б) Косо у	5 „
в) Неясно у	2 „

При горизонтальном положении замочного края положение спинной створки:

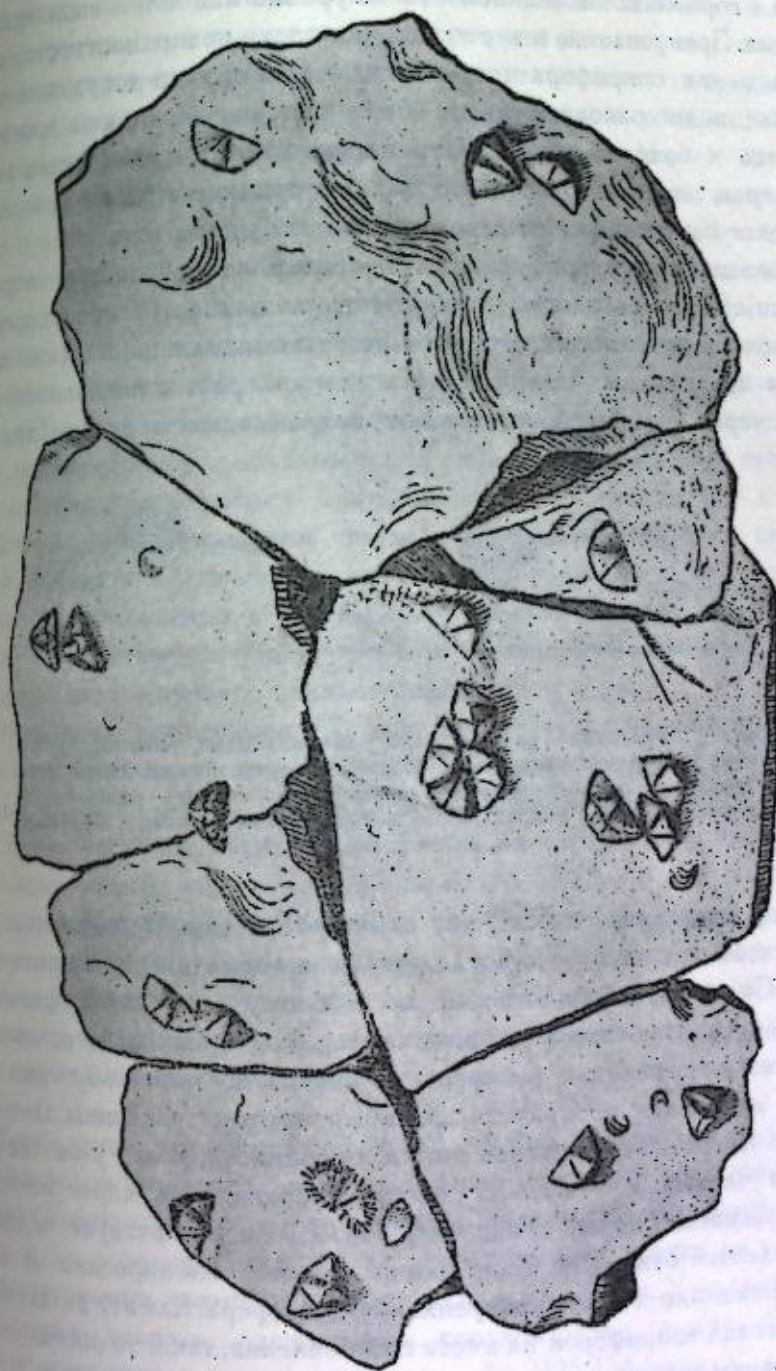
а) Более или менее горизонтально у	9 экз.
б) Косо у	5 „
в) Неясно у	2 „

Макушка брюшной створки лежит:

а) Более или менее на одном горизонтальном уровне с макушкой спинной створки (фиг. 29б) у	6 экз.
б) Ниже макушки спинной створки (фиг. 29а) у	14 „
в) Неясно у	3 „

Из приведенных цифровых данных видно, что большинство экземпляров спириферов, сидящих на поверхности слоя, было направлено макушкой брюшной створки вниз и что их спинные створки располагались горизонтально. Раковина, находящаяся в таком положении, может быть уподоблена остроконечному сосуду с крышкой на шарнире, причем сосудом является брюшная створка, а крышкой — спинная. У закрытого сосуда крышечка располагалась горизонтально и становилась косо при его раскрытии.

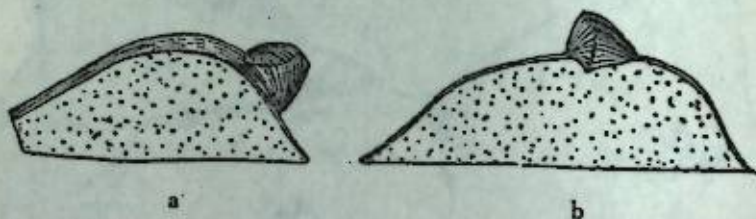
Весьма вероятно, что боковое прикрепление раковины с вниз направленной вершиной брюшной створки, вверх направленным ее краем и горизонтальной спинной створкой было наиболее выгодным для плеченого, во-первых, по причине более устойчивого и прочного прикрепления — сбоку бугорка, под некоторой защитой, и, во-вторых, также, быть может,



Фиг. 28. Семь сложенных кусков известняка с сидящими на них 23 экз. *Spirifer buregi* Nal. (ср. табл. XII). Бурегские слои, „нижняя строматопоровая поверхность“. Р. Великая, прав. бер., против д. Щегольцы. № 2425/166. Около 2/3.

виду наиболее удобного осуществления питания при зиянии раскрытой раковины в горизонтальной плоскости на уровне наиболее выдающихся участков дна. Прикрепление к вершине неровности поверхности дна могло оказаться для спирифера менее выгодным: в случае допущения сильного движения воды раковина могла быть снесена легче, чем если она прикрепилась к боковой поверхности неровности, а кроме того и личинкам спириферов, возможно, было по той же причине труднее прикрепляться к наиболее выдающимся частям поверхности дна.

Большинство спириферов на рассматриваемой плите сохранилось с обеими створками, плотно сомкнутыми, не подвергшимися деформации, благодаря этому полость их раковины не была заполнена известковым илом, а занята прозрачным кальцитом. На экземплярах, с поверхности растворенных, через кальцит просвечивают сохранившиеся ручные подержки.



Фиг. 29. Различная ориентировка прикрепленных раковин *Spirifer buregi* Nal.: а — с макушкой брюшной створки, направленной вниз, и горизонтально расположенной спиной створкой; б — расположение „торчком“, с вверх направленным лобным краем раковины. Бурегские слои, район р. Великой. $\frac{3}{4}$.

Непроникивание в раковину плеченогого тонкозернистого илистого осадка указывает на то, что последняя была герметически закрыта со всех сторон. Смыкание обеих створок по лобному их краю осуществлялось полностью (в отличие от раковин пелеципод с зияниями раковины для выхода ноги, сифонов и биссусового пучка); по замочному краю осадок также в них не мог проникнуть. „Слабым местом“ раковины плеченогого являлось отверстие для выхода ножки, особенно крупное у многих спириферов, в частности у *Spirifer buregi*. Непропадание через него осадка внутрь раковины после сгнивания ножки свидетельствует о том, что дельтириальное отверстие было очень хорошо изолировано от осадка, плотно примыкало к месту прикрепления спирифера. Как эту деталь в сохранении раковин спириферов на месте их поселения, так и то обстоятельство, что раковины сохранились плотно прижатыми к субстрату, даже в случае их сминания (см. выше), можно рассматривать, как указание на то, что ножка у *Spirifer buregi* была чрезвычайно коротка, имела скорее вид присоски, почти или совершенно не выдававшегося из раковины плеченогого. С другой стороны так же, как и при рассмотрении групп *Spirifer schelonicus* Nal., напрашивается мысль, — а не принимала ли при прикреплении спириферов участие кроме ножки также и его арча.

Обрастание спириферов, прикреплявшихся к строматопорам, с краевых пленками последних не наблюдалось.¹ Поэтому нам придется допустить, что спириферы селились уже на отмерших скелетных образованиях строматопоровых колоний, да и личинки спириферов не могли найти приюта на колонии живой строматопоры, обладавшей, надо думать, стрекательным аппаратом.

Из вышесказанного явствует, что спириферы, обычно прикреплявшиеся к поверхности затвердевшего известкового дна или друг к другу, могли прикрепляться к строматопорам лишь после того, как дальнейшее существование колоний последних делалось невозможным. Таким губительным моментом в жизни строматопор могло являться усиленное выпадение осадка, приостанавливавшего их рост, но не оказывавшего вредного влияния на брахиопод. Правдоподобность такого толкования происшествий на дне девонского моря, обусловивших гибель строматопор и некоторую территориальную передвижку биотопов, находит поддержку в наблюдавшейся мною и отмеченной выше слоистости строения строматопоровых желваков и пленок, указывающей на имевшую место постоянную борьбу строматопор с засыпавшим их известковым илом. С другой стороны, на имеющихся у нас объектах сохранилась в их углублениях присылка из затвердевшего глинисто-известкового ила.

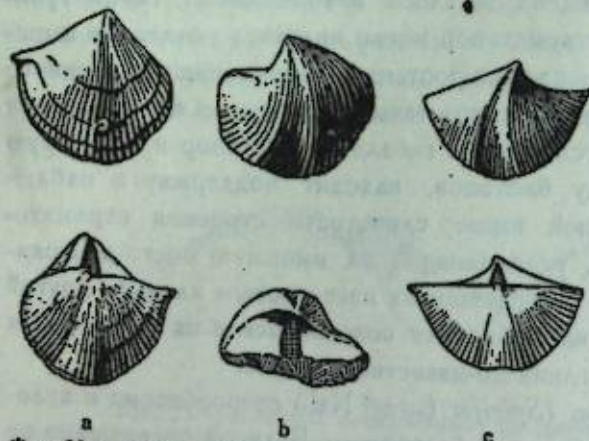
Обрастания спириферов (*Spirifer buregi* Nal.) спирифербисами и аулопоррами в разрезах бурегских слоев в бассейне р. Великой совершенно не наблюдалось в то время, как к ним в районе нынешнего Ильменского озера очень часто прирастали как те, так и другие. На р. Великой был найден лишь один (прикрепленный) экземпляр *Spirifer buregi* Nal. (он входит в состав одной из групп на плите № 5), брюшная створка которого (спинная расположена горизонтально и с поверхности сильно потерта) окружена бахромчатой оторочкой из каких-то нитей (длиною в 3 мм) неизвестного происхождения, представляющей, по видимому, сохранившиеся следы колоний каких-то кишечнополостных.

Кроме групп, описанных под №№ 1—5, было найдено еще 7 экземпляров спириферов в прикрепленном состоянии, как одиночных, так и расположенных небольшими группами попарно. Находки были сделаны в тех же местах и на поверхности того же слоя. Ничего нового по сравнению с вышеописанными экземплярами эти находки не дают. У большинства из них спинная створка расположена горизонтально, а арча более или менее отвесно; лишь у одного экземпляра, № 2425/156 (табл. XI, фиг. 4), — подобный же случай наблюдался в группе № 5 — арча занимает горизонтальное положение, спинная створка расположена почти отвесно, а лобный край направлен прямо вверх, т. е. раковина расположена „торчком“.

¹ Правда препаровка раковин спириферов на описываемой плите произведена не была; кроме того см. отмеченное дальше окружение одного из экземпляров спириферов „лобком“ колонии кишечнополостных (?).

В общей сложности в бурегских известняках по р. Великой было собрано 39 спириферов, уцелевших на месте их обитания в прижизненном положении.

Спирифер (*Spirifer buregi* Nal.) также встречается и в более восточных разрезах бурегского горизонта, причем в большем количестве особей. Здесь фауна брахиопод концентрируется в основании разрезов бурегских слоев, в красном железистом ракушняке. Особенно богаты окаменелостями, в том числе створками и раковинами спириферов, ракушняк в разрезах по оз. Ильмену и р. Псиже. Спириферы здесь встречаются в огромных количествах так же, как и другие брахиоподы: *Atrypa uralica* Nal., *Productus petini* Nal. и *Anathyris helmerseni* Buch. Эти формы жили банками; большая часть из них прикреплялась друг к другу. Массовый материал позволил проследить много случаев отклонения раковины в ее развитии от симметрии.

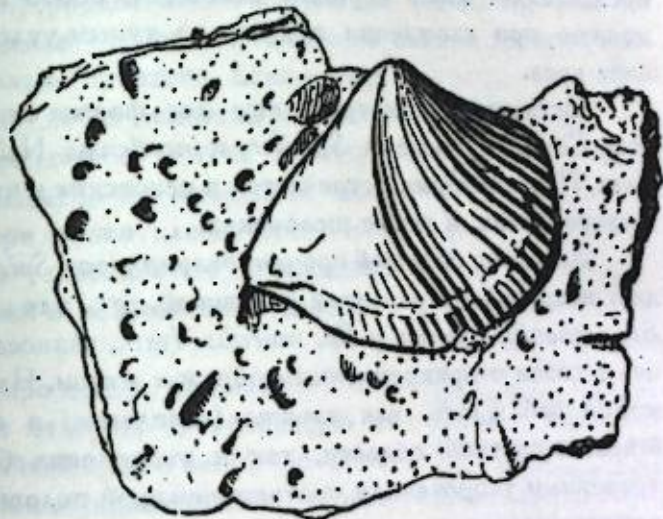


Фиг. 30 а, б и с. Искривленные раковины *Spirifer buregi* Nal. (вид с брюшной и со спинной стороны). Бурегские слои. Юго-зап. бер. оз. Ильменя и р. Псижа. № 2425/371—373. $\frac{5}{4}$.

Таким образом, можно было подобрать раковины в различной степени искривленные, и нашлись экземпляры очень сильно перекошенные (фиг. 30). Различное количество экземпляров *Sp. buregi* Nal. с р. Великой и с оз. Ильменя (большее из второго места и меньшее из первого) не позволяет говорить с уверенностью о наличии в ильменском разрезе абсолютно большего количества искривленных форм, чем в первом районе. Все же кажется, что на самом деле это обстоит так, в каком случае появление асимметричных форм на северо-востоке (Ильмень, Псижа) скорее всего можно было бы поставить в связь с густотой их поселений здесь и связанною с нею стесненностью в развитии раковин.

Таковы данные, полученные при выяснении условий и способа, а также последствий прикрепления *Spirifer schelonicus* Nal. и *Spirifer buregi* Nal. Если мы обратимся к другим представителям группы *Spirifer verneuili* Murch., а именно к *Spirifer schelonicus* var. *stolbovi* Nal., встреченному в прослое с морской фауной свинордского возраста среди пестроцветных глинисто-песчаных отложений по р. Сяси, и к *Sp. čudovi* Nal. из чудовских известняков центральной и северо-восточной части Девонского поля в пределах Ленинградской области, то встретим здесь ту же картину. Материал,

собранный по этим двум формам, значительно более беден, чем по обоим видам, рассмотренным выше: *Sp. schelonicus* var. *stolbovi* может быть найден лишь в двух обнажениях на р. Сяси, что же касается *Sp. čudovi*, то она встречается значительно реже, чем *Sp. schelonicus* и *Sp. buregi*, также находимый вместе с ним в ракушняках чудовских слоев *Spirifer verneuili* Vern. Среди материала, собранного по *Sp. čudovi* и *Sp. schelonicus* var. *stolbovi*, имеются среди форм, развитых нормально, т. е. более симметрично, экземпляры со значительным искривлением мажорной брюшной створки вместе со связанной с этим явлением искривлением сифона и асимметрией створок. Наиболее искривленный экземпляр свинордской формы (№ 2425/350), происходящий из ракушняка среднего слоя среди пестроцветных глинисто-песчаных отложений на р. Сяси у д. Гверстовки, изображен на фиг. 31.



Фиг. 31. Искривленная брюшная створка *Spirifer schelonicus* var. *stolbovi* Nal. на поверхности песчаного слоя с ходами червей (?). Свинордские слои. Р. Сясь, д. Гверстовка. № 2425/350. $> \frac{1}{1}$.

Таким образом, нами просмотрены все представители группы *Spirifer verneuili*, обладавшей в отложениях Главного девонского поля наибольшим распространением. Остается еще вкратце остановиться на других спириферах, здесь встречаемых.

Одною из наиболее известных форм, однако, не поднимающуюся выше чудовского горизонта, является *Spirifer muralis* Vern. Его раковины встречаются в ракушняках и конгломератах, гальки которых перемешаны с раковинами плеченогих и остатками криноидей. Раковины *Spirifer muralis* мы обычно находим в виде отдельных створок, что свидетельствует не столько о более беспокойных условиях его существования и погребения, по сравнению с другими раковинами, например, *Ladogia meendorfi* Vern., обычно сохраняющимися с обеими створками, сколько о малой "плотности" замка раковины спирифера, т. е. о слабом скреплении обеих створок замочным аппаратом.

Систематический просмотр материала по этому виду убеждает нас в том, что и здесь асимметрия в развитии обеих половин одной и той же створки представляет нередкое явление. Отчетливее всего аномалии в росте сказываются на брюшной створке: они проявляются в дугообраз-

ном, то более, то менее сильном искривлении синуса и в наличии вдавленностей по краям арка; отмечены также и вдавленности на поверхности одного из боков створки одного экземпляра, образовавшиеся, повидимому, также при жизни плеченогого. Искривление макушечной области брюшной створки *Sp. muralis* далеко не достигает тех размеров, как, например, у *Sp. schelonicus* Nal. Объясняется это различием в строении макушки у этих двух видов: у *Sp. schelonicus* макушка более вздута, часто клювовидно загнута по направлению к арка; в то же время, у *Sp. muralis* она представляет лишь вершину раковины, особо не выдающуюся, расположенную при схождение под весьма тупым углом обоих краев треугольника арка.

Остается рассмотреть еще две формы спириферов: *Spirifer fimbriatus* Cong., а также и *Spirifer svinordensis* Nal. из группы *Sp. anossof* Vern. Первая форма встречается в псковских и чудовских слоях, вторая — в свинордских, а также шелонских.

Довольно большой процент экземпляров *Spirifer fimbriatus* Cong. обладает неправильно развитой раковиной, что, как и у спириферов из группы *Sp. verneulli*, а также у *Sp. muralis* Vern., зависело от тесноты их поселения в связи с прикрепленным образом жизни. На некоторых экземплярах можно наблюдать, как изъяны (вдавления) в створках, в особенности в примакушечной области, так и укорочение боков раковины с одновременным укорочением соответствующей половины арка, а также искривление створок в плоскости, перпендикулярной к плоскости симметрии животного. На всех экземплярах *Sp. fimbriatus* мы наблюдаем широкое трехугольное отверстие дельтириума, свидетельствующее о выходе значительной по своим размерам ножки, повидимому, короткой, как и у ранее рассмотренных видов спириферов, мало гибкой, не позволявшей спириферам избегать ущемлений от теснивших их соседей, также мало подвижных.

На табл. XI, фиг. 6 изображен цельный экземпляр *Spirifer fimbriatus* Cong. (№ 2425/365) из псковских слоев с р. Сяси (обнажение выше д. Андреевщины) с резкими проявлениями ненормального роста раковины. У этого экземпляра происходили задержки роста уже в начале развития раковины: они запечатлевались в появлении на раковине борозд, соответствующих прежнему положению края раковины; одна из этих борозд проследивается с различной резкостью вдоль всего прежнего контура раковины (как брюшной, так и спинной створки). При дальнейшем росте спирифера главные задержки в нормальном развитии его раковины происходили в ее левой половине. Мы здесь наблюдаем на брюшной створке, а именно на поверхности раковины, прилегающей к арка, морщины вдоль линии нарастания раковины, причем в одной из этих морщин располагается ямка; в связи с дефектным развитием этой части раковины соответствующая часть арка сильно недоразвита и на ней наблюдается резкая борозда, образовавшаяся одновременно с вышеуказанной ямкой. Ямка на брюш-

створке соответствует ямке на спинной. В дальнейшем рост раковины спирифера происходил нормально лишь с той особенностью, что неправильности в развитии левой створки раковины спирифера, имевшие место в начале ее роста, вызвали при дальнейшем развитии общее искривление всей раковины в эту сторону; это искривление особенно хорошо выражается направлением синусового желоба и, соответственно, седла. Описываемый экземпляр *Sp. fimbriatus* Cong. интересен еще в следующем отношении. В его створке, в особенности в брюшной, имеется несколько каналов от внутрираковинных сверлений (табл. XI, фиг. 6b). Устья всех этих каналов располагаются около самого лобного края раковины, в общем довольно толстого. Если учесть форму раковины, — а после смерти раковина *Sp. fimbriatus* легко распадалась¹ — и ее хорошую сохранность, можно признать, что сверления были выполнены в раковине при жизни плеченогого, чего нельзя сказать с той же уверенностью по находкам спириферических сверлений в разрозненных створках брахиопод.

На другом экземпляре *Spirifer fimbriatus* Cong., в отдельной его брюшной створке, происходящей из того же места, в приарейной части левой ее половины наблюдалась глубокая вдавленность, образовавшая входящий угол в общем контуре раковины (фиг. 32).

Другой вид спириферов — *Spirifer svinordensis* Nal. — не дал материала по ненормальному развитию раковины у плеченогих. Более резко выраженные линии нарастания, чем обыкновенно, на некоторых экземплярах здесь наблюдались. Этот вид спирифера был очень мал, вследствие чего на его раковине не должны были резко проявиться ненормальности в ее росте; с другой стороны, его раковина обладала низкой арка и, в отличие от *Spirifer svinordensis*, благодаря своим малым размерам, округлым очертаниям раковины и неприкасанию к субстрату площадкою брюшной створки (наличие не особенно короткой ножки), не был столь сильно подвержен деформациям вследствие тесноты сожительства, как крупные хрупкие виды спириферов.

У *Cyrtina demarllii* Bouch. из свинордских и ильменских слоев, раковины которой также обладали небольшими размерами, однако, отличались от *Spirifer svinordensis* Nal. присутствием крупной арка и вследствие этого оттянутой макушкой брюшной створки, — искривление этой створки в примакушечной части вправо или влево наблюдается довольно часто.

Перейдем к рассмотрению других форм, характеризующих фауну брахиопод ленинградского девона.

¹ На 60 отдельных створок, собранных на р. Сяси, пришлось лишь 3 цельных экземпляра.



Фиг. 32. Брюшная створка *Spirifer fimbriatus* Cong. с вдавленностью в левой половине створки на краю арка. Псковские слои. Р. Сясь, лев. бер., выше д. Андреевщины. № 2425/379. 5/4.

В. ATRYPIDAE

Среди многочисленных представителей сем. *Atrypidae* были также встречены формы с раковиной, развитой далеко не симметрично. Это семейство представлено в северо-западном девоне двумя родами: *Atrypa* и выделенным Д. В. Наливкиным новым родом *Anatrypa*. К роду *Anatrypa* относятся следующие виды: *Anatrypa micans* Wen., обычная для псковских и чудовских слоев, *An. sigasa* Nal., изредка встречающаяся в ильменских слоях, и *An. heckeri* Nal. — форма, встреченная в чудовских слоях лишь в бассейне р. Великой и по р. Шелони. Первый из указанных видов, собранный в большом числе экземпляров, дал наибольшее число ненормально развитых раковин. Последнее обстоятельство находится в связи не с большим количеством материала, имевшимся по *Anatrypa micans*, а с одной особенностью этой формы, которая в данном случае является решающей. Особенность эта — значительная поперечная вытянутость раковины *An. micans*, отличающая ее от всех остальных местных видов родов *Atrypa* и *Anatrypa*, кроме *An. heckeri*; материал по которой не достаточно сохранен для того, чтобы его можно было привлечь для сравнения.

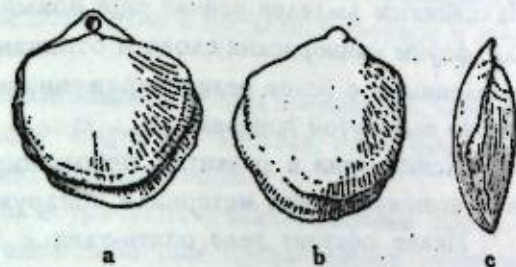
Принимая во внимание скученный образ жизни брахиопод, можно было а priori принять для форм с раковиной, вытянутой в ширину, что особенности окружающей обстановки должны были на них отразиться сильнее, чем на раковинах узких, клиновидной формы (*Camarotoechia* из тех же отложений) или на раковинах более округлых (напр., *Atrypa koloschka* Nal.), или же на продольно вытянутых (например, *A. velikaja* Nal.).

В действительности мы и встречаем часто у *Anatrypa micans* Buch из псковских ракушняково-конгломератовых слоев, например, с р. Сяси, асимметрично развитую раковину и различные в ней изъяны. Здесь имеют место случаи образования ямок и морщин в околумакушечной области около замочного края створок или также вдали от него, не оказывающие особого влияния на общую форму раковины. Далее следуют случаи с несколько перекошенной макушкой брюшной створки и стоящим в связи с этим нормально развитым одним боком раковины, в сторону которого макушка перекосилась, и ненормально укороченно-округленным другим (табл. XIII, фиг. 1). Иногда наблюдается сильно притупленный и притом морщинисто-бахромчатый боковой край раковины, в связи с чем она может принять не поперечно-вытянутые, но округлые или даже продольно-вытянутые очертания (фиг. 33 и табл. XIII, фиг. 2). Срезанность одного бока раковины не сопровождается обязательно его морщинистостью: на фиг. 34, например, он тонкий и прямой.

В одном случае наблюдался резкий изгиб в общих очертаниях раковины *Anatrypa micans* в сопровождении с ее сильною вдавленностью на брюшной створке и нерезкими морщинками, соответствующими этой вдавленности, на спинной створке (табл. XIII, фиг. 3 а и б).

Все эти образования, связанные с ненормальным ростом раковины *Anatrypa micans*, мы считаем возможным поставить в связь с ущемлением в их развитии из-за тесноты их поселений; те же явления (в особенности морщинистость края) могли получиться при болезненных явлениях брахиопод, при нарушении нормальных функций участков мантии, отлагавшего раковину.

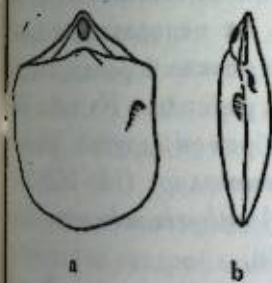
Все остальные представители сем. *Atrypidae* относятся к роду *Atrypa*. Таковыми являются: *Atrypa velikaja* Nal., обычная в псковских и чудовских слоях, значительно более редкая *A. tenuisulcata* Wen. из псковских слоев, *A. koloschka* Nal., *A. bifidaeformis* Tschern. и *A. svinordi* Nal. из свинордских слоев, в которых первая форма встречается довольно



Фиг. 33. Ненормально развитая раковина *Anatrypa micans* Buch с сильно притупленным, с края морщинисто-бахромчатым правым боком раковины и одною особенно резкою линиею парастания. (а — вид со спинной створки, б — вид с брюшной створки, с — вид с правого бока). Псковские слои. Р. Сясь, прав. бер., у д. Хваловой. № 2425/381. $\infty \frac{1}{4}$.

часто, последние же две — редки, и *Atrypa uralica* Nal., в изобилии встречающаяся в бурегских слоях.

Некоторые ненормальности в росте (неравнобокость раковины, морщины и ямки на соответственных частях обеих створок и др.) наблюдались у первых трех из перечисленных форм, а также у последней, т. е. у форм, по которым удалось собрать значительный материал, годный для прослеживания на нем индивидуальных отклонений от норм.¹ Ненормально развитый цельный экземпляр *Atrypa koloschka* Nal. изображен на табл. XIII, фиг. 4.



Фиг. 34. Цельный небольшой экземпляр *Anatrypa micans* Buch с асимметричным левым боком раковины с тонким краем. (а — вид со спинной створки, б — вид с брюшной створки). Псковские слои. Р. Сясь, прав. бер., ниже д. Кулаковой. № 2425/378. $\frac{2}{1}$.

С. ATHYRIDAE

Ту же зависимость между формой раковины и неправильностями в ее развитии, которую мы отмечаем для отдельных видов *Atrypa* и *Anatrypa*, мы можем проследить и на представителях рода *Anathyris* из отложений Главного девонского поля. К последнему роду относятся следующие виды: *Anathyris monzevi* Nal. — маленькая, слабо поперечно-

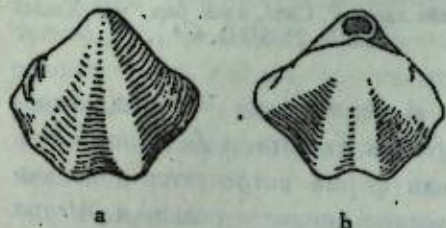
¹ См. фотоснимки в работе Д. В. Наливкина о брахиоподах, гастроподах и цефалоподах Ленинградского девона (рукопись, подготавливаемая для «Палеонтологического СССР»).

вытянутая форма из псковских слоев, и *Anathyris helmersenii* Buch из свинордских, ильменских и бурегских слоев. Из последнего вида Д. В. Наливкиным выделен сейчас еще новый вид — *An. svinordi*, характерный для фауны свинордских слоев и отличающийся от *An. helmersenii* сильно сдавленными с боков резко выраженными складками и раковинной, обычно сильно вытянутой поперек.

Асимметрии в развитии небольших округлых раковин *An. tonzei* на имевшемся по ним материале обнаружено не было.

Иначе обстоит дело опять-таки с поперечно-вытянутыми формами, к каковым относятся большая часть экземпляров сильно варьирующей формы *Anathyris helmersenii* Buch и свинордская — *Anathyris svinordi* Nal.

Неравнобокие формы среди этих форм не представляют редкости, иногда же мы встречаем среди них также формы с сильно укороченным



Фиг. 35 а и б. Ненормально развитый (перевытянутый) экземпляр *Anathyris helmersenii* Buch. (а — вид с брюшной створки, б — вид со спинной створки). Свинордские слои. Рч. Колошка, лев. бер., д. Шапкова-Шульгина. № 2425/388. 4/3.

одним крылом раковины. Так, на табл. XIII, фиг. 5 изображен сильно поперечно-вытянутый экземпляр *Anathyris svinordi* Nal. из свинордских слоев с рч. Колошка (№ 2425/389), у которого одно крыло значительно недоразвито по сравнению с другим; кроме того на недоразвитом крыле имеются две резкие борозды, отходящие от края раковины. На табл. XIII, фиг. 6 изображен другой асимметричный экземпляр (№ 2425/390).

На табл. XIII, фиг. 7 изображен асимметричный экземпляр *Anathyris helmersenii* Buch из свинордских слоев с рч. Колошка (№ 2425/388). Кроме асимметрии обеих половин раковины на анатирисах наблюдались также соответствующие друг другу бороздки-ямки на краевых частях обеих створок одной и той же половины раковины и наличие некоторых более резко выраженных линий нарастания на створках.

Подыскивая объяснение неравнобокости раковин анатирисов и связанных с нею других явлений, необходимо иметь в виду: 1) их поперечно-вытянутую форму, 2) прикрепленный образ жизни в продолжение всей жизни (крупное круглое отверстие для выхода ножки, присутствующее и у наиболее крупных и старых экземпляров) и 3) скученность условий жизни (ср. массу встречающихся с ними других окаменелостей в бурегском ракушняке на Ильмене и в свинордских ракушняках на рч. Колошке).

D. RHYNCHONELLIDAE

Семейство ринхонеллид представлено тремя родами: *Camarotoechia*, *Ladogia* n. g. и *Pugnax*. К первому относятся формы, объединявшиеся прежде под названием *Rhynchonella livonica* Buch, а также *Rh. bifera* Phill. *Rhynchonella livonica* разбита Д. В. Наливкиным на 4 формы: *Cama-*

rotundata pscovensis и *Cam. aldoga* из псковских слоев, *Cam. sudovi* из чудовских слоев и *Cam. strugi* из верхов чудовского и из низов шелонского ракушечников. *Cam. bifera* встречается совместно с последней формой в шелонских слоях.

В новый род *Ladogia* Д. В. Наливкиным выделена прежняя *Rh. meyeri* Vern. (псковские слои); к роду *Pugnax* относится одна форма — *Pugnax tonzei* Nal. — из шелонских и свинордских слоев.

Раковины ринхонеллид обычно встречаются значительными скоплениями, что указывает на густое заселение ими определенных участков девонского моря. Они образуют вместе с раковинами других плечевых ракушняки, образовывавшиеся на месте их жительства, либо поодаль от последнего в тех местах, куда их раковины сносились. Скученный образ жизни не отражался особенно на развитии раковин ринхонелл, вследствие особенностей формы этой раковины, являвшейся клиновидной. В образе жизни ринхонелл и густоте поселений мы можем, между прочим, видеть на основании нескольких удачных находок, прижизненных групп раковин, которые опишем ниже. Такие естественные группы ринхонелл встречаются у *Camarotoechia strugi* Nal., *Cam. aldoga* Nal. и *Cam. bifera* Phill. Наши наблюдения над этими группами и выводы, к которым мы вправе распространить и на всех остальных представителей этого семейства.

1. Группа *Camarotoechia strugi* Nal.

Лев. бер. р. Шелони, д. Опоки; из криноидной прослойки в верхнем слое известняка чудовских слоев. № 2425/6 (табл. XIII, фиг. 7)

Группа расположена на поверхности плитки ракушнякового известняка, состоящего из раздробленных и более цельных раковин. В известняке различны: 1) разрозненные створки *Spirifer muralis* Vern., 2) створки или цельные раковины *Camarotoechia strugi* Nal. и 3) членики стеблей криноидей.

Группа расположена на нижней поверхности плитки (толщина последней — 4,5 см), о чем можно судить по прирастанию к противоположной, верхней ее поверхности, представлявшей в свое время поверхность затвердевшего дна, корня морской лилии, нескольких раковин *Productus (Irboskites) bifera* Bekk. и большого количества трубок *Spirorbis omphalodes* Goldf.

Группа состоит из 13 экземпляров *Cam. strugi* различной величины, от крупной и до более мелкой; быть может в группу входит или входило несколько экземпляров, закрытых другими или отпавших. К нескольким экземплярам приросли мелкие трубки *Spirorbis omphalodes* Goldf. Из 13 экземпляров 12 раковин *Camarotoechia* направлено макушками к некоторому центру группы, занимаемому одним 13-м крупным экземпляром. Центральный экземпляр направлен макушкой вниз, 5 экземпляров направлено вниз брюшной створкой, 3 стоят ребром, а 4 наиболее мелких занимают различные положения. Не все экземпляры группы вплотную прирастали между собою.

Навряд ли у кого-нибудь может возникнуть сомнение в том, что эта группа из раковин *Camarotoechia strugi* Nal. является естественной, т. е. представляет гроздь из отдельных особей, бывших при жизни связанными в одно целое при помощи ножек. Ориентировка отдельных раковин, входящих в эту группу, не была прежде в точности таковой, какой мы ее сейчас наблюдаем; точно так же эта группа наверное не жила на том месте, в той точке дна девонского моря, в какой мы ее встретили.

Группа была, повидимому, сорвана волной с того места, на котором жила: место ее обитания должно было отличаться более спокойными условиями жизни, чем место погребения, характеризуемое, как это было указано выше, накоплением раковинного детрита и отдельных разрозненных раковин и их створок. Представляя нечто цельное, образованное отдельными составляющими, соединенными между собой упругими связками — ножками брахиопод, — группа была перекатана и быстро погребена (повидимому живьем), не успев рассыпаться.

Группа *Camarotoechia strugi* Nal. не подверглась длительному перекачиванию по дну, при котором отдельные раковины, державшиеся на тонких ножках, должны были бы оторваться и в дальнейшем подверглись бы окатыванию и разрознению на отдельные створки. Такое продолжительное перекачивание, сопряженное с неоднократным засыпанием и повторным вымыванием, характерно для раковин ракушняков, например тех же чудовских слоев. Об этом свидетельствуют часто наблюдаемая окатанность створок и разрозненность раковин, различная у разных родов и видов, что, в свою очередь, связано с различной „цепкостью“ их замка.

Во время перекачивания группы *Cam. strugi* отдельные входящие в нее особи могли, оставаясь скрепленными, несколько изменить свое взаимное положение. Дело в том, что клиновидным раковинам, к которым относятся представители рода *Camarotoechia*, была предоставлена большая возможность поворачиваться на гибкой ножке, как около оси, вокруг места прикрепления и тем самым менять направление брюшной и спинной створок, чем раковинам с длинным замочным краем и длинными крыльями, например, спириферам (см. выше). Последнее приходится принимать во внимание при попытке точного восстановления прижизненной ориентировки створок раковин *Cam. strugi* Nal., образующих группу.

После успокоения группы и засыпания ее осадком ножки брахиопод сгнили и их раковины могли — что и имело место — раздвинуться, сохраняя при этом основную взаимную ориентировку.

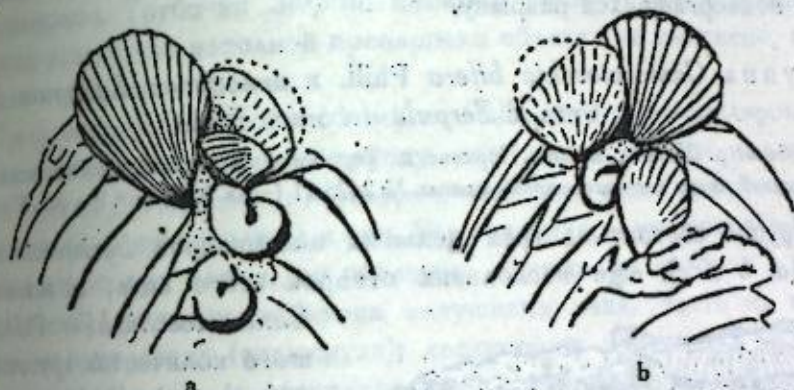
2. Группа молодых экземпляров *Camarotoechia aldoga* Nal. на взрослом экземпляре того же вида

Р. Сясь, псковские слои. № 2425/416 (табл. X, фиг. 5 и фиг. 30 в тексте).

На взрослом экземпляре *Camarotoechia aldoga* Nal. (длиною в 17 мм) расположена группа из мелких ракушек того же вида. Группа помещается на самом краю язычка синуса брюшной створки крупной *Camarotoechia*

состоит из четырех экземпляров молодежи различной величины. Среди них нет двух экземпляров одинаковых размеров. Раковина большего размера обладает следующими размерами: ее ширина и длина равны 4 мм, а то время как меньший экземпляр обладает длиной лишь около 2 мм. Раковинки остальных экземпляров камаротехий обладают промежуточными величинами. Разные размеры экземпляров, составляющих группу, свидетельствуют об их различном возрасте.

Все раковинки направлены своими макушками к створке крупной камаротехии. Не подлежит сомнению, что последняя служила им субстра-



Фиг. 36 а и б. Группа молодых экземпляров *Camarotoechia aldoga* Nal. (и *Spirorbis omphalodes* Goldf.) на раковине крупного экземпляра того же вида. Псковские слои. Р. Сясь. № 2425/416 (ср. табл. X, фиг. 5). $\frac{5}{1}$.

и что они сидели на ней, прикрепившись ножкою.¹ Кроме мелких камаротехий, на крупной раковине имеется порядочное число трубок *Spirorbis*.

Сосредоточение мелких экземпляров камаротехий около самого лобного края крупной напоминает случаи сходного распределения трубочек спирорбис (*Spirorbis* и *Serpula*), баланусов, а также аулопор, рассмотренные в настоящей работе; оно может быть поставлено в связь с наличием выделительных способностей у личинок брахиопод, предпочитавших для своего поселения определенные участки твердого субстрата.

Мелкие раковинки брахиопод, в частности рассматриваемого вида, несомненно, не в малом количестве захоронены в толще девона Ленинградской области, однако они, как правило, пропускаются исследователями в поле, по причине их незначительных размеров. Описываемая группа была обнаружена лишь при просмотре собранного материала. Тот факт, что мелкие камаротехии сохранились в данном случае на крупной раковине, объясняется тем, что последняя подверглась деформации, при этом мелкие раковинки были зажаты и сцементированы с крупной. В обычных же условиях раковина камаротехии, сидевшая на ножке,

¹ Возможно, что наиболее мелкий экземпляр сидел на раковине одного из более крупных экземпляров группы.

сгнивавшей после ее смерти, отпадала от субстрата. Потому так редки находки ринхонеллид *in situ*.

Описанные случаи нахождения *Camarotoechia strugi* Nal. и *Cam. aldoge* Nal. в естественных группах являются единственными достоверными случаями, наблюдавшимися для особей этих видов в верхнедевонских отложениях в продолжение двух лет работы, сопряженной со специальными поисками подобных биологических объектов. Редкость подобных находок связана с беспокойным режимом моря, в котором обитали эти формы и формы, их сопровождавшие, а также с тонкостью их ножек, легко подвергавшихся разрыву.

3. Группа *Camarotoechia bifera* Phill. и пелеципод *Lyriopecten ingrisc Vern.* с *Serpula devonica* Pacht.

Правый берег р. Шелони, ниже г. Порхова, д. Теревони; на тонких известняковых прослойках в нижней части слоя шелонской гинны. № 2425/11 (табл. XIII, фиг. 8 и фиг. 37 в тексте).

Группа состоит из трех цельных экземпляров *Lyriopecten ingrisc Vern.* (*a*, *b* и *c*), еще нескольких створок этого вида, 14 экземпляров *Camarotoechia bifera* Phill., большого количества трубочек *Serpula devonica* Pacht и ядра одной створки пелециподы *Schizodus devonicus* Vern.



Фиг. 37. Схема расположения раковин *Lyriopecten ingrisc Vern.* в группе с *Camarotoechia bifera* Phill. (ср. табл. XIII, фиг. 8). № 2425/11. 3/4.

Их замочные края всех экземпляров направлены к одному общему центру группы пектенов; величина экземпляров *Lyriopecten* различна.

Раковины *Lyriopecten* обычно встречаются в отложениях Главного девонского поля в виде отдельных створок (левых): в виду отсутствия замка у пектена его раковина быстро распадалась после смерти животного и сгнивания связки. В описываемой же находке мы имеем три цельных пектена с обеими створками. Это обстоятельство вместе с обращенностью пектенных замочных краев раковины друг к другу и левою створкою вверх, а также вместе с характером сохранения раковин ринхонеллы, возможно, свидетельствует о том, что данная группа пектенных является прижизненной, что пектены сидели на том месте, на котором они были найдены и, быть может, были прикреплены биссусом к створке *Schizodus*, лежащей здесь же.

К обнаженной поверхности раковины *Lyriopecten a*, обращенной вниз, приросло много очень мелких и два более крупных экземпляра *Serpula devonica* Pacht; мелкие экземпляры расположены по большей части в бороздах скульптуры раковины пектена. Поверхность левой створки *Lyriopecten a* сохранилась почти полностью — к ней приросло свыше 20 экземпляров трубочек *Serpula devonica* различной величины и притом различно ори-

ентированными. На краях и краевых частях створок *Lyriopecten*, лежащих между экземплярами *a* и *b*, серпул не видно. На левую створку раковины *Lyriopecten c*, направленную вверх и лежащую отдельно, в одной близости с формой *b*,росло огромное количество трубочек *Serpula devonica* с формой *b*, образовавшее сплошной покров. На *Schizodus devonicus*, лежащем в естественном внутреннем отпечатке одной створки, ориентированной в противоположную сторону вверх, также имеется сплошное нарастание *Serpula devonica*. Как на *Schizodus*, так, повидимому, и на раковине *Lyriopecten c*, не поселились или достигли столь пышного развития лишь после отмирания пелеципод. Трубочки *Serpula* имеются также и между раковинами пелеципод; вследствие неполной препаровки объекта не выяснено, на что они здесь нарастали.

Среди раковин *Camarotoechia bifera* Phill. девять экземпляров образуют несомненно прижизненную группу, они располагаются над выдающимися частями *Lyriopecten a* и створок, лежащих выше его, и по всей вероятности были прикреплены к ним. Все экземпляры являются двусторонними, часть из них лежит, но обращена макушками створок к общему центру группы, часть расположена макушками вниз. Часть из них несильно деформирована (сплюснута); деформация проявилась на некоторых экземплярах, которые располагались „торчком“, т. е. лобным краем вверх. Вера, что современное положение раковин брахиопод не полностью соответствует прижизненному — при наложении осадком и вследствие его давления, некоторые раковины могли несколько сместиться, раздвинуться.

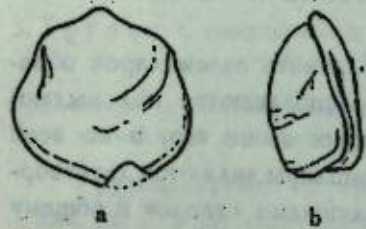
Из других экземпляров *Cam. bifera*, имеющих на плитке, один лежит между раковиною *Lyriopecten a* и отдельными створками, два находятся между *Lyriopecten b* и *c*, и один находится между замочными краями этих раковин; последний экземпляр направлен одним боковым краем вверх и сверху сильно сдавлен. Весьма вероятно, что и все эти экземпляры *Camarotoechia* или, по крайней мере, часть их также прикреплялась к *Lyriopecten* или *Serpula* в тех местах, где они сейчас находятся.

На обнаженных частях некоторых экземпляров *Cam. bifera*, составляющих группу, может быть отмечено присутствие трубочек *Serpula devonica* Pacht различной величины, всюду обращенных устьевым отверстием к лобному краю раковин брахиопод. Это важно отметить именно здесь, так как данную группу *Cam. bifera* мы считаем прижизненной, а до сего времени указывали на ориентированное положение трубок *Serp. devonica* лишь на отдельных раковинах *Cam. bifera* Phill. и *Cam. strugi* Nal. (стр. 190). Трубочки *Serpula* находятся как на брюшных, так и на спинных створках брахиопод (на брюшной створке одного экземпляра расположены 1 крупная и 4 малые трубочки, на спинной створке другого экземпляра —

¹ Один потерянный экземпляр заменен другим, происходящим из того же слоя, однако не *Camarotoechia bifera* Nal., а, по ошибке, молодым экземпляром *Cam. strugi* Nal.

1 крупная трубочка, и на спинных створках еще двух экземпляров *Camarotoechia* — по одному крупному экземпляру *Serpula*.

Глина в основании разреза шелонских слоев, из которой происходит описанная группа, включает местами большое количество раковин *Cam. bifera*, как правило, всегда двустворчатых, свежей сохранности и лишь со следами давления, что вместе взятое и при учете характера осадка свидетельствует о значительно более спокойных условиях жизни и захоронения плеченогого *Camarotoechia bifera* Phill., чем *Camarotoechia strugi* Nal. и *Cam. aldoga* Nal. Однако и здесь нахождение камаротехий в естественном положении оказывается явлением столь редким вследствие того,



Фиг. 38 а и б. Уродливый экземпляр *Ladogia meyendorfi* Vern. (а — со стороны брюшной створки, б — со стороны левого бока). Псковские слои. Р. Сясь, прав. бер., выше д. Андреевщины. № 2425/418. ∞ 1/2.

что их раковины после отмирания животных и сгнивания ножки отпадали от места прикрепления, чем нарушалась их прижизненная ориентировка.¹ С другой стороны и для шелонских известковых глин с их ракушняковыми прослойками, именно для моментов образования последних, нам приходится допускать существование волнений воды, достигавших дна и переносивших раковины. Поэтому и в данных условиях требовалась особо благоприятная обстановка (возможно большее спокой-

ствие воды или, наоборот, быстрый занос рыхлым осадком), чтобы раковины ринхонелл могли сохраниться в том положении, в котором они находились при жизни.

На фиг. 38 изображен уродливый экземпляр *Ladogia meyendorfi* Vern.

E. PRODUCTIDAE

Ко второй группе брахиопод из состава фауны северо-западного девона, а именно к формам, лишенным ножки и отверстия в раковине для ее выхода, а потому прираставшим непосредственно самой раковинной, относится ряд видов рода *Productus* и один вид рода *Streptorhynchus*.

Продуктусы представлены 6 формами: *Productus ilmenicus* Nal. из псковских и свинордских слоев, *Pr. schelonicus* Nal. из свинордских слоев, *Pr. petini* Nal. из ильменских и буретских слоев, *Pr. cūdicus* Nal.

¹ Иногда среди скоплений раковин в основании шелонского разреза можно найти отдельные раковинки *Cam. bifera* Phill., расположенные „торчком“, т. е. с макушками, направленными вниз, и вверх глядящим лобным краем раковины. Такое положение раковины является устойчивым лишь при жизни плеченогого, когда его раковина удерживалась в таком положении ножкою; потому нахождение раковин в подобном положении всегда приводит на мысль о том, что мы имеем перед собою раковины в естественном для них, прижизненном положении. Бесспорным доказательством сохранения первичного положения раковины подобные находки являются, однако, не могут, так как раковина могла занять такое положение и искусственно, при перемещении раковины по дну.

буретского горизонта или известняков, его покрывающих, а также видами подрода *Irboskites* Bekker, а именно *Pr. (Irboskites) fixatus* Nal. из псковских и чудовских слоев и *Pr. (Irboskites) suchlovae* Nal. последнего горизонта.

Обе последние формы мало похожи на обычных продуктусов, потому первая из них и была сближена Беккером¹ с родом *Chonetes*, Штукенберг² и Вениуков отождествили в свое время эту форму с *David-verneuli* Bouch.

Беккер установил наличие двух различных форм (*Irboskites fixatus* Nal. и *Irb. pskovensis*), которые Д. В. Наливкин сейчас объединил в одну. Объяснение Беккером этих форм с *Chonetes* и их разграничение имеет свою причину, а именно сильное отклонение раковины *Irboskites* от формы нормального продуктуса, а также сильную изменчивость раковин этой особой. В то время, как у некоторых продуктусов из отложений главного поля прирастание раковинной имело место, однако при этом почти совершенно не оказывало влияния на общую форму последней, форма раковины ирбоскитов в очень сильной степени зависела от прирастания, резко отграничивая их от остальных верхнедевонских продуктид.

При изучении Д. В. Наливкиным продуктусов из верхнего девона главного поля им была указана зависимость между прирастанием раковины и развитием покрова из игол.³ Обильное развитие игол было отмечено для форм (например, *Productus schelonicus* Nal.) с мало развитыми следами прирастания, меньшее развитие игол — для форм с отчетливыми следами прирастания на макушке брюшной створки (*Pr. ilmenicus* Nal., *Pr. petini* Nal.) и полное отсутствие игол у форм, прираставших большей частью поверхности брюшной створки (*Irboskites fixatus* Bekker и *Irb. suchlovae* Nal.).

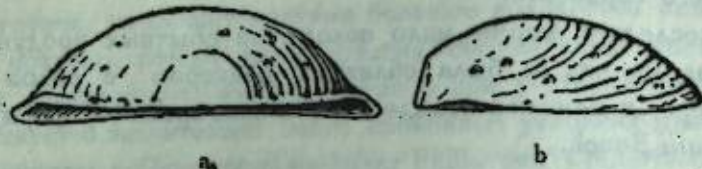
Подрод *Irboskites* заслуживает детального рассмотрения, которое и дается ниже; остальные формы продуктид особого интереса для нас не представляют. На фиг. 39 изображена брюшная створка *Productus ilmenicus* Nal. из псковских слоев на р. Сяси, у д. Рябовой (№ 2425/391), со следом прирастания на макушке в виде ровной небольшой площадки. Подобные небольшие площадки прирастания, притупляющие вершинку макушки брюшной створки, наблюдались и у *Productus petini* Nal.; в общем же они наблюдаются на раковинах обоих указанных видов далеко не всегда.

¹ Bekker, H. The Devonian Rocks of the Irboska district (S. E. Estonia) with the description of a new cemented brachiopod. Archiv für die Naturkunde Estlands, I. Ser., Bd. X, I. Teil, 1924.

² Штукенберг, А. Девонский бассейн Европейской России. Систематический список животных и растений с указаниями вертикального и горизонтального распространения отдельных видов. Труды СПб. Общ. Естествоисп., т. IX, 1878.

³ Наливкин, Д. В. Л. с.

Фиг. 40 представляет другой экземпляр брюшной створки, откуда же (№ 2425/361) с проявлениями задержки в нормальном развитии раковины в начале ее роста.



Фиг. 39 а и б. Брюшная створка *Productus ilmenicus* Nal. с приплюсненной макушкой — следом от прирастания. (а — вид со стороны макушки, б — вид с левого бока). Псковские слои. Р. Сясь, лев. бер., ниже д. Рябовой. №2425/391. 2/1.



Фиг. 40. Брюшная створка *Productus ilmenicus* Nal. со следами ненормального развития в начале роста раковины. Псковские слои. Р. Сясь, прав. бер., ниже д. Рябовой. № 2425/361. 1/1.

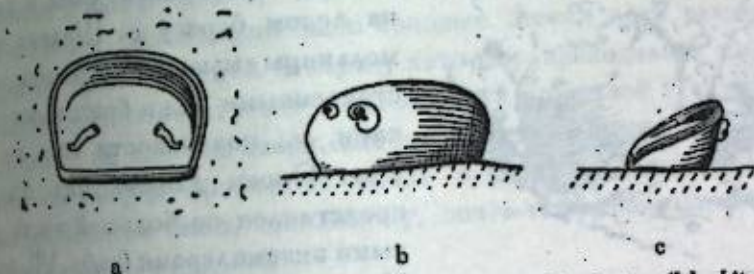
Особый интерес представляют для нас оба вида подрода *Irboskites* вследствие прирастания, дошедшего у них до крайности. Брюшная створка ирбоскита прирастает к субстрату большей частью своей поверхностью; свободным остается лишь край, в виде крупного отворота возвышающийся над прирастающей частью раковины. От этого раковина приобретает обратнокопытообразную форму; она прикрыта плоскою спинною створкою, край которой у некоторых, в особенности более крупных экземпляров, несколько приподнят над остальною ее поверхностью и следует при этом растущему вверх лобному краю брюшной створки (фиг. 41).

Наиболее распространенной формой ирбоскитов, встречающейся массами в вышеуказанных горизонтах, является *Productus (Irboskites) fixatus* Bekk. (= *Irboskites fixatus* + *Irb. pskovensis* Беккера) (табл. XV, фиг. 1 и 2, табл. XIV, фиг. 2). *Productus (Irboskites) suchlovae* Nal. (табл. XV, фиг. 3 и табл. VII, фиг. 4) встречается значительно реже и найден по р. Шелони в окрестностях д. Сухловой (возможно, встречается и по р. Мшаге).

Обычным местом поселения ирбоскитов являлись: сглаженные поверхности затвердевшего известнякового дна, известняковые гальки и раковины (или иные скелетные образования) других беспозвоночных. Ирбоскиты, как и большинство прирастающих форм, нуждались в твердом субстрате, и им оставался выбор между тремя только что перечисленными категориями объектов для прирастания. При этом, в виду не особенно малой величины взрослых раковин ирбоскитов (они достигали до 18 мм в ширину), мелкие посторонние раковины не являлись удобным субстратом для их поселения и дальнейшего развития.

На частое нахождение в разрезе морских девонских отложений сглаженных поверхностей у отдельных известняковых слоев уже указывалось выше. Эти поверхности соответствуют моментам размыва мор-

ской ложи, периодам сноса только что отложенной и еще незатвердевшей толщи осадков и размыва дна до известняковых слоев, уже скрепленных процессами диагенеза. Такие поверхности представляли излюбленные места для поселения ирбоскитов (табл. VII, фиг. 4). Вместе с ними встречаем обычных членов сообществ, населявших известняковые платформы, а именно прираставших пелеципод (*Limanomia*), криноидей, агелакринов (*Agelacrinus*), спирорбисов и серпул, аулопор и сверлящих организмов. По всей вероятности к гладкому известняковому дну прикреплялись и брахиоподы, обладавшие ножкой: по понятным причинам мы их пока не находим *in situ*, но их остатки, как правило, покрывают эти поверхности гребнями нанесенной ракуши. Там, где известняковые платформы



Фиг. 41 а, б и с. Схема строения раковины *Productus (Irboskites) fixatus* Bekk. (по экз. № 2425/72, ср. табл. XV, фиг. 1): а — вид сверху, со стороны спинной створки; б — вид с переднего края на отворот брюшной створки; с — вид с правого бока. На раковине поселились спирорбисы и серпулы.

форм отсутствовали, либо сходили на нет и переходили в поверхность, сложенную незатвердевшим известняковым илом, ирбоскиты встречаются лишь на гальках, находившихся на поверхности дна, и на раковинах. Известняковые гальки, входившие в состав галечников, обладали весьма различными размерами, доходили до 40 см в поперечнике и были зачастую сплошь усажены ирбоскитами (табл. XIV, фиг. 2а и б). Вместе с постройными на гальках селились и другие организмы из только что перечисленных. Все формы, прираставшие к галькам, в том числе и ирбоскиты, покрывают их со всех сторон (см. об этом выше при рассмотрении аулопор), что указывает на то, что они селились на гальках в полосе подвижных вод, а не на уже успокоенных галечниках. В связи с обильным развитием сверлений на гальках и сглаженных известняковых поверхностях, падению сверлящих организмов подвергались также и раковины ирбоскитов; иногда они их изрешечивали до неузнаваемости.

Прирастание ирбоскитов в большинстве случаев было очень прочным, почему так редки находки оторванных от субстрата брюшных их створок (фиг. 42), и мы их обыкновенно находим приросшими. Эти створки, будучи достаточно массивными, чтобы не быть раздробленными после отрывания от субстрата, встречаются среди конгломератов и ракушечников, в то время как менее массивные спинные створки отдельно попадают реже. Обычно раковины ирбоскитов оказываются раскрытыми, т. е. лишенными

спинной створки, которая с легкостью отрывалась от раковины после смерти животного. Так, например, из нескольких сотен просмотренных экземпляров *Irboskites fixatus* двустворчатыми оказались лишь единицы. Для того, чтобы они могли уцелеть в таком состоянии, требовались особые условия; в частности целые раковины сохранялись иногда лишь благодаря тому, что на их спинную створку нарастали другие экземпляры ирбоскитов, делавшие эти створки более тяжелыми или сращивавшие спинную с брюшной и тем самым препятствовавшие их распадению. У *Irboskites suchlovae* целые раковины были встречены в значительно большем количестве. Наряду с многочисленными экземплярами, покрывающими



Фиг. 42. Сорванная с места прирастания и перевернутая брюшная створка *Productus (Irboskites) fixatus* Bekk., захороненная в ракушнике вместе с другими раковинами (рядом лежит спинная створка *Spirifer muralis* Vern.). Псковские слои. Р. Сясь, прав. бер., ниже д. Хваловой. № 2425/367. в/2.

поверхность нижнего строматопорово-водорослевого слоя в разрезе на левом берегу р. Шелони против мельницы мызы Костыжицы, представленными лишь брюшными створками, на поверхности того же слоя у д. Опки данный вид *Irboskites* представлен по большей части целыми экземплярами (табл. VII, фиг. 4). И здесь в их сохранении сыграли роль особые благоприятные местные условия, а также их малые размеры. Раковину ирбоскитов можно назвать массивной; она состоит из плотного углекислого кальция, своим белым цветом напоминающего материал, из которого построены скелетные части морских лилий. На одной плитке ракушняка из чудовских слоев с берегов р. Шелони (ниже д. Сухловой) створки ирбоскитов и остатки криноидей своею белизною одинаково резко выделяются из остальной фауны, представленной раковинами *Spirifer muralis* Vern., *Camarotoechia strugi* Nal. и *Schizophoria tulliensis* Van., окрашенными в светлосерый цвет и обладающими иной структурой и связанной с ней некоторой прозрачностью раковинного вещества (табл. XIV, фиг. 1).

Массивностью своей раковины, степенью и характером ее прирастания, общим ее обликом, а также характером своих мест обитания ирбоскиты сильно напоминают современных баланусов (табл. XV, фиг. 4). Это сходство представителей двух совершенно различных групп животных, по времени существования отделенных друг от друга огромным промежуток времени, объясняется тем, что как те, так и другие были приспособлены к жизни в одинаковых условиях. Как баланусы в приливотливной или прибрежной полосе современного моря покрывают скалы, гальки и раковины, так это делали и ирбоскиты в верхнедевонскую эпоху. Можно прямо сказать, что ирбоскиты были „балансирами девонского пе-

ри», занимали в это время в экономии природы место баланусов. Поэтому, как у баланусов наиболее сильно развивались те части их раковины, которые должны были защищать рачка от вредного влияния окружающей среды, и у ирбоскитов раковина не всюду была развита одинаково основательно. Сравнительно тонкой известковой базальной пластинкой баланусов (*Balanus*) или даже ее полному отсутствию (*Balanus imbricatus*) — у ирбоскита соответствует наиболее тонкая часть его брюшной створки в месте ее прирастания, которое было вне опасности повреждения. В виду относительной тонкости этой части раковины, она нецело сохраняется в случае растворения или истирания брюшной створки мертвого ирбоскита, в то время, как от приподнятого края брюшной створки еще остается ободок. Далее, подобно тому, как и у баланусов, у ирбоскитов наиболее массивными были боковые стенки всей раковины, т. е. боковые края брюшной створки, которым приходилось выдерживать значительный напор (соответственно с наибольшей толщиной этой части брюшной створки и ее загибом вверх, как раз в нее преимущественно и всверливались сверлящие организмы после отмирания брахиопод). Спинная створка ирбоскитов была, повидимому, опять-таки несколько тоньше, чем приподнятая часть брюшной.

Форма раковины у ирбоскитов, не встречавших препятствий в своем нормальном росте, поперечно-вытянутая. Однако у них ненормальности развития раковины часты, как ни у одной другой формы брахиопод из отложений Главного девонского поля. Дело в том, что раковина плеченогого, прикреплявшаяся при помощи ножки и, в особенности, обладавшая формой, приспособленной к макушкам (см. выше у *Camarotoechia*), во время своего развития могла, ради избежания стеснения со стороны соседей, несколько менять свое положение вращением ножки. Ирбоскиты же, прикреплявшие в плотную самую раковину и притом значительную частью к брюшной стороне, этого делать не могли. Поэтому очертания их раковины сильно зависели от того места, которым они располагали для своего поселения. При тесном поселении нередко случалось, что рядом со взрослым экземпляром (живым, или брюшной створкой уже мертвого) утварялась другая. Форма второго экземпляра предопределялась тем пространством, которое еще не было занято первым ирбоскитом, благодаря чему получались раковины, весьма несимметрично развитые: перекошенные, как бы с одного бока обрубленные, или формы с изрезанным краем (фиг. 43 с и d). При развитии по соседству двух особей ирбоскитов они могли были после соприкосновения друг с другом и при дальнейшем росте взаимно влиять на развитие и форму раковины. При нарастании одного ирбоскита на другой — при этом наблюдались „многоэтажные постройки“ (фиг. 43а) — форма раковины ирбоскита, выросшего последним, определялась предыдущей створкой: она могла получиться более или менее нормальной в том случае, если ирбоскиты нарастали друг на друга с одинаковой ориентировкой плоскости симметрии створок; в том же

случае, когда замочный край последнего экземпляра располагался перпендикулярно к замочному краю предшествовавшего экземпляра, раковина последнего ирбоскита не была в состоянии нормально развиваться вширь и приобретала не поперечно-вытянутые, а более равноугольные очертания (фиг. 43 б).¹ В подобных случаях нарастания ирбоскита на ровную поверхность другой раковины все неровности субстрата повто-



а — „Многоступенчатая постройка“ из трех ирбоскитов, последовательно выросших друг на друга; верхний экземпляр, выросший поперек второго, обладает сильно укороченной раковиной. Прав. бер., у д. Хваловой. № 2425/145.



с — Изрезанные края раковин. Прав. бер., ниже д. Льви. № 2425/15.



б — Зависимость формы раковины от характера субстрата: появление более круглой или даже продольно-вытянутой формы у брюшной створки ирбоскита. Оттуда же. № 2425/30.



д — Резко притупленный бок брюшной створки. Прав. бер., ниже д. Хваловой. № 2425/366.

Фиг. 43. Стесненное развитие раковин *Productus (Irboskites) fixatus* Bekk. на плоских гальках известняковых конгломератов псковских слоев, с р. Сяси. Размеры всюду равны $\frac{3}{2}$ nat. v.

рались прираставшей створкой и в виду ее относительно малой толщины, „проявлялись“ на ее внутренней поверхности. В качестве курьеза может быть отмечена „брюшная створка *Irboskites fixatus* с двумя замками“, получившаяся при нарастании одного ирбоскита на брюшную створку

¹ Сходные деформации раковины, возникавшие в процессе ее роста, мы находим среди современных беспозвоночных, например, у *Anomia squamula*. Последняя так же, как и ирбоскиты не может двигаться и вынуждена прирастать к тому месту, на котором сидит. Случаи влияния на форму раковины *Anomia* неровностей субстрата и посторонних объектов, расположенных по соседству с нею и препятствовавших нормальному развитию ее раковины, изображены на фиг. 44. Описание случаев повторения раковиной *Anomia* неровностей субстрата см. дальше на стр. 241—242.

вторую брюшную створку всех неровностей в том числе и ее замка (табл. XV, фиг. 2).

В своем развитии ирбоскиты встречали препятствия не только со стороны других экземпляров того же вида плеченогих, но также со стороны других прирастающих организмов, например, спирорбисов и криноидей (фиг. 43 и 45), а также неровностей субстрата, на котором они утверждались.

Ирбоскиты нарастали не только на створки других ирбоскитов, но и на раковины других плеченогих. Они были обнаружены на раковинах *Spirifer muralis* Vern., *Sp. fimbriatus* Cong., *Rhynchophoria tulliensis* Van., *Sch. striatula* Schl., *Atrypa velikaja* Nal., *Camarotoechia čudovi* Nal. и *Spirifer rhynchus devonicus* Orb. Подобные случаи нарастания ирбоскитов на раковины других брахиопод не особенно часты. Ирбоскиты наблюдались лишь на разрозненных створках последних. Они прикреплялись в большинстве, если не во всех наблю-



Фиг. 44 а, б и с. Влияние неровностей субстрата и посторонних объектов на форму раковины *Anomia squamula* L. а и б — раковина *Anomia*, поселившаяся на макушке брюшной створки *Terebratulina caput serpentis*. Баренцево море. № 2103/7. $\frac{2}{1}$. с — *Anomia squamula* L. на раковине *Terebratulina caput serpentis*; правильному развитию аномии препятствовала располагавшаяся по соседству с ней раковина другого плеченогого. Оттуда же. № 2130/8. $\frac{2}{1}$.



Фиг. 45 а и б. Стесненное развитие раковин *Productus (Irboskites) uschlovae* Nal. и корней криноидей. Чудовские слои, поверхность нижнего строматопорово-водорослевого слоя. Р. Шелонь, лев. бер., д. Опoki. а — № 2425/385; б — 2425/23. $\frac{3}{1}$.

давшихся случаях, уже к мертвым раковинам, хотя нет основания считать, что ирбоскиты не могли обосновываться и жить на живых брахиоподах (рр. случаи поселения современной *Anomia squamula* на живых *Terebratulina caput serpentis* из фауны Кольского залива и различных организмов на *Rhynchonella psittacea* из Баренцева моря). Кроме раковин переселенных брахиопод, ирбоскиты были встречены на одном экземпляре *Lyrropecten ingriae* Vern. из Изборска (колл. П. Н. Венюкова); на других же пелециподах, гастроподах и цефалоподах они обнаружены не

были. Кроме того они наблюдались на корнях криноидей (фиг. 52) и на строматопорах — в последнем сочетании лишь на одном экземпляре строматопоры из чудовских слоев около г. Изборска (колл. Венюкова). Здесь поверхность крупного экземпляра „*Stromatopora (Caenopora) perforata* Nichols.“, оказалась покрытой приросшими к ней раковинами *Irboskites fixatus* Bekk., *Limanomia* sp., *Aulopora serpens* Goldf. и *Spirorbis ophthalodes* Goldf. (фиг. 50).

Имеется также одна находка раковин ирбоскитов, приросших вместе с трубками спирорбисов к отдельной кости *Coccosteus* (фиг. 46); происходит она из ракушняково-галечных известняков.

К створкам ирбоскитов (как спинным, так и брюшным) прирастали при их жизни серпулы и спирорбисы.

Ниже дается описание одного из наиболее полно сохранившихся экземпляров ирбоскитов.

Productus (Irboskites) fixatus Bekk. Правый берег р. Шелони, против д. М.Каменки. Чудовские слои. № 2425/72. (табл. XV, фиг. 1 и фиг. 41 в тексте).



Фиг. 46. Поселение ирбоскитов (*Irboskites fixatus* Bekk.) и *Spirorbis ophthalodes* Goldf. на кости *Coccosteus* sp. Пековские слои, галечно-ракушечный слой. Рч. Тесова, на 1 км выше с. Фроловского. № 2425/359. 3/4.

Цельный двустворчатый экземпляр ирбоскита с нормальной, симметрично развитой раковиной, приросшей к затвердевшей поверхности известнякового дна вместе с двумя криноидеями, от которых сохранились лишь корни. Симметричность строения раковины ирбоскита объясняется тем, что он развивался в нестесненных условиях; то же обстоятельство, что у него сохранилась и спинная створка, связано с тем, что ее закрепила на ее месте корень приросшей по соседству криноидеи, несколько нашедший на раковину плеченогого.

Раковина ирбоскита принадлежит взрослому экземпляру, она прекрасно выявляет копытообразную форму брюшной створки и отогнутый под тупым углом вверх краевой обод спинной створки, следующий за сильно приподнятым (удаленным от субстрата) лобным краем брюшной створки. Размеры раковины: длина — 10 мм, ширина — 14 мм, длина (ширина) отогнутой (свободной от прирастания) части брюшной створки — 7 мм, то же спинной створки — 2.5 мм. Брюшная створка отгибается от субстрата не под прямым, а под более острым углом.

Раковина ирбоскита не исверлена (ср. обильные сверления в пустых створках ирбоскитов, сидящих на гальках известняковых конгломератов

р. Сяси); сверления наблюдаются лишь в поверхности известняковой плиты, к которой приросли ирбоскиты и криноидеи. К спинной створке ирбоскита, вблизи от ее замочного края, приросли две небольшие раковины *Serpula*, своими устьями направленные от последнего и к центру поверхности раковины; на отвороте брюшной створки сидят два спирорбиса: малый экземпляр около самого лобного края раковины и крупный — дальше от него.

F. STROPHOMENIDAE

По рассмотрении продуктусов и ирбоскитов остается остановиться на одной форме из замковых плеченогих, прираставших раковиною, именно на *Streptorhynchus devonicus* Orb. Этот вид довольно часто встречается в разрезах чудовских слоев по р. Шелони и ее притокам,

встречаясь в ракушнях совместно со *Spirifer* *parvialis* Vern., *Sp. чудови* Nal., *Camarotoechia чудови* Nal., *Schizophoria* aff. *striatula* Schloth., *Anatrypa micans* Buch и др. *Streptorhynchus* прирастал макушкой брюшной створки. С этим связаны следующие особенности в строении его раковины и ее сохранности: развитие дельтидиума, оттянутость макушки брюшной створки, неправильности в форме макушки, неправильности и ненормальности в росте самой створки, проявляющиеся в ее не вполне симметричном развитии, некоторой перекошенности макушки и всей раковины, появлению на ней морщин и вдавленных участков. Кончик макушки брюшной створки в большинстве случаев не сохраняется, что, повидимому, находится в связи с ее обламыванием, вследствие весьма прочного прирастания к субстрату (фиг. 47). Спинные створки, встречающиеся в тех же ракушнях отдельно от брюшных, отличаются от последних более правильным развитием.



Фиг. 47. Брюшная створка *Streptorhynchus devonicus* Orb. с оттянутой макушкой. Чудовские слои. Р. Шелонь, д. М. Каменка. № 2435/356. 5/4.

G. CRANIIDAE

Перейдем к беззамковым брахиоподам и остановимся на краниях, прираставших к посторонним предметам брюшною створкою или ее макушкою.

Из краний Венюков отмечает для Главного девонского поля *Crania rostrata* Goldf. в известняках с. Буреге, т. е. из бурегского горизонта. Много был здесь также найден один свободный экземпляр крании, представляющий, повидимому, отпечаток внутренней поверхности спинной створки, имеющий очень своеобразный вид (№ 2425/73, табл. XV, фиг. 5 и фиг. 48 в тексте). Размеры створки равны 7 × 8 мм; ее поверхность не гладкая, а ребристая; через всю раковину проходит 12 тонких ребер,

расположенных строго перпендикулярно к замочному краю створки. Наличие скульптуры в виде ребер не вяжется с признаками, характеризующими данный вид *Crania* и объясняется тем обстоятельством, что описываемый экземпляр *Crania proavia* Goldf. вырос на наружную поверхность раковины *Spirifer buregi* Nal., каковые в изобилии находятся в том же слое железистого ракушняка; характер скульптуры, перенятый кранией, вполне отвечает таковой *Spirifer buregi*. Крания в стадии личинки прикрепилась к раковине спирифера и находилась на ней на одном и том же месте в продолжение всей своей жизни. Благодаря плотному примыканию к субстрату (раковине спирифера) брюшной



Фиг. 48. *Crania proavia* Goldf., повторившая своего раковинную скульптуру *Spirifer buregi* Nal., на котором она поселилась и развивалась. Железистый ракушняк бурегских слоев на р. Псиже. № 2425/73. 1/2.

створки крании по всей ее поверхности, тем самым и вдоль лобного и боковых краев, а также благодаря полному смыканию створок крании по краям при закрытом ее состоянии, — края ее брюшной и спинной створок повторяли все неровности субстрата. По мере роста раковины *Crania* и постепенного ее наращивания по периферии, вновь образовывавшийся край постоянно приобретал неровности субстрата и, раз их запечатлев, сохранял как на нижней (брюшной), так и на верхней (спинной) створках. В результате получалось полное отражение обеими створками крании скульптуры того участка раковины, на котором сидело плеченое. В нашем случае были полностью переняты, проработаны (*durchgeformt*) радиальные ребра скульптуры раковины спирифера и линии ее нарастания.

Образование подобной „ложной“ скульптуры, не свойственной природе самого животного, а ему навязанной извне, способно ввести в заблуждение. Нетрудно было впасть в ошибку и описать ребристую раковину с чуждой ей скульптурой, как новый вид.¹ Наш случай является в этом отношении особенно предательским, ввиду особенностей ориентировки ребер спирифера на раковине крании: они расположены строго перпендикулярно к замочному краю раковины. Последний был ориентирован одинаково с замочным краем спирифера, и макушки раковины *Crania* были направлены в сторону макушек раковины последнего.

То, что имело место у описанного экземпляра раковины *Crania proavia* Goldf., могло произойти и с другими плеченогими, а также представителями других типов беспозвоночных, плотно примыкавшими к негладкому субстрату краем раковины, вдоль которого происходила ее природ.

¹ Подобный случай указывает J. Weigelt в своей работе „Angewandte Geologie und Paläontologie der Flachsegesteine und das Erzlager von Salzgitter“. Fortschr. d. Geol. und Paläont., H. 4, 1923, S. 110.

Во время посещения Мурманской Биологической станции, еще до открытия по девону Главного поля, мною был собран материал по описанному явлению у представителей некоторых групп беспозвоночных девонской фауны.

„Ложная“ скульптура мною наблюдалась на раковинах пластинчатого моллюска *Anomia squamula* L. и усоного рачка *Balanus islandicus* Müll. (см. выше, стр. 184).

Особо поучителен в этом отношении один спиртовый экземпляр *Balanus islandicus*, к верхней створке которого приросли баланусы, аномии, спириорбисы и маленькие колонии мшанок; нижняя поверхность этого экземпляра покрыта трубками спириорбисов и сердечками (табл. XV, фиг. 6 и фиг. 49 в тексте). У этого экземпляра нас интересуют баланусы и аномии: а именно 3 крупных балануса (кроме них имеются еще совершенно мелкие особи) и 3 аномии — одна очень крупная и две несколько меньших размеров (имеются также и очень мелкие особи). Баланусы и две раковины аномий расположились на створке *Pecten*; третья аномия прикрепилась к боковой поверхности одного из баланусов.



Фиг. 49. Посторонние скульптуры *Pecten islandicus* Müll. раковинной балануса (*Balanus squamula* Da Costa). Рисунок к фотографии на табл. XV, фиг. 6. 1/2.

В данном сообществе прикрепленно живущих форм особенно демонстративно находилось в тесном соседстве: 1) аномии на пектене, 2) аномии на баланусе и 3) балануса на пектене. Во всех этих трех случаях прикрепления (при помощи мускула, прободящего нижнюю створку у аномий) или прирастания (к раковине, вплотную прикрепившейся или выросшей — у балануса) — раковинной в точности воспроизводятся все неровности, т. е. скульптурные образования субстрата, соответственно, пектена или балануса.

Обе раковины *Anomia* в точности повторяют скульптуру (как более толстые, так и более тонкие ребра и желобки между ними) участка раковины *Pecten*, на котором они сидят, и который, вследствие этого, недоступен для непосредственного его осмотра; при этом получается впечатление, как будто радиальная скульптура раковины пектена проходит беспрепятственно через раковину *Anomia*. Оба указанных экземпляра аномий различно ориентированы по отношению к замочному краю раковины *Pecten*: крупный экземпляр ориентирован подобно пектену, вследствие чего перенятая им радиальная скульптура направляется от его макушки к брюшному краю, причем по направлению к последнему ребра постепенно расходятся (см. выше о *Crania*). Второй экземпляр аномии ориентирован на створке *Pecten* под прямым углом к первому, вследствие чего его скульптурные образования пересекают раковину *Anomia* поперек, переходя от ее переднего края к заднему.

Аномия, сидящая на баланусе, ориентирована макушками раковины вверх; она очень отчетливо воспроизводит гребни и впадины боковой поверхности массивной раковины усюногого рачка. Появление на раковинах *Anomia squamula* L., плотно прикрепляющихся при помощи биуссулового пучка к посторонним раковинам, скульптуры последних не требует особых пояснений, так как это явление совершенно аналогично приобретению чуждой скульптуры раковинами *Crania*, о чем говорилось выше.

Из баланусов для нас представляет наибольший интерес средний экземпляр, так как он наиболее четко повторяет скульптуру раковины *Pecten islandicus*. Раковина балануса растет со своего основания; при этом она естественно вплотную касается субстрата, повторяет до мелочей его неровности, которые и сохраняются на раковине. При дальнейшем росте край раковины, запечатлевший скульптурные неровности субстрата, постепенно отодвигается вверх; при этом новые слои раковины балануса, возникающие в основании последней, запечатлевают скульптуру пектена и так в течение всей жизни. В результате получаются воспроизведенными ребра и желобки скульптуры *Pecten islandicus*, точно так же, как в случае прикрепления к последнему раковин *Anomia squamula* L.

Скульптуру пектена можно проследить на всех трех экземплярах *Balanus*, однако наиболее отчетливо она проявляется на среднем экземпляре благодаря тому, что на нем „ложная“ скульптура, перенятая от пектена, пересекает грубую скульптуру самого балануса под углом (фиг. 49).

Кроме описанного экземпляра пектена с аномиями, мною привезены с Мурмана еще три экземпляра, на нижних створках которых в сообществе спирорбисов и некоторых других форм сидит по одному экземпляру *Anomia squamula* в разных ориентировках — все они повторяют в своих раковинах резкую скульптуру створок *Pecten islandicus*. *Anomia squamula* была также встречена на створках *Terebratulina caput serpentis*, обладающих весьма тонкой радиальной скульптурой; на раковинах аномий эта скульптура, несмотря на свою тонкость, также проявилась.

Таковы аналогии, наблюдавшиеся мною среди современной фауны Мурманского побережья. Указанные мурманские формы (баланси и аномии) не находятся в родственной связи с девонскими (крании), однако представляют с ними одинаковые биологические типы.

В сводке по мурманской фауне, данной К. М. Дерюгиным,¹ упоминается о способностях раковин аномий, а также баланусов повторять неровности субстрата и приобретать „ложную“ скульптуру; точно так же мне не приходилось встречать подобных указаний в других зоологических работах. В связи с этим весьма знаменательно затрагивание разбуряемых выше вопросов палеонтологами.

¹ Дерюгин, К. М. Фауна Кольского залива и условия ее существования. Зап. И. Акад. Наук, VIII сер., т. XXXIV, № 1, 1915.

Так, В. С. Слodgeвич,¹ описывая и изображая из фауны харьковского яруса две левые створки пелеципод, относит их к роду *Anomia* L. и их своеобразную наружную скульптуру объясняет прикреплением к раковинам гастропод. Для сравнения Слodgeвич изобразил (табл. III, фиг. 10) случай, аналогичный описанным выше, т. е. раковину *Pecten islandicus* Müll. с Мурмана (из сборов Д. М. Федотова) с аномией, прилипшей к макушке левой створки пектена и повторившей своею радиальной скульптурой последнего.

Далее, в указанной выше работе J. Weigelt приводится и изображается ряд случаев появления на раковинах прирастающих форм как современных, так и ископаемых, не свойственной им скульптуры, перенятая от раковин, на которые они нарастают.² Большая часть случаев, описанных Weigelt, наблюдалась им у тех же самых форм, что и описанных выше, а именно у *Anomia* и *Balanus*; кроме того им приводится также случай из среднего девона Германии, тождественный описанному выше в бургских слоях, а именно случай повторения раковины *Crania* скульптуры *Atrypa*, к которой она прикрепилась. Кроме *Anomia* Weigelt наблюдал те же явления приобретения ложной скульптуры и другими пластинчатожаберными, а именно *Ostrea* и *Exogyra*. Сходные наблюдения над краниадами описаны также по материалам из верхнего девона Подолии Р. Козловским.³ Последним автором встречены явления повторения скульптуры раковин, служивших субстратом, у *Philhedra umbrella* n. sp. и *Philhedra (Philhedrella) mimetica* n. sp.

Козловский отмечает, что эти формы встречаются исключительно на раковинах других организмов, а именно в большинстве случаев на раковинах различных замковых брахиопод (иногда по несколько экземпляров на одной брахиопод). Отсюда Козловский заключает, что *Philhedrae* предпочитали их неорганическому субстрату, по причине, впервые высказанной Н. Н. Яковлевым (образование токов воды). Далее автор указывает на то, что эти формы селились на брахиоподах при жизни последних: крании не заходят с одной створки „хозяйина“ на другую и, располагаясь вблизи от края створки последнего, непосредственно прекращают свой рост у края раковины. Крании обычно не препятствовали правильному росту своих хозяев-брахиопод; лишь в одном случае прирастания *Philhedra mimetica* в синусе *Camarotoechia carens* наблюдалось ненормальное развитие последнего и всей раковины. Новостью является установление Козловским на разрезах через раковины обоих видов *Philhedra*, сохранившихся на месте их прирастания на створках брахиопод, отсутствия брюшной створки, которая, по его мнению, не обизвестневала.

¹ Слodgeвич, В. С. Фауна пелеципод южпороусского палеогена, ч. I. Труды Гл. Геол.-Разв. Упр., вып. 89, 1932, стр. 46—47, табл. III, фиг. 4 и 5.

² Loc. cit., SS. 108—111, Taf. VIII, Fig. 18, Taf. XIII, XIV, Fig. 1 и 2.

³ Kozlovski, R. Les brachiopodes gothlandiens de la Podolie polonaise. Palaeontologica polonica, I. Warszawa, 1929, pp. 40—44 et tabl. I.

Повторение неровностей субстрата (скульптуры раковины) наблюдалось Козловским лишь у *Philhedra mimetica*, обладавшей по природе гладкой поверхностью раковины с концентрическими линиями нарастания (*Ph. umbrella* обладала радиально-лучистой скульптурой). *Philhedra mimetica* в точности повторяла (отсюда и ее название) все детали радиальной или концентрической скульптуры брахиопод,¹ на которых она развивалась.

N. LINGULIDAE

Заканчивая обзор плеченогих из отложений Главного девонского поля, остается еще сказать несколько слов о лингулах. Способ исполнения лингулами ножки отличается от такового у выше рассмотренных брахиопод: лингулы ею не прикреплялись к твердым предметам, а укорачивались в рыхлом осадке. Найти в верхнедевонских отложениях лингулу в прижизненном положении, а именно с раковинами, макушками направленными вниз, удастся очень редко. Несколько таких экземпляров (*Lingula litzkii* Wen.) было найдено в свинордском горизонте в слое известковистых глин с уплотненными участками, при раскалывании которых и были обнаружены их раковины (табл. XVI, фиг. 1); кроме того были встречены раковины в прижизненном положении в псковских слоях. Обычное нахождение остатков лингул в отложениях северо-западного девона следует видеть в виде мелких обломков (по причине большой хрупкости раковин и несприятельных условий отложения), или в виде разрозненных, отсортированных створок, встреченных, например, в довольно большом числе в некоторых слоях основания пестроцветной толщи в бассейне р. Сяси.²

Основываясь на изложенных выше личных наблюдениях по прикреплению и прирастанию брахиопод Главного поля, мы можем занять определенную позицию по вопросу о прикреплении брахиопод вообще и его последствиях — теме, затрагивавшейся в целом ряде работ русских палеонтологов.

Специально этому вопросу посвящены две работы Н. Н. Яковлева: „О прирастании раковины некоторых *Strophomenacea* (*Meekella*, *Strophomenosia*, *Aulosteges*)“³ и „Прикрепление брахиопод как основа видов и родовые первые по времени появления.“

Основную мысль, проводимую автором в этих работах, является следующая: „Прикрепление брахиопод к месту пребывания создает существенную изменчивость раковины вследствие стремлений животного организма.“

¹ *Camarotoechia* (*Wilsonia*) *tarda* Barr., *Cam. carens* Barr., *Protathyris* *praeformis* n. sp., *Stropheodonta* (*Brarion*) *subinterstitialis* n. sp. и *Strophonella* (*Amphistrophodolika* *Siemiradzki*, *Philhedra umbrella* n. sp. была встречена наростшей на последнюю форму и на *Dalmanella* (*Isorthis*) *szajnochai* n. sp.

² *Lingula ligea* Hall и *Lingula punctata* Hall. См. также о захоронении лингул в моей статье „Палеобиологические наблюдения над нижнесилурийскими беспозвоночными, I“. Ежег. Русск. Палеонт. Общ.; т. VII, 1927.

³ Изв. Геол. Ком., 1907 г., т. XXVI, № 4.

⁴ Труды Геол. Ком., Нов. сер., вып. 48, 1908.

послать себя путем удлинения брюшной створки¹ от покрытия илом. При этом у индивидуумов, рядом живущих, могут быть значительные различия, в зависимости от частных условий прикрепления каждого в отдельности индивидуума.²

С этими выводами Н. Н. Яковлева можно в общем согласиться, однако, везде в них некоторые ограничения, в особенности имея в виду отдельные моменты развития мыслей автора, изложенные в его работах.

1. Во-первых, нам кажется, что Н. Н. Яковлев недостаточно учел индивидуальную изменчивость разобранных им видов брахиопод, не связанную с особенностями и последствиями их прикрепленного образа жизни. А изменчивость подобного рода у них несомненно существовала, как существует и у животных, ведущих свободный или по большей части свободный образ жизни.³ Этот тип изменчивости должен был проявляться и на форме или величине арка плеченогого и соответственно на величине отверстия для выхода ножки, на развитии пластинок, закрывающих это отверстие, на развитии спондилиума и т. п.

Отложения Главного девонского поля дали из спириферид наибольший материал по виду *Spirifer schelonicus* Nal. Форма эта отличается весьма сильной изменчивостью: мы здесь находим формы как с низкой, так и с высокой арка; преобладают формы со средним развитием высоты арка, но встречаются также и экземпляры с арка, представляющей равно-сторонний треугольник, и такие, у которых угол треугольника аркайной площадки, примыкающей к макушке брюшной створки, не далек от 180°. Соответственно с формой арка меняется и форма остальных частей и общих контуров раковины.

Более подробная характеристика изменчивости *Sp. schelonicus* n. sp. вместе с изображениями разных ее форм дается Д. В. Наливкиным при описании брахиопод фауны Главного девонского поля. Различные низко-, средне- и высокоаркайные формы *Spirifer schelonicus* встречаются в одном горизонте (свинордском) и в одних и тех же слоях в сходных породах: либо в мергелях, либо, чаще, в ракушняках, обычно сменяющих слои известняка, совершенно лишенные раковин спириферов. Думается, что условия жизни спириферов, погребенных совместно в одном слое, не могли быть настолько различными, чтобы лишь они одни могли вызвать имеющиеся налицо резкие различия в форме раковины и, в частности, ее арка; скорее всего индивидуальные признаки, выработанные местными особенностями жизни брахиопод, накладывались на особенности видовой изменчивости.

¹ Кроме удлинения брюшной створки Н. Н. Яковлевым указываются: уклонение ее от симметрии и возникновение некоторых особенностей внутреннего строения раковины (*pseudodeltidium*, *spondylium* и др.).

² Loc. cit., 1908, стр. 11.

³ См. работу Д. М. Федотова об изменчивости раковин в пределах одного лишь вида ныне живущих пелеципод (*Pecten islandicus* Müll.): „Об изменчивости современных пелеципод в связи с изучением ископаемых форм“. Труды Палеозоол. Инст. Акад. Наук, т. II, 1933.

Проверку правильности точки зрения Н. Н. Яковлева на зависимость высоты арка прикрепляющихся форм (спириферов) от частностей условий их поселения и развития можно было бы ожидать найти на сохранившихся естественных группах. Описанные выше несколько групп, найденные нами в свинордских и бурегских слоях, являются, к сожалению, чрезвычайно немногочисленными, чтобы дать вполне убедительный материал по этому вопросу: этим немногим группам, состоящим из нескольких экземпляров плеченогих, противостоят многие десятки и сотни экземпляров тех же форм, найденные свободными в виде цельных раковин или отдельных их створок. Во всяком случае, как экземпляры обеих групп *Spirifer schelonicus* Nal., так и группы *Spirifer buregi* Nal., собранные в одну пачку: 1) не выявляют более сильного развития арка у экземпляров, находящихся в наиболее стесненных условиях развития, которые могли бы указывать тенденцию к росту раковины вверх для ее поднятия над стеснявшими ее соседями (у *Spirifer schelonicus*); 2) с другой стороны, мы не замечаем особенно сильного роста арка у экземпляров (*Spirifer buregi*), расположенных наиболее глубоко и бывших подверженными наиболее быстрому засыпанию осадком; наоборот, особенной величиной арка здесь обладает (из всецело обнаженных экземпляров) один экземпляр, как раз с горизонтально расположенной площадкой и вверх направленным лобным краем раковины.

2. Н. Н. Яковлев, на наш взгляд, очень широко смотрит на понятие вида. Пользуясь чужими сборами, он отнес к одному виду (*Spirifer verneuilli* Murch.) формы из центрального девонского поля и из девона Тимана, происходящие, надо думать, из различных горизонтов. Возможно, что и спириферы, изображенные Яковлевым на табл. I, фиг. 7—11¹, происходят из различных горизонтов воронежско-орловского разреза верхнего девона, где они входят в состав сильно изменчивой спириферовой фауны, сходной с фауной из вышележащего и нижележащего горизонтов, но все же обладающей специфическими особенностями средней формы этого комплекса для каждого из горизонтов.²

3. Н. Н. Яковлев специально останавливается на вопросе об асимметрии раковин (спириферов) и дает ему объяснение, нас не вполне удовлетворяющее.³ Он объясняет уклонения раковины от симметрии „единственно прикреплением“, считая при этом, „что та половина, на которой возникло ушко, прилегала, например, к поверхности камня,⁴ тогда как

¹ Loc. cit., 1908.

² Ср. доклад Д. В. Наливкина на эту тему, сделанный в Русском Палеонтологическом Обществе 23/III 1932 г.

³ Loc. cit., 1908, стр. 3.

⁴ Термины „камень“ и „валун“ не являются удачными, так как камни и валуны в условиях жизни брахиопод палеозоя могли находиться на дне обитаемой ими части водоема лишь в исключительных случаях; участки твердых горных пород здесь могли бы представлять гальками или скалистыми дном, не покрытым рыхлыми осадками. Брахиоподы прикреплялись при помощи своей ножки к последнему, либо к галькам, либо, чаще, — к мертвым или живым раковинам.

раковина, лишенная ушка, выдавалась свободно за край камня“. При этом Н. Н. Яковлев изображает (табл. I, фиг. 6 и 11) два асимметричных экземпляра.

Мы считаем, что ушки являлись характерным, неотъемлемым, наследственным признаком многих видов спириферов, в частности *Sp. schelonicus* Nal., и что отсутствие их у раковины не могло быть вызвано тем, что соответствующая половина раковины выдавалась за субстрат, к которому прикрепилось ножкою плеченое, т. е. находилась в условиях свободного беспрепятственного развития. Наоборот, при обязательном нормальном развитии ушка на выдававшемся, нестесненном боку раковины оно могло недоразвиться как раз на стороне раковины, прилегавшей к субстрату, в случае если здесь раковина встречала препятствие в своем нормальном росте. По этому вопросу описанные нами группы спириферов дают весьма показательный материал. Приходится, конечно, иметь в виду и другие возможные причины недоразвития раковины, отмеченные выше.

Таким образом, мы считаем, что обычной причиной асимметричного развития раковины являлось не просто прикрепление, а прикрепление, сопряженное со стеснением правильного роста раковины в связи с густотой поселения животных или препятствиями со стороны неживого субстрата.

Мы согласны с Н. Н. Яковлевым (наши находки это воочию доказывают), что арка плеченогих (спириферов), в случае ее достаточного развития и ненависания над нею макушки брюшной створки, примыкала к предмету, на котором животное было прикреплено ножкой; однако, это примыкание само по себе не являлось причиной ненормального развития раковины.

Наконец, необходимо иметь в виду, что ненормальное развитие раковин брахиопод или их частей принадлежит к разряду уродливых явлений, т. е. нехарактерных признаков, и потому „определение“ уродливой формы или ее половины, случайно ставшей похожей на какой-нибудь другой вид или сорт в нормальном его развитии, собственно ничего не дает для установления пределов изменчивости изучаемого вида, так как облик раковины, обусловленный уродством, не может иметь ничего общего с нормальным видом раковины в пределах ее нормальной изменчивости.

4. Прикрепление несомненно влияет на форму раковины, непосредственное же прирастание раковины еще сильнее отражается на ее строении и форме. Потому при анализе влияния на раковину различных способов связи ее с субстратом необходимо делать различие между прикреплением (ножкой, биссусом) и прирастанием (самой раковиной, цементацией). В первом случае связь животного с местом прикрепления была не столь прочной, чем во втором — ножка, благодаря ее гибкости и, быть-может, растяжимости допускала некоторые отклонения от первоначального

положения, оказавшегося почему-либо для животного невыгодным.¹ Во втором случае (цементации) изменение положения животного, даже самое незначительное, оказывалось невозможным, что вело к образованию форм, наиболее уклоняющихся от среднего типа неприкрепленных или более подвижно прикрепленных форм. Особенности прираставших форм, развиваясь в определенном направлении и наследственно закрепляясь, приводят к крайним типам форм, наиболее уклонившимся от первоначальных, каковыми для нашей фауны являются некоторые продукты (ирбоскиты), а для брахиопод вообще — рихтофенииды (*Richthofenia* и др.) и, соответственно для пелеципод, причудливые формы из рудистов — *Hippurites*, *Radiolites* и капринид — *Caprina*, *Caprinula*. Особенно сильная изменчивость прирастающих форм, в отличие от прикрепляющихся, приводит и к широкой индивидуальной изменчивости, например, рифообразующих кораллов, о чем см. в статьях Н. Н. Яковлева „О некоторых результатах новейших исследований коралловых рифов Индийского океана и Красного моря“² и „Biologische Parallelen zwischen den Korallen und Brachiopoden in Bezug auf ihre Veränderlichkeit“³, в которых автор приводит аналогии между кораллами и брахиоподами, описанными им в двух предыдущих работах.

Новый подход в изучении морфогенезиса брахиопод, примененный Н. Н. Яковлевым, нашел отклики и частичное использование в целом ряде последующих работ как русских, так и иностранных палеонтологов.

Из этих работ имеют наибольшее отношение к нашему материалу работы по пермской фауне Русской платформы,⁴ жившей в условиях, сходных с девонскими, и, в особенности, работа С. Обручева о девонской фауне (спириферах) Центрального девонского поля.⁵ Последний автор, не входя в обсуждение вопроса о зависимости формы раковины представителей группы *Spirifer verneuili* от условий обитания, все же коротко отмечает,⁷ основываясь на лично собранном материале и изученном разрезе, что „в разобранной истории развития (этой группы) можно заметить постоянство изменения признаков в одном и том же направлении, независимо от смены, часто очень быстрой, характера осадков“. Это мнение С. В. Обручева совпадает с нашим представлением (см. выше § 1) о необходи-

¹ См. также N. N. Jakowleff „Die Wandlungen der Anheftung bei verschiedenen Gruppen der Meerestiere. Naturwissensch. Wochenschrift, N. F., Bd. 21, № 44, 1922.

² Изв. Геол. Ком., 1931 г., т. XXXII, стр. 251—274 с 2 табл.

³ Biol. Centralbl., Bd. XXXIII, № 9, 1913.

⁴ Критическая оценка установок авторов этих работ дана Н. Яковлевым в его статье „О некоторых работах последнего десятилетия по брахиоподам“. Ежег. Русск. Палеонтолог. Общ., т. III, за 1918—1921 г., стр. 113—126.

⁵ А. В. Нечаев. Фауна пермских отложений востока и крайнего севера Европейской России. Труды Геол. Ком., Нов. сер., вып. 61. 1911 г. — Б. К. Лихарев. Фауна пермских отложений окрестностей гор Кириллова, Новгородской губ. Там же, вып. 85. 1913 г.

⁶ С. Обручев. Воронежский девон и группа *Spirifer Verneuili* Murch. Зап. геол. отд. Общ. Любит. Естествов., Антроп. и Этногр., V, 1916, стр. 21—66.

⁷ Loc. cit., стр. 56.

мости отделения изменчивости, связанной с эволюционным процессом, от индивидуальной изменчивости, зависящей от частных условий жизни каждого индивидуума.

С рассматриваемой группой работ связаны еще две, появившиеся у нас за последнее время. Первая — Б. К. Лихарева „Материалы к познанию фауны верхне-пермских отложений Северного края“,¹ трактующая в той же пермской фауне, что и две ранее указанные работы, и вторая работа — А. П. Иванова. Б. К. Лихарев, возражая на критику Н. Н. Яковлева, уточняет свой взгляд на возникновение асимметрии у раковин *Spirifer spirirostris* Vern.² с тонким строением примакушечной части, причину которой он видит „частью в механических воздействиях — давлении воды и других объектов“. При этом Лихарев указывает на то, что „в случае неподвижного прикрепления (цементацией), они (т. е. механические воздействия) сказывались бы сильнее, чем в случае прикрепления посредством другой ножки, допускавшей известную подвижность раковины“, что вполне согласуется с нашей точкой зрения, а также, что „спириферы, жившие непокрытый дельтирий, вели одинаковый образ жизни, будучи прикреплены своей ножкой к субстрату“.

Мы также согласны с данным Лихаревым объяснением времени и способа возникновения деформаций у раковины и считаем лишь необходимым более четко проводить разграничение между 1) различной степенью изогнутости макушки и арка в плоскости симметрии раковины и 2) изогнутостью (отогнутостью) макушки вправо или влево от этой плоскости, с соответствующим несимметричным развитием обеих половин арка. Из текста Лихарева не всегда достаточно ясно вытекает, какую из этих двух особенностей он имеет в виду, в то время как их различие нам представляется важным. Дело в том, что вторая из перечисленных особенностей для брахиопод, животных двусимметричных, всегда будет являться уродством, показателем ненормального роста в связи с частностями условий жизни или болезненным состоянием индивидуума. В то же время различные симметрично развитые особенности строения их раковины могут быть как уродством, так и — что, надо думать, будет иметь место чаще, — проявлениями индивидуальной изменчивости данной формы, не стоящими в связи с частностями условий жизни индивидуума и его состояния.

В заключение остановимся на статье А. П. Иванова „К систематике и биологии р. *Spirifer* и о некоторых брахиоподах Сп и Сш Московской губ.“³ В этой работе для нас представляет особый интерес глава „О влиянии прикрепления брахиопод на внешнюю форму раковины“ (стр. 118—120), где впервые не только в русской, но и в мировой

¹ Труды Гл. Геол.-Разв. Упр. ВСНХ СССР, вып. 71. 1931.

² Loc. cit., стр. 20—22.

³ Бюлл. Моск. Общ. Испыт. Прир., отд. геол., 1925 г., т. III, №№ 1—2, стр. 105—123. Укажем на эту статью я обязан Б. К. Лихареву.

литературе, дается описание нескольких находок прижизненных групп спириферов, великолепно сохранившихся. К большому сожалению, автор дает лишь краткие описания этих групп, не давая их изображений, что для подобных редких находок было бы весьма желательным, и что не поздно наверстать. Интересным является тот факт, что все находки сделаны в девонских отложениях: одна группа происходит из воронежских слоев разреза Центрального поля (Петино), а другие четыре с р. Ухты из тиманского девона.

В первой группе, состоящей из 15 экземпляров различной величины (от 3 до 22 мм) *Spirifer tanaicus* (typus) Nal., „10 прикасаются носиком к одному самому крупному, несколько поврежденному, несколько раскрытому (все другие закрыты вполне) и, повидимому, бывшему уже мертвым, а 4 очень маленьких экземпляра по 3—5 мм, приросли к дочерним¹ экземплярам. Прикрепленные находятся на лобной и боковых частях центрального, на спинной и брюшной его створках. Замечается некоторая ориентировка прикрепленных экземпляров, из которой видно, что лобные края были направлены вверх, а центральный экземпляр был расположен на дне носиком вниз... У большинства экземпляров хорошо видно, что прикасаются к материнской¹ створке оба носика, у немногих видно, что носик большой створки не прикасается, находясь на расстоянии 1—2 мм от субстрата, а спинной носик прикасается“.

О прижизненных группах представителей той же группы *Spirifer anossofi* Vern. с Тимана, состоящих из 7, 6 и 4 экземпляров, А. Иванов пишет: „Все эти (три первые) группы имеют центральный (субстратный) экземпляр; у одной группы он ясно иной сохранныости, чем прикрепленные. Характер прикрепления совершенно идентичен с донскими. Центральные экземпляры значительно отличаются величиной от прикрепленных, среди которых есть экземпляры по 5 мм ширины“. Четвертая группа с р. Ухты образована крупным закрытым экземпляром *Schizophoria striatula*, в синусе которого у самого края прикрепилась три мелких экземпляра *Spirifer elegans* (от 5 до 8 мм). Далее Иванов заключает, что „*Spiriferidae* были прикреплены очень коротким аппаратом, довольно прочно и, повидимому, давали неподвижно“.

Наблюдения А. Иванова хорошо согласуются с нашими, выше изложенными (а также с наблюдениями над воронежскими спириферами, произведенными летом 1932 г., которых я в этом очерке не касаюсь). Иванов также приходит к выводу: 1) о развитии у спириферов короткой ножки и их малой подвижности на ней, либо полной неподвижности (ср. со *Sp. buregi* Nal.) и касания, в связи с этим, субстрата макушками их створок; 2) о том, что „субстратная“ раковина была мертвой во время раз-

¹ Термин „дочерний“ для разбираемого случая с брахиоподами не является удачным, так как более молодые экземпляры здесь не представляют потомства более взрослых, в которых они сидят (как, например, у кораллов); одинаково неудачным является термин „материнский“.

вития на ней других;¹ 3) о том, что раковины спириферов располагались вниз обращенною брюшною створкою и вверх обращенною спинною, сидели „торчком“, поддерживаясь на очень короткой ножке.

Далее А. Иванов, в развитие своих выводов, останавливается на каменноугольных спириферах (хориститах) из б. Московской губернии, богатые сборы которых позволили ему сделать следующие наблюдения. Во-первых, он отмечает различное развитие, асимметрию ушков на многих экземплярах, подобно тому, как это было указано Н. Яковлевым в его работе 1908 г.; однако, Иванов не останавливается подробнее на причинах развития этой категории деформаций раковины у брахиопод. Во-вторых, А. Иванов описывает „присутствие на брюшной створке с боков носика, на различных расстояниях от его вершины, большей частью ближе к верхнему краю арка, глубоких и резко контурных вдавлений, происшедших несомненно при жизни раковины... некоторые из них (деформаций) представляют собой ясные отпечатки концов ушков других экземпляров, причем в огромном большинстве случаев наблюдались парные вдавления, хотя и не симметрично расположенные, т. е. что средний экземпляр был стеснен в росте двумя соседними боковыми“. Далее Иванов указывает, что в связи с различным боковым давлением были различны и его проявления (от резкого отпечатка на ней ушка теснившего соседа до общего сужения и удлинения макушки и следующей за ней части раковины). Таким образом, этот исследователь, даже не имея в руках естественных групп каменноугольных спириферов, мог объяснить деформацию примакучечной части их раковины теснотой их сожительства и взаимным давлением. В конце своей статьи А. Иванов бросает мысль о том, что при взаимном давлении нередко „выжимались“ и выбрасывались сдавленные экземпляры из группы совместно прикрепленных форм, что несло за собою смерть животного и чем может быть объяснено различие в величине спириферов из одного пласта в отличие от экземпляров неприкрепленных форм из родов *Productus*, *Chonetes* и *Marginifera*.

В заключение отметим, что в недавно появившейся монографии эрденеислурийских брахиопод Подолии Р. Козловского, упомянутой выше, на табл. XII, фиг. 25, дано изображение плитки с большим количеством раковин *Mutationella podolica* n. sp. (из подсем. *Terebratulaceae*), на которой ряд экземпляров сохранился в естественном положении, т. е. вниз обращенными макушками створок и вверх направленными лобными краями раковин, при замкнутости последних.

¹ Раковина в петинской группе была, наверно, раскрыта до тех пределов, которые допускал его замочный аппарат без его поломки после смерти животного и сгибания его мускулов. В случае прикрепления не особенно большого числа, притом мелких экземпляров (например, в случае *Schizophoria* со *Spirifer elegans*), мы можем допустить, что центральные раковины при этом оставались живыми, как оставались живыми и прикрепленные экземпляры 1-й „генерации“ после прикрепления к ним раковин молодых „генерации“.

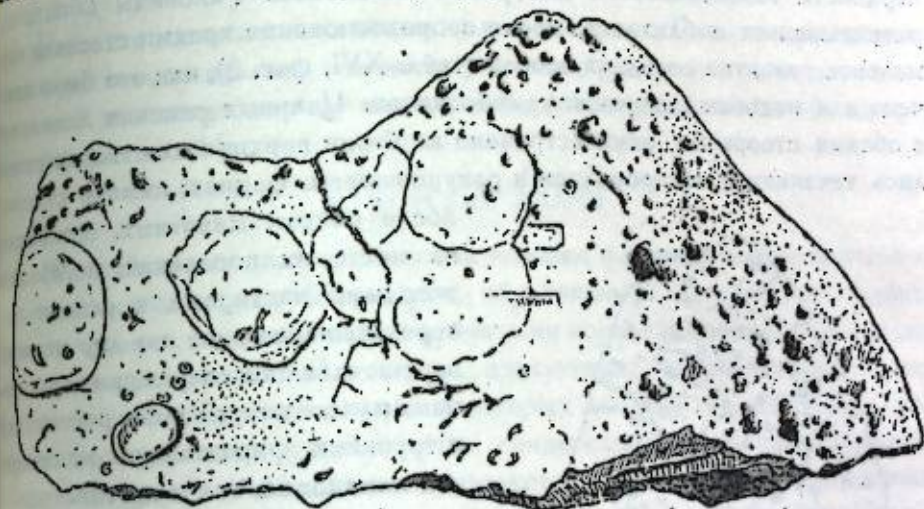
6. ПЛАСТИНЧАТОЖАБЕРНЫЕ МОЛЛЮСКИ

Во время изучения разрезов воронежских слоев по р. Дону и другим рекам в пределах Центрального девонского поля Д. В. Наливкиным были в них обнаружены раковины прирастающих пеллеципод из рода *Limanomia*, бывшего до тех пор известным лишь из девонских отложений окрестностей Булони во Франции.¹ В воронежских слоях лиманомии были найдены нарощенными на плоские известняковые гальки; они отнесены Б. В. Наливкиным к двум видам: *Limanomia lineolata* Bouch. и *Lim. grayana* Bouch.

Лиманомии были находимы здесь несомненно и раньше прежними исследователями, но их остатки не были ими правильно поняты. Так, например, среди коллекции П. Н. Вениюкова в Ленингр. Гос. Университете имеются раковины — по видимому, обе створки тонкорестристой формы *Limanomia* хорошей сохранности из воронежских слоев у Ендовища, — отнесенные им к *Aviculorpecten* n. sp.²

Существование галечниковых фаций в северо-западном девоне, по возрасту близком к воронежским слоям, позволило допустить возможность нахождения также и здесь остатков лиманомий. В действительности они (*Limanomia* sp.) здесь и были обнаружены, однако не на гальках, а на гладких поверхностях затвердевшего известнякового морского дна. Они были найдены как в чудовском горизонте (на поверхности строматопорово-водорослевых слоев разреза по р. Шелони, о которых говорилось выше), так и в псковском горизонте (в разрезах по р. Великой). О нахождении лиманомий в отложениях и далее к W, за пределами СССР, а именно в окрестностях г. Изборска, свидетельствует сильно исверленный крупный образец „*Stromatopora (Caunopora) perforata* Nichols.“ в коллекции П. Вениюкова в собрании геол. кабинета Ленингр. Гос. Университета, к поверхности которого кроме раковин *Irboskites fixatus* Bekk., колоний *Aulopora serpens* Goldf. и трубочек *Spirorbis omphalodes* Goldf. приросло более 12 экземпляров *Limanomia* (фиг. 50 и 51). В указанных условиях нахождения лиманомии являются в отложениях Главного девонского поля формами нередкими, даже обычными и весьма характерными для специфической фации известняковых платформ в полосе сильных течений, в которой могли существовать лишь формы, прочно связанные с субстратом. Особенно выразительными являются сглаженные поверхности известняковых слоев в разрезе р. Шелони; здесь лиманомии встречены в наибольшем количестве, причем не только в виде отдельных экземпляров, но и целыми банками, состоящими из нескольких экземпляров, нередко более 10, образующих ско-

пущенные поселения (табл. XVI, фиг. 2).¹ Лиманомии прирастали к субстрату всего поверхностью нижней (правой) створки. Последняя повторяла все



Фиг. 50 и 51. Крупная сильно исверленная строматопора „*Stromatopora (Caunopora) perforata* Nichols.“ с поверхности покрытая многочисленными прирастающими организмами: пластинчатожаберными моллюсками: *Limanomia* sp. (более 12 экз.), брахиоподами: *Productus (Irboskites) fixatus* Bekk., червями: *Spirorbis omphalodes* Goldf. и *Serpula devonica* Pacht, и кораллами: *Aulopora serpens* Goldf. (Вид с обеих сторон). Чудовские слои. Окр. г. Изборска. Колл. П. Н. Вениюкова в Лен. Гос. Университете. ²/₃.

неровности субстрата: давала прогибы при наличии углублений в последнем и выпячивания в обратном случае. Последнее, в частности, имело место,

¹ См. также „Положения и инструкция для исследований по палеозоологии“. Изд. Сев.-Зап. Геол.-разв. треста, 1933, табл. IX.

¹ Д. В. Наливкин. Семилукские и воронежские слои. Изв. Гл. Геол.-Разв. Упр., 1930, т. XLIX, № 1, стр. 62, 63.

² Loc. cit., 1886, стр. 135—136, табл. VI, фиг. 8.

если раковина лиманомии при своем разрастании встречала трубки червей, ирбоскитов или створки других экземпляров лиманомий, приросшие к поверхности известнякового дна ранее лиманомии. Раковины *Limanotis*, развивавшиеся поблизости, после соприкосновения краями стесняли нормальное развитие соседних особей (табл. XVI, фиг. 2), как это было отмечено для подобных случаев у ирбоскитов. Целых раковин лиманомий с обеими створками нами встречено не было: верхние их створки уносились течением и захоронялись в ракушняковых фациях; нижние створки



Фиг. 51. Распил через другой экземпляр строматопоры. Черным закрашены каналы сверлений. Окр. г. Изборска. 3/4.

после смерти животных, оставались на месте их поселений, истирались твердыми частицами и раковинами, перекатывавшимися по дну волною, изрешечивались сверлящими организмами или же покрывались раковинами и трубками прирастающих животных, как лиманомий, так и других.

Лиманомии являлись среди пелеципод фауны Главного поля единственными формами, прираставшими самою раковиною. Основная же масса форм (видов) относилась к неравно-мускульным биссусовым, также бывшим связанными с субстратом, однако не столь прочно, как лиманомии, а именно при помощи биссусового пучка (сем. *Aviculidae*: рода *Avicula*, *Actinopteria*, *Leptodesma*, *Ectenodesma* и др.).

Богатое развитие биссусовых форм находилось в непосредственной зависимости от обилия участков дна в мелководном девонском море Главного поля с беспокойным режимом, требовавшим от бентонной фауны приспособлений для удержания на месте. В подобных условиях мы встречаем пелеципод, прикреплявшихся биссусом, наравне с брахиоподами, прикреплявшимися ножкою или прираставшими раковиною. В то же время другая биологическая группа пелеципод — равномускульных и вместе с тем более симметрично-развитых — населяла иные, более спокойные части моря, в которых условия среды не требовали от организмов наличия способностей к прикреплению.

Несмотря на обилие находок биссусовых форм, сделанных во всех горизонтах разреза Главного девонского поля, не было встречено ни одной естественной группы их. Большинство экземпляров было найдено в виде отдельных створок в ракушняках, причем обычно сохраняющаяся створкою является левая створка, которая была обращена при жизни пелециподы вверх.

7. ИГЛОКОЖИЕ

Этот тип животных представлен в отложениях Главного девонского моря почти исключительно подтипом *Pelmatozoa*: здесь встречены остатки криноидей и текоидей; кроме того имеются указания на находки (в шлифе) обол морских ежей.¹

А. МОРСКИЕ ЛИЛИИ

Морские лилии являются весьма важным фаунистическим компонентом, входившим в ряд биоценозов, образованных плеченогими, трубко-лильными червями, пелециподами, трубчатыми кораллами и представителями других групп животных. Однако, их присутствие не было обязательным для всех тех биоценозов, в состав которых входили различные представители из указанных групп: об этом свидетельствует, например, анализ объединенной фауны шелонского и бургского горизонтов, в которых криноидей отсутствуют. В виду беспокойного режима девонского моря в тех его частях, в которых жили криноидей, целые экземпляры морских лилий найдены не были, да и целые их чашки встречаются весьма редко. В большинстве случаев мы находим криноидей лишь в виде разрозненных и нередко окатанных члеников стеблей и много реже в виде отдельных табличек чашек, заносившихся и погребавшихся, быть может, далеко от того места, где жили те особи морских лилий, которым они принадлежали.

Иначе обстоит дело с корнями криноидей: они прочно прирастали к субстрату и сохранялись *in situ*: корней оторванных от субстрата и погребенных вместе с остальными свободно лежащими скелетными остатками беспозвоночных, — ни разу найдено не было.

В виду редкости нахождения чашек лилий, до сего времени из северо-западного девона была описана лишь одна форма — *Dimerocrinus oligoptilus* Pacht; кроме того Вениковым стеблевые членики различной формы и диаметра были отнесены к *Pentacrinites priscus* и *Rhodocrinites verus*. По нашим и другим сборам, имевшимся в коллекциях музеев Ленинграда и Москвы, Н. Н. Яковлевым описано несколько большее число форм, а именно: кроме *Dactylocrinus oligoptilus* Pacht в чудовских слоях, еще *Dact. spiniferus* n. sp. и *Botryocrinus* отсюда же и *Pagecrinus heckeri* n. sp. из псковских слоев.

Нас интересуют сейчас лишь органы прикрепления лилий к поверхности морского дна — их корни. Слово „корень“ мало подходит к форме нижнего отдела скелета криноидей из рассматриваемой толщи осадков. Настоящих корней (в буквальном смысле этого слова) у них никогда не

¹ В слое известнякового оолита в псковском горизонте разреза по р. Великой, в самом г. Пскове.

развивалось, и очень редко наблюдаются мелкие короткие корешки, отходящие от центральной пластины (фиг. 52а). В преобладающем же числе случаев корень имел форму массивного диска без дифференцированных отростков; он обладал лишь бахромчатым краем, образованным зачаточными „корешками“, расположенными по периферии корневого диска (фиг. 52б).

Корень с поверхности гладок и монолитен; нижняя его поверхность покрыта, возможно всегда, радиально расположенными бороздами, о чем можно судить по сильно выветрелым экземплярам, сохранившимся — как и все остальные — на месте их роста, у которых поверхностное выветривание и растворение подошло близко к основанию корня (фиг. 52с). Подобная бороздчатость является нередким явлением у дискоидальных корней иглокожих: она присутствует, например, на подошве сходных дискоидальных корней *Pelmatozoa* в нижнем силуре Ленинградской области и отмечается также другими авторами из различных мест и систем. Диаметр наиболее крупных корневых дисков взрослых особей девонских криноидей достигает 23 мм, изредка на них сохраняются (табл. XVII, фиг. 2) и 1—3 низких начальных членика стебля. Не редки находки и очень мелких корней сходных очертаний, 1—2 мм в поперечнике; на этих корнях молодых особей криноидей самый диск по отношению к „корешкам“ выражен не столь обособленно, как у взрослых экземпляров. Неровности и преграды, которые корень встречал при своем разрастании, влияли на его форму (фиг. 52d), в особенности сильно на мелкие экземпляры (фиг. 45).

Дискоидальные корни встречаются обыкновенно нарощими на поверхность твердого известнякового дна, например, в чудовских слоях по р. Шелони (табл. XVII, фиг. 3) и на крупные плоские известняковые гальки, с обеих их сторон; на фиг. 52е изображен корень лилии, нарощей на галечку и наверное вместе с ней опрокинувшийся. В чудовских слоях в самом Чудове, откуда стало известным наибольшее число чашек и стеблевых остатков криноидей (*Dactylocrinus*), целая группа корней была найдена приросшей к поверхности глинистого известняка, также бывшего уже твердым к моменту поселения на нем морских лилий (табл. XVII, фиг. 1).

Вообще дискоидально-конусовидная форма корня с широким основанием представляла геометрическую форму, наиболее приспособленную для прочного прирастания к твердому дну в условиях сильно подвижной

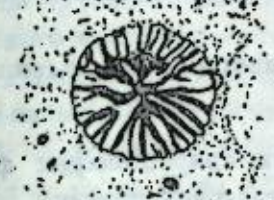
¹ Было встречено также (на гальках из псковских слоев на р. Сяси) несколько неслыханных сохранившихся „корневищ“ с членистыми отростками, представляющих, повидимому, явления вторичного прирастания (стеблем и усиками) криноидей, оторванных от их первоначальных нормальных корней.

В работе К. Ehrenberg „Pelmatozoan Root-Forms (Fixation)“ (Bull. of the Amer. Mus. of Nat. Hist., vol. LIX, art. I, 1929, pp. 53—62) изображены и описаны формы дискоидальных корней под названием „discoid roots“, представляющие полное тождество с нашими по форме, так и по приспособительным особенностям.

среды; слабое центральное тело корня и длинные тонкие корешки являлись бы здесь для животного значительно менее выгодными. Наоборот, на рыхлом дне лилия не могла бы удержаться при помощи короткого массивного неразветвляющегося поверхностного корня; в таких условиях требовалось развить корневую систему с длинными расходящимися



а. Корень с короткими корешками, отходящими от центральной пластины (средний случай). Псковские слои. Р. Сясь, прав. бер., ниже д. Лязи. № 2425/424.



б. Нижняя поверхность дискоидального корня с радиально расходящимися бороздами. На сглаженной поверхности нижнего строматопорово-водорослевого слоя. Чудовские слои. Р. Шелонь, д. Сухлова — д. Опоки. № 2425/423.



в. Два дискоидальных корня. Влияние стесняющих условий развития на форму. Р. Шелонь, лев. бер., выше г. Сольцы. № 2425/364.



г. Массивный дискоидальный корень с бахромчатым краем. Чудовские слои. Р. Шелонь, лев. бер., д.р. Демянка. № 2425/394.



д. Дискоидальный корень криноидей, приросшей к галечке. Псковские слои. Р. Сясь, прав. бер., ниже д. Хваловой. № 2425/393.



е. Раковинки *Irboskites* на массивном дискоидальном корне. Чудовские слои, поверхность „нижнего строматопорово-водорослевого слоя“. Р. Шелонь, лев. бер., ниже д. Сухловой. № 2425/352.

Фиг. 52. Корни криноидей (все размеры равны 5/4 nat. вел.).

корнями. Условия, в которых мы обычно находим морских лилий в ленинградском девоне, накладывали вполне определенный отпечаток на их корневую систему.

Широкая, гладкая открытая поверхность дискоидальных корней служила в свою очередь местом для поселения различных других беспозвоночных с прирастающей раковиной или скелетом; к ней несомненно прикреплялись и другие животные при помощи ножек или биссуса. Мы встречаем на корневых дисках червей (*Spirorbis* и *Serpula*), кораллов (*Aulopora serpens*) (табл. XVII, фиг. 2а и б) и брахиопод (*Irboskites*) (фиг. 52f).

Кроме скелетных образований различных беспозвоночных на поверхности корней, мы находим в них самих сверления подобно тому, как таковые покрывают и поверхность твердого субстрата, на котором селились лилии. Судя по всем данным, нападению подвергались лишь корни мертвых, распавшихся или оторванных морских лилий. Сверлильщики изрешечивали корни густою сетью каналов и совместно с агентами механического истирания или растворения могли их совершенно уничтожить (табл. XVII, фиг. 3).

Ниже опишем пример совместного нахождения криноидей и других форм.

Сообщество криноидей и других прирастающих форм на поверхности известняковой плитки.

Псковские слои. Правый берег р. Сяси, ниже д. Хваловой (№ 2425/21) (табл. XVII, фиг. 2а и б).

Кроме криноидей, к поверхности плитки, — а она представляла к моменту поселения различных организмов участок затвердевшего морского дна — приросли, не особенно густо (поскольку об этом можно судить по обнаженной части плитки) трубочки спирорбисов и серпул, а также, в меньшем количестве, ирбоскиты (*Irboskites fixatus*) и корни криноидей меньших размеров; кроме того поверхность плитки носит следы сверлений.

Вместе с корнем сохранились и три нижних членка стебля. Формы корня дискоидально-коническая, с незначительными лапчатыми выростами по периферии, диаметр у основания 12—17 мм, высота 6 мм. На гладкую боковую поверхность корняросло около 20 экземпляров *Serpula devonica* Pasch различных величин (от очень мелких до 6 мм), формы и ориентировки; один из них переходит на корень с поверхности плитки, а несколько экземпляровросло (целиком или частично) на нижней клиновидный членок стебля. Кроме того, к корню лилии приросла одна небольшая колония *Aulopora serpens*, имеющая свое основание у верхнего края корня и отсюда опускающаяся большинством веточек вниз, куда направлены и устья ячеек.

В. ТЕКОИДЕИ

Текоидеи представляют в ленинградском девоне большую редкость. Да и всего то их было найдено до сих пор в других девонских отложениях Русской платформы, а именно в воронежско-орловском девоне: 1) 2 экземпляра к W от г. Ефремова на р. Красивой Мечи, у д. Пожилиной, описанных Н. Н. Боголюбовым под названием *Agelacrinus ephraemovianus*¹; 2) 3 экземпляра в районе г. Новосия, в д. Грямчий Колодезь, к S от Н. Залегощ, А. Н. Державиным в 1898 г. Оба местонахождения принадлежат данково-лебедянским слоям (их нижнему горизонту).

¹ Н. Н. Боголюбов. О нахождении *Agelacrinus ephraemovianus* n. sp. в девонских отложениях Тульской губ. Ежег. Русск. Палеонт. Общ., т. IV, 1926.

Для *Agelacrinus* и большинства других текоидей характерно, в отличие от *Stromatocystis*, широкое прирастание чашки, для осуществления которого ему требовались ровные площадки, несколько сантиметров в поперечнике. Такие поверхности американские представители этого рода находили на створках крупного вида строфомены (*Strophomena alternata* Conr.). Экземпляры Красивой Мечи приросли — насколько об этом можно судить из рассмотрения оригинала Боголюбова — к размытой и сглаженной поверхности твердого известнякового ложа; те же условия прирастания характеризуют и экземпляры в находке Державина из Грямчего Колодца.

Подобные сглаженные поверхности были обнаружены и в разрезах девонских отложений на территории Ленинградской области, на что неоднократно указывалось выше. Это обстоятельство побудило заняться поисками агелякринитов на сглаженных поверхностях двух слоев известняка (нижнего и верхнего „строматопорово-водорослевого“ слоя) в разрезах чудовских слоев по р. Шелони. Эта „охота за агелякринусами“ началась успешно в том смысле, что удалось доказать их существование и в верхнедевонском море, некогда покрывавшем территорию Ленинградской области. Здесь на поверхности нижнего строматопорово-водорослевого слоя был найден (согр. М. Ф. Филипповой), неполностью сохранившийся небольшой экземпляр *Agelacrinus* (14 × 16 мм в диаметре), весьма сходный, если не тождественный с южными девонскими формами, по геологическому возрасту несколько более молодыми. Дальнейшие поиски агелякринусов на тех же поверхностях, а также в подобных условиях в других горизонтах разреза морских отложений Девонского поля — оказались безрезультатными. На табл. XVI, фиг. 3 изображен *Agelacrinus ephraemovianus* Bogol. из чудовских слоев с р. Шелони вместе с участком сглаженной поверхности известнякового слоя, на котором также сохранились остатки раковины *Limanomia*; на фиг. 4 той же таблицы представлен этот же экземпляр в увеличенном виде.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Заканчивая описание явлений прикрепления и прирастания среди населения верхнедевонского моря Главного поля мы не делаем каких-либо общих выводов по отношению всего населения в целом. Желая подвести итоги сказанному в отдельности для каждой группы, мы бы на данном этапе наших палеоэкологических исследований и не могли дать большего по сравнению с тем, что отмечали выше в отдельных главах. Везде мы наблюдаем хорошую приспособленность форм к специфическим условиям их обитания. Эти условия — в рассмотренном случае жизни в девонском море — требовали от населения развития способностей прочно прикрепляться к месту поселения. Этими приспособлениями обладали формы из разных групп организмов, при этом у различных представителей одной и той же группы они были развиты в различной степени

сильно. В соответствии с этим мы находим совместно представителей различных систематических групп, обладавших одинаково сильно развитыми приспособительными особенностями. Формы, наиболее специализированные в этом отношении, свойственны биотопам, предъявлявшим к своим биоценозам крайние требования в указанном направлении. Это биоценозы известняковых платформ в полосе сильных течений; они обнимали большинство из обычных прираставших форм, по несколько или в одиночку встречавшихся также и в составе других биоценозов. Кроме обычных форм (как-то аулопор, спирорбисов, серпул, ирбоскитов и кринидей) здесь встречались и другие формы, идеально приспособленные к подобным условиям обитания и нигде больше не встреченные — а именно лиманоморфы и агелакринусы.

Порядок изложения, принятый в предлагаемом очерке, — по систематическим группам животных и растений, — не опосредствует наглядному выявлению той общности приспособительных признаков, той „печата среды“, которую последняя накладывала на обитателей отдельных мест поселений. Этот подбор в одном месте систематически разнородных, но экологически тождественных или близких и потому в отношении приспособительных особенностей сходных организмов, отчетливо выступает при рассмотрении животного и растительного населения в другом направлении — по биотопам и биоценозам, — что будет сделано в другом месте.

Вообще анализ связи морфологии форм с их этологией и экологией необходимо вести в обоих намеченных направлениях: 1) по биоценозам с выявлением характерных их черт, приспособительных к месту обитания, и 2) по систематическим группам организмов (животным и растениям) с выявлением различных приспособительных особенностей у форм, связанных узлами более дальнего генетического родства, и с ограничением приспособительных (адаптивных) черт строения от структурных.

Не всегда легко провести разграничение приспособительных особенностей организма от более глубоких структурных, связанных с принципами его организации и его глубокими историческими корнями развития, в материале, вырванном из его естественной обстановки и рассматриваемом без учета морфологических особенностей окружающей его фауны и флоры. Для этих целей принесет большую пользу учет всего биоценоза, которому принадлежит рассматриваемая форма, и анализ морфологии всех его составляющих. Материал палеонтологический имеет перед материалом, заимствованным из нынеживущего мира организмов, те огромные преимущества, что он способен вскрыть историю и ход развития отдельных приспособлений.

Работы в указанных двух направлениях у нас, можно сказать, почти что полностью отсутствуют, но они должны быть поставлены и приняты должны быть систематически распространены на ископаемые фауны различного геологического возраста, принадлежащие различным биотопам и биохорам. Лишь тогда можно будет подойти к многим широким выводам,

которые не под силу сделать нам сейчас после анализа сравнительно небольшого материала, описанного выше.

Даваемое нами описание девонского материала представляет фиксирование положения вещей лишь в один определенный, достаточно короткий промежуток времени геологической истории органического мира. Основываясь на добытых нами данных, мы можем лишь отметить формы и те группы животных (и растений), которые занимали различные места на дне эпиконтинентального верхнедевонского моря, а также общие приспособительные особенности, которые характеризуют комплексы биоценозов отдельных биотопов, и дать их описание. В данном очерке из таких приспособительных особенностей рассматриваются явления прирастания и прикрепления, как наиболее легко прослеживаемые в ископаемом материале. Подобным же образом могли бы быть, например, рассмотрены — со значительно меньшим успехом на ископаемом материале, чем на современном — особенности размножения, развития органов чувств и т. п. и с одинаковыми шансами на успех и для вымерших форм — особенности развития всего скелета и др.

Однако, все данные, таким образом полученные, будут являться документацией лишь состояния, в определенные фазы, развития органического мира и его взаимоотношений. Это состояние должно быть возможно более тщательно проанализировано и документировано. Здесь необходимо ввести в обиход такие же подробные описания образа и условий жизни, а также приспособительных особенностей различных форм, к каким мы привыкли в чисто морфологической литературе. Необходимо вдумываться в каждую деталь и ее регистрировать, а также стремиться, путем сопоставления отдельных находок, к выявлению закономерностей в различных явлениях, в частности во взаимоотношениях отдельных форм. Приводимое выше описание отдельных находок из калининградского девона может показаться некоторым читателям чрезмерно обстоятельным, однако мы не считаем возможным что-либо из него выкинуть и, наоборот, уверены, что многое важное, требовавшее упоминания, нами было упущено и составит предмет дальнейшего более углубленного изучения со стороны последующих исследователей.

После обработки материала, подобного выше описанному, заимствованного из отложений одного яруса (века) одного лишь района (Рассейна), необходимо поставить изучение в интересующих нас направлениях ископаемого мира организмов из одновременных и, далее, из разновременных отложений. При выборе объектов для исследования, необходимо не упускать из вида, что желая проследить развитие приспособлений, необходимо, с одной стороны, охватить достаточно большой отрезок времени для того, чтобы это развитие могло отчетливо проявиться, а, с другой стороны, необходимо также иметь и возможно больший сравнительный материал по одновременным или быстро следовавшим друг за другом во времени, но различно-фациальным фаунам и флорам.

дабы более полно выявить специфические условия приспособления компонентов изучаемой фауны (флоры).

Лишь после проведения сравнительного анализа большого числа одновременных и разновременных биоценозов и входящих в них представителей родственных групп организмов, мы будем иметь возможность делать более широкие и верные выводы по ряду вопросов, которые при изучении одной фауны могут быть, в лучшем случае, лишь намечены. Сюда относятся вопросы следующего порядка:

А. Группа биологических вопросов

- 1) Палеоэтология — уточнение наших представлений об образе жизни животных.
- 2) Палеоэкология — выяснение условий жизни вымерших животных и растений и их взаимоотношений с органической и неорганической средой.
- 3) Миграции организмов — выяснение причин и закономерностей в миграциях организмов в пространстве и во времени в связи с миграциями фаций и независимо от них.
- 4) Эволюция биоценозов — явление, отчасти связанное с миграциями форм во времени и заключающееся в постепенной смене состава форм, входивших в разновозрастные биоценозы, существовавшие при сходных условиях, при постепенной замене форм более низкоорганизованных формами более высокоорганизованными.
- 5) Разделение между „структурными“ и приспособительными признаками в организации отдельных форм в целях проверки и ради более правильного: а) установления линий развития отдельных ветвей органического мира и б) выбора признаков для установления (естественной) классификации в связи с „проблемой вида“.

Б. Группа геологических вопросов

- 1) Детальная стратиграфия: устранение ошибок в детальной синхронизации отложений; нередко ошибочно относят к различным геологическим моментам толщи с разнородными различно-фациальными фаунами и флорами, не содержащими общие формы.
- 2) Детальная палеогеография, основанная на углубленном анализе и понимании фаций, к которым относились различные вымершие биоценозы и танатоценозы.
- 3) Детальная регистрация движений земной коры: частая смена фаций с их населением в мелководном бассейне, в особенности в его прибрежной зоне, в связи с колебаниями в положении береговой линии этого бассейна обычно является отображением и вместе с тем записью колебаний земной коры.
- 4) Характеристика химических и механических свойств неизмененных или малоизмененных осадочных

толщ по органическим остаткам — использование окаменелостей в качестве индикаторов среды жизни и вместе с тем среды осадкообразования (в случаях оценки осадочных толщ, как химического сырья или строительных материалов).

Просмотр списка перечисленных выше вопросов убеждает нас в том, что все они остаются до сего времени либо недостаточно, либо совершенно неразработанными, в особенности по отношению к богатейшему русскому материалу.

Особенное внимание обратим на круг вопросов, могущих быть характеризованными термином эволюция биоценозов. Состав фауны и флоры в связи с видообразованием, вымиранием одних групп и появлением и распространением других, в продолжение геологической истории Земли постоянно и неуклонно изменялся. Эволюция органического мира, обыкновенно рассматриваемая в разрезе отдельных ветвей форм, связанных друг с другом кровным родством, или в разрезе общего комплекса форм (фаун и флор), характеризовавших определенный отрезок геологической истории, проявлялась и на составе фактических сообществ форм — их биоценозов. Состав биоценозов одних и тех же фаций во времени постепенно и неуклонно менялся: одни виды замещались родственными видами, роды — родами; но по истечении более значительных отрезков геологического времени на месте прежних форм мы уже не находим их родичей, хотя бы весьма отдаленных, а встречаем представителей совершенно иных групп организмов, занявших место первых после их вымирания или откочевывания в другие места. Однако ничего нового и неожиданного эти вопросы и явления для нас не представляют: в общих чертах они известны (пример: банки, сложенные в палеозойских морях брахиоподами, а начиная со второй половины мезозоя — пелециподами; или смена во времени различных рифообразующих животных: археоциаты → строматопоры → ругозы → гексакораллы). Однако прослеживание шаг за шагом этой смены биоценозов, населявших отдельные биотопы, доведенное до настоящего времени и никем еще не предпринятое, даст нам в разрезе геологической истории:

- 1) новый материал для оценки условий жизни в одинаковых, но разновременных фациях (сходных биотопах),
- 2) новый материал для сравнительной оценки жизни в разных одновременных фациях (биотопах),
- 3) вскроет кроме того фактический ход смены населения отдельных биотопов и подведет исторический фундамент под современные биотопы и их население. В то же время разработка вопросов миграций органического мира во времени вскроет пути и закономерности расселения потомков генетически различных форм, обитавших в один из моментов геологической истории в одних и тех же условиях.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Lebensbedingungen im seichten Oberdevonmeere, das seinerzeit das jetzige Leningrader Gebiet überflutete, waren recht unruhig und es lebten und gediehen daselbst viele den verschiedensten Organismengruppen angehörende Formen, welche an ihr Lebensmedium durch die Entwicklung von Anwachs- und Anheftungsvorrichtungen gut angepasst waren. Die vorliegende Arbeit hat die Beschreibung aller solcher Formen und Funde zum Gegenstand und bildet den ersten Teil einer Serie von Arbeiten über die Ethologie und Ökologie der Komponenten von marinen und lagunären Biozönosen der paläozoischen Meere der Russischen Tafel; dieser Arbeit soll als zweiter Artikel die Beschreibung der „Lebensspuren“ folgen, die in denselben Schichtenserien angetroffen werden.*

In der vorliegenden Arbeit werden die erwähnten Erscheinungen bei den Vertretern folgender Organismengruppen besprochen:

1. Algen (Schizophyceen),
2. Stromatoporidae,
3. Korallen (Tabulaten und Tetrakorallen),
4. Würmern (Tubicolen),
5. Brachiopoden: Inarticulaten und Articulaten (Spiriferiden, Atrypiden, Athyriden, Rhynchonelliden, Productiden, Strophomeniden, Craniiden und Linguliden),
6. Pelecypoden und
7. Echinodermen (Krinoideen und Thecoideen).

1. Algen

Den Schizophyceen zugerechnete, von J. Pia** als *Girvanella* und *Pycnostroma* bestimmte Algenkalkbildungen kommen hauptsächlich in Knollenform vor. Sie sind gewöhnlich Brachiopoden-, Pelecypoden- und Gastropodenschalen aufgewachsen, welche sie nach längerem Wachstum (mit Rollen auf dem Meeresboden verbunden) umschliessen (Taf. I, Fig. 1 und 2). In Textfig. 1 sind die einzelnen Stadien des Wachstums einer *Girvanella amplefurcata* Pia (oder *Pycnostroma*) abgebildet; Textfig. 2 zeigt einen „Pycnostromarasen“ auf einer Schichtoberfläche, Textfig. 3 — die Bildung

* Die Richtlinien der Arbeiten des Verfassers in den Gebieten der Paläologie und Palökologie sind im Artikel „Zur Organisation von paläobiologischen (paläologischen und palökologischen) Forschungen in der U. S. S. R.“ (Problems of Ecology and Biocenology, 1934) und in den „Grundlagen und Instruktion zur Anstellung von palökologischen Forschungen“ (herausgegeben vom Nord-West Geolog. and Prospect. Trust, 1933) dargelegt. Der stratigraphische Teil der Arbeiten über das Hauptdevonfeld der Russischen Tafel (Leningrader Gebiet) erscheint in den Schriften desselben Trustes, der paläontologische Teil, als Kollektivarbeit von mehreren Verfassern — in der Monographienserie „Paläontologie der U. d. S. S. R.“

** J. Pia, Algenkalkknollen aus dem russischen Devon. Bull. de l'Acad. des Sciences de l'URSS, VII sér., 1932, pp. 1345—1369.

ungen von *Girvanella ducii* Wethered um kleine Kalksteingerölle und Textfig. 4 — dieselben Bildungen auf Encriniten und Bruchstücken von Brachiopodenschalen.

2. Stromatoporidae

Stromatoporidae treten gewöhnlich vergesellschaftet mit Algenkalkknollen auf. Beide Gruppen bevorzugten die weiter vom Ufer entfernten Kalkschlammfazies. Hier treten sie in besonders guter Entwicklung auf (Taf. I, Fig. 4); in küstennäheren Fazies können öfters in den Stromatoporidaestöcken dünne Kalkschlammzwischenlagen beobachtet werden, die von periodisch verstärkter Sedimentierung zeugen (Taf. I, Fig. 5; Textfig. 6). Noch näher zum Ufer werden nur Algenkalkknollen angetroffen, die aus geschichteten Stromatoporidae- und Pycnostromenlagen bestehen und gewöhnlich stark angebohrt sind (Taf. I, Fig. 3). Ausserdem konnten dünne Stromatoporidaehäute auf verhärtetem Kalkmeeresboden gebildet werden.

3. Korallen

A. Rugosen (*Cyathophyllum*) kamen ziemlich selten und an am weitesten vom Ufer entfernten Stellen vor (Taf. II, Fig. 1); sie wuchsen verhärtetem Kalkschlamboden auf, der von Stromatoporidae- oder Algenhäuten überzogen sein konnte. Textfig. 5 stellt einen Einzelkelch dar, der Dank einem massiven Algenüberzug in situ erhalten blieb.

B. Tabulaten bilden eine gewöhnliche Erscheinung und sind hauptsächlich durch zwei Arten: *Aulopora serpens* Goldf. und *Aul. tubaeformis* Goldf. vertreten. Der Tabulatenknollen auf Taf. II, Fig. 2 ist von selteneren Formen gebildet. Die beiden erstgenannten Auloporenarten besiedelten: 1) erhärteten und von den Wellen geglätteten Kalkschlamboden (Taf. III, Fig. 5, Taf. XVII, Fig. 3), 2) Kalksteingerölle (Taf. III, Fig. 1 u. 2) und 3) Brachiopodenschalen (Taf. III, Fig. 3 u. 4, Taf. IV, Fig. 1, Taf. X, Fig. 1—3; Textfig. 7—9); ausserdem sind sie auf toten Stromatoporidaeknollen (Taf. IV, Fig. 2 und Taf. IX) und auf Krinoidenwurzeln (Taf. XVII, Fig. 2) angetroffen worden. Die häufigere Form ist *Aulopora serpens* Goldf.; man kann sie auf den Schalen verschiedener Arten von *Spirifer*, *Cyrtina*, *Atrypa*, *Anatrypa*, *Productus*, *Camaratocchia* und *Ladogia* vorfinden. Am häufigsten besiedelte diese Koralle *Spirifer schelonius* Na. — den grössten der Spiriferen. Folgende Eigentümlichkeiten und Gesetzmässigkeiten in der Verbreitung des Auloporenbewuchses auf der Brachiopodenschale (besonders Taf. IV, Fig. 1, und Textfig. 8) bekräftigen die Annahme, dass sich in den meisten Fällen die Korallenkolonien auf lebenden Brachiopoden entwickelten: 1) bei vollständiger Erhaltung der Brachiopodenschalen gehen die Auloporenkolonien nicht von einer Klappe auf die andere über; 2) eine maximale Entwicklung derselben auf der Dorsalklappe und eine gewöhnlich minimalere Entwicklung auf der Ventralklappe; 3) die Lokalisierung der Auloporen auf beiden Klappen am Vorderrande der Schale (die letzte Eigenschaft ist mit dem Vor-

teil verbunden, den die Koralle an dieser Stelle erhielt: Wasserbewegung mit Nahrungs- und Sauerstoffzufuhr). Aus dieser Art der Besiedelung der Spiriferen durch die Auloporen kann auf die übliche Orientierung der ersten auf dem Meeresboden (Ventralklappe unten) gefolgert werden. Eine Lage nach unten gerichteter Area, sowie alle Lagen zwischen dieser und der erstgenannten waren auch möglich. Der auf Textfig. 8 abgebildete *Spirifer schelonicus* Nal., bei dem ein dichter Auloporenbewuchs auf beiden Klappen nur bis zu einer bestimmten durch eine scharfe Rinne markierten Anwachsline reicht, liefert einen weiteren Beweis für die epökischen oder gar symbiotischen Gegenbeziehungen von Brachiopode und Koralle. Einige Fälle von Brachiopoden mit *Aulopora tubaeformis*-Bewuchs aus dem Leningrader- sowie dem Zentralrussischen Devon lassen nicht mit Gewissheit auf eine Besiedelung lebender Brachiopoden schliessen (Taf. III, Fig. 4 und Textfig. 10); andere Fälle dagegen (Textfig. 11) sind in dieser Beziehung sehr überzeugend.

4. Würmer

Die beiden Formen — *Spirorbis omphalodes* Goldf. und *Serpula devonica* Pacht — besiedelten harten Kalksteinboden, Geröll (Taf. IV, Fig. 3), sowie Schalen von lebenden und toten Tieren; die Hauptentwicklung dieser beiden Polychaetenformen fällt in verschiedene Fazies. Wurmröhren (besonders von *Spirorbis omphalodes*) auf den Schalen der verschiedensten Brachiopoden bilden eine häufige Erscheinung. Ansammlungen von Wurmröhren werden öfters zusammen mit Auloporen an besser geschützten und vom Meeresboden entfernten Teilen der Brachiopodenschalen beobachtet (Taf. VIII, Fig. 2 und Textfig. 19). Zur Erklärung der beobachteten Gesetzmässigkeiten in der Verbreitung von Würmern auf devonischen Brachiopoden werden Beispiele aus der rezenten Fauna des Barenz-Meer (Murman-Küste) herangezogen. Die *Rhynchonella psittacea* (Gmel.) mit verschiedenen Polychaeten, Cirripediern (*Verruca stroemi*) und Hydroiden (?) (Textfig. 12) auf den beiden Schalenklappen beweist die Möglichkeit eines mannigfaltigen Bewuchses von Fremdkörpern bei Lebzeiten der Brachiopode. Es werden die über *Pecten islandicus* und seine Epöken (aus dem Kola-Fjord) angestellten Beobachtungen mitgeteilt: verschiedene Formen besiedelten verschiedene Schalenklappen von *Pecten* (Taf. V u. VI und Textfig. 13). Textfig. 14 und Taf. V, Fig. 2 stellen die Gesetzmässigkeiten in der Orientierung von Serpularöhren auf der berippten Schale von *P. islandicus* dar. Zur gesetzmässigen Verteilung und Orientierung junger Balanusschalen längs dem Rande der linken (oberen) Schale von *P. islandicus* (Taf. V, Fig. 3–4 und Taf. VI, Fig. 2) finden wir ein Analogon im Ketten(Guirlanden)-Wachstum von *Spirorbis* und *Serpula* auf den Schalen der devonischen *Camarotoechia* (Taf. VII, Fig. 3) und *Spirifer* (Taf. VII, Fig. 4, Textfig. 16 u. 17). Diese Beobachtungen geben einen guten Beweis für das Zusammenleben von Pelecypoden, resp. Brachiopoden und Balaniden, resp. Würmern und lassen auf das Vorhandensein eines Selektionsvermögens bei rezen-

ten Balaniden und devonischen Polychaeten schliessen.* Besonders deutlich tritt die orientierende Wirkung des Schalenwuchses des Wirtes auf den des Gastes bei den linearen Röhren von *Serpula devonica* (nicht den schneckenförmigen Röhren von *Spirorbis omphalodes*) zu Tage (Taf. VIII, Fig. 3 u. 4 und Textfig. 18). Die letzten Beispiele entstammen einer Tonschicht, die zu Anfang eines lagunären Stadiums des Devonmeeres abgesetzt wurde, artenarm, dafür aber besonders reich an Serpularesten ist (Taf. VIII, Fig. 6 u. 7). Serpulae mit zum Schalenrande gerichteten Röhrenmündungen werden auch auf Pelecypoden angetroffen. Die abgebildeten Fälle von *Lyriopecten ingriae* Vern. („Kettenwachstum“, Taf. VIII, Fig. 5) und *Avicula rosstata* Eichw. (Textfig. 20) mit *Serpula devonica* scheinen von Lebensgemeinschaft (Pelecypode — Wurm) zu sprechen; auf den Schalen toter Mollusken (*Schisodus devonicus* Vern., Taf. VIII, Fig. 7) kann keine Ordnung in der Lage der Wurmröhren beobachtet werden. Auf Taf. IV, Fig. 4, Taf. VIII, Fig. 1 und Textfig. 21 sind besonders grosse resp. besonders gut erhaltene Exemplare von *Spirorbis omphalodes* abgebildet. Ein Stromatoporidenknollen (Taf. IV, Fig. 3 und Taf. XI) ist von einer Unmenge von Spirorbisröhren bedeckt: er bot Würmern, Auloporen und bohrenden Organismen nach dem Absterben der Stromatoporidenkolonie einen geeigneten Wohnplatz für längere Zeit.

5. Brachiopoden

Die Armfüssler liefern dank den speziell angestellten Aufsammlungen und Beobachtungen im Felde ein sehr reichhaltiges und bemerkenswertes Material, das die Beobachtungen und Schlussfolgerungen von N. Jakowlew** ergänzt und teilweise ändert. Es können mit dem Stiel angeheftete (*Spirifer*, *Cyrtina*, *Atrypa*, *Anatrypa*, *Anathyris*, *Camarotoechia*, *Ladogia*, *Pugnax* und *Schizophoria*) und mit der Schale angewachsene (zementierte) Formen (*Productus* mit *Irboskites* und *Streptorhynchus*) genannt werden. Vereinzelt steht die sich eingrabende *Lingula*.

Das reichste Material liefern *Spirifer schelonicus* Nal. und *Spirifer buregi* Nal., von denen einige „natürliche Gruppen“ aufgefunden wurden. Drei Gruppen von *Spirifer schelonicus* Nal. sind auf Tafel X, Fig. 1, 3 und 4 abgebildet; die Figur 2 derselben Tafel, sowie die Textfiguren 23 und 24 veranschaulichen Einzelheiten dieser Gruppen. Eine ausführliche biologische Analyse der beiden grösseren Spiriferengruppen wird gegeben, aus welcher zu folgern ist, dass 1) das gedrängte Beisammenleben eine Asymmetrie im Bau der Brachiopodenschalen zur Folge hatte, 2) bei grosser Raumnot die Flügel derselben in ihrer normalen Entwicklung gehemmt wurden, 3) sich dabei Narben und Runzeln bildeten und die Schale bei ihrem Weiterwachsen gekrümmt wurde, 4) der *Sp. schelonicus* Nal. einen sehr kurzen, wohl im nötigen

* Vergl. F. Trusheim. Paläontologisch Bemerkenswertes aus der Ökologie rezenter Nordsee-Balaniden. Senckenbergiana, Bd. 14, № 1/2, 1932.

** N. Jakowlew. Die Anheftung der Brachiopoden als Grundlage der Gattungen und Arten. Mém. du Com. Géol., nouv. sér., livr. 48. 1908.

welche die Skulptur von *Pecten* und Balanidenschalen übernehmen (Taf. XV, Fig. 6 und Textfig. 49). Ähnliche Fälle sind in neuerer Zeit von Weigelt, Kozłowski und Slodkewitsch beschrieben worden.

Fam. *Lingulidae*. Eine der vorhandenen Lingulaarten — *Lingula amalitzkii* Wen. — wird manchmal, wie vom Verfasser früher von silurischen Lingulen erörtert wurde, in Lebensstellung angetroffen (Taf. XIV, Fig. 1).

Zuletzt wird zu den in den Arbeiten über Brachiopoden von Jakowlew, Licharew und S. Obrutschew erörterten Fragen über Folgen der Anheftung, Asymmetrie der Schalen u. s. w. Stellung genommen und es werden einige abweichende Meinungen über denselben Gegenstand ausgesprochen. Auch werden die Beobachtungen von A. P. Iwanow* einiger natürlicher Gruppen von devonischen Spiriferen angeführt, die mit den Beobachtungen des Verfassers sehr gut übereinstimmen.

6. Pelecypoden

Von Pelecypoden mit zementierter Schale sind Formen der Gattung *Limanomia* angetroffen worden; sie bedecken vereinzelt oder bankweise den früher vielfach erwähnten aus geglätteten Kalksteinschichten bestehenden Meeresboden, wo sie zusammen mit anderen sessilen Bodenbewohnern (s. o.) und bohrenden Organismen lebten (Taf. XVI, Fig. 2). In einem Falle ist *Limanomia* in einer grösseren Zahl von Individuen auf einem Stromatoporenstock angetroffen worden (Textfig. 50).

Die sehr zahlreichen Byssusformen der Pelecypoden sind nie in Lebensstellung, sondern meistens nur als lose Klappen aufgefunden worden.

7. Echinodermen

Die Wurzeln der Krinoideen sind gewöhnlich als massive diskoidale Saugnäpfe ausgebildet,** was eine ideale Anpassungsform an harten Meeresboden vorstellt (Textfig. 52 b, d, e und f); vom Substrat abgerissene Wurzeln sind nicht gefunden worden. Kurzverzweigte Wurzeln bilden eine Seltenheit (Textfig. 52 a); eine radialgerippte Unterfläche ist den Wurzeln eigen (Taf. 52 c). Harter Meeresboden (Taf. XVII, Fig. 1 und 3 und die Geröllfazies (Taf. XVII, Fig. 2 und Textfig. 45) bildeten den Lebensort der Krinoideen. Ein gedrängtes Wachstum verursachte Abweichungen in der Form der Wurzeln von der Normalform (Textfig. 45 u. 52 d).

Thecoideen — ein *Agelacrinus* — forderten die gleichen Lebensbedingungen, wie *Limanomia* (Taf. XVI, Fig. 3 und 4).

* A. P. Iwanow. Zur Systematik und Biologie von *Spirifer* und über einige Brachiopoden aus C II und C III des Moskauer Gouv. Bull. Soc. Nat. Moscou, Sect. de géol., 1925, t. III, №№ 1—2, pp. 105—123.

** Siehe auch K. Ehrenberg. Palmatozoan root forms (fixation). Bull. of the Amer. Mus. of Nat. Hist., vol. LIX, art. I, 1929.

Schluss

Einige allgemeine Fragen der palethologischen und palökologischen Forschungsrichtungen werden kurz erwähnt. Zwei Arbeitsrichtungen werden hervorgehoben: 1) die Analyse der verschiedenen Biozönosen und der durchgreifenden Anpassungserscheinungen bei ihren Komponenten, und 2) die Analyse der verschiedenen Anpassungserscheinungen innerhalb einzelner systematischer Gruppen. Die Hinzuziehung zu Vergleichszwecken eines möglichst grossen Materials von 1) synchronen heterofaziellen und 2) heterochronen und dabei homofaziellen Biozönosen wird für notwendig gehalten. Eine derartige Bearbeitung und Ausnutzung des Materials kann zu weitreichenden Schlüssen in folgenden Teilgebieten des biologischen und geologischen Arbeitsfeldes führen: 1) Palethologie, 2) Palökologie, 3) Migrationen in der fossilen Organismenwelt, 4) Biozönosenevolution, 5) Unterscheidung zwischen strukturellen und Anpassungsmerkmalen, 6) detaillierte Stratigraphie, 7) detaillierte Paläogeographie, 8) Registration der Erdkrustenschwankungen, 9) Charakteristik der chemischen und physikalischen Eigenschaften nichtveränderter oder wenig veränderter Sedimentablagerungen auf Grund der Fossilieneinschlüsse.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

ERKLÄRUNG DER TAFELN

Таблица I

1. Скопление колоний водорослей *Girvanella amplefurcata* Pia (и *Pycnostroma*) полумягковидной формы в сечении, в детритическом известняке. Свинордские слои разреза р. Великой; р. Кудеб. № 2425/399. $\frac{1}{7}$ nat. vel.
2. *Girvanella amplefurcata* Pia и *Pycnostroma* вокруг раковин гастроподы и брахиоподы. Те же слои; р. Кудеб, хут. Выморски. № 2425/404. (Ориг. к работе Ю. Пиа, 1932, табл. II, фиг. 2). $\frac{1}{1}$.
3. Шлиф через желвак, состоящий из чередующихся плесок строматопор и водорослей (*Pycnostroma*); в желваке обильные сверления неизвестных животных. Чудовские слои. Р. Шелонь, район д. Сузловой. № 2425/400. $\frac{1}{1}$.
4. Шлиф через строматопору (*Stromatopora longitubulata* Riab.), развивавшуюся нормально (без периодического частичного засыпания известковым илом). Чудовские слои в бассейне р. Великой. $\frac{5}{1}$.
5. Шлиф через строматопору (*Parallelopora socialis* Riab.), временами засыпавшуюся известковым илом. Бурегские слои. Р. Великая, № 2425/162. $\frac{5}{1}$.

Таблица II

1. Колония *Cyathophyllum* в слое известняка (т. е. „нижнем строматопоро-водорослевом“). Чудовские слои. Р. Шелонь, д. Опоки. № 2425/401. $\frac{1}{2}$.
2. Желвак, нацело состоящий из различных видов *Tabulata*. Свинордские слои. Рч. Колошка у д. Шапковых. № 2425/17. $\infty \frac{2}{3}$.

Таблица III

1. Плоская несверленная известняковая галька, покрытая колониями *Aulopora serpens* Goldf.

Tafel I

1. Ansammlung von *Girvanella amplefurcata* Pia (und *Pycnostroma*) von (im Durchschnitt) sichel- und halbmondförmiger Form, in einem Detrituskalkstein. Svinord-Schichten. Fl. Kudeb, Nebenfluss der Welikaja, № 2425/399. nat. Gr.
2. Kalkknollen von *Girvanella amplefurcata* Pia und *Pycnostroma* auf Brachiopoden- und Gastropodenschalen. Dieselben Schichten. Fl. Kudeb, Wymorski. № 2425/404. (Orig. m. J. Pia 1932, Taf. II, Fig. 2) $\frac{1}{1}$.
3. Dünnschliff durch einen aus Stromatoporidaen- und Algen (*Pycnostroma*) lagen bestehenden stark angebohrten Knollen. Tschudovo-Schichten. Fl. Schelonj, Dorf Suzlowo. № 2425/400. $\frac{1}{1}$.
4. Dünnschliff durch einen normal gebildeten Stromatoporidaenknollen (*Stromatopora longitubulata* Riab.), ohne periodische Kalkschlickeinlagerungen. Tschudovo-Schichten, Gebiet des Fl. Welikaja. $\frac{5}{1}$.
5. Dünnschliff durch *Parallelopora socialis* Riab. mit periodischem Kalkschlickabsatz, der den Wuchs der Stromatoporidae hemmt. Buregi-Schichten. Fl. Welikaja. № 2425/162. $\frac{5}{1}$.

Tafel II

1. Kolonie von *Cyathophyllum* in der „unteren Stromatoporidaen- und Algensteinschicht“. Tschudovo-Schichten. Fl. Schelonj, Opoki, № 2425/401. $\frac{1}{2}$.
2. Knollen von verschiedenen *Tabulata*arten aufgebaut. Svinord-Schichten. Fl. Koloschka, Stschapkowa. № 2425/17. $\infty \frac{2}{3}$.

Tafel III

1. Flaches stark angebohrtes und mit *Aulopora serpens* Goldf. und *Spirorbis omphalodes*

трубочками *Spirorbis omphalodes* Goldf. Псковские слои. Р. Сясь. № 2425/410. $\frac{1}{1}$.
 Колонии *Aulopora serpens* Goldf. на поверхности известняковой гальки. Псковские слои. Р. Сясь, прав. берег, ниже д. Льви. № 2425/420. $\infty \frac{2}{1}$.
 Колония *Aulopora serpens* Goldf. на спиной створке *Spirifer schelonicus* Nal. (Экземпляр изображен полностью на табл. IV, фиг. 1). № 2425/31. $< \frac{2}{1}$.
 Спиная створка *Spirifer schelonicus* Nal. с колониями *Aulopora tubaeformis* Goldf. и *Aul. serpens* Goldf. Свинордские слои. Рч. Колошка, прав. берег, против д. Угощи. № 2425/37. $\frac{1}{1}$.
 Колонии *Aulopora tubaeformis* Goldf. и *Aul. serpens* Goldf. (вместе с *Spirorbis omphalodes* Goldf.) на сглаженной поверхности известнякового слоя. Ильменские слои. Рч. Шелец, приток р. Великой. № 2425/38. $\frac{1}{1}$.

Таблица IV

а, б и с. Целый нормально развитый экземпляр *Spirifer schelonicus* Nal. с *Aulopora serpens* Goldf. на спиной створке из язычка синуса брюшной створки. а — вид со стороны брюшной створки, б — вид со стороны спиной створки и с — вид на раковину со стороны лобного края. Свинордские слои. Рч. Колошка, против д. Шапковой-Васильчиковой. № 2425/31. а и б неск. больше $\frac{1}{1}$; с $\infty \frac{1}{1}$.
 Несверленная с поверхности строматопора с колониями *Aulopora tubaeformis* Goldf. и *Aul. serpens* Goldf. и массой трубочек *Spirorbis omphalodes* Goldf. Бурегские слои, „верхняя строматопоровая поверхность“. Прав. берег р. Великой против д. Шегольцы. № 2425/165. $\frac{2}{1}$.
 Массовое нахождение трубочек *Spirorbis omphalodes* Goldf. и сверлений, а также колоний *Aulopora serpens* Goldf., на известняковых гальках конгломератных прослоев псковских слоев. Р. Сясь, прав. берег, выше д. Андреевщины. № 2425/26. $\frac{1}{1}$.
 Крупная оторванная от субстрата трубка *Spirorbis omphalodes* Goldf., захороненная вместе с отдельными створками брахиопод и плеципод. Псковские слои. Р. Сясь, лев. берег, против д. Буянец. № 2425/397. $\frac{1}{2}$.

Goldf. bedecktes Kalksteingeröll. Pskov-Schichten. Fl. Sjass. № 2425/410. $\frac{1}{1}$.
 2. Kolonie von *Aulopora serpens* Goldf. auf der Oberfläche eines Kalksteingerölls. Pskov-Schichten. Linkes Ufer des Fl. Sjass, Lsi. № 2425/420. $\infty \frac{2}{1}$.
 3. Kolonie von *Aulopora serpens* Goldf. auf der Dorsalklappe von *Spirifer schelonicus* Nal. (Eine vollständige Abbildung des letzteren siehe Taf. IV, Fig. 1). № 2425/31. $< \frac{2}{1}$.
 4. Dorsalklappe von *Spirifer schelonicus* Nal. mit Kolonien von *Aulopora tubaeformis* Goldf. und *Aul. serpens* Goldf. Svinord-Schichten. Rechtes Ufer des Fl. Koloschka, gegenüber Ugostschi. № 2425/37. $\frac{1}{1}$.
 5. Kolonien von *Aulopora tubaeformis* Goldf. und *Aul. serpens* Goldf. (zusammen mit *Spirorbis omphalodes* Goldf.) auf der geglätteten Oberfläche einer Kalksteinschicht. Ilmen-Schichten. Fl. Stschepetz, Nebenfluss der Welikaja. № 2425/38. $\frac{1}{1}$.

Tafel IV

1. а, б и с. Ein vollständiges normal entwickeltes Exemplar von *Spirifer schelonicus* Nal. mit *Aulopora serpens* Goldf. auf der Dorsalklappe und in dem Sinus der Ventralklappe. а — Ansicht seitens der Ventralklappe, б — Ansicht seitens der Dorsalklappe, с — Ansicht seitens des Vorderrandes. Svinord-Schichten. Fl. Koloschka, gegenüber Stschapkowa-Wasiltshikova, № 2425/31. а und б etwas grösser denn $\frac{1}{1}$; с $\infty \frac{1}{1}$.
 2. Von der Oberfläche angebohrte Stromatoporidae mit Kolonien von *Aulopora tubaeformis* Goldf. und *Aul. serpens* Goldf. und einer Menge von *Spirorbis omphalodes* Goldf. Buregi-Schichten, „obere Stromatoporidaenoberfläche“. Rechtes Ufer der Welikaja, gegenüber Stschegoltzy. № 2425/165. $\frac{2}{3}$.
 3. Ein Kalksteingeröll mit massenhaften *Spirorbis omphalodes* Goldf.-Röhren, Bohrgängen und mit *Aulopora serpens* Goldf.; aus den Konglomeratlagen der Pskov-Schichten. Rechtes Ufer des Fl. Sjass, oberhalb Andrejewstschina. № 2425/26. $\frac{1}{1}$.
 4. Eine grosse freiliegende *Spirorbis omphalodes*-Röhre zusammen mit losen Brachiopoden- und Pelecypodenschalen begraben. Pskov-Schichten. Linkes Ufer des Fl. Sjass, gegenüber Bujanetz. № 2425/397. $\frac{2}{2}$.

Таблица V

1. Правая створка *Pecten islandicus* Müll., с огромным количеством пароспих на нее червей (несколько видов) и мшанок (несколько видов). Перечень форм см. в тексте стр. 180. Кольский залив. № 51—1. $\frac{3}{4}$.
2. Правая створка *Pecten islandicus* Müll. с пароспихами на нее трубками серпулид, следующими вдоль борозд скульптуры пектена. Кольский залив. № 2103/10. $\frac{3}{4}$.
3. Гирлянда из молодых усоногих рачков (*Balanus*) вдоль края левой створки *Pecten islandicus* Müll. Кольский залив № 2103/1. $\frac{3}{4}$.
4. То же при увеличении $\times 3.5$.

Таблица VI

1. Соскабливание левой (верхней) створки *Pecten islandicus* Müll.: беспорядочно расположенные пересекающиеся борозды. Кольский залив. № 2103/4. $4.5/1$.
2. Гирлянда из крупных экземпляров усоногих рачков (*Balanus*) вдали от края левой створки *Pecten islandicus* Müll. Кольский залив. № 2103/2. $\frac{1}{2}$.

Таблица VII

1. Массовое беспорядочное нарастание баланусов на верхнюю поверхность левой створки мертвого экземпляра *Pecten islandicus* Müll., на которой при жизни сидело несколько (крупных) баланусов. Кольский залив. № 2103/11. $\frac{1}{2}$.
- 2 а, б и с. Целая раковина *Spirifer schelonicus* Nal. с поселившимися на ней (на обеих створках) *Spirorbis omphalodes* Goldf. и *Aulopora serpens* Goldf. Свиноордские слои. Р. Шелонь, лев. берег, выше г. Порхова, Карачунцы. $\frac{1}{2}$.
3. Брюшная створка *Camarotoechia žudovi* Nal. с гирляндой *Spirorbis omphalodes* Goldf. вдали от края раковины. Конгломератовый прослой в чудовских слоях р. Сясн, лев. берег, против мызы Морозовой. № 2425/13. $\frac{1}{2}$.
4. Спинная створка *Spirifer muralis* Vern. с ориентированным расположением трубочек *Serpula devonica* Pacht. Свободная створка, лежащая на сглаженной и исверленной поверхности „нижнего строматопорово-водорослевого слоя“, к которой приросли раковинки *Productus (Irboskites) suchlovae* Nal., трубочки *Spirorbis omphalodes* Goldf. и колонии *Aulopora serpens* Goldf.

Tafel V

1. Rechte Klappe von *Pecten islandicus* Müll. überwachsen von einer grossen Anzahl von Wurmröhren und Bryozoenkolonien (mehrere Arten). Formenliste siehe auf Seite 180. Kola-Fjord. № 51—1. $\frac{3}{4}$.
2. Rechte Klappe von *Pecten islandicus* Müll. mit Serpulenröhren, die den Rinnen der Schalen-sculptur des Wirtes folgen. Kola-Fjord. № 2103/10. $\frac{3}{4}$.
3. Kette längs dem Rande der linken Klappe von *Pecten islandicus* Müll. aus jugendlichen Exemplaren von *Balanus* bestehend. Kola-Fjord. № 2103/1. $\frac{3}{4}$.
4. Dieselbe. $3.5/1$.

Tafel VI

1. Abgeschabte linke (obere) Klappe von *Pecten islandicus* Müll.: feine unregelmäßig sich kreuzende Rinnen. Kola-Fjord. № 2103/4. $4.5/1$.
2. Kette aus grossen Exemplaren von *Balanus porcatus* Da Costa bestehend in einiger Entfernung vom Schalenrande von *Pecten islandicus* Müll. gelegen. Kola-Fjord. № 2103/2. $\frac{1}{2}$.

Tafel VII

1. Massenauf-treten von Balaniden auf der losen Schale von *Pecten islandicus* Müll., auf der bei Lebzeiten wenige (grosse) Exemplare derselben Art aufsassen. Kola-Fjord. № 2103/11. $\frac{1}{2}$.
- 2 а, б, с. Vollständige Schale von *Spirifer schelonicus* Nal. mit *Spirorbis omphalodes* Goldf. und *Aulopora serpens* Goldf. Schweinord-Schichten. Linkes Ufer des Fl. Schelonj, oberhalb Porchow. Karatschunitzy. $\frac{1}{2}$.
3. Ventralklappe von *Camarotoechia žudovi* Nal. mit einer Kette (Girlande) von *Spirorbis omphalodes*-Röhren parallel dem Schalenrande. Konglomeratschicht im Tschudovo-Horizont. Linkes Ufer des Fl. Sjass, gegenüber Morozowa. № 2425/13. $\frac{1}{2}$.
4. Dorsalklappe von *Spirifer muralis* Vern. mit orientierten *Serpula*-Röhren: die Mündungen der letzteren sind zum Vorderrand gerichtet. (Lose Schale, die auf der abgeglätteten und angebohrten Oberfläche der „unteren Stromatoporida- und Algenschicht“ liegt; diese Oberfläche sind Schalen von *Productus (Irboskites) suchlovae* Nal., Röhren von *Spirifer muralis* Vern.)

Detail der Oberfläche einer Stromatoporida aus den Buregi-Schichten des Welikaja-Flusses (volle Ansicht siehe auf Taf. IV, Fig. 2). Dichter mehrmaliger Bewuchs von *Spirorbis omphalodes* Goldf. und *Aulopora serpens* Goldf.; es sind auch die Mündungen von Bohrgängen zu sehen.

des Goldf. и небольшие колонии аулопор. чудовские слои. Р. Шелонь, лев. берег, д. Овоки. № 2425/19. $> \frac{3}{2}$.

Таблица VIII

Гирлянда хорошо сохранных экземпляров *Spirorbis omphalodes* Goldf. на левом боку спинной створки *Spirifer schelonicus* Nal. Свиноордские слои. Рч. Колошка. № 2425/426. $\frac{3}{2}$.

Сопяление трубочек *Spirorbis omphalodes* Goldf. и колония *Aulopora serpens* Goldf. в камчке синуса брюшной створки раковины *Ladogia meyendorfi* Vern. Псковские слои. Р. Волхов, прав. берег, выше Гостинополья. № 1747/138. $< \frac{1}{2}$.

а и б. Ориентированный рост трубок *Serpula devonica* Pacht на раковине *Camarotoechia bifera* Phill. (при ее жизни): а—вид брюшной створки, б—вид раковины со стороны лобного края. Шелонские слои (основание). Р. Шелонь, лев. берег, д. Корчелова. № 2425/22 (ср. фиг. 18а). $\frac{3}{2}$.

а и б. То же на раковине *Camarotoechia strugi* Nal.: а—вид со стороны спинной створки, б—вид со стороны лобного края. Те же слои. Р. Шелонь, прав. берег, д. Теребони, выше г. Порхова. № 2425/374 (ср. фиг. 18б). $\frac{3}{2}$.

Левая створка цельного экземпляра *Lyriopecten ingraie* Vern. с массой трубочек червя *Serpula devonica* Pacht, расположенных вдоль края раковины и одинаково ориентированных. Те же слои. Оттуда же. № 2425/11. $\frac{1}{2}$.

Гребешки, состоящие из трубок *Serpula devonica* Pacht. Те же слои (основание). Р. Шелонь, лев. берег, выше г. Сольцы. № 2425/45. $\frac{1}{2}$.

Обильное развитие *Serpula devonica* Pacht на створке мертвого экземпляра *Schizodus devonicus* Vern. Те же слои (основание). Р. Шелонь, прав. бер., д. Теребони. № 2725/20. $\frac{1}{2}$.

Таблица IX

Деталь поверхности крупной строматопоры из бурегских слоев с р. Великой (общий вид см. на табл. IV, фиг. 2): сплошное обрастание (повторное на одном и том же месте) бесчисленными трубочками *Spirorbis omphalodes* Goldf. и колониями *Aulopora serpens* Goldf.; видны также устья каналов-сверлений. $\frac{3}{1}$.

omphalodes Goldf. und *Aulopora*-Kolonien aufgewachsen). Tschudovo-Schichten. Linkes Ufer des Fl. Schelonj, Opoki. № 2425/19. $> \frac{3}{2}$.

Tafel VIII

1. Gut erhaltene *Spirorbis omphalodes*-Röhren auf der linken Hälfte der Dorsalklappe von *Spirifer schelonicus* Nal. Svinoord-Schichten. Fl. Koloschka. № 2425/426. $\frac{3}{2}$.

2. Eine Ansammlung von *Spirorbis omphalodes*-Röhren und eine Kolonie von *Aulopora serpens* Goldf. im Sinus der Dorsalklappe einer *Ladogia meyendorfi* Vern. Pskov-Schichten. Rechtes Ufer des Wolchow, oberhalb Gostinopolje. № 1747/138. $< \frac{1}{2}$.

3 а u. б. Orientiertes Wachstum der Röhren von *Serpula devonica* Pacht auf einer *Camarotoechia bifera* Phill. (bei Lebzeiten der letzteren). а—Ansicht seitens der Ventralklappe, б—Ansicht seitens des Vorderrandes der Schale. Schelonj-Schichten. Linkes Ufer des Fl. Schelonj, Kortschilowa. № 2425/22 (vergl. Textfig 18а). $\frac{3}{2}$.

4 а u. б. Dasselbe auf *Camarotoechia strugi* Nal.: а—Ansicht seitens der Ventralklappe, б—Ansicht seitens des Vorderrandes der Schale. Dieselben Schichten. Rechtes Ufer des Fl. Schelonj; Tereboni, unweit Porchow. № 2425/374 (vergl. Textfig. 18 б). $\frac{3}{2}$.

5. Linke Schalenklappe von *Lyriopecten ingraie* Vern. mit einer grossen Anzahl längs dem Schalenrande angewachsener und gleichartig orientierter Röhren von *Serpula devonica* Pacht. Dieselben Schichten. Dasselbst. № 2425/11. $\frac{1}{2}$.

6. „Kämme“ aus Röhren von *Serpula devonica* Pacht bestehend. Dieselben Schichten. Linkes Ufer des Fl. Schelonj, oberhalb Soltzy. № 2425/45. $\frac{1}{2}$.

7. Massenhaftes Auftreten von *Serpula devonica* Pacht auf der Schale eines toten *Schizodus devonicus* Vern. Dieselben Schichten. Tereboni. № 2425/20. $\frac{1}{2}$.

Tafel IX

Vergrösserte Teilansicht einer Stromatoporida aus den Buregi-Schichten des Welikaja-Flusses (volle Ansicht siehe auf Taf. IV, Fig. 2). Dichter mehrmaliger Bewuchs von *Spirorbis omphalodes* Goldf. und *Aulopora serpens* Goldf.; es sind auch die Mündungen von Bohrgängen zu sehen.

Таблица X

- 1-я естественная (приживленная) группа на 4 экземпляров *Spirifer schelonicus* Nal., прикрепившихся к отдельной створке того же вида. На створках (в особенности спинных) спириферов развиты бахромы из аулопор (*Aulopora serpens* Goldf.). Свинордские слои. Рч. Колошка, лев. берег, против дер. Шапковой-Васильчиковой. № 2425/52. 1/2.
- Вид со стороны спинной створки наиболее крупного уродливого экземпляра *Spirifer schelonicus* Nal. из той же группы. 1/2.
- 2-я естественная группа *Spirifer schelonicus* Nal., состоящая из крупных экземпляров (a, b, c и d), прикрепленных к отдельной створке того же вида, и одного молодого экземпляра (e), прикрепленного к спинной створке экземпляра c. Те же слои. Рч. Колошка, прав. берег, у д. Угощи. № 2425/12. 1/2.
- Группа *Spirifer schelonicus* Nal. Те же слои. Рч. Колошка, лев. берег, ниже д. Угощи. № 2425/417. 1/2.
- Молодь *Camarotoechia aldogo* Nal. на раковине крупного экземпляра того же вида (ср. фиг. 36). Псковские слои. Р. Сясь, № 2425/416. ∞ 2/2.

Таблица XI

- a и b. Сильно искривленная раковина *Spirifer schelonicus* Nal. Свинордские слои. Рч. Колошка, прав. берег, ниже д. Угощи. № 2425/351. 1/2.
- a и b. Ненормально развитый экземпляр *Spirifer schelonicus* Nal. с морщинами-бороздами на обеих створках, с обилием трубочек *Spirorbis omphalodes* Goldf. на спинной створке и густой колонией *Aulopora serpens* Goldf. в синусе брюшной. Те же слои. Рч. Колошка, лев. берег, д. Шапкова-Васильчикова. № 2425/413. 1/2.
- a и b. Ненормально развитый асимметричный экземпляр *Spirifer schelonicus* Nal. с искривленной раковиной и бороздами. Оттуда же. № 2425/353. 1/2.
- Spirifer buregi* Nal., „торчком“ прикрепившийся к поверхности известнякового слоя. Бурегские слои, „нижняя строматопорная поверхность“. Р. Великая, прав. бер., против д. Щегольцы. № 2425/156. 1/2.

Tafel X

1. 1-te natürliche Gruppe aus 4 Exemplaren von *Spirifer schelonicus* Nal. bestehend, an eine lose Klappe derselben Art angeheftet waren. Den Schalenklappen, besonders dorsalen, sind *Auloporen* (*Aul. serpens* Goldf.) aufgewachsen. Svinord-Schichten. Linkes Ufer des Fl. Koloschka, gegenüber Stschapkowa-Wassiltschikowa. № 2425/52. 1/2.

2. Entgegengesetzte Seite (Dorsalklappe) des grössten Exemplars von *Spirifer schelonicus* Nal. aus derselben Gruppe. 1/2.

3. 2-te natürliche Gruppe von *Spirifer schelonicus* Nal., bestehend aus 4 grossen, an eine lose Schale derselben Art angehefteten Exemplaren (a, b, c und d) und einem jungen Individuum (e), das an die Dorsalklappe des grossen Exemplars c angeheftet war. Dieselben Schichten. Rechtes Ufer des Fl. Koloschka, Ugostsch. № 2425/12. 1/2.

4. Gruppe von *Spirifer schelonicus* Nal. Dieselben Schichten. Linkes Ufer des Fl. Koloschka, unterhalb Ugostsch. № 2425/417. 1/2.

5. Jugendformen von *Camarotoechia aldogo* Nal. auf einer ausgewachsenen Schale derselben Art (vergl. Fig. 36). Pskov-Schichten. Fl. Sjass, № 2425/416. ∞ 2/2.

Tafel XI

1 a u. b. Stark gekrümmte Schale von *Spirifer schelonicus* Nal. Svinord-Schichten. Rechtes Ufer des Fl. Koloschka, unterhalb Ugostsch. № 2425/351. 1/2.

2 a u. b. Ein anormal entwickelter *Spirifer schelonicus* Nal. mit Runzeln und Furchen auf beiden Schalenklappen, mit zahlreichen *Spirorbis omphalodes*-Röhren auf der Dorsalklappe und einer dichten Kolonie von *Aulopora serpens* Goldf. im Sinus der Ventralklappe. Dieselben Schichten. Linkes Ufer des Fl. Koloschka, Stschapkowa-Wassiltschikowa. № 2425/413. 1/2.

3 a u. b. Anormal entwickelter asymmetrischer Schale und Furchen auf deren Oberfläche. Ebendaher. № 2425/353. 1/2.

4. *Spirifer buregi* Nal. an die Oberfläche einer Kalksteinschicht angeheftet. Buregische Schichten „untere Stromatoporiidenoberfläche“. Rechtes Ufer der Welikaja, gegenüber Stschegoltzi. № 2425/156. 1/2.

Spirifer buregi Nal., сидящий на боковой поверхности желвакообразной строматопоры. Те же слои. Рч. Кухва, приток р. Великой, д. Усоны? № 2425/154. 1/2.

a, b и c. Ненормально развитый цельный экземпляр раковины *Spirifer fimbriatus* Conr. На фиг. b и c видны каналы сверлящих с устьями, расположенными около внешнего лобного края раковины. Пековские слои. Р. Сясь, прав. берег, у д. Андреевщины. № 2425/365. a и b — 1/2; c — ∞ 3/2.

Таблица XII

„Нижняя строматопорная поверхность“ разреза бурегских слоев на р. Великой, покрытая группами и одиночными экземплярами *Spirifer buregi* Nal. (всего 23 эк.). Прав. берег р. Великой, против д. Щегольцы. № 2425/166. ∞ 3/4.

Таблица XIII

Раковина *Anatrypa micans* Buch с макушкой брюшной створки, перекошенной вправо в связи с этим ненормально-округленным левым боком раковины. Вблизи от лобного края спинной створки приросло несколько экземпляров *Spirorbis omphalodes* Goldf. Псковские слои. Р. Сясь, прав. берег, против д. Барышевой. № 2425/382. 3/2.

Небольшой сильно укороченный (с правого бока) экземпляр *Anatrypa micans* Buch. Те же слои. Р. Сясь, прав. берег, выше д. Андреевщины. № 2425/25. ∞ 4/3.

a и b. Крупная цельная раковина *Anatrypa micans* Buch с резким изгибом левого бока раковины в сопровождении с сильной вдавленностью на брюшной створке (b) и морщинами на спинной (a). Те же слои. Р. Сясь. № 2425/386. 3/2.

a и b. Ненормально развитая раковина *Atrypa koloschka* Nal. (?); a — вид со стороны спинной и b — вид со стороны брюшной створки. Свинордские слои. Рч. Колошка, прав. берег, против д. Угощи. № 2425/419. ∞ 3/2.

Ширококрылая неравнобокая брюшная створка *Anathyris svinordi* Nal. Те же слои. Рч. Колошка, ниже д. Угощи. № 2425/389. ∞ 4/3.

Tafel XII

„Untere Stromatoporiidenoberfläche“ der Buregi-Schichten an der Welikaja mit Gruppen und einzelnen Exemplaren von *Spirifer buregi* Nal. bedeckt (im Ganzen 23 Stück). Rechtes Ufer der Welikaja, gegenüber Stschegoltzi. № 2425/166. ∞ 3/4.

Tafel XIII

1. Schale von *Anatrypa micans* Buch mit etwas nach rechts gekrümmtem Wirbel der Ventralklappe und damit verbundener anomaler Abrundung der linken Seite der Schale. Nahe dem Vorderrande der Dorsalklappe sind ein paar *Spirorbis omphalodes*-Röhren angewachsen. Pskov-Schichten. Rechtes Ufer des Fl. Sjass, gegenüber Baryschewa. № 2425/382. 3/2.

2. Kleine auf der linken Seite in ihrer normalen Entwicklung gehemmte Schale von *Anatrypa micans* Buch. Dieselben Schichten. Rechtes Ufer des Fl. Sjass, oberhalb Andrejewtschikina. № 2425/25. ∞ 4/3.

3 a und b. Grosses vollständiges Exemplar von *Anatrypa micans* Buch mit einer starken Abnormität in der Entwicklung seiner linken Schalenhälfte, welche sich auf der Ventralklappe (b) in der Form einer starken Vertiefung und auf der Dorsalklappe (a) in der Form von Runzeln geäußert hat. Dieselben Schichten Fl. Sjass. № 2425/386. 3/2.

4 a und b. Anormal entwickelte *Atrypa koloschka* Nal. (?); a — Ansicht seitens der Dorsalklappe und b — Ansicht seitens der Ventralklappe. Svinord-Schichten. Rechtes Ufer des Fl. Koloschka, gegenüber Ugostsch. № 2425/419. ∞ 3/2.

5. Breitflügelige ungleichseitige Ventralklappe von *Anathyris svinordi* Nal. Dieselben Schichten. Fl. Koloschka, unterhalb Ugostsch. № 2425/389. ∞ 4/3.

6. Неравнобокая спинная створка *Anathyris svinordi* Nal. Оттуда же. № 2425/390. $\infty \frac{4}{10}$.
7. Естественная группа *Camarotoechia strugi* Nal. (на 13 экз.). Чудовские слои. Р. Шелонь, лев. берег, д. Опоки. № 2425/6. $\frac{1}{2}$.
8. Группа раковинок *Camarotoechia bifera* Phillc. *Lyriopecten ingriae* Vern. и *Serpula devonica* Pacht. Шелонские слои (основанию). Шелонь, прав. берег, д. Теребони. № 2425/11. $\frac{1}{2}$.

Таблица XIV

1. Поверхность ракушечного слоя с расчлененными по ней и ориентированными выпуклостью вверх створками различных брахиопод, а также члениками криноидей. Раковины *Productus (Irboskites) fixatus* Bekk. и членики криноидей выделяются среди раковин остальных брахиопод (*Spirifer muralis* Vern. и *Camarotoechia strugi* Nal.) своим белым цветом. Чудовские слои. Р. Шелонь, прав. берег, ниже мыса Костыжиц. № 2425/34. $\frac{1}{2}$.
- 2 а и б. Исверленная известняковая галька, со всех сторон густо покрытая раковинами *Productus (Irboskites) fixatus* Bekk. и трубочками *Spirorbis ophthalodes* Goldf. Вид гальки с обеих плоских сторон. (Отдельная спинная створка *Spirifer muralis* Vern. к населению гальки отношения не имеет). Псковские слои. Р. Сясь, лев. берег, против д. Буянец. № 2425/57. $\frac{1}{2}$.

Таблица XV

- 1 а и б. Целый экземпляр *Productus (Irboskites) fixatus* Bekk. с *Serpula* и *Spirorbis*, вместе с корнями криноидей на сглаженной и исверленной поверхности известнякового слоя. Чудовские слои. Р. Шелонь, прав. берег, против д. М. Каменка. № 2425/72. а — вид сверху, $\frac{2}{2}$; б — вид сбоку, $\infty \frac{4}{10}$.
2. Брюшная створка *Productus (Irboskites) fixatus* Bekk. с двумя замками — как следствие повторения раковинной ирбоскиты неровностей субстрата, в данном случае деталей строения брюшной створки другого экземпляра *Irb. fixatus*. По соседству другие, в различной степени нормально развитые брюшные створки ирбоскитов и трубочки спирорбисов на исверленной

6. Ungleichseitige Dorsalklappe von *Anathyris svinordi* Nal. Ebendaher. № 2425/390. $\infty \frac{4}{10}$.
7. Natürliche Gruppe von *Camarotoechia strugi* Nal. aus 13 Exemplaren bestehend Tschudovo-Schichten. Linkes Ufer des Schelonj, Opoki. № 2425/6. $\frac{1}{2}$.
8. Gruppe von *Camarotoechia bifera* Phillc. mit *Lyriopecten ingriae* Vern. und *Serpula devonica* Pacht. Schelonj-Schichten. Rechtes Ufer des Fl. Schelonj, Tereboni. № 2425/11. $\frac{1}{2}$.

Tafel XIV

1. Oberfläche einer Schicht mit auf derselben verstreuten und (gewölbt oben) orientierten Schalenklappen verschiedener Brachiopoden, sowie Krinoidenstielgliedern. Die Schalen von *Productus (Irboskites) fixatus* Bekk. (ventrale und dorsale Schalenklappen derselben Art) und die Stielglieder der Krinoiden unterscheiden sich von den übrigen Brachiopodenschalen (*Spirifer muralis* Vern. und *Camarotoechia strugi* Nal.) durch ihre weiße Farbe. Tschudovo-Schichten. Rechtes Ufer des Fl. Schelonj, unterhalb Kostyshitzy. № 2425/34. $\frac{1}{2}$.
- 2 а und б. Angebohrtes Kalksteingeröll allseitig mit Schalen von *Productus (Irboskites) fixatus* Bekk. und *Spirorbis*-Röhren dicht bedeckt. Ansicht der beiden flachen Seiten. (Die lose Klappe von *Spirifer muralis* Vern. gehört nicht zu den auf das Geröll aufgewachsenen Formen). Pskov-Schichten. Linkes Ufer des Fl. Sjass, gegenüber Dujacet. № 2425/57. $\frac{1}{2}$.

Tafel XV

- 1 а и б. Vollständiges Exemplar von *Productus (Irboskites) fixatus* Bekk. mit *Serpula* und *Spirorbis*, zusammen mit Krinoidenwurzeln auf der geglätteten und angebohrten Oberfläche einer Kalksteinschicht. Tschudovo-Schichten. Rechtes Ufer des Fl. Schelonj, gegenüber M. Каменка. № 2425/72. а — Ansicht von oben, $\frac{2}{2}$; б — Ansicht von der Seite, $\infty \frac{4}{10}$.
2. „Ventralklappe von *Productus (Irboskites) fixatus* Bekk. mit doppeltem Schloss“ — Resultat der Durchformung durch die Irboskiten-Schale des Reliefs einer anderen Irboskiten-Schale, auf welcher die erste aufsitzt. Daneben sitzen auf der angebohrten Gerölloberfläche andere, verschiedenartig gestaltete Irboskiten-Schalen, gleichwie *Spirorbis ophthalodes* Goldf. Pskov-Schichten (Konglomeratschichten). Rechtes

поверхности известняковой гальки. Псковские слои, конгломератовый слой. Р. Сясь, прав. берег, ниже д. Лызи. № 2425/147. $\frac{2}{2}$.

Целый экземпляр *Productus (Irboskites) suchlovae* Nal., корни криноидей и трубочки *Spirorbis* и *Serpula* на гладкой и исверленной поверхности нижнего строматопорового слоя. Чудовские слои. Р. Шелонь, лев. бер., д. Опоки. $> \frac{2}{2}$.

Группа *Balanus* на плитке глинистого сланца. От некоторых особей сохранились лишь базальные пластинки, прочно приросшие к субстрату. Южный берег о. Кильдин. № 2103/5. $\frac{1}{2}$.

Crinia proavia Goldf., сидящая на створке спирифера (*Spirifer buregi* Nal.) и воспроизведенная на своей раковине скульптуру последнего. Бурегский слой, железистый ракушечник. Р. Псижа. № 2425/73. $\frac{2}{2}$.

Повторение неровностей субстрата (скульптура) раковинами *Anomia squamula* L. и *Balanus porcatus* Da Costa, приросшими к поверхности раковины *Pecten islandicus* Müll., а также раковинной *An. squamula* L. на *Balanus*. Кольский валун. № 2103/6. $\frac{1}{2}$.

Таблица XVI

1. Раковина *Lingula amalitzkii* Wen. в моргеле в прижизненном положении (задним концом раковины направлена вниз). Свинордские слои. Р. Шелонь, прав. берег, д. Заполье. № 2425/46. $\frac{1}{2}$.
2. Две хорошо сохранившиеся раковины (нижние приросшие створки) *Limanomia* sp. (и рядом с ними остатки других экземпляров) на сглаженной и исверленной поверхности „нижнего строматопорового слоя“. Чудовские слои. Р. Шелонь, лев. берег, между дд. Сухлова и Опоки. № 2425/8. $\frac{1}{2}$.
3. *Agelacrinus* cf. *ephraemovianus* Bog. и остатки раковины *Limanomia* sp. на той же поверхности. Р. Шелонь, лев. берег, выше д. Опоки. № 2425/44. $\frac{1}{2}$.
4. *Agelacrinus* cf. *ephraemovianus* Bog. Тот же экземпляр при увеличении $\times 4$.

Таблица XVII

1. Поверхность затвердевшего известнякового слоя с криноидеями (сохранилось шесть дисконидальных корней различной величины) и мелкими сверлениями. Значитель-

tes. Ufer des Fl. Sjass, unterhalb Lsi. № 2425/147. $\frac{2}{2}$.

3. Vollständiges Exemplar von *Productus (Irboskites) suchlovae* Nal., Krinoidenwurzeln, sowie *Spirorbis*- und *Serpula*-röhren auf der glatten und angebohrten Oberfläche der „unteren Stromatoporida- und Algenschicht“. Tschudovo-Schichten. Linkes Ufer des Fl. Schelonj, Opoki. $> \frac{2}{2}$.

4. Gruppe von *Balanus* auf einem Tonschieferstück. Von einigen Exemplaren sind nur die Basalplatten erhalten, die dem Gesteinsstück fest aufgewachsen sind. Südufer der Insel Kildin im Barenzmeere. № 2103/5. $\frac{1}{2}$.

5. *Crinia proavia* Goldf., die auf einer *Spirifer buregi* Nal. aufgewachsen war und die Skulptur seiner Schale durchgeformt hat. Buregi-Schichten, eisenhaltiger Muschelkalkstein. Fl. Psisha. № 2425/73. $\frac{2}{2}$.

6. Durchformung des Reliefs (Schalenskulptur) des Substrats durch auf *Pecten islandicus* Müll. sitzende *Anomia squamula* L. und *Balanus porcatus* Da Costa, sowie durch *Anomia squamula* L. auf *Balanus*. Kola-Fjord. № 2103/6. $\frac{1}{2}$.

Tafel XVI

1. *Lingula amalitzkii* Wen. in Lebensstellung mit abwärts gerichteten Schalenwirbeln (in Mergel). Svinord-Schichten. Rechtes Ufer des Fl. Schelonj, Sapolje. № 2425/46. $\frac{1}{2}$.
2. Zwei gut erhaltene Schalen (untere, angewachsene Klappen) von *Limanomia* sp. und daneben Reste von zerstörten Schalen auf der geglätteten und angebohrten Oberfläche der „unteren Stromatoporida- und Algenkalksteinschicht“. Tschudovo-Schichten. Linkes Ufer des Fl. Schelonj, zwischen Suchlova und Opoki. № 2425/8. $\frac{1}{2}$.

3. *Agelacrinus* cf. *ephraemovianus* Bog. und Reste von *Limanomia* sp. auf derselben Oberfläche. Linkes Ufer des Fl. Schelonj, oberhalb Opoki. № 2425/44. $\frac{1}{2}$.

4. *Agelacrinus* cf. *ephraemovianus* Bog. Dasselbe Exemplar bei einer Vergrößerung $\times 4$.

Tafel XVII

1. Erhärteter Kalkmeeresboden mit Krinoiden (erhalten sind 6 diskoidale Wurzeln von verschiedener Größe) und feinen Bohrungen. Ein grosser Teil der Plattenoberfläche (des

ная часть поверхности покрыта известковым илом, осевшим на поверхности дна после поселения криноидей. Чудовские слои (слой „красенький“). Р. Кереть, прав. берег, д. Луки. № 2425/129. $\frac{1}{2}$.

2. *a* и *b*. Плитка известняка с корнем морской мшанки, трубочками *Serpula devonica* Pacht. и колонией *Aulopora serpens* Goldf. *a* — вид сбоку, *b* — вид сверху. Псковские слои. Р. Сясь, прав. берег, ниже д. Хваловой. № 2425/21. $\frac{1}{2}$.

3. Гладкая исверленная поверхность известнякового слоя, покрытая корнями криноидей, трубочками *Spirorbis omphalodes* Goldf. и колониями *Aulopora serpens* Goldf. Корни криноидей в различной степени исверлены. Чудовские слои, „нижний строматопорово-водорослевый слой“. Р. Шелонь, прав. берег, против д. М. Каменки. № 2425/109. $\frac{1}{2}$.

Meeresbodens) ist mit Kalkschlamm bedeckt, der auf ihm nach der Ansiedelung der Krinoideen abgesetzt wurde. Tschudovo-Schichten. Rechtes Ufer des Fl. Kerest, Luki. № 2425/129. $\frac{1}{2}$.

2. *a* u. *b*. Kalksteinplatte mit Krinoideenwurzel, *Serpula devonica*-Röhren und Kolonien von *Aulopora serpens* Goldf. *a* — Seitenansicht, *b* — Ansicht von oben. Pskov-Schichten. Rechtes Ufer des Fl. Sjass, unterhalb Chwalowa. № 2425/21. $\frac{1}{2}$.

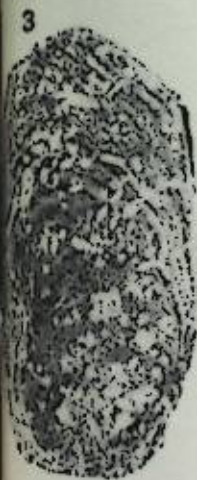
3. Glatte angebohrte Oberfläche einer Kalksteinschicht mit Wurzeln von Krinoideen, Röhren von *Spirorbis omphalodes* Goldf. und Kolonien von *Aulopora serpens* Goldf. Die Krinoideenwurzeln sind in verschiedenem Grade angebohrt. Tschudovo-Schichten, „untere Stromatoporen- und Algenkalksteinschicht“. Rechtes Ufer des Fl. Schelonj, gegenüber M. Kamenska. № 2425/109. $\frac{1}{2}$.

Р. Ф. Геккер. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного поля.

Таблица 1



1



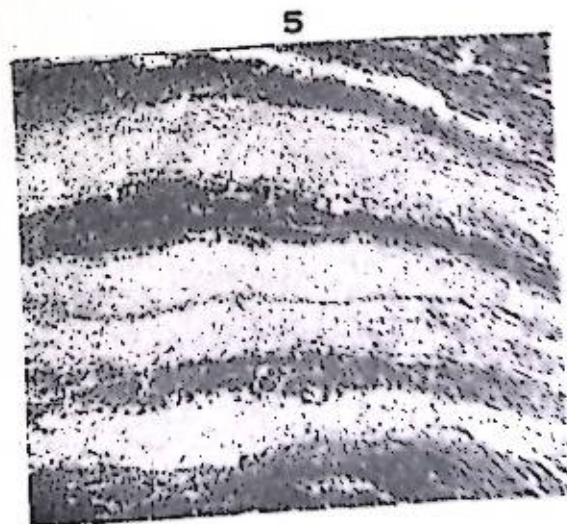
3



2

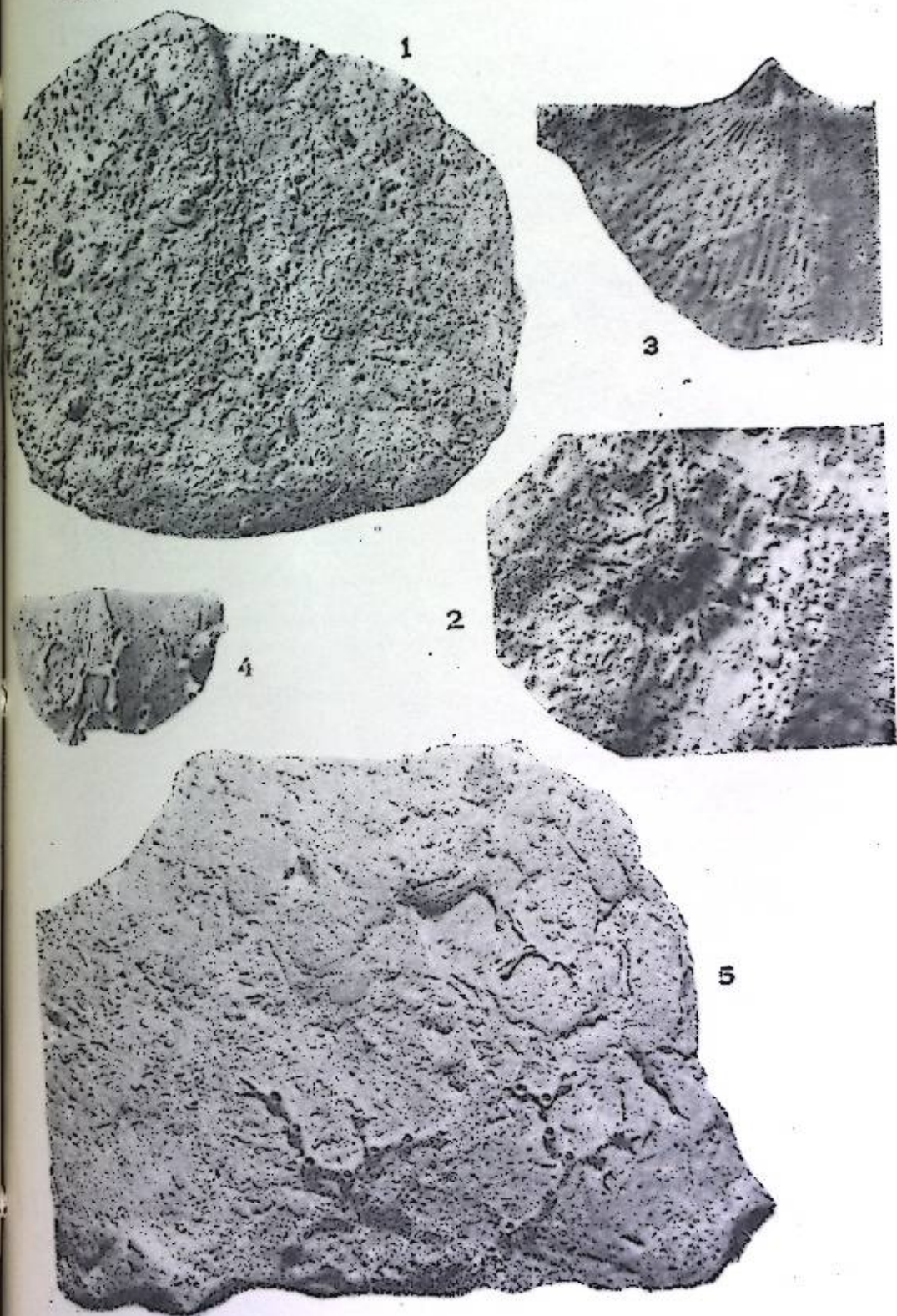


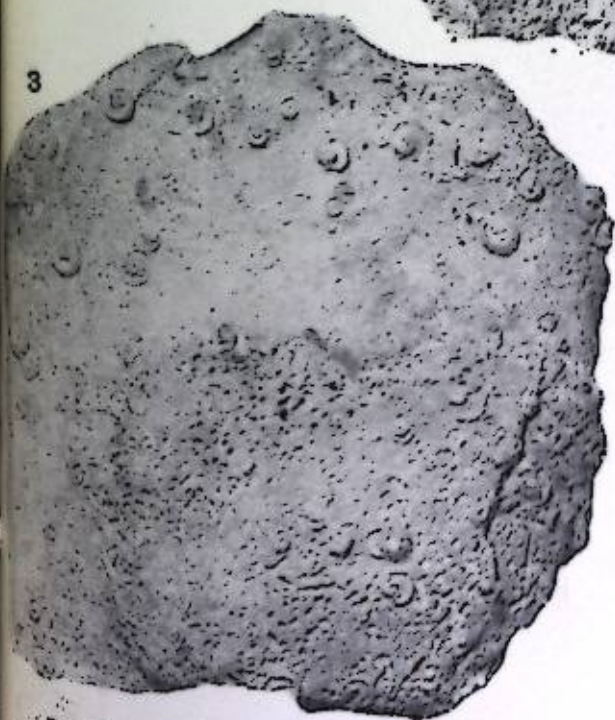
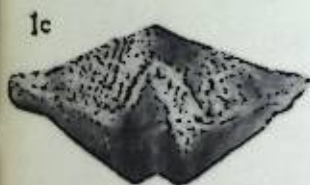
4

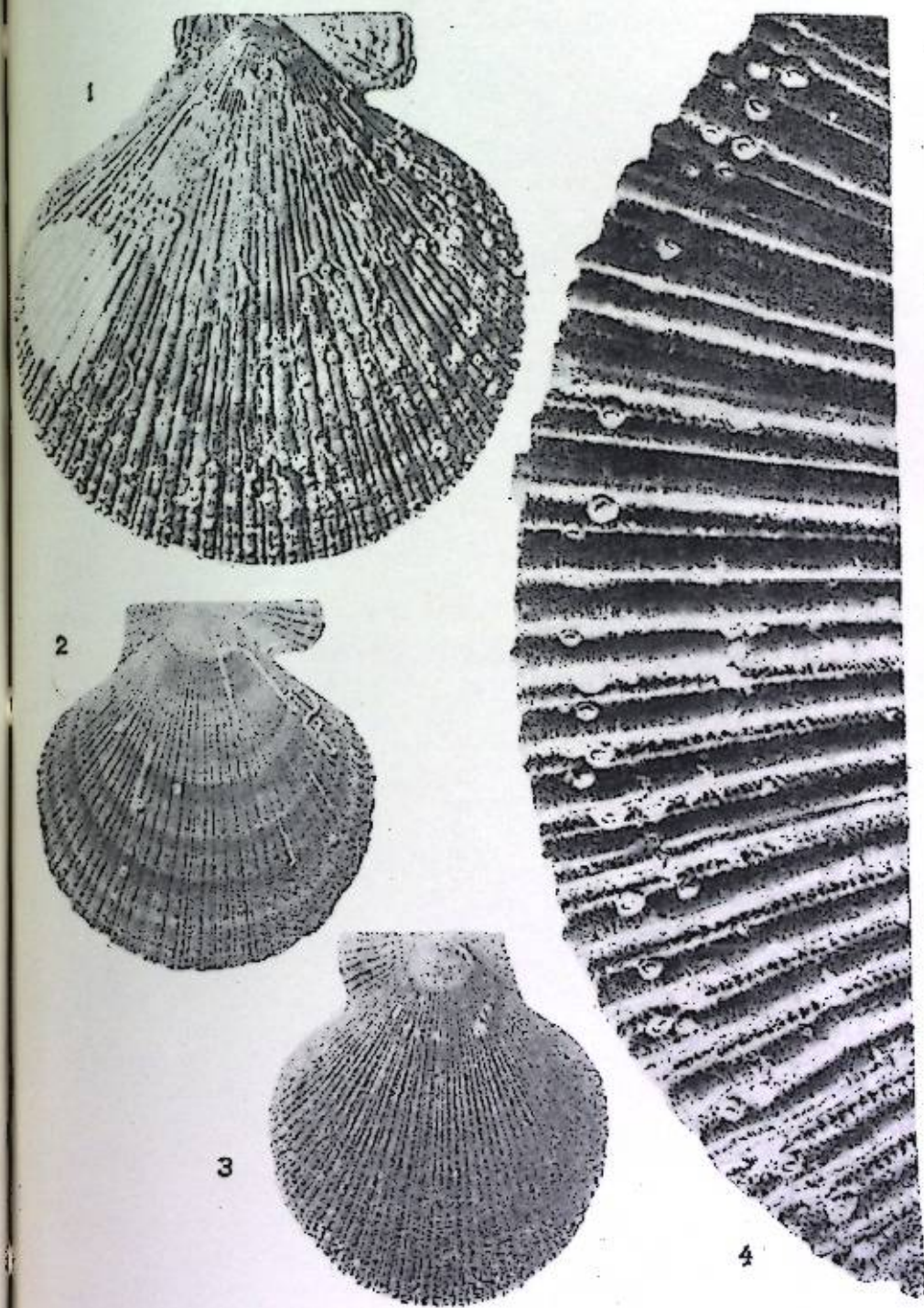


5



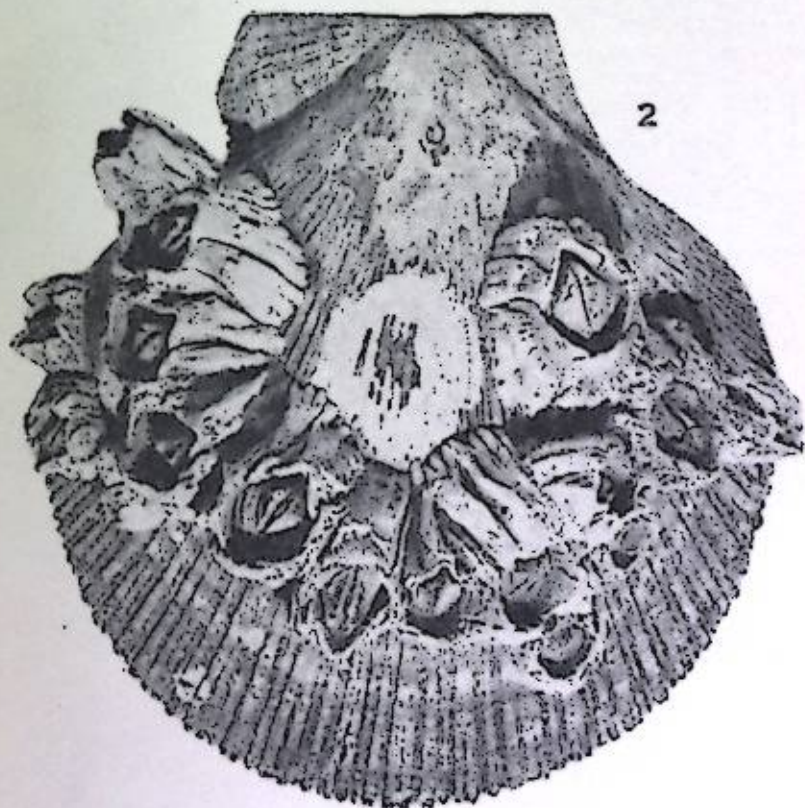








1



2



1



3



2a



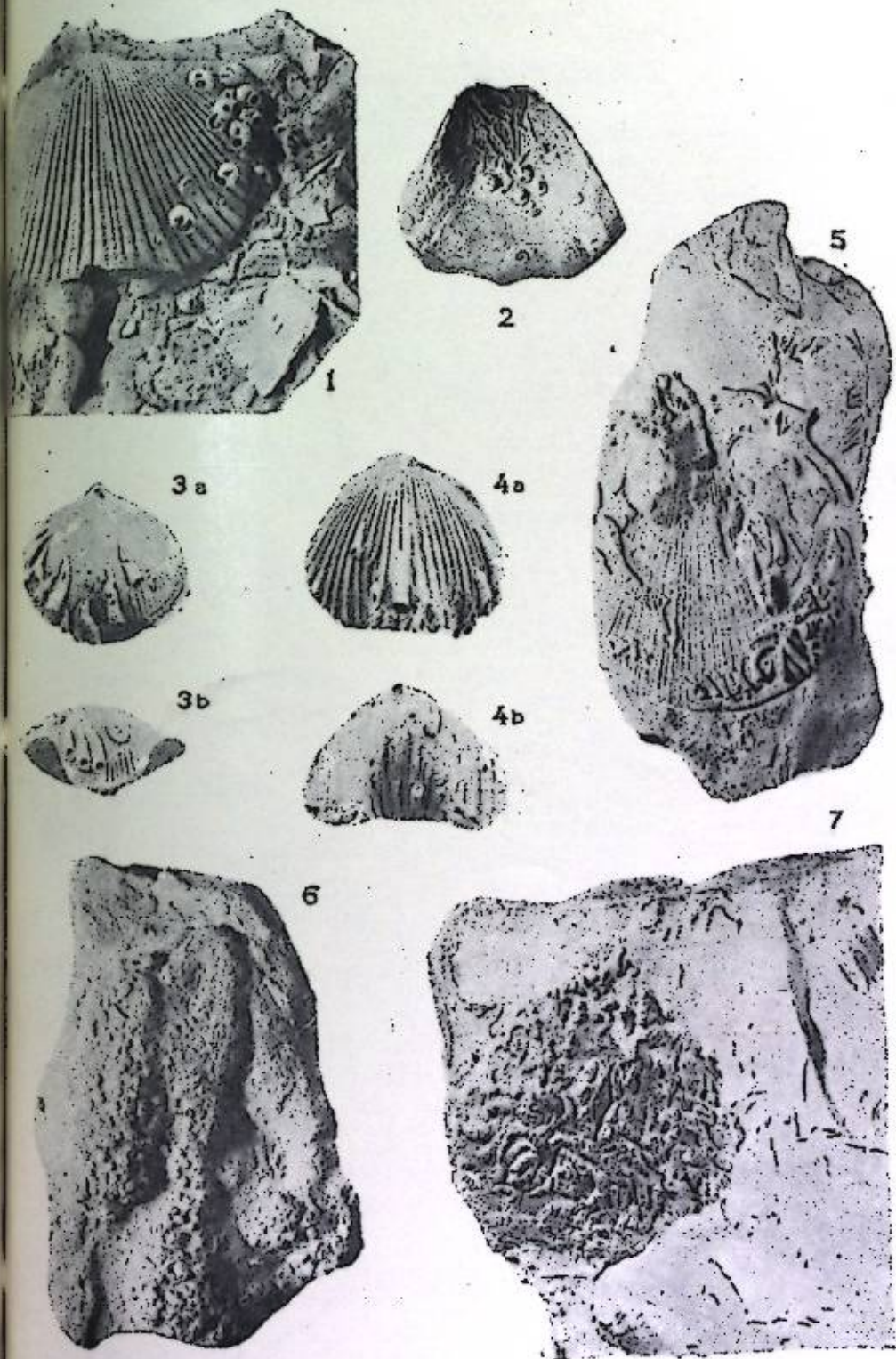
2b

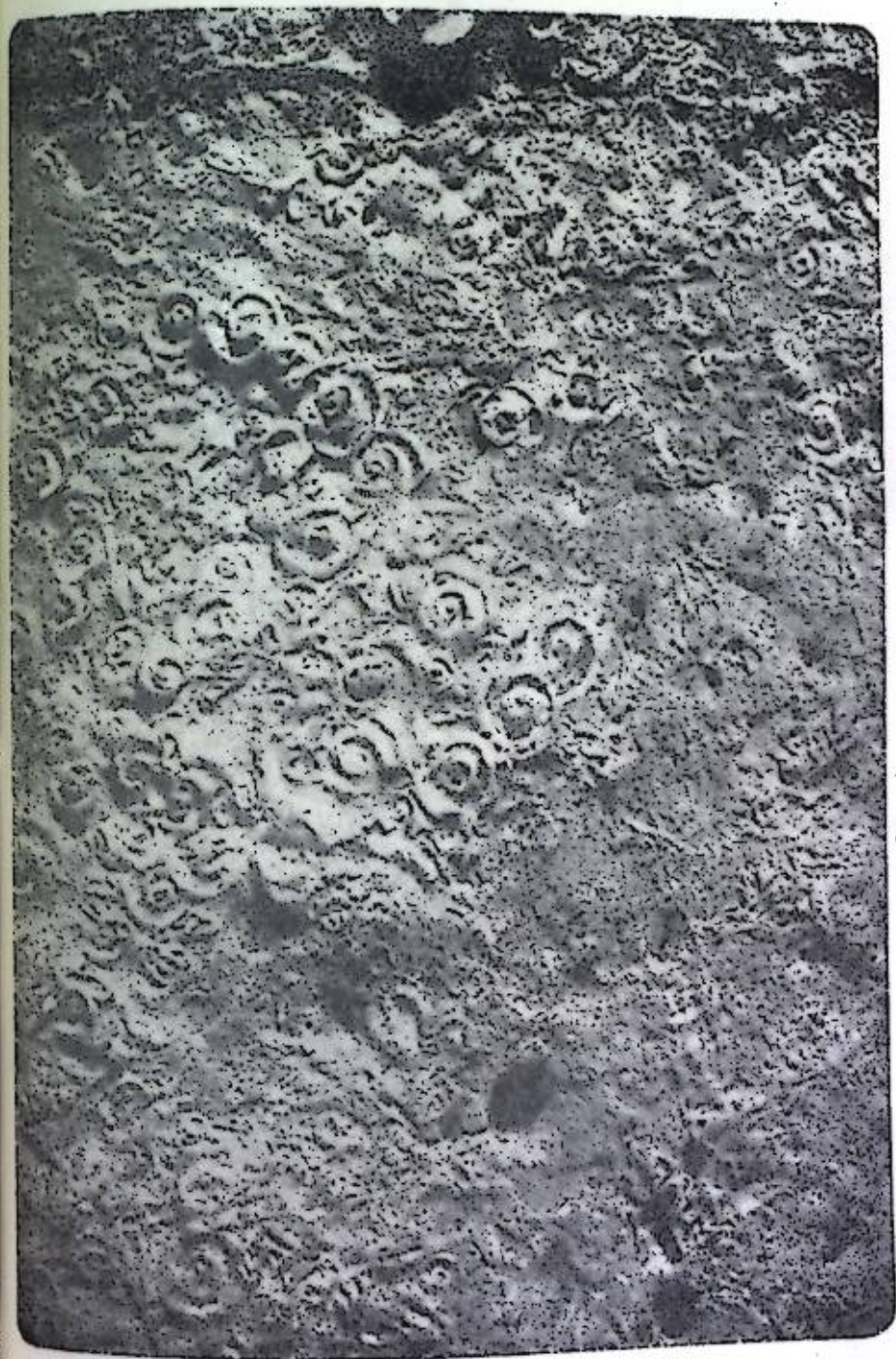


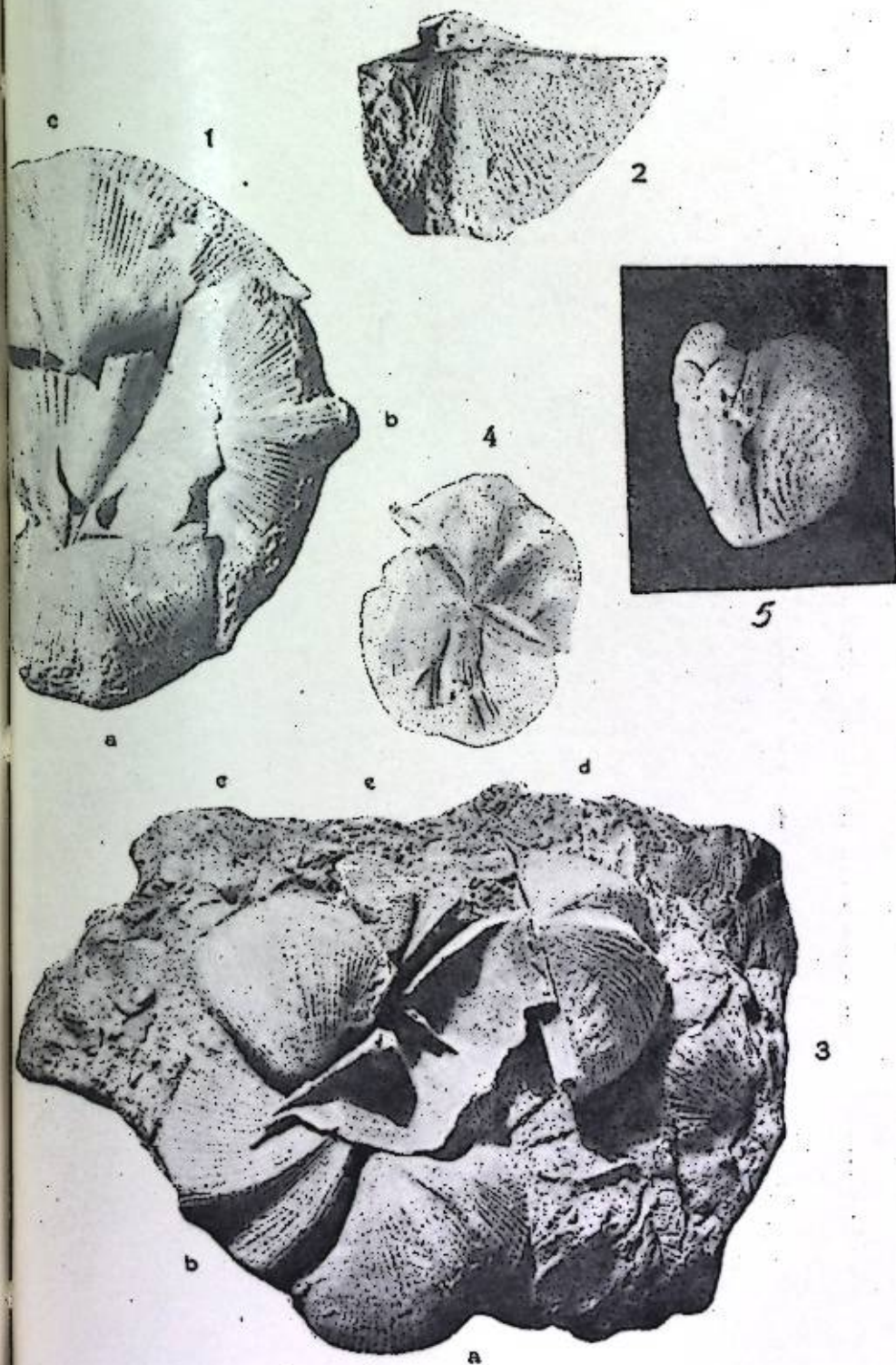
2c

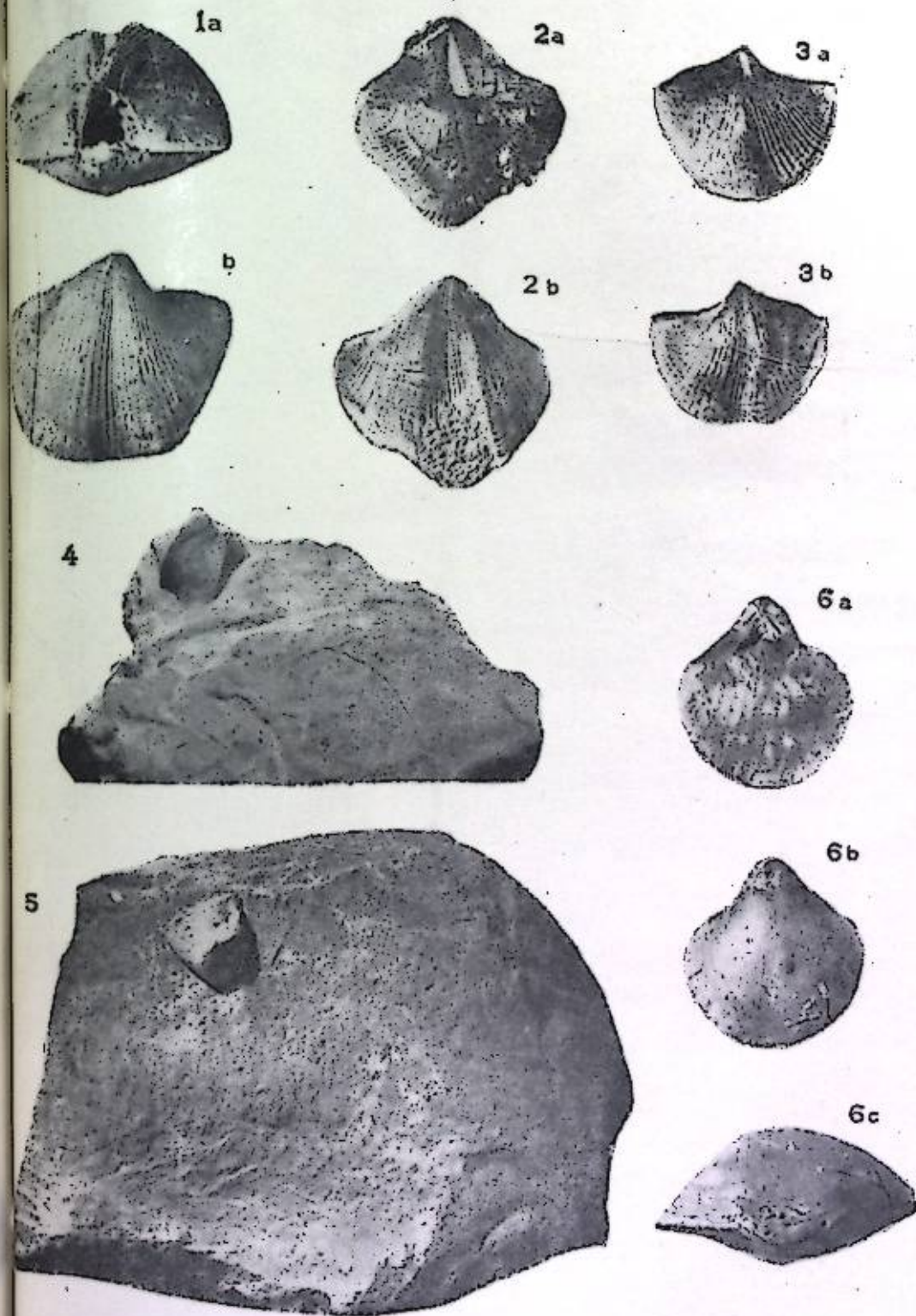


4

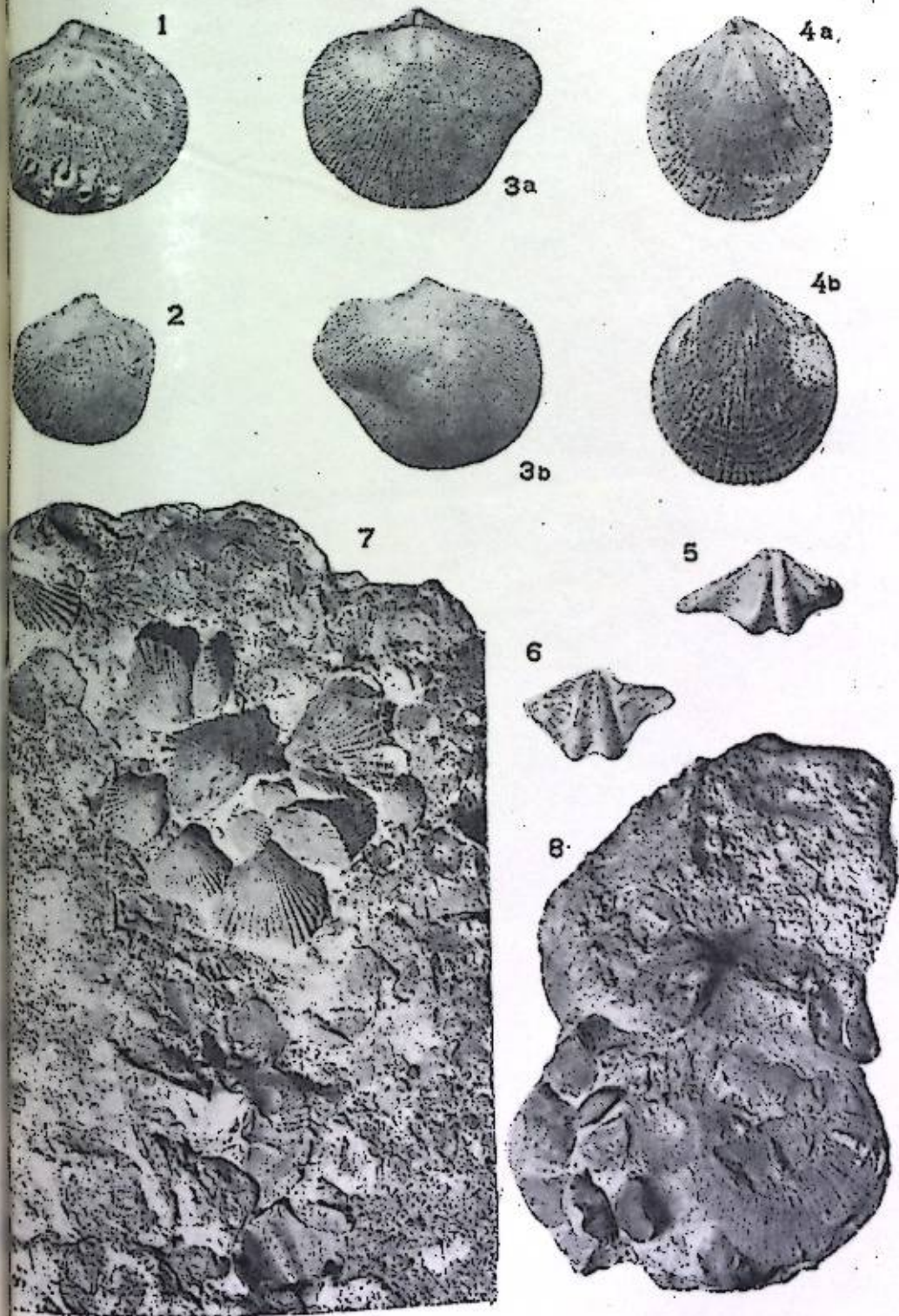








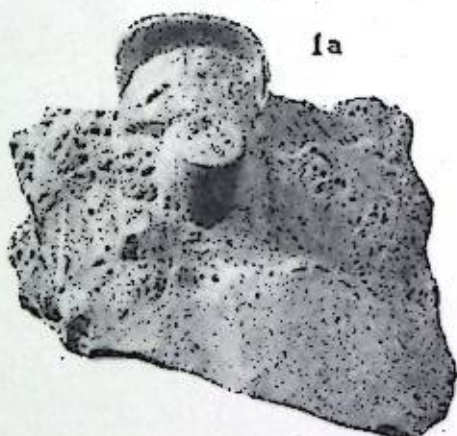








2



1a



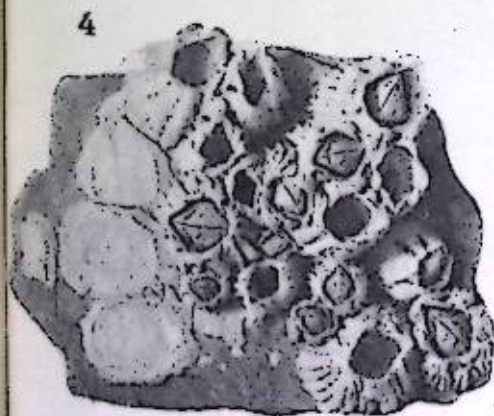
3



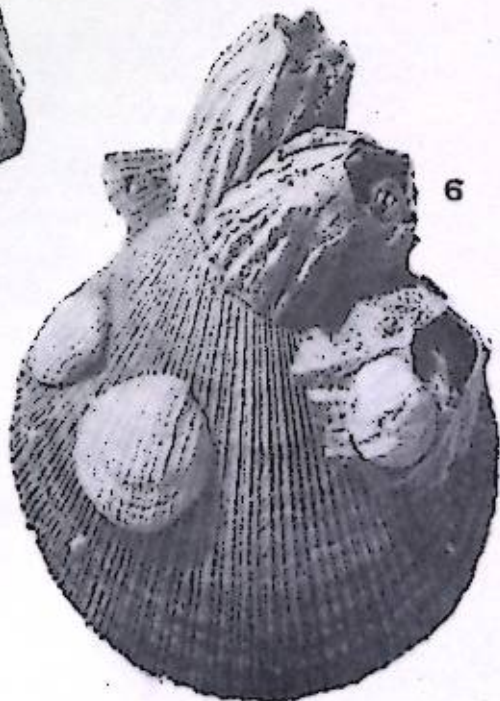
1b



5



4



6



2



3



1



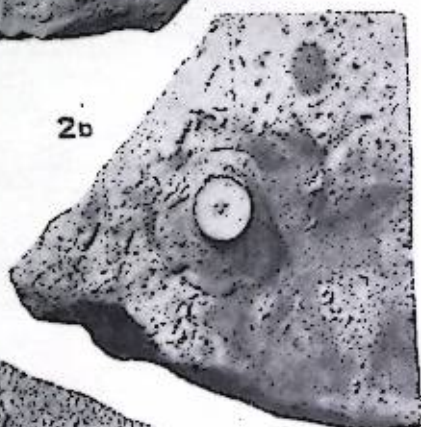
4



1



2a



2b



3

И. А. ЕФРЕМОВ

ВЫПАДЕНИЕ ПЕРЕХОДНЫХ ФОРМ В УСЛОВИЯХ ЗАХОРОНЕНИЯ
 ДРЕВНЕЙШИХ ЧЕТВЕРОНОГИХ

I. A. Efremov. Das Ausfallen der Übergangsformen und die Einbettungsbedingungen der ältesten *Tetrapoda*]

С последними успехами изучения древнейших четвероногих — ископаемых амфибий и рептилий палеозоя — все дальше вглубь времен отодвигаются „корни“ животных классов и главнейших стволов. Давно опровергнуто представление о возникновении амфибий и рептилий в начале перми, уже известны крупные лабиринтодонты в низах карбона Англии и совсем недавно открыта фауна примитивных лабиринтодонтов в верхнем девоне Гренландии. Равным образом, отдельные, пока еще проблематичные, находки указывают на несомненное присутствие рептилий уже в карбоне. Появление млекопитающих можно предположить не в юре и не в триасе, а по крайней мере в перми.

Невообразимо огромный промежуток времени отделяет нас от эпох развития древнейших наземных позвоночных, развития, которое было также бесконечно многообразным. Крайняя редкость и отрывочность находок ископаемых четвероногих форм палеозоя, очень большая трудность препаровки, обусловившая неполноту и неточность изучения прежних авторов, были причинами грубой схематичности прежних филогенетических построений.

Палеонтология древнейших наземных позвоночных должна проделать еще большую работу по перепрепаровке и переописанию очень многих уже известных форм древних *Tetrapoda* и, в особенности, амфибий. Необходимо от каждого объекта взять все, что он может дать, отрешившись от суеверного страха перед породой, облекающей кости. Прекрасные образцы такого детального изучения мы видим в работе Stensiö, некоторых работах проф. D. M. S. Watson и других видных палеонтологов. Только после основательного сравнительно-анатомического анализа строения известных уже форм мы можем с достаточной точностью подойти к филогенетическим построениям, которые, конечно, окажутся значительно более сложными.

Исследования сравнительно богатых фаун пермских амфибий и рептилий (фауна Сев. Двины и Карру в Южной Африке, фауна *Benthosauridae* из пермтриаса Русской платформы, фауна мертвого красного лежня Германии и т. д.) показывают в известных случаях, при большом количественном развитии одной формы, целый ряд возрастных стадий с поразительными колебаниями величины костей, строения и формы черепа и некоторых анатомических признаков. Такие зафиксированные колебания, как, например, величина черепов молодых особей (не личинок) *Benthosaurus* — пермтриасового лабиринтодонта от черепа 25 мм длины до черепов 800—900 мм, соответствующие колебания величин костей посткраниального скелета, подобные же возрастные колебания у *Archegosaurus decheni* Н. von Meyer, у *Pareiasaurus* и т. д., указывают на очень большой диапазон возрастной изменчивости, который обычно сопровождается анатомическими изменениями в устройстве черепа и степени моделировки костей и суставов посткраниального скелета. Эти изменения не только захватывают хрящевые, впоследствии окостеневающие, части скелета, но и существенным образом меняют конфигурацию черепа, положение и величину орбит и ноздрей, развитие и форму отдельных дермальных элементов крыши черепа. Положение такого весьма статического центра черепа, как *for. parietale* также существенно изменяется с возрастом. Далее развитие костных перегородок в области передних носовых ям, расширение или сужение парасфеноида, а с ним и общего основания черепа, длина челюстных мышцеков указывают на весьма сложную перестройку молодого организма в соответствии с адаптацией в течение долгого периода роста. Не считая огромной разности величин, одних анатомических изменений было бы достаточно для выделения ряда родов и видов, если бы не было налицо целой серии постепенных переходов и условий захоронения фаун, с несомненностью указывающих на возрастную изменчивость.

Поэтому нужно принять у примитивных организмов древнейших *Tetrapoda* и особенно у лабиринтодонтов наличие очень долгого и медленного роста, обуславливавшего с одной стороны большую индивидуальную изменчивость в смысле степени оссификации и моделировки скелета, и с другой стороны указывающего на огромную продолжительность их жизни. Если максимальный период жизни современных крупных пресмыкающихся — крокодилов, змей и т. п. измеряется цифрой 300—500 лет, то период жизни лабиринтодонтов, судя по диапазону возрастных изменений, возможно принять не менее тысячелетия, а вероятно и более.

Различие внешних условий на континентах палеозоя дало главнейший толчок различию развивавшихся на них фаун *Tetrapoda*. В настоящее время известно, что два гигантских материка верхнего палеозоя — Гондвана и Лауразия — дали две различные фауны наземных позвоночных, впоследствии широко расселившиеся и смешавшиеся между собой. Различная глубина проникновения тех или иных форм вглубь чужой области и множество случаев параллельного эволюционного развития создали весьма

сложный агрегат разнородных форм, истинное происхождение которых выясняется лишь исследованиями последних лет.

Не исключена возможность, что возникновение маммалоподобных рептилий на Гондване было стимулировано холодным климатом южных частей Гондваны, близких к полюсу. Ввиду того, что фауна пермских рептилий Южн. Африки носит уже „равнинный“, как мы увидим дальше, характер, развитие исходных форм гондванской фауны происходило несколько далее к югу и вероятнее всего в области Антарктиса. Верхнепалеозойские отложения этого материка несомненно содержат интереснейшую фауну наземных позвоночных. Равным образом на Лауразии происходил сходный процесс вокруг северных полярных областей. Там также вырабатывались стойкие формы амфибий и рептилий, насколько возможно было высвобождавшиеся из-под влияния внешней среды путем дальнейшего усовершенствования организации.

При детальном морфологическом анализе с учетом возрастных изменений весьма многие формы с кажущимися резкими различиями объединяются в серию рядов либо генетически различных, но эволюционировавших параллельно, либо имеющих общих предков, но рано „расколовшихся“ на отдельные ряды с разноименным путем эволюции. Таковы *Seymouriamorphae* — рептилии, эволюционировавшие параллельно *Labyrinthodontia*, ряды амфибий, как, например, ряд *Archegosauridae*, ряд *Eryopidae*, ряд *Brachyopidae* и т. д. Те же явления, пока еще не разобранные, отчетливо заметны у пермских рептилий.

На этом фоне параллельных и „радиальных“ рядов еще отчетливее заметно чрезвычайно характерное отсутствие исходных или переходных форм как для отдельных рядов, так и тем более для целых стволов. При углубленном изучении все известные формы древнейших *Tetrapoda* оказываются так или иначе специализованными, боковыми „ветвями“ главного „ствола“ или последующими формами параллельных рядов.

В основе этого весьма важного явления выпадения всех исходных и промежуточных форм крупного значения у древних *Tetrapoda* лежат известные закономерности, относящиеся непосредственно к условиям захоронения остатков наземных позвоночных. Эти закономерности нужно разобрать и изучить. Нам приходится иметь дело с очень малой частью всего комплекса древних фаун наземных позвоночных, лишь с тем, что доходит до нас из миллионов прошедших веков. Понять взаимоотношение того, что есть в наших руках, с тем, что действительно было, и помогает изучение процессов захоронения наземных позвоночных.

В настоящее время в качестве предварительной наметки можно указать следующие основные положения:

1. Животный мир древних наземных позвоночных в основном может быть разделен на две неравные и неэквивалентные части. Одна часть составлена анатомически примитивными формами, исходными и переход-

ными для стволов и рядов, как бы концентрирующими и превращающими потенциальную эволюционную энергию класса. Эта часть животного мира древнейших позвоночных уже в силу „переходности“ составляющих ее форм чрезвычайно разнообразна, но формы ее очень редки и немногочисленны. Вся энергия в борьбе за существование здесь тратится на дальнейшее усовершенствование и приспособление организма в короткий срок.

Вторая, большая часть животной массы, составлена формами, уже приспособившимися для успешной конкуренции на жизненной арене в данный отрезок времени. Дальнейшая дифференциация в эволюции и адаптации идет замедленными темпами. Главное место наряду с увеличением роста занимает количественный расцвет нескольких форм, обильно размножающихся в сравнительно короткий срок. Эта часть животного мира знаменует собой количественный расцвет, завоевание и расселение.

2. Из всей огромной площади субаэральной поверхности материков палеозоя (арены жизни четвероногих) до нас доходят лишь незначительные по площади остатки в виде отложений континентальных пресных вод или пустынных областей.

3. Остатки наземных позвоночных при их свободе передвижения по суше, в случае обычной индивидуальной смерти, неминуемо должны рассеяться по субаэральной поверхности материка.

4. Из древних континентальных отложений в настоящее время вскрыта и доступна нашему исследованию только очень малая часть. Значительнейшая часть площади этих отложений скрыта глубоко под массами более поздних напластований, под водами моря и песками пустынь. Очень большая доля их ранее претерпела размыв, неоднократно возобновлявшийся в течение мезозоя и кайнозоя, в результате чего были полностью смыты целые толщи палеозойских континентальных осадков или несколько раз переотложены.

5. Из всей массы остатков гибнущих наземных позвоночных животных при индивидуальной смерти попадает в благоприятные для консервации условия, т. е. захороняется, весьма ничтожная часть. Главнейшим образом сохраняются остатки водных или тяготеющих к водным бассейнам четвероногих. Остатки животных, живущих на равнине, в степных областях, сохраняются уже гораздо реже, и совершенно ничтожен процент сохранения среди форм, обитающих в горных областях, обычно являющихся ареной различных денудационных процессов с энергичным дроблением и уносом материалов разрушения пород.

Из сказанного нетрудно видеть, что для того, чтобы остатки четвероногих палеозоя дошли до нас в доступной для изучения сохранности и в таких количествах, которые могут быть обнаружены при несовершенстве поисков и исследования континентальных толщ, необходимо соблюдение следующих условий:

1. Достаточный количественный расцвет форм и наличие большого числа особей.

2. Массовая гибель количественно богатой фауны при нарастании неблагоприятных условий, миграциях или, что конечно более редкое явление, вследствие катастрофических происшествий.

3. Наличие в данном пункте субаэральной поверхности материка условий, способствующих концентрации остатков погибших животных (дельты и заводи рек, зыбучие пески, многочисленные временные потоки, снос озерные бассейны и т. п.), при обязательной достаточной скорости процесса захоронения во избежание разрушения костей субаэральными реагентами.

4. Нормальный ход процессов литификации в отложенной костеносной толще осадков, обеспечивающий полную минерализацию костей. Иной ход диагенеза пород свиты, связанный с явлениями выщелачивания, доломитизации, образования гипса, соли или каменного угля, ведет к изменениям вещества костей животных без замещения его тончайшей структуры минеральным веществом, т. е. к его уничтожению.

5. Сохранение костеносных толщ в устойчивых пунктах земной коры, чтобы при последующих изменениях лика земли они не были смыты, сильно дислоцированы и метаморфизованы или погружены под уровень моря.

6. Последующий выход палеозойских континентальных толщ на современную субаэральную поверхность со вскрытием костеносных пластов. Здесь можно еще прибавить необходимость того, чтобы костеносные зоны были достаточно велики по объему, чтобы не быть нацело уничтоженными самим процессом своего вскрытия. Несомненно, что в огромный промежуток времени от наших дней до верхнего палеозоя последние из перечисленных условий должны иметь также важное значение.

Из всего вышесказанного ясен элемент случайности в условиях захоронения древних *Tetrapoda*. Необходимо совпадение нескольких разнородных условий при процессах, протекающих в биосфере и в литосфере, чтобы остатки животных могли дойти до кабинета ученого исследователя. Поэтому понятно почему, например, водные и полуводные формы четвероногих сохраняются много чаще, нежели сухопутные и именно они преимущественно представлены в известных нам фаунах палеозойских наземных позвоночных даже, в случаях небольшой численности индивидов.

Особенно редки должны быть случаи захоронения мутантных форм. Все вышесказанные факторы захоронения здесь имеют особую силу, хотя бы уже вследствие количественной редкости мутантных форм. Важной является мысль А. В. Хабакова о значении причинного совпадения времен мутантных вспышек и периодов диастрофизмов. Период перерыва в отложении осадков как раз совпадает с наиболее важными в эволюции критическими этапами развития животных. Поэтому все исходные формы и мутантные вспышки этого периода как раз не будут захороняться.

Анализ таких богатых фаун палеозойских амфибий и рептилий, как пермские фауны Южн. Африки, Сев. Америки, Сев. Двины, Богемии, Англии и т. п. показывает любопытные особенности.

Все эти фауны, образующие богатые местонахождения с разнообразными формами, представленными десятками и сотнями индивидов, являются „равнинными“ фаунами количественного расцвета древних *Tetrapoda*. Все формы, здесь представленные, являются формами так или иначе специализованными, любая из них является боковым ответвлением истинного пути эволюции данной группы. Чем более примитивна и не специализована та или иная форма, тем реже встречается она на фоне многочисленных остатков остальных членов фауны.

Редкие или переходные водные формы с небольшой численностью индивидов все же сохраняются, как например, *Dwinosaurus* в Сев.-Двинской фауне, *Chenoprosopus*, *Cricotus* и др. в фауне Сев. Америки и т. п.

Примитивные или редкие формы, как например, сухопутные тернодонты в фаунах Карру и Сев. Двины являются уже уникальными находками, сделанными лишь попутно, благодаря общему подробному исследованию и большим раскопкам.

Весьма интересен подмеченный палеонтологами в последнее время факт, что формообразование наземных позвоночных как бы связано с горными областями, зонами молодого эпейрогенеза, как с областями наибольшего разнообразия условий внешней среды и с суровыми условиями существования. Именно здесь и происходит быстрое качественное развитие, ускоренный темп эволюции животного мира. Поэтому горная фауна должна быть составлена главным образом примитивными формами, исходными и переходными для разных групп и видов. Мелкие примитивные формы, вытесненные сюда более сильными, ранее адаптировавшими конкурентами, обитают здесь в незначительном количестве особей, выковывая и совершенствуя организм для дальнейшей борьбы за существование в суровой горной среде. И если на данный момент приобретенное усовершенствование дает ощутительные преимущества, то быстро начинается увеличение числа особей приспособившейся формы. Она выселяется в более удобные области — равнину и расселяется по ней, вступая в победную борьбу с могучими и многочисленными жителями равнины — прежними победителями в естественном отборе.

Дальнейшее эволюционное развитие на равнине идет гораздо более замедленным темпом в сторону дальнейшей отшлифовки приобретенных приспособлений. Появление новых форм, разумеется, имеет место и здесь но при постепенном медленном изменении и отборе в большой животной массе. И не случайно, конечно, что эволюция, например, копытных изучена в палеонтологии весьма детально, так как именно равнины доставляют главную массу палеонтологического материала. Обращает на себя внимание тот факт, что наилучше приспособленные формы среди общей животной массы равнинных фаун имеют некоторые общие свойства. Эти формы, несмотря на какую-либо ярко выраженную адаптацию, не терпят общей примитивности организма, а, следовательно, и пластичности для дальнейших изменений. Далее они выживают преимущественно перед

всеми, отличаются обычно космополитическим распространением и по величине все относятся к некоему среднему типу, не крупному и не мелкому. Это явление наблюдается в равнинных фаунах всех геологических эпох. Все крупные и мелкие формы из очень прогрессивных групп на определенном этапе развития сменяются именно такими формами определенного стандарта. Некоторые карбоновые лабиринтодонты, верхнепермские рептилии Гондваны и Лауразии, диадемодонты и некоторые пеликозавры, крокодилы юры и современные, пережившие гигантских динозавров, млекопитающие, такие как тигр, медведь, человек, лошадь, сменившие мелкие формы мезозоя и гигантские формы эоцена и олигоцена, — все эти формы в общем одинаковы как по величине, так и по сравнительной примитивности организации, пластичной для дальнейших изменений. Такое обстоятельство указывает на вероятное стремление равнинных фаун к некоему равновесию, диктуемое условиями внешней среды, равновесию, которое существенно нарушается катастрофизмами и мутантными вспышками, как нарастанием внутренних и внешних противоречий. Не исключена поэтому возможность, что общий ход эволюции равнинных фаун есть весьма медленное градиционное полифилетическое развитие, при котором число рядов и форм становится в процессе эволюционного отбора все меньше, как бы сливаясь воедино в наилучше выработанных формах прогрессивных, пластичных и стандартизованных в наилучшем соответствии с условиями внешней среды и непрерывно меняющимся балансом животной массы.

По всем рассмотренным нами условиям фауна горных областей сохраняется лишь в исключительных случаях, что еще раз подтверждает закон выпадения примитивных исходных, особенно мутантных форм. Все фауны с большим количеством захороненных индивидов действительно являются фаунами равнинными, составленными из обильных по числу индивидов форм определенного стандарта и специализации, т. е. формами количественного расцвета.

К этому типу, с небольшими особенностями, принадлежат пермские фауны Карру, Сев. Двины, Техаса, Богемии и т. п. Каргалинская фауна медистых песчаников Приуралья является фауной хотя и подгорной зоны, но не коренной, а мигрировавшей, и захоронилась лишь в процессе миграции. Миграция связана обычно также с количественным увеличением особей животных и поэтому совершается фауной равнинного типа.

При осознании закономерности захоронения древних четвероногих становится ясной необходимость возможно тщательного исследования всякой континентальной толщи, отложенной в благоприятных для консервации животных остатков условиях. Ибо редчайшие переходные и примитивные сухопутные формы, представляющие наибольший палеонтологический интерес, остатки которых должны быть рассеяны в массе континентальных осадков палеозоя и особенно в осадках временных континентальных потоков, могут быть обнаружены именно этим способом.

При обычных условиях обнаружения остатков древних *Tetrapoda* вероятность нахождения исходных форм практически равна нулю.

Много форм древнейших эпох существования четвероногих в силу своей редкости в древних фаунах ускользают из поля нашего зрения. Не зная этих форм, мы предугадываем их строение по их местам в филогенетических рядах. Но, несомненно, значительное количество таких форм исчезает во мраке времен, не давая нам почувствовать их существования. Сюда должны относиться все крупные мутации, все единичные попытки крупных шагов в эволюции, раннее возникновение очень прогрессивных форм, оказывавшихся несвоевременными. В современном палеонтологическом представлении вполне мыслимы десятки фактов выходов на сушу первых четвероногих, из которых лишь один-два имели действительный успех. Также мыслимы столь же ранние единичные случаи появления теплокровных животных или млекопитающих, отдельные попытки сильного развития мозга и т. д. Бездны геологических эпох земли хранят еще много интереснейших документов истории животного мира. И одна из крупнейших задач палеонтолога — это умение на основании научных данных искать эти документы, учитывая закономерности захоронения. Равным образом в документах истории животного мира, уже попавших в наши руки, не должно ограничиваться формальным описанием поверхностных признаков. В чертах строения сложных и устойчивых отделов скелета (например, мозговой коробки черепа) необходимо путем максимально детального исследования и препаровки пытаться уловить все следы эволюционного процесса, пройденного данной формой. Редкость и отрывочность палеонтологических находок настоятельно требует такого метода изучения.

Итак, выпадение переходных и исходных форм есть вполне определенная закономерность, проистекающая из общего хода развития лика Земли и ее населения. При осознании этой закономерности становится более ясным положение и значение имеющихся палеонтологических документов в общем потоке развития древнейших четвероногих.

ZUSAMMENFASSUNG

Verfasser analysiert die Einbettungs- und Fossilisationsbedingungen der Reste der ältesten Landwirbeltiere, den Gang des Evolutionsprozesses, sowie des Gestaltungsprozesses des Antlitzes der Erde und kommt zu dem Schlusse, dass ganz gesetzmässig die Möglichkeit des Auffindens der Reste von Anfangs- und Übergangsformen der alten *Tetrapoda* von grossem Werte unter gewöhnlichen Umständen praktisch gleich Null ist. Gleichfalls wird gezeigt, dass alle Einzelfälle eines rasch vorsichgehenden Entwicklungsprozesses und alle grossen Mutationen aus unserem Gesichtsfelde verschwinden mussten.

Das Fehlen von Übergangs- und Anfangsformen bildet eine völlig gesetzmässige Erscheinung, die aus dem allgemeinen Entwicklungsgang des Antlitzes der Erde und ihrer Bevölkerung folgt. Die Feststellung dieser Gesetzmässigkeiten macht uns die Stellung und die Bedeutung der vorhandenen paläontologischen Dokumente im Entwicklungsstrom der ältesten *Tetrapoda* klar.

А. П. БЫСТРОВ

ОПЫТ РЕКОНСТРУКЦИИ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕВЕРО-ДВИНСКОЙ ФАУНЫ

[A. P. Bystrow. Rekonstruktionsversuche einiger Vertreter der
Nord-Dwina Fauna]

После тщательного изучения остатков вымерших животных для всякого палеонтолога является совершенно естественным желание видеть рисунок, дающий хотя бы приблизительное представление о внешнем виде их.

В палеонтологической литературе в настоящее время накопился уже достаточно богатый материал по таким реконструкциям. Этот материал, правда далеко не весь, был подвергнут критической обработке Абедем (1925).

Если оставить в стороне приведенные Абедем некоторые совершенно неудачные реконструкции, в которых ясно видно отсутствие у авторов рисунков достаточного знакомства с данными сравнительной анатомии, то и ряд хороших рисунков свидетельствует о большом разнообразии во взглядах на многие детали во внешнем виде любого вымершего животного. Это разнообразие указывает на большие трудности, какие встречаются при каждой попытке восстановить вид вымершего животного по его часто неполному скелету. Это тем более трудно, что мы лишены возможности проверить правильность реконструкции путем наблюдения живого животного.

Однако, все же нужно признать, что полный скелет дает в наши руки достаточно данных для того, чтобы не отказываться от попытки приняться за реконструкцию. Скелет является достаточным каркасом для того, чтобы в общих очертаниях тела животного не сделать особенно грубых ошибок.

Эти соображения заставили меня не отказываться от предложения акад. А. А. Борисяка попытаться дать новые реконструкции некоторых рептилий из Северо-Двинской фауны.

Реконструкции *Pareiasaurus* в виде гипсовых фигур были в свое время сделаны под непосредственным руководством самого проф. В. П. Амалницкого. Эти фигуры, однако, никак нельзя признать удовлетворительными. При монтировке скелета парейзавра плечевой пояс и передние конечности были поставлены неправильно. Такое же неверное положение было придано передним конечностям и на гипсовом слепке. Необычайно широко расставленные в стороны ребра заставили скульптора сделать животному огромный живот. Живот так велик, что ложится всей своей поверхностью на землю. Если бы парейзавр был действительно таким, то его передвижение по земле при таком строении было бы почти невозможным.

Нужно вполне согласиться с Абелем (1927), считающим и первую сборку скелета и реконструкцию внешнего вида животного неудачными.

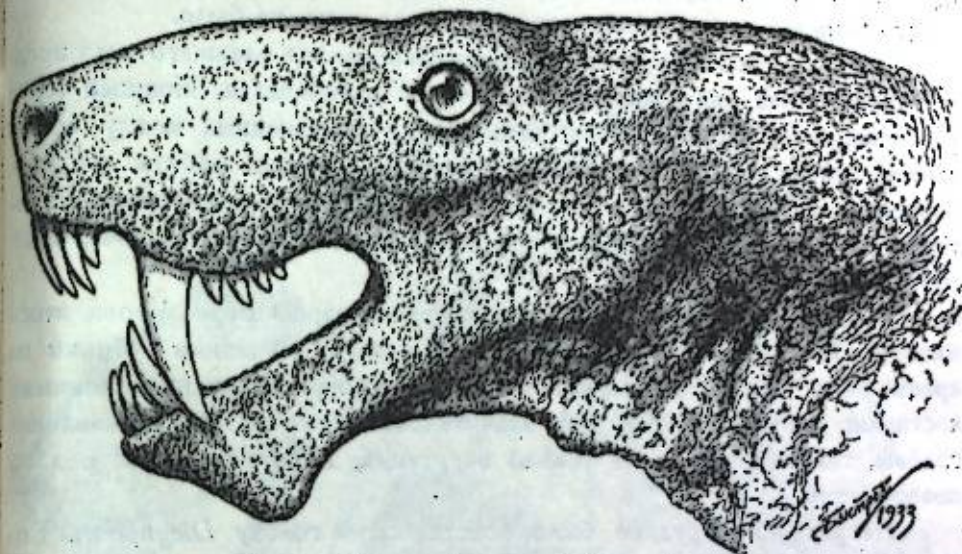
Несколько лет тому назад Гартман-Вейнберг более удачно монтировала один из скелетов парейзавра в музее Палеозоологического института Академии Наук.

Реконструкцию *Inostrancevia Alexandri*, сделанную еще при жизни проф. В. П. Амалницкого, тоже нельзя признать удовлетворительной. Рисунок изображает целую сцену; на нем иностранцевия изображена готовящейся к нападению на самку-парейзавра с двумя детенышами. Автор этой реконструкции не сумел придать иностранцевии внешности рептилии — животное выглядит млекопитающим.

Моей задачей было, прежде всего, установить все недочеты указанных реконструкций, а потом попытаться дать рисунки, изображающие северо-двинских рептилий такими, какими они мне представляются.

Прежде, чем рисовать животных, я достаточно тщательно изучил их скелеты на материале музея Палеозоологического института Академии Наук СССР. Ряд черновых набросков с монтированных скелетов дал возможность уловить общие пропорции тела. Для *Inostrancevia* в моем распоряжении имелись все необходимые измерения, сделанные П. А. Православлевым (1927). Для выработки же более точных очертаний животного требовалось насколько возможно ясно представить себе и его мышцы. Эта работа несравненно труднее, чем первая, и таит в себе множество сложных и трудно разрешимых задач. Большую пользу в этой работе мне принесли такие костные отростки, как *processus spinosi* позвонков, *Epicondylus humeri*, *Osteonon uncae* и т. д., обычно прикрытые только кожей с небольшим слоем подкожной клетчатки. Они служили хорошими опорными пунктами для линий, очерчивающих тело животного. Кроме того, всякий большой отросток, несомненно, служащий для начала или прикрепления мышц, давал возможность судить о силе мускулатуры данного отдела.

Что касается складок кожи, то они могут вызвать некоторые сомнения, однако, вряд ли есть основания изображать такое крупное животное как *Inostrancevia* без складок кожи хотя бы на шее. Ее узкое тело заставляет предполагать присутствие большой складки, свободно висющей внизу



Фиг. 1. Голова *Inostrancevia Alexandri*.
Abb. 1. Kopf der *Inostrancevia Alexandri*.



Фиг. 2. Голова *Dicynodon*.
Abb. 2. Kopf des *Dicynodon*.

вдоль шеи от нижней челюсти до грудины. Этой складки у парейазавра, ввиду очень широких головы и туловища, вероятно, не было.

Меньше всего затруднений для восстановления внешнего вида представляла голова как иностранцевии, так и парейазавра. Мощный череп иностранцевии, сложенный из ряда плотно соединенных между собою костей, имеет только три пары отверстий — носовые, орбиты и *Fossae temporales*. Из них только *Fossa temporalis* могла представить некоторые трудности, в остальном же череп давал как бы готовые очертания головы.

То же самое можно сказать и о черепе парейазавра. Череп этого животного имеет по сторонам костные щиты с большими зубцами по краям; вся верхняя поверхность черепа покрыта многочисленными костными выступами. Все это значительно облегчало восстановление головы, так как давало не только очертания, но и подробный рельеф поверхности.

Несравненно труднее было восстановить голову *Dicynodon*. Его череп имел маленькую мозговую часть, большие *Fossae temporales*, мощные дуги, сложенные из *Maxillare*, *Jugale* и *Squamosum* и представляющие, видимо, механически одно целое с парой клыков на верхней челюсти — единственными зубами животного. Все это значительно усложняло реконструкцию головы. Чтобы дать представление о всех впадинах, которые, повидимому, имелись на голове *Dicynodon*, я изобразил его голову с широко раскрытым ртом, т. е. с расслабленными жевательными мышцами. Тогда становятся особенно ясно видны все интересные особенности головы этого животного.

Когда после подготовительной работы у меня выработалось достаточно ясное представление о внешнем виде ящеров северо-двинской фауны, изобразить их в различных позах уже не представляло особых трудностей.

П. А. Православлев, после изучения скелета иностранцевии, пришел к заключению, что это животное было сильным, подвижным сухопутным хищником, вооруженным мощными клыками. Парейазавр же, напротив, представлялся этому автору неподвижным, неуклюжим травоядным пресмыкающимся, часто подвергавшимся стремительным нападением со стороны хищной иностранцевии.

В. П. Амалицкий в своей оставшейся неопубликованной рукописи высказывает предположение, что иностранцевии являлись главными виновниками истребления парейазавров.

Эти представления послужили мне мотивом для сцен, изображающих неравные кровавые схватки между хищными и травоядными рептилиями северо-двинской фауны.



Фиг. 3. *Inostrancevia Alexandri*.
Abb. 3. *Inostrancevia Alexandri*.

ZUSAMMENFASSUNG

Nach einem sorgfältigen Studium der Überreste ausgestorbener Tiere ist für jeden Paläontologen der Wunsch berechtigt eine Abbildung zu sehen, die zum wenigsten eine annähernde Vorstellung über deren Äusseres gewährt.

Im paläontologischen Schrifttum hat sich heutzutage ein reichliches Material von solchen Rekonstruktionen angesammelt. Dasselbe ist von O. Abel einer kritischen Bearbeitung unterzogen worden, allerdings bei weitem nicht in vollem Masse (1925).

Wenn wir einige in diesem Werke wiedergegebene vollständig misslungene Rekonstruktionen ausser Acht lassen, die offenbar auf das Fehlen bei den Verfassern einer genügenden Kenntnis der Befunde der vergleichenden Anatomie hinweisen, so zeugt auch eine Reihe guter Rekonstruktionen von einer grossen Mannigfaltigkeit der Ansichten bezüglich des Äusseren eines jeden ausgestorbenen Tieres. Diese Mannigfaltigkeit weist auf grosse Schwierigkeiten hin, auf die man bei jedem Versuch stösst das Äussere des fossilen Tieres nach seinem gewöhnlich unvollständig erhaltenen Skelett wiederherzustellen.

Immerhin muss bekannt werden, dass ein vollständiges Skelett genügend Anhaltspunkte zu einem Rekonstruktionsversuche in sich birgt. Das Skelett stellt ein genügendes Gerüst dar, um bei der Rekonstruktion der Gesamtumrisse des Tierkörpers keine besonders grossen Fehler zu begehen.

Diese Erwägungen haben mich bewogen auf Anregung des Akad. A. A. Borissjak den Versuch zu machen neue Rekonstruktionen einiger Reptilien aus der Fauna des Nord-Dwina Gebietes vorzunehmen, die im Museum des Paläozoologischen Instituts der Akademie der Wissenschaften aufgestellt sind.

Rekonstruktionen des *Pareiasaurus* in Gestalt von Gipsfiguren wurden seinerzeit von Herrn Bylevsky unter der unmittelbaren Leitung des Prof. W. P. Amalitzky ausgeführt. Diese Figuren wirken jedoch keineswegs als befriedigend. Bei der Montierung des Skeletts des *Pareiasaurus* waren nämlich der Schultergürtel und die Vorderextremitäten falsch gestellt worden. Eine ebenso falsche Stellung war den Vorderextremitäten auch am Gipsmodell gegeben. Die ungewöhnlich stark auseinandergebreiteten Rippen nötigten den Bildhauer dem Tiere einen ungeheuren Bauch zu geben. Derselbe ist so gross, dass er mit seiner ganzen Oberfläche auf den Boden zu liegen kommt. Besässe der *Pareiasaurus* tatsächlich solch eine Gestalt, so wäre sein Fortbewegen auf dem Lande kaum möglich.

Es ist vollständig der Ansicht von O. Abel (1927) beizupflichten, der sowohl die erste Montierung des Skeletts, als auch die Rekonstruktion des Äusseren des Tieres als misslungen betrachtet.

Vor einigen Jahren ist von A. P. Hartmann-Weinberg (1930) eins von den Skeletten der Pareiasaurier mit grösserem Erfolg aufgestellt worden.

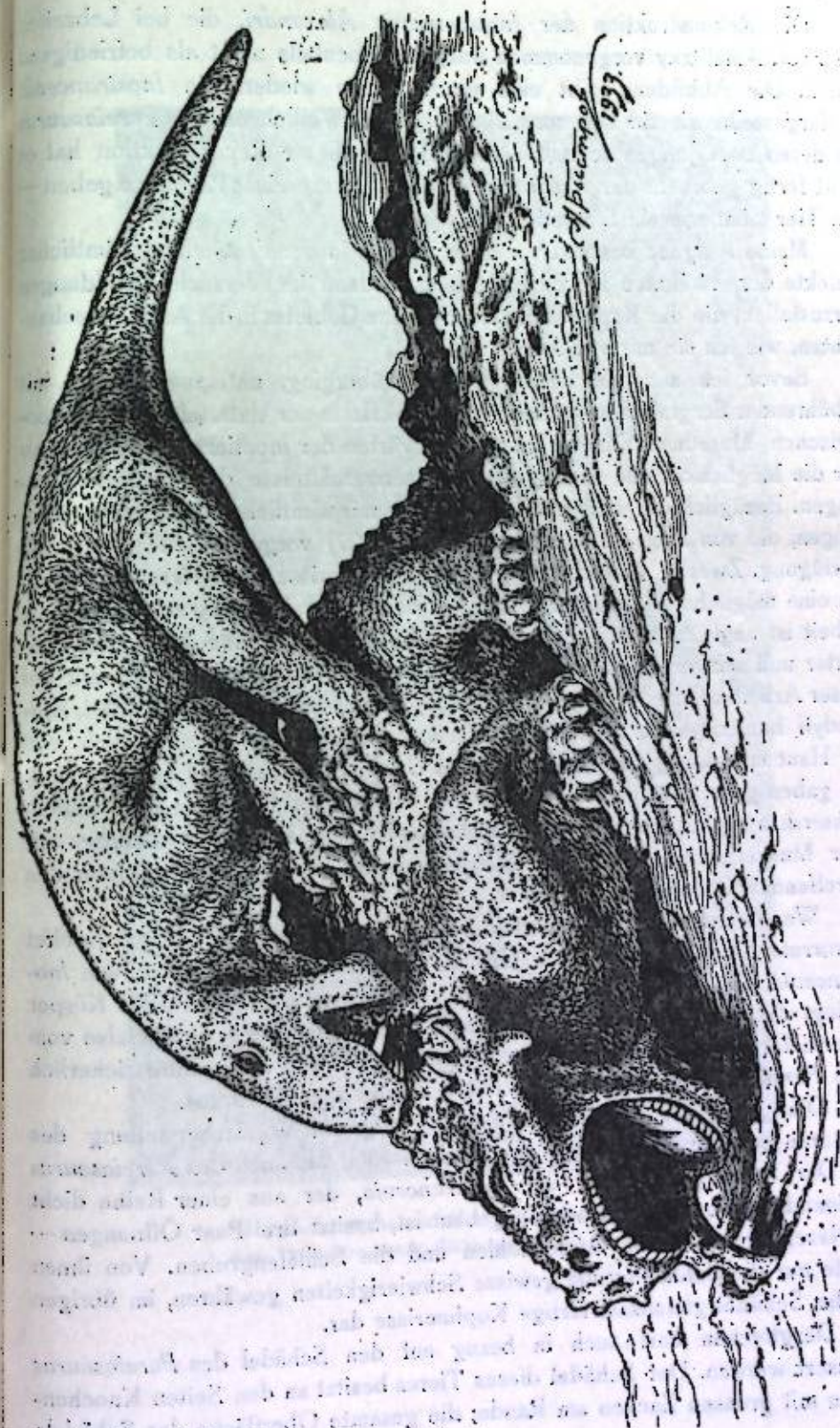


Fig. 4. *Inostrancevia Alexandri* u. *Pareiasaurus*.
Abb. 4. *Inostrancevia Alexandri* und *Pareiasaurus*.

Die Rekonstruktion der *Inostrancevia Alexandri*, die bei Lebzeiten des Prof. Amalitzky vorgenommen war, darf ebenfalls nicht als befriedigend gelten. Die Abbildung gibt eine ganze Szene wieder: die *Inostrancevia* ist dargestellt, wie sie sich zum Überfall eines Weibchens des *Pareiasaurus* mit deren zwei Jungen anstellt. Der Verfasser dieser Rekonstruktion hat es nicht fertig gebracht der *Inostrancevia* das Äussere eines Reptils zu geben — das Tier sieht wie ein Säugetier aus.

Meine Aufgabe bestand vor allen Dingen in der Feststellung sämtlicher Defekte der erwähnten Rekonstruktionen, sodann im Versuch Abbildungen herzustellen, die die Reptilien des Nord-Dwina Gebietes in der Art veranschaulichten, wie ich sie mir vorstelle.

Bevor ich zum Zeichnen der Tiere übergang, unterzog ich mich mit gebührender Sorgfalt dem Studium deren Skelette am Material des Paläozoologischen Museums. Eine Reihe von Entwürfen der montierten Skelette gab mir die Möglichkeit die wichtigsten Grössenverhältnisse des Körpers aufzufangen. Bezüglich der *Inostrancevia* standen mir sämtliche notwendige Messungen, die von Prof. P. A. Prawoslawlew (1927) vorgenommen waren, zur Verfügung. Zwecks Ausarbeitung präziserer Umrisse des Tieres benötigte ich eine möglichst klare Vorstellung von dessen Muskeln zu gewinnen. Diese Arbeit ist ungleich schwieriger als die erste und birgt eine Menge komplizierter und schwer lösbarer Aufgaben. Von grossem Nutzen waren mir bei dieser Arbeit solche Knochenfortsätze wie Processus spinosi der Wirbel, Epicondylus humeri, Olecranon ulnae u. a. m., die üblicherweise lediglich von der Haut mit einer geringen Schicht des Unterhautzellgewebes bedeckt sind. Sie gaben gute Stützpunkte für die den Tierkörper bezeichnenden Linien. Ausserdem ergab jeder grosse Fortsatz, der unzweifelhaft als Muskelursprung oder Muskelansatz diente, die Möglichkeit die Kraft der Muskulatur des betreffenden Gebietes zu beurteilen.

Was des weiteren die Hautfalten betrifft, so können sie einige Zweifel hervorrufen. Doch liegen kaum Gründe vor ein so grosses Tier, wie *Inostrancevia*, ohne Hautfalten, z. B. am Halse, darzustellen. Ihr schmaler Körper bedingt das Vorhandensein einer grossen Falte, die längs dem Halse vom Unterkiefer bis zum Episternum frei herabhängt. Diese Falte fehlte sicherlich beim *Pareiasaurus* infolge seines breiten Kopfes resp. Rumpfes.

Die geringsten Schwierigkeiten in bezug auf Wiederherstellung des Äusseren bot der Kopf sowohl der *Inostrancevia*, als auch des *Pareiasaurus* dar. Der mächtige Schädel der *Inostrancevia*, der aus einer Reihe dicht miteinander verbundener Knochen gebaut ist, besitzt drei Paar Öffnungen — die Nasenöffnungen, die Augenhöhlen und die Schläfengruben. Von ihnen konnte nur die Schläfengrube gewisse Schwierigkeiten gewähren, im übrigen bot der Schädel gleichsam fertige Kopfumrisse dar.

Desgleichen darf auch in bezug auf den Schädel des *Pareiasaurus* geäussert werden. Der Schädel dieses Tieres besitzt an den Seiten Knochenkragen mit grossen Zacken am Rande; die gesamte Oberfläche des Schädels



Фиг. 5. *Inostrancevia Alexandri* и *Pareiasaurus*.
Abb. 5. *Inostrancevia Alexandri* und *Pareiasaurus*.

ist mit zahlreichen Knochenauswüchsen bedeckt. Dies alles erleichterte im wesentlichen die Wiederherstellung des Kopfes, da für dieselbe der Schädel nicht bloss fertige Umrisse, sondern auch das Aussehen der Details der Oberfläche gewährte.

Ungleich schwerer fiel die Wiederherstellung des Kopfes des *Dicynodon* aus. Sein Schädel besitzt eine kleine Gehirnpartie, grosse Fossae temporales, mächtige Bogen, die aus Maxillare, Jugale und Squamosum zusammengesetzt waren und offenbar mechanisch ein einheitliches Ganzes mit einem Paar Eckzähne am Oberkiefer — den einzigen Zähnen des Tieres — darstellen. Alles dieses erschwerte erheblich die Rekonstruktion des Kopfes dieses Reptils. Um eine Vorstellung von sämtlichen Vertiefungen zu gewinnen, die am Kopfe des *Dicynodon* vorhanden waren, habe ich dessen Kopf mit einem weit aufgesperrten Rachen bzw. mit erschlafte(n) Kaumuskel(n) wiedergegeben. Dadurch gelangen sämtliche interessante Einzelheiten des Kopfes dieses Tieres besonders deutlich zum Ausdruck.

Nachdem ich durch Vorbereitungsarbeiten eine möglichst klare Vorstellung über das Äussere der Reptilien der Nord-Dwina Fauna gewonnen hatte, stellte deren Darstellung in verschiedenen Posen bereits keine besonderen Schwierigkeiten dar.

P. A. Prawoslawlew (1927) hat auf Grund seines Studiums des Skeletts der *Inostrancevia* die Folgerung gezogen, dass dieses Tier ein starkes, bewegliches, raubsüchtiges, mit mächtigen Eckzähnen versehenes Landtier gewesen ist. Dagegen stellte er sich den *Pareiasaurus* als ein unbewegliches, plumpes, pflanzenfressendes Reptil vor, welches häufigen ungestümen Überfällen seitens der raubsüchtigen *Inostrancevia* ausgesetzt war.

W. P. Amalitzky äussert in seinem unveröffentlicht gebliebenen Manuskript die Vermutung, dass die *Inostranceviae* die Hauptschuld an der Ausrottung der *Pareiasaurier* tragen.

Diese Vorstellungen dienten mir als Motiv für Szenen, die ungleiche blutige Kämpfe zwischen den carnivoren und herbivoren Reptilien der Fauna des Nord-Dwina Gebietes veranschaulichen.

ЛИТЕРАТУРА

1. O. Abel. Geschichte und Methode der Rekonstruktion vorzeitlicher Wirbeltiere. Iena, 1925.
2. — Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. 1927.
3. Hartmann-Weinberg, A. P. Zur Systematik der *Pareiasauridae*. Palaeont. Ztschr., 1930.
4. Православлев, П. А. *Gorgonopsidae* из Северо-Двинских раскопок В. П. Амалитцкого. Северо-Двинские раскопки проф. В. П. Амалитцкого, III. А., 1927.
5. L. D. Vonstra. *Pareiosaurian Studies*, pt. VII. The Osteology and myology of the Locomotor Apparatus. B. Fore Limb. Ann. South. African Museum, vol. XXVIII, p. 4. 1932.

ХРОНИКА*

1. Общий обзор

* Основные проблемы морфологии, разрабатываемые учреждениями Академии Наук, могут быть сформулированы следующим образом: I. Проблема филогенеза — разработка филогенезов различных систематических групп животных и выяснение закономерностей, регулирующих строение и развитие животных. II. Проблема отношения между онтогенезом и филогенезом — разработка теории филэмбриогенезов и теории рекапитуляций. III. Форма и функция — роль функции в онтогенетическом и филогенетическом развитии как одного из факторов морфогенеза. IV. Направления и пути биологического прогресса и регресса — типы приспособлений; принцип обратимости развития. V. Организм и среда. VI. Проблема происхождения домашних животных.

Палеозоологическим институтом по этим проблемам ведутся следующие работы. По проблеме I: исследования над нижнесилурийскими иглокожими, пермскими и юрскими насекомыми, третичными и четвертичными моллюсками, над стегоцефалами, различными семействами млекопитающих и пр. По III проблеме — над каменноугольными брахиоподами. По V проблеме — над материалами из девонских отложений. По VI проблеме — над остеологическими материалами из стоянок неолита и бронзового века.

* Над коллекциями Палеозоологического института, кроме штатного персонала, в 1933 г. работали следующие лица: А. П. Быстров (анатомия скелета и дермальный череп стегоцефалов), А. Н. Рябинин (меловая черепаха из Кызыл-Кумов), Б. С. Виноградов (третичные грызуны с р. Ишима), К. К. Флеров (третичные парнокопытные из Тургая), А. К. Алексеев (третичная фауна Эльдара), А. Я. Тугаринов (третичные птицы из Павлодара).

* Из поступлений 1933 г. в отделение позвоночных Палеозоологического института должны быть отмечены (кроме привоза экспедиций института): 1) черепаха, остатки скелета летающего ящера и рыбы из юрских сланцев Кара-тау (от М. А. Веденяпина), 2) кости меловых динозавров и панцирь черепахи из Кызыл-Кумов (от А. Ф. Соседко), 3) радиус *Elasmotherium* с р. Иртыша (от Герасимова), 4) зуб *Elephas meridionalis* из Таджикистана (от Геохимической экспедиции Академии Наук).

* В истекшем году проделана большая работа по организации музея Палеозоологического института. На настоящем этапе он состоит из следующих отделов. В вводном отделе выставлена большая стенная схема взаимоотношений между типами животных и первые два плаката из серии «История палеонтологической мысли». В отделе беспозвоночных начата экспозиция филогенетических деревьев типов беспозвоночных (моллюски, иглокожие, членистоногие). В отделе низших позвоночных подготовлена выставка по эволюции рыб, реэкспонированы материалы по рептилиям и амфибиям из перми Сев. Двины («Северодвинская галерея»), изготовлены (А. П. Быстровым) многочисленные реконструкции представителей этой фауны; выставлен новый материал по стегоцефалам Европейской части СССР (*Benthosauridae*) и пермским стегоцефалам Европы; выставлен материал по лейноцефалам Приуралья и Южн. Африки, по мезозойским наземным рептилиям; по дино-

* Том IV «Трудов Палеозоологического Института» сдан в печать в начале 1934 г.

заврам выставлен материал с р. Или (Семиречье) и из Монголии; выставлен русский и иностранный материал по водным рептилиям мезозоя. В отделе млекопитающих иллюстрировано крупное местонахождение третичных млекопитающих на примере Павлодарского местонахождения гиппарионовой фауны; выставлена картина гибели гиппарионовой фауны (худ. Я. И. Бровар); начата экспозиция материалов на тему „Форма и функция“ (заключены витрины зубов и позвонков); выставлен материал по патологическим явлениям у вымерших позвоночных животных; в основной части отдела млекопитающих новыми экспонатами являются: скелет мастодонта (*Mastodon atavus* Boriss.) из нижнего миоцена Казахстана, часть скелета третичного ластоногого (*Semantor macrurus* Orl.) из Павлодара, витрина эволюции кошек, череп волосатого носорога, скульптура титанотерия (Я. М. Эглоу); скульптура и реконструкция *Machairodus* (А. П. Быстров) и проч.

* В годовом отчете (за 1932 г.) Американского Музея естественной истории в Нью-Йорке описываются тяжелые материальные условия, в которых находится Музей, и которые сделали неизбежным сокращение штатов и закрытие некоторых его зал и проч. Тем не менее научная деятельность была урезана лишь в незначительной степени, и было послано 17 экспедиций в различные части света.

* В №№ 21—22 журнала „Die Naturwissenschaften“ за 1933 г. помещен отчет о деятельности „Kaiser Wilhelm Gesellschaft“ за минувший год. Отмечается напряженное финансовое положение, поведшее к сокращению научных исследований в некоторых отделах до minimum'a; число членов упало с 829 в предыдущем году до 786, так же упала и другие цифры: число посещений иностранными учеными, число научных собраний и т. д.

* Проф. Г. Ф. Осборн, в течение 25 лет бывший директором Американского музея естественной истории в Нью-Йорке, вышел в отставку. Его место занял D-r Davis; место вице-директора по научной части предоставлено R. Ch. Andrews. Проф. Осборн остается почетным директором названного музея.

* 26 июля 1933 г. Палеозоологический институт посетил руководитель Азиатской экспедиции Американского музея естественной истории D-r R. Ch. Andrews. D-r Andrews приехал в СССР для переговоров с Академией Наук об организации совместных палеозоологических работ.

II. Экспедиции

В 1933 г. Палеозоологический институт снарядил две палеобиологические экспедиции (ср. Труды Палеозоол. инст., т. II, стр. 291).

Воронежско-Орловской палеобиологической экспедицией продолжались исследования в области развития верхнедевонских отложений в районе гг. Данкова, Лебедяни, Ефремова и Орла по рр. Дону, Красивой Мечи, Оке, Оптухе и др. Было поставлено детальное изучение разреза данково-лебедянской толщи с целью выяснения экологии фауны и флоры, населявшей моря и лагуны, покрывавшие территорию нынешней северной части ЦЧО в южной части Московской области; более глубокие горизонты девонского разреза были изучены экспедицией прошлого года. В отличие от последних отдельные горизонты данково-лебедянской толщи, представляя отложения замкнутых лагун или краевых фаций полузамкнутого мелководного бассейна в период его постепенного умирания, очень бедны органическими остатками или же являются совершенно немymi. Наибольший интерес представляют фации с обильным развитием известковых образований синие-зеленых водорослей, выступающих в разрезах в виде слоев со столбчатой отдельностью или развитых в виде отдельных желваков-вадутий, иногда достигающих диаметра в 75 см; с подобными водорослями ассоциируются серпулы и *Astarte? socialis*, находимые обычно в массовом количестве. В тех же разрезах были встречены идеально сглаженные поверхности с некоторых известняковых слоев, представляющие результат подводной абразионной деятельности морских волн. Кроме того были посещены некоторые выходы елецких и задонских слоев (Грязи, Липецк, Галичья Гора, Голяково, Елец и др.), где производились наблюдения над распределением и ориентировкой раковин отдельных организмов; при этом у г. Ельца в задонских мергелях и известняках было собрано несколько естественных групп *Spirifer archiaci* Murch.

Вторая палеобиологическая экспедиция имела районом своих работ области распространения нижнего карбона Ленинградской области и южного Урала; она также являлась непосредственным продолжением экспедиционной работы прошлого (1932 г.), проведенной в южном и западном крыле карбона Русской платформы. Задачей работ экспедиции было произвести возможно большее число наблюдений в поле над взаимоотношением различных групп организмов, условиями их жизни и захоронения, для дальнейшего морфологического анализа зависимости некоторых структурных особенностей *Brachiopoda (Productidae)* от характера заключающих их осадков. Дополнительно к разрезам западного крыла 1932 г. в этом году были проделаны разрезы близ ст. Угловки, характеризующие верхи нижнекаменноугольных известковых толщ. Разрезы, проделанные в Тихвинском районе по рр. Лининке и Рагуше, позволили собрать материал из значительной толщи нижнекарбонных отложений до ее верхних горизонтов. Затем работы экспедиции были перенесены на Южный Урал, где наблюдения и сбор материала производились по южным притокам р. Белой, — рр. Реу-зюку, Тереклы, Мендиму и Зянку. Мощная толща нижнего карбона, венчающая всюду в перечисленных участках девонские отложения, позволила собрать значительный материал из ряда областей Уральской геосинклинали, с ее специфическими условиями; резко отличающимися от условий отложений эпиконтинентального нижнекарбонного моря Русской платформы.

* Летом 1933 г. А. В. Мартынов был командирован Палеозоологическим институтом в Туркестан для сбора ископаемых насекомых и растений в юрских отложениях Шураба, в Таджикистане, а также для выяснения вопроса об обработке части коллекций юрских насекомых, хранящейся в Музее Средней Азии в Ташкенте. Район Шураба находится в 70 км к югу от ст. Мельниково, Средне-Азиатской ж. д. Мезозойские отложения Шураба представлены твердыми сланцами, песчаниками, глинистыми и мергелистыми породами, чередующимися с прослойками угля, то мощными, то совсем тонкими. Большая часть твердых сланцев, а также и глинистых пород переполнена остатками растений, обычно очень хорошими: нередко можно встретить прекрасные отпечатки больших вай папоротников, а также толстые стебли и листья других растений. Такие отложения занимают здесь площадь свыше 25 кв. км. Остатков насекомых и других животных в этих отложениях почти не встречается и лишь кое-где, в некоторых определенных горизонтах встречается уже меньше. Остатки насекомых были еще раньше обнаружены инж. Н. В. Шабаровым в двух пунктах прослоя Н (1 и 2), а затем и в некоторых других пунктах, расположенных как в более глубоких, так и в выше лежащих пластах. На поиски этих пунктов и были направлены усилия. Благодаря помощи прораба Васильева, командированного инж. Н. В. Шабаровым, удалось найти главный пункт слоя (пункт в слое В был указан позже Н. В. Шабаровым) и приступить к их обследованию и раскопкам. Более всего остатков ископаемых насекомых оказалось в слое Н (канавка № 8). Здесь было добыто не менее 76 отпечатков, относящихся на основании просмотра на месте, по крайней мере к 20 видам насекомых. Из прочих пунктов добыто лишь несколько отпечатков, относящихся к другим видам. Как показало предварительное рассмотрение на месте, чаще всего встречались части крыльев тараканов, затем шли жуки, *Paratrachoptera*, панорпы, сетчатокрылые, прямокрылые и стрекозы. Некоторые остатки жуков и панорпы очень хороши. Прямокрылых встретилось экземпляра 2—3, так же мало и остатков стрекоз, а перепончатокрылых, довольно хорошо представленных в юрских отложениях Кара-тау, найден лишь один экземпляр.

Насколько позволяет судить предварительный беглый просмотр добытых материалов, энтомофауна Шураба, относясь также к юре, сильно отличается по своему составу и отношениям от фауны Галикина и Карабас-тау, в Кара-тау, описанной Мартыновым и ранее. *Paratrachoptera*, сетчатокрылые и панорпы (*Mecoptera*) сильно отличаются от представителей тех же отрядов в Кара-тау и относятся, частью, к другим типам, другим семействам. Эти отличия дополняются еще отсутствием перепончатокрылых.

Что касается возраста этих отложений, то об этом трудно сказать что-либо определенное до окончания обработки коллекции. По всем видимостям насекомые носят характер нижнеюрских, т. е. лиасовых.

* Минувшим летом (1933 г.) было произведено рекогносцировочное обследование местонахождений четвертичных млекопитающих в окрестностях г. Галича Ивановской промышленной области. Из осмотренных местонахождений по рр. Ноли, Вёкса и в Россолове, наиболее интересным является последний карьер, расположенный в 1 км на северо-запад от ст. Россолово Сев.-Сиб. ж. д. (в 20 км от г. Галича) и разрабатываемый в течение ряда лет на гравий и песок для нужд жел. дороги. О нахождении в Россоловском карьере костей четвертичных млекопитающих известно с 1925 г. (Сошкина и Сапрыгина. Труды Костромского общ., 1925 г.); затем в 1927 г. Н. Н. Соколов собрал материал по фауне четвертичных млекопитающих, поступивший в Галичский музей (В. Громова. Находки плейстоценовой фауны в б. Костромской губ., рукопись). Разработки карьера в 1933 г. захватили очень большую площадь и велись в двух больших выемках. Общий разрез указывает на следующие отложения: толща красноватой глин покрывает толщу галечника, лежащего на песчаной толще с прослойками гравия. Остатки четвертичных млекопитающих, находимые в обеих выемках, были приурочены преимущественно к основанию песчаной толщи, иногда к нижнему прослою гравия. Сохранность костей неважная, большинство поломано; кости найдены отдельными разрозненными экземплярами; костных скоплений не наблюдалось. Повидимому, выемка Россоловского карьера проходит через древнее русло р. Вёксы, в котором и найдены остатки *Rhinoceros lichorhinus*, *Cervus elaphus*, *Elephas primigenius*, *Equus* sp., *Bison priscus*. Помимо обследованных местонахождений четвертичных млекопитающих были осмотрены места стоянок по северному побережью Галичского озера.

* Аральская экспедиция Палеозоологического института 1933 г. имела задачей раскопки третичных позвоночных на северном берегу Аральского моря. Маршрут экспедиции от г. Аральское море шел вначале на северо-запад вдоль линии железной дороги до ст. Саксаульской, затем на юг по направлению Аральского моря к заливу Перовского. Экспедиция остановилась у родника Кум-булак, где в 1932 г. были обнаружены выходы костешного пласта. Родник находится в 3½—4 км на северо-восток от рыбных промыслов Агмеше, расположенных на северном берегу залива Перовского. Здесь было заложено несколько пробных раскопок, которые доставили разрозненный материал, в том числе верхнюю правую челюсть индрикотерия, несколько ребер, позвонков и другие части скелета.

Наиболее богатое скопление костей было обнаружено в 1½—2 км на юго-восток от родника. Здесь была заложена большая раскопка размерами 15 м длины, 7 м ширины и 6 м глубины. Эта раскопка показала, что здесь кости лежали под известняком на глубине 4½—5 м на границе известняка с глиной. На этом местонахождении раскопочно работы продолжались три месяца и дали блестящий результат. Здесь были обнаружены и извлечены: 1) все четыре конечности, таз, обе лопатки, ряд позвонков, череп и нижняя челюсть, принадлежащие одному и тому же индивидууму (индрикотерию); 2) несколько частей скелета другого экземпляра индрикотерия; 3) части конечностей, таз, несколько позвонков, тарзальные и карпальные кости мелкого носорога; 4) зубы и части скелета хищника; 5) зубы и части скелета мелкой газели.

Кости сильно деформированы у края разреза и хорошо сохранились вдали от него (выжимание глин под известняком); расположение костей частично разрозненное, но рядом с этим были обнаружены кости конечностей сочлененные между собой.

Кроме вышеупомянутых было обнаружено еще несколько местонахождений костей в 3—3½ км на юго-восток и в 10—12 км на северо-запад от места работ.

II. Новости литературы

* Одним из наиболее сенсационных открытий в области палеозоологии за последние годы является находка остатков амфибий в верхнедевонских отложениях восточной Гренландии. Эта находка была сделана Датской экспедицией 1931 г.; она описана Эве-Зедербергом. Sæve-Söderbergh, G. Preliminary note on the Devonian Stegocephalians

from East Greenland. Meddelelser om Grönland, Bd. 94, № 7, pp. 1—105, figs 22, plates 22. Kjöbenhavn, 1932). Автор детально описывает имеющийся материал и устанавливает на основании его новое семейство лабиринтодонт *Ichthyostegidae* с двумя родами *Ichthyostega* и *Ichthyostegopsis*, характеризующееся основанием черепа, близким к эмболомерным лабиринтодонтам, и черепной крышкой, близкой к остеолепидным представителям кроссоптеригий. По своим анатомическим особенностям *Ichthyostegidae* не представляют переходных форм от рыб к стегоцефалам и являются весьма низко организованными лабиринтодонтами, показывающими, однако, уже значительную специализацию. Поэтому *Ichthyostegidae* являются боковой ветвью главного филогенетического ствола *Tetrapoda*. Настоящие предки кроссоптеригий и стегоцефал предположительно должны были появиться в нижнем девоне или верхнем силуре.

* Новая работа Fr. H u e n e, вышедшая в серии монографий по геологии и палеонтологии, издаваемой W. Soergel. Fr. Frhr von H u e n e. Die fossile Reptilordnung *Saurischia*. Ihre Entwicklung und Geschichte, Teil I (Text), Teil II (56 Tafeln), S 1—360. Monographien zur Geologie und Paläontologie, (Serie I, Heft 4, 1932), представляет капитальное описание и пересмотр систематики всех заурисий мира. В работе захвачены все когда-либо описанные остатки *Saurischia*. Работа снабжена множеством иллюстраций, составляющих отдельную часть издания (Т. II). Кроме описательной части в работе даны систематические сводки по стратиграфическим горизонтам, сводка географического распространения, экологические особенности, возникновение и развитие *Saurischia* с их расселением по земному шару. Возникновение заурисий представляется в виде двух линий, близко стоящих друг от друга и начинавшихся в среднем триасе (*Coelurosauria* и *Pachypodasauria*). Эти линии дифференцировались далее, первая быстро, вторая медленнее, и дали три основные ветви заурисий, расцветшие в мезозое и наделав вымершие частью в нижнем мелу и главным образом в верхнем.

* Богатейшая коллекция цефаласпид Британского Музея была обработана ныне проф. Стеншио (Erik A:son Stensjö. The Cephalaspids of Great Britain. British Museum, London, 1932. 211 стр. с 70 рисунками и 66 таблицами). Работа его содержит детальнейшее описание анатомии британских цефаласпид, подробный систематический обзор, в результате которого устанавливаются многие новые виды, сравнение с остальными *Ostracodermi* и обзор географического распространения цефаласпид. Мастерское выполнение работы Стеншио остается как всегда образцом для всех точных палеонтологических работ.

* Вышедшая еще в 1930 г. объемистая книга Палэ (P a l e s Leon, Dr. Paleopathologie et pathologie comparative. Préface de Paul Rivet, professeur d'anthropologie. Masson et Co Editeurs, Paris, 1930. 352 стр., 63 таблицы. 8°) содержит сжатое описание следов различных патологических явлений на ископаемом скелетном материале, как человеческого, так и других животных (рептилии, птицы, млекопитающие). Автором рассмотрены патологические картины, наблюдаемые на костях вымерших животных, вызванные нарушениями обмена веществ (рахит и др.), следы повреждений травматического характера (переломы, сращениями, образование ложных суставов у мезозойских рептилий, третичных и четвертичных млекопитающих), заболевания зубного аппарата (кариес, опухоли), воспаления суставов, окостенение сухожилий и мускулов, остеопороз, разнообразные костные опухоли (остеома, остеосаркома и др.), а также различные инфекционные заболевания, как локализованные в области ранений, так и вне связи с последними (туберкулез, сифилис и др.). Книга хорошо издана, снабжена подробным списком литературы (660 названий) и наряду с вышедшими несколькими годами раньше капитальным трудом Moodie „Paleopathology“ (1923) представляет большой интерес для всякого палеонтолога, интересующегося биологией вымерших позвоночных. При просмотре этих изданий приходится с сожалением отметить почти полное отсутствие наблюдений над болезнями ископаемых позвоночных в русской палеонтологической литературе, как дореволюционной, так и современной.

* Интересные соображения высказывает A. S. Romer (Science, Aug. 11, 1933, p. 114) о той роли, которую сыграли заурисиды в истории позвоночных. Заурисиды —

страшные хищники древнепалеозойских пресноводных бассейнов, в которых жила и древнейшие позвоночные — панцирные рыбы: их панцирь развился как защита против зуриптерид. С развитием позвоночных (с увеличением их размеров, быстроты перемещения и т. д.), с частичным переселением их в море (где не было зуриптерид), с развитием у них хищного образа жизни картина меняется, и те, кто был жертвой, начинают пожирать пожравших их. В результате зуриптериды вымирают, а позвоночные терпят костный панцирь.

* Грантолиты рассматриваются как планктонные животные. R. Ruedeman делает попытку (Proc. Nat. Ac. Sc. Washington, 19, Jan. 15, 1933) параллелизовать найденную в грантолитовых сланцах планктонную палеозойскую фауну с фауной современного Саргассового моря.

* Вышел прекрасно иллюстрированный и увлекательно написанный первый том „Зоологии Мадагаскара“ Grandidier et Petit (Zoologie d. Madagascar. Soc. d'Édition Géographique etc., 1932, vol. I, pp. 258, pl. 48). Почти половину тома составляет описание млекопитающих (27 таблиц); беспозвоночные описаны кратко; приведена библиография.

* Вышел первый том (ранее вышли томы 2 и 5) монументального сочинения „Natural History of Central Asia“, издаваемого Американским Естественно-историческим музеем в Нью-Йорке: R. C. Andrews, The New Conquest of Central Asia: a narrative of the explorations of the Central-Asiatic Expeditions in Mongolia and China 1921—1930, со статьями W. Granger, C. Pope и N. Nelson и отчетами ряда научных работников, обрабатывающих материалы, в том числе Osborn, Berkey, Granger, Grabau и др. (pp. I + 678 + 128 pl.). Богато иллюстрированное описание работы экспедиции день за днем.

IV. Personalia

В 1933 г. скончался венгерский палеозоолог Франц Нопша (Franz Nopcsa) (3 V 1877—25 IV 1933), выдающийся исследователь в области низших позвоночных. Ему принадлежат 99 работ преимущественно по мезозойским рептилиям. Основная его работа посвящена динозаврам из Зибенбюргена; первая часть ее вышла в 1899 г., последняя (пятая) — в 1929. Кроме того им описаны многочисленные материалы из различных музеев Европы. Нопша считается основателем палеофизиологии; он излагает свои идеи в ряде статей „О динозаврах“ (1917—1918), но и в других его работах отводится место палеофизиологическим толкованиям явлений изменчивости. Он занимался также вопросами эволюции; многие явления им истолковывались, как контрреволюционные, например, явления вырождения, выражающиеся в патологических изменениях, другими палеонтологами рассматриваемые как адаптации. Он придавал большое значение половым различиям в скелете ископаемых животных; в этой области им написан ряд специальных работ.

На основе своих взглядов Нопша переработал систематику динозавров. Большое значение имеют его сводки по систематике и остеологии рептилий („Die Familien der Reptilien“, 1926 г.; „The Genera of Reptiles“, 1928 г.; „Osteologia reptilium“, 1925 и 1931 гг.). Помимо палеозологии Нопша работал также в области геологии и этнографии.

* Скончавшийся американский палеозоолог I. W. Gidley (7 I 1866—26 IX 1931), куратор отдела ископаемых млекопитающих Сев.-Амер. Национального музея, известен своими работами над историей лошади в Сев. Америке, также свиней, приматов, медведей и грызунов; он занимался затем и четвертичными фаунами (в том числе человеком). Будучи превосходным препаратором, он подготовил для изучения знаменитую коллекцию морских мезозойских млекопитающих (описанную G. Simpson'ом). Кроме того он занимался вопросом о развитии бугорков на коронке коренных зубов млекопитающих.

* Скончался Dr W. I. Holland (16 VIII 1848—13 XII 1932), почетный директор музея Carnegie (в Pittsburg), с основания этого музея и до 1922 г. бывший его директором. Энтомолог по специальности, он был широко образованным натуралистом. Одной из крупнейших заслуг его перед наукой была организация палеонтологических раскопок, которые велись им в различных штатах Сев. Америки; в числе открытий, сделанных этими

раскопками, была находка *Diplodocus carnegiei*, оригинал которого находится в музее Carnegie, а 9 гипсовых отливов были подарены главнейшим научным институтам Европы и обеих Америк, в том числе нашей Академии Наук (отлив был привезен в Петербург самим Holland'ом и установлен им в Большом конференц-зале Академии; ныне этот отлив, перемонтированный покойным акад. П. П. Сушкиным, находится в музее Палеозоологического института).

* В истекшем году минуло 200 лет со смерти I. I. Scheuchzer'a (1672—1733), швейцарского ученого, в одной из глав своей „Естественной истории Швейцарии“ описывающего окаменелости, которые он рассматривал как результат всемирного потопа. В истории палеозологии имя Scheuchzer'a связано с известной находкой в миоцене Oeningen скелета крупной амфибии, *Andrias Scheuchzeri* (хранится в музее Гаврлема), описанного Scheuchzer'ом как *Homo tristis diluvii testis*.

Д. М. ФЕДОТОВ

ОЧЕРК ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНОГО МИРА

(Пояснение схемы соотношений между типами в системе животных, находящейся в музее Палеозоологического института)

[D. M. Fedotov. Übersicht der Evolution des Tierreichs]

Одной из важнейших задач изучения современных и ископаемых животных является установление системы на родственных, филогенетических отношениях и выяснение филогении или родословных различных групп животных. Родословную в тесном смысле, которая выражала бы отношения рядов форм общего происхождения, может строить с наибольшим правом на достоверность лишь палеонтология и то лишь тогда, когда имеется непрерывный ряд форм, расположенных в строго последовательных, согласно расположенных слоях. Такие родословные удается восстанавливать для небольших систематических групп, например, семейств, родов. Здесь нередко мы имеем действительные переходные формы, позволяющие устанавливать реальную генетическую связь между рядом форм. Переходных форм между классами и типами палеонтология обычно нам не дает, поэтому родственные отношения между большими систематическими единицами и установление системы животного мира в целом на основе родства надо и можно строить лишь на совокупности данных биологических дисциплин; одна палеонтология здесь бессильна. Лишь опираясь на данные сравнительной анатомии, эмбриологии, физиологии и экологии современных форм в сочетании с данными по изучению ископаемых животных, можно создать представление о родственных отношениях между классами, типами и дать общую картину соотношений между типами в системе животного мира. Надо помнить еще, что наши знания об ископаемых животных пока очень неполны не только в том смысле, что многие части животных не сохраняются в ископаемом состоянии или вообще уничтожены во время изменений земной коры. В настоящее время из сохранившихся остатков животных пока изучена очень небольшая часть.

В силу этого и наши представления о времени появления тех или других групп весьма относительны. Это хорошо демонстрируется на четвероногих животных — амфибиях, рептилиях, млекопитающих, среди которых открываются находки все более и более древнего возраста. Все это вместе с неполнотой увязки данных об ископаемых и современных формах в целом ряде типов и классов, в особенности среди беспозвоночных, затрудняет установление филогенетических отношений и вносит в них много субъективного. В силу этого в данном очерке излагается лишь общая картина родственных отношений в системе животных, чтобы дать основное представление об эволюции животного мира и о системе животных, построенной на филогенетических началах.

Схема соотношений между типами в системе животных, изображенное которой приложено в конце статьи, по техническим соображениям исполнена на стене музея Палеозоологического института в упрощенном виде. Более точные и детальные изображения родословных деревьев разных типов с указанием распространения во времени даны в музее в отдельных витринах.

Среди простейших (I) или так называемых одноклеточных животных голые амебонидные организмы больше всего соответствуют нашему представлению о родоначальном организме, от которого можно вывести все животные формы. В этих организмах, не имеющих постоянной формы тела, выполняются все основные функции живого организма, как-то: пищеварение, рост, движение, выделение, раздражимость и размножение. Амеба или, правильнее, ее вымершие, более примитивные представители были родоначальной, исходной формой для всех животных. Тот факт, что все многоклеточные животные начинают свое индивидуальное развитие с одноклеточной стадии, с яйца, которое у низших многоклеточных животных, например, у губок, является амебонидным, говорит за то, что все животные произошли от примитивного организма, напоминавшего современную нам амебу.

Эволюция в типе простейших, управляемая естественным отбором, шла в разных направлениях. В связи с распространением и расселением по дну моря примитивных амебонидных организмов и увеличением размеров их тела стоит приспособление их к разным условиям существования и ход эволюции в разных направлениях. Появляются защитные приспособления в виде раковин. С этим связано развитие вместо коротких, толстых ложных ножек, характерных для амеб, тонких, ветвящихся, длинных ложных ножек, выходящих через поры в стенках раковинки, и образование мелких подвижных элементов размножения, так как твердая раковинка не допускала при бесполом размножении деления всего организма, что происходит у голых амебонидных форм. Так шла эволюция голых амеб в раковинные амебонидные организмы — морские и пресноводные корненожки. Переход от донного образа жизни к пелагическому, планктонному, к жизни в толще воды, привел к развитию шаровидной

формы тела, что наблюдается у радиолярий и солнечников. Уплотнение наружного слоя протоплазмы, развитие скелета, образование тонких, нитевидных, ложных ножек, лучисто расходящихся от тела во все стороны, характеризует радиолярий. Шаровидная форма тела радиолярий стоит в тесной зависимости от пассивного способа передвижения радиолярий в толще воды. Переход к активному способу движения с помощью жгутика или многочисленных ресничек влечет за собой дифференцировку тела, оно вытягивается, появляется различие между передним и задним концами. Это наблюдается у биченосцев и инфузорий. Наибольшей сложностью строения среди простейших обладают инфузории. У них образуются сложные органеллы движения, пищеварения, выделения, дифференцируется нервно-мышечный аппарат, возникает сложный цикл размножения. Высшие инфузории, несмотря на микроскопически малые размеры, достигают такой сложности строения, что они становятся похожими на миниатюрных многоклеточных животных, например, на мелких ресничных червей или на колероваток, почему некоторые думают, что инфузории произошли от многоклеточных животных.

Из ископаемых простейших известны лишь корненожки и радиолярии. Корненожки, известные с кембрия, значительно развиты в каменноугольном периоде, массового развития достигают в мелу, наиболее же многочисленны они в третичном периоде и ныне. Радиолярии, найденные в докембрии, проходят через геологические периоды до нашего времени.

Среди простейших наблюдается еще одно, очень важное направление в эволюции, ведущее к объединению нескольких особей вместе. У одних это соединение особей является временным и служит для совместного нападения на добычу, у других эта связь является более закономерной, более прочной. В итоге образуются шаровидные колонии, порой из нескольких тысяч индивидуумов, расположенных в один слой, как, например, у биченосцев — вольвокс. Вместе с тем наступает разделение труда между особями колонии, главная масса особей составляет тело колонии, участвуя в пищеварении, часть особей служит исключительно для размножения. Этот путь объединения многих особей вместе и последующее разделение труда между особями оказались чрезвычайно выгодными в борьбе за существование, так как колониальные формы простейших имели ряд преимуществ перед одиночными формами. Надо думать, что этот путь привел к образованию из подобных колониальных простейших организмов многоклеточных животных, что могло иметь место в отдаленнейшее время до кембрия. Переходных форм между одноклеточными и многоклеточными животными, которые бы состояли всего из одного слоя клеток, неизвестно ни среди ископаемых, ни среди современных животных.

Все формы, которые признавались за промежуточные между одноклеточными и многоклеточными, оказывались в конце концов паразитами, упростившимися в результате паразитизма. В однослойной шаровидной

стадии развития многоклеточных животных, в бластуле, видят указание на происхождение многоклеточных животных от какого-то колониального простейшего, до известной степени напоминающего современного вольвокса.

У современных колониальных простейших наблюдается уход части особей колонии внутрь ее для переваривания пищи и для размножения. Эти элементы могли послужить в филогенетическом развитии предков многоклеточных толчком к развитию слоев тела. Произошла дифференцировка на наружный и внутренний слои тела, различные по строению и по функции. Тот факт, что все многоклеточные животные во время онтогенетического развития переходят из стадии однослойного, шаровидного зародыша, бластулы, в стадию двуслойного мешка или гастролы, позволяет думать, что многоклеточные животные имели общего предка в виде радиально-симметричного, мешковидного, двуслойного организма. Важным обстоятельством в эмбриональном развитии низших кишечно-полостных является то, что у них переход однослойного зародыша в двуслойный происходит путем беспорядочного ухода или миграции отдельных клеток из наружного слоя зародыша внутрь его, вначале без образования правильного внутреннего зародышевого листка или слоя. У высших кишечно-полостных и большинства других многоклеточных животных происходит более быстрый способ развития двуслойного зародыша или гастролы путем одновременного впячивания половины полого шара, бластулы, внутрь. Тогда образуется первичный рот или бластопор и два зародышевых листка: наружный слой — эктодерма, и внутренний слой — энтодерма.

К такому двуслойному, радиально-симметричному общему предку многоклеточных животных ближе всего стоят по строению типы губок (II) и кишечно-полостных (III). Они отделились от общего ствола очень рано, причем эволюция этих типов шла по-разному. Губки (II) отделились от общего ствола, вероятно, раньше других типов, в том числе раньше и кишечно-полостных. Эмбриология губок показывает, что зародышевые листки их занимают обратное положение сравнительно с положением этих листков у других животных: именно, наружный зародышевый слой у губок уходит внутрь, а внутренний зародышевый слой выходит наружу зародыша. У губок нет органов; кроме наружного слоя плоских клеток и внутреннего слоя воротничковых или жгутиковых клеток у губок нет других тканей, нет нервной и мышечной ткани, нет органов чувств. Губки не только раньше других многоклеточных животных отделились от общего ствола, но, очевидно, вся их эволюция шла в стороне от эволюции других типов. Губки настолько отличны от прочих животных, а их воротничковые клетки настолько похожи на воротничковые биченосцев, что допустимо предположение о происхождении губок непосредственно от колониальных воротничковых биченосцев. Однако, сходство эмбрионального развития губок до стадии гастролы с развитием прочих животных,

скорее говорит за происхождение губок от общего ствола с остальными многоклеточными животными. Наиболее древние, кремневые губки известны с кембрия, известковые — с девона. Значительный расцвет губок наблюдается в меле.

В пределах типа кишечно-полостных (III) эволюция шла в двух основных направлениях. Двуслойный, мешковидный предок перешел к придонному образу жизни, прикрепившись слепым концом тела, противоположным рту. Современная гидра или особи колониальных морских гидроидных полипов ближе всего напоминают такого предка. Усложнение строения и дифференцировка тканей полипа привели к образованию из гидроидных полипов высших, так называемых коралловых полипов. Приспособления к размножению и к распространению половых продуктов вызвали образование свободных особей в виде плавающих медуз, организация которых хотя и выше, но в основном сходна со строением полипа. Так возникло поколение медуз, которое у высшего класса — сцифомедуз стало основным, единственным поколением. Это разделение классов кишечно-полостных имело место, вероятно, в отдаленнейшее время жизни земли. Тело этих кишечно-полостных строится насчет всего двух зародышевых пластов — эктодермы и энтодермы.

В другом направлении шла эволюция класса гребневиков или ктенофор. Производя от двуслойного предка, как и прочие классы кишечно-полостных, гребневика сохранили свободный, подвижный образ жизни, в связи с этим у них начал развиваться третий зародышевый листок или мезодерма и его производные — мышцы тела. Насчет этого зародышевого листка у гребневиков развивается самостоятельный слой мускулатуры, отсутствующий у остальных кишечно-полостных, у которых имеются эпителиально-мускульные слои. Повидимому, именно среди гребневиков или ктенофор были те формы, которые стали родоначальниками остальных типов животных. История индивидуального развития показывает, что многие высшие животные, построенные во взрослом состоянии в отличие от кишечно-полостных по двубокой симметрии, во время эмбрионального развития проходят стадию, напоминающую радиально-симметричного гребневика. Грушевидная форма личинки, темная пластинка, находящаяся подобно аборальному органу чувств гребневика на аборальном конце тела, радиальное расположение групп ресничных клеток, которые с дальнейшим развитием, разрастаясь, дают мерцательные венчики, радиальное расположение нервов и частей среднего зародышевого листка характеризуют стадии развития многих двубокосимметричных животных. Этой ктенофороподобной стадии онтогенетического развития приписывают филогенетическое значение и считают, что именно ктенофороподобный предок лежит в основе родословного ствола всех двубокосимметричных животных.

Ископаемые остатки гидроидных полипов, как форм в большинстве случаев бесскелетных, не известны; лишь формы со скелетом — гидракти-

нии известны с триаса, а гидрокораллины — с третичного времени. Строматопоры, близость которых предполагают к гидрактиниям, известные с верхнего силура, распространены преимущественно в палеозое и в виде редких ископаемых встречаются в триасе. Граптолиты, близость которых к кому-либо из современных кишечнополостных остается неясной, найдены в кембрии, силуре и девоне. Коралловые полипы в виде четырехлучевых форм известны с нижнего силура до конца перми, восьмилучевые кораллы с нижнего силура до нынешнего времени, тогда как шестилучевые кораллы, широко распространенные в настоящее время, известны с триаса. Сцифомедузы, которые сохраняются в ископаемом состоянии лишь при исключительно благоприятных условиях, известны из среднего кембрия, а также из юры. Гребневники в ископаемом состоянии не известны.

Из двубокосимметричных животных к гребневикам несомненно ближе всех стоят плоские черви, в частности, морские многоветвистые турбеллярии, которые сравнимы с ползающими двубокосимметричными гребневиками. Толчком к эволюции турбеллярий из ктенофороподобного предка, судя по аналогии с гребневиками, послужил переход от плавающего к ползающему образу жизни. Это повлекло за собой сплющивание тела, появление различия между верхней, спинной стороной тела, и нижней, брюшной, ползательной поверхностью. Отсюда возникла двубокая симметрия вместо радиальной симметрии, характерной для кишечнополостных животных. В связи с ползанием развилась мускулатура тела в виде кожномускульного мешка, зачатки которой наблюдаются и у гребневиков. Турбеллярии, будучи билатерально-симметричными животными, в целом ряде признаков обнаруживают, однако, радиальное строение, и подобно кишечнополостным имеют кишечник лишь с ротовым отверстием, но без анального отверстия. От турбеллярий могли произойти путем приспособления к паразитическому образу жизни, вызвавшему упрощение и специализацию, сосальщики и ленточные глисты. Утрата ресничного покрова, органов чувств и даже кишечника, а также ряд других особенностей относятся к упрощению организации, сравнительно с таковой их свободно живших предков. Черты специализации выражаются в образовании органов прикрепления, в сильном развитии и нередко увеличении числа органов размножения и т. д. Эволюция же других форм заключалась в дифференцировке кишечника — в появлении анального отверстия, в образовании ряда органов, связанных своим происхождением со средним зародышевым листком, а у многих также в развитии членистости тела. В отдаленнейшее время у ктенофороподобного предка произошла дифференцировка единственного отверстия кишечника на ротовое и анальное отверстия. Уже у высших кишечнополостных животных, у коралловых полипов, ротовое отверстие обнаруживает тенденцию к морфологической и физиологической дифференциации, у них одна сторона рта служит для введения пищи, другая для выведения непереваренных остатков пищи. Активность, подвижность, хищный образ жизни, давшие преимущества в борьбе за существо-

вание, повлияли на дифференцировку отделов тела, на повышение функционального значения отдельных органов. Появляются новые системы органов, не имевшие места у кишечнополостных, и лишь отчасти имеющиеся у низших червей. Развивается кровеносная система, органы дыхания, выделительная система, образуется вторичная (целомическая) полость тела и другие органы.

В эволюции двустороннесимметричных животных очень рано наметились две группы. Именно, в то время как у одних форм древний рот сохранил свое значение рта и произошло образование анального отверстия, у других форм имела место смена функции первоначального рта, который, потеряв значение ротового или вводного отверстия, стал функционировать как анальное отверстие, тогда как рот образовался заново. Причины этого неизвестны, но, по всей вероятности, такая перемена функций стояла в связи с переменной образа жизни и изменениями экологических условий. Так наметились два направления в эволюции билатерально-симметричных животных, которые привели к развитию группы первичноротых (А) и группы вторичноротых (Б). В онтогенетическом развитии представителей той и другой группы это различие выражается прежде всего в том, что первичный рот или бластопор у одних становится дефинитивным ртом взрослого животного, а кроме него образуется заднепроходное отверстие, у других бластопор переходит в анальное отверстие, а рот взрослого животного возникает заново. Эти группы двубокосимметричных животных отличаются одна от другой как особенностями эмбрионального развития, так и рядом признаков строения. Кроме того, имеются особенности и физиологического характера. Обмен веществ в мышцах первичноротых характеризуется образованием аргинино-фосфата, тогда как хордовые — основная группа вторичноротых обладает в мышцах креатино-фосфатом. Из всех беспозвоночных лишь иглокожие и кишечножаберные, которые относятся к вторичноротым, обладают наряду с аргинино-фосфатом и креатино-фосфатом. Фосфаген креатинового типа обнаружен также и у брахиопод, относящихся к щупальцевым, у которых, как известно, признаки вторичноротых и первичноротых перемешаны. Положение дела у мшанок, фороноидей, щетинкочелюстных и перистожаберных в этом отношении остается пока неизученным.

Первичноротые характеризуются строением нервной системы в виде ганглиев или нервных узлов, соединенных нервными волокнами, или так называемой ганглиозной нервной системой, присутствием многих пар выделительных органов, образованием наружного скелета в виде хитина, панцыря и раковин, образованием вторичной полости тела из мезодермальных полосок из среднего зародышевого листка, которые распадаются на метамерно расположенные сегменты с последующим образованием в них полостей.

В этом направлении шла эволюция большинства червей (IV), членистоногих (VI) и моллюсков (V). У членистых или метамерных животных,

у которых тело состоит из ряда члеников или сегментов, и главнейшие наружные и внутренние органы повторяются в члениках тела, эту членистость можно рассматривать как полезное приспособление, выработанное в борьбе за существование. Благодаря членистости тела и повторности органов животное легче переносит утрату даже значительных участков тела и легче может их восстановить или регенерировать. Вместе с тем наличие многих сегментов тела и повторность наружных и внутренних органов были исходным пунктом для дальнейшей дифференцировки отделов тела и большей дифференциации их физиологических отправлений. Кроме того, интенсификация функции тех или иных отделов также имела последствием умножение частей, составляющих органы.

Низшие черви, обладающие мягкими, нежными покровами, в ископаемом состоянии не известны, высшие кольчатые черви, часто имеющие прочные хитиновые покровы, твердые хитиновые щетинки, а также нередко выделяющие известковые трубки, известны уже со среднего кембрия.

Примитивные, древние кольчатые черви с неограниченным ростом на заднем конце тела, с так называемой зоной нарастания, на счет которой возникают новые сегменты, обладавшие в каждом сегменте нечленистыми придатками или параподиями — органами движения, были родоначальниками членистоногих животных. Превращение нечленистых параподий в членистые ножки, подвижно сочлененные с сегментами тела, сыграло огромную роль в эволюции членистоногих животных. Их большая активность и подвижность сравнительно с кольчатыми червями дали такие преимущества членистоногим в борьбе за существование сравнительно с червями, что членистоногие рано и быстро начали эволюционировать, получили огромное распространение, получили возможность использования разнообразных по условиям мест в море и на суше. Членистоногие в итоге завоевали преобладающее положение среди многих других типов беспозвоночных животных.

Происхождение членистоногих имеет глубокую древность. Они, вероятно, произошли задолго до кембрия; уже в кембрии встречаются многочисленные представители этого типа. Трилобиты, существовавшие с кембрия до перми, в кембрии достигали огромного развития, составляя не менее 30% всей тогдашней фауны. Мечехвосты и ракоскорпионы, известные с кембрия, достигают расцвета в силуре и вымирают к мезозою, кроме мечехвостов, которые доходят до наших дней в лице лимулуса. Паукообразные найдены в силуре; развиваясь, они доходят до нашего времени, достигая ныне значительного разнообразия и количества форм. Ракообразные, известные с кембрия и в общем значительно развитые на всем протяжении геологического времени, ныне представлены очень многочисленными и разнообразными формами. Первичнотрахейные неизвестны в ископаемом состоянии, хотя *Xenusion* — из алгонского или докембрийского времени и *Aysheaya* из среднего кембрия несомненно

напоминают протрахеат. Многоножки известны с девона. Что касается до насекомых, то низшие бескрылые насекомые найдены лишь в третичных отложениях. Высшие насекомые, которые делятся на палеоптера и неоптера, известны с карбона. Палеоптера представлены рядом отрядов с большим количеством форм в палеозое, существовавших преимущественно в карбоне и перми; часть этих отрядов существует и ныне. Низшие отряды неоптера известны с верхнего карбона и перми, высшие отряды — частью с перми, частью с лясса и мезозоя. Главная масса ископаемых насекомых приходится на долю третичных отложений (около 8000 из 11000), в настоящее время они достигают такого расцвета, что можно говорить о веке насекомых.

Онтогенез показывает, что тело кольчатых червей, в том числе и морских многощетинковых, образуется из члеников или сегментов двух родов, из нескольких передних, личиночных или ларвальных сегментов и значительного количества задних или постларвальных сегментов. Эти два рода сегментов отличаются друг от друга способом эмбрионального развития и рядом особенностей строения. У разных семейств многощетинковых червей наблюдается разное количество передних или ларвальных сегментов, но число их для каждого семейства в отдельности является постоянным. В онтогенезе ракообразных, видимо, трилобитов, мечехвостов, паукообразных и насекомых точно так же, как у кольчатых червей, наблюдается образование тела из передних и задних сегментов, качественно отличных друг от друга; при этом у разных классов членистоногих число передних сегментов различное. Так, у ракообразных имеется три передних сегмента, у трилобитов, мечехвостов и паукообразных их четыре и т. д. Эта особенность, связанная с рядом других признаков организации, имеет важное принципиальное значение и дает указание на филогенетическое происхождение разных классов членистоногих от разных семейств многощетинковых червей. Так, можно принять, что ракообразные произошли от одной группы кольчатых червей, трилобиты, мечехвосты и паукообразные — от другой, многоножки и насекомые — от третьей. Первичнотрахейные, близкие к последним, являются наиболее примитивными членистоногими, по целому ряду признаков строения они настолько сходны с кольчатыми червями, что нередко их относят к типу червей, а не членистоногих.

Эволюция моллюсков (V) шла в ином направлении, хотя их предок был, надо думать, очень близок к кольчатым червям. На это указывает, кроме основных черт строения, поразительное сходство эмбрионального развития (характер дробления яиц, способ образования зародышевых листков, типы личинок и т. д.) моллюсков и кольчатых червей. Принципиальное различие в онтогенетическом развитии моллюсков от развития кольчатых червей заключается в том, что зачаток тела моллюсков остается нечленистым; в отличие от членистого зачатка кольчатых червей у них возникает компактный тип строения. У моллюсков нет метамерии,

нет повторения наружных и внутренних органов, но это отсутствие как бы компенсируется высотой развития и дифференцировкой систем органов. Отделение предка моллюсков от общего ствола первичноротых произошло, надо думать, очень рано и очень близко от предка кольчатых червей, до появления у него членистости тела.

Большинство классов моллюсков известно уже в кембрии. Низшие, боконервные моллюски, обладающие как примитивными чертами, общими с червями, так и рядом специальных черт, выработанных условиями жизни в полосе приобя, известны с палеозоя и представлены сравнительно редкими остатками. Небольшой и однообразный класс лопатоногих моллюсков известен с древнего палеозоя и всюду представлен малочисленными представителями. Обширный класс пластинчатожаберных моллюсков известен с кембрия и сравнительно бедно представлен в палеозое. Заметно начав эволюционировать в антраколитовый период, пластинчатожаберные значительно развиты в мезозое, когда появляется более половины новых семейств. В третичное время этот класс достигает большого разнообразия форм, будучи особенно богатым в настоящее время. Роющий образ жизни в песке и илу вызывает появление специальных черт строения вместе с рядом дегенеративных изменений вроде редукции головы, щупалец, глотки и радулы. Основной класс моллюсков — гастроподы, сравнительно с другими классами этого типа находящийся в зените развития в настоящее время, известен из отложений алгонского периода. В кембрии, силуре и девоне существовали примитивные представители гастропод, обладавшие значительной симметрией в строении. Постепенно эволюционируя, гастроподы значительно обогащаются формами в мезозое, достигая расцвета в настоящее время. Наиболее древним отрядом гастропод являются переднежаберные, известные в докембрии, отряды заднежаберных и легочных становятся известными с каменноугольного периода. Низшие, наиболее примитивные представители современных гастропод обнаруживают общие черты с примитивными формами боконервных и пластинчатожаберных моллюсков.

Высший класс моллюсков — головоногие проделали сложную эволюцию и представлены гораздо более многочисленными ископаемыми представителями, чем современными формами. Наутилиды из подкласса четырехжаберных, известные из нижнего кембрия, достигали расцвета в силуре, откуда известно более 1500 видов; в настоящее время они представлены единственным родом наутилус. Аммоней из того же подкласса, представленные более чем 5000 видами, достигнув расцвета в мезозое, нацело вымирают к третичному периоду. Из подкласса двужаберных головоногих белемниты существовали с триаса по эоцен. Современные двужаберные головоногие обладают наиболее сложной и высокой организацией из всех современных моллюсков, в ряде признаков они не уступают даже позвоночным животным.

Тип щупальцевых (VII), охватывающий мшанок, брахиопод и не изображенных на таблице форонидей, неизвестных в ископаемом состоянии, обнаруживает признаки, общие как группе первичноротых, так и вторичноротых. Тип щупальцевых занимает промежуточное положение между этими двумя основными ветвями дубоко-симметричных животных, но имеет больше тяготения к первичноротым. Так, личиночные стадии развития сходны с личинками червей, развитие же вторичной полости тела у брахиопод происходит путем выпячивания карманов первичного кишечника, как полагается у вторичноротых. По своей организации щупальцевые сближаются с перистожаберными и т. д. Эволюция типа щупальцевых шла несколько иным путем, чем других типов первичноротых или вторичноротых.

Мшанки, известные с кембрия, проходили два максимума развития: один в течение силура, другой — с поздней юры, в течение мела и третичного периода. Повидимому, наиболее примитивными и наиболее древними представителями мшанок являются формы отряда циклостомата, достигавшего огромного развития в силуре и представленного значительным количеством современных форм. Отряд криптостомата, весьма многочисленный и важный в силуре, вымирает к концу палеозоя. Отряд трепостомата, также представленный лишь ископаемыми формами, массовое развитие обнаруживает в раннем палеозое. Отряд ктеностомата представлен немногочисленными формами и существует с нижнего силура до настоящего времени включительно. Отряд хейлостомата, известный с юры, сильно эволюционирует во время мела, становясь среди мшанок доминирующим с кайнозоя по настоящее время включительно.

Брахиоподы, известные с алгонского периода и достигавшие наибольшего развития в силуре и девоне, бедно представлены в настоящее время. 160—170 современных видов приходится против 7000 ископаемых форм. Отряд атремата, достигавший расцвета в силуре, вымирает к карбону, кроме одного семейства лингулид, существующего и сейчас. Отряд палеотремата существовал только в кембрии. Большая часть отряда неотремата также вымирает еще в палеозое, кроме бесстебельчатых представителей его, которые доходят до настоящего времени. Обширный отряд протремата, известный с кембрия, пережил период расцвета также в палеозое, и придя в упадок в течение перми, сохранился до нашего времени в лице одного семейства. Доминирующие формы среди современных брахиопод принадлежат к отряду телотремата. К этому отряду относятся ринхонеллиды и теребратулиды, представители которых известны с силура, и чрезвычайно многочисленная группа спириферацеа (спириферид), вымершая в середине мезозоя.

В ином направлении шла эволюция другой главной ветви дубоко-симметричных животных — группы вторичноротых (B). Типы этой группы характеризуются тем, что рот взрослого животного во время онтогенеза развивается независимо от бластопора; последний или переходит в аналь-

ное отверстие, или бластопор замыкается и на его месте образуется анальное отверстие. Вторичная полость тела образуется сразу в виде полостей, в форме карманообразных выпячиваний кишечника зародыша. Нервная система не ганглиозного типа, но в виде тяжа, ленты или трубки, она закладывается в онтогении обычно в виде пластинки эктодермы, нередко опускающейся вглубь. Хорошо развита кровеносная система, слабо выражены выделительные органы, отсутствуют наружные кутикулярные скелетные покровы, развивается скелет из соединительной ткани. К этой группе относятся щетинкочелюстные, кишечножаберные, иглокожие и хордовые, сюда можно отнести и перистожаберных. Щетинкочелюстные, кишечножаберные и перистожаберные в ископаемом состоянии не известны. Щетинкочелюстные и кишечножаберные являются малочисленными и мало прогрессирующими группами. Перистожаберные — также небольшая группа, эмбриональное развитие которой изучено недостаточно, но ряд черт строения представителей которой указывает на известную близость перистожаберных к кишечножаберным и хордовым. Сюда относятся такие черты, как жаберные щели кишечника, род зачатка хорды, частичная закладка нервной системы путем впячивания эктодермы внутрь и некоторые другие признаки.

Обширным и весьма своеобразным типом вторичноротых из беспозвоночных животных является тип иглокожих (IX), которые характерны радиальной симметрией во внешнем и внутреннем строении, комбинацией с билатеральной или двубокой симметрией. Эволюция иглокожих шла по особому пути, отличному от путей эволюции остальных типов вторичноротых. При всем своеобразии радиально-симметричного строения взрослых иглокожих последние имеют ряд общих черт с остальными типами вторичноротых. У них есть единая плоскость симметрии, в которой лежат каменистый канал с мадрепоритом, осевой орган и половой тяж. Нервная система не ганглиозного типа и подчас закладывается путем опускания пластинки эктодермы внутрь. Скелет иглокожих мезодермального происхождения, у них найден перикардий с пульсирующим отделом кровеносной системы. Во время онтогении иглокожие проходят стадию двубокосимметричной личинки; вторичная полость тела развивается в виде карманообразных выпячиваний кишечника зародыша и т. д. Двубокосимметричная стадия развития переходит в асимметричную благодаря преобладанию в развитии органов левой стороны, затем развивается радиальная симметрия. Двубокосимметричная стадия развития иглокожих очень близка к общему предку вторичноротых. Прикрепленный образ жизни такого предка иглокожих привел сначала к асимметрии в расположении щупалец так называемой амбулакальной системы. В течение долгого исторического процесса у примитивных иглокожих радиальная симметрия развивалась все сильнее, достигнув законченного выражения у современных форм. Ископаемые иглокожие дают доказательства в пользу такой картины эволюции этого типа, а совокупность

данных строения, эмбриологии, отчасти физиологии и палеонтологии подтверждает близкое отношение этого типа к кишечножаберным и хордовым.

Можно думать, что в докембрии от общего предка всех вторичноротых животных отделилась родоначальная форма иглокожих. Вероятно, это был свободно-подвижный, билатерально-симметричный организм с пятью парами щупалец на переднем конце тела, с кишечником, ротовое и анальное отверстия которого находились на переднем и заднем концах тела, с тремя парами отделов вторичной полости тела. В коже были соединительно-тканного происхождения известковые элементы. Такой организм вел придонный, мало-подвижный образ жизни.

Ближайшими потомками этой родоначальной формы были карпоидеи, с их чертами билатерального строения и еще без следов радиальной симметрии. Карпоидеи, известные с кембрия, вымирают в девоне. Вероятно, несколько позже карпоидеями возникли цистоидеи, у которых наблюдается ряд этапов в развитии радиальной симметрии, что стоит в связи с переходом к прикрепленному образу жизни. Радиальная симметрия сначала затрагивает амбулакральную систему, распространяясь постепенно на другие системы. Цистоидеи, известные с кембрия, достигают расцвета в силуре, вымирая в девоне. От примитивной формы цистоидеи берут начало бластоидеи, древнейшие представители которых встречаются в нижнем силуре. У бластоидеи, характерных вообще весьма правильным пентагональным строением, радиальная симметрия развивается значительно выше, чем у цистоидеи. Бластоидеи обнаруживают расцвет в нижнем карбоне, проявляя, однако, большое разнообразие и высоту организации форм в перми; дальше перми они не заходят. По всей вероятности в кембрии или скорее раньше от примитивных цистоидеи получили начало морские лилии. В палеозое они мощно расцветают, давая три отряда — камерата, флексибилия и инадуната, из которых первые два отряда вымирают уже в перми, третий — в триасе. Эти отряды представлены не менее, чем 1500 видами, и обнаруживают чрезвычайное богатство и разнообразие форм, приспособленных к самым разнообразным условиям существования, вплоть до пелагического образа жизни. Единственный отряд современных морских лилий-артикулята, достигающий ныне своего расцвета и представленный примерно 500—600 современными видами, появляется в виде незначительной веточки, повидимому, в мезозое.

Карпоидеи, цистоидеи, бластоидеи и морские лилии являются типичными представителями подтипа пельматозоа, прикрепленных иглокожих, с ротовым и анальным отверстиями, обращенными кверху, и с пассивным способом питания. Пятый класс пельматозоа — текоидеи, берущие свое начало несколько в стороне от классов карпоидеи, цистоидеи, бластоидеи и морских лилий, сохраняя основные черты типичных пельматозоа, обнаруживает ряд признаков строения, сближающих этот класс с другими классами иглокожих из подтипа елеутерозоа.

Подвижные, с ротовым отверстием обращенным вниз и активным способом питания, иглокожие подтипа элеутерозоа являются в целом более прогрессивными формами типа. Важным моментом в эволюции этого подтипа явился возврат к свободному образу жизни, что дало много преимуществ перед прикрепленными пельматозоа. Если огромное большинство пельматозоа являются преимущественно палеозойскими формами, проделавшими свою эволюцию в течение палеозоя, то элеутерозоа, известные уже с кембрия или с нижнего силура, эволюционируя преимущественно в мезозое, достигают максимального развития в настоящее время. Уже в кембрии встречаются примитивные морские звезды, которые имеют ряд общих черт с текоидеями, медленно эволюционируя, они достигают расцвета в настоящее время, будучи представлены не менее, чем 1500 современными видами. От общего предка с морскими звездами берут начало и офиуры, которые известны с нижнего силура; в палеозое они представлены офиуроподобными формами, которые замещаются типичными офиурами, известными лишь с начала мезозоя. Типичные офиуры оказались более прогрессивными и жизнеспособными формами, которые в настоящее время представлены приблизительно 1300—1500 видами. Особой ветвью, рано специализировавшейся и вымершей уже в девоне, является класс офиоцистий, коллективный тип, объединяющий признаки, главным образом, офиур — отчасти морских звезд, морских ежей и даже цистоидей. Это слепая ветвь, которая не оставила потомства. Эволюция морских ежей сравнительно с морскими звездами более сложна.

В развитии морских ежей существовало два направления. Одно было представлено формами с большим, нефиксированным числом вертикальных рядов пластинок в радиусах и интеррадиусах. Это группа палеозойских морских ежей, известных с силура и вымерших в перми. Другое направление характеризуется панцырем со строго определенным числом вертикальных рядов пластинок, по два в радиусе и интеррадиусе — это типичные морские ежи. Предтечей этих форм является нижнесилурийский морской еж — ботриоцидарис. Это направление охватывает всех типичных морских ежей, которые, появившись, повидимому, в девоне, дают мощный расцвет с юры; возникает 7 отрядов морских ежей. Большая часть этих отрядов, продолжая эволюционировать, дает 700—800 современных форм. Голотурии, обладающие, сравнительно с другими современными иглокожими, некоторыми примитивными чертами, сравнимыми с признаками пельматозоа, вроде наличия непарного полового отверстия, положения мадрепорита и полового отверстия на переднем конце тела, мало известны в ископаемом состоянии вследствие отсутствия прочного скелета. Однако, с известной долей вероятия, некоторые формы, найденные Уолкотом в среднем кембрии Британской Колумбии, можно отнести к голотуриям. В общем, эволюция этого класса шла в стороне от эволюции других классов элеутерозоа.

Мощный и наиболее прогрессивный ствол вторичноротых представляет тип хордовых (X), одной из боковых ветвей которого являются оболочники. Эта группа обычно рассматривается как ветвь хордовых животных, деградировавших вследствие сидячего образа жизни. Основную массу хордовых составляют позвоночные животные, отношения между которыми, согласно взглядам акад. Северцова, таковы.

Позвоночные произошли, вероятно, еще в докембрии от примитивных бесчерепных хордовых, от которых в виде боковой ветви получили начало предки современного ланцетника (на схеме названы акрания или бесчерепные). Возможно, что уже в кембрии от первичных бесчерепных произошли первичные черепные позвоночные. От этих кембрийских черепных позвоночных возникли в виде боковой ветви формы, давшие начало девонским щитковым рыбам и специализированной группе современных круглоротых. Главная ветвь первичных черепных позвоночных дала начало всем рыбам. От этого ствола одна ветвь дала начало пластинжаберным рыбам с хрящевым внутренним скелетом. От другой ветви произошли предки первичных рыб с костным скелетом, которые дали начало хрящевым ганоидам и прогрессивным первичнокостным рыбам. От последних произошли костистые рыбы и общие родоначальники двоякодышащих рыб, кистеперых рыб и предки наземных позвоночных. Низшие амфибии-стегоцефалы, вероятно, произошли от силурийских двоякодышащих рыб. Предки рептилий берут свое начало, повидимому, от примитивных панцырных амфибий. В течение перми и триаса рептилии приспособляются к разнообразным условиям существования, к наземному, водному и воздушному образам жизни, распадаясь на большое число отрядов. Вероятно, в юре произошли птицы от рептилийных предков. Предками млекопитающих считают пермских териодонтов, которые обладали рядом черт, сходных с млекопитающими, как-то: строение зубов, характер сочленения нижней челюсти, характер изменений в строении челюстного аппарата и др. Боковой ветвью мезозойских млекопитающих явились предки современных однопроходных и сумчатых.

Ископаемые рыбы известны с силура. Веком рыб были верхний силур и девон. Все группы рыб, включая кистеперых и двоякодышащих, за исключением костистых, существовали уже в девоне. Голостеонные или первичнокостные рыбы известны с перми, эволюция костистых рыб началась с мезозоя. Амфибии, максимальное развитие которых приходится на карбон и пермь, известны с верхнего девона — это были стегоцефалы, которые просуществовали до юры. Современные отряды амфибий известны с юры (бесхвостые) и мела (хвостатые амфибии). Рептилии, веком которых является мезозой, известны в виде неполно достоверных находок с карбона. Развиваясь в течение перми, рептилии достигают максимального расцвета в юре и мелу, когда существовало значительное количество отрядов, большая часть которых вымерла к тре-

тичному времени. В настоящее время существует всего четыре отряда этого класса. Птицы известны с юры, в мелу существовал отряд крупных птиц, вымерший впоследствии. Большинство отрядов современных птиц, которые достигают расцвета в настоящее время, появилось с начала третичного времени. Несмотря на близость строения птиц и рептилий, которые соединяются вместе под названием сауропсида, пока, согласно данным палеонтологии, приходится признать, что птицы появились совершенно обособленно. Млекопитающие впервые встречаются в триасе, хотя, вероятно, они появились не позже перми. В юре и мелу млекопитающих очень мало, расцвет их начинается с третичного времени.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
	III
О. Орлов, М. Г. Прохоров. Некролог (с портретом)	1
А. В. Мартынов. Перисские насекомые из Архангельского края. Часть 5. <i>Hemiptera</i> (с 1 табл. и 34 фиг.)	37
А. В. Мартынов. Заметка об ископаемых насекомых из мезозойских отложений Челябинского бурогоугольного бассейна (с 4 фиг.)	49
Г. П. Сушкин, акад. <i>Pectosynodon</i> , цинодонт из верхнепермских отложений р. Северной Двины (с 1 табл. и 4 фиг.)	53
А. Гартман-Вейнберг. Кожные окостенения русских сеймурид (с 8 фиг. и 5 табл.)	69
А. Рябиниц. Остатки черепахи из верхнемеловых отложений пустыни Кызыл-Кум (с 3 фиг. и 2 табл.)	79
А. Я. Тугаринов. Некоторые данные для палеоценовой орнитофауны Сибири (с 5 фиг.)	91
Вера Громова. Об остатках носорога Мерка (<i>Rhinoceros Mercki</i> Jaeg.) с нижней Волги (с 4 табл. и 4 фиг.)	137
Вера Громова. О новых находках <i>Bison priscus longicornis</i> mihi и о сильно уклоняющемся от нормы черепе этой формы (с 4 фиг. и 1 табл.)	149
Е. И. Беляева. Некоторые данные о четвертичной фауне млекопитающих р. Иртыша (с 1 картой)	159
Р. Ф. Геккер. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного поля (Очерки по этологии и экологии населения палеозойских морей Русской платформы, I) (с 17 табл. и 52 фиг.)	281
И. А. Ефремов. Выпадение переходных форм в условиях захоронения древнейших четвероногих	289
А. П. Быстров. Опыт реконструкции некоторых представителей северо-двинской фауны (с 5 фиг.)	301
Хроника	309
Приложение. Д. М. Федотов. Очерк эволюции животного мира. Пояснение схемы соотношений между типами в системе животных, находящейся в музее Палео-зоологического Института (с 1 схемой)	309

SOMMAIRE

*G. Orlov. M. G. Prokhorov. Necrologie (avec portrait)	11
A. Martynov. Permian fossil insects from Arkhangelsk district. Part 5. Homoptera (with 1 plate and 34 textfigs.)	12
*A. Martynov. Note on the fossil insects from the Mesozoic deposits in the Tchejabininsk district (with 4 textfigs.)	13
*P. P. Sushkin, Member of Academy. Permocynodon, a cynodont from the Upper Permian of Russia (with 1 plate and 4 textfigs.)	14
*A. Hartmann-Weinberg. Die Hautverknöcherungen der russischen Seymouriamorphae (mit 8 Abb. und 5 Taf.)	15
*A. Riabinin. Restes de tortue du Crétacé supérieur du désert de Kysyl-Koum (avec 3 fig. et 2 planches)	16
*A. I. Tugarinov. Einige Angaben über die pliozänornithofauna Sibiriens (mit 5 Abb.)	17
*Vera Gromova. Über die Reste des Merkschen Nashorns (Rhinoceros Mercki Jaeg.) von der unteren Wolga (mit 4 Taf. und 4 Abb.)	18
*Vera Gromova. Über neue Funde von <i>Bison priscus longicornis</i> mihi und über einen stark von der Norm abweichenden Schädel dieser Form (mit 4 Abb. und 1 Taf.)	19
*E. J. Belajeva. Einige Bemerkungen zur quartären Fauna der Säugetiere des Flusses Irtysh (mit 1 Karte)	20
*R. Hecker. Anwachs- und Anheftungserscheinungen bei der Flora und Fauna des Hauptdevonfeldes (mit 17 Tafeln und 52 Abb.)	21
*I. A. Efremov. Das Ausfallen der Übergangsformen und die Einbettungsbedingungen der ältesten Tetrapoden	22
*A. P. Bystrov. Rekonstruktionsversuche einiger Vertreter der Nord-Dvina Fauna (mit 5 Abb.)	23
*Chronik	24
*Anhang. D. M. Fedotov. Übersicht der Evolution des Tierreichs (mit 1 Schema).	25

* Le titre marqué d'un astérisque est une traduction du titre original.

