

ТРУДЫ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО
ИНСТИТУТА

ТОМ XX

ПАМЯТИ
академика
А.А.БОРИСЯКА



A. J. Jones

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

ТОМ XX

П А М Я Т И

академика

А. А. Б О Р И С Я К А



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1949 ЛЕНИНГРАД

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР
Д. В. ОБРУЧЕВ

РЕДАКТОР ТОМА
Т. Г. САРЫЧЕВА

ОТ РЕДАКЦИИ

25 февраля 1944 г. скончался основатель и первый директор Палеонтологического института Академии Наук СССР, академик Алексей Алексеевич Борисяк. Вся его жизнь была последовательной борьбой за дарвинизм в палеонтологии. Став убежденным марксистом уже на школьной скамье, он и дарвинизм воспринял и отстаивал с позиций марксизма. Воспитанный на идеях Тимирязева, ученик Карпинского, продолжатель дела Вл. Ковалевского, он настойчиво строил советскую эволюционную палеонтологию, завершив многолетнюю работу в этом направлении организацией специального Института.

Своим ученикам он завещал изучать ископаемые не как безжизненные окаменелости, а как остатки живых организмов, во всей сложности их взаимоотношений с окружающей средой, и только на этой основе восстанавливать их эволюционное развитие, их «конкретные филогенезы». В своих работах он давал примеры палеоэкологического и филогенетического анализа ископаемого материала. Как у Вл. Ковалевского, каждая фасетка костей конечностей млекопитающих получала свой смысл в работах А. А. Борисяка и укладывалась в общую стройную картину.

Постоянно подчеркивая, что палеонтология по своему содержанию является биологической наукой, А. А. Борисяк не отрывался, однако, от практических нужд геологии, обслуживать которую эволюционная палеонтология, с ее более глубоким и детальным анализом последовательно сменяющихся ископаемых фаун, может лучше, чем устаревший метод формального иконографического описания.

Предлагаемый сборник составлен в основном из докладов на сессиях Ученого Совета Института, устраиваемых ежегодно в годовщину смерти А. А. Борисяка; он не содержит статей описательного или стратиграфического характера, а только работы более общие, представляющие эволюционные выводы из обработки конкретного ископаемого материала или освещающие отдельные вопросы эволюционной палеонтологии.

Выпускаемый к пятилетию со дня смерти Алексея Алексеевича сборник должен показать, что Институт продолжает идти по тому пути, который был проложен его основателем, — по пути эволюционной палеонтологии.

«Палеонтология, таким образом, создана эволюционным учением. Она неотделима от эволюционного учения, но и последнее неотделимо от палеонтологии...»

А. А. Борисяк. Палеонтология и дарвинизм. 1940.*

Р. Ф. ГЕККЕР

АЛЕКСЕЙ АЛЕКСЕЕВИЧ БОРИСЯК

(22.VII.1872 г. — 25.II.1944 г.)

Алексей Алексеевич Борисяк родился в семье межевого инженера. Его отец, Алексей Никифорович, служил на постройках железных дорог, дед, Никифор Дмитриевич, был профессором геологии в Харьковском университете. Мать, Анна Александровна, урожденная Ползикова, была человеком очень музыкальным. Одаренными музыкально и с серьезными интересами были и все ее три сына, из которых Алексей был старшим.

В связи с характером работы А. Н. Борисяка, его семья через каждые 2—3 года меняла место своего жительства. После г. Ромны (места рождения Алексея) она проживала в Сумах, Кременчуге, Петербурге, Кобрине и Брест-Литовске, где А. А. Борисяк поступил в 1883 г. в классическую прогимназию, а затем переехала в Самару.

По окончании с золотой медалью в 1891 г. самарской гимназии А. А. Борисяк переехал в Петербург и поступил на естественное отделение университета, однако в конце того же учебного года перевелся в Горный институт, где сдал экзамены вместе с 1-м курсом. Можно думать, что этот переход был совершен под влиянием отца-инженера и в память деда-геолога.

В 1896 г. Алексей Алексеевич окончил Горный институт с занесением на золотую доску. Вместо того, чтобы сразу же всецело окунуться в работу в области горного дела, геологической разведки или геологических изысканий, горный инженер Борисяк пошел доучиваться в университет. Здесь он в 1897—1898 гг. прослушал курс зоологии у проф. В. Т. Шелякова и прошел большой практикум у М. Н. Римского-Корсакова.

Двойное — геологическое и зоологическое — образование определило на всю жизнь содержание, широту и — при больших личных способностях — глубину научно-исследовательской, педагогической и организационной деятельности А. А. Борисяка. Необходимо при этом отметить одну деталь: в своем кратком жизнеописании Алексей Алексеевич упоминает, что, находясь на 1-м курсе университета, он колебался между естественным и историческим факультетами. Этот интерес к истории он перенес затем на историю земли и жизни на ней, а также на историю науки.

В 90-х годах прошлого столетия кафедру исторической геологии в Горном институте занимал А. П. Карпинский. Студент Борисяк стал учеником Александра Петровича; лекции последнего определили его специальность: геологию и палеонтологию, а также и его преподавательскую деятельность. Впоследствии Борисяк занял в Горном институте кафедру Карпинского, после сменившего последнего Ф. Н. Чернышева.

По окончании института А. А. Борисяк поступил в Геологический Комитет — учреждение, объединявшее большинство немногочисленных

тогда геологов. В исследовательской работе этого периода Алексей Алексеевич был близко связан со своим учителем А. П. Карпинским, Ф. Н. Чернышевым и С. Н. Никитиным, знатоком мезозоя Европейской России.

Как работник Геологического Комитета, А. Борисяк был поставлен на геологическую съемку северо-западной окраины Донецкого кряжа. Съемка здесь уже велась В. А. Наливкиным и Н. В. Григорьевым, вскоре погибшими во время полевых работ.

Весь огромный собранный В. А. Наливкиным и им самим в 1897—1899 гг. фактический материал А. А. Борисяк свел в глубоко продуманном труде «Геологический очерк Изюмского уезда», вышедшем в 1905 г. в «Трудах» Геологического Комитета, и опубликовал также несколько статей по тому же району. Эта первая блестяще выполненная геологическая работа Алексея Алексеевича показала его как тщательного полевого работника, использующего свои наблюдения не только для выяснения общего характера, стратиграфии и особенностей залегания изученных толщ. В своих выводах он пошел значительно дальше: он выяснил, в особенности для юрского периода, физико-географические условия отложения осадков и жизни морской фауны и восстановил историю поднятий Донецкого кряжа, влиявших на формирование толщ и на состав и распределение отдельных фаун. Особенно интересен оригинальный анализ сложной тектонической жизни этой окраины Донецкого бассейна. Работа по геологии Изюмского уезда была передовою для своего времени и не потеряла своего фактического и методического значения и сейчас.

Геология донецкой юры явилась прекрасной школой для начинающего ученого. Она обратила его внимание на теснейшую связь, существующую между тектоникой, характером отложений бассейна и составом и судьбами его населения. Быстрая смена осадков в горизонтальном направлении показала большую важность фациального анализа осадочных толщ.

Этот первый опыт самостоятельной работы, естественно, сказался на круге интересов и содержании дальнейших работ А. А. Борисяка, в частности на построении его курсов в Горном институте. Донецкая работа дала также в его руки огромный палеонтологический материал, в особенности по юрской морской фауне. Присоединив к донецким моллюскам коллекции пластинчатожаберных из других районов развития юры в Европейской России и Польше, Алексей Алексеевич взялся за их монографическую обработку, первоначально под руководством С. Н. Никитина.

В период между 1904 и 1909 гг. А. А. Борисяк печатает первые 4 выпуска своей монографии о юрских пелециподах, которая заканчивается 5-м, написанным совместно с Е. В. Ивановым и опубликованным в 1917 г. Кроме того, он обрабатывает донецких юрских головоногих (1908).

Эти работы создали А. А. Борисяку имя передового палеонтолога, подошедшего к ископаемому материалу с совершенно необычным для большинства палеонтологов арсеналом знаний. Зоологическое образование дало ему возможность предпослать первой серии своих палеонтологических работ специальное «Введение в изучение ископаемых пелеципод (пластинчатожаберных)», напечатанное Минералогическим обществом в 1899 г. В нем Алексей Алексеевич сводит литературные данные по морфологии, эмбриологии, условиям существования и классификации пелеципод и пытается установить их естественную систему. Начиная палеонтолог ставит вопрос о необходимости пересмотра всего материала по ископаемым пелециподам на основе новых идей, которые внесли последние работы по сравнительной анатомии и онтогении этого класса. Это «Вве-

дение» ясно показывает сложившиеся уже тогда его взгляды на палеонтологию, как биологическую науку; оно явилось отправным пунктом для последовательного развития этих взглядов.

Находясь в последующие годы на работе в Крыму, Борисяк не перестает углублять свои знания в области зоологии. Он принимает участие в работах Севастопольской биологической станции, которой заведывал



А. А. Борисяк в первые годы работы в Геологическом Комитете.

С. А. Зернов, и публикует две статьи: о тератологических явлениях у раковин митилусов и с пелециподах черноморского планктона (вторая статья была затем, без ведома автора, в переводе издана за границей).

Перу А. А. Борисяка принадлежит еще 6 небольших статей по пелециподам из различных мезозойских и третичных толщ Крыма, Кавказа, Сибири и Средней Азии, а также статья о крымских меловых раках. Этим перечнем полностью исчерпываются его оригинальные работы по ископаемым беспозвоночным: последним пришлось уступить место позвоночным.

Вследствие развившегося туберкулеза, в 1900 г. А. А. Борисяк переезжает в Крым. Алексей Алексеевич ведет здесь геологическую съемку вплоть до 1912 г., когда болезнь вынуждает его прекратить полевые работы. 26 статей и отчетов, некоторые из которых написаны совместно с К. К. Фохтом и С. Н. Михайловским, по съемке и стратиграфии преимущественно южной горной части Крыма, по тектонике, геоморфологии

и гидрогеологии, оползням и обвалам Крымского побережья, геологическая карта Крыма, составленная совместно с Н. И. Андрусовым и К. К. Фохтом, — таков итог плодотворной работы А. А. Борисяка на Крымском полуострове. К сожалению, обработку своих крымских материалов он не закончил, и они полностью опубликованы не были.

Здесь же, в Крыму, Алексей Алексеевич впервые столкнулся с ископаемыми млекопитающими. В 1908 г. в Севастополе, где он жил, была открыта богатая, хорошей сохранности гиппарионовая фауна. В своем очерке «Русские охотники за ископаемыми» он живо описывает обстоятельства этой находки. Поглощательным колодцем, пробитым в центре города, была пройдена костеносная линза. Кости, выброшенные из колодца, вскоре оказались в руках местного геолога-любителя Лескевича, передавшего их А. А. Борисяку.

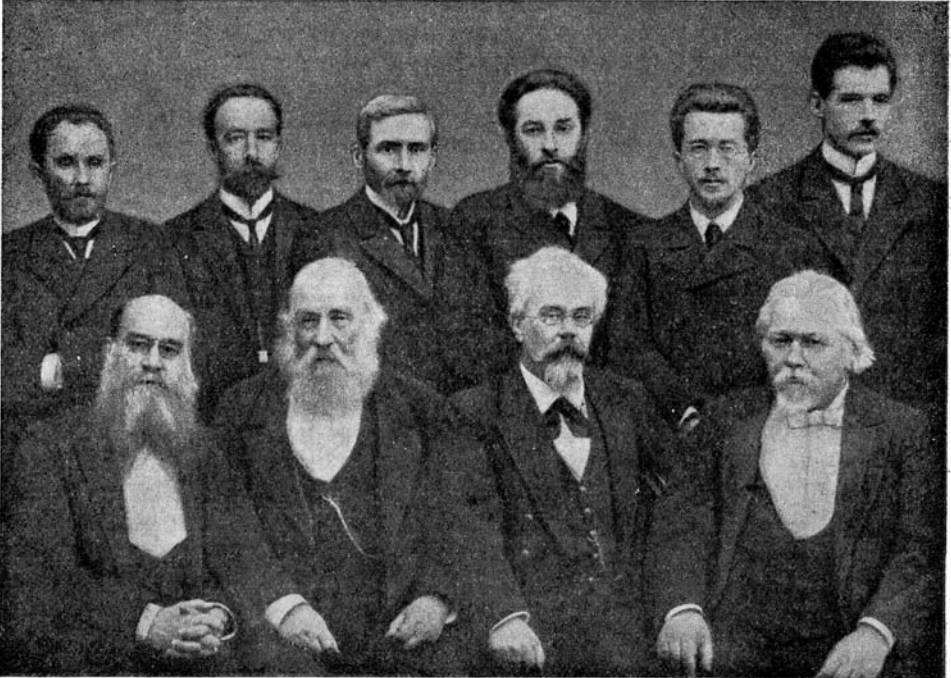
Эта находка была поворотным пунктом в научном творчестве Алексея Алексеевича. Обработка севастопольской гиппарионовой фауны переросла в дальнейшем в крупные работы в области палеонтологии млекопитающих и определила его основные научные интересы на весь последующий период жизни.

Что же явилось причиной того, что А. А. Борисяк оставил палеонтологию морских беспозвоночных, которой он начал заниматься с таким успехом, и всецело перешел к палеонтологии наземных позвоночных? Здесь имело место стечение целого ряда обстоятельств. Не заняться обработкой гиппарионовой фауны, переданной в его руки, Борисяк, незадолго до того выпустивший курс палеонтологии, естественно, никак не мог. Он прекрасно справился с новым материалом — за свою монографию «Севастопольская фауна млекопитающих», в двух выпусках (1914—1915), он получил 1-ю Ахматовскую премию. Алексей Алексеевич глубоко изучил этот ископаемый материал и круг вопросов формирования и развития фаун кайнозойских млекопитающих. А вслед за тем пошли, уже с территории Кавказа и Казахстана, новые находки еще более интересных, не только верхне-, но и нижнетретичных млекопитающих, открывшие перед ним широкие перспективы разработки первоочередной, и у нас еще совершенно не тронутой, палеонтологической тематики. Кроме того, А. А. Борисяк, при его биологическом образовании, должен был испытывать особое удовлетворение от изучения ископаемых позвоночных, особенности скелета которых, в большей степени, чем в большинстве групп беспозвоночных, отражают функциональное назначение отдельных его частей. В этой связи вспоминается фраза, брошенная Алексеем Алексеевичем в его *singulum vitae*, что он, будучи еще универсантом-первокурсником, увлекался знаменитым П. Ф. Лесгафтом, проводившим в своих лекциях основную идею связи формы с функцией.

В последующий период своей жизни А. А. Борисяк не только превратился в палеонтолога-маммалога, он стал главой в области палеонтологии млекопитающих и палеонтологии позвоночных вообще у нас в Союзе и одним из наиболее крупных и уважаемых специалистов по ископаемым млекопитающим в мировой науке.

Исключительных успехов в области палеонтологии позвоночных А. А. Борисяк достиг не столько обработкой поступавших к нему из различных мест отдельных находок костных остатков, сколько организацией систематических поисков, экспедиций и раскопок в различных частях нашей обширной территории. За ними следовали стадии кропотливой препаровки и монтировки скелетов, обычно извлекавшихся из горной породы в фрагментарном состоянии. Всего этого у нас не было, и все это надо было организовать.

Первым и в то время единственным такого рода планомерным начинанием в России были раскопки В. П. Амалицкого на р. Северной Двине и созданная им галерея пермских рептилий и амфибий. Однако это была лишь одна единственная фауна, происходившая только из одной точки нашей необъятной страны, таящей в себе в отношении палеонтологии позвоночных огромные, неиспользованные возможности.



А. А. Борисяк среди геологов Геологического Комитета (1907).

Слева направо сидят: С. Н. Никитин, Ф. Б. Шмидт, Ф. Н. Чернышев, А. П. Карпинский; стоят: А. Н. Державин, А. К. Мейстер, Л. А. Ячевский, Л. И. Лутугин, А. А. Борисяк, Н. Н. Тихонович.

Успехи, достигнутые Амалицким при проведенных им специальных поисках гондванской фауны в архангельской перми, счастливая находка богатой севастопольской фауны и первые находки индрикотериевой фауны в пустынях Казахстана — вдохновляли А. А. Борисяка в этом нелегком деле. Он заложил у нас прочное основание палеонтологии позвоночных. Уже с первых лет его работы в Академии Наук ячейка палеонтологов-остеологов, представленная вначале им одним, становится деятельным центром изучения ископаемых позвоночных в нашей стране. Это начинание крепло и развивалось.

В остеологическом отделе академического Геологического музея, а затем в возглавлявшемся им Палеозоологическом институте, Алексей Алексеевич собирал вокруг себя лиц, которые начинали работать по палеонтологии позвоночных как млекопитающих, так и пресмыкающихся, земноводных и рыб. Его работы и работы его сотрудников оказывали большое влияние на постановку и проведение исследований по ископаемым позвоночным в других научных центрах — в Киеве, Тбилиси, Одессе, Баку и др.

Все эти работы не только увенчали большими успехами нашу отечественную науку об ископаемых позвоночных, но и отразились весьма существенно на развитии мировой науки. Последнее сказалось и в том, что работы А. А. Борисяка, в которых он впервые указал на нахождение древнетретичных фаун млекопитающих в Азиатской части СССР, послужили толчком для организации крупных американских и шведских экспедиций в Центральную Азию. Эти же экспедиции, результаты которых общеизвестны, дали колоссальный новый палеонтологический и геологический материал и своими открытиями на неизведанной дотоле обширной территории Центральной Азии составили целую эпоху в истории палеонтологии позвоночных.

Трудами А. А. Борисяка и его сотрудников (Ю. А. Орлов, И. А. Ефремов и др.) было открыто в дотоле «немых» континентальных отложениях СССР и описано более десяти ранее неизвестных фаун четвероногих пермского, триасового и третичного возраста. Эти интереснейшие новые материалы имели огромное значение для понимания путей эволюции наземных позвоночных. Они же позволили дать геологическую датировку многих континентальных толщ и восстановить палеогеографическую обстановку их образования.

Параллельно с изучением ископаемых остатков кладется и начало изучению самих местонахождений.

Наша страна очень богата остатками четвертичных млекопитающих (мамонтов, волосатых носорогов и др.). Поэтому до начала работ Борисяка у нас описывались главным образом представители фауны ледникового периода; кроме того, были даны описания нескольких верхнетретичных млекопитающих. Личные работы Борисяка охватили шесть фаун млекопитающих третичного возраста, из них пять совершенно новых. Это: палеогеновая (олигоценовая) индрикотериевая фауна Казахстана, близкая к ней по возрасту фауна с Аральского моря, халикотериевая фауна с границы палеогена и неогена из Голодной степи, нижнемиоценовая фауна с огромных территорий Азии, среднемиоценовая анхитериевая фауна Кавказа и гиппарионовая фауна сармата из ряда горизонтов.

Более узкою специальностью А. А. Борисяка были третичные копытные (носороги, анхитерии, халикотерии), и в этой области он являлся крупнейшим специалистом. Кроме того, он обрабатывал остатки мастодонтов, ископаемых медведей и некоторых других млекопитающих.

Работы А. А. Борисяка по ископаемым млекопитающим, в особенности работы последних лет, представляют образцы углубленных палеонтологических исследований. Он давал подробное морфологическое описание скелетных остатков, применяя функциональный анализ особенностей их строения; выяснял экологию вымерших животных; устанавливал их филогенетические связи, ход развития отдельных ветвей; останавливался на вопросах центров формообразования и направлениях миграций наземных третичных фаун.

В предварительных статьях А. А. Борисяк незамедлительно знакомил с новыми открытиями в области ископаемых млекопитающих; за статьями следовали обстоятельные монографии. Свой материал он дорабатывал, выезжая за границу (в Зап. Европу), где изучал сравнительные материалы в музеях. Здесь же, в личной беседе с западноевропейскими и американскими палеонтологами, Алексей Алексеевич обсуждал и решал назревшие вопросы палеонтологии млекопитающих и строящейся на ней стратиграфии континентальных толщ. Там же он знакомился с постановкой музейного дела. Один из выездов за границу (в 1927 г.) был связан с личным приглашением участвовать в неделе русской науки в Берлине.

Здесь он прочитал доклад о достижениях советской палеонтологии вообще и палеонтологии позвоночных в частности.



А. А. Борисляк и Н. И. Андрусов с костями индрикотерия и ацератерия (1917).

Ископаемые остатки позвоночных, описанные А. А. Борисляком и его сотрудниками, поступали затем в музей. Вместе с Северодвинской галереей В. П. Амалицкого они образуют ядро Палеонтологического музея Академии Наук СССР. Организации музея ископаемых животных, в первую очередь позвоночных, Алексей Алексеевич всегда придавал боль-

шое значение и созданию своего академического музея уделял очень много времени. Многие скелеты были поставлены под его личным руководством.

Мы видели, как от геологических работ и палеонтологических исследований по беспозвоночным, толчком к которым явились те же полевые геологические исследования, Алексей Алексеевич перешел и все более и более углублялся в область палеонтологии млекопитающих. Последняя, в конце концов, полностью им завладела. Однако, прекратив полевые работы, он не оставил геологию: он лишь перешел к теоретическим работам в этой области, которые прекрасно сочетались с его педагогической деятельностью в Горном институте.

Многогранна была личность А. А. Борисьяка и многостороння его деятельность. Он был не только одним из наших наиболее крупных геологов и палеонтологов, он являлся также замечательным педагогом. Ему принадлежит несколько различных, но идейно тесно связанных между собою, курсов в высшей школе.

По окончании Горного института Алексей Алексеевич на непродолжительный срок (1898—1899 гг.) становится в нем ассистентом по кафедре палеонтологии, у Н. Н. Яковлева. Затем, как мы видели, переезжает в Крым. Однако здесь, вдали от высшей школы, он пишет свой первый курс — «Курс палеонтологии» (как беспозвоночных, так и позвоночных), впрочем никогда им не читавшийся (издан в 1905—1906 гг.). В этом курсе, как и в специальных палеонтологических работах, сказывается Борисьяк палеонтолог-биолог. Его курс палеонтологии, через который красной нитью проходит идея эволюции в дарвиновском понимании, остается лучшим на многие годы.

В 1911 г., в период окончания крымских работ, А. А. Борисьяк становится преподавателем в Горном институте, и ему поручается чтение курса исторической геологии. В 1921 г. он становится профессором Горного института; читает здесь до 1930 г., когда чтение всех курсов передает своим ученикам. Одновременно он был в продолжение нескольких лет профессором Географического института. В 1939 г. вместе с Ю. А. Орловым он организует кафедру палеонтологии на геолого-почвенном факультете Московского университета.

В Горном институте Алексей Алексеевич сперва создает свой курс исторической геологии. Ученик и преемник А. П. Карпинского, он кладет в основу курса передовые идеи своего времени, обнимаемые теорией геосинклиналей Э. Ога. Эту теорию он разрабатывает дальше и вносит в нее сугубо генетический элемент — и в этом огромная его заслуга в области теоретической геологии.

Теорию геосинклиналей Алексей Алексеевич не только разъясняет на своих лекциях и, пользуясь ею, строит свои знаменитые палеогеографические карты, — он посвящает ей, так же как и еще более молодой теории перемещения материков, ряд специальных статей. Из них наибольший интерес представляет речь на годичном заседании Геологического Комитета — «Теория геосинклиналей», напечатанная в «Известиях» Комитета в 1924 г. Эта статья, несмотря на свою краткость, становится классическим произведением в области теоретической геологической мысли.

Одновременно Алексей Алексеевич выделяет из курса исторической геологии специальный курс «Палеофаунистика» — обзоры фаун и флор по геологическим периодам — как особую часть палеонтологии, связующую ее с курсом исторической геологии (напечатан в 1919 г.). Этот курс в дальнейшем читал его ученик Ю. А. Жемчужников. Курс исторической геологии был впервые напечатан в 1922 г. и выдержал четыре издания.

В восстановительный период, после гражданской войны, происходит полное обновление учебных программ в Горном институте, и Алексей Алексеевич, деятельно участвовавший в этой реформе, создает на своей кафедре два новых курса—«Геологию России» (Геология Европейской России и Урала) и «Геологию Сибири» (эти курсы впервые читались в 1920/1921



А. А. Борисяк (1926).

и 1921/1922 учебных годах). В то же время своему ученику и сотруднику по кафедре Д. В. Наливкину он поручает составление и чтение нового курса «Учение о фациях» (читался впервые в 1922 г.). Все эти курсы были совершенно новы, и их инициатором был профессор А. А. Борисяк.

В первостепенной важности понятия «фация», как элемента палеогеографии, Алексей Алексеевич убедился еще во время своих донецких работ. Этим объясняется то значение, которое он придавал новому курсу Наливкина, вводимому к общему и специальным курсам исторической геологии. А эти последние были построены на палеогеографической (палеоокеанографической) основе.

Среди перечисленных специальных курсов особый интерес представлял курс геологии Сибири; он и самому Алексею Алексеевичу нравился больше других. Этот курс был напечатан в 1923 г. под названием «Геологический очерк Сибири». Он представляет первую попытку свести воедино нако-

появившийся из года в год обильный фактический материал по огромной, в то время еще слабо изученной части Азии, — первый его синтез. Эта работа была первоначально задумана в виде стратиграфического описания к издававшимся Геологическим Комитетом геологическим картам Сибири.

Мастерская рука А. А. Борисяка великолепно справилась с этой трудной задачей. Его лекции, сопровождавшиеся показом первых палеогеографических карт сибирской территории, слушали не только студенты, но и старые геологи-сибиряки. Очерк геологии Сибири, появившийся ранее сводок В. А. Обручева, оказал большую помощь полевым работникам и сыграл выдающуюся роль в деле познания Сибири.

Созданная А. А. Борисяком серия курсов-сводок по исторической геологии нашла свое продолжение в «Очерке геологии Туркестана», составленном в те же годы его преемником по кафедре Д. В. Наливкиным. И еще один курс — «Палеоэкология», впервые читанный автором этих строк на кафедре исторической геологии Горного института, явился естественным звеном в цикле курсов, созданном А. А. Борисяком.

Слушать лекции Алексея Алексеевича представляло большое удовольствие, несмотря на трудность предмета для запоминания. Он всегда тщательно готовился к лекциям и всегда, как и все свои доклады, предварительно писал. Алексей Алексеевич всегда читал с подъемом; последний был вызван как новизной многих излагавшихся им фактов, так и новизной интерпретации, даваемой этим фактам талантливым лектором. Изложение было живо, ясно и глубоко продумано.

К учебно-педагогической деятельности А. А. Борисяка примыкает его деятельность в качестве популяризатора. Популяризацией палеонтологии, кроме него, М. В. Павловой и А. П. Павлова, у нас почти никто не занимался. Алексей Алексеевич был прекрасным популяризатором. Он организовал перевод книг Кювье, Депере, Ланкестера и др., на которых училось студенчество и которые помогали войти в область палеонтологии лицам, не получившим специального образования. Алексей Алексеевич подготовил также перевод книги Долло и статью о его значении в палеонтологии. Ему же, организатору систематических поисков вымерших позвоночных на территории СССР, принадлежит статья о русских «охотниках за ископаемыми» в выпущенном А. Н. Рябининым переводе захватывающей книжки американского «охотника» Штернберга. Перу А. А. Борисяка принадлежат многочисленные популярные статьи в журнале «Природа» и других.

Восстановительный период нашей страны привел к резкому увеличению спроса на геологические работы и к бурному росту кадров Геологического Комитета. В последнем учреждении А. А. Борисяк работал без перерывов, начиная с 1896 г.: из помощников геологов — в 1903 г. перешел в геологи, и в 1908 г. — в старшие геологи. Малочисленный личный состав дореволюционного Геологического Комитета никак не мог удовлетворить горную промышленность и геологическую разведку Советской республики. Требовались многочисленные новые кадры. А. А. Борисяк становится во главе палеонтологической секции Геологического Комитета. Эта секция вырастила десятки палеонтологов, преимущественно из молодежи. Под конец в состав секции входило до 90 палеонтологов — цифра в геологических учреждениях дотоле неизвестная. Организация этой секции и большая доля в руководстве ее новыми кадрами были делом рук и неослабевавшей энергии Алексея Алексеевича.

В секции был проведен до конца принцип обработки ископаемых остатков по систематическим группам, а не по фаунам, как это обычно практиковалось раньше. При этом выработались крупные специалисты и по

таким группам животных, которые раньше вообще не обрабатывались, так как геологами они считались не стоящими внимания; и эти группы приобрели большое стратиграфическое значение.

В 1932 г. Алексей Алексеевич покинул Геологический Комитет и всю свою попрежнему многостороннюю, кипучую деятельность сосредоточил в Академии Наук. С Академией Наук он был связан официально с 1918 г., когда был зачислен на должность каталогизатора (!) в Геологический и



А. А. Борисяк среди членов президиума Русского палеонтологического общества. Слева направо сидят: М. Э. Япиевский, А. П. Карпинский, П. Н. Яковлев, А. А. Борисяк; стоят: А. Н. Рябинин, П. П. Степанов, М. Д. Залесский, Б. К. Лихарев.

Минералогический музей. Но уже задолго до этого директор музея Ф. Н. Чернышев привлек его к созданию остеологического отдела в Геологическом музее. С 1921 по 1925 г. Алексей Алексеевич исполнял обязанности директора Геологического Отделения Геологического и Минералогического музея, с 1925 г. был заведующим остеологическим отделом Геологического музея. В 1923 г. был избран в члены-корреспонденты Академии Наук, а через 6 лет, в 1929 г., в первом туре выборов академиков при участии советской общественности, — в действительные члены Академии по отделению геологических наук.

До этого Алексей Алексеевич занимался в Академии палеонтологией позвоночных. Сейчас же после выборов он подает записку о необходимости создания в Академии Наук специального Палеозоологического института, задачей которого было бы изучение на биологической основе как остатков вымерших позвоночных, так и беспозвоночных, а также организация систематической разработки местонахождений, в особенности местонахождений ископаемых позвоночных.

Алексей Алексеевич не был удовлетворен теми большими успехами в области палеонтологии, которых, при его непосредственном участии, достиг Геологический Комитет. Ему, с его большим опытом и широким кругозором, была совершенно ясна необходимость развития палеонтологии не только для удовлетворения нужд геологической теории и практики,—он был убежденным сторонником палеонтологии как самостоятельной науки о развитии жизни на земле и законах, управляющих этим развитием. Мысль о создании особого академического палеонтологического института возникла еще тогда, когда Северодвинской галлереей Геологического музея заведывал и здесь проводил свои первоклассные исследования акад. П. П. Сушкин. Эта новая мысль получила одобрение, и в 1930 г. Палеозоологический (впоследствии Палеонтологический) институт был создан.

Ядро нового института составили бывший остеологический отдел и Северодвинская галерея В. П. Амалицкого с их немногочисленными сотрудниками. Далее в него перешли из Геологического музея работы по насекомым (А. В. Мартынов) и иглокожим; несколько позже были начаты исследования над плеченогими и моллюсками.

В новом институте Алексей Алексеевич энергично принимается за внедрение биологического метода в изучение ископаемых беспозвоночных, в этом отношении отстававшее от изучения позвоночных. Настоящая для этого возможность появилась после переезда института в Москву. Здесь в расширенные штаты института вошли московские палеонтологи, изучавшие кораллы, мшанки и брахиоподы; в институте были также начаты работы по аммонитам, пелециподам и фораминиферам. Новые сотрудники продолжали работать над своими группами, но направление их работ изменилось. В то время как до поступления в ПИН конечной целью их работ было описание форм и выделение из них руководящих для определения возраста, сейчас они получали дополнительно новые задания, которые ставились во главу угла: установить непосредственные филогенезы, выяснить функциональное значение отдельных органов или частей скелета, вскрыть связь ископаемого организма со средой его обитания, осветить, насколько это возможно, обстановку видообразования и установить закономерности эволюционного процесса.

Широкая научная подготовка, интерес к истории науки и историческое чутье, свойственное Алексею Алексеевичу, помогли ему, когда он был еще начинающим ученым, правильно оценить современное состояние палеонтологической науки, увидеть пути ее развития и определить правильное направление дальнейшей разработки палеонтологической проблематики. Он пошел по пути палеонтолога-биолога-эволюциониста и никогда с него не сходил; вместе с тем он сделался трибуном этого единственно правильного направления в палеонтологии, по отношению к которому остальные направления являются подсобными или же представляют начальные, часто несовершенные, стадии познания жизни прошлых времен.

Свое научное credo, итог своих мыслей за почти полувековой период работы в области палеонтологии, Алексей Алексеевич изложил в статье «Основные проблемы эволюционной палеонтологии», написанной незадолго перед смертью, во время эвакуации в г. Фрунзе. Это — последняя работа А. А. Борисяка, настоящий итог его жизни как историка и организатора палеонтологической науки, давшего и лично много крупных оригинальных работ. Несмотря на семидесятилетний возраст автора, эта статья написана все тем же ясным, простым и красивым языком, кратко и выпукло; содержание ее глубоко продумано, и статья читается с огромным интересом. В этой статье подробно рассматриваются и конкретизи-

руются основные проблемы, которые стоят перед современной палеонтологией и диктуются ходом ее развития. Это — проблема взаимоотношений организма и среды, проблема филогенезов с проблемой взаимоотношений онтогенеза и филогенеза и проблема становления вида. Статья «Основные проблемы эволюционной палеонтологии» представляет научное завещание и программу действий, оставленную нам Алексеем Алексеевичем.

Перечисленные проблемы были поставлены во главу работ института его директором акад. Борисяком. Несомненное влияние на углубление тематики Палеонтологического института оказало сближение с Институтом эволюционной морфологии и его директором акад. А. Н. Северцовым.

К этим палеонтологическим и общепалеонтологическим проблемам относятся и специальные вопросы палеоэкологии и, в том числе, палеосинэкологии, работа по которым была начата еще в ленинградский период деятельности института. В нем были поставлены изучение, в экологическом направлении, сообществ целых ископаемых бассейнов различных геологических периодов, а также экологический анализ отдельных богатых местонахождений ископаемых животных и растений.

Проблематика и тематика ПИН'а не появились откуда-то извне и не определились во всех деталях сразу. Институт акад. А. А. Борисяка рос и самоопределялся, росли его работники, не только числом, но и в научном отношении, и вместе с институтом и своими младшими товарищами по работе рос и сам Алексей Алексеевич. И то, что он не переставал пополнять свои знания до последних дней жизни как в области своей горячо любимой науки, так и в области смежных наук и философии — представляет одну из характернейших черт его личности. Эта особенность была надежным залогом его успехов.

Следя за развитием Палеонтологического института, можно видеть, как чрезвычайно целеустремленно вел его А. А. Борисяк по взятому направлению биологической — экологической и эволюционной — палеонтологии, как быстро повышался теоретический уровень работ института и как все более определенно выступал его профиль — профиль передового палеонтологического учреждения, о котором давно мечтал Алексей Алексеевич, который он создал и так рано навсегда покинул.

Сейчас еще трудно дать настоящую оценку всему тому, чем обязаны А. А. Борисяку его ближайшие сотрудники, Академия Наук, Советский Союз и мировая наука. Высокую правительственную оценку своих многолетних трудов на пользу нашей страны Алексей Алексеевич получил незадолго перед смертью: ему была присуждена Сталинская премия.

Создав крупный палеонтологический центр в Академии Наук СССР, А. А. Борисяк не переставал заботиться о положении палеонтологии во всем Союзе. Для этих целей он созвал два совещания общесоюзного значения: одно по вопросам преподавания палеонтологии в высшей школе и другое — по вопросу организации палеонтологической службы в нашей стране. Далее Алексей Алексеевич энергично продвигал составление многолетней сводки «Палеонтология СССР», имеющей назначение служить пособием для геологов в их повседневной работе. Кроме того, он начал издавать реферативный журнал «Палеонтологическое обозрение».

А. А. Борисяку принадлежит большое число программных и итоговых статей, помещенных в различных журналах, в которых он разъясняет значение палеонтологии, различные направления в ней и неуклонно пропагандирует необходимость развития нашей науки на эволюционной, дарвиновской основе.

Организационные мероприятия А. А. Борисяка в области палеонтологии составляют лишь небольшую часть его огромной организационной

деятельности. Он был не только ученым-организатором в своей науке и в высшей школе, но также большим организатором-общественником. В Горном институте Алексей Алексеевич был деканом геолого-разведочного факультета и членом различных комиссий. После избрания в академики он с головой уходит в сложную жизнь Академии. На ряд лет он становится академиком-секретарем Отделения физико-математических наук, председателем Геологической группы, заместителем председателя Геологической ассоциации, избирается в члены Президиума Академии Наук и на этом посту, не жалея своих сил, работает около 10 лет. Затем становится заместителем академика-секретаря Отделения биологических наук и здесь ведет ежедневную большую работу; избирается председателем многочисленных комиссий: Библиотечной, Квалификационной и многих других и является членом во много раз большего числа других комиссий. По далеко не полным документам, этих комиссий можно насчитать свыше 35! На эту гигантскую работу тратилось много времени и сил. А годы уходили, и без того слабое здоровье слабело.

Алексей Алексеевич был инициатором многих новых начинаний. Он был известен своей исключительной исполнительностью; всегда умело и самым добросовестным образом выполнял он все то, что ему поручала Академия, лично входил во все детали. Лишь в виде исключения в протоколах заседаний Академии Наук можно прочитать, что акад. А. А. Борсяк ввиду крайней загруженности просил освободить его от участия в какой-нибудь комиссии. А на поверку получалось, что эта снимаемая нагрузка была не из основных. Большую самоотверженную организационную работу Алексей Алексеевич вел в нелегких условиях эвакуации, в г. Фрунзе, как член бюро отделения биологических наук и затем уполномоченный Академии в Киргизии. У него установились самые близкие и теплые отношения с Киргизским правительством. Киргизское правительство высоко оценило А. А. Борсяка как человека и организатора.

Сотрудники Палеонтологического института часто просили Алексея Алексеевича побереечь свои силы, сократить огромную работу вне института, отказаться от дел, не связанных с палеонтологией и институтом — он их не слушал. Он не мог жить одной лишь наукой. Поэтому свои палеонтологические исследования за последние полтора десятка лет жизни Алексей Алексеевич мог вести лишь урывками, и то, вследствие своей большой организованности в работе, успевая сделать многое.

Таков неполный, почти голый перечень разнообразнейших дел и достижений А. А. Борсяка. Их так много, что, желая коснуться хотя бы основных, невозможно быть более кратким.

Алексей Алексеевич был незаурядный, богато одаренный и чрезвычайно трудолюбивый человек, талантливый ученый, учитель, популяризатор научных знаний, организатор и общественник.

Алексей Алексеевич считал себя и был в действительности учеником А. П. Карпинского, В. О. Ковалевского и через последнего и прямо — учеником Дарвина. Идеи этих великих ученых помогли ему сделать очень много в области геологической и палеонтологической наук, приобщить к ним молодые поколения.

Алексей Алексеевич обладал широким научным кругозором, который он постоянно расширял, никогда не довольствовался достигнутым, поэтому всегда находился на высоте современного уровня знаний — не старел в научном отношении, и так, молодым, сошел в могилу...

Алексей Алексеевич был эволюционистом-дарвинистом со студенческой скамьи. Большой портрет Дарвина на стене и маленький на письменном столе его домашнего кабинета — таково было неотъемлемое «внеш-

нее дарвиновское оформление» его рабочего места. Глубокий, тонкий анализ фактического палеонтологического материала в поисках подтверждений идей Дарвина — таково «внутреннее дарвиновское содержание» научных работ Алексея Алексеевича и его учеников. Будучи настоящим ученым, он никогда не следовал слепо за авторитетом; он заставлял говорить свой материал, хозяином и мастером которого он был, и потому такое большое удовлетворение получал он, когда был в состоянии показать, что его данные и их правильная интерпретация подтверждают теорию естественного отбора.

Алексей Алексеевич был большим патриотом нашей Родины и русской науки, любил русскую природу. Он всегда отмечал исключительные возможности, которые Русская платформа с ее эпиконтинентальными почти неизменными осадками дает в руки палеонтологу и палеогеографу, он указывал на Сибирь и Азию вообще, как на страны, где таятся разгадки основных геологических проблем, которые не в силах разрешить европейская геология. С исключительным уважением и любовью он относился к своему учителю — дедушке русской геологии — А. П. Карпинскому, и много писал о значении Карпинского для развития русской геологии и палеонтологии.

Еще выше в области палеонтологии Алексей Алексеевич ставил гениального создателя современной эволюционной и экологической палеонтологии — В. О. Ковалевского. Алексей Алексеевич считал себя учеником и продолжателем направления работ Ковалевского. Это преклонение перед Ковалевским побудило его заняться поисками неопубликованных материалов о жизни последнего и вдохновило его на написание биографии Ковалевского, полной трагических моментов. Алексей Алексеевич мастерски справился с этой задачей, и его книга, по своему изложению граничащая с художественным произведением, переизданная с дополнениями в «Palaeobiologica», еще яснее показала всему миру значение русских ученых в создании биологической и эволюционной палеонтологической науки. Смерть прервала работу А. А. Борисяка по полному изданию переписки братьев В. О. и А. О. Ковалевских.

Алексей Алексеевич был борцом за свои идеи, за свой институт, за его рост. В организации института палеонтологии на биологической основе, — как это вообще бывает со всякими новыми начинаниями, не сразу для всех понятными, — он встречал противодействие, притом в своей же Академии Наук. Это волновало и огорчало Алексея Алексеевича и не шло на пользу его слабому здоровью.

Обладая в общем мягким характером, в принципиальных вопросах науки и строительства своего детища — Палеонтологического института — Алексей Алексеевич был тверд, настойчив и непоколебим. В то же время в общении с людьми он был прост, всегда доступен и отзывчив; он был человеком сдержанным и скромным.

Алексей Алексеевич был человеком огромной работоспособности, большой систематичности в работе, исключительным энтузиастом науки, распространения настоящих знаний, энтузиастом-организатором и общественником. Своим энтузиазмом он заражал других.

Зная о чрезвычайно слабом здоровье Алексея Алексеевича и о том, что тяжелый недуг осложнял всю его жизнь и не раз подводил к порогу смерти, — приходится удивляться тому, что он сделал и чего достиг. Ему повседневно помогали его энтузиазм и огромная воля к жизни и труду и строгий личный режим, которого он придерживался.

В слабом, немощном теле Алексея Алексеевича был сильный, непоколебимый дух.

Ю. А. ЖЕМЧУЖНИКОВ

А. А. БОРИСЯК КАК ЧЕЛОВЕК И УЧЕНЫЙ

(по личным воспоминаниям)

Мне посчастливилось встречаться с Алексеем Алексеевичем Борисяком на протяжении более чем пятидесяти лет.

В настоящей статье я не намереваюсь дать сколько-нибудь полный очерк деятельности А. А. Борисяка или оценку его научных работ. Мне хотелось бы только отдельными штрихами восстановить дорогой для нас образ Алексея Алексеевича как человека и ученого. Хотя я был значительно моложе Алексея Алексеевича, но хорошо помню его еще гимназистом последних классов Самарской классической гимназии. Он был первым учеником в классе, окончил с золотой медалью, и все говорили, что он непременно будет ученым. В 1894 г., когда я переехал в Петербург, Алексей Алексеевич, студент Горного института, с энтузиазмом показывал мне, девятилетнему мальчику, Музей Горного института с его замечательными минералогическими и палеонтологическими коллекциями. Умение воодушевлять других проявилось у Алексея Алексеевича со студенческой скамьи. Оно проистекало из глубокой любви к науке. Именно ему я обязан своим рано зародившимся интересом к геологии.

В 1899 г. Алексей Алексеевич напечатал в журнале «Научное Обозрение» статью против акад. Фаминцына, защищавшую дарвинизм с марксистских позиций. Об этой статье я много слышал в нашей семье, где нередко собиралась молодежь и велись споры между марксистами и народниками.

Именно в эти годы (около 1902 г.) я помню Алексея Алексеевича с первыми выпусками выходявшей тогда роскошно изданной книги М. Неймайра «История земли» в руках. Он восторгался в этой книге не только прекрасными иллюстрациями, частью известными, но и мастерским популярным, чуждым всякой вульгаризации, изложением. Он особенно ценил глубокие дарвинистические идеи, которые Неймайр вносил в палеонтологию.

К этому времени Алексей Алексеевич был уже убежденным дарвинистом. Дарвинизм в нем сочетался с марксистским мирозерцанием, которое он усвоил в последние студенческие годы.

Эволюционная теория была им резко подчеркнута и в вышедшем в 1905 г. его «Курсе палеонтологии», который по своему характеру сильно отличался от современных ему или появившихся впоследствии чисто описательных курсов. Другой отличительной чертой этого курса является биологический и, в частности, сравнительно-анатомический аспект, особенно сказавшийся во второй части, посвященной позвоночным.

Ближе подойти к Алексею Алексеевичу и узнать его как ученого мне пришлось в 1908—1909 гг., когда он взял меня в качестве коллектора для геологической съемки в Крыму.

Меня поразила тогда в Алексее Алексеевиче его настойчивость в смысле напряженного темпа полевых работ и использования времени. Быстрое утреннее приготовление к выходу в поле, с горячим завтраком из двух блюд. Остановка на полчаса в поле — чай (кипятили на костре) с бутербродами. Позднее возвращение из маршрута. Никогда не задерживаться ни в одной точке больше, чем это необходимо, было его правилом. Мы обходили пешком по горам до 1000 км в лето. Он требовал, чтобы все делалось быстро, без всякой расхлябанности.

Другое свойство, которое я заметил в нем, — это научная добросовестность и осторожность. Установив какой-нибудь новый факт и делая из него естественные выводы, он говорил: «повидимому, это так». И только когда накапливалось много подобных фактов, Алексей Алексеевич высказывался более определенно: «я думаю» или «я уверен, что это именно так и есть».

На карте он никогда не упускал случая проставить элементы залегания, номер обнажения, в лагере переписывал его описание, закрашивал полученные данные на карте, а в свободные от полевых экскурсий дни (через каждые 5—7 дней) приводил все в порядок, дополняя дневники и раскрашивая полевую карту с интерполяцией промежуточных пространств на основании данных рельефа и тектоники.

Дневники (с прокладкой) и карта писались таким образом, чтобы разобраться в них и их использовать мог всякий другой. Если ему приходила в голову новая мысль, ведущая к новым представлениям о строении, Алексей Алексеевич иногда снова возвращался к старым маршрутам, оценивая и проверяя фактами обе точки зрения. Работу он всегда начинал с более трудного и удаленного пункта и только потом приближался к дому. Когда наша съемка в 1909 г. от Алушты до Судака захватывала участки между морем и Яйлой, мы из каждого лагеря начинали делать круговые маршруты (петли) с Яйлы, стараясь не возвращаться по старым путям, а потом уже изучали прибрежную полосу, более доступную и легкую.

К этим же годам (1908—1909) относятся раскопки фауны млекопитающих в Севастополе, обработка которой доставила Алексею Алексеевичу заслуженную славу.

Летом 1909 г. Алексей Алексеевич получил и прочел только что вышедшую первым изданием книгу Деперэ (Depéret, Transformations du monde animal, 1908). Эта книга нашла у него очень высокую оценку, и он счел необходимым выпустить ее перевод на русском языке. Перевести ее он предложил мне, под своей редакцией.

В книге Деперэ Алексей Алексеевич ценил ее насыщенность общими идеями и вопросами палеонтологии, а также историческое изложение первой части, знакомящей с развитием идей. Сейчас, через 40 лет, легко критиковать эту книгу. Некоторые положения, развитые в ней, находятся в противоречии с чисто дарвинистическими объяснениями в вопросах, которые нередко и до сих пор остаются недостаточно разработанными, но тогда проблема развития и вымирания почти не затрагивалась в русской, да и в европейской, палеонтологии; книга же Деперэ, давая в кратком и ярком изложении большое количество иллюстрирующих общие положения фактов, была непревзойденной сводкой по биологической философии палеонтологии. Эта сводка, построенная на эволюционной основе, в общем была верна и сохранила свое значение до настоящего времени.

Алексей Алексеевич всегда имел тяготение к истории науки, именно геологии и палеонтологии. Это сказалось в его намерениях перевести книгу Гейки «Творцы геологии», книгу Деперэ и т. д. Но не только это стремление, а также талант Алексея Алексеевича наиболее выявился в его последующих мастерских биографических очерках о Кювье и В. Ковалевском. Очерк о Ковалевском можно рассматривать как оригинальную монографию, для которой было привлечено много новых, неопубликованных материалов. Этот очерк показывает не только критическое чутье, такт и высокий художественный вкус Алексея Алексеевича, но и умение правдиво обрисовать великого палеонтолога как выдающегося ученого и незаурядного человека. Ярко воссоздавался образ Ковалевского как творца новых путей в палеонтологии. Эта биография является ценным вкладом в историю палеонтологии. На ее создании сказались все те черты научной добросовестности, внимательности к первоисточникам и строгости изложения, которые характеризуют все работы Алексея Алексеевича.

В 1912 г., после ухода Ф. Н. Чернышева, который перед этим в течение двух лет читал в Горном институте курс исторической геологии, преподавателем был приглашен А. А. Борисяк. Ф. Н. Чернышев читал очень интересно, но очень подробно, монографически, и прочел за первый год только девон, а за второй год — карбон и пермь. На его лекциях всегда присутствовало 10—20 геологов, горных инженеров, преподавателей, и только часть аудитории составляли студенты. Курсы Ф. Н. Чернышева стенографировались, а затем были изданы.

Несмотря на свежую память о блестящих лекциях Ф. Н. Чернышева, Алексей Алексеевич сумел завоевать студенческую аудиторию. Он впервые читал историческую геологию полностью. Курс был насыщен фактическим материалом, но не мертвым, а укладывающимся в общую идею. Такой руководящей идеей была палеогеография, построенная на новых началах, выдвинутых Огом (геосинклинали и континентальные платформы с их морями). Сам перевес палеогеографических данных конкретных разрезов над чисто палеонтологическим содержанием исторической геологии был в значительной степени новым. Алексей Алексеевич завел черные доски-карты с готовыми контурами современных континентов и мелом наносил на них отдельные точки с морскими геосинклинальными, эпиконтинентальными или наземными отложениями (разными обозначениями) и затем обобщал это, выделяя соответственные области. Получалась цельная картина, обнаруживающая свои закономерности. Еще сильнее последние выявлялись при сравнении карт следующих друг за другом периодов, причем отчетливо намечалась миграция геосинклиналей в течение геологического времени. Изложение в лекциях было, таким образом, индуктивным.

Когда Алексей Алексеевич приступил впоследствии к печатанию своего курса, он долго колебался, излагать ли его индуктивно или дедуктивно. При у с т н о м и з л о ж е н и и палеогеографические карты были все время в становлении и заполнялись на глазах слушателей, после чего резюмировались в виде обобщения. Ему казалось, что при ч т е н и и курса с уже готовыми палеогеографическими картами направляющую идею и основные контуры нужно дать заранее и затем только заполнять общую схему конкретным фактическим материалом разрезов. Последние без такого введения трудно усваивались бы. Поэтому он принял дедуктивную форму изложения — от общей картины к частностям.

В курсе исторической геологии Алексей Алексеевич не считался с границами частей света и государств и давал подлинную всемирную историю земли, а не геологию Европы или СССР.

Как в этой книге, так и в других своих работах А. А. Борисяк никогда не чуждался о б щ и х и д е й и обобщений. Но как научный исследователь он отличался большой осторожностью и с недоверием относился к общим концепциям, недостаточно подкрепленным фактами. Однако, если он видел, что материал наблюдений подтверждает рабочую гипотезу, — он ее смело выдвигал и отстаивал. Одной из лучших иллюстраций этого рода является его очерк геологии Сибири, напечатанный в 1923 г. До этого времени сибирская геология охватывала очень узенькие исследованные полоски, оставляя большие белые пространства. Никакой общей концепции ее строения, если не считать идеи «древнего теменн» Черского-Зюсса и противоположной схемы Делонэ, — не было. Да и эти идеи касались лишь небольшого (прибайкальского) узла. Перечитав огромную литературу и развивая свой метод построения палеогеографических карт, Алексей Алексеевич сумел правильно оценить значение новых открытий, и, на далеко не полной основе, начертать геосинклинали и платформы для каждого геологического периода. Этим самым он дал направление для идейного освоения фактов сибирской геологии и дальнейших открытий. Развернувшиеся в Сибири широкие геолого-разведочные работы дали огромный материал для подкрепления и уточнения схем, созданных на основании лишь нового метода и глубокой интуиции.

Тяготение Алексея Алексеевича к широким концепциям проявилось в преподавании исторической геологии очень ярко. Он стремился всегда показать, что так называемые «окаменелости» — не мертвые камни, а свидетели минувшей жизни, некогда жившие организмы, тесно связанные с окружающей средой, неорганической и биологической.

С этой точки зрения Алексей Алексеевич придавал большое значение выявлению различных фаций отложения. На организованных им семинарах по исторической геологии студенты реферировали по его указанию такие именно работы, в которых наиболее выпукло и талантливо были выражены эти фациальные точки зрения, как, например, известная монография Архангельского о меловых отложениях Поволжья, с первым применением палеоокеанографического метода исследования, или работа А. Н. Розанова о зонах подмосковного портланда, труд Ламанского о прибалтийском силуре, монография Ноинского о Самарской Луке и другие.

На семинарах, руководимых А. А. Борисяком, происходили оживленные прения, задавались вопросы. Для меня и для всех нас, участников в разные годы (Д. В. Наливкин, Р. Ф. Геккер, В. И. Бодылевский и др.), эти семинары являлись настоящей школой передовой геологической мысли и раскрытием научного метода в исторической геологии.

Во всех этих геолого-палеонтологических работах ярко выступает не шаблонно-описательное, а идейное и методически выдержанное направление исследований, пытающихся восстановить былую жизнь земли. В развертывавшихся на семинарах прениях Алексей Алексеевич подчеркивал беспомощность безидейного накопления материалов наблюдений и необходимость реставрации условий жизни минувших времен. Последнее, по его мнению, составляло цель геологического исследования.

Как лектор, Алексей Алексеевич отличался крайней добросовестностью. Конспект своих лекций, написанный тесными строчками на бумажках одного формата в 1/8 листа, тщательно пронумерованных, он постоянно обновлял. К лекциям, до последнего года чтения в Горном институте (1929), он всегда готовился, прочитывал и продумывал свой конспект, причем это занимало у него не менее времени, чем сама лекция. Поэтому его лекции были всегда гладкими, стройными, наполненными свежим и боль-

шим фактическим и идейным материалом. Это вызывало иногда сомнения, не перегружены ли они фактами.

В сущности говоря, к слушанию его лекций (как мне кажется, и вообще к лекциям по исторической геологии) студентам необходимо было готовиться. Прежде всего нужно ясно представлять себе географию мира и СССР, все речные артерии, хребты, города и пр., к которым приурочиваются разрезы. Тогда гораздо легче следить за нитью изложения и размещать в уме и в пространстве услышанные факты. Также нужно иметь заранее наглядное графическое представление о стратиграфических разрезах, хотя бы частично, так как темп изложения все равно будет перегонять возможность усвоения. Поэтому, мне кажется, упрек в перегрузке фактическими сведениями будет относиться ко всякому курсу этого предмета, если он имеет в виду не только дать известные обобщения, но и обосновать их.

Свои лекции Алексей Алексеевич вел «в темпе», как бы подгоняя самого себя. Так как он был всегда хорошо подготовлен и держал наготове листочки конспекта, то никаких остановок, пауз, растягиваний и «пустых мест» в лекциях вовсе не было. Поэтому и от слушателей действительно требовалось напряженное внимание.

Во всяком случае, еще с большим интересом слушали лекции Алексея Алексеевича студенты, уже сдавшие экзамены, или слушающие второй раз, или много читавшие по истории земли, ассистенты и геологи вообще. Его изложение всегда было на высоком уровне и не отставало от идей века. Он никогда не впадал в упрощенчество и не довольствовался элементарными ответами.

А. А. Борисяк сразу решительно и бесповоротно принял Октябрьскую революцию. Ему импонировала революция прежде всего открывшимися возможностями широкого научного творчества, и его особенно возмущал тот дух явного или скрытого саботажа, который царил тогда среди значительной части интеллигенции. Многие ученые, не понявшие момента, недоумевали, как это скромный, как будто умеренный и респектабельный, Алексей Алексеевич вдруг превратился в твердого глашатая большевизма. Противники часто говорили, что «при создавшихся условиях», т. е. при разрухе и голоде, нельзя научно работать. Но А. А. Борисяк, тогда уже 45-летний ученый с именем, считал, напротив, что сейчас-то и наступает период, благоприятный для творчества. И, действительно, эти и последующие годы (1920—1924) были для него новым подъемом и одним из самых плодотворных периодов его творчества.

В этом сказалась его марксистская закваска, позволившая ему сквозь временные затруднения и недостатки прсвидеть грядущий расцвет науки. В этом — объяснение его стойческой выдержки, когда дома в шубе и валенках он сидел перед «буржуйкой», на которой готовилась очередная «болтушка», и усиленно работал.

К этому времени относятся окончание им подготовки к первому изданию «Курса исторической геологии», составление краткого курса «Палеофаунистики» и работа над рядом других тем. Именно в этот период сформились его окончательные воззрения на историческую геологию как на широкий комплекс, в который должны входить: 1) учение о фациях, как введение ко всему курсу; 2) история палеогеографических изменений земли (собственно история земли); 3) палеофаунистика, как история развития жизни на земле, и, наконец, 4) геология Союза, как изучение отечественной геологии в историческом аспекте.

По инициативе Алексея Алексеевича, в Ленинградском Горном институте в 1922 г. «Учение о фациях» начал читать Д. В. Наливкин; мне

Алексей Алексеевич поручил разработать и читать с 1922 г. «Курс палеофаунистики». Все это было новшеством и проводилось едва ли не впервые. Сам Алексей Алексеевич, продолжая читать палеогеографическую часть исторической геологии, приступил к созданию курса геологии Союза по районам.

Как я упоминал, Алексей Алексеевич привык очень добросовестно подходить к материалу и с осторожностью и сознанием ответственности делать обобщенные выводы. Свободное лето 1921 г. он посвятил овладению огромным фактическим материалом по геологии Сибири. В этом он воспользовался помощью В. А. Обручева, предоставившего ему библиографические списки, бывшие тогда еще в рукописи. Кстати сказать, библиографические данные В. А. Обручева отличаются удивительной полнотой и были высоко ценимы А. А. Борисяком. Любезную товарищескую помощь Владимира Афанасьевича следует отметить еще и потому, что ему было хорошо известно, что в смысле общих взглядов на геологию Сибири А. А. Борисяк будет держаться противоположной концепции, чем сам Владимир Афанасьевич, лучший знаток геологии Сибири.

Выступить с обоснованной новой концепцией геологического строения громадного региона, в котором Алексей Алексеевич никогда не был и не работал, представляло большую научную смелость.

На мысль взяться за геологию Сибири в связи с построением курса отечественной геологии Алексея Алексеевича натолкнули следующие обстоятельства. Уже работа над учебником исторической геологии навела его на ряд таких сопоставлений на территории Сибири, которые оказывались столь же новыми, сколь и спорными, и далеко не признанными. Но они вносили порядок в разрозненные факты, приводили их в некоторую систему. Его прельщала мысль дать известные п р о г н о з ы для многочисленных еще белых мест Сибири и этим помочь будущим исследователям. Он чувствовал, что именно в Сибири в ближайшие годы предстоит сделать много открытий, освещающих по-новому крупные области, равные по площади ряду европейских государств.

Второе обстоятельство, с которым приходилось считаться (Алексей Алексеевич говорит об этом в предисловии к своему очерку геологии Сибири), — это тот факт, что при обилии разнообразной литературы по сибирской геологии, таких произведений, из которых можно извлечь ценные данные по с т р а т и г р а ф и и, оказалось весьма немного. А «Геология Сибири» А. А. Борисяка и была в сущности стратиграфией и палеогеографией Сибири, отчасти тектоникой, но остальных сторон (например, вулканизма) почти не затрагивала.

В 1910—1912 гг. в Геологическом Комитете намечалось два течения — представителей теоретической науки (стратиграфы, палеонтологи, петрографы) и прикладников (исследователи нефти, угля, руд). А. А. Борисяк тогда резко встал на позицию «чистой», а не «прикладной» науки, так как он видел, что в условиях частнокапиталистического хозяйства уклон в практицизм часто отбивает у неустойчивых научных работников интерес к науке, как таковой, и превращает их в обыкновенных ремесленников, а геологическое учреждение — в Горный департамент. Сам он в своей деятельности избегал прикладных вопросов и редко участвовал в их разрешении.

После революции Алексей Алексеевич решительно изменил этот взгляд. Он считал, что в условиях социалистического хозяйства может быть достигнуто единство теории и практики и без ущерба для большой науки. Здесь опять сказалось его диалектическое мировоззрение, выработанное в молодости.

Если сам он, как палеонтолог, оставался в стороне от прикладной геологии, он придавал большое значение пропаганде палеонтологических и эволюционных идей, как дающих идеологическое оружие против всякого мракобесия и предрассудков, которых он не терпел в науке. Его упомянутые выше биографические очерки и ряд статей в «Природе» имели то же направление.

Алексей Алексеевич с молодых лет овладел искусством систематической работы в условиях строгого научного режима. Часто он вел одновременно несколько работ, переходя в течение дня от одной работы к другой. Так, по утрам, до завтрака, он занимался, например, геологическими темами, время с завтрака до обеда посвящал палеонтологическим исследованиям, вечером готовился к лекции, докладу или подбирал материал для статьи и т. д. Утром он работал дома, потом шел в учреждение, вечером снова работал дома. Бывало, что он делил время между двумя научными учреждениями (Геолком, Музей Академии Наук). Всюду у него было подготовлено рабочее место. Для каждой работы был отведен особый стол, на котором лежали книги, специально подобранные для данной темы. Здесь же находились библиография и прочие необходимые материалы, а также начатая рукопись. Все было готово, чтобы сесть за работу.

Собственные книги Алексея Алексеевича, прочитываемые и используемые им для своих трудов, были всегда размечены различными значками, подчеркиваниями и т. д., облегчающими справки.

Одним словом, он всячески старался рационализировать свою работу, чтобы не терять ни одной лишней минуты. Он использовал каждые четверть часа, которые у него оставались иногда между обедом, заседанием, уходом на работу и т. д., чтобы, сев за стол с начатой работой, продвинуть ее несколько вперед. В этом смысле он был настоящим стахановцем.

По отношению к своим подчиненным, сотрудникам, начинающим палеонтологам А. А. Борисяк был прост, доступен, внимателен, но достаточно требователен. Он придавал серьезное значение первым шагам молодого ученого, умел отметить и положительные результаты работы начинающего.

В палеонтологическом исследовании Алексей Алексеевич большое значение придавал интуиции. Но он считал, что для того, чтобы эта интуиция и природное дарование проявились, необходимо произвести большую работу: приглядеться, всмотреться в материал, вчитаться в литературу еще и еще раз, пока не сделаются ясными отдельные видовые признаки и общие очертания вида. Для этого нужна упорная систематическая работа.

Он охотно признавал достижения своих способных учеников, а некоторые работы даже начинающих ученых восхвалял при каждом удобном случае. Помню, например, что одну из первых работ Л. С. Либровича, о своеобразной губке, Алексей Алексеевич ставил постоянно в пример, как образец настоящего научного подхода к исследовательской работе.

С другой стороны, он был выше мелочного самолюбия, свойственного многим, даже крупным, ученым, болезненно реагирующим на пропущенную ссылку на их работы или видящим во всем расхищение своих идей. Напротив, Алексей Алексеевич щедро «раздавал» свои мысли ученикам, которые их развивали, и не боялся потерпеть от этого ущерб. Это и понятно, он был на голову выше своих последователей и шел впереди их. Алексей Алексеевич был настоящим главою «школы». Помню такой случай. Издавая свой «Курс палеофаунистики», задуманный по идее Алексея Алексеевича и преподававшийся отдельно по его инициативе, я по неопытности упустил из виду сослаться в предисловии на то, что

первая попытка этого рода—небольшая конспективная книжка под сходным названием—была написана самим А. А. Борисяком. Алексей Алексеевич, никогда не упоминая об этом, приветствовал мою книгу, и я только после второго издания заметил свою оплошность. В лице Алексея Алексеевича с крупным ученым соединился и крупный человек.

Алексей Алексеевич был очень настойчив и даже педантичен во всем, что касалось научной работы, и обнаруживал постоянную волю в доведении до конца каждого начинания. Следует иметь в виду, что эта воля не сгибалась перед тяжелым недугом, которым Алексей Алексеевич страдал со студенческих лет — туберкулезом. Напротив, он властвовал над ним всю жизнь и покорял его себе, пока в самом конце жизни туберкулезный процесс, распространившись на мозг, не сломил его в короткой борьбе.

Сейчас же по окончании Горного института в 1896 г., уже больной, Алексей Алексеевич отправился работать и лечиться в Крым. Несмотря на принятые меры, туберкулез легких развивался, и летом 1900 г. Алексей Алексеевич слег с высокой температурой. Доктора приговорили его к смерти. Благодаря самоотверженному уходу жены и собственной воле к жизни он поправился, а в дальнейшем педантичным режимом и осторожностью окончательно укрепил свое здоровье. Но через много лет началось ухудшение и выяснился туберкулез почек и позвоночника. Алексей Алексеевич снова стал систематически лечиться. Его смотрел и поставил диагноз известный профессор С. П. Федоров, который демонстрировал его на съезде врачей. Когда С. П. Федорову коллеги задавали вопрос,— сколько может продлиться туберкулез почек в такой стадии, он ответил: самое большое—3 года. Это был второй смертный приговор. Но Алексей Алексеевич не сложил рук, а настойчивое и строгое лечение привело к затуханию процесса. С тех пор он прожил еще более 30 лет. Система лечения и настойчивость в режиме спасли жизнь Алексея Алексеевича и сохранили его надолго для плодотворной работы в науке.

Всякий соприкасавшийся с Алексеем Алексеевичем видел, что он не узкий специалист, интересующийся только палеонтологией, но широко образованный ученый. Он интересовался не только естествознанием, но читал много и по социологии, философии, истории, искусству и литературе, бывал на выставках, литературных дискуссиях и в концертах. В молодые годы он с успехом играл на цитре, выступая на гимназических вечерах, и пел в студенческом хоре «Gaudeamus». У него было большое чувство юмора и заразительный смех. Есть одна групповая фотография из экскурсии 1911 г. в Подмосковье, где видно, как от души хохочет Алексей Алексеевич. Этот неослабевающий интерес ко всему живому и позволил ему сохранить до преклонного возраста то «чувство нового», которое отличает всех известных представителей передовой науки.

Чтение литературы и других произведений общей культуры нашло отражение в богатом выразительном языке биографии Ковалевского и других аналогичных произведений. Наконец, широкая начитанность и постоянный интерес к окружающей жизни создали тот широкий кругозор, которым он отличался как руководитель палеонтологической секции в Геологическом Комитете, а затем и Палеонтологического института Академии Наук.

Для А. А. Борисяка как ученого очень характерно, что он был не только выдающимся специалистом-геологом или палеонтологом, но он был мыслителем, естествоиспытателем с определенно выраженным мировоззрением. Дарвинист в палеонтологии, эволюционист в геологии, он всегда отстаивал определенный круг идей и целей в геологических

науках. Поборник точного факта, он никогда не преклонялся перед чистым эмпиризмом. Противник необоснованных теорий, он безидейности описания всегда противопоставлял стройность и последовательность геологического мировоззрения.

Обращаясь ко всему облику Алексея Алексеевича как человека и ученого, отчетливо видишь, что в нем все было подчинено науке; ученым он был прежде всего. Здесь он был непоколебим, строг, принципиален и не терпел никаких послаблений в качестве работы. Всю остальную жизнь он приспособлял к требованиям научной работы. Он был очень далек от дилетантизма или от типа человека, который занимается всем, а между прочим и наукой. Но в то же время Алексей Алексеевич всегда был и чувствовал себя гражданином. Пожертвование всей Сталинской премии на нужды фронта в последние годы жизни как нельзя лучше характеризует его как патриота социалистической Родины.

В настоящее время, когда у нас после исторической речи И. В. Сталина наука поднята на небывалую высоту и когда перед ней открылись необъятные просторы, нам, ученикам, друзьям и последователям А. А. Борисяка, особенно тяжело, что его нет сейчас с нами. Но память о нем еще долго будет вдохновлять нас и согревать наши сердца.

Ю. А. ОРЛОВ

А. А. БОРИСЯК И ПАЛЕОНТОЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Общеизвестно, что палеонтология исторически сложившейся естественной связью соединена со стратиграфией, палеогеографией и другими разделами исторической геологии. Но по своему основному содержанию, в качестве самостоятельной науки о живших когда-то организмах, палеонтология принадлежит к биологическим наукам. Палеонтология позвоночных еще более тесными узами, чем с геологией, связана со многими основными вопросами сравнительной анатомии, функциональной анатомии скелета, эволюционной морфологии, нормальной и патологической гистологии скелета и с другими биологическими науками, к которым она и относится прежде всего. На сложном скелете позвоночного отражены многие самые существенные черты организации животного. При рассмотрении вопросов палеоэкологии это часто дает возможность идти уверенно от организма к среде обитания и освещать ее с большой убедительностью по скелетным остаткам, казалось бы, скудным, сравнительно с живым организмом. Сказанное в особенности характерно для млекопитающих: их скелет отличается прекрасной моделировкой, весьма типичной для разных групп, и подробно изучен у современных представителей, дающих поэтому для понимания их ископаемых предков богатый сравнительный материал. Вполне понятно поэтому, что ископаемые млекопитающие были объектом изучения многих крупнейших палеонтологов, в том числе нашего выдающегося соотечественника эволюциониста В. О. Ковалевского.

А. А. Борисяк приступил к работе над позвоночными после большой предварительной геологической работы, а также работы в области палеонтологии беспозвоночных. Ко времени начала своей работы над позвоночными он написал превосходный курс палеонтологии (часть 1. Беспозвоночные, 1905, и часть 2. Позвоночные, 1906, изд. Сабашниковых), притом не только на уровне фактических данных мировой литературы того времени, но и, в отличие от большинства курсов той поры, интересный по своему эволюционному построению. Над ним, как и над всеми своими учебными пособиями, А. А. Борисяк работал весьма тщательно. Его интересовали функциональная анатомия скелета, с которой он знакомился у П. Ф. Лесгафта, и общие вопросы дарвинизма, на защиту которого он встал в своей статье (1899), направленной против антидарвиновского выступления маститого академика Фаминцына.¹

Таким образом, А. А. Борисяк был подготовлен к палеонтологии позвоночных не только по объему проработанного и прочитанного, но

¹ Первостепенное значение дарвинизма в качестве фундамента, на котором стало возможно развитие палеонтология, как биологической эволюционной науки, А. А. Борисяк подчеркивал и в своей первой работе о пластинчатожабрных моллюсках (1899).

и по своим общим склонностям и вкусам (см. также Орлов, 1944). Поэтому вряд ли можно говорить о «случайности» перехода А. А. Борисяка в его палеонтологической (и вообще научной) работе к палеонтологии позвоночных при находке сарматской фауны млекопитающих в Севастополе; эта случайность была скорее «неосознанной закономерностью», и, вероятно, он, рано или поздно, все равно ушел бы в палеонтологию позвоночных — не на этой, так на другой крупной «находке».

Общий объем работы А. А. Борисяка в палеонтологии позвоночных и вклада, внесенного им в эту своеобразную область палеонтологии, весьма велик. Этот вклад тем более важен для развития нашей отечественной и мировой науки, что в многолетней работе А. А. Борисяка всегда были объединены личная научная работа с большой организационной. Эта последняя, по специфике палеонтологии позвоночных, очень трудоемка и первоначально важна для успеха самой научной работы.

* * *

Если не считать краткой статьи об ископаемом крокодиле из верхнего мела Крыма (1913), то все работы А. А. Борисяка по палеонтологии позвоночных посвящены ископаемым млекопитающим, по преимуществу третичным. Над этим материалом он работал тридцать лет; работая над ним, он отдыхал от постоянной, по существу непосильной для него, с его слабым здоровьем, огромной научно-педагогической, организационной и общественной работы; над этим же материалом А. А. Борисяк думал и о тех общих проблемах палеонтологии, которые он считал основными и завещал созданному им в Академии Наук СССР Палеонтологическому институту.

В палеонтологии позвоночных с именем А. А. Борисяка связано прежде всего изучение и описание обширного фактического материала, давшего совершенно новое освещение истории наземной жизни на территории Азии в кайнозое и одновременно толчок к большим палеонтологическим экспедициям и работам в Центральной Азии.

Сама по себе палеофаунистика не представлялась А. А. Борисяку основной задачей палеонтологии позвоночных (и палеонтологии вообще), хотя в личных беседах он неоднократно говорил, что, быть может, ни в чем эволюция не сказывается так ярко и наглядно, как в смене фаун.

А. А. Борисяка всегда влекла к себе широкая общая картина эволюции земли и жизни, как ее рисовал его любимый учитель А. П. Карпинский. Алексей Алексеевич, естественно, придавал весьма большое значение истории фаун, но не поверхностной, в виде списков видов для стратиграфических целей, часто на основе беглого знакомства с полевыми сборами, а основанной на детальном и углубленном изучении ископаемых остатков, хотя бы на первых порах и фрагментарных. Описания ископаемых остатков должны быть не только точны, но и полноценны в смысле понимания ископаемого (раковины, черепа, зубы, кости) как биологического объекта, на который необходимо уметь смотреть, прежде всего, глазами биолога. Сказанное не следует понимать как ненужность предварительных описаний, статей и заметок о новых фаунах и об отдельных интересных находках и т. д. Наоборот, такая предварительная регистрация необходима, как и более детальная «научная инвентаризация» (А. А. Борисяк 1928). Сам А. А. Борисяк уделял ей много времени (см. список его работ). Без этого, как вообще без накопления фактического материала, невозможно было бы развитие отечественной палеонтологии позвоночных, которое А. А. Борисяк считал весьма важной «очередной задачей русской палеон-

тологии» и которому он посвятил много внимания. На организационной и, я бы сказал, организующей деятельности А. А. Борисяка мы остановимся ниже; предварительное упоминание о ней представляется существенным, так как вопросы и мысли, связанные с постановкой у нас палеонтологии позвоночных в должное и равноправное положение с палеонтологией беспозвоночных (в глазах фактических «хозяев» палеонтологии — геологов), возникли у А. А. Борисяка, несомненно, с самого начала его работы над третичными млекопитающими. По его рассказам, один из его учителей, в то время директор Геологического Комитета, академик Ф. Н. Чернышев указывал ему неоднократно на то, что Комитет не есть место для работы в области палеонтологии позвоночных и что эту работу надо перенести на почву Академии Наук. Таким образом, эти мысли о том, где и как «ставить» палеонтологию позвоночных, были у А. А. Борисяка неразлучны с его собственной научной работой в палеонтологии позвоночных с самого начала этой работы.

До работ А. А. Борисяка, в России существовала почти исключительно «стратиграфическая» палеонтология беспозвоночных, т. е. палеонтологическая служба, имеющая первостепенное народнохозяйственное значение. Отдельные превосходные палеозоологические работы А. П. Карпинского по эласмобранхиям, открытия и раскопки В. П. Амалицкого, серия интересных работ М. В. Павловой и некоторых других с описаниями верхнетретичных млекопитающих Бессарабии и четвертичных Севера России, не меняли общей картины. Но эти работы готовили почву для постановки у нас палеонтологии позвоночных в то положение, которого она явно заслуживала по уже выяснившимся палеонтологическим богатствам нашей необъятной территории, с ее обширными площадями осадочных толщ разнообразного геологического возраста.

*
* *
*

Как отмечено выше, первая крупная заслуга А. А. Борисяка в палеонтологии позвоночных — это обогащение русской палеонтологической науки огромным новым фактическим материалом и, прежде всего, открытием ряда новых фаун из различных горизонтов третичных континентальных отложений нашей обширной страны. Первой по времени опубликованной крупной работой в этом направлении, вошедшей в мировую литературу, была «Севастопольская фауна» (1914—1915), вышедшая, после ряда предварительных сообщений и заметок, в серии «Трудов» Геологического Комитета и давшая ее автору Первую Ахматовскую премию Академии Наук. Для цельности изложения мы приведем краткий обзор работ А. А. Борисяка, посвященных новым фаунам третичных млекопитающих СССР, не в хронологическом порядке работ, а в последовательности геологической хронологии, начиная с наиболее древней фауны.

Наиболее ранняя из этих фаун — индрикотериевая — впервые установлена А. А. Борисяком для Азии и названа так по типичному для нее гигантскому безроговому носорогу, *Indricotherium asiaticum* Borissiak, обнаруженному в олигоцене Казахстана, на побережье озера Челкар-тепиз (Челкар-Денгиз) Актюбинской области, в Тургайской Столовой стране (Тургайской степи) в 1912 г. Индрикотерий представляет своеобразную смесь признаков специализации (гигантизм, удлиненные как у лошадей метакарпальные и метатарсальные кости) и примитивности (просто устроенные коренные зубы, как у древнейших носорогов типа североамериканского эоценового-нижнеолигоценного *Trigonias*; недоразвитый третий вертел бедра). Наряду с «южным слоном», *Elephas*

meridionalis. — это самое крупное наземное млекопитающее. Очень интересен описанный А. А. Борисяком в той же фауне небольшой архаичный носорог — аллацеропс (эпицератерий), возможно, близкий к прямой линии предков более поздних, дошедших до современности носорогов (в отличие от угасших без потомства гигантских индрикотериев). Кроме того, найден совсем мелкий носорог, вероятно из дицератериев (с парными рогами, правым и левым, сидевшими рядом, в отличие от непарных у остальных носорогов). Особенно интересны мелкие формы, совершенно новые — тапироидный *Colodon orientalis* (американская форма) и очень архаичный представитель своеобразных когтистых непарнопалых — халикотериев, *Schizotherium turgaicum* Бог.; примитивные свинообразные — антракотерии; грызуны *Tsagonomys*, *Cricetops affinis* (Arg.). Вся фауна в целом носит азиатский характер, так как не содержит представителей, которые роднили бы ее с одновременной фауной Европы, в то время отрезанной от Азии морским проливом. Возможно даже, что правильнее, опираясь на всю совокупность накопившихся позднее данных (А. А. Борисяк, 1943), характеризовать олигоценовую фауну Азии, как связанную с Северной Америкой.

Открытие А. А. Борисяком в Азии впервые нижнетретичной фауны млекопитающих, имевшей в своем составе североамериканские элементы, представляло не только выдающийся палеозоологический, но и крупный палеогеографический интерес. Впоследствии на северном берегу Аральского моря (А. А. Борисяк, 1943) была обнаружена и описана им в ряде сообщений фауна с гигантскими носорогами — аралотериями (*Aralotherium prochorovi* Бог.), близкая к индрикотериевой, но, видимо, более молодая, хотя все еще олигоценовой эпохи. Аралотерий отличается от индрикотерия большей моляризацией передних коренных зубов и несколько другим характером постановки кисти и стопы конечностей, быть может, приспособленных к более мягкому влажному грунту, чем у индрикотерия.

Раскопки Палеонтологического института на Аральском море, в настоящее время еще не доведенные до конца, дали, помимо аралотерия, другого нового носорога, *Aceratherium aralense* Бог. — возможно, предка неогеновых носорогов, пошедших в своей дальнейшей эволюции в направлении эласмотериев. Эти же раскопки дали, кроме носорогов, серию грызунов: *Palaeocastor* sp., *Steneofiber* sp., *Schaubeumys aralensis* Arg., *Sch. woodi* Arg., *Aralomys gigas* Arg., *Agispelagus simplex* Arg., *Protalactaga borisiaki* Arg., *Eumysodon spurius* Arg., *Eumysodon orlovi* Arg., мелких примитивных жвачных (*Prodermothorium*, *Lophiomeryx*, *Miomeryx*), хищника из семейства кошек, насекомоядного «*Palaeosaptor acridens* Matthew» (известен из олигоцена Монголии).

Следующая по возрасту, более молодая фауна, принадлежащая, вероятно, слоям, переходным от олигоцена к миоцену, была установлена А. А. Борисяком и описана им в ряде сообщений по материалам, добытым Палеонтологическим институтом из местонахождения Асказансор в Голливой степи Казахстана (Бетпақдала). В этой фауне А. А. Борисяком установлены различные носороги, в том числе носорог, близкий к *Rhinoceros tagicus* Роман из Западной Европы, но с более моляризованными премолярами; антракотерии (*Hemimeryx*) и другие, мелкие, парнокопытные; мелкие и крупные хищники (*Amphicyon*, саблезуб и др.). Кроме того, здесь найдены остатки черепов и древесина широколиственных пород. Наиболее богатый материал принадлежит крупному новому халикотерию, *Phyllotillon betpakdalensis* (Flerov), которому посвящена интересная специальная монография — последняя из крупных работ, написанных А. А. Борисяком, вышедшая из печати посмертно (1946).

В Центральной Азии (Китай, Монголия) аналогичной фауны пока не найдено, и общие черты с бетпакдалинской обнаруживает, по мнению А. А. Борисяка, скорее всего фауна холмов Бугти Южной Азии (Белуджистан, Индостан). Наличие некоторых крупных млекопитающих придает фаунам Бетпакдала — Бугти «олигоценовый» характер, и эти фауны, по А. А. Борисяку, не могут быть моложе перехода от олигоцена к миоцену.

Три упомянутые выше фауны носят, как установил А. А. Борисяк, явно «азиатско-американский» облик. Иной характер имеет следующая по возрасту нижнемиоценовая фауна, когда, ко времени установления сухопутной связи между Азией и Европой, после исчезновения разъединявшего их вдоль восточного склона Урала Тургайского пролива, уже вымирают гигантские носороги с сопутствующей им фауной грызунов и других мелких млекопитающих, и появляются хоботные — настоящие мастодонты. Из носорогов остаются, с одной стороны, длинноногие, типа *Aceratherium lemanense* Romel, с другой — коротконогие, бегемотоподобные, типа телеоцерасов. Эта единственная до сего времени в СССР настоящая нижнемиоценовая фауна млекопитающих была установлена А. А. Борисяком из местонахождения в северной части Тургайской степи, по среднему течению реки Джиланчик. Из этой фауны А. А. Борисяк описал носорогов (*Aceratherium depereti* Bor., *Brachypotherium aurelianense* var. *gailiti* Bor., почти полные скелеты), явно близких к нижнемиоценовым носорогам Западной Европы (Франция); нового мастодонта *Mastodon atavus* Bor., самого примитивного из ряда *Mastodon angustidens* (почти полный скелет); другого примитивного мастодонта *Trilophodon inopinatus* Borisjak et Beljaeva. Кроме перечисленных, палеонтологическими экспедициями Академии Наук СССР здесь добыты остатки других мастодонтов, грызунов, антракотерии, черепахи (*Testudo turgaica* Rjabinin) и др.

Интерес со стороны палеонтологов ко всем этим новым данным был так велик, что первые статьи А. А. Борисяка были переведены и опубликованы, независимо друг от друга, в Англии и в Америке.

Следующая, более молодая, но ближайшая по возрасту к Джиланчикской — среднемиоценовая фауна станицы Беломечетской, на Северном Кавказе (практически пока единственное в СССР местонахождение фауны млекопитающих этого возраста, если не считать разрозненных находок *Mastodon angustidens*). А. А. Борисяк в этой установленной им новой для СССР фауне обнаружил новое совершенно необычное семейство хоботных, представленное платибелодоном (*Platybelodon danovi* Bor.) — замечательным мастодонтом с плоскими, лопатообразными бивнями в нижней челюсти и редуцированными в верхней; далее, типичного анхитерия (*Anchitherium aurelianense* Cuvier) и нового представителя миоценовых лошадей (*Paranchitherium karpinskii* Bor.) с более высокой дифференцировкой зубов, соответствующей североамериканскому парагиппусу, но не идентичного ему. Здесь же имеется новый носорог с зачаточным рогом на носовых костях, *Dicerorhinus caucasicus* Bor.; из хищников — крупный амфицион (*Amphicyon*); из грызунов *Palaeocricetus* sp. и *Cricetodon caucasicus* Arg.

Наконец, наиболее молодая из числа подробно изученных А. А. Борисяком фаун — гиппарионовая фауна из Севастополя, типичная в смысле своего общего состава (трехпалая лошадь — гиппарион, носороги, жирафы, антилопы, газели, виверровые и т. д.), интересна своим ранним для этой фауны геологическим возрастом: она датируется А. А. Борисяком как среднесарматская, так как была заключена в верхней части среднесарматского известняка. Повидимому, это наиболее древний из известных этапов развития гиппарионовой фауны. В составе севастопольской фауны

А. А. Борисяк установил и изучил следующих млекопитающих: из носорогов — *Aceratherium zernovi* Bor., из лошадиных — особую расу гиппариона — *Hipparion gracile* var. *sebastopolitanum* Bor., из парнопалых — жираффу *Achtiaria expectans* Bor., из антилоп *Tragocerus leskewitschi* Bor. и *Gazella* sp., из хищников — *Ictitherium tauricum* Bor. Среди некоторых своеобразных черт, которые обнаруживает севастопольская фауна, характерен относительно небольшой рост ее представителей.

Для сравнения добытого в Севастополе материала с коллекциями западноевропейских музеев, в 1911 г. А. А. Борисяк предпринял заграничную поездку, во время которой работал в музеях Вены, Мюнхена, Штутгардта, Дармштадта, Парижа, Лондона, Галле, Берлина.

Уже из приведенного беглого обзора фаун, изученных А. А. Борисяком, виден огромный труд, выполненный автором, и то первостепенное значение, которое эти работы имеют для палеонтологии млекопитающих, истории их в Старом Свете, а также для стратиграфии континентальных третичных отложений, столь широко распространенных на огромных пространствах СССР. Завершением этой многолетней планомерно проводившейся работы был общий обзор третичных фаун млекопитающих Союза ССР в превосходной сводке, посвященной автором 25-летию советской палеонтологии и опубликованной в тяжелое для А. А. Борисяка время эвакуации, в период Великой Отечественной войны (1943). Здесь, помимо итогов, приведены интересные сопоставления с теми третичными фаунами Старого Света (главным образом Азии), местонахождения которых гораздо теснее связаны с нашими, чем западноевропейские (к тому же гораздо лучше изученные, чем азиатские). Дается также критика некоторых взглядов на стратиграфические корреляции третичных отложений, приводившихся в последние годы в западноевропейской и североамериканской литературе. Эта небольшая книжка в скромном — военного времени — издании Киргизского Государственного издательства имела заслуженный успех.¹

*
* *

А. А. Борисяку принадлежит ряд остеологических и одонтографических работ, в том числе крупных монографий, посвященных по преимуществу наиболее интересным копытным из состава упомянутых выше фаун. Сюда относятся большие работы, подробные и образцовые по точности описания и сравнения с другими родственными формами, посвященные носорогам (индрикотерий, эпиацератерий, дицерорин), лошадям, мастодонтам, медведям. На некоторых из этих работ, несмотря на их специальный характер, следует остановиться, дабы ознакомиться с теми интереснейшими ископаемыми млекопитающими, которых ввел в науку А. А. Борисяк, и отметить общие черты, объединяющие эти работы.

По хищникам, если не считать небольшой статьи об ископаемом морже с побережья Охотского моря (1930), А. А. Борисяк написал две небольшие (1930, 1931) и одну большую (1932) работы, посвященные новой своеобразной расе пещерного медведя. Материалом послужили пять скелетов, добытых при рытье колодца в 1926 г. около г. Краснодара. По сравнению с типичным крупным пещерным медведем, краснодарский характеризуется не только совсем небольшим ростом (значительно меньше обычного бурого медведя), но и тем, что признаки пещерного медведя у него вы-

¹ Вторым изданием у нас она выпущена совместно с «Каталогом местонахождений третичных наземных млекопитающих СССР», составленным Е. И. Беляевой (1948).

ражены в еще более резкой форме, чем у типичного европейского *Spelaearctos*: еще более укороченная морда, еще большее изменение коренных зубов в направлении всеядности, еще большая (относительная, разумеется) массивность скелета; большая косолапость. Некоторые архаические черты в строении зубов краснодарского медведя не позволяют выводить его непосредственно из обычного европейского *Spelaearctos spelaeus* и побуждают рассматривать как ветвь, берущую начало от общего со *Sp. spelaeus* корня, но в дальнейшем развивавшуюся самостоятельно, вероятно, степную расу пещерных медведей. Такое толкование позволяет объяснить и мелкий рост, позволявший прятаться в траве, и характер зубов, приспособленных преимущественно к растительной пище, и еще одну характерную особенность скелета этого *Sp. spelaeus rossicus*: он не обнаруживает укорочения задних конечностей, свойственного типичному *Sp. spelaeus*. Пересмотр материалов некоторых западноевропейских музеев привел А. А. Борисяка также к выводу о наличии в Западной Европе в четвертичное время наряду с мелкими особями, которые можно рассматривать как результат измельчания *Sp. spelaeus*, быть может, и вызванного дегенерацией, вполне нормальной мелкой расы (возможно — рас), отличной от вышеописанной. Впоследствии, как выяснило изучение А. А. Борисяком материалов из лёсса юга Украины (около Херсона, рисский возраст), степная раса имела довольно широкое географическое распространение (1931).

А. А. Борисяку принадлежит несколько интересных работ по хоботным, именно мастодонтам. Из нижнего миоцена Казахстана описан, совместно с Е. И. Беляевой, серридинтин (*Serridentinus inopinatus* Bor. et Bel. 1928), любопытный своей принадлежностью к группе, выделенной Осборном в этот род по материалам Северной Америки и, таким образом, как оказалось, имевшей в начале неогена весьма широкое географическое распространение. Из других мастодонтов этой же фауны, в общем характеризующихся своей примитивностью, наиболее интересен описанный по почти полному скелету новый мастодонт (*Mastodon atavus* Bor., 1936), один из наиболее архаичных членов ветви *Palaeomastodon* — *Mastodon angustidens*. *M. atavus* занимает как бы промежуточное между ними положение, но по некоторым признакам своеобразной специализации в строении зубов и конечностей и, пожалуй, по крупному росту, не может считаться прямым предком *M. angustidens*. Повидимому, это кобовая ветвь, отделившаяся от весьма древней стадии главного эволюционного ствола и, судя по некоторым особенностям коренных зубов и бивней, удлиненным конечностям и росту, приспособленная скорее к степному (лесостепному) образу жизни, в отличие от «водных» или прибрежных форм, характеризующихся уплощенными бивнями и небольшим ростом. Изучение мастодонтов из нижнего миоцена Казахстана вместе с материалами из других областей Азии привело А. А. Борисяка к выводу о полном подтверждении высказанных им ранее предположений (1928) о том, что в начале неогена центральная и южная Азия представляли в т о р и ч н ы й ц е н т р р а з в и т и я этой важной группы хоботных, пришедшей сюда из Африки — первичного центра своего развития. Здесь, на своей второй родине, в течение нижнего и, быть может, среднего миоцена мастодонты дали ряд ветвей, частью вымерших, частью расселившихся по Старому и Новому Свету. Эта концепция А. А. Борисяка впоследствии была принята всеми крупнейшими палеонтологами.

К очень интересным выводам (1928) о существовании в миоцене особой ветви мастодонтов, представлявшей новое, ранее неизвестное направление их эволюции, А. А. Борисяк пришел на основе изучения остатков

одного из двух видов мастодонтов в составе анхитериевой фауны, установленной им на Северном Кавказе (см. выше). Эта новая весьма оригинальная ветвь, развившаяся, повидимому, из предков типа *Phiomia* (из олигоцене Северной Африки), привела к своеобразным мастодонтам, которые, в противоположность подавляющему большинству, пошли по пути не увеличения верхних бивней (как обычно), а их редукции, вплоть до полного исчезновения у платибелодона (*Platybelodon danovi* Бог.).

Платибелодоном А. А. Борисяк назвал этого мастодонта за другую, совершенно необычную особенность — плоскую, лопатообразную форму нижних бивней, образующих вместе с расширенным симфизом нижней челюсти своего рода совок или лопату.

Беломечетская фауна (носороги, лошади, мастодонты и другие наземные млекопитающие) была добыта из морских осадков, куда она попала, очевидно, случайно. О направлении адаптации этого мастодонта приходится судить лишь по морфологическим особенностям, а не по отложениям, в которых он был найден.

Исчезновение верхних бивней доказывает ненужность их животному для защиты или для рытья и пригибания ветвей, как это имело место у других мастодонтов с прогрессивной эволюцией бивней. У него был, видимо, другой, вполне надежный, способ избегать хищников. Все это, по мнению А. А. Борисяка, говорит в пользу того, что этот мастодонт «не последовал за типичными мастодонтами в степи и леса». Огромный, но относительно тонкий ложкообразный нижний ростр был пригоден лишь для мягкого, водянистого грунта. Животное «пошло в обратном направлении от берега реки», чем типичные мастодонты: оно питалось и укрывалось от врагов в воде, а не в лесу. Широкая ложкообразная форма нижнего ростра платибелодона, строение коренных зубов и другие особенности строения подтверждают эту догадку. Этот мастодонт, как и его нижнетретичные предки, не имел хобота и с помощью мускулистой верхней губы, прикрывавшей нижнюю челюсть, захватывал выкапывавшуюся с песком и илом водную растительность, которая сортировалась и прополаскивалась в «ложке» прежде чем пища попадала в рот. Любопытно, что, несмотря на своеобразную специализацию резцов и передней части черепа, коренные зубы платибелодона проходят свою эволюцию совсем так же, как и у потомков других филогенетических ветвей *Phiomia*, составляющих подсемейство *Longirostrinae*. В этом, по мнению А. А. Борисяка, нельзя не видеть подтверждения идеи независимого развития признаков, высказанной впервые В. О. Ковалевским и разработавшейся затем (правда, с доведением иногда до абсурда) главным образом американскими палеонтологами при их филогенетических построениях.

Приведенные здесь палеоэкологические выводы А. А. Борисяка, основанные на изучении северокавказского материала по платибелодону, нашли полное подтверждение при работах американских палеонтологических экспедиций в Центральной Азии, обнаруживших многочисленные остатки платибелодонов в отложениях топей побережий верхнетретичных озер.

Многочисленные работы А. А. Борисяка посвящены носорогам, по которым он был признан лучшим специалистом у нас и за границей (ввиду чего и получал предложения из Американского Естественного исторического музея в Нью-Йорке взять на себя научную обработку сборов по носорогам из Центральной Азии).

Несколько особняком стоит первая, сравнительно небольшая работа А. А. Борисяка, относящаяся к этой, когда-то широко распространенной и многочисленной группе непарнопадных — «О зубном аппарате *Elasmotherium caucasicum* n. sp.» (1914). Она посвящена морфологии зубов этого

до сих пор неполно изученного самого крупного четвертичного носорога, стоящего по своему строению совершенно особняком среди своих сородичей. А. А. Борисяк высказывает в этой работе интересные предположения о возможном значении некоторых особенностей структуры зубов, в частности складчатости их эмали, возможных половых отличиях, а также рассматривает вопросы, связанные со сменой зубов эласмотерия.

Палеогеновым носорогам индрикотериевой фауны посвящены две крупные монографии: одна — эпицератерию (*Epiaceratherium turgaicum* Bor., ныне аллацеропсу, *Allacerops*, 1918) другая — индрикотерию (1923).

В первой детально описывается почти полный скелет этого весьма примитивного носорога, в котором сочетаются признаки типичных носорогов и тапира (шейный и отчасти грудной отдел позвоночного столба); копыта же приближаются к лошадиным, и весь скелет вследствие своей стройности на первый взгляд кажется не носорожьим. Между тем через *Aceratherium*, занимающего — морфологически — промежуточное положение между аллацеропсом (эпицератерием) и типичными носорогами, аллацеропс стоит, повидимому, на прямой линии к дожившим до современности носорогам. Любопытно, что эпицератерий, миниатюрный по сравнению со своим современником и сочленом общей для них фауны — гигантом индрикотерием — принадлежит одному с индрикотерием типу по своим архаично устроенным зубам. По мнению А. А. Борисяка, крупные различия этих двух, столь непохожих друг на друга на первый взгляд носорогов, кроме размеров, т. е. в форме костей и их сочленовных поверхностей, должны быть отнесены на счет в высокой степени своеобразной специализации индрикотерия.

Индрикотерию, кроме ряда предварительных сообщений и статей у нас и в мемуарах французского Геологического Общества (1923), посвящена большая монография в Записках Российской Академии Наук за 1923 г. («О роде *Indricotherium* n. gen.»). Сама работа была закончена значительно раньше (доложена в Академии Наук еще в 1916 г.), начата печатанием в 1917 г., но по обстоятельствам первой мировой войны и периода блокады и гражданской войны закончена печатанием лишь в 1923 г. На основе изучения остеологии на большом материале Академии Наук А. А. Борисяк приходит к выводу, что индрикотерий представляет настоящего носорога, образующего весьма специализованную ветвь среди примитивных представителей обширного семейства носорогов.

С одной стороны, индрикотерий обнаруживает черты сходства не только с древнейшими представителями семейства, но и несет признаки еще более древних форм, чем сами носороги, например гиракодонтов, или даже совсем отдаленных от носорогов, каковы тапиры и их нижнетретичные сородичи — лофиодонты. Таковы зубы индрикотерия, самые примитивные для носорогов, каких до сих пор среди настоящих носорогов не было известно. Примитивны по своим пропорциям и характеру суставных поверхностей и отростков и кости скелета; несмотря на гигантский рост индрикотерия, они относительно стройны и, во всяком случае, еще не приобрели тяжеловесной массивности, обезображивающей новейших представителей носорогов. Это относится и к длинным костям и к «мелким» (карпальные и тарсальные); при этом среди последних наблюдаются в особенности примитивные (тапирообразные) черты.

Наряду с этим характерна специализация в строении конечностей, явно идущих к однопалости с сильной редукцией боковых пальцев, отходящих назад, как у лошадиных, и, как у них, сплюснутых в сагиттальном направлении; «лошадиные» признаки наблюдаются и в строении других костей конечностей, преимущественно карпальных, частью тарсаль-

ных; *trapezoidium* получает совершенно ту же форму, что у гиппариона, только колоссальных размеров. Лошадиное же строение получает нижний конец локтевой кости и т. д. Впрочем «лошадиные» черты лишь частично являются признаками своеобразно конвергирующей с лошадьми специализации, частью же могут быть рассматриваемы как общие примитивные признаки, свойственные еще древнейшим непарнопалым.

Монодактилию индрикотерия также нельзя понимать полностью в том смысле, как у лошадей; некоторые особенности строения кисти, видимо, связаны с гигантизмом животного. Короткие тела позвонков и вертикально стоящие кости колоннообразных конечностей придают индрикотерию несколько слоновобразный облик. Интересно, что именно позвоночный столб обнаруживает наибольшее отклонение от носорожьего типа.

В общем, по всем основным признакам индрикотерий стоит особняком среди других носорогов, и А. А. Борисяк совершенно правильно рассматривает его как обособленную, совершенно своеобразную ветвь носорогов.

Впоследствии, при изучении аралотерия, Алексей Алексеевич вернулся к вопросу о соотношении индрикотерия с другими гигантскими носорогами — белуджитерием и парацератерием — и намечил две линии развития этих сухопутных гигантов: одна из них объединяет *Indricotherium* — *Baluchitherium*, с квадратными брахиодонтными зубами и «монодактилизующими» конечностями; другая — *Paraceratherium* — *Aralotherium*, с треугольной коронкой ложнокоренных и более короткой и широкой ступней (А. А. Борисяк не успел закончить обработку интереснейших материалов с Аральского моря, и доведение этой работы до конца — дело будущего).

Из верхнетретичных носорогов подробнее других А. А. Борисяком были изучены: нижнемиоценовый брахипотерий (*Brachipotherium aurelianense* Nouel, 1927), гиппопотамообразный, коротконогий, с длинным бочонкообразным туловищем и зачаточным рогом на кончике морды, вероятно, обитатель побережья озер и рек (1927), и *Aceratherium depereti* Bog., 1927, стройный и долгоногий, вероятно, хороший бегун. Оба они из нижнего миоцена Казахстана (Тургайская степь Актюбинской области) и оба вполне «западноевропейского облика».

В заключение обзора работ Алексея Алексеевича, посвященных ископаемым носорогам, следует отметить описание довольно полного скелета нового вида дикерорина, *Dicerorhinus caucasicus* Bog. из среднего миоцена Северного Кавказа и в связи с этой работой и небольшую статью о другом, новом, более раннем и мелком виде *Rhinoceros* — из Голодной степи Казахстана (фауна Бетпакадала). Эти два носорога, возможно, лежат на одной прямой линии, ведущей к крупному европейскому *Dicerorhinus schleiermacheri* Каур.

А. А. Борисяк предполагал дать общий обзор истории носорогов с построением филогенетического дерева, отдельные ветви которого изучались им лично с большой скрупулезностью в течение многих лет, притом не только на отечественных, но и на зарубежных материалах. Война и смерть не дали возможности довести эту работу до конца.

Очень интересные данные по эволюции семейства лошадей в Старом Свете в третичное время получены А. А. Борисяком при изучении среднемиоценовых Equidae с Северного Кавказа (1945). Наряду с типичным анхитерием (*Anchitherium aurelianense* Cuvier), впервые устанавливаемым на территории СССР, здесь оказался другой, новый, замечательно интересный трехпалый род лошадей. Он обладал более редуцированными, чем у анхитерия, боковыми пальцами, более редуцированной малой берцовой костью, рядом прогрессивных признаков в костях предплюсны, более

прогрессивными по сравнению с анхитерием зубами, несущими уже признаки высших лошадей. Этот новый род и вид А. А. Борисяк назвал *Paranchitherium karpinskii*. Сопоставление паранхитерия с другими Equidae выяснило наличие очень близкой, но не идентичной ему третичной лошади в миоцене Северной Америки. Там нет анхитерия, но есть морфологически ему очень близкий *Miohippus*; нет паранхитерия, но имеется представляющий по строению своих зубов тот же этап эволюции *Parahippus*. В некоторых деталях паранхитерий, впрочем, архаичнее своего североамериканского аналога парагиппуса, так как имеет еще признаки, оближающие его с анхитерием; с другой стороны, например, по положению своего клика он «перегнал» парагиппуса и приблизился к следующему этапу, который в Северной Америке представлен родом *Merychippus*. Те же особенности обнаруживают некоторые детали строения посткраниального скелета паранхитерия. Таким образом, паранхитерий — совершенно новое звено в родословной лошадей Старого Света, морфологически представляющее тот «шаг вперед», после анхитерия, к новым лошадям, каким в С. Америке был парагиппус после миогиппуса. Ни для анхитерия, ни для паранхитерия в Америке, где по лошадям собран колоссальный материал, нет тождественных родов, и эти оба «европейца» могут и не быть выходцами из Америки — вопреки обычному предположению о том, что лошади Старого Света появились из Нового, где шло развитие основного эволюционного ствола семейства. Это, по мнению А. А. Борисяка, снова, на этот раз вполне конкретно, ставит на очередь вопрос о возможности самостоятельного развития лошадей в Старом Свете, которую полвека назад категорически отрицала М. В. Павлова (1888).

В заключение обзора работ А. А. Борисяка по копытным следует остановиться на его большой последней монографии «Новый представитель халикотериев из третичных отложений Казахстана» (1946). Эта работа представляет интерес, выходящий далеко за пределы непосредственно изученного А. А. Борисяком скелетного материала.

Из всех непарнокопытных, халикотерии, известные в северном полушарии от эоцена до плейстоцена, — самые своеобразные животные, вооруженные огромными когтями вместо копыт; они были величиной от овцы до крупной лошади. Представленные в музеях мира не только фрагментами костей, но и десятками скелетов, — они тем не менее всегда были для зарубежных палеонтологов совершенно загадочны и по происхождению и по образу жизни. А. А. Борисяк дает ответ на эти вопросы на основе изучения новых больших материалов Палеонтологического института (в составе фауны Бетпакадала).

Бетпакадалинский халикотерий — крупное непарнопалое, величиной с рослую лошадь, с небольшой головой на длинной шее, с позвонками, у которых невральная дуга — мощная и с мощными суставными отростками, а тела позвонков — слабые; на длинных четырехпалых передних конечностях самый сильный — второй палец (не третий, как у всех других непарнокопытных); его фаланги образуют мощный крючок-зацепку; задние конечности, сравнительно с передними, короткие и массивные. Зубы явно листовидного типа (а не травоядного, приспособленного для твердых злаков и т. п.). А. А. Борисяк убедительно показывает, что филлотиллон, сохранивший в своих основных, архаических особенностях явно титанотериевые черты строения, всей своей позднейшей, издавна загадочной, экзотикой строения обязан приспособительной пластике, именно приспособлению к питанию листвой и мелкими веточками деревьев; с этим связаны и крюкообразно соединенные фаланги пальцев перед-

ней лапы с громадной когтевой фалангой (цепляние по коре деревьев), и мощь невральных дуг шейного отдела позвоночного столба (при добычании пищи с деревьев — работа по преимуществу разгибателей, т. е. спинных, а не вентральных мышц шеи). Вероятно, именно этот «уход в лес» и дал возможность халикотериям уцелеть до начала четвертичного периода включительно, подобно тому, как в лесах тропической Африки донныне уцелела окапи (*Okapia*) — архаичная жираффа с короткой шеей (очень близкая к примитивным ископаемым жирафам неогенового времени). Близко же родственные халикотериям титанотерии, оставшиеся в зоне лугов и лесостепи, погибли значительно ранее в неравной борьбе за существование с более прогрессивными и приспособленными к новой обстановке носорогами, лошадьми и другими копытными.

После обстоятельного и вместе с тем сжато изложенного описания строения скелета А. А. Борисяк дает его общую характеристику, сравнивает с другими халикотериями, рассматривает их отношения к другим группам непарнокопытных, в частности к титанотериям, с древнейшими из которых, как выясняется, халикотерии обнаруживают наибольшее родство по признакам наиболее устойчивым и общим для всех халикотериев. Далее А. А. Борисяк показывает несостоятельность существовавшей до сих пор классификации, основанной только на строении зубного аппарата (наличие конвергенции в пропорциях коронки коренных у резко различных по скелету, р а з н ы х филогенетических ветвей Старого и Нового Света); на основе тщательного функционального анализа скелета и зубного аппарата А. А. Борисяк восстанавливает образ жизни халикотериев и дает схему их филогении и классификации.

В этой капитальной работе, выполненной с величайшей тщательностью и опытом превосходного знатока остеологии и геологической истории непарнокопытных, обращает на себя внимание умение А. А. Борисяка видеть ископаемое животное живым в обстановке окружавшей его среды обитания, но отнюдь не по поверхностным общим впечатлениям от общего облика скелета, как это, к сожалению, часто бывает у палеонтологов, а в итоге подробного и продуманного во всех деталях функционального и экологического анализа скелета, на котором отражены и образ жизни и среда обитания.

Большинство монографических работ А. А. Борисяка по млекопитающим — чисто остеологические и одонтографические и не рассматривают, например, миологии ископаемых форм, поскольку о ней вообще можно судить по их скелету и сравнительной миологии современных. Причины этого заключаются в том, что трупный материал по носорогам, тапирам и хоботным практически недоступен. Однако при изучении скелета ископаемых копытных у А. А. Борисяка всегда настольным пособием были атласы и работы по миологии млекопитающих. Но и в пределах допущений о возможном функциональном значении самого скелета, зубов и т. д. А. А. Борисяк предпочитает быть, во избежание необоснованных суждений, осторожным, «академичным» (на первый взгляд — до сухости). Вместе с тем, на этих работах виден и постепенный рост самого А. А. Борисяка и его переход от работ первично описательного характера к исследованиям углубленного типа с широким биологическим содержанием. Для этих последних характерна одна общая черта: А. А. Борисяк никогда не ограничивается изучением данного, непосредственно описываемого животного, хотя бы и очень интересного, а всегда стремится понять и нарисовать его в общем ходе эволюции группы. А. А. Борисяк умеет видеть постепенную адаптивную дивергенцию и отдельных частей скелета, и животных в целом, и адаптивную дивергенцию их филогенетических

ветвей, при постепенном, в борьбе за существование, переходе поколений в новую нишу жизни. Приспособительная пластика халикотериев, по их полной необычности исключительно интересная и с большой убедительностью выясненная А. А. Борисяком, вполне могла бы быть сама по себе предметом специального исследования, которое, возможно, могло бы быть и еще более подробным, чем выполненное Алексеем Алексеевичем (некоторые детали реконструкции связок, мускулатуры). Но именно не она сама по себе, как и во всех работах А. А. Борисяка, была главной задачей автора; таковой он всегда считал разработку ф и л о г е н е з а, как основной и ведущей проблемы, которую палеонтология призвана решить для эволюционного учения своим гигантским документальным историческим материалом. Ведущим и наиболее интересующим А. А. Борисяка всегда является филогенез. В этом отношении очень характерна эта превосходная, к сожалению, последняя монография о халикотериях, которая сама по себе есть научное *sredo* А. А. Борисяка в палеонтологии, но не абстрактное или основанное на материале других авторов, а на весьма конкретном и очень интересном примере собственного исследования. В нем видны взгляды А. А. Борисяка на основную проблематику эволюционной палеонтологии, которые у него твердо установились к концу его жизни. А. А. Борисяк взял пример халикотериев и для своих теоретических, быть может, правильнее сказать, проблемных или «установочных» статей, которые были им написаны незадолго перед кончиной и опубликованы уже посмертно (1944, 1945, 1946, 1947).

В одной из этих статей А. А. Борисяк иллюстрирует последовательность и задачи работы научного изучения ископаемых остатков. Первый этап — морфо-экологический, иначе палеобиологический анализ строения скелета, для оценки и разделения признаков предковых, сохраняющихся у потомков без изменения на всех этапах эволюции, и других признаков, показывающих нарастающую специализацию в процессе приспособления к определенной экологической нише и, следовательно, дающих экологическую характеристику животных, позволяющих восстановить его «биологический тип» и дающих основу для реконструкции.

Эту работу А. А. Борисяк считает подготовительной для основной задачи палеонтолога — восстановления конкретных филогенетических отношений изучаемого ископаемого организма путем сравнительного изучения восстановленных морфо-экологическим анализом представителей данной группы — с определением их места в общем родословном дереве. Направление специализации и ее степень, как две координаты, определяют место каждого организма в этом общем родословном дереве. Возможно более точное, по мнению А. А. Борисяка, установление мест этих точек на ветвях родословного дерева и тем самым выяснение «конкретной филогении» (фактической, т. е. на ископаемых остатках) — важнейшая задача палеонтолога на современном этапе науки. Ископаемые остатки неполны, и одна палеонтология не может дать истории животных и растений, если не будет опираться на совокупность других биологических наук. Но роль палеонтологии, проверяющей филогению историческими фактами, расположенными на огромном протяжении геологических эпох, в этой общей работе биологических наук остается, по мнению А. А. Борисяка, ведущей — при условии перестройки палеонтологии из подсобной геологической дисциплины в крупную биологическую; на пути к этому, по его мнению, находится прежде всего советская палеонтология.

Этот же пример (халикотерий) А. А. Борисяк разбирает и в своем очерке «Основные проблемы эволюционной палеонтологии» (1947). Не останавливаясь здесь на проблемных статьях А. А. Борисяка, относящихся,

естественно, не к одним позвоночным, а к палеонтологии вообще, отметим лишь, что во всех этих статьях А. А. Борисяк настойчиво указывает на проблему филогенеза, как на основную проблему палеонтологии; при этом он подчеркивает, что правильное и полноценное построение филогении требует для своего осуществления использования всего объема данных, которыми может располагать палеонтолог как в своей науке, так и во всех смежных.

Написанные в значительной мере с целью пропаганды в пользу создания и организации советской эволюционной палеонтологии и выведения палеонтологии из состояния «служанки геологии» и чисто подсобной «геологической» дисциплины на положение самостоятельной, равноправной с другими науками о жизни биологической науки, эти статьи одновременно являются и пропагандой палеонтологии позвоночных. По указанной в начале настоящей статьи специфике многосторонних биологических связей, палеонтология позвоночных давно выросла и вышла из круга интересов геологии и стала «возрастающе» интересной для зоологии. Но палеонтология позвоночных в силу своей специфики приходится преодолевать ряд больших организационных трудностей. Они часто ставили и ставят палеонтологию позвоночных практически в положение бедной родственницы палеонтологии беспозвоночных. Сюда относятся: второстепенное по сравнению с палеонтологией беспозвоночных (особенно морских) стратиграфическое значение позвоночных, существенных главным образом для стратиграфии континентальных толщ, лишь за последние десятилетия тщательно изучающихся; сложность и дифференцированность строения и физиологии позвоночных; техническая трудность и часто огромная стоимость раскопок позвоночных, последующей лабораторной обработки (препаровки) добытого, реставрации и монтировки скелетов; необходимость постройки специальных больших зданий — музеев и т. д. Сказанное общеизвестно всем, знакомым с постановкой палеонтологической службы и палеонтологических музеев, и А. А. Борисяк в течение многих лет вел упорную борьбу за поддержку и развитие у нас планомерной и организованной постановки работ в области палеонтологии позвоночных, а не работ отдельных ученых-энтузиастов от случая к случаю, по мере отдельных находок.

В настоящее время в Академии Наук СССР в кругу биологических наук имеется созданный А. А. Борисяком Палеонтологический институт с находящимся в его составе музеем, пока более чем скромным по площади, но первоклассным по научным ценностям; у нас уже в течение ряда лет ведутся систематические сборы с крупными раскопками вымерших позвоночных; теперь можно оценить всю сумму энергии, вложенной А. А. Борисяком в организацию этой области палеонтологии, столь интересной и своеобразной по своей специфике и этой же специфике обремененной затруднениями, до сих пор стоящими на пути к нормальному развитию науки.

Началом крупных и планомерных раскопок с последующей технической обработкой сборов в дореволюционное время у нас были работы проф. В. П. Амалицкого (1860—1917), инициативе и энергии которого русская и мировая наука обязана огромным, первоклассной ценности, материалом по верхнепермским пресмыкающимся и земноводным. Как известно, эта «Северодвинская галерея» послужила первичным кристаллизационным центром, около которого постепенно начали накапливаться новые материалы по ископаемым позвоночным, преимущественно наземным. В этом труднейшем на первых порах деле создания организационной основы для палеонтологии позвоночных в 20-х годах этого столетия в Российской Академии Наук в Ленинграде работали рука об руку выдающийся

зоолог-палеонтолог академик П. П. Сушкин, возглавлявший Северодвинскую галерею и научную работу в области палеонтологии земноводных и пресмыкающихся, и А. А. Борисяк — в то время научный сотрудник Геологического Музея Академии Наук, заведывавший так называемым «Остеологическим отделом» и проводивший изучение ископаемых млекопитающих. П. П. Сушкину, выполнившему на материалах Северодвинской галереи ряд превосходных исследований, А. А. Борисяк был обязан всемерной поддержкой на первых порах организации систематических сборов ископаемых позвоночных с постановкой специальных экспедиций, научной обработкой, созданием препараторской лаборатории и т. д. После смерти П. П. Сушкина (1928), к которому Алексей Алексеевич всегда относился с величайшим уважением, весь труд по выведению палеонтологии позвоночных в ряд полноправных наук и все мероприятия по ее усилению в Академии Наук СССР выпали на долю А. А. Борисяка, который сумел объединить около себя ряд преданных делу сотрудников, их силами организовать регулярные экспедиции, положить начало созданию палеонтологического музея. Все эти мероприятия имели свое значение в пробуждении интереса и внимания к палеонтологии позвоночных в последние годы и в молодых Академиях Наук союзных республик (Киев, Баку, Тбилиси, Алма-Ата). Подробное описание всей выполненной в этом направлении А. А. Борисяком работы, перечень экспедиций и т. д., разумеется, невозможны в рамках настоящей статьи. Достаточно сказать, что в одних лишь «палеонтологически немых» третичных отложениях Казахстана экспедициями, снаряженными по инициативе и при содействии А. А. Борисяка, было обнаружено до 100 ископаемых видов млекопитающих, частью расширивших ареалы распространения ранее известных форм (и установивших возраст содержащих их отложений), частью — совершенно новых и представивших в ряде случаев выдающийся палеозоологический интерес. Выдающийся интерес представляют открытые Институтом новые фауны верхнепермских пресмыкающихся и амфибий, содержащие, среди многочисленных новых форм, представителей позвоночных, занимающих промежуточное положение между земноводными и пресмыкающимися, и т. д. и т. д.

За минувшие 30 лет со дня Великой Октябрьской революции, к периоду которых и относятся упомянутые мероприятия и успехи, Палеонтологический институт выполнил на добытых материалах ряд работ, имеющих первостепенное значение в познании эволюции древнейших рыб, земноводных, пресмыкающихся и третичных млекопитающих. Некоторые из этих работ имеют крупное значение для вопросов, связанных с изучением эволюции черепа позвоночных, и других, не говоря уже о палеогеографическом, стратиграфическом, палеоклиматологическом значении той массы позвоночных, которая впервые добыта из разных «горизонтов жизни» Палеонтологическим институтом, или, частично по инициативе и при прямой или косвенной поддержке А. А. Борисяка, работами других учреждений. Эти работы получили высокую оценку у нас и в мировой науке и в области палеонтологии позвоночных выдвинули советскую палеонтологию позвоночных на одно из первых мест в мире.

Политическое и научно-организационное единство огромной территории Советского Союза, не разбитой на куски политическими границами, столь искусственными для науки о земле и жизни, и географическое положение территории Союза между Северной Америкой и в особенности Центральной и Юго-Восточной Азией, с одной стороны, Западной Европой и Африкой — с другой, придают Советскому Союзу совершенно исключительный интерес и значение в вопросах развития, постепенного расселения

и миграций фаун континентальных позвоночных в минувшие геологические эпохи. Это значение нашей территории тем более велико, что на ней находились также, несомненно, и центры эволюции ряда групп позвоночных, что, например, было показано А. А. Борисяком для хоботных. Мы не только являемся обладателями ценнейших материалов по уже открытым фаунам позвоночных, но, вне всякого сомнения, стоим перед обнаружением новых материалов не меньшей важности в уже зарегистрированных местонахождениях и перед обнаружением новых местонахождений, которые неизбежно появятся по ходу и геологосъемочных работ, и специальных поисков местонахождений ископаемых позвоночных.

Это положение обладателей научных материалов, от которых мировая наука ждет ответа на вопросы эволюции ряда групп позвоночных и многие с этим связанные вопросы, — неоднократно отмечалось самим А. А. Борисяком (1928) и зарубежной наукой в самое последнее время („Nature“ 1945, „Bulletin of the Society of Vertebrate Paleontology“ 1947 и др.). В своих докладах, а также в печати (1928, 1938) А. А. Борисяк неоднократно указывал на то, что это обязывает советскую палеонтологию к освоению, организационному и научному, этих ценностей, быстро гибнущих от природных факторов во вскрытых эрозией обнажениях. Солидную постановку палеонтологии позвоночных А. А. Борисяк считал «очередной задачей русской палеонтологии», чему посвятил много лет пропаганды и свой блестящий доклад на 3-м съезде зоологов в Ленинграде в 1927 г. В этом выступлении, вызвавшем овацию, А. А. Борисяк подчеркнул специфику палеонтологии позвоночных, которая вследствие своего второстепенного стратиграфического значения мало интересовала геологию, шла по своему пути самостоятельно, всегда играя главную роль в развитии палеонтологической мысли (1928). Развитие палеонтологии позвоночных А. А. Борисяк считал, таким образом, важным отнюдь не только для ее собственных успехов, но и для создания советской эволюционной палеонтологии вообще.

Вполне понятно, что палеонтологии позвоночных А. А. Борисяк уделил много внимания и в своих научно-популярных статьях, заметках и очерках, посвященных ее успехам и крупнейшим палеонтологам, ее создавшим. По серьезности, живости и увлекательности изложения большинство этих статей и очерков могут считаться образцовыми. В числе биографических очерков на первое место должна быть поставлена книга об основателе эволюционной палеонтологии В. О. Ковалевском (1928).^а Последователь его, А. А. Борисяк первый познакомил широкую научную общественность с нашим выдающимся эволюционистом-палеонтологом. Еще одна черта характерна для этих очерков и статей: в них чувствуется глубокая любовь к своей науке а, отсюда — и преклонение перед ее творцами и корифеями. Все это, наряду с прекрасным языком и художественным изложением, всегда придавало научно-популярным статьям и очеркам Алексея Алексеевича привлекательную силу, столь памятную тем, кого вводил в эту науку А. А. Борисяк. Таков очерк о В. О. Ковалевском. И если Ковалевский был, вслед за Дарвином, основоположником эволюционной палеонтологии, то создание отечественной эволюционной палеонтологии позвоночных, нереальное в России дореволюционной, было выполнено в советское время А. А. Борисяком, работавшим на отечественных материалах и всю свою научную, научно-общественную и организационную почти полувековую неутомимую деятельность посвятившим целиком своей Великой и горячо любимой Родине.

СПИСОК ТРУДОВ А. А. БОРИСЯКА

1897

Заметка о месторождении фосфоритов в России. (СПб., типо-лит. Биркенфельда, 1897), 14 с. Отд. изд.

1899

Введение в изучение ископаемых пелеципод (пластинчатожаберных). Зап. СПб. мин. об-ва, 2 серия, 1899, ч. 37, в. 1, с. 1—144, 61 фиг.

Геологические исследования в западной части Изюмского уезда Харьковской губ. (Предварительный отчет). Изв. Геол. ком., 1899, т. 18, № 3, с. 139—150.

Витализм и теория познания. (По поводу книги академика А. С. Фаминцына: «Современное естествознание и психология». Издание журнала «Мир божий», 1898). Научн. обзор., 1899, кн. 4, с. 793—799.

1900

Геологические исследования в Изюмском и Павлоградском уездах. (Предварительный отчет). Изв. Геол. ком., 1900, т. 19, № 2, с. 55—63, 1 рис., 1 табл.

Последние исследования В. А. Наливкина в Изюмском уезде. (Предварительный отчет на основании полевого журнала В. А. Наливкина). Изв. Геол. ком., 1900, т. 19, № 10, с. 463—466.

1901

Заметка об ауцеллах из нижнепермских отложений Крыма. Изв. Геол. ком., 1901, т. 20, № 5, с. 279—283, 1 вкл. л. табл.

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымо-Кавказской области в связи с работами Геологического комитета по составлению геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1901, т. 20, № 3, с. 103—105. (Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета за 1900 год).

1902

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымо-Кавказской области в связи с работами Геологического комитета по составлению геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1902, т. 21, с. 83. (Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета за 1901 год).

1903

Тектоника северо-западной окраины Донецкого кряжа. Тр. Варш. об-ва естествоисп. Отд. биол., 1903, год 14, с. 1—4.

Ueber die Tektonik des Donetz-Höhenzuges in seinen nordwestlichen Ausläufern.—Zbl. f. Min., Geol., Paläont., 1903, № 20, S. 644—649, I Kartenskizze.

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымо-Кавказской области в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому исследованию Европейской России. Изв. Геол. ком., 1903, т. 22, № 4, с. 252—256. (Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета за 1902 год).

1904

Pelesuroda юрских отложений Европейской России. Вып. 1. Nuculidae. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 11, 1904, 49 с., 3 фиг., 3 вкл. л. табл.

Об остатках ракообразных из нижнемеловых отложений Крыма. Изв. Геол. ком., 1904, т. 23, № 8, с. 411—423, 1 вкл. л. табл.

Тератолого-конхиологические заметки. Изв. АН, 5 серия, 1904, т. 20, № 4, с. 135—144, 5 рис.

То же. Тр. Зоол. лаб. Биол. ст. Севаст. (1904), № 8, с. 1—10, 5 рис.

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымо-Кавказской области в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1904, т. 23, № 1, с. 18—21. (Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета за 1903 год).

1905

Геологический очерк Изюмского уезда и прилегающей полосы Павлоградского и Змиевского уездов. Северо-западная окраина Донецкого кряжа по наблюдениям В. А. Наливкина и собственным. Тр. Геол. ком., нов. серия, вып. 3, 1905, 423 с., 14 рис., табл., 1 вкл. л. карта.

Курс палеонтологии. Ч. 1. Беспозвоночные. М., Сабашниковы. 1905, VIII, 368 с., 234 рис.

Pelecypoda юрских отложений Европейской России. Вып. 2. Arcidae. Тр. Геол. ком., нов. серия, вып. 19, 1905, 63 с., 4 вкл. л. табл.

Pelecypoda черноморского планктона. Изв. АН, 5 серия, 1905, т. 22, № 4—5, с. 135—166, 20 рис., табл.

О горных обвалах близ Алупки в Крыму. В кн. Памяти И. В. Мушкетова. Сборник статей по геологии, изданный друзьями и учениками И. В. Мушкетова под ред. К. И. Богдановича и А. П. Герасимова. СПб., тип. Стасюлевича, 1905, с. 195—221, 3 рис.

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымо-Кавказской области в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1905, т. 24, № 10, с. 24—26. (Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета за 1904 год).

1906

Курс палеонтологии. Ч. 2. Позвоночные. М., Сабашниковы, 1906, VI, 394 с., 175 рис.

Pelecypoda юрских отложений Европейской России. Вып. 3. Mytilidae. Тр. Геол. ком., нов. серия, вып. 29, 1906, 35 стр., 2 вкл. л. табл.

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымо-Кавказской области в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1906, т. 25, № 1, с. 25—28. (Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета за 1905 год).

(Ответ на запрос штаба Одесского военного округа относительно устройства водоснабжения в г. Севастополе). Изв. Геол. ком., 1906, т. 25, № 6, с. 75—77. Протоколы.

1907

(Памяти Н. А. Соколова). Изв. Геол. ком., 1907, т. 26, № 2, с. 11—15, портр.

О грязевой сопке близ Владиславовки в Крыму. Изв. Геол. ком., 1907, т. 26, № 3, с. 34—36. Протоколы.

(Отчет об исследованиях, производившихся в пределах VIII или Крымо-Кавказской области в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1907, т. 26, № 1, с. 54—56. (Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета в 1906 году).

1908

Фауна донецкой юры. 1. Cephalopoda. Тр. Геол. ком., в. 37, 1908, 94 стр., 10 вкл. л. табл., 1 рис.

(Библиография по геологии окрестностей Севастополя). Изв. Геол. ком., 1908, т. 27, № 6, с. 192. Протоколы.

(О новом местонахождении остатков млекопитающих в сарматских отложениях Крыма). Изв. Геол. ком., 1908, т. 27, № 7, с. 214—215. Протоколы.

К вопросу о тектонике северо-западной окраины Донецкого кряжа. Там же, с. 459—472.

(Геологическое строение района проектируемой линии железной дороги Ялта — Бахчисарай). Изв. Геол. ком., 1908, т. 27, № 10, с. 249—254. Протоколы.

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымо-Кавказской области, производившихся в связи с работами Геологического комитета по составлению общей гео-

логической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1908, т. 27, № 2, с. 78—81. (Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета в 1907 году).

Pelecypoda du plankton de la Mer Noire. Bull. sci. Fr. Belg., 1908, t. 42, p. 149—184, 20 fig.

Реф.: W a g e n, L. Die Lamellibranchiaten der Pachycardientuffe der Seiser Alm. Abh. K. K. Geol. Reichsanst. 1907, Bd. 18, H. 2, Изв. Геол. ком., 1908, т. 27, № 2, с. 1—3 (Рефераты).

Реф.: A n t h o n y, R. Influence de la fixation pleurothetique sur la morphologie des mollusques acéphales dimyaires. Ann. Soc. Nat., 1905, (9), I, p. 165—396.— ibidem, p. 4—8.

1909

Pelecypoda юрских отложений Европейской России. Вып. 4. Aviculidae. Тр. Геол. ком., нов. серия, в. 44, 1909, 26 с., 2 вкл. л. табл.

О фауне юрских отложений Байсун-Тай. Тр. Геол. и мин. музея, 1909, т. 3 (в. 2), с. 43—76, 4 вкл. л. табл.

Pseudomonotis ochotica Tell. крымско-кавказского триаса. Изв. Геол. ком., 1909, т. 28, № 2, с. 87—102, 1 вкл. л. табл.

(Отчет об исследованиях вдоль южного берега Крыма между Ялтой и Алуштой, в пределах VIII или Крымско-Кавказской области, производимых в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому изучению Европейской России). Изв. Геол. ком., 1909, т. 28, № 4, с. 247—250. (Отчет о деятельности Геологического комитета за 1908 год).

(Памяти С. Н. Никитина. Некролог). Изв. Геол. ком., 1909, т. 28, № 10, с. 10—16.

(Палеонтологические раскопки в Севастополе). Крым. вестн., 1909, 11/VI, № 147.

1910

Об остатках личинок пелеципод из спаниодонтовых слоев Кавказа. Ежег. геол. и мин. Росс., 1910, т. 12, в. 1—2, с. 38—40, 3 рис.

Ueber die Embryonalschalen der Pelecypoden aus den Spaniodontschichten im Kaukasus. I b i d e m, S. 40—42.

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымско-Кавказской области между Алуштой и Судаком, производившихся в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1910, т. 29, № 2, с. 72—74. (Отчет о деятельности Геологического комитета за 1909 год).

Об исследовании причин оползания земли на 933—934 верстах главной линии Курск-Севастополь (Доклад). Изв. Геол. ком., 1910, т. 29, № 7, с. 162. Протоколы. (Совместно с К. К. Фохтом).

О возможности проникновения нечистот в буровые скважины в г. Севастополе. Изв. Геол. ком., 1910, т. 29, № 10, с. 312—313. Протоколы. (Совместно с К. К. Фохтом).

Ueber die Juraablagerungen des Höhenzuges Bajssun-Tau in Ost-Buchara. Zbl. f. Min., Geol., Paläont., 1910, № 10, S. 303—307.

1911

О севастопольской фауне млекопитающих. Изв. АН, 6 серия, 1911, т. 5, № 4, с. 241—250, 5 рис.

Ueber die Säugtierfauna Sebastopols. Zbl. f. Min., Geol., Paläont., 1911, № 17, S. 548—555, 3 fig.

Записка об исследованиях, произведенных по поручению Геологического комитета с 9 по 16 июня 1910 года на 933/4 верстах Курско—Харьково—Севастопольской железной дороги для выяснения причин сползания пути и мер, какие следует принять для их устранения. Изв. Геол. ком., 1911, т. 30, № 2, с. 51—57. Протоколы. (Совместно с К. К. Фохтом).

Записка об исследованиях, произведенных по поручению Геологического комитета в июне 1910 года для выяснения причин затопления подвального помещения Севастопольского железнодорожного училища и указания способов к устранению этого затопления. Т а м ж е, с. 58—59. (Совместно с К. К. Фохтом).

Записка о результатах работ, предпринятых на 933/4 верстах главной линии Курско—Харьково—Севастопольской железной дороги для выяснения причин сползания пути и мер, какие следует принять для его прекращения. Т а м ж е, с. 60—65, 1 вкл. л. табл. (Совместно с К. К. Фохтом).

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымско-Кавказской области, производившихся в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1911, т. 30, № 3, с. 167—169. (Отчет о деятельности Геологического комитета за 1910 год).

1912

Доклад присутствию Геологического комитета о рассмотренных материалах по вопросу об осадке пути на 933/4 верстах Курско — Харьковско — Севастопольской железной дороги. Изв. Геол. ком., 1912, т. 31, № 3, с. 58—65, 1 план на вкл. л. Протоколы. (Совместно с К. К. Фохтом).

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымско-Кавказской области, производившихся в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1912, т. 31, № 1, с. 34—35. (Отчет о деятельности Геологического комитета за 1911 год).

Исследование подземных вод южного берега Крыма. Крым. вестн., 1912, 2/VII, № 167.

1913

Об остатках крокодила из верхнемеловых отложений Крыма. Изв. АН, 6 серия, 1913, т. 7, № 10, с. 555—558, 1 рис.

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымско-Кавказской области, производившихся в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1913, т. 32, № 1, с. 28. (Отчет о деятельности Геологического комитета за 1912 год).

1914

Севастопольская фауна млекопитающих. Вып. 1. Тр. Геол. ком., нов. серия, в. 87, 1914, XII, 104 с., 10 вкл. л. табл., 13 рис.

О зубном аппарате *Elasmotherium caucasicum* n. sp. Изв. АН, 6 серия, 1914, т. 8, № 9, с. 555—584, рис., 2 вкл. л. табл.

О *Pseudomonotis (Eumorphotis) lenaensis* Lah. sp. (—*Hinnites lenaensis* Lah). Тр. Геол. муз., 1914, т. 8, в. 6, с. 141—152, 1 рис., 1 вкл. л. табл.

Об издании «Геология России». Изв. Геол. ком., 1914, т. 33, № 6, с. 224—227. Протоколы. (Совместно с Н. И. Андрусовым и А. В. Нецаевым).

1915

Севастопольская фауна млекопитающих. Вып. 2. Тр. Геол. ком., нов. серия, в. 137, 1915, 47 с., 3 вкл. л. табл.

Об остатках *Epiacceratherium turgaicum* n. sp. Изв. АН, 6 серия, 1915, т. 9, № 8, с. 781—787, 1 рис.

Записка о причинах сползания почвы на 95-й версте крымских шоссе и о мерах для борьбы с этим явлением. Изв. Геол. ком., 1915, т. 34, № 5, с. 255—263, 2 вкл. л. табл. Протоколы.

Памяти Л. И. Лутугина. Изв. Геол. ком., 1915, т. 34, № 10, с. 13—15.

Об индрикотерии (*Indricotherium* n. gen.). Геол. вестн., 1915, т. I, № 3, с. 131—134, 2 рис.

Новый экземпляр динозавра. Природа, 1915, февраль стб. 317, 1 рис.

Новые находки остатков наземных млекопитающих в третичных отложениях России. Природа, 1915, сентябрь, стб. 1135—1147, 8 рис.

1916

Геологическая карта северо-западной окраины Донецкого края (Июмского уезда и прилегающей полосы Павлоградского и Змиевского уездов). Тр. Геол. ком., нов. серия, в. 153, 1917, 7 с., 5 рис., 3 вкл. л. карт. (Совместно с Н. Н. Яковлевым).

О зубном аппарате индрикотерия. Изв. АН, 6 серия, 1916, т. 10, № 5, с. 343—348, 4 рис.

Записка об исследовании оползния на 7-й версте Алуштинского шоссе и о мерах борьбы с ним. Изв. Геол. ком., 1916, т. 35, с. 111—117. Протоколы. (Совместно с С. Н. Михайловским).

Записка о результатах исследования оползней на 8-й версте Алуштинского шоссе и о мерах борьбы с ними. Там же, с. 118—125, 1 вкл. л. план (Совместно с С. Н. Михайловским).

Записка об исследовании причин оползания почвы на 100-й версте крымских шоссе и о мерах борьбы с этим явлением. Там же, с. 126—131, 1 вкл. л. план. (Совместно с С. Н. Михайловским).

О находках Ч. Уолькотта в кембрийских отложениях Канады. Природа, 1916, № 3, стб. 309—322, 13 рис.

К юбилею А. П. Карпинского. Природа, 1916, № 12, стб. 1457—1462, портр.

L'Indricotherium n. gen., Rhinoceros gigantesque du Paléogène d'Asie. C. R. Acad. Sci., Paris, 1916, t. 162, № 14, p. 520—522.

1917

Донецкая юра. Геол. ком. 1917, 18 с., 12 рис., 2 вкл. л. табл. (Геология России под общ. ред. А. П. Карпинского, т. 3. Мезозойская группа. Ч. 2, Юрская система, в. 3). Pelecypoda юрских отложений Европейской России. Вып. 5. Pectinidae. Тр. Геол. ком., нов. серия, в. 143, 1917, 58 с., 4 вкл. л. табл. (Совместно с Е. В. Ивановым).

Остеология индрикотерия. Изв. РАН, 6 серия, 1917, т. 11, № 4, с. 287—299, 18 рис.

Реф.: Механика конечностей копытных. Gregory, W. K. Notes on the limbs in hooved animals. Ann. N. Y. Acad. Sci. 1912, v. 22, p. 267—294. Ежег. Русск. палеонт. об-ва, 1917, т. 1, с. 63—73, 3 фиг.

1918

Остеологии *Epiaceratherium turgaicum* nov. sp. Русск. палеонт. об-во, Монографии. I, 1918, 84 с., 17 рис., 3 вкл. л. табл.

Об остатках лоподонтной формы из индрикотериевых слоев Тургайской области. Изв. РАН, 6 серия, 1918, т. 12, № 13, с. 1319—1322, 1 рис.

On the remains of a Lophiodontoid Ungulate from the Oligocene deposits of Turgai. Ежег. Русск. палеонт. об-ва, 1918, т. 2 (1917), с. 27—31, рис.

Успехи изучения палеонтологической фауны млекопитающих в Южной Азии. Там же, с. 95—103, рис.

Владимир Онуфриевич Ковалевский. (К тридцатипятилетию со дня смерти). Природа, 1918, № 1, стб. 27—46, портр., 4 рис.

О палеогеографической карте. Природа, 1918, № 2—3, стб. 119—138, 6 рис.

Геологический институт. Там же, стб. 211—212.

Реф.: Павлова, М. В. Находки *Elasmotherium sibiricum* в Ставропольской губ. и др. местах. Зап. Геол. отд. Об-ва люб. ест., антроп. и этногр., т. 5, с. 67—80.— Ежег. Русск. палеонт. об-ва, 1918, т. 2 (1917), с. 10.

Реф.: Алексеев, А. К. Фауна позвоночных д. Ново-Елизаветовки. 1916. Там же, с. 110—111.

1919

Курс палеонтологии. Ч. 3. Палеофаунистика и руководящие ископаемые. Вып. 1 Палеофаунистика. Пг., Сабашниковы, 1919, VIII, 58 с.

Об остатках Chalicotherioidea из олигоценовых отложений Тургайской области. Изв. РАН, 6 серия, 1919, т. 13, № 12—15, с. 687—710, 1 вкл. л. табл.

О древнейших строителях морских рифов. Природа, 1919, № 7—9, стб. 315—328, 5 рис.

Памяти Кювье. 1769—1832. (По поводу полуторавековой годовщины дня рождения). Природа, 1919, № 10—12, стб. 421—432, 2 портр., 4 рис.

1921

О нижней челюсти маленького носорога из индрикотериевых слоев Тургайской области. Изв. РАН, 6 серия, 1921, т. 15, № 1—18, с. 397—402, 1 рис.

Памяти Жоржа Кювье. 1769—1832. (К 150-летию со дня рождения). Ежег. Русск. палеонт. об-ва, 1921, т. 3 (1918—1921), с. III—VIII.

The remains of Chalicotherioidea from the Oligocene deposits of Turgai. I b i d e m, p. 43—51, fig., tabl.

Соколов, Д. Н. (Некролог). Там же, с. 144.

Ржонсницкий, А. Г. (Некролог). Там же, с. 144—145.

Реф.: Krystofovitch, A. On the Cretaceous flora of Russian Sakhalin. J. of the College of science imp. University of Tokio, 1918, XL, art. 8. Там же, с. 130—131.

Реф.: Рябинин, А. Н. Ископаемые львы Урала и Поволжья. Тр. Геол. ком., нов. серия, 1919, т. 168. Там же, с. 131.

Реф.: Иякитин, С. Cephalopoda Московской юры. Тр. Геол. ком., нов. серия, 1920, в. 70 (1916). Там же, с. 131—132.

1922

Курс исторической геологии (Геологические периоды). Пг., Гос. изд., 1922, XVI, 452 с.

Курс исторической геологии (Геологические периоды). Атлас. Пг., Гос. изд., 1922, 1 с., 21 карта, 44 разр.

Происхождение континентов и океанов. Природа, 1922, № 1—2, стб. 13—32, 7 рис.

Пути исторической геологии. Природа, 1922, № 3—5, стб. 49—60.

(Предисловие). В кн. Геологический и минералогический музей Российской Академии Наук. 2. Геологическое отделение. Краткая памятка. Пг., РАН, 1922, с. 1—11.

Реф.: Walcott, Ch. Notes on structure of *Neolenus*. Smithsonian miscellaneous collections, 1921, v. 67, N 7. Природа, 1922, № 6—7, стб. 108—110.

1923

Геологический очерк Сибири. Пг., Сабашниковы, 1923, VIII, 140 с., 13 рис., 10 карт, 1 портр. на вкл. л.

О роде *Indricotherium* n. g. (сем. Rhinocerotidae). Зап. РАН, ОФМ, 8 серия, т. 35, № 6, 1923, IV, 128 с., 15 рис., 11 вкл. л. табл.

Об остатках Anthracotheriidae из индрикотериевых слоев. Изв. РАН, 6 серия, 1923, т. 17, № 1—18, с. 103—110, рис.

Реконструкция индрикотерия. Там же, с. 111—114, рис.

Sur un nouveau représentant des rhinocéros gigantesques de l'oligocène d'Asie. *Indricotherium asiaticum* n. gen. n. sp.—Mém. Soc. geol. Fr., 1923, t. 25, fasc. 3, N 59, p. 1—16, 2 figs., 3 tables.

Китайская геология. Природа, 1923, № 7—12, стб. 100—103.

Реф.: Kober, L. Der Bau der Erde. Berlin, 1921. Там же, стб. 156—159.

1924

Об окаменелостях и об истории жизни на земле. В кн. Происхождение животных и растений. Сборник популярных статей. Под ред. С. А. Зернова. М., Гос. изд., 1924, с. 217—244, 15-рис., 1 табл.

Остеологический отдел. В кн. Путеводитель по Геологическому и минералогическому музею Российской Академии Наук. 1. Геологическое отделение. Л., РАН, 1924, с. 6—42, 15 рис.

Теория геосинклиналей. Изв. Геол. ком., 1924, т. 43, № 1. с. 1—14.

Indricotherium and *Baluchitherium*. Докл. РАН, А, 1924, июль — сентябрь, с. 148—149.

Новые материалы по подсем. Indricotheriinae Boriss. (*Baluchitheriinae* Osb.). Изв. РАН, 6 серия, 1924, т. 18, № 1—11, с. 127—150, 3 рис.

Ueber die Unterfamilie Indricotheriinae Boriss.-Baluchitheriinae Osb. Zbl. f. Min., Geol., Paläont., 1924, N 18, p. 571—575. Fig.

«Индрикотерий». Чел. и прир., 1924, № 4, с. 313—332, 5 рис.

1925

Николай Иванович Андрусов. Научн. работник, 1925, кн. 2, с. 84—90.

Николай Иванович Андрусов (Некролог). Изв. РАН, 6 серия, 1925, т. 19, № 6—7, с. 133—140, 1 портр. на вкл. л.

Новая эра в палеонтологии позвоночных. Природа, 1925, № 4—6, стб. 33—46.

Геологический музей Академии Наук в русской геологии. Природа, 1925, № 7—9, стб. 103—116, илл.

Монтировка индрикотерия (в Геологическом музее Академии Наук СССР). Там же, стб. 243—244.

1926

Из истории палеонтологии (Идея эволюции). Л., Гос. изд., 1926, 37 с., 5 портр. Геология и палеонтология. В кн. Юбилейный сборник (Ленинградского горного института). 1773—1923. Л., Горн. ин-т, 1926, с. 103—111.

On the lower jaw of a small rhinoceros from the Indricotherium beds of Turgai region. Ежег. Русск. палеонт. об-ва, 1926, т. 4 (1922—1924), с. 39—44, фиг.

По поводу празднования 150-летия Горного института. Природа, 1926, № 3—4, стб. 49—64, 3 рис.

XIV Международный геологический конгресс в Мадриде. Научн. работник, 1926, № 10, с. 77—85.

Карта: Геологическая карта Крыма, составленная в 1910 г. под общей ред. К. К. Фохта. Масштаб 10 в. в 1 дюйме. Л., Гос. карт. ин-т НТУ ВСНХ СССР, 1926. 1 л. (Совместно с Н. И. Андрусовым и К. К. Фохтом).

1927

Геология и палеонтология. В кн. Академия Наук Союза Советских Социалистических Республик за десять лет. 1917—1927. Л., АН СССР, 1927, с. 30—38, 19 диагр.

On the *Paraceratherium*. Докл. АН СССР, А, 1927, № 1, с. 1—2.

On the *Brachytherium* from the Jilančik — beds of Turgai. Докл. АН СССР, А, 1927, № 6, с. 93—94.

Brachytherium aurelianense Nouel, var. nov. *Gailiti*, from the miocene deposits of the Turgai region.— Изв. АН СССР, 6 серия, 1927, т. 21, № 3—4, с. 273—286, 1 вкл. л. табл.

Aceratherium Depereti n. sp. from the Jilančik beds. Изв. АН СССР, 6 серия, 1927, т. 21, № 9—11, с. 769—786, 2 вкл. л. табл.

О зубном аппарате *Paraceratherium*. Ежег. Русск. палеонт. об-ва, 1927, т. 6 (1926), с. 104—105.

Тектоника Азии. Статьи 1—2. Природа, 1927, № 4, стб. 245—266, рис.; № 12, стб. 941—958, рис.

(Ш. Уолкотт (Ch. D. Walkott). Некролог). Природа, 1927, № 5, стб. 408—409.

Неделя русской науки (Russische Naturforscher-Woche) в Берлине. Природа, 1927, № 9, стб. 737—739.

(Ог (Emil Haug). Некролог). Природа, 1927, № 10, стб. 828—829.

Палеонтологические раскопки в СССР. Научн. работник, 1927, № 9, с. 21—27.

Рэф.: Павлова. M. Nouvelles données scientifiques sur la position de l'*Hipparion*. Bull. Soc. Nat., Moscou 1924, p. 313—328, 1925, p. 61—75. Ежегодн. Русск. палеонт. об-ва, 1927, т. 6 (1926), с. 113.

Рэф.: Павлов, А. П. Неогеновые и послетретичные отложения южной и восточной Европы. Сравнительная стратиграфия пресноводных отложений. Мемуары Геологического отделения Общ. люб. ест., антр. и этногр., в. 5, 1925, 146 с., 8 табл. Там же, с. 115.

1928

В. О. Ковалевский. Его жизнь и научные труды. Л., АН СССР, 1928, 135 с., 6 рис. 2 вкл. л. портр. АН СССР, Тр. комиссии по истории знаний, 5.

О *Platybelodon Danovi* n. gen. n. sp.— новом мастодонте из чокракских отложений Кубанской области. Ежег. Русск. палеонт. об-ва, 1928, т. 7 (1927), с. 105—120, 1 табл., 2 рис.

Сергей Николаевич Михайловский. Изв. Геол. ком., 1928, т. 47, № 6, с. 581—587. (Совместно с Н. Ф. Погребовым).

Очередная задача русской палеонтологии. (Автореферат). В кн. Труды Третьего всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов в Ленинграде 14—20 декабря 1927 г., Л., Гл. упр. научн. учр., 1928, с. 27.

Новые материалы по русским мастодонтам. Там же, с. 100. (Совместно с Е. И. Беляевой).

Вильгельм Браунка. 1844—1928. (Некролог). Изв. АН СССР, ОФМ, 7 серия, 1928, № 3, с. 203—204.

Trilophodon (Serridentinus?) inopinatus n. sp. from the Jilančik beds of the Turgai region. I b i d e m, p. 241—252, Tbl. (In collaboration with E. I. Bělajeva).

Будьте осторожны с находками ископаемых костей. Геол. вестн., 1928, т. 6, № 1—3, с. 36—37.

Ог и Кайзер. (Некролог). Там же, с. 90—91.

Новое ископаемое из докембрийских (?) отложений. Природа, 1928, № 2, стб. 179—180.

Очередная задача русской палеонтологии. Природа, 1928, № 4, стб. 369—384, 1 карта.

Петр Петрович Сушкин. (1868—1928). Человек, 1928, № 2—4, с. 241—245, 1 портр. Géologie et paléontologie. L'Académie des Sciences de l'Union des Républiques Soviétiques Socialistes. 1917—1927. Leningrad, Acad. Sci. URSS, 1928, p. 31—40.

1929

Задачи Академии Наук СССР в области геологических дисциплин. Л., АН СССР, 16 с. (Совместно с А. Д. Архангельским, В. И. Вернадским и др.).

Геликоприон. БСЭ, т. 15, 1929, стб. 71—72.

Геосинклиналь. Там же, карта, стб. 401—404.

Гесперорнис. Там же, т. 16, 1929, стб. 511.

Гиена пещерная. БСЭ, т. 15, 1929, стб. 786.

Отто Иекель. 1863—1929. Некролог. Изв. АН СССР, ОФМ, 7 серия, 1929, № 9, с. 771—775, с приложением списка работ Отто Иекеля 100 назв.

Новая находка динозавров в мезозое Центральной Азии. Природа, 1929, № 3, стб. 260.

Новые материалы по ископаемым позвоночным в СССР. Там же, стб. 260—261, 1 рис.

Находка дельного скелета мастодонта. Хочу все знать, 1929, № 6, с. 169, 3 рис.

Einige Fortschritte der russischen Paläontologie auf dem Gebiete der Wirbeltiere. Die Naturwissenschaft in der Sowjet-Union. Vorträge ihrer Vertreter während der Russischen Naturforscherwoche in Berlin. 1927. Berlin, Ost-Europa Verlag. 1929, S. 64—76. 7 Abb.

On a new direction in the adaptive radiation of mastodons. Palaeobiologica, 1929, Bd. 2, Lief. 1—3, S. 19—33, 3 Tbl., 4 Fig.

1930

W. Kowalewsky, sein Leben und sein Werk. Wien u. Leipzig. Hain, 1930, 126 S., 3 Portr. (Verzeichnis der wissenschaftlichen Arbeiten von W. O. Kowalewsky, S. 256). (Palaeobiologica. Jg. 3, Bd. 3, Lief. 3, Kowalewsky — Gedenkschrift, hrgs. O. Abel).

Русские охотники за ископаемыми. В кн. Штернберг, Ч. Г. Жизнь охотника за ископаемыми. Перевод с англ. Т. Л. Хитрово под ред. проф. А. Н. Рябникова. М. Л., Гос. изд., 1930, с. 239—289, 13 рис.

Работы П. П. Сушкина в области палеозоологии позвоночных. Тр. Геол. муз. АН, 1930, т. 6, с. 1—8.

Ископаемый морж с Охотского побережья. Ежег. Русск. палеонт. об-ва, 1930 т. 8 (1928—1929), с. 1—18, 1 табл.

Ursus spelaeus rossicus nov. n. Докл. АН СССР, А, 1930, № 5, с. 102—104.

Шарль Депере. (Некролог). Докл. АН СССР, А, 1930, № 22, с. 583—585.

Гиппарион. БСЭ, т. 17, 1930, стб. 72.

Гиппуриты. Там же, стб. 84.

Гиакотерий. Там же, стб. 91.

Глиптодонты. Там же, стб. 238—239.

Годри. Там же, стб. 388.

Гониатиты. Там же, стб. 624.

Граптолиты. Там же, т. 18, 1930, стб. 824.

1931

Курс исторической геологии. Изд. 2. М.—Л., ГНТИ, 1931, 440 с., 20 вкл. л. палеогеографических карт.

Драконова пещера близ Миксница в Штирии. Природа, 1931, № 11, стб. 1091—1114, 11 фиг.

1932

Александр Петрович Карпинский. (К 85-летию со дня рождения). Вестн. АН СССР, 1932, № 1, стб. 2—8.

Новая раса пещерного медведя из четвертичных отложений Сев. Кавказа. Тр. Палеозоол. ин-та, 1932, т. 1, с. 137—202, 7 вкл. л. табл.

Чарльз Дарвин и геологическая летопись. Природа, 1932, № 6—7, стб. 527—540.

Копальный ведмидь в лесу Украины. В кн. Збірник пам'яті академіка Павла Аполоновича Тугковського. Т. 2, Київ, ВУАН, 1932, с. 1—7, 3 вкл. л. табл.

От Палеозоологического института Академии Наук СССР. (Обращение к государственным и краеведческим учреждениям и частным лицам с просьбой сообщать Палеозоологическому ин-ту о всех находках ископаемых животных). Сов. краевед., 1932, № 11—12, с. 77—78.

1933

О новом мастодонте из нижнемиоценовых отложений Казахстана. Докл. АН СССР, 1933, № 1, с. 34—36, рис.

A new mastodon from the lower miocene sediments of Kazakhstan. *Ibidem*, p. 37—39.

Ч. Ляйель и теория развития. В кн. Памяти Карла Маркса. Сборник статей к пятидесятилетию со дня смерти. 1883—1933. М.—Л., АН СССР, с. 385—402.

Палеонтология за 15 лет. Природа, 1933, № 3—4, с. 86—94.

1934

Курс исторической геологии. Изд. 3. Ленинград — Москва — Новосибирск. ОНТИ НКТП СССР, Гос. научно-техн. горно-геол.-нефт. изд., 1934, 424 с., 142 рис., 12 вкл. л. карт.

Первая сессия (Академии Наук СССР) в Москве. Известия, 1934, 15, XII, № 292.

1935

Курс исторической геологии. Изд. 4. М.— Л. ОНТИ НКТП, Гл. ред. геол. и геодез. лвт., 1935, 423 с., 144 рис., 12 вкл. л. карт.

Новые материалы к филогении Dicerorhinae. Докл. АН СССР, 1935, т. 3, № 8, с. 381—384, 2 фиг.

Neue Materialien zur Phylogenie der Dicerorhinae. С. R. Acad. Sci. URSS, 1935, v. 3, N 8, S. 381—384, 2 Fig.

1936

Mastodon atavus n. sp., der primitivste Vertreter der Gruppe *M. angustidens*. Тр. Палеозоол. ин-та, 1936, т. 5, с. 171—234, 16 фиг., 8 вкл. л. табл.

Введение к русскому изданию. В кн. Штернберг, Ч. Г. Жизнь охотника за ископаемыми. Перевод с англ. Т. Л. Хитрово под ред. проф. А. Н. Рябинина. Изд. 2, испр. и доп. М.— Л., Гл. ред. научно-попул. и ю. лит., 1936, с. 7—13.

Русские охотники за ископаемыми. Там же, с. 247—313, 12 рис.

Крупнейший мировой ученый. В кн. Александр Петрович Карпинский. Указатель основных трудов. Л.— М., АН СССР, 1936, с. 5—10.

То же. Вестн. АН СССР, 1936, № 7, с. 29—32.

Александр Петрович Карпинский. (1847—1936). Под знам. маркс., 1936, № 7, с. 3—4, портр.

Александр Петрович Карпинский. Сорена, 1936, в. 7, с. 18—24.

Академик Карпинский. Техн. молод., 1936, № 9, с. 56—60, 4 фото.

Памяти академика А. П. Карпинского. Фр. науки и техн. 1936, № 8, с. 12.

О Биологическом музее Академии Наук СССР. Вестн. АН СССР, 1936, № 11—12, с. 65—68.

Г. Ф. Осборн. (Некролог).— Тр. Палеозоол. ин-та, 1936, т. 5, с. 265—267, портр.

Генри Ферфильд Осборн (1857—1935). Природа, 1936, № 1, с. 130—133, портр.

А. П. Карпинский в палеонтологии. Природа, 1936, № 10, стб. 26—29.

1937

Индрикотерий (*Indricotherium Borissiak*). БСЭ, т. 28, 1937, стб. 435—436, 2 рис.

Ж. Кювье и его научное значение. В кн. Кювье, Ж. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. Перевод с франц. Д. Е. Жуковского. М.— Л., Гос. изд. биол.-мед. лит., 1937, с. 11—68. Список научных трудов Кювье, с. 61—67.

Палеонтологический музей. Вестн. АН СССР, 1937, № 10—11, с. 226—237, илл. Александр Петрович Карпинский. Изв. АН СССР, ОМЭН, серия геол., 1937, № 4, с. 591—598, портр.

Alexandre Petrovitch Karpinski. I b i d e m, p. 599—606.

О *Paranchitherium karpinski*, gen. et sp. n.— новом представителе Equidae из среднемиоценовых отложений Кавказа. Там же, с. 789—793, 2 фиг.

Письмо в редакцию (по поводу ст. Л. Ш. Давиташвили «К вопросу о задачах советской палеонтологии» в журнале «Под знам. маркс.», 1937, № 1). Под знам. маркс., 1937, № 4—5, с. 237—239.

Палеонтология в СССР. За ком. просв., 1937, 8/IV, № 50.

1938

A new *Dicerorhinus* from the middle miocene of North Caucasus. М.— Л., АН СССР, 1938, 68 с., 20 фиг., 2 вкл. л. табл. (Тр. Палеонт. ин-та, т. 8, в. 2).

Ковалевский Владимир Онуфриевич (1842—1883). БСЭ, т. 33, 1938, стб. 203.

Лошади. БСЭ, т. 37, 1938, стб. 432—434, 4 рис.

Мамонт. БСЭ, т. 38, 1938, стб. 6.

Марш (Мерш) (Marsh), Отниел Чарлз (1834—1899). Там же, стб. 297.

Мастодонты. Там же, стб. 354—355, 3 рис.

Млекопитающие. БСЭ, т. 39, 1938, стб. 549—557. (Совместно с И. И. Шмальгаузенном).

Палеонтология за 20 лет. В кн. Математика и естествознание в СССР. Очерки развития математических и естественных наук за двадцать лет. М.— Л., АН СССР,

1938, с. 612—641, 6 рис., табл., 1 вкл. л. карта. (Совместно с И. А. Ефремовым и А. В. Мартыновым).

К филогении Dicerorhinae. Доклады АН СССР, 1938, т. 19, № 9, с. 767—770, рис. Contribution to the phylogeny of Dicerorhinae. С. R. Acad. Sci. URSS, 1938, v. 19, N 9, p. 767—770, ill.

Об остатках ахитерия из среднемиоценовых отложений Северного Кавказа. Изв. АН СССР, ОМЭН, серия биол., 1938, № 1, с. 207—218, 4 фиг.

Первое совещание палеонтологов. Вестн. АН СССР, 1938, № 6, с. 56—58.

О работе Палеонтологического института Академии Наук за 1937 год. Под знам. маркс., 1938, № 5, с. 118—123.

Ред.: Osborn, H. F. Proboscidea. A monograph of the discoveries, evolution, migration and extinction of the mastodons and elephants of the world. 1936. (Г. Ф. Осборн. Хоботные. Монография о мастодонтах и слонах земного шара: местонахождения, эволюция, миграция и вымирание). Природа, 1938, № 1. стб. 126—130, фиг.

1939

Краткая инструкция для составления описаний палеонтологических объектов. М.—Л., АН СССР, 1939, 12 с.

Окаменелости. БСЭ, т. 42, 1939, стб. 803—804.

Осборн. БСЭ, т. 43, 1939, стб. 423—425. (Совместно с Н. Синельниковым).

Палеонтология. Там же, стб. 805—809.

Палеотерии (Palaeotheriidae). Там же, стб. 812.

Парнокопытные. БСЭ, т. 44, 1939, стб. 229—230. (Совместно с В. Г. Гейтнером).

О новом представителе сем. Indricotheriidae. В кн. Академику В. А. Обручеву к пятидесятилетию научной и педагогической деятельности. Т. 2, М.—Л., АН СССР, 1939, с. 271—276, 1 фиг.

Мария Васильевна Павлова. Вестн. АН СССР, 1939, № 6, с. 78—80, 1 вкл. л. портр. (Совместно с В. В. Меннером).

Советская палеонтология к XVIII съезду ВКП(б). Наука и жизнь, 1939, № 2, с. 4.

Prof. M. W. Pavlova. Nature, 1939, v. 143, N 3619, p. 401g. (Obituarial notices).

1940

Щедрый медведь, *Ursus spelaeus*. БСЭ, т. 45, 1940, стб. 329—330.

Позвоночные. Там же, стб. 834—838. (Совместно с И. И. Шмальгаузенем).

Палеонтологический институт на Дарвиновской сессии Академии Наук СССР. Под знам. маркс., 1940, № 5, с. 153—158.

Палеонтология и дарвинизм. Журн. общ. биол., 1940, т. 1, № 1, с. 25—36, 1 схема.

Phyllotillon (?) *betpakdalensis* (Flegow). Докл. АН СССР, 1940, т. 26, № 8, с. 841—844.

I d e m. C. R. Acad. Sci. URSS, 1940, v. 26, N 8, p. 833—836.

1942

Владимир Ковалевский и его наследие. Природа, 1942, № 7—8, стб. 124—128.

Палеонтологические находки в Киргизии. Сов. Киргизия, 1942, 22/XI, № 276.

1943

Обзор местонахождений третичных наземных млекопитающих Союза ССР. Фрунзе, Киргиз. Гос. изд., 1943, 42 с.

Палеозоология позвоночных. В кн.: Успехи геолого-географических наук в СССР за 25 лет. Сборник статей, М.—Л., АН СССР, 1943, с. 33—35.

1944

Aceratherium aralense n. sp. Докл. АН СССР, 1944, т. 43, № 1, с. 30—32.

I d e m. C. R. Acad. Sci. URSS, 1944, v. 43, № 1, p. 30—31.

Халикотерий, как биологический тип. Зоол. журн., 1944, т. 23, в. 4, ст. 125—134, 4 рис.

1945

On the Equidae from the middle miocene of Northern Caucasus. Тр. Палеонт. ин-та, т. 13, в. 1, 1945, 52 с., 14 илл., 3 табл.

Палеозоология. В кн. Успехи биологических наук в СССР за 25 лет. 1917—1942. Сборник статей. М.—Л., АН СССР, 1945, с. 184—199.

Основные задачи эволюционной палеонтологии. Бюлл. МОИП, 1945, отд. геол., т. 20, в. 1—2, с. 5—10.

Вступительное слово на открытии палеонтологической секции (Моск. общества испытателей природы). Бюлл. МОИП, 1945, отд. геол., т. 20, в. 3—4, с. 138—139.

Chalicotherium as a biological type. Amer. J. of Sci., 1945, v. 243, N 12, p. 667—679, 4 fig.

1946

Новый представитель халикотериев из третичных отложений Казахстана. Тр. Палеонт. ин-та, т. 13, в. 3, 1946, 134 с., 39 рис., 1 вкл. л. портр., 14 вкл. л. табл.

Проблема филогенеза в палеонтологии. Изв. АН СССР, серия биол., 1946, № 6, с. 595—614.

1947

Основные проблемы эволюционной палеонтологии. М.—Л., АН СССР, 1947, 80 с., 4 рис.

Краткий очерк истории русской палеозоологии. Тр. Ин-та ист. ест., 1947, т. 1, с. 5—20.

Редактирование изданий

а) Книжки

Депере, Ш. Превращения животного мира. Перевод Ю. Жемчужникова. Пг., Стасюлевич, 1915, IX, 269 с.

Предисловие. Здесь же, с. V—IX.

Геология России. Т. 3. Мезозойская группа. Ч. 2, в. 8. Пг., Геол. ком., 1921, 15 с., рис., 2 л. таб.

Депере, Ш. Превращения животного мира. Перевод Ю. Жемчужникова. Изд. 2. Сабашниковы, 1921, IX, 269 с.

Предисловие. Здесь же, с. V—IX.

Ланкестер, Э. Рей. Вымершие животные. Перевод с англ., М.—Пг., Гос. изд., 1924, 200 с., табл., рис.

Предисловие. Здесь же, с. 3—4.

Абель, О. Основы палеонтологии. Перевод с нем. В. А. Павлова и С. И. Рубашева. М.—Л., Гос. изд., 1926, 71 с., 29 рис.

Предисловие. Здесь же, с. 3—4.

Прохоров, М. Г. Инструкция для раскопок, препарировки и монтировки ископаемых позвоночных. Л., АН СССР, 1929, 75 с., 6 рис., 7 табл.

Прохоров, М. Г. Инструкция для раскопок, препарировки и монтировки ископаемых позвоночных. Изд. 2. Л., АН СССР, 1931, 81 с., 20 фиг.

Ланкестер, Э. Рей. Вымершие животные. Перевод с англ., Изд. 3. М.—Л., Гос. изд. биол.-мед. лит., 1936, 167 с., табл., рис.

Страхов, Н. М. Историческая геология, Ч. 1. Введение. Палеозой. М., Учпедгиз, 1937, 376 с., рис. (Совместно с Г. Ф. Мирчинком).

Страхов, Н. М. Историческая геология. Ч. 2. Мезозой. Кайнозой. Общие вопросы исторической геологии. М., Учпедгиз, 1937, 428 с., рис. (Совместно с В. В. Меннером).

Кювье, Ж. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. Перевод с франц. Д. Е. Жуковского. М.—Л., Гос. изд. биол.-мед. лит., 1937, 368 с., табл.

Комментарии. Здесь же, с. 313—326. (Совместно с П. А. Новиковым, Г. П. Дементьевым, В. В. Струве).

Стратиграфический словарь СССР. Л.—М., ОНТИ НКТП СССР, Гл. ред. геол.-разв., геодез. лит., 1937, 250 с.

Палеофитологический сборник. М.—Л., АН СССР, 1937, 96 с., рис., табл.

Инструкция для авторов и редакторов издания «Палеонтология СССР». М.—Л., АН СССР, 1937, 11 с. (Совместно с В. С. Слодковичем).

Карпинский, А. П. Собрание сочинений. Т. 2, М.—Л., АН СССР, 1939, 428 с., рис., табл., карты (Отв. редактор).

Давиташвили, Л. Ш. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. М.—Л., АН СССР, 1940, 263 с. (Отв. редактор).

Инструкция для авторов и редакторов издания «Палеонтология СССР». Изд. 2, испр. и доп., М.—Л., АН СССР, 1940, 36 с. (Совместно с Б. Лихаревым).

Фауна Главного Девонского поля. 1. М.—Л., АН СССР, 1941, 345 с., рис., табл. 29 л. рис., 1 вкл. л. карт. (Гл. редактор).

Успехи биологических наук в СССР за 25 лет. 1917—1942. Сборник статей. М.—Л., АН СССР, 1945, 355 с.

Карпинский, А. П. Собрание сочинений. Т. 1, М.—Л., АН СССР, 1945, 520 с., 234 рис., 18 табл.

б) Периодические и серийные издания

Ежегодник Русского палеонтологического общества.

Т. 1, 1916; т. 2, 1917; т. 3, 1918—1921; т. 4, 1922—1924; т. 5, ч. 1, 1925; т. 5, ч. 2, 1925; т. 6, 1926; т. 7, 1927; т. 8, 1928—1929; т. 9, 1930.

Ежегодник Всероссийского палеонтологического общества.

Т. 10, 1931—1933; т. 11, 1934—1935; т. 12, 1936—1939.

Палеонтологическое Обозрение.

Приложение к Трудам Палеонтологического института Академии Наук СССР.

В. 1, 1939; в. 2, 1940; в. 3, 1940; в. 4, 1941; в. 5, 1945.

Палеонтология СССР.

Т. 4, ч. 9, в. 1, 1940; т. 5, ч. 3, в. 1, 1941; т. 5, ч. 5, в. 1, 1941; т. 5, ч. 10, в. 1, 1941; т. 10, ч. 2, 1935; т. 10, ч. 3, 1936; т. 10, ч. 3, в. 18, 1938; т. 10, ч. 3, в. 19, 1938; т. 12, Приложение, 1941.

Труды Палеозоологического института.

Т. 1, 1932; т. 2, 1933; т. 3, 1933; т. 4, 1935; т. 5, 1936; т. 6, в. 1, 1937; т. 6, в. 2, 1937; т. 6, в. 3, 1937; т. 6, в. 4, 1937.

Труды Палеонтологического института.

Т. 7, в. 1, 1937; т. 7, в. 2, 1937; т. 7, в. 3, 1938; т. 7, в. 4, 1938; т. 8, в. 1, 1938; т. 8, в. 2, 1938; т. 8, в. 3, 1941; т. 8, в. 4, 1941; т. 9, в. 1, 1938; т. 9, в. 2, 1939; т. 9, в. 3, 1940; т. 9, в. 4, 1940; т. 10, в. 1, 1940; т. 10, в. 2, 1940; т. 10, в. 4, 1941; т. 11, в. 1, 1940; т. 11, в. 2, 1940; т. 11, в. 3, 1940; т. 11, в. 4, 1941; т. 12, в. 2, 1941; т. 12, в. 3, 1941; т. 12, в. 4, 1941.

Ю. А. ОРЛОВ

ПАЛЕОНЕВРОЛОГИЯ КАК ОДИН ИЗ РАЗДЕЛОВ ПАЛЕОНТОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

Из всех разделов палеонтологии, основная задача которой — освещение эволюции органического мира своим огромным «каменным архивом», — палеонтология позвоночных, быть может, самый своеобразный и полный противоречий отдел.

С одной стороны, — это биологическая дисциплина по возможностям подхода к ископаемому организму, доставляемым сложным скелетом позвоночного, многое отражающим в своем строении. С другой стороны, ископаемые позвоночные сравнительно редки и неизмеримо реже, чем беспозвоночные, представлены полными скелетами, часто же разрозненными фрагментами; очень многие, как, например, археоптерикс, известны по единичным находкам. К палеонтологии позвоночных, быть может, более всего применимы слова: «она велика в своем убожестве и убога в своем величии...»

В нашей стране палеонтология позвоночных получила прочные научно-организационные основы за годы Советской власти, первоначально вместе с созданием Геологического Музея Академии Наук СССР, впоследствии же — с образованием Палеозоологического (ныне Палеонтологического) института в составе Отделения биологических наук АН СССР. За последние годы, вслед за этим, стали возникать одна за другой ячейки в молодых Академиях наук наших Союзных республик. Несмотря на значительность вклада в палеонтологию позвоночных, сделанного русской наукой до Октябрьской революции, планомерной и систематической постановки работ в области палеонтологии позвоночных у нас до революции не было, и эта интереснейшая ветвь палеонтологии была делом инициативы и энергии отдельных ученых. Основатель эволюционной палеонтологии В. О. Ковалевский выполнил свои сделавшие эпоху работы по ископаемым млекопитающим целиком на материалах Западной Европы.

Обзор успехов палеонтологии позвоночных в СССР за истекшие 30 лет, даже краткий, потребовал бы большой специальной статьи. Здесь можно лишь сказать, что эти успехи велики не только по общему количеству добытых новых материалов и по числу выполненных на них научных работ, но и по широте и глубине тех вопросов, которые затронуты и, в той или иной мере, освещены этими работами.

Прежде всего необходимо упомянуть об установлении ряда новых фаун ископаемых позвоночных из отложений самого разного геологического возраста. В составе этих фаун обнаружено множество интереснейших новых существ, давших много для освещения истории жизни на территории нашей необъятной страны. Длинная серия работ посвящена опи-

санию добытого и затрагивает разнообразные вопросы сравнительной анатомии, функциональной анатомии скелета, в связи с выработкой и эволюцией приспособлений. На этих материалах рассматриваются вопросы филогении, систематики и таксономии ряда групп позвоночных и некоторые общие вопросы эволюционной морфологии. С изучением ископаемых позвоночных связаны успехи палеозоогеографии и палеогеографии в широком смысле слова, изучение процессов и закономерностей захоронения, стратиграфии костеносных отложений и т. д. Таков неполный перечень содержания работ в области палеонтологии позвоночных в СССР за период с 1917 по 1947 г.

В обширном круге вопросов палеонтологии позвоночных одним из очередных для советских палеонтологов является палеоневрология, т. е. изучение нервной системы ископаемых позвоночных. Разумеется, ничуть не меньший интерес представляла бы и палеоневрология беспозвоночных. Но у них нервная система, за редкими исключениями, не отражена анатомически на скелете и на ископаемом материале недоступна. Поэтому, практически, палеоневрология «принадлежит» палеонтологии позвоночных.

Если не считать двух-трех случаев тягостных недоразумений, когда за «окаменевший мозг» принимались причудливой формы кремнистые конкреции или порода, выполнявшая внутреннюю полость панциря черепахи (внутреннее ядро, по терминологии палеонтологов), то следует признать, что наши отечественные палеонтологи пока не занимались ни головным мозгом ископаемых позвоночных, ни теми вопросами, которые с изучением этого мозга связаны.

Ввиду этого представляются заслуживающими внимания некоторые данные, полученные в Палеонтологическом институте АН СССР на материале по мозгу ископаемых позвоночных, собранном за последние годы.

Этот материал пока невелик и скромен по своей геологической молодости, так как относится почти исключительно к третичному периоду, притом к его второй половине, и к четвертичному. Тем не менее то, что имеется, заслуживает внимания как начало новой работы, а также по некоторым вопросам, возникающим по ходу этой работы и представляющим известный общий интерес. Предварительно, однако, полезно остановиться на характере и методике изучения объектов, на которых строится работа в этой молодой и своеобразной ветви палеонтологии.

Головной и спинной мозг, равно как и отходящие от них нервы, в ископаемом состоянии не сохраняются, так как после смерти животного подвергаются быстрому разрушению. Некоторым, притом редчайшим, исключением является спинной мозг (для мелких животных и головной) в тех случаях, когда животное в особо благоприятных условиях подвергалось быстрой мумификации, притом с последующим нахождением в обстановке, исключающей гниение. Таковы, например, остатки позднечетвертичных (или субфоссильных) млекопитающих из пещер около Нижнеудинска, где они захоронены в совершенно сухом лёссе при температуре —5 градусов (даже в летнее время). Однако и в этих редких случаях объем и внешняя форма ссохшегося и съезжившегося мозга так искажены, что остатки этого рода представляют скорее интерес для познания типа сохранности и условий захоронения, чем для какого-либо изучения самого мозга. Практически, изучение головного мозга ископаемых позвоночных есть изучение отливов внутренней полости мозговой коробки — естественных (внутренних ядер) или искусственных. Естественные отливы получают путем заполнения черепа, после разрушения мозга, глиной, песком и т. п. или осадком химического происхождения, выпадающим из раствора. Естествен-

ный отлив может быть и смешанного происхождения. Обычно заполнение мозговой коробки происходит после разрушения не только самого мозга, но и его оболочек, включая твердую. Последняя благодаря своей прочности может уцелеть в некоторых случаях на относительно продолжительное время после разрушения мозга, даже после заполнения мозговой коробки породой и образования внутреннего ядра. При этом, уже после разрушения твердой оболочки и ее замещения химическим осадком, например, кальцитом, получится внутреннее ядро, соответствующее собственно головному мозгу, одетое тонким слоем, отвечающим твердой мозговой оболочке, что будет хорошо видно на изломе или на распиле отлива. Однако в подавляющем большинстве случаев приходится иметь дело с естественным (или искусственным) отливом, соответствующим головному мозгу плюс все мозговые оболочки. В таком случае на поверхности этих отливов могут быть хорошо видны отливы артерий и венозных синусов, проходивших по внутренней поверхности костей черепа.

Из сказанного следует, что соответствие внутреннего ядра мозговой капсулы позвоночного, в том числе и ископаемого, головному мозгу будет наиболее полным тогда, когда мозг плотно прижат не только к подстилающим его костям основания черепа, но и к остальным костям мозговой капсулы. Такие соотношения в общем характерны для млекопитающих, а также птиц. У значительной части пресмыкающихся и земноводных, в особенности же у рыб, головной мозг отделен от костей мозговой коробки полостями, заполненными сосудистыми сплетениями, разрастаниями мозговых оболочек и т. д. Очевидно, при этом внутреннее ядро мозговой капсулы будет далеко не равнозначно по объему и деталям рельефа самому мозгу и будет превосходить мозг своей величиной.

К очень большому сожалению, обычно при сборах и последующей препаровке палеонтологического материала мозгу ископаемых животных не уделяется должного внимания: порода, заполняющая мозговую коробку, тщательно удаляется до последней песчинки и в научную обработку поступает «вполне чистый» череп, без попыток изготовления вслед за этим искусственного слепка. В справедливости сказанного легко убедиться на коллекциях музеев, в которых хранятся ископаемые позвоночные...

Материал, собранный в настоящее время в Палеонтологическом институте, представлен внутренними ядрами и искусственными отливами мозговой коробки ряда третичных и четвертичных млекопитающих, для которых головной мозг ранее не был известен. Сюда относятся хищники, некоторые носороги и халикотерии из непарнопалых, парнопалые и др. Здесь мы остановимся лишь на данных, относящихся к одному представителю копытных — филлотиллону и одному хищнику.

Филлотиллон (*Phyllotillon betpakdalensis* (Flerov)) относится к халикотериям. Халикотерии — весьма оригинальные непарнопалые, известные с палеогена до начала четвертичного периода из С. Америки, Азии и Западной Европы, достигавшие размеров крупной лошади (и крупнее), но с зубами, приспособленными главным образом для поедания листвы деревьев. Огромными когтями на пальцах передних конечностей они, видимо, цеплялись, как крючками, по коре деревьев, добывая себе пищу с ветвей, — так это с большой убедительностью доказывает А. А. Борисьяк (1946) на основе подробного анализа их скелета. Своими «арханчскими» чертами строения филлотиллон и вообще халикотерии явно родственны другой вымершей ранее ветви непарнопалых — титанотериям: всеми же странными особенностями специализации филлотиллон обязан «уходу в лес» и тому оригинальному способу добывания листвы деревьев, к которому никто из других крупных копытных никогда не прибегал.

и о котором говорит и совершенно необычное строение шеи: совсем слабые тела позвонков и необыкновенно мощные невральные дуги и их суставные отростки указывают, по данным А. А. Борисяка, с очевидностью на преобладание работы доразального комплекса мышц (разгибателей), в противоположность обычным отношениям. Вообще говоря, не только шейной мускулатуре филлотиллона, о чем говорит А. А. Борисяк, но, видимо, и туловищной приходилось выполнять своеобразную и большую эквilibристическую работу.

Можно ли усмотреть какое-либо отражение этой полной своеобразия биологии филлотиллона в каких-либо чертах строения его нервной системы? Вероятно, на живом или хотя бы на трупном материале это было бы возможно; но чего можно ждать от окаменевших костей? Здесь мы коснемся только мозжечка филлотиллона.

При сравнении отлива мозговой полости черепа филлотиллона, для краткости будем говорить мозга, с головным мозгом других непарнопалых, например, лошадей, особенно же носорогов, обращает на себя внимание относительно сильное развитие у филлотиллона мозжечка, в частности его *vermis*.

Данные сравнительной анатомии и экспериментальных наблюдений говорят за то, что *vermis* является основным и более древним статическим органом мозжечка (*palaeocerebellum*), хотя и не единственным, так как в выполнении этой функции у млекопитающих принимает участие и паллидо-стриатальная система. Именно через *vermis* мозжечка массовые импульсы идут в красное ядро и моторные центры покрытия. По этим данным (схема Болка), основная сфера деятельности *vermis* — мускулатура головы, жевательная мускулатура, мышцы шеи, дыхательные, туловища, хвоста. В червячке же расположен непарный центр (одновременной работы) левых и правых конечностей. Таким образом, основная «компетенция» *vermis* — скелетная мускулатура правой и левой половин тела при их о д н о в р е м е н н о й р а б о т е, по преимуществу мускулатура туловища.

Полушария мозжечка (*neocerebellum*), эволюционно более поздние, чем *vermis*, тесно связаны проводящими путями с большим мозгом, главным образом с его лобными долями, и являются как бы надстройкой над *vermis*. Эволюционно их рост параллелен увеличению связей мозжечка с большим мозгом, и эволюция полушарий мозжечка, видимо, должна была идти под воздействием и, в значительной мере, как бы по заданиям *telencephalon*: компетенция полушарий мозжечка стоит в связи со сложной и разнообразной работой п а р н ы х к о н е ч н о с т е й.

Эти данные сравнительной морфологии и неврологии побуждают считать сильное развитие мозжечка филлотиллона указанием на ловкость животного — невзирая на его крупный рост и громоздкость.

Сильное развитие мозжечка и его *vermis* мы наблюдаем у жираффы, что, видимо, должно быть поставлено в связь со спецификой ее строения и, опять-таки, с «особыми» требованиями со стороны организма, предъявляемыми мозжечку. Для жираффы, сравнительно со всеми другими млекопитающими, характерна совершенно необычная подвижность шеи (Малеев 1947).

В строении шеи филлотиллона и жираффы много резких различий; сами способы добывания листвы с деревьев у них различны, и слова о «сходстве» в строении их мозжечка имеют в виду лишь несомненно резкое повышение общего объема его работы. У жираффы мозжечок, насколько известно, специальному изучению — ни экспериментально-физиологическому, ни цитоархитектическому — не подвергался.

И это осторожное сопоставление касается всего лишь одной черты в анатомии мозга. Но она интересна тем, что подтверждает толкование специфики строения животного и приспособительного значения этой специфики, полученное путем функционально-экологического анализа скелета, выполненного А. А. Борисяком в его превосходной работе о филлотиллоне. Разумеется, необходимо стремиться к тому, чтобы проследить на ископаемом материале и э в о л ю ц и ю всякого органа, для которого палеонтология дает материал, в том числе головного мозга халикотериев, в частности, их мозжечка. Однако для халикотериев это выполнимо лишь на материалах палеонтологических музеев мира и поэтому практически трудно доступно.

С примером сильного развития мозжечка мы встречаемся и в головном мозге *Regulium*, животного из нового, весьма обособленного от других, подсемейства гигантских ископаемых куниц, распространенного в мейотисе — понте на обширном пространстве от Китая до Южной Европы (Орлов 1947). Быть может, это могло бы быть поставлено в связь с ловкостью и приспособленностью животного к древолазанию, сохранившейся у него, несмотря на очень крупный для семейства куниц рост, достигавший размеров небольшого медведя. Но головной мозг перуниума обладает и другими, более интересными, особенностями.

Первое, что обращает на себя внимание, — это значительный объем височной, теменной и затылочной долей полушарий большого мозга. В теменной доле характерно сильное развитие в дорзальном направлении сагиттальной (3-й) извилины, на уровне верхнего отдела *fissura supra-sylvia posterior*. Это ведет к образованию симметричной в обоих полушариях выпуклости теменной извилины.

Далее бросается в глаза совершенно необычное для семейства куниц развитие височной доли в вентральном направлении. Это приводит к тому, что она прикрывает вентральную сторону стволовой части мозга и *fissura (sulcus) rhinalis* на значительном ее протяжении. Среди современных хищников такое же разрастание височной доли наблюдается у медведя. У перуниума сильное развитие височной доли в сочетании с вышеупомянутым теменным вздутием делает затылочный отдел головного мозга высоким, как у медведя — в отличие от низкого и широкого мозга всех известных куниц. На месте перехода височной доли в затылочную и на переходе боковой поверхности полушария в затылочную имеется четвертая извилина, отсутствующая у остальных куниц и в общем отчетливая у медведей. Медведеобразные пропорции задней половины головного мозга перуниума, несомненно, являются основной причиной медведеобразной же формы мозговой коробки; в особенности велико сходство с белым медведем. Наконец, сильное развитие затылочных извилин в числе трех (боковой, средней и внутренней) дополняет сходство с медведем.

Наряду с этим, в целом большой мозг перуниума построен скорее по плану общему для куниц, чем для медведей (ильвиева борозда короче и более наклонна назад, чем у медведей; передний и задний отделы ильвиевой извилины, охватывающие ильвиеву борозду, несколько менее сближены, чем у медведей, хотя и сильнее, чем у других куниц). В общем, если оставить в стороне характерное для перуниума сильное развитие в дорзальном направлении сагиттальной извилины, то в остальном большой мозг этого хищника представляет как бы конечный член того ряда, который чисто морфологически можно построить, расположив в порядке постепенного усложнения борозд и извилин головной мозг от самых мелких куниц до гигантского перуниума, у которого и будет наибольшее сходство с медвежьим мозгом.

Наличие сходства с медведем в строении глазнично-височного гребня, в характере расположения и в направлении выходных отверстий для 2, 3, 4, 5 и 6-го черепных нервов позволяет сомневаться в конвергенции, как единственной причине сходства в строении мозга перуниума и медведей. Во всяком случае, по строению головного мозга перуниум стоит в еще большей степени в стороне от всех кунц, чем по строению самого черепа.

Насколько можно судить по литературным данным (Скотт и Джепсен 1936), примерно такие же, как у перуниума, пропорции больших полушарий возникли конвергентно у некоторых креодонтов (*Hyaenodon*) и у древних представителей семейства собак (*Daphoenus* из олигоцена Северной Америки), т. е. в разных группах хищников. Для гиенодона Скотт и Джепсен отмечают, что «височно-сфероидальная доля очень сильно развита и придает очень большой вертикальный диаметр задней части мозга, спускаясь вниз ниже уровня хиазмы зрительных нервов». К сожалению, авторы не приводят подробных изображений мозга гиенодона, известного по нескольким неполным, но друг друга дополняющим отливам, и ограничиваются одним схематичным рисунком.

Любопытно, что как и у неогенового перуниума, так и у олигоценовых гиенодона и дафэнуса это сильное развитие височных долей не сопровождается ростом лобных долей. У гиенодона они настолько слабо развиты, что совсем не покрывают обонятельных долей. *Fissura cruciata*, повидимому, отсутствует, полушария большого мозга закрывают четверохолмие, но оставляют свободным мозжечок. У дафэнуса лобные доли точно так же слабо развиты и, повидимому, почти совсем не прикрывают собою обонятельные доли. Большой мозг лишь слегка покрывает полушария мозжечка.

У гиенодона полушария большого мозга закрыты полностью или почти целиком теменными костями и лишь едва соприкасаются с лобными. По остроумному замечанию Скотта и Джепсена, головной мозг гиенодона «не имеет «лобных долей» в этимологическом смысле этого слова».

Увеличение теменной, затылочной (зрение) и особенно височной (слух) долей полушария большого мозга перуниума есть в основном увеличение «экрана» или области проекции восприятий из внешнего мира, с их обработкой в психосензорных центрах коры.

Интересно то обстоятельство, что именно височная доля млекопитающих характеризуется наибольшим разнообразием цитоархитектоники (Капперс 1929). Это, повидимому, свидетельствует о разнообразии в дифференцировке и специализации слуха у млекопитающих. Приведенные данные, как мне кажется, согласуются и с представлениями (Экономо 1929 и др.) о ходе «прогрессивной церебрации» у приматов. Согласно этим представлениям, последовательность в этом последнем случае такова, что развитие «области слуха», т. е. появление умения не только констатировать звук, но и давать ему должную трактовку, предшествует прогрессу лобных долей и стимулирует этот прогресс. На примере гиенодона, дафэнуса, а повидимому, и перуниума, мы, возможно, имеем случай какой-то специфической дифференцировки слуха без сколько-нибудь заметного коррелятивного прогресса лобных долей.

У перуниума, как и у вышеупомянутых древних хищников, живших на несколько десятков миллионов лет ранее перуниума, это сильное развитие височных долей в силу каких-то причин не сопровождалось прогрессом лобных долей. Представляется поэтому правильным допустить, что большой мозг перуниума, несмотря на своеобразную специализацию теменной и, во всяком случае, височной доли, несет черты примитивности. К таковым должны быть отнесены незначительные размеры лобных долей

и относительно слабое развитие борозд лобной, лобно-теменной и затылоч-но-теменной областей.

С увеличением в процессе эволюции размеров животного обычно идет и нарастание извилистости коры больших полушарий. Поэтому можно было бы ожидать в мозгу перуниума значительно большего богатства извилин, чем, например, у куницы — совсем маленькой по сравнению с этим гигантом, — чего, однако, не наблюдается. Лобная же доля барсука развита относительно сильнее, чем у перуниума. Пока трудно делать твердые выводы о значении этих пропорций. Вполне возможно, что этот своеобразный характер дисгармоничной или инадаптивной специализации мозга мог быть одним из пагубных моментов в судьбе перуниума, например, при сильном изменении внешних условий, при изменении характера добычи и ее ловли и т. д. Такое изменение мы вправе предполагать в среднем и верхнем плиоцене, когда влажные луга и лесостепи эпохи гиппарионовой фауны заменились сухими степями и полупустынями. В это время изменяется и фауна млекопитающих: табуны антилоп, жираф, гиппарионов уступают место страусам, верблюдам, однопалым лошадям. Очень вероятно, что перуниумы не сумели приспособиться к новым условиям охоты и вымерли, уступив место более пластичным хищникам. Возможны, конечно, и другие, еще неизвестные, причины вымирания этих животных.

Медведеобразная форма мозга перуниума может быть объяснена частично происхождением от общих с медведями предков — древних арктоидей. С другой стороны, строение лицевой части черепа перуниума и особенно зубов — типичное для семейства куниц. Несмотря на резкую общность от других подсемейств мустелид, перуниум — представитель семейства именно куниц, а не каких-либо переходных форм между древними, общими для медведей и куниц, предками и куницами. Поэтому вполне возможно, что причины бросающегося в глаза сходства височных долей перуниума и медведей правильнее искать, хотя и не целиком, но в значительной мере в явлениях *к о н в е р г е н ц и*. Ни куницы, ни медведи не являются лабораторными животными морфологов и физиологов, поэтому мы не обладаем обстоятельными данными физиологического порядка или морфологии для этих современных арктоидей. Вследствие этого возможности палеонтолога, для мозга сами по себе столь скромные, еще более уменьшаются. Между тем, наличие данных по детальной сравнительной морфологии (с цитоархитектоникой), например, височных долей современных куниц и медведей и локализации функций, может быть, и могло бы дать некоторое освещение и пропорциям и внешней морфологии рельефа мозга перуниума.

Приведенные два примера (филлотиллон и перуниум) иллюстрируют некоторые вопросы, возникающие у палеонтолога при рассмотрении мозга ископаемых позвоночных. Но к области палеоневрологии имеют большее или меньшее отношение и некоторые другие вопросы, например, изучение материалов, которыми располагает палеонтология, по теменному глазу и гипофизу, полукружным каналам вестибулярного аппарата и некоторых других.

Остановимся вкратце на полукружных каналах. Их изучение для ископаемых позвоночных ограничено морфологией костных каналов и ампул (вскрытых искусственно или на случайных разломах), или естественных заполнений этих каналов породой, т. е. опять-таки внутренних ядер, или искусственных отливов. На ископаемом материале вскрытие полукружных каналов обычно очень трудно, часто почти невыполнимо: кость либо, вследствие процессов выветривания, чрезмерно рыхлая, либо, наоборот, водо-

бавок к весьма значительной плотности и твердости, обычной для кости, окружающей слуховой лабиринт, добавляется сильная минерализация окислами железа, окремнение и т. п. Данные по полукружным каналам у ископаемых позвоночных еще более неполны, чем для головного мозга. Кроме того и для современных позвоночных, несмотря на значительную морфологическую, экспериментально-физиологическую и клиническую (для человека) литературу, многое неясно. Как показала серия детальных работ проф. Б. Г. Туркевича (1930—1938), а также других авторов, для некоторых позвоночных строение костного лабиринта может быть одним из признаков, достаточно отчетливо характеризующих отдельные систематические группы. Так это обстоит по данным Туркевича (1936, 1938) для ряда птиц. Сложнее этот вопрос у млекопитающих, у которых, повидимому, весьма распространены явления конвергентного сходства.

Среди материала Палеонтологического института интересен препарат полукружных каналов описанного выше филлотиллона, к сожалению, из-за крайней хрупкости сильно пострадавший при препаровке. В отличие от носорогов и лошадей, для филлотиллона характерен совершенно ничтожный просвет горизонтального полукружного канала. Повидимому, это должно было бы стоять в связи с какой-то спецификой периферического аппарата равновесия у этого животного—в свою очередь, быть может, в соответствии со своеобразием биологии. Но, как и при изучении головного мозга, мы встречаемся здесь с недостаточностью данных по функциональной морфологии рассматриваемых образований у современных животных.

Другим моментом, связанным с полукружными каналами и существенным для палеонтолога, является связь между положением «горизонтального» полукружного канала и положением черепа нормально стоящего и находящегося в докое животного. При этом горизонтальный канал лежит в горизонтальной плоскости, для ряда животных пересекающей под косым углом продольную ось черепа, что очень хорошо видно на черепах лошади, птиц и т. д. Знание ориентировки полукружных каналов было бы существенным и для правильной постановки черепа при монтировке скелетов и биологических реконструкциях многих ископаемых позвоночных. Однако на палеонтологическом материале изучение полукружных каналов и вообще всего костного лабиринта делает лишь первые шаги.

С костным лабиринтом стоят в связи воздушные полости *mastoideum* и других костей, иногда (хоботные и др.) имеющие весьма сложное строение и выстланные слизистой оболочкой. Эти образования, сами по себе не являющиеся какими-либо отделами органов слуха или статического чувства, тем не менее представляют известный интерес, не только остеологический, но и для более полного представления о физиологии всей области органов слуха и статического чувства. До настоящего времени эти образования изучены весьма слабо и совершенно не изучены для ряда ископаемых млекопитающих, даже довольно обычных, и для их современных родичей.

Вопросом, хотя и не относящимся к неврологии собственно, но непосредственно связанным с изучением мозга, является взаимоотношение между головным мозгом и мозговой коробкой, у млекопитающих на ранних стадиях формирующейся под влиянием быстро развивающегося мозга. На поздних стадиях в случае раннего зарастания швов мозговая коробка подвергается под давлением продолжающего свой рост мозга резорбированию с внутренней стороны. У перуниума, при продолжающемся одновременно наслаивании кости на внешней поверхности черепа, это приводит к тому, что некоторые извилины и другие элементы рельефа мозга

становятся видны на черепе снаружи. Это волнистое строение стенки мозговой капсулы, вместе с образованием под воздействием мозга гребней и впадин на ее внутренней поверхности, создает особые условия статики черепа, изучение которых, несомненно, представляется весьма существенным для понимания биомеханики черепа в целом.

Для других ископаемых хищников раннее зарастание швов черепа молодых индивидов с совершенно еще не стертými зубами отмечено Скоттом и Джепсеном (1936) для *Daphoenus* из олигоцена С. Америки.

Приведенные примеры позволяют наметить некоторые вопросы, стоящие перед палеоневрологией, и то значение, которое познание мозга ископаемых позвоночных и особенностей строения черепа, прямо или косвенно связанных с мозгом, имеет для возможно полного понимания ископаемых позвоночных.

Эти примеры относятся лишь к млекопитающим, притом поздним геологически. Систематическое и планомерное изучение мозга в разных группах ископаемых позвоночных и, по возможности, на протяжении геологически больших отрезков времени должно дать материал для познания эволюции самого мозга и тем самым для более полного знания эволюции групп животных.

Основная задача палеоневрологии заключается в изучении головного мозга ископаемых позвоночных. Для ископаемых млекопитающих, принимая во внимание хорошую общую изученность головного мозга их современных представителей, это может дать дополнительный материал для общей характеристики ископаемого животного, его движений и т. п. Во всяком случае, при сопоставлении с другими родственными животными, современными и ископаемыми, более древними и более поздними, изучение мозга поможет установить филогенетические взаимоотношения или эволюционный этап изучаемого ископаемого организма, вообще даст более полное представление и о нем, и о его родственных связях.

Значительный интерес представляет вопрос о скорости эволюции головного мозга в разных группах ископаемых позвоночных, в особенности у млекопитающих, в истории которых мозг играл, несомненно, первостепенную роль. Здесь нас ожидает много интересного и, быть может, неожиданного.

Помимо отмеченных выше явлений конвергенции в пропорциях и развитии некоторых отделов мозга, интересен тот факт, что более развитый мозг сам по себе еще не обеспечивал его обладателей от вымирания в борьбе за существование с имевшими менее развитый мозг, но в других отношениях более адаптивно эволюировавшими формами. Одним из примеров в этом отношении, быть может, является сосуществование в одной и той же фауне гиенодона и дафэнуса (имеются некоторые указания на аналогичные примеры и в других группах млекопитающих).

Для неврологии в широком смысле слова и для сравнительной анатомии палеоневрология даст совершенно своеобразный сравнительный исторический материал, существенный при изучении вопросов, связанных с эволюцией головного мозга и его отделов и вопросов рекапитуляции.

Как это ни кажется неожиданным на первый взгляд, но одним из затруднений в палеоневрологии является неполнота сравнительного материала по современным формам. В большинстве случаев обычные лабораторные животные физиолога и морфолога далеки от ископаемых, изучаемых палеонтологом, а важные для палеонтолога — слишком необычны для исследователей, работающих на современном материале. Во всяком случае, если изучение мозга ископаемых возможно лишь на основе знания мозга современных форм, то, в свою очередь, как сравнительный материал для

более полного понимания современных, мозг ископаемых представляет несомненный интерес.

По всей вероятности, со временем, с накоплением фактического материала, появится возможность вводить данные о строении мозга в характеристику и систематику ископаемых форм; к этому, во всяком случае, следует стремиться. На деле палеонтология позвоночных очень далека от этого и, более того, не дает часто никаких сведений о головном мозге даже в тех случаях, когда это не представляет особых затруднений по наличию соответствующего материала. Так, несмотря на колоссальный скелетный материал по третичным и четвертичным млекопитающим в США и десятки (а в некоторых случаях сотни) черепов одного и того же животного, отсутствуют какие-либо данные о строении мозга многих форм. В некоторых случаях приходится встречать утверждения о малых размерах лобных долей «ввиду малой величины лобных костей» животного (!) и т. п. Планомерной работы в этом направлении за границей пока не ведется, за исключением работ Гилли Эдингер, опубликовавшей в свое время (1929) любопытную сводку по этому вопросу.

Материал, предложенный вниманию читателя в настоящей статье, может вызвать чувство неудовлетворенности своей неполнотой даже у привычных к ней палеонтологов, а тем более у неврологов.

Однако вопросы эволюции мозга настолько существенны для понимания эволюции позвоночных вообще, что даже незначительные данные помогут многое уяснить палеонтологу, а в будущем, при более углубленном изучении мозга современных позвоночных и при усовершенствовании методов изучения мозга ископаемых, палеоневрология, без сомнения, будет играть большую и плодотворную роль в познании жизни прошлого и ее истории.

ЛИТЕРАТУРА

- Б о р и с я к А. А. 1946. Новый представитель халикотериев из третичных отложений Казахстана. Тр. Палеонтол. инст. АН СССР, **13**, в. 3.
- К а п п е р с Ариенс. 1929. Arien's K a p p e r s. The evolution of the nervous system in invertebrates, vertebrates and man. Haarlem.
- М а л е е в Е. А. 1947. Адаптивные особенности строения затылочной области черепа и скелета шеи млекопитающих (печ.).
- О р л о в Ю. А. 1947. Peruniinae, новое подсемейство куниц из ископаемых Евразии. Тр. Палеонтол. инст. АН СССР, **10**, в. 3.
- С к о т т и Д ж е п с е н. 1936. W. B. Scott and G. L. Jepsen. The Mammalian Fauna of the White River Oligocene. Part I. Insectivora and Carnivora. Trans. Phil. Soc., **28**, Pt. 1.
- Т у р к е в и ч Б. Г. 1936. Анатомическое строение костного лабиринта как один из систематических признаков у птиц и млекопитающих. Тр. Зоол. инст. АН СССР, **4**.
- Т у р к е в и ч Б. Г. 1938. Опыт систематики птиц и млекопитающих на основах анатомического строения костного лабиринта. Тр. Узбек. Гос. Унив., **12**, в. 3.
- Э д и н г е р Т. 1929. T. Edinger. Die Fossilen Gehirne. Ergebn. Anat. Entw. **28**.
- Э к о н о м о. 1929. E. S. C. V. Der Zellenaufbau der Grosshirnrinde und die progressive Cerebration. Erg. Physiol., **29**.

ВЕРА ГРОМОВА

К ВОПРОСУ О НЕПОСРЕДСТВЕННОМ ПРЕДКЕ ЛОШАДЕЙ (РОДА EQUUS)

Несмотря на то, что история семейства Equidae является одной из наиболее разработанных глав палеонтологии млекопитающих, в ней имеется еще несколько темных мест. К числу их принадлежит и вопрос о непосредственных предках рода *Equus*.

Краткая история вопроса такова. Первым построил генеалогию лошади Оуэн (Owen 1861). Он вел ее родословную через ряд вымерших родов Старого Света: *Palaeotherium*, *Anchitherium*, *Hipparion*, *Equus*. Особенно много сделал для укрепления этой точки зрения В. Ковалевский (1873), показавший на ряде деталей в строении конечностей промежуточное положение *Hipparion* между *Anchitherium* и *Equus*. Теория Оуэна, получившая таким образом солидную фактическую базу, получает господство в науке, защищается Годри, Копом, Шлоссером и другими и служит хорошей рабочей гипотезой в 70-х и 80-х годах прошлого века; в нее вносятся постепенно ряд изменений: по мере обогащения науки сведениями об американских ископаемых членах семейства Equidae, выводятся в боковые линии *Palaeotherium* и *Anchitherium*, генеалогия дополняется новыми, более древними звеньями (*Eohippus*, *Miohippus* и др.). Однако положение гиппариона в качестве непосредственного предка рода *Equus* долгое время остается незыблемым. Широкое распространение этого рода по земному шару, разнообразие образуемых им форм, исчезновение его непосредственно перед появлением (в верхнем плиоцене) лошадей — рода, так же широко распространенного (факт сосуществования обоих родов в ряде мест установлен позднее), хорошо укладывающийся в систему привычных представлений переход трехпалого рода в однопалый, — все это делало связь *Hipparion* — *Equus* очень вероятной. Так обстояло дело до тех пор, пока против этой связи не поднимает свой голос М. В. Павлова (1888).

Основания, по которым Павлова отказывается признать эволюционный ряд *Anchitherium* — *Hipparion* — *Equus*, относятся частично к строению коренных зубов, частично — к строению костей конечностей. Однако вторая группа фактов не имеет непосредственного значения для занимающего нас вопроса, так как она доказывает лишь, что гиппарион, более примитивный по строению конечностей, чем лошадь, в некоторых отношениях также более примитивен, чем анхитерий. Таким образом, эти доводы ведут к исключению из генеалогии *Equus* одного лишь *Anchitherium* (который всеми теперь признан боковой ветвью), положение же рода *Hipparion* ими не затрагивается.

Иначе обстоит дело с особенностями коренных зубов. Павлова утверждает, что по строению последних *Hipparion* ушел в эволюции дальше,

чем *Equus*, в двух отношениях: 1) в наличии большего числа складочек на верхних коренных зубах и 2) в отделенности протокона, или переднего внутреннего столбика верхних коренных (рис. 1, пр), от передней промежуточной лопасти (пл), в то время как у предков *Hipparion*, как и у *Equus*, он присоединен к последней.

Решающее значение Павлова придает второму из этих признаков; первый имеет меньшее значение, так как существуют виды *Hipparion* с зубами менее складчатыми, чем у древнейших *Equus*; от них и могли произойти последние. Но Павлова отказывается допустить, чтобы новый, развившийся у данной группы, признак (изолированный протокон) снова

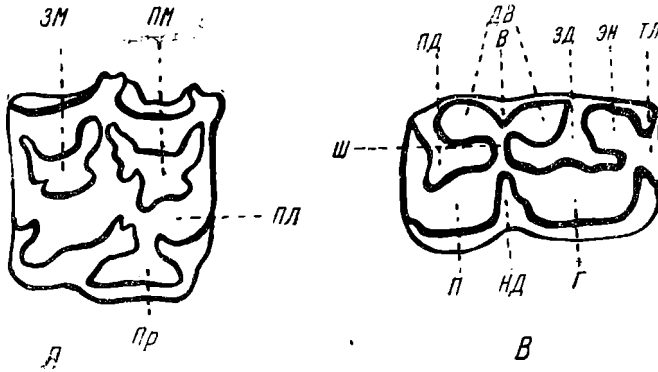


Рис. 1. Элементы коренных зубов Equidae. А. Верхний коренной зуб. пр — протокон, пл — протолоф, или передняя промежуточная лопасть, пм — передняя марка, зм — задняя марка. В. Нижний коренной зуб. п — параконид, г — гастрокоид, пд — наружная долина, дв — двойная петля, ш — разделяющая ее выемка, ш — шейка двойной петли, эп — энтокоид, тл — талонид, пд — передняя внутренняя долина, зд — задняя внутренняя долина.

утратился в ее дальнейшей эволюции (вторичное присоединение у *Equus*). Это и есть, по существу, единственное основание для исключения *Hipparion* из предков рода *Equus*.

Павлова возвращается к этому вопросу через 35 лет (1923—1925); критически рассматривая все высказанные за этот промежуток времени мнения, она твердо продолжает держаться своего прежнего убеждения, не прибавляя, однако, никаких новых доводов. По ее мнению, от полиморфного миоценового рода *Merychippus* отходят две независимые генетические линии: одна к роду *Hipparion*, не оставившему потомков, другая — через *Protohippus* и, может быть, *Pliohippus*, к роду *Equus*.

Точка зрения Павловой нашла сторонников, однако ее придерживаются лишь немногие. В числе их можно назвать Вейтхофера (Weithofer 1888), считающего невозможными такие повороты в эволюции признаков, какие необходимы для происхождения *Equus* от *Hipparion*, Штелина (Stehlin 1929), Мотль (Mottl 1939) и Стёртона (Stirton 1940, 1942). Напротив, Депере (Dépéret 1891), Шлоссер (Schlosser 1903, 1907), Антониус (Antonius 1918), Абель (Abel 1923, 1926, 1928), Сефве (Sefve 1927), Тобиен (Tobien 1938) и многие другие принимают происхождение лошадей, по крайней мере, Старого Света, от гиппарионов. Мэтью занимает колеблющееся положение, в одних случаях высказываясь в пользу такого происхождения (1927), в других — отрицая его возможность (1926, 1928).

Особенно сложной оказывается генеалогия *Equus* в том случае, когда для лошадей Старого Света принимают происхождение от *Hipparion*, для лошадей Нового Света — от *Pliohippus* (Антониус, Абель и др.). Правда, в таких случаях американских лошадей выделяют в особый род *Neohippus*, отличный будто бы от *Equus*, но это выделение ничем не оправдывается и совершается лишь в угоду дифилетической теории. Такое схождение в один род двух значительно различающихся между собою родов совершенно не укладывается в рамки наших современных эволюционных представлений.

Крайнюю точку зрения занимает Ван Хузен (Van Hoeren 1932), считающий возможным разные подроды *Equus* (ослов, зебр, настоящих лошадей) выводить от разных видов *Hipparion*.

Таким образом, сейчас, как и раньше, противостоят друг другу две точки зрения: 1) Род *Equus* произошел, по крайней мере, в Старом Свете, от рода *Hipparion* и 2) род *Equus* произошел от американского рода *Pliohippus*, через промежуточный этап, как это теперь принимают, в лице американского же рода *Plesippus*.

Рассмотрим доводы, которые приводятся в пользу той и другой теории.

Из доводов Павловой первый, основанный на более сложной складчатой у *Hipparion* зубной эмали (более прогрессивный признак), несостоятелен уже потому, что складчатость эмали зубов эквид принадлежит к числу признаков, способных претерпевать обратное развитие. Это явствует уже из того, что у предка настоящих четвертичных лошадей (в том числе и наших домашних), плиоценовой *Equus stenonis* С о с с h i, зубная эмаль была более складчатая, чем у последних (табл. 1, фиг. 9, 10), так что, по крайней мере, один раз, при переходе от *E. stenonis* к *E. caballus*, складчатость эмали уменьшилась. А если так, то можно допустить, что такое же ослабление могло иметь место и еще раз, в среднем плиоцене, при превращении *Hipparion* в *Equus*. Кроме того, как уже указывалось, существовали виды *Hipparion* (преимущественно в Америке), эмаль которых не более, а, может быть, даже менее складчатая, чем у лошади Стенона. Как мы видели, этому доводу и сама Павлова не придает решающего значения.

Важнейший и единственный довод Павловой, вокруг которого уже более 50 лет ведется дискуссия, это — свободный протокон у гиппариона и присоединенный к протолофу у лошади (табл. 1, фиг. 5, 9, 10). Превращение гиппариона в лошадь потребовало бы вторичного присоединения протокона; вторичного потому, что когда-то, у предков гиппариона (*Mesohippus*, *Miohippus*, *Parahippus*, частью *Meruhippus*) он уже был присоединен к протолофу и у *Hipparion* отделился (табл. 1, фиг. 1, 2, 3). На основании закона Долло о необратимости эволюции такие возвращения бывших признаков невозможны.

Ввиду большой принципиальной важности вопроса остановимся на нем подробнее. Прежде всего: действительно ли закон Долло в применении к отдельным признакам не допускает исключений?

При изучении истории рода *Equus* мне удалось установить (1949), что значительное число признаков в скелете лошадей претерпело развитие, обратное по сравнению с развитием их у ряда предков. Это произошло частью при первоначальном возникновении рода, частью — при трансформации в начале плейстоцена *E. stenonis* в *E. caballus*.

Обратное развитие этих признаков несомненно в случае происхождения *Equus* как от *Hipparion*, так и от *Pliohippus* (через *Plesippus*).

Перечислим важнейшие из них.

1. Укорочение лицевого отдела черепа после предшествующего его удлинения в ряде предков.
2. Сокращение горизонтального поперечника глазницы.
3. Выпрямление (из отклоненного назад в отвесное положение) входящей ветви нижней челюсти.
4. Уменьшение угла излома черепной оси.
5. Понижение (в суставном отделе) нижней челюсти.
6. Редукция предглазничных впадин, достигавших максимального развития у *Hipparion* и *Pliohippus*.
7. Укорочение конечностей в целом.
8. Относительное укорочение метаподий.
9. Ослабление складчатости зубной эмали (на верхних коренных зубах (см. стр. 69), и некоторые другие.

Обратное изменение этих признаков можно поставить в связь с обратным изменением условий обитания последовательных членов эволюционного ряда: постепенное остепнение и иссушение, имевшее место в жизненной обстановке ряда предков *Equus*, сменилось в верхнем плиоцене или нижнем плейстоцене похолоданием и увлажнением. Возможность в семействе Equidae развития отдельных признаков, обратного их развитию в ряду предков, я считаю доказанной. А, следовательно, присоединение протокона у лошади как будто бы не является серьезным доводом против происхождения ее от гиппариона.¹

Очевидно, что так называемый «закон Долло» следует относить ко всему организму в целом, а в формулировке его автором: «Организм не может вернуться, даже частично, к предшествующему состоянию, уже осуществленному в ряде его предков» (Dollo 1893) слова «даже частично» нужно относить к строению целого органа, но не к отдельному признаку.² Поэтому совсем не было надобности Абелью, чтобы допустить происхождение *Equus* от *Hipparion*, доказывать, что у первого протокон присоединился к протолофу не в том месте, где он был присоединен у предков *Hipparion*, и что, следовательно, имело место развитие нового признака, а не возврат к старому.³

Кроме того, присоединение протокона на пути *Hipparion* — *Equus* вообще не было бы вторичным. Вся дистальная часть коронки гипсодонтовых зубов Equidae — н о в о о б р а з о в а н и е, надстройка над брахиодонтным зубом, развившаяся на пути *Parahippus* — *Merychippus*. При этом у одних видов *Merychippus* протокон в надстроенной части стал свободным (предки *Hipparion*) (табл. 1, фиг. 4), у других — на большем или меньшем протяжении присоединился (предки *Pliohippus*) (табл. 1, фиг. 3). Таким образом, аргументация Павловой основана на недоразумении.

На строении того же протокона основываются и сторонники происхождения *Equus* от *Hipparion*. Они указывают, что протокон гиппарионов

¹ Тем более, что однажды в ряду предков такое присоединение уже состоялось: у рода *Eohippus* (ранний эоцен), предки которого имели еще отдельные элементы зуба (колонки, столбики); отделение протокона у гиппариона уже можно считать вторичным.

² Даже возврат утраченного органа оказывается не вполне исключенным: известен случай, когда была выведена раса сеп-бернарских собак с 5 пальцами на задней ноге (Weidenreich 1931).

³ Это утверждение Абели неверно и фактически: присоединение протокона у гиппариона происходит не при посредстве шпоры, как это описывает Абель, а впереди нее, т. е. там же, где и у более древних эквид. Ошибочность толкования Абели отметили Тобиен (1938) и Стёртон (1942).

свободен лишь в верхушечной части коронки, в прикорневом же ее отделе он присоединен к промежуточной лопасти, в чем эти авторы видят первый шаг к соотношению, имеющему место у *Equus*. Присоединение прогрессировало в дистальном направлении, что и привело к вполне связанному протокону лошадей.

Действительно, на верхних коренных зубах гиппарионов мы видим на жевательной поверхности протокон в виде совершенно замкнутой, овальной, у разных видов в разной степени вытянутой фигуры (табл. 1, фиг. 5). При сильном стирании в передней части этого овала появляется ключовидный выступ, сливающийся на следующей стадии стирания с протолофом (табл. 1, фиг. 6). Это слияние у разных видов *Hipparion* происходит на разном уровне коронки. У большинства европейских гиппарионов оно имеет место лишь в самых глубоких частях последней. Несколько раньше наступает оно у некоторых гиппарионов Китая (Seife 1927) и Америки (Osborn 1918). Считается, что самую значительную часть коронки занимает слившаяся часть протокона у одного из гиппарионов с острова Самоса — мелкой формы, известной в литературе под именем *H. matthewi* Abel. Эту мысль впервые высказал Антониус, и она дала ему повод видеть в *H. matthewi* предка лошади. Той же точки зрения держится и Абель, переименовавший самосского гиппариона из *H. minus* M. Pavl.¹ в *H. matthewi*. Подробное описание зубов *H. matthewi* мы находим у Тобиена (Tobien 1938) и Верли (Wehrli 1941), которые подтверждают указание Антониуса о раннем присоединении протокона у этой формы. Однако анализ данных этих двух авторов приводит к выводу, что у *H. matthewi*, как и у других самосских гиппарионов, слившаяся часть протокона занимает не более $\frac{1}{4}$ высоты коронки, то-есть не превышает высоты ее у других гиппарионов Европы. Мнение Антониуса не подтверждается.

В свете теории происхождения *Equus* от *Hipparion* верхушечная, самостоятельная часть протокона *Hipparion* представляет собою повторение филогенетически более древнего признака — свободного протокона предка этого рода — *Merychippus*, а прикорневое присоединение — новый признак, появляющийся в онтогенетически наиболее молодой части зуба. У потомков гиппариона — лошадей — это присоединение распространяется на более старую онтогенетически верхушечную его часть. Но еще и теперь у лошадей рекапитуляция на вершине коронки иногда проявляется, а в редких случаях даже и весь протокон оказывается свободным, — такие случаи приводит Павлова. В этом отношении интересен верхний премоляр *Equus princeps* (Leidy) (Osborn 1918, стр. 20, рис. 166), найденный во Флориде в верхнем плиоцене или нижнем плейстоцене (формация Pease Creek). Его длинный протокон,² типично кабаллоидной формы, на жевательной поверхности зуба совершенно свободен, что дало повод Лейди первоначально назвать эту форму *Hipparion princeps*. Однако распилы зуба показали, что уже на расстоянии около 1.5 см от вершины коронки протокон соединяется с протолофом и зуб вполне уподобляется зубу *Equus*. Антониус и рассматривает свободную часть протокона этого зуба как отголосок гиппарионовой стадии, и *E. princeps* — как форму, переходную от *Hipparion* к *Equus*, еще не вполне завершившую процесс присоединения протокона.

¹ С *H. minus* самосскую форму отождествил Шлоссер (Schlosser 1903), однако названный «вид» описан Павловой (1889) по таким незначительным остаткам (дистальный конец одной метаподии), что отождествление с ним невозможно.

² Индекс его длины к длине зуба, рассчитанный по рисунку, равен 40.9

Изложенный ход рассуждения сторонников происхождения *Equus* от *Hipparion* кажется на первый взгляд убедительным. Однако все приведенные факты допускают также и иное, противоположное толкование.

Укажем прежде всего, что нельзя расценивать особенности зубов по тому, на каком уровне коронки они проявляются. Далеко не все они подчиняются основному биогенетическому закону. Уже одно то, что на самой ранней стадии оформления зачатка коренного зуба лошади (Kürper 1937) он образует на дистальной поверхности две замкнутые удлинённые впадины («Zahnbechet» автора), показывает, что правильной рекапитуляции нет: замкнутые или почти замкнутые впадины (марки верхних и внутренние долинки нижних) появляются на зубах эквид только в среднем миоцене — у рода *Merychippus*. Таким образом, все предшествующие, бугорчатые и суббугорчатые стадии из онтогенеза *Equus* выпадают. В дальнейшем от краев первичных впадин вырастают в виде полсс или лент все элементы будущего зуба, на следующей стадии срастающиеся вместе, причем срастание идет от основания коронки к ее вершине. Является ли этот порядок повторением хода событий в филогенезе, то-есть, произошло ли у *Parahippus* при превращении его в *Merychippus* сначала увеличение длины всех элементов зуба, а затем — срастание их между собою — не выяснено. На следующей стадии начинается обызвествление зуба на верхушке коронки, и далее этот процесс распространяется центростремительно, причем нарастание зуба в основании коронки продолжается. Следовательно, более древние признаки должны были бы проявляться на верхушке коронки, более молодые — ближе к ее основанию. На самом же деле, целый ряд особенностей зубов принимает по направлению к корню более архаичный характер, в чем я убедилась при изучении зубов гиппарионов на разных стадиях стирания. Таковы: ослабление складчатости эмали, укорочение протокона, более глубокое проникновение в нижний коренной зуб наружной долинки, сокращение в длину задней внутренней долинки, слияние энтокониды с гипоконидом и др.

Может быть, лишь процесс слияния зуба из элементов подчиняется основному биогенетическому закону (см. выше трактовку Кюпфера), чем и объясняется проявление в верхушечной части зубов незамкнутых марок (*Hipparion*, *Equus stenonis*) и случаи свободного на верхушке протокона у рода *Equus*, описанные выше (примеры Павловой, *E. excelsus*, иногда *E. stenonis*).

Случаи освобождения протокона на верхушке можно толковать не только как рекапитуляцию гиппарионового строения, так же, как присоединение протокона гиппарионов в основании — не только как предвосхищение строения его у *Equus*. Очень вероятно, что и то, и другое восходит к миоценовому роду *Merychippus*. Этот род, являющийся предком для всех более поздних эквид, отличается чрезвычайной изменчивостью в строении зубов. Различают ряд видов, которые, однако, невозможно разграничить ввиду большой индивидуальной изменчивости зубных признаков (подробно см. Vode 1934). В частности, встречаются зубы как с отделенным почти до основания коронки, так и со слитым почти до ее верхушки протоконом (табл. 1, фиг. 3, 4); у одних видов преобладает один тип, у других — другой.¹ Когда при возникновении (между нижним и средним миоценом) рода *Merychippus*, первого гипсодонтного рода в семействе, все элементы зубов стали удлиняться,

¹ Первый тип Стёртон (1942) называет гиппарионовым, второй — плиогипсодонтным.

большая часть их слилась со своими соседями в гребни, повторяя тип слияния у брахиодонтных зубов предшественников (*Miohippus*, *Parahippus*) или даже прогрессируя в этом смысле (замкнутые марки верхних коренных появляются у *Merychippus* впервые). Однако протокон отстал в этом процессе от других элементов зуба и слияние его у разных видов *Merychippus* остановилось на разных уровнях коронки.

Легко представить себе, что в дальнейшем какая-то из форм *Merychippus* с зубами гиппарионового типа преобразовалась в род *Hipparion*; разный уровень слияния протокона у разных видов последнего есть следствие различно далеко зашедшего процесса слияния, повторяющего и продолжающего тот же процесс у *Merychippus*. Интересно часто повторяющееся в роде *Hipparion* сочетание слабой складчатости эмали с высоко соединенным протоконом (гиппарионы Америки) и сильной складчатости — со свободным почти до основания (гиппарионы Европы). Тот и другой тип связаны, очевидно, с пищей разной степени ксерофитности: соединенный протокон прочнее, более противостоит распатывающему воздействию бокового давления при жевании, чем свободный, а слабоскладчатая эмаль свойственна лошадям сухих степей и пустынь (правило Антониуса). Ту же корреляцию отмечает Бодэ (1934) для видов *Merychippus*.¹

С другой стороны, какая-либо форма *Merychippus* плиогиппоидного типа могла послужить родоначальником рода *Pliohippus* с его почти до вершины слитым протоконом и простой нескладчатой эмалью (табл. 1, фиг. 7, 8). В дальнейшем этот род мог превратиться в *Plesippus* и далее в *Equus*. Эволюция этой линии должна была, очевидно, протекать в более засушливой обстановке, чем эволюция линии *Hipparion*, что документируется, кроме строения зубов, переходом *Pliohippus* к однопалости.

В свете изложенного толкования, присоединение протокона у гиппарионов является не шагом вперед на пути присоединения в *Equus*, а признаком, унаследованным от предка, когда присоединение имеет место в самом основании коронок, или особенностью, развившейся параллельно той же особенности у рода *Equus*, хотя и не достигшей такой же степени, — когда оно захватывает значительную часть прикорневого отдела. Свободный на вершине протокон, когда он проявляется у *Equus*, представляет собою атавистическую рекапитуляцию, но не гиппарионовой, а мерикгиппоидной стадии.

Изложенного толкования придерживаются Павлова (1925), Штелин (1929), Мотль (1939), Стёртон (1942).

Таким образом, неубедительным является не только единственный довод *п р о т и* в возможности происхождения *Equus* от *Hipparion*, но и основной довод *в п о л ь з у* вероятности такого происхождения. И сейчас мы опять стоим перед нерешенным вопросом и должны искать путей для его разрешения. Рассмотренный выше случай диаметрально противоположных толкований одних и тех же фактов заставляет поднять прин-

¹ Однако это правило не абсолютно. Повидимому, в отношении складчатости зубной эмали существуют два пути приспособления к более жесткой пище: увеличение складчатости, причем эмалевый слой остается тонким, и ослабление складчатости при одновременном утолщении эмали. Первым путем пошло развитие зубов *Hipparion* из зубов *Merychippus* и зубов *Equus stenonis* из зубов *Pliohippus*. Второй путь наблюдается у разных видов в пределах родов *Merychippus*, *Hipparion* и *Equus*. Особенно труден для понимания переход от *E. stenonis* к *E. caballus*, когда увлажнению климата (смягчению пищи) сопутствовало не увеличение, а уменьшение складчатости, но не сопровождаемое, как в других случаях, утолщением эмалевого слоя, то-есть как бы возврат к исходной стадии ранних *Merychippus*. Почему в одних случаях эволюция идет по одному пути, в других по другому — неизвестно.

ципиальный вопрос: чем же следует руководствоваться при построении филогенетических рядов?

В процессе работы над эволюцией лошадей выяснились два принципа, которые кажутся мне существенными.¹

1. ПРИНЦИП СОВОКУПНОСТИ НЕОБРАТИМЫХ ПРИЗНАКОВ

Выше было изложено, что у *Equus* отдельные признаки могут изменяться в направлении, обратном их предшествовавшей эволюции. Характерно, однако, что в приведенном нами перечне таких «обратимых» признаков (стр. 70) почти все они касаются пропорций разных частей скелета, размеров, углов наклона; структурных особенностей в их числе нет, если не считать уменьшения предглазничной ямки и, что особенно важно для нас, в их числе отсутствуют структурные особенности зубов, за исключением складчатости зубной эмали — признака, вообще очень пластичного. Изучение зубов рода *Equus* показало, что они отличаются значительной консервативностью в смысле направления эволюции. Целый ряд зубных признаков лошадей не возвращается к типу их у предков, но или сохраняет уровень, достигнутый ими у последних предшествующих стадий (независимо от того, происходит ли *Equus* от *Hipparion* или от *Pliohippus*), или продолжает эволюцию в прежнем направлении. Таковы следующие признаки: высота коренных зубов; толщина цемента, исчезновение волчьего зуба (pd^1), длина протокона верхних коренных, степень замкнутости их марок, глубина наружной долилки нижних коренных, обособленность их двойной петли, степень развигтия чашечки на резцах. Насколько нам известно, эти признаки имеют единообразное направление эволюции не только в пределах рода *Equus*, но и в группе Equidae в целом. Нам известен лишь один признак в зубах этого семейства, обладающий пластичностью, это — складчатость зубной эмали. Появляясь у *Meryc-hippus*, она усиливается несколько у некоторых *Pliohippus* и *Plesippus* и особенно сильна на верхних коренных зубах *Hipparion*; у *Equus stenopis* она сильнее, чем у *Plesippus*, и слабее, чем у европейских форм *Hipparion*;² у потомков *E. stenopis* — у лошадей, зебр, ослов и, особенно, у полuosлов — она снова ослабевает (см. табл. 1).

Кроме строения зубов, единообразным направлением изменений в семействе Equidae обладают признаки, связанные с уменьшением и исчезновением боковых пальцев. В частности, у *Equus* еще в плейстоцене продолжается постепенное исчезновение отголосков былой трехпалости (а этих отголосков много, и они разнообразны), несмотря на то, что для форм, живущих в условиях влажного климата и мягкого грунта (например, в приледниковых лесотундрах), выгодно было бы восстановить боковые пальцы. Вместо этого у них лишь сильно расширяется копыто их единственного пальца.³

Присуще ли однозначное направление эволюции данных признаков — структурных особенностей зубов и изменений в числе пальцев — только семейству Equidae, или это правило распространяется и на других млекопитающих — этот вопрос требует специального изучения.

¹ Я совершенно не думаю, что предлагаемыми здесь принципами исчерпываются все возможные принципы филогенетических построений. Напротив, необходимо и дальше работать в том же направлении.

² Здесь речь идет только о складчатости эмали в е р х и х коренных, на нижних процесс идет несколько иначе (см. ниже).

³ Эта группа признаков, повидимому, следует «закону Долло». Если и бывает случай уклонения в обратном направлении, то они имеют лишь индивидуальный характер.

Необратимость признаков зубов лошадей делает их особенно пригодными для выяснения филогенетических связей, и я считаю возможным руководствоваться следующим принципом:

Если происхождение рода (или вида) А от рода (или вида) В предполагает для ряда заведомо необратимых в изучаемой группе признаков необходимость их обратного (по отношению к предшествующему) развития, то происхождение А от В мало вероятно. Более вероятно происхождение А от такой формы (В), по отношению к которой все необратимые признаки А представляют собою или одинаковый с нею уровень эволюции или дальнейший шаг в том же направлении, что и у предков В.

Мы говорим лишь о большей или меньшей вероятности, а не о несомненности потому, что необратимость того или иного признака познается чисто эмпирически, и уверенности в ее абсолютном значении никогда нет; по всей вероятности, эта необратимость (как и обратимость) всегда относительна. Поэтому следует основываться не на одном признаке, а на возможно большем числе их.

Как видно из предыдущего, пользование этим принципом требует хорошего знания эволюции признаков всей группы. Возможно, впрочем, что необратимость эволюции строения зубов свойственна всем млекопитающим, так же, как пластичность таких признаков, как размеры и пропорции.

2. ПРИНЦИП НЕПРЕРЫВНОСТИ РАЗВИТИЯ

Вместе с большинством современных исследователей я принимаю положение о постепенности и непрерывности развития. Каждая форма превращается в другую путем ряда промежуточных этапов, каждый из которых переходит в последующий путем сдвигания средних и крайних величин изменяющихся признаков. В тех случаях, когда палеонтология не обнаруживает этой постепенности, это объясняется или пробелами в наших знаниях или значительным ускорением эволюционного процесса, в связи с чем, естественно, легко могут выпасть промежуточные звенья. Такое ускорение может быть или следствием сравнительно быстрого и резкого изменения жизненных условий или существованием переломного момента в функции органа, после которого развитие его идет по новому пути. Примером может служить быстрое укорочение боковых пальцев у рода *Pliohippus* после того, как они перестали касаться земли и утратили опорную функцию. В этом случае, очевидно, играли роль оба указанных фактора. Однако непрерывность развития, без сомнения, и здесь имела место.

Это положение позволяет нам принять следующий принцип, которым уже давно руководится филогенетика.

Если в хорошо изученном палеонтологически отрезке времени форма А являет в ряде признаков резкие перерывы с непосредственно ей предшествующей формой В и, напротив, значительную постепенность в изменении признаков — с другой, также ей предшествующей, формой В, то происхождение А от В более вероятно, чем от Б. И здесь можно говорить лишь о большей или меньшей вероятности, так как никогда не исключена возможность, что новые открития заполнят пробел между А и Б.

Высказанные здесь принципы попробуем применить к вопросу о происхождении рода *Equus*.

I

Как показано выше, в семействе Equidae особой консервативностью в направлении эволюции отличаются структурные особенности зубов, лишь с трудом допускающие обратное развитие.¹ Между тем, в зубах *Hipparion* есть ряд признаков, которые при превращении в род *Equus* потребовали бы такого обратного развития. Напротив, те же признаки являют совершенно непрерывный эволюционный путь у ряда *Merychippus* — *Pliohippus* — *Plesippus* — *Equus*. Рассмотрим эти признаки.

1. Форма двойной петли нижних коренных

У гиппарионов разделяющая двойную петлю (рис. 1, дв) выемка (в), являющаяся выходом на жевательную поверхность жолоба, проходящего вдоль всей высоты зубной призмы, широко округла на дне (табл. 2, фиг. 4—6) в форме U. У древнейших и более примитивных представителей *Equus* (*E. stenorionis*, зебры) эта выемка узкая, заостренная на вершине в форме V (табл. 2, фиг. 9). *Pliohippus* (табл. 2, фиг. 7) и *Plesippus* (табл. 2, фиг. 8) имеют такую же выемку, как *E. stenorionis*, так же, как, в большинстве случаев, и *Merychippus* (табл. 2, фиг. 2, 3). Правда, Боде (1934) указывает, что и у последнего иногда встречается широкая, округлая выемка, но это, повидимому, лишь в редких случаях. Последний тип можно, распространяя названия, данные Стёртоном для типов строения протокона, и на другие признаки зубов *Merychippus*, назвать гиппарионовым типом, а обычный тип выемки у *Merychippus* — плиогиппоидным. И у более древних эквид, у которых уже оформлена двойная петля, например, на слабо стертых зубах *Parahippus*, выемка ее имеет плиогиппоидный характер.

Таким образом, развившийся у *Hipparion* тип выемки двойной петли (вероятно, через гиппарионовый тип *Merychippus* как промежуточную ступень), чтобы превратиться в тип ее у древнейших *Equus*, должен был утратить свой характер и вернуться к прежнему пути эволюции выемки Equidae. Правда, у более поздних и наиболее прогрессивных представителей рода *Equus* — у *E. caballus* (настоящих лошадей) выемка двойной петли делается также широко округлой (табл. 2, фиг. 12, 13), но уже совершенно иной форме строения лопастей, слагающих последнюю и отличающихся от лопастей как *Hipparion*, так и *E. stenorionis*.² Это кабаллоидное расширение выемки не может никак служить показателем происхождения *Equus* от *Hipparion*, так как развилось из плиогиппоидного типа ее у *E. stenorionis*. Этот признак является лишь параллельным у *E. caballus* и у *Hipparion*, возникшим у второго — с верхнего миоцена, у первой — лишь с нижнего плейстоцена.

2. Форма передней внутренней долилки нижних коренных

Передняя долинка (рис. 1, пд) у *Hipparion* всегда симметрична: на слабо стертых зубах передненааружный и задненааружный углы ее вытя-

¹ За исключением степени складчатости зубной эмали (см. выше).

² Форма лопастей двойной петли, имеющая большое значение в систематике и филогении рода *Equus*, для интересующего нас здесь вопроса роли не играет.

нуты наружу в виде рогов (табл. 2, фиг. 4—6).¹ У всех *Equus*, особенно ясно на премолярах, передняя долинка резко асимметрична, так как оттянут наружу в форме рога только передненааружный ее угол (табл. 2, фиг. 9, 12—14). Если моляры *Equus* и уподобляются иногда в описываемом отношении зубам *Hipparion*, то зубы последнего никогда не имеют передней долинок, подобной таковой на зубах *Equus*. *Pliohippus* и *Plesippus* имеют такую же асимметричную, косую переднюю долинку, как *Equus* (табл. 2, фиг. 7, 8, 11); что касается *Merychippus*, то у него, повидимому, обычен также плиогиппоидный тип передней долинок (табл. 2, фиг. 2, 3); гиппарионовый мне неизвестен.²

Признак этот, различающий роды *Hipparion* и *Equus*, очень постоянен. Для *Hipparion* он специфичен и, повидимому, появился у него при развитии из *Merychippus*; при преобразовании *Hipparion* в *Equus* он должен был бы утратиться снова.

3. Форма задней внутренней долинок нижних коренных

Задняя долинка (рис. 1, зд) у *Hipparion* (табл. 2, фиг. 4, 5) на премолярах на своем переднем конце вытянута и отогнута внутрь, так что вершина наружной долинок (рис. 1, нд) приходится против этого конца, препятствующего ее проникновению в шейку двойной петли (ш). На молярах отгиб переднего конца задней долинок нет и наружная долинка свободно входит в шейку (табл. 2, фиг. 6). На премолярах *Equus* наружная долинка хотя и не входит в шейку двойной петли, но лежит почти прямо против нее, так как нет свойственного гиппарионам вытягивания и отгиба переднего конца задней долинок (табл. 2, фиг. 9, 12, 14). У *Pliohippus* и *Plesippus* мы видим то же строение задней долинок премоляров, что у *Equus* (табл. 2, фиг. 7, 8). *Merychippus* представляет собою более примитивную стадию, чем *Hipparion* и *Equus*, так как у него во многих случаях и на премолярах наружная долинка еще проникает в шейку двойной петли (табл. 2, фиг. 1), в тех же случаях, когда этого нет (табл. 2, фиг. 3), ни гиппарионовый, ни плиогиппоидный тип еще не выражены достаточно ясно. При происхождении *Equus* от *Hipparion* последний должен был утратить приобретенный им тип специализации задней долинок.

4. Добавочные элементы на нижних молочных коренных

Эти образования доставляют довольно много данных для интересующего нас вопроса. На молочных зубах *Hipparion* в наружной долинке, разделяющей протоконид (рис. 1, п) от гипоконида (г), почти всегда имеется хорошо развитый столбик (табл. 3, фиг. 1, эс), являющийся, повидимому, производным воротничка, от которого он начинается двумя ножками. Этот столбик, или *э к т о с т и л и д*,³ отсутствует у всех остальных родов эквид, включая и *Equus* (табл. 3, фиг. 2, 3); лишь в редких случаях он встречается у *Merychippus*. Он представляет собою, таким образом, специфическое приобретение *Hipparion*. Развившийся и сделавшийся постоянным у этого рода, он должен был снова утратиться у *Equus*, что мало вероятно

¹ При более сильном стирании оба рога сильно укорачиваются.

² Изображений нижних коренных зубов *Merychippus* в литературе имеется значительно меньше, чем изображений верхних.

³ По Стёртону (1941) — протостилид.

не только ввиду консервативности зубных признаков Equidae, но и потому, что добавочные элементы на зубах *Hipparion* в процессе эволюции прогрессивно усиливаются: они переходят и на постоянные зубы и сильнее всего развиты у плейстоценовых гиппарионов Африки. Такое исчезновение было бы тем более странным, что одновременно должен был возникнуть другой добавочный столбик (или складочка) на нижних молочных коренных — задненаружный столбик, или гипостилл, свойственный только *Equus stenonis* и зебрам и отсутствующий у *Hipparion* (табл. 3, фиг. 2, гс). Одновременный прогресс и регресс образований, имеющих примерно одинаковое функциональное значение, очень мало вероятен.

5. Строение талонида M_3

Задний отдел заднего нижнего коренного зуба у *Hipparion* (табл. 2, фиг. 6) тройной, так как он состоит из энтоконида (рис. 1, эн) и двураздельного талонида (тл). У всех представителей *Equus* задний отдел M_3 — двойной и состоит из энтоконида и простого талонида (табл. 2, фиг. 13). Это родовое отличие чрезвычайно постоянно; исключения у того и другого рода очень редки; для гиппариона они встречаются у самосских форм, для лошадей — мне неизвестны. У *Pliohippus* и *Plesippus* талонид M_3 устроен так же, как у *Equus* (табл. 2, фиг. 10, 11), у *Merychippus* встречается как тот, так и другой тип, хотя плиогиппоидный более обычен. И в этом случае, как и в разобранных выше, специфический признак рода, возникший у *Merychippus* и закрепившийся у *Hipparion*, должен был бы исчезнуть при преобразовании последнего в *Equus*.

6. Чашечка на нижних резцах

Замечательное образование на резцах эквид, представляющее собою карманообразное впячивание на вершине коронки и добавляющее два лишних эмалевых гребня на жевательной поверхности резцов, очень показательно. На нижних¹ резцах у многих зебр оно еще совершенно зачаточное и представляется в виде маленьких бугорков, сидящих в основании лингвальной поверхности коронки, или, в лучшем случае, в виде двух небольших боковых складочек (табл. 3, фиг. 6).² Это — лишь зачаток будущей чашечки. Почти полное отсутствие чашечки необходимо предполагать на нижних резцах у плиоценовой *Equus stenonis*, к которой зебры очень близки; к сожалению, резцы, *E. stenonis* нам неизвестны. В дальнейшем чашечка на нижних резцах прогрессирует: у *Asinus* и некоторых зебр (*E. grevyi*, табл. 3, фиг. 7) она на I_1 и I_2 уже совершенно сформирована и остается зачаточной только на I_3 и, наконец, как правило, замкнута на всех резцах *E. caballus*³ (табл. 3, фиг. 8). Единственный известный мне случай полного отсутствия чашечки на всех нижних резцах *Equus* — это примитивная во многих отношениях плейстоценовая лошадь Калифорнии, *E. occidentalis* Leidy (Schultz 1938, табл. 14, фиг. 1, а). Очень слабо развитая чашечка на I_3 проявляется иногда атавистически и у домашних лошадей (табл. 3, фиг. 9).

Оказывается, что у *Hipparion* во всех известных мне случаях чашечка нижних резцов недоразвита или отсутствует только на наружных резцах — на I_3 ; на I_1 и I_2 она совершенно замкнута, как у *Equus caballus* (табл. 3,

¹ На верхних резцах все чашечки развиты уже со стадии *Parahippus*.

² См. также van Noeren 1940.

³ У *Hemionus* степень ее развития промежуточна между *Asinus* и *Equus caballus*.

(фиг. 4, 5). Таким образом, стадия развития чашечки у *Hipparion* приблизительно соответствует таковой *Asinus*.

Резцы ископаемых эквид описываются и изображаются редко. У *Parahippus* (нижний миоцен) чашечка на всех нижних резцах отсутствует. Немногие изображенные в литературе нижние резцы *Merychippus* находятся на том же уровне эволюции, как резцы *Hipparion*, то-есть достигли гиппарионовой стадии; мы можем лишь гадать, что в этом роде имеются формы и с более примитивной стадией их развития. Резцы *Pliohippus* нам неизвестны; у *Plesippus* мы знаем резцы более прогрессивные, чем у зебр, и более примитивные, чем у *Hipparion*.

Так или иначе, резцы *Hipparion* прогрессивнее, чем резцы древнейших *Equus*, и происхождение второго рода от первого потребовало бы обратного развития признака. Это мало вероятно; мы предполагаем эволюцию от неизвестных нам примитивных (без чашечек) типов резцов *Merychippus* к таким же типам *Pliohippus* и *Plesippus* и к примитивному типу *Equus stenonis* и зебр. Весь этот путь пока гипотетичен.

Все перечисленные выше признаки зубов при допущении эволюции *Hipparion* — *Equus* должны были преодолеть путь развития, обратный предшествующему. При допущении эволюции от *Pliohippus* через *Plesippus* к *Equus* развитие этих признаков шло в одном направлении (для 6-го признака пока гипотетично). Согласно первому из принятых нами принципов и принимая во внимание консервативность зубных признаков в семействе Equidae, второй путь эволюции более вероятен.

II

Даже если допустить для всех признаков предшествующего раздела возможность их обратного развития и эволюцию их от типа *Hipparion* к типу *Equus*, препятствием является отсутствие переходов этих признаков от первого рода ко второму. Особенно показательны в этом отношении поздние гиппарионы, у которых естественнее всего ждать промежуточных стадий: среднеллюценовые гиппарионы (*H. crassum* Gerv.) из Руссильона (см. Depéret 1891), верхнеплиоценовые (*H. sinense* Sef.) из Китая (Sefve 1927) и плейстоценовые гиппарионы Африки (Pomel 1897; Joleaud 1933); выемка двойной петли не обнаруживает у них ни малейшей тенденции к сужению, передняя внутренняя долинка остается симметричной, с двумя ясными рогами, задняя долинка на премолярах (не сильно стертых) преграждает вход в шейку двойной петли наружной долинке, эггостилид не только не исчезает, но иногда (у африканских), напротив, увеличивается и делается постоянным даже и на зубах второй генерации, гипостилид не появляется, талонид M_3 остается строго трехлопастным. Неизвестны также случаи отсутствия у гиппарионов чашечек на всех нижних резцах (правда, для более поздних видов сведений о резцах не имеется). Напротив, в линии *Pliohippus* — *Plesippus* — *Equus* все эти признаки или остаются постоянными, или возникают в ней впервые (гипостилид у *E. stenonis*), или, наконец, совершают эволюцию в одном и том же направлении (предположительно — чашечка резцов). Во всяком случае, резких перерывов в эволюции этих признаков не наблюдается.

Кроме зубных, имеются и другие очень существенные признаки, для которых неизвестны промежуточные стадии между *Hipparion* и *Equus*. Сюда относится, прежде всего, строение конечностей. Все гиппарионы трехпалы; правда, боковые пальцы развиты у разных видов в разной степени, однако у более поздних видов не замечается сокращения их по сравнению с более ранними. Правда, Депере (Depéret 1891) утверждает для

среднеплиоценового *H. crassum* сокращение боковых метаподий и утолщение средних, но критический просмотр его доводов этого не подтверждает. У всех известных гиппарионов имеются хорошо развитые боковые пальцы, в том числе и у верхнеплиоценового американского *H. phlegon* (Stirton 1940) и у верхнеплиоценового китайского *H. sinense* (Teilhard et Piveteau 1930). Напротив, уже древнейшие, также верхнеплиоценовые лошади (*Equus stenonis*) однопалы: их боковые пальцы исчезли совершенно, а от боковых метаподий остались грифельные косточки, сильно укороченные и на дистальном очень тонком конце заканчивающиеся маленьким утолщением. Переходные стадии к однопалости имеются в линии *Pliohippus* — *Plesippus* — *Equus*: от более примитивных видов *Pliohippus* с боковыми, но уже сильно уменьшившимися пальчиками, через виды с одними боковыми метаподиями (фаланги пальцев исчезли), но еще имеющими ту же длину, что у трехпалых форм, — лишь немногим короче, чем средние метаподии (*Pl. pernix*, *Pl. lullianus*, см. Osborn 1918), к *Plesippus* и древнейшим *Equus*, у которых сохранились лишь грифельные косточки.

Учитывая все приведенные факты и принимая во внимание принцип непрерывности развития, мы вынуждены признать, что и в этом отношении происхождение *Equus* от *Pliohippus* более вероятно, чем от *Hipparion*. Нет сомнения, что и в строении черепа найдутся признаки, представляющие разрыв между *Hipparion* и *Equus* и, напротив, непрерывный ход эволюции от *Pliohippus* к *Equus*.¹ Надо, однако, оговориться, что наиболее поздние гиппарионы (средне- и верхнеплиоценовые), среди которых следует искать переходные формы, изучены сравнительно мало, а потому условие для пользования принципом непрерывности развития выполнено не в полной мере.

Кроме изложенных выше, имеется еще одно обстоятельство, заставляющее нас отдать предпочтение теории *Pliohippus* — *Equus*, которое мы затрудняемся подвести под какой-либо общий принцип построения филогенезов. Как известно, гиппарионы, особенно в Европе, отличаются исключительным обилием мелких складочек на верхних коренных зубах (табл. 1, фиг. 5); складчатость эта у них максимальна для всего семейства Equidae, она значительнее даже, чем у *Equus stenonis* (табл. 1, фиг. 9), не говоря уже об *E. caballus* (табл. 1, фиг. 10).² В то же время оказывается, что на нижних коренных зубах складчатость эмали у гиппарионов очень незначительна: даже на дне задней долилки (рис. 1, зд) и даже на ранних стадиях стирания обычно имеются лишь 1—2 крупных волнообразных изгиба и лишь в редких случаях — одна глубокая входящая складочка. Это относится почти ко всем видам гиппарионов. Напротив, у древнейших лошадей (*E. stenonis*, *E. süsbornensis*) при более слабой, чем у европейских *Hipparion*, складчатости верхних коренных, складчатость нижних значительная; особенно заметно это на слабо стертых зубах. В дне задней долилки у них имеется до 5 глубоких входящих складочек (табл. 2, фиг. 14); при стирании они мельчают и исчезают. Таким образом, при трансформации *Hipparion* в *Equus* должно было произойти одно временно значительное ослабление складчатости эмали на верхних коренных зубах и значительное усиление ее — на нижних. Хотя складчатость эмали принадлежит к признакам пластичным, способным изменяться как в одном, так

¹ Как это ни странно, но череп *Hipparion* еще очень слабо изучен. Я надеюсь до некоторой степени пополнить этот пробел в ближайшем будущем.

² Эта сильная складчатость — один из доводов М. Павловой против теории *Hipparion* — *Equus* (см. выше).

и в другом направлении, но такая одновременная эволюция в прямо противоположных направлениях признаков, одинаковых морфологически и явно однозначных в функциональном смысле, очень мало вероятна. Иначе обстоит дело в линии *Pliohippus* — *Equus*. У *Merychippus*, несомненного предка как *Equus*, так и *Hipparion*, складчатость эмали, вообще говоря, изменчива и никогда не бывает особенно значительна — ни на верхних, ни на нижних зубах (табл. 1, фиг. 3, 4; табл. 2, фиг. 1—3).

Уже у некоторых видов *Pliohippus* отмечается увеличение складчатости эмали как на верхних, так и на нижних зубах; такого же примерно уровня держится этот признак и у *Plesippus* (см. рисунки: Schultz 1936; Gazin 1936). Еще более усиливается складчатость эмали и верхних и нижних зубов у европейской верхнеплиоценовой *E. stenorhis* (табл. 1, фиг. 9; табл. 2, фиг. 14) и ее ближайших потомков,¹ чтобы после, в плейстоцене, у настоящих лошадей (*E. caballus* s. l.) снова ослабеть в обеих челюстях (табл. 1, фиг. 10; табл. 2, фиг. 12). Таким образом, в линии *Pliohippus* — *Equus* наблюдается более или менее параллельное однозначное изменение степени складчатости зубной эмали в обеих челюстях, сначала прогрессирующее, затем (с раннего плейстоцена) — снова убывающее. Напротив, в линии *Hipparion* произошло резкое возрастание складчатости эмали на верхних и нижних коренных зубах, достигшее высшей для всего семейства степени у европейских форм рода, при минимальной складчатости нижних коренных, сохранивших в этом отношении тип наиболее отсталых форм *Merychippus*. Таким оставался этот признак у *Hipparion* вплоть до угасания рода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Три различных пути обоснования приводят нас к принятию теории происхождения *Equus* от *Pliohippus*, как наиболее вероятной на настоящем уровне наших знаний. Научная интуиция не обманула М. В. Павлову, хотя доводы, приведенные ею, мало убедительны. Повидимому, в среднем миоцене из рода *Merychippus*, находившегося в это время в своем расцвете, очень богатого как по числу особей, так и по числу видов и по разнообразию индивидуальных уклонений, начали выделяться две эволюционные ветви: ветвь *Hipparion* и ветвь *Pliohippus*. Уже у *Merychippus* можно заметить в разных случаях признаки то одной, то другой ветви; эволюция этого рода в два других совершенно непрерывна. В верхнем миоцене род *Hipparion* распространяется в Старый Свет, где расселяется по трем материкам, образуя большое богатство форм; здесь он господствует до верхнего плиоцена (а в Африке, повидимому, и дольше), в изобилии населяя степи тех эпох. Род *Pliohippus* эволюционирует в Америке в направлении приспособления к более ксерофитной обстановке: переходит к однопалости и развивает более высокие и прямые зубы. Наиболее прогрессивные формы этого рода, верхнеплиоценовые, выделены (Matthew 1924) в род *Plesippus*. Этот род дает новую волну иммигрантов в Старый Свет, где он находит в верхнем плиоцене подходящую для себя обстановку, ставшую к этому времени более засушливой, и везде быстро вытесняет род *Hipparion*, который проходит к этому времени некоторые параллельные плиогиппоидной линии шаги по пути эволюции (повышение зубной коронки и пр.), однако не смог пройти этого пути до конца. В Старом Свете *Plesippus* выступает перед нами в лице *Equus stenorhis* в Европе и Африке и *E. si-*

¹ Как в роде *Hipparion*, так и в роде *Equus* европейские формы имеют наиболее складчатые зубы, американские — наименее складчатые.

valensis и *E. sanmeniensis* в Азии, — форм, в подродевом отношении очень близких, если не тождественных с *Plesippus*.¹ Далее начинается сложная история рода *Equus*, изложение которой уже не входит в задачу настоящей статьи.

Различия в характере протокона (изолированность и связанность) у *Hipparion* и *Equus* я склонна, следуя в основном за Павловой, объяснять следующим образом. Свободный вначале у *Merychippus* протокон (удлинившийся при повышении коронки в виде изолированного столбика) стал уже в пределах этого рода соединяться с протолофом; это соединение шло от основной части коронки к верхушечной и у разных видов *Merychippus* достигло различной степени. Формы с протоконом, слившимся на значительном протяжении (плиогиппоидные), дали начало ветви *Pliohippus* — *Equus*, в которой слияние стало полным; формы с протоконом, слившимся лишь на небольшом протяжении от основания коронки (гиппарионовые), трансформировались в род *Hipparion*. Однако и в пределах последнего у некоторых видов еще продолжался некоторое время процесс распространения слияния протокона к вершине коронки, параллельный такому же процессу в плиогиппоидной линии, но не зашедший так далеко, как в последней. Отсюда — различие в степени слияния у разных видов *Hipparion*. Свободный на вершине протокон некоторых *Equus* — отголосок мерикгиппоидной стадии. По всей вероятности, слияние протокона во всех случаях объясняется большей ксерофитностью пищи — мостик, соединяющий его с протолофом, укрепляет его и препятствует расшатыванию зуба при жевании. Стёртон (1942) пишет, что большая часть американских палеонтологов недоумевает, отчего так упорно держится мнение о происхождении *Equus* от *Hipparion*, когда так много фактов свидетельствует в пользу теории *Pliohippus*—*Equus*. На наш взгляд это объясняется тем, что европейские палеонтологи, хорошо знакомые с обильными остатками гиппарионов и знающие роды *Pliohippus* и *Plesippus* лишь по литературным, часто поверхностным, данным, находятся под впечатлением значительного сходства скелетов *Hipparion* и *Equus*; теории о генетической связи между этими родами и исходят почти исключительно от палеонтологов Европы. Кроме того, всегда кажется более естественным принять эволюцию на месте, чем допустить иммиграцию извне.

Автор настоящей статьи, вначале пораженный промежуточным характером большого числа признаков в строении костей конечностей у *Equus stenonis* между признаками их у *Hipparion* и у *E. caballus*, также испытывал сильное искушение связать генетически эти три группы. Однако детальное изучение зубов *Hipparion* заставило его отказаться от этого предположения. Указанная промежуточность лошади Стенона объясняется тем, что она является переходным этапом между трехпалой и однопалой стадиями эволюции; кости конечностей ее еще имеют многочисленные отголоски трехпалой стадии (позже у *E. caballus* исчезающие) и потому в одинаковой степени могут указывать на родство как с *Pliohippus*, так и с *Hipparion* (см. Громова 1949).

ДОБАВЛЕНИЕ

В самое последнее время появились новые, своеобразные теории происхождения рода *Equus*. Мэк Гру (McGrew 1944) строит две, совершенно независимые линии развития, отдельные с нижнего плиоцена (!). Одна —

¹ Очень возможно, что обнимающий все эти виды подрод (*Plesippus*) будет включен в род *Equus*.

от *Pliohippus* к роду *Hippotigris*, включающему *E. stenorionis*, *Plesippus* и зебр, другая — от *Astrohippus* (род, выделенный из *Pliohippus* и отдаленно напоминающий *Equus* формой двойной петли, протоконом более удлиненным и отсутствием гипостилида pd_3) к роду *Equus*. Но так как в Америке между средним плиоценом (*Astrohippus*) и средним плейстоценом (когда, по Мэк Гру, появляется первая лошадь) представителей этой линии нет, то эволюция ее произвольно переносится в Старый Свет, хотя оттуда известен не только сам *Astrohippus*, будто бы переселившийся туда в верхнем плиоцене из Америки, но и ни один член этой линии, кроме самого *Equus*. Все это делается на том основании, что у настоящих лошадей нет гипостилида на dp_3 , длинный протокон и кабаллоидная двойная петля, в то время, как у *Pliohippus* — *Plesippus* — *E. stenorionis* — *Hippotigris* имеется гипостилид, протокон короткий и двойная петля — стенонового типа.

Однако длинный протокон развивается параллельно в разных линиях Equidae — мы находим его у американских гиппарионов, у некоторых видов *Plesippus* (см., например, Schultz 1936) и у некоторых зебр. Повидимому, и двойная петля, приближающаяся по типу к кабаллоидной, появляется не только у *Equus s. str.*, мы встречаемся с ней, например, у *Proboscideipparion sinense* из верхнего плиоцена Китая. Что касается гипостилида dp_3 , то он и у зебр — далеко не постоянное явление, да и у *Pliohippus* выражен не всегда. А главное: если три признака, указываемые Мэк Гру, считать за показатели принадлежности к линии *Pliohippus* — *Hippotigris*, а их отсутствие — за показатель принадлежности к *Astrohippus* — *Equus*, то как быть с такими формами, как настоящие ослы, сочетающие отсутствие гипостилида с двойной петлей стенонового типа, или полуослы — со стеноновой петлей промежуточного типа, или *E. siwalensis* — со стеноновой двойной петлей и с длинным протоконом. Эволюционная линия *Pliohippus* — *Plesippus* (*E. stenorionis*) — *Equus s. str.* кажется гораздо более обоснованной, исходя из нашего второго принципа (непрерывности развития), чем две линии Мэк Гру. Хотя, надо сознаться, и на этом пути есть еще темные и неясные места, к числу которых относятся: крайняя примитивность нижних резцов зебр, неизвестная у их предполагаемых близких предков, отсутствие известных переходных этапов от двойной петли *E. stenorionis* к двойной петле *E. caballus* и причина исчезновения на этом пути гипостилида молочных коренных (см. Громова 1949).

В направлении выяснения ближайшей родословной рода *Equus* интересны последние работы Стёртона (1940, 1942). *Plesippus* (верхний плиоцен) он включает, в качестве подрода, в род *Equus*, и ближайшего предка его предполагает в числе более прогрессивных среднеплиоценовых видов *Pliohippus*, приближающихся к *Equus* более, чем у других видов, выпрямленной коронкой верхних коренных, более удлиненным протоконом, не соединяющимся, даже на поздних стадиях стирания, с металофом (что свойственно более примитивным *Pliohippus*), и метаконидом и метастилидом, разделенными глубокой бороздой до самого основания коронки. Эти прогрессивные виды *Pliohippus* (из них наиболее прогрессивен *P. ansae* Mat. et Stirt.) Стёртон выделяет в подрод *Astrohippus*.

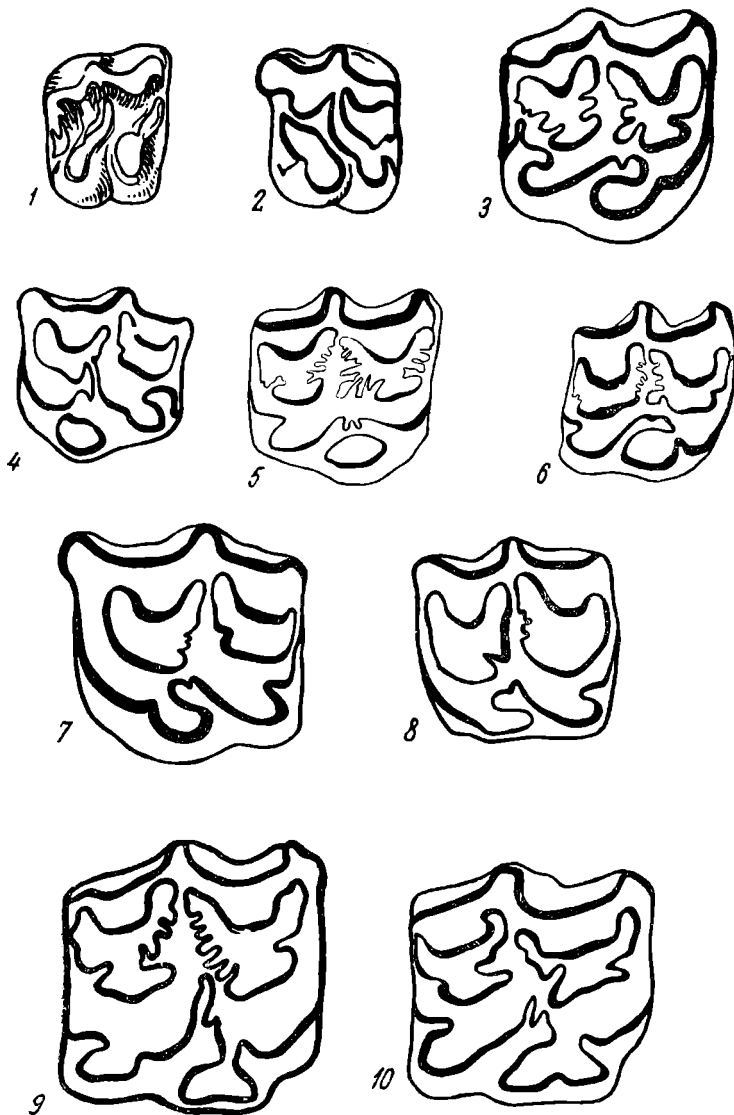
Насколько много еще неясного в филогении Equidae, показывает признание Стёртона (1940), что за 10 лет, в течение которых он занимается историей этого семейства, он уже несколько раз менял свои взгляды.

Во всяком случае, мы считаем необходимым исключить *Hipparion* из предков *Equus*.

ЛИТЕРАТУРА

- Громова В. 1949. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете. Тр. Палеонт. инст. 17.
- Abel, O. 1923. Neues über *Hipparion* und die Phylogenie der Equiden. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 73.
- 1926. Die Geschichte der Pferde auf dem Boden Nordamerikas. Amerikafahrt.
- 1928a. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Pferde. Akad. Anz. Wien, No 5.
- 1928b. Das biologische Trägheitsgesetz. Biol. gener., 4, Lief, 1/2.
- Antonius, O. 1919. Untersuchungen über den genetischen Zusammenhang zwischen *Hipparion* und *Equus*. Ztschr. induct. Abstamm. u. Vererbungslehre, 20, No 4.
- 1929. Streiffragen zur Phylogenie der Equiden. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 78, 1918.
- Bode, F. D. 1934. Tooth characters of protohippine Horses with special reference to species from the *Merychippus* zone, California. Carn. Inst. Publ. No 453.
- Déperet, Ch. 1891. Animaux pliocènes de Roussillon. Mem. Soc. géol. France, Paléont., 1, fasc. 4, Mem. 3.
- Dollo, L. 1893. Les lois de l'évolution. Bull. Soc. Belge géol. et paléont., 7.
- 1910. La paléontologie éthologique. Bruxelles.
- Gazin, Lewis. 1936. A study of the fossil horse remains from the Upper Pliocene of Idaho. Proc. Unit. Stat. Nation. Mus., 83, No 2985.
- Joleaud, L. 1933. Un nouveau genre d'Equide quaternaire de l'Omo. Bull. Soc. géol. France, fasc. 1—2.
- Kovalevsky, W. 1873. Sur l'*Anchitherium aurelianense* Cuv. Mem. Acad. Imp. Sc. St.-Pet., ser. VII, 20.
- Küpper, M. 1937. Backzahnstruktur und Molarentwicklung bei Esel und Pferd.
- McGrew, P. O. 1944. An early pleistocene (Blancan) Fauna from Nebraska. Geol. Ser. Field Mus. Nat. Hist., 9, No 2.
- Matthew, W. and Chubb, S. 1927. Evolution of the Horse. Amer. Mus. Nat. Hist. No 36 of the Guide leaflet series, VI.
- Matthew, W. 1926. The evolution of the Horse. A record and its interpretation. Quart. Rev. Biol., 1, No 2.
- 1928. Outline and general principles of the history of life. California.
- Mottl, Maria. 1939. Die mittelplozäne Säugetierfauna von Gödöllő bei Budapest. Jahrb. Königl. Ungar. Geol. Anst., 32, H. 3.
- Nehring, A. 1884. Fossile Pferde aus deutschen Diluvialablagerungen. Ztschr. deutsch. Geol. Ges.
- Osborn, H. F. 1918. Equidae of the oligocene, miocene and pliocene of North America. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., N. ser., 2, pt. 1.
- Pavlov, Marie. 1889. Le développement des Equidae. Études sur l'histoire paléontologique des ongulés, II. Bull. Soc. Natur. Moscou, 1888.
- 1890. *Hipparion* de la Russie. Études sur l'histoire paléontologique des ongulés. IV. Ibid. 1889, No 4.
- 1923—1925. Nouvelles données scientifiques sur la position de l'*Hipparion*. Ibid., n. ser., 32 et 33, sect. géol., 2, No 4, 1923—24, et 3, No 1—2, 1925.
- Pomel, A. 1897. Les equidés. Carte géol. de l'Algérie; Paléontologie, Monographies. Alger.
- Schlösser, M. 1903. Die fossilen Säugetiere Chinas. Abh. Akad. Wiss. München, 17, Abt. I.
- 1907. Über Säugetiere und Süßwassergastropoden aus Pliozänablagerungen Spaniens u. s. w. N. Jahrb. Miner. Geol. Pal., 100, 2.
- Schultz, J. R. 1936. *Plesippus francescana* (Frick) from the late Pliocene, Coso Mountains, California. Carn. Inst. Publ. No 473.
- 1938. A late quaternary Fauna from the tar seeps of Makittrik, California. Carn. Inst. Publ., No 487.
- Sefve, I. 1927. Die Hipparionen Nordchinas. Palaeont. Sinica, Ser. C., 4.
- Stirton, R. A. 1940. Phylogeny of North American Equidae. Unif. Calif. Public. Bull. Dep. Geol. Sc., 25, No 4.
- 1941. Development of characters in horse teeth and the dental nomenclature. Journ. Mamm., 22, No 4.
- 1942. Comments on the origin and generic status of *Equus*. Journ. Paleont., 16, No 5.
- Stehlin, H. 1929. Bemerkungen zu der Frage der unmittelbaren Aszendenz des Genus *Equus*. Mitt. Schweiz. paläont. Ges. 22.
- 1904. Une Faune à *Hipparion* à Perrier. Bull. Soc. Geol. France.
- Teilhard de Chardin P. et Piveteau, J. 1930. Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). Ann. Paléont. 19, Fasc. 1—4.

- T o b i e n, H. 1928. Über das Gebiss des *Hipparion matthewi*, Abel. N. Jahrb. Min., Geol. u. Pal., Abt. B. Beil. Bd. 80, H. 2.
- V a n H o e p e n, E. C. N. 1932. Die Stamlyn van die Sebras. Paleont. Navorsing Nasion. Mus. Bloemfontein, 2.
- 1940. Oor die Tande von die Equidae I. Die Snytande van die Onderkaak. Tydskrif vir Wetenskap en Kuns, 1, No 1.
- W e h r l i H. 1941. Beitrag zur Kenntnis der «Hipparionen» von Samos Pal. Ztschr., 22, No 3/4.
- W e i t h o f e r, A. 1888. Beiträge zur Kenntniss der Fauna von Pikermi bei Athen. Beitr. Paläont. Ost.-Ung. u. d. Orients. 6.
- W e i d e n r e i c h, F. 1931. Über die Umkehrbarkeit der Entwicklung. Paläont. Ztschr., 13, No 3.



Верхние коренные зубы

Фиг. 1. *Miohippus gemmarosae* Osb.

Фиг. 2. *Parahippus pawniensis* Gid.

Фиг. 3. *Merychippus brevidontus* Bode.

Фиг. 4. *Merychippus californicus* Merr.

Фиг. 5. *Hipparion* sp.?, среднестертый М. Павлодар, мелкая форма (Палеонт. инст. АН № 2346/2734).

Фиг. 6. То же, очень сильно стертый М. Павлодар, мелкая форма (Палеонт. инст. АН № 2346/2713).

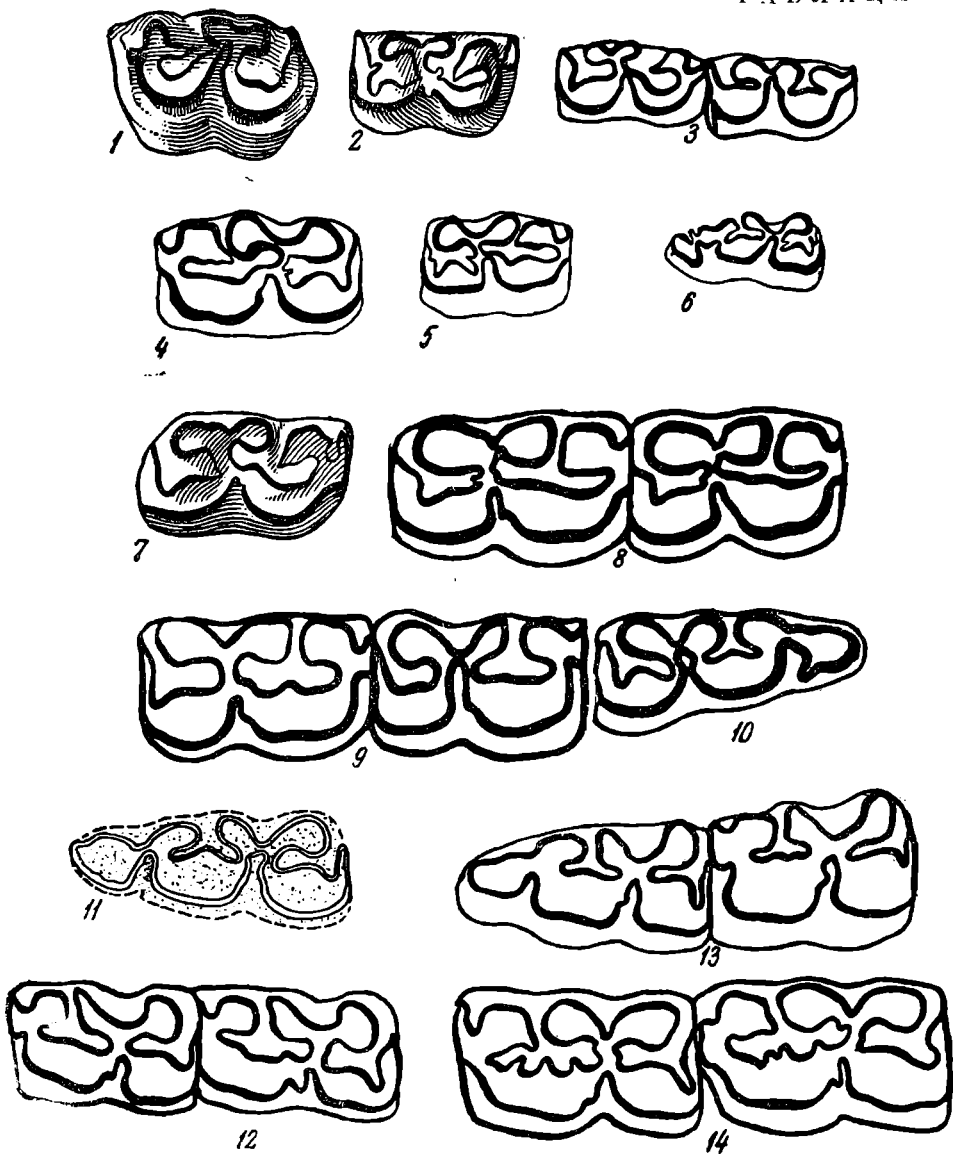
Фиг. 7. *Pliohippus nobilis* Osb.

Фиг. 8. *Pliohippus spectans* (Cope).

Фиг. 9. *Equus stenonis* cf. *major* В о и л е, среднестертый М. Азовское побережье. Хопры (Геол. инст. АН).

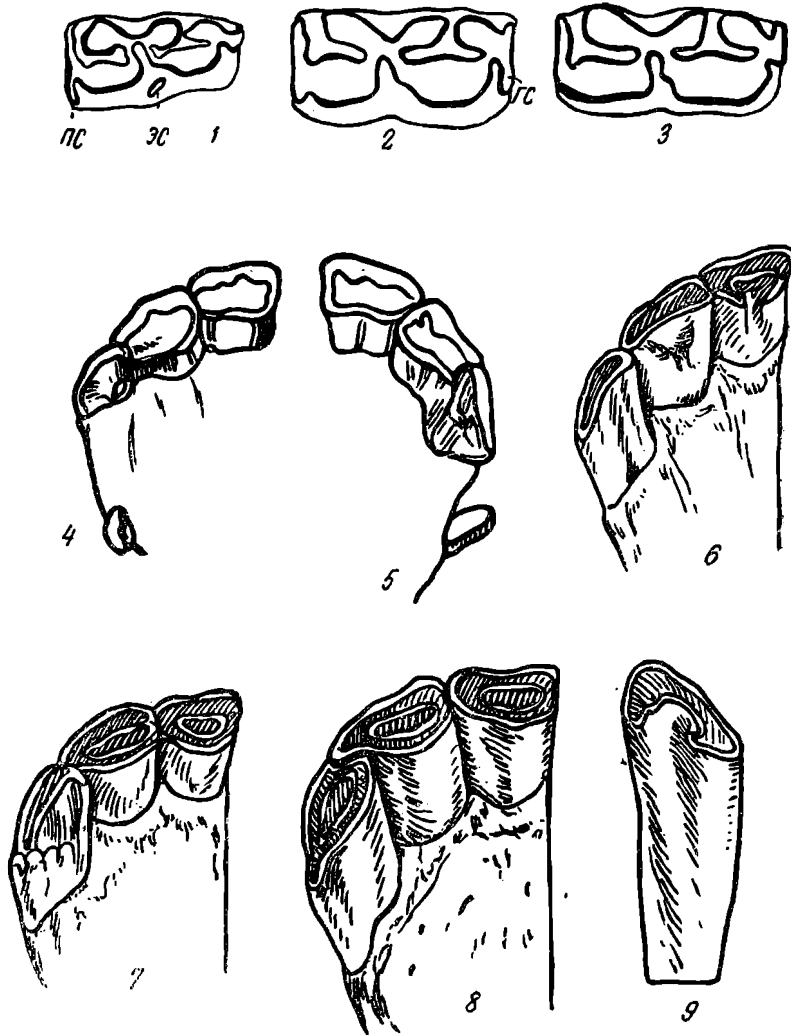
Фиг. 10. *Equus caballus* L. s. 1., среднестертый М. Пещера Тешик-Таш, Бухарск. обл. (Зоол. инст. АН № 20764, 1).

5, 6, 9, 10 — рисунки автора, остальные — по Осборну (1918). Все рисунки, кроме 3, приближ. в ест. вел., рис. 3. ×1.5.



Нижние коренные зубы

- Фиг. 1. *Merychippus intermontanus* Meeg., P. (по Стёртону 1940).
 Фиг. 2. *Merychippus republicanus* Osb., P. (по Стёртону 1940).
 Фиг. 3. *Merychippus californicus* Merr., P₄ и M₁ (по Боду 1934).
 Фиг. 4. *Hipparion* sp.?, P. Павлодар, крупная форма (Пал. инст. АН, № 2413/3130).
 Фиг. 5. *Hipparion* sp.?, P. Павлодар, мелкая форма (Пал. инст. АН № 2413/3354).
 Фиг. 6. Т о ж е. M₃. Павлодар, мелкая форма (Пал. инст. АН, № 2346/2713).
 Фиг. 7. *Pliochippus interpolatus* (Cope), P. (по Стёртону 1940).
 Фиг. 8. *Plesihippus shoshonensis* (Gid.), P₃ и P₄. (по Шульцу 1936).
 Фиг. 9. *Equus stenonis* cf. *major* Boule, P₄ и M₁. Азовское побережье, стан. Морская (Геол. инст. АН).
 Фиг. 10. *Plesihippus shoshonensis* (Gid.), M₃. (по Шульцу 1936).
 Фиг. 11. *Plesihippus procerus* (Merr.), M₃. (по Мерриаму 1916).
 Фиг. 12. *Equus caballus* L. s. 1., P₄ и M₁. Пол-в Тунгуз на Волге.
 Фиг. 13. *Equus przewalskii* Pol., M₂ и M₃ (Зоол. инст. АН).
 Фиг. 14. *Equus stenonis* cf. *major* Boule, P₄ и M₁. Азовское побережье, стан. Морская (Геол. инст. АН). Все рисунки приближ. в ест. вел.



Фиг. 1—3. Молочные нижние коренные зубы, фиг. 4—9 — нижние резцы (постоянные).

Фиг. 1. *Hipparion* sp.? Павлодар, мелкая форма (Палеонт. инст. АН, № 2413/3201).

Фиг. 2. *Equus quagga boehmi* Mat. (Зоол. инст. АН).

Фиг. 3. *Equus przewalskii* Pol. (Также).

Фиг. 4, 5. *Hipparion* sp.? Тараклия, мелкая форма (Палеонт. инст. АН, № 1256/3638 и без №).

Фиг. 6. *Equus quagga charmanni* Lay. (Зоол. инст. АН).

Фиг. 7. *Equus grevyi* Miln-Edw. (Также).

Фиг. 8. *Equus caballus (domesticus)*, якутская порода (Также).

Фиг. 9. То же, I₃. Раннеславянская культура. Борщево, Воронежск. обл. (Также).

Все рисунки автора, приблиз. в ест. вел. Пояснение обозначений — в тексте, стр. 77, 78.

Е. И. БЕЛЯЕВА

О НАХОДКЕ *STEPHANOCEMAS* В ЗАЙСАНСКОЙ КОТЛОВИНЕ

Третичные млекопитающие Восточного Казахстана еще мало изучены. Отсюда известны, за исключением крупного Павлодарского местонахождения гиппарионовой фауны, фрагментарные остатки некоторых ископаемых животных (хищники, носороги, мастодонты и др.). Работами Восточно-Казахстанской Палеонтологической экспедиции Академии Наук СССР в 1946 г. были получены новые палеонтологические материалы, которые, как нам кажется, представляют, несмотря на их фрагментарность, значительный интерес, так как позволяют несколько осветить характер третичной фауны позвоночных Зайсанской котловины. Этим материалам мы предполагаем посвятить ряд статей. Настоящая заметка касается остатков своеобразного оленя из третичных отложений р. Сары-Булак.

СЕМЕЙСТВО *CERVIDAE*

Подсемейство *Cervulinae*

Stephanocemas sp.

(Рис. 1—3)

М а т е р и а л: обломок основания рога. Коллекция Палеонтологического института Академии Наук СССР, № 429—1. Сборы Восточно-Казахстанской Палеонтологической экспедиции Академии Наук СССР 1946 г.

М е с т о н а х о ж д е н и е: Восточно-Казахстанская область, Зайсанский район. Около 80 км на восток от г. Зайсана. Первое обнажение по правому берегу реки Сары-Булак южнее зайсанского тракта. Обломок рога был найден на поверхности склона левого борта обнажения.

В о з р а с т: миоцен.

Найденный остаток представляет обломок пластинчатой центральной части рога с четырьмя (пятью?) отходящими в стороны и слабо приподнимающимися кверху отростками (рис. 1). Дорзальная сторона фрагмента, имеющего чашеобразную форму, слабо вогнутая, вентральная — выпуклая. Наблюдаемая на нижней стороне обломка шероховатая площадка диаметром около 2 см, вероятно, являлась местом прикрепления пластинчатой части рога к пеньку (рис. 2). Последняя была развита в г о р и з о н т а л ь н о м, а не в вертикальном, как обычно у оленей, направлении и сидела п е р п е н д и к у л я р н о на пеньке (рис. 1). Три небольших отверстия на верхней и несколько отверстий более мелкого диаметра на нижней стороне обломка указывают на довольно сильно развитую кровеносную систему рога (рис. 2, 3).

Из отростков, расположенных по краю пластинчатой части рога, лучше сохранился наружный боковой, и то с обломанной вершиной. Его верхняя сторона почти плоская, нижняя и боковые — округлые с продоль-

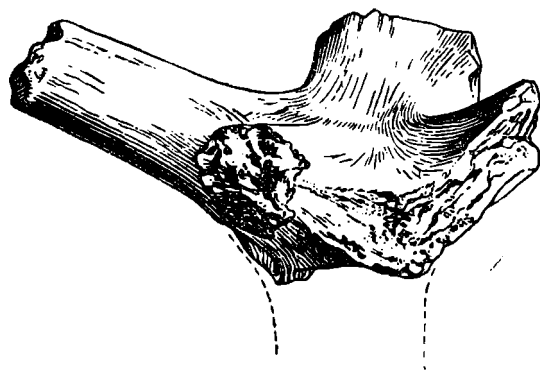


Рис. 1. *Stephanocemas* sp., обломок рога, вид сбоку. $\times 0.9$.

ными неглубокими бороздками. Основание отростка в сечении округло-удлиненной формы, с более сплюсненной верхней и выпуклой нижней сторонами; к вершине отросток становится округлым.

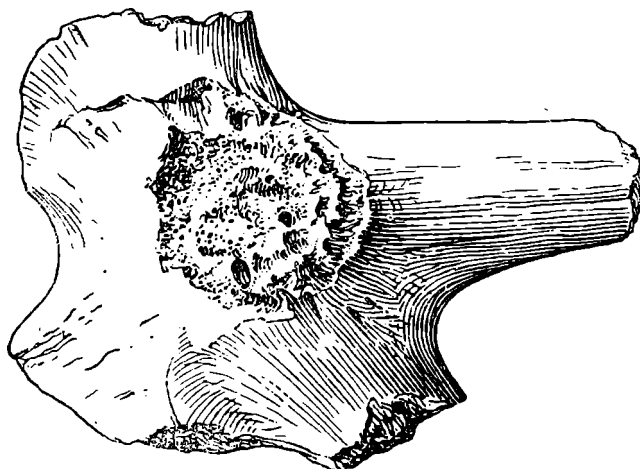


Рис. 2. *Stephanocemas* sp., обломок рога, вид сверху. $\times 1.1$.

От остальных отростков сохранились только основания. Наиболее крупное из них принадлежит заднему отростку, повидимому, двойному, судя по характеру структуры двух взаимно перпендикулярных обломов основания отростка и углубленной верхней поверхности между ними. Поперечный диаметр всего основания заднего отростка — 3.1 см, наибольшая его толщина у наружного и внутреннего облома — по 1.8 см и между ними (на месте углубленной поверхности) — 1.6 см.

Основание переднего отростка расположено на передней стороне обломка, против заднего отростка; основание, лежащее на медиальной стороне между передним и задним отростками, принадлежит боковому внутреннему отростку.

Судя по направлению контурных боковых линий оснований отростков, боковые отростки были приближены к главным — наружный к переднему, внутренний к заднему. К сожалению, мы не располагаем данными для суждения о форме и размерах всех отростков.

Размеры обломка: толщина пластинчатой части рога (в центре) — 2.6 см; то же по краям: между наружным и задним отростками — 1.6 см, между задним и внутренним боковым — 1.5 см, между передним и наружным — 1.2 см, между передним и внутренним — 1.3 (?) см.

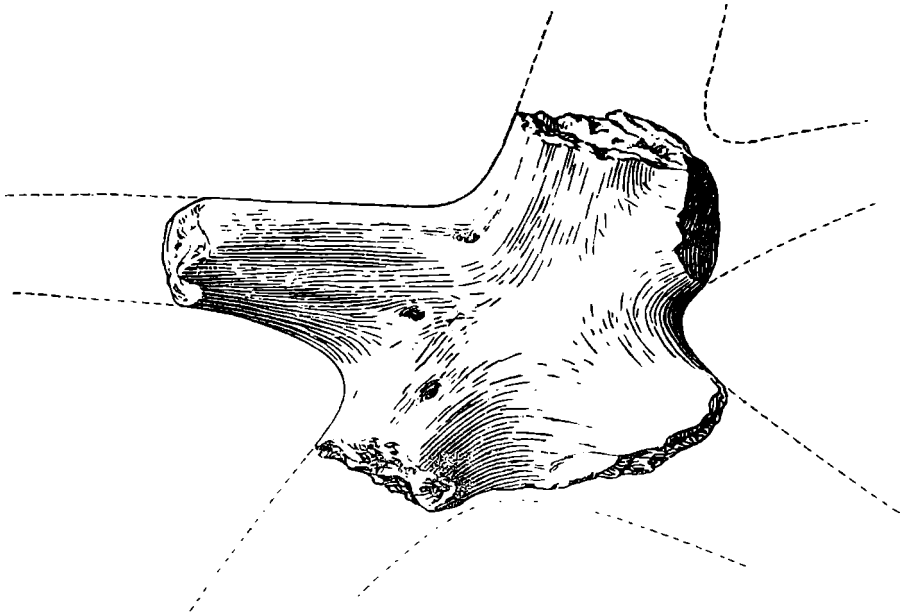


Рис. 3. *Stephanocemas* sp., обломок рога, вид сверху. $\times 1.1$.

Своеобразный тип строения зайсанского обломка свойствен рогам примитивных оленей рода *Stephanocemas*, установленного Колбертом в 1936 г. по материалам тунг-гурской фауны из Внутренней Монголии. Сравнение фрагмента с р. Сары-Булак с известными остатками этого оленя, найденными в Китае, — со *Stephanocemas thomsoni* Colbert и *St. colberti* Young — приводит к заключению о большом сходстве сарыбулакского и китайских *Stephanocemas*. У всех них наблюдается одно и то же своеобразное, но характерное строение рога — чашеобразная, с краевыми отростками, развитая в горизонтальном направлении пластинчатая часть рога, перпендикулярно сидящая на пеньке.¹

Сарыбулакский обломок очень похож на рога *St. thomsoni* Colb. из тунг-гурской фауны (Colbert 1936, фиг. 2, рис. а, б; фиг. 5—VII), которые, повидимому, были несколько меньше зайсанской формы. Также наблюдается большое сходство и с остатками *Stephanocemas* sp. из Восточного Китая. Фрагменты рогов из Цайдама и Ганьсу, описанные Болином (1937, табл. 2, фиг. 3 и 9; рис. 39—44) сперва как *Cervidae* sp., также характеризуются расширенной пластинчатой, «звездчатой» формой с четырьмя-пятью отростками.

¹ Одним из отличий между *St. thomsoni* и *St. colberti* является строение пенька. Последний не сохранился у сарыбулакского фрагмента.

Что касается *St. colberti* Young из шаньтуньской фауны Восточного Китая, то рога последнего отличаются более сжатым, нешироким, с тремя отростками основанием рога, сидящим на удлинненном пеньке.

Сравнение с остатками *St. triacuminatus* Colbert из тунг-гурской фауны исключается, так как последние исследования Штелина (1937) и Колберта (1940) показали, что они принадлежат парнокопытному, относящемуся к роду *Lagomeryx*.

Отношение сарыбулакского обломка к европейским остаткам *St. elegantulus* (Rog.) — форме, возможно, переходной от *Stephanocemas* к *Dicrocerus*, — осталось невыясненным, так как основной работы Штелина (1937) мы не имели возможности использовать.

В настоящее время находки остатков *Stephanocemas* известны из многих местонахождений третичных фаун млекопитающих на территории евразийского материка. Первые находки были обнаружены Центрально-Азиатской экспедицией Естественноисторического американского музея в 6 милях к востоку от Ирен-Дабасу по Калганскому тракту и около 25 миль на северо-восток от Гур-Тунг-Кхара-Усу, в тунг-гурских отложениях Внутренней Монголии. Последующие находки на территории Китая относятся к местонахождению шаньтуньской фауны в Восточном Китае (Shanwahg) и фауны Цайдам из окрестностей источника Олон-булук, в 10 км от Тоссун-нор (материалы Азиатской экспедиции Свен Гедина 1932 г.) и из провинции Ганьсу (Nien-Pai-Hsien, SW 55 li, Iao-Chia-Pu-Tzu-Kou) в Западном Китае.

Из европейских находок Колберт (1940) указывает на остатки *St. elegantulus* (Rog.) из Штетцлица у Аугсбурга и Пилгрим (1941) упоминает о *St. infans* из орлеанских песков.

Эти немногочисленные находки остатков *Stephanocemas* позволяют отметить большой ареал их распространения на территории евразийского материка. Сарыбулакская находка указывает на наиболее западное местонахождение из известных в настоящее время азиатских находок. Повидимому, оно находилось на пути, по которому мигрировали Cervulinae, для большей части которых центр развития, как допускает Пилгрим (1940), лежал в Центральной Азии.

Стратиграфическое положение сарыбулакской находки определяется главным образом китайскими остатками *Stephanocemas*. Возраст тунг-гурской фауны, состав которой выяснен работами многих авторов (Colbert 1934, 1934a, 1936, 1936a, 1939, 1939a, 1940; Pilgrim 1934; Stirton 1934; Wood 1936; Norwood 1935), сперва принимался за плиоценовый (Spöck 1929, 1930; Osborn 1932; Osborn a. Granger 1931), но затем на основании палеофаунистических данных был понижен до миоцена. Большинство палеонтологов датируют тунг-гурскую фауну верхним миоценом.

Шаньтуньская фауна на основании изучения остатков млекопитающих (Young 1936, 1937; Teilhard de Chardin 1939) датировалась, как более молодая, чем верхнеолигоценовая фауна с *Baluchitherium* из Монголии и Ордоса, но более древняя, чем китайская понтическая фауна гиппариона. Остатки *Stephanocemas* в шаньтуньской фауне позволили Young'у отметить общий элемент для шаньтуньской и тунг-гурской фаун и считать первую также верхнемиоценовой. К тому же выводу о возрасте шаньтуньского местонахождения приходит и Chaney (1940) на основании изучения ископаемой флоры из того же местонахождения.

Цайдамская фауна, по данным Болина (1937), несколько древнее китайской гиппарионовой фауны, датируемой обычно понтом.

Европейские находки *Stephanocemas* тоже относятся к миоцену — остатки *St. infans* происходят из орлеанских песков и *St. elegantulus* из ди-

нотериевых песков среднемиоценового возраста. Таким образом, остатки *Stephanoceras* известны только из миоцена.

В настоящее время мы еще не располагаем данными для общей характеристики зайсанской фауны и для сопоставления ее с другими третичными фаунами. Однако найденный на р. Сары-Булак обломок рога *Stephanoceras* sp. позволяет предполагать, что в зайсанской фауне могут быть еще и другие элементы, общие с китайскими фаунами, и, кроме того, допустить миоценовый возраст для некоторых горизонтов континентальных отложений р. Сары-Булак в Зайсанской котловине.

ЛИТЕРАТУРА

- Bohlin B. 1937. Eine tertiäre Säugetier-Fauna aus Tsaidam. Pal. Sinica. Ser. C, 14, fasc. I.
- Chaney R. W. a. Hsen Hsu Hu. 1940. A miocene Flora from Shantung Province, China. Carnegie Inst. of Washington. Publ. No. 507.
- Golbert E. H. 1934. An Upper Miocene Suid from the Gobi Desert. Amer. Mus. Novit. No. 690.
- 1934a. Chalicotheres from Mongolia and China in the American Museum. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 67, art. VIII.
- 1936. *Palaeotragus* in the Tung Gur Formation of Mongolia. Amer. Mus. Novit. No. 874.
- 1936a. Tertiary Deer discovered by the American Museum Asiatic Expedition. Amer. Mus. Novit. No. 854.
- 1939. Carnivores of the Tung Gur Formation of Mongolia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 76, art. II.
- 1939a. A new Anchitherine Horse from the Tung Gur Formation of Mongolia. Amer. Mus. Novit. No. 1019.
- 1940. Some Cervid teeth from the Tung Gur formation of Mongolia and additional Notes on the Genera *Stephanoceras* and *Lagomeryx*. Amer. Mus. Novit. No. 1062.
- Hopwood T. 1935. Proboscidea from China. Pal. Sinica, C., 9, fasc. 3.
- Osborn H. F. 1932. *Platybelodon grangeri*, three growth stages and a new Serridentinus from Mongolia. Amer. Mus. Novit. No. 537.
- Osborn H. F. a. Granger W. 1931. The shovel-tuskers Amebelodontinae of Central Asia. Amer. Mus. Novit. No. 470.
- Pilgrim G. E. 1934. Two new species of Sheep-like Antelope from Miocene of Mongolia. Amer. Mus. Novit. No. 716.
- 1940. The dispersal of the Artiodactyla. Biol. Reviews, 16, No 2.
- Roger O. 1898. Wirbelthierreste aus dem Dinotheriensande der bayrisch-schwäbischen Hochebene. I. Teil. Ber. Naturwiss. Ver. für Schwaben u. Neuburg in Augsburg, 33.
- 1900. Wirbelthierreste aus dem Dinotheriensande III. T. I b i d e m, 34.
- 1904. Wirbelthierreste aus dem Obermiocän der bayerisch-schwäbischen Hochebene. V Teil. I b i d e m, 36.
- Simpson G. G. 1945. The principles of classification and a classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. No. 85.
- Spock L. E. 1929. Pliocene beds of the Iren Gobi. Amer. Mus. Novit. No. 394.
- 1930. New Mesozoic and Cenozoic Formations encountered by the Central Asiatic Expedition in 1928. Amer. Mus. Novit. No. 407.
- Stehlin H. G. 1939. *Dicrocerus elegans* und sein Geweihwechsel. Verh. Schw. Nat. Gesel., p. 54—55.
- Stirton R. A. 1934. A new species of *Amblycastor* from the Platybelodon beds, Tung Gur Formation, of Mongolia. Amer. Mus. Novit. No. 694.
- Teilhard de Chardin P. 1939. The Miocene Cervids from Shantung. Bull. Geol. Soc. China, 19, No. 3.
- Teilhard de Chardin P. et P. Leroy. 1942. Chinese Fossil Mammals. Institut de Géo-Biologie, No. 8, Pékin.
- Wood A. E. 1936. Two new Rodents from the Miocene of Mongolia. Amer. Mus. Novit. No. 865.
- Young C. C. 1936. On the Cenozoic Geology of Itu, Changlo and Linchu Districts (Shantung). Bull. Geol. Soc. China, 15, No. 2.
- 1937. On a Miocene Mammalian Fauna from Shantung. Bull. Geol. Soc. China, 17, No. 2.

Е. Д. КОНЖУКОВА

К МОРФОЛОГИИ PERMOCYNODON И ЭВОЛЮЦИИ ЗУБНОГО АППАРАТА $\frac{1}{2}$ CYNODONTIA

Permocynodon — единственный цинодонт, до сих пор известный в СССР (не считая *Dwinia*), описан П. П. Сушкиным (1929) в стенограмме доклада на X Международном Зоологическом конгрессе в Будапеште в 1927 г. Видовое название придано Вудвардом (1932). Пермоцинодон считался самым древним родом цинодонтов, его значение было отмечено Сушкиным: «*Permocynodon* ранняя и по многим признакам примитивная форма, притом во многих отношениях более примитивная, чем верхнепермские *Ictidopsis* и *Nyctosaurus*, не говоря уже о *Diademodon*» (Сушкин 1935). Указывая, что *Permocynodon* не обнаруживает признаков специализации и в то же время обладает большей, чем у других, мозговой коробкой и длиной лобных костей, Сушкин приходит к заключению: «Вполне вероятно, что *Permocynodon* из всех описанных цинодонтов обнаруживает наименьшее расхождение с линией развития пресмыкающихся в направлении млекопитающих». Указание на отсутствие специализации, комбинация примитивных черт и прогрессивных, тяготеющих к млекопитающим, возбудили живейший интерес к пермоцинодону и позже позволили рассматривать его в качестве формы, весьма близкой к «переходной» между рептилиями и млекопитающими.

Накопившиеся за последнее десятилетие новые материалы по древним цинодонтам из Ю. Африки, переоценка древнейших «млекопитающих», установление нового подотряда *Ictidosauria* — поставили под новым углом зрения вопрос о формах переходных к млекопитающим и показали необходимость детальной переработки и изучения как черепа *Permocynodon*, так и относящихся к нему материалов, не затронутых Сушкиным.

Таким образом, настоящая работа представляет собою:

- 1) переработку и переписание черепа *Permocynodon sushkini* на основе дополнительной препаровки, позволившей после протравливания установить швы для большинства отделов черепа;
- 2) изучение и описание старых и новых фрагментов верхней челюсти и посткраниального скелета;
- 3) переписание неполного черепа цинодонта *Dwinia*, описанного В. П. Амаліцким (1922).

Все эти материалы происходят из местонахождения Соколки, открытого Амаліцким на р. Северной Двине близ д. Ефимовской, которое, по схеме И. А. Ефремова (1931), относится к IV зоне верхнепермских континентальных отложений и может быть параллелизовано с верхней частью зоны *Cistecephalus* нижнего Бофорта формации Кароо Южной Африки.

1. Череп *Permocynodon* № 2469/AM был найден в небольшой конкреции желтовато-серого песчаника (Сушкин 1935). 2. Фрагменты позвоночного

столба с тазовым поясом и двумя femur, № 2476/AM, также из отдельной маленькой конкреции. 3. Фрагмент верхней челюсти, № 2245/237, из рыхлых песков, окружавших прослой конкреции. 4. Череп *Dwinia* (неполный), № 2465/AM. Хранятся в Музее Палеонтологического института АН СССР.

ЧЕРЕП

(Рис. 1—5)

Череп *Permocynodon sushkini* Woodward при взгляде сверху — округленно-треугольной формы, напоминающей *Platycraniellus* и *Glochinodontoides*, что зависит от сильного развития скуловых дуг. В профиль череп

похож на череп собаки. В передней части характерен глубокий пережим, на уровне границы между носовыми и лобными костями, зависящий от сильного развития альвеол клыков. Передний край морды обломан; ноздри, судя по очертаниям на изломе их задних частей, были довольно большие, вероятно овальные, и помещались близко к переднему краю морды. Небольшие овальные орбиты расположены посередине черепа и направлены вперед. Большие и глубокие височные впадины занимают почти половину длины черепа. Сагиттальный гребень узкий и высокий, в переднем отделе его помещается маленькое теменное отверстие. Затылочная поверхность вогнута, с мощными гребнями на границе межтеменной, височной и табулярной костей. Большинство швов хорошо различимы. Длина черепа 100.5 мм; ширина 73 мм. Эти измерения непонятным образом отличаются от упомянутых Сушкиным (1935): длина 91 мм и ширина — 66 мм.

Дорзальная поверхность (рис. 1). Праемахиллария (*Pm*) обломаны, за исключением небольших медиальных отростков, соединяю-

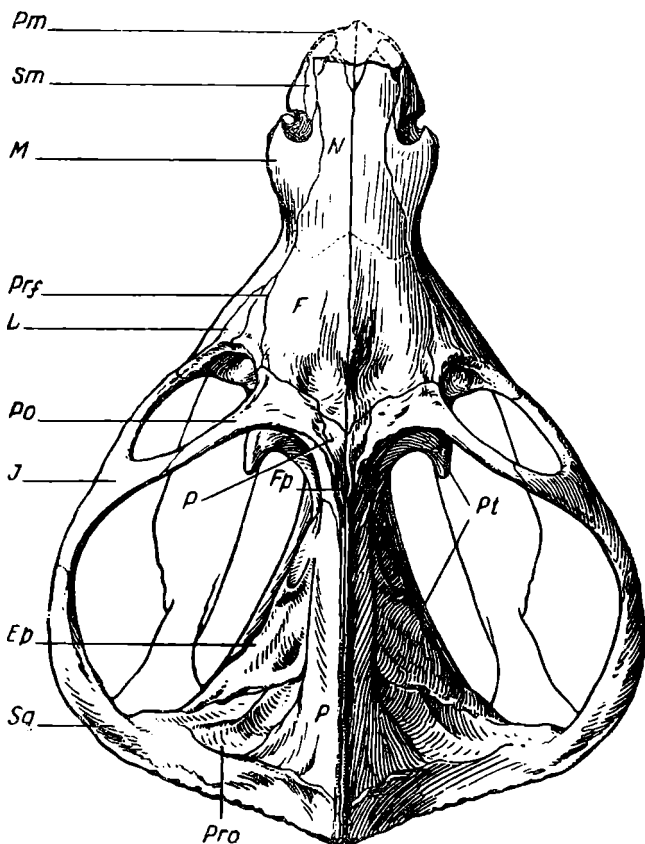


Рис. 1. *Permocynodon sushkini*. Дорзальная поверхность черепа № 2469. $\times 1$. *Ep* — epipterygoideum, *F* — frontale, *Fp* — foramen parietale, *J* — jugale, *L* — lacrymale, *M* — maxillare, *N* — nasale, *P* — parietale, *Pm* — pramaxillare, *Po* — postorbitale, *Prf* — praefrontale, *Pro* — prooticum, *Pt* — pterygoideum, *Sm* — septomaxillare, *Sq* — squamosum.

щихся по средней линии и вклинивающихся между nasalia. С лицевой стороны праемахиллария сохранились альвеолы передних резцов.

Nasalia (*N*) — длинные, сужены посредине своей длины и расширяются назад. Передние концы, окаймлявшие внутренние стороны ноздрей, обломаны. Латерально nasalia граничат с septomaxillaria, maxillaria и praefrontalia. Граница с frontalia не вполне ясная.

Septomaxillaria (*Sm*) располагаются между nasalia и maxillaria в виде узких полосок. Передние концы образуют части задних стенок ноздрей. Задние концы вклиниваются в maxillaria, образуя верхнюю переднебоковую часть свода, окаймляющего круглые отверстия для нижних клыков.

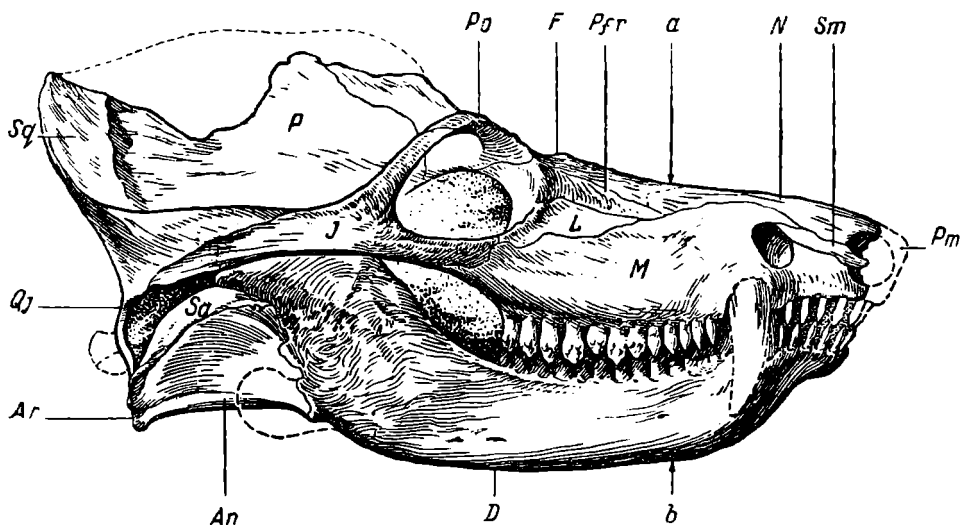


Рис. 2. *Permacynodon sushkini*. Боковая поверхность черепа № 2469. $\times 1$. *An* — angulare, *Ar* — articulare, *D* — dentale, *Qj* — quadrato-jugale, *Sa* — supraangulare. Остальные обозначения — как на рис. 1.

Maxillaria (рис. 1 и 2, *M*) — большие, занимают большую часть боковой поверхности преорбитальной части черепа. Швы между maxillaria и праемахиллария не установлены из-за разрушения передней части морды. Спереди maxillaria, вместе с septomaxillaria участвуют в образовании задней стенки ноздрей. Вверху maxillare углубляется в nasale, заходя на крышу черепа, и окаймляет круглое отверстие для клыка нижней челюсти, достигая здесь наибольшей ширины. Далее maxillaria граничат с praefrontalia и lacrymalia. На уровне переднего края орбиты maxillare граничит с jugale, заходя под нее вдоль нижнего края орбиты. Швы со всеми пограничными костями отчетливы (рис. 2, *M*).

Lacrymalia (рис. 1 и 2, *L*) небольшие, вытянутые, неправильно треугольной формы с вершиной, обращенной вперед, основанием опирающиеся на орбиту. Впереди они вклиниваются между maxillaria и praefrontalia, латерально — граничат с maxillaria, медиально — с praefrontalia. Задние края, образующие части передних краев орбит, слегка утолщены и закруглены, каждое имеет в этом месте довольно большое овальное отверстие слезноносового канала. Сзади слезная и скуловая кости соединяются коротким вертикальным швом.

Jugalia (рис. 2, *J*) — узкие, состоящие из трех ветвей. Верхний отросток в виде узкой, слегка выпуклой полоски образует задний край ор-

биты и граничит с *postorbitale*. Передний отросток также слегка выпуклый, образует нижнюю часть орбиты в ее задней половине, соединяется извилистым швом с *maxillare* и коротким вертикальным — с *lacrurale*. Задний отросток, постепенно выклиниваясь, соединяется длинным, косым, слабо извилистым швом со скуловым отростком *squamosum*, заходя под него.

Praefrontalia (рис. 1 и 2, *Ppf*) — небольшие, продолговатые, треугольной формы, впереди вклиниваются между *frontalia* и *maxillaria*, медиально граничат с лобными, латерально — со слезными. Задние края слегка закруглены и образуют передние края орбиты.

Frontalia (рис. 1 и 2, *F*) длинные, широкие, с почти прямыми латеральными краями; занимают половину длины дорзальной поверхности преорбитального отдела черепа. Из-за деформации шов между *frontalia* и *nasalia* не мог быть точно установлен (проведен на рисунках пунктиром). Латерально лобные кости граничат хорошо выраженными швами с *praefrontalia*. Сзади, на половине длины черепа, граничат с теменными костями, слегка вклиниваясь между ними.

Postorbitalia (рис. 1, 2, *Po*) — сложной формы с двумя отростками. Впереди *postorbitale* граничит с *frontale* и у самого края орбиты с *praefrontale*, контакт с которыми переходит внутрь черепа, в область задней части внутренней стенки орбиты. Медиально граничит с *parietale*, образуя узкий задний отросток, слагающий наружный край сагиттального гребня. Второй отросток образует заднюю стенку орбиты и соединяется различным швом с *jugale*. *Postorbitalia* участвуют в образовании передней части боковых стенок мозговой коробки, налегая на *parietalia*.

Parietalia (рис. 1 и 2, *P*) длинные и очень узкие, образуют узкий сагиттальный гребень. Впереди они граничат со вклинивающимися в них задними концами лобных костей. В затылочном направлении теменные кости, суживаясь, окружают маленькое парietальное отверстие, расположенное в их переднем отделе на расстоянии 8 мм от уровня передних краев орбит и менее чем на 1 мм от их заднего края. Сейчас же позади теменного отверстия *parietalia* сжаты с боков и образуют узкий, высокий сагиттальный гребень, передний отдел которого составлен отростками *postorbitalia*, налегающими на теменные кости. *Parietalia* не принимают здесь участия в образовании передней боковой поверхности мозговой коробки, занятой *postorbitalia*. Вниз от гребня они несколько расходятся в стороны, образуя боковые стенки мозговой коробки, сзади же граничат со *squamosa*, которые в виде узких пластинок налегают на *parietalia* вдоль затылочного края и отделяют их от *tabularia*. На заднем конце сагиттального гребня теменные кости граничат с межтеменной, которая слегка отогнута в месте контакта вперед.

Squamosa (рис. 1 и 2, *Sq*) большие, выступают своими сильно развитыми частями на дорзальную и затылочную стороны черепа. На дорзальной поверхности они видны в виде узких пластин вдоль затылочного края, участвуя в образовании задней части височной впадины и мощного затылочного гребня.

По внутренней, обращенной к орбите стороне имеют резко выраженный острый край, выступающий над боковой поверхностью *parietalia*. По наружному краю затылочной поверхности *squamosa* вместе с краевыми частями *interparietale* и *tabularia* образуют сильно развитый затылочный гребень. На уровне верхней границы эпиптеригонидов скуловые отростки *squamosa* круто загибаются вперед в виде выпуклых дуг и соединяются длинными косыми швами с *jugalia*, образуя всю заднюю половину скуловых дуг (рис. 1, 2, *Sq*).

Затылочная поверхность черепа (рис. 3) над *fo-gamen magnum* сильно вогнута. Затылочный мыщелок тройной, имеет сферическую суставную поверхность базального бугра, образованного за счет *basioscipitale*. Суставные поверхности боковых отделов на *exoccipitalia* менее развиты, насколько можно судить по сильно поврежденной поверхности правого бугра (левый разрушен). Посмертная деформация вызвала смещение влево всего затылочного мыщелка и искажение формы *f. magnum*, которое в нижней части было округлое и относительно большое.

Мыщелок *basioscipitale* (рис. 3, *Bo*) на затылочной поверхности черепа продолжается в вентральный отдел, имеющий вид глубоко вогнутой основной пластины. Латерально *basioscipitale* граничит с *exoccipitalia*, за счет

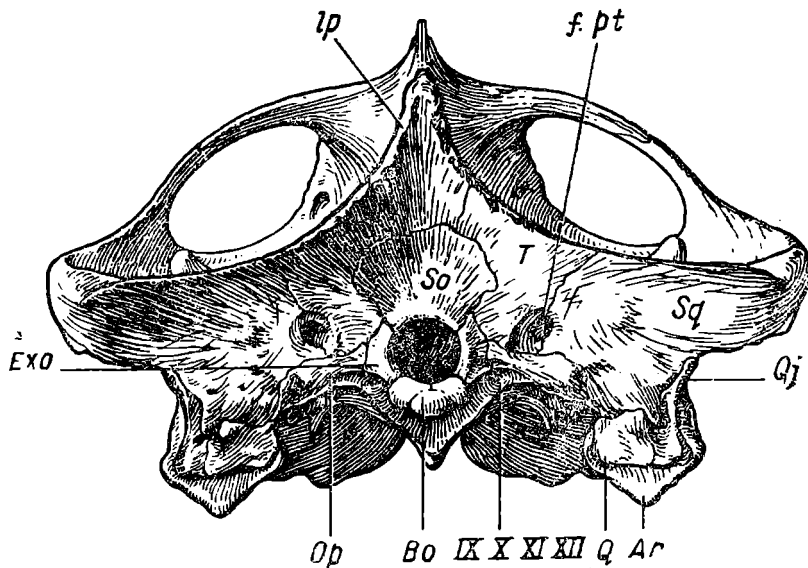


Рис. 3. *Permacynodon sushkini*. Затылочная поверхность черепа № 2469. $\times 4/3$. *Ar* — articulare, *Bo* — basioscipitale, *Exo* — exoccipitale, *Ip* — interparietale, *f. pt* — fenestra posttemporalis, *Op* — opisthoticum (paroccipitale), *Q* — quadratum, *Qj* — quadrato-jugale, *So* — supraoccipitale, *Sq* — squamosum, *T* — tabulare. IX, X, XI, XII — отверстия нервов.

которых образованы боковые отделы затылочного мыщелка, сочленовные поверхности которых не сохранились. Боковые пластинки *exoccipitalia* окаймляют с боков *f. magnum* и короткими швами соединяются с *supraoccipitale* сверху и с *tabularia* и *paroccipitalia* латерально. Нижний край латеральной части *exoccipitale* на границе с *paroccipitale* (*opisthoticum*) образует глубокую вырезку в области выхода IX, X и XI нервов. Здесь же, в углублении медиальной стороны вырезки выходил и XII нерв. Выходение упомянутых четырех нервов из общей вырезки указывается Брумом (Broom 1932) для многих цинодонтов.

Supraoccipitale (рис. 3, *So*) небольшое, расположено в центре наибольшей вогнутости затылочной поверхности черепа. Нижний край дугообразно ограничивает затылочное отверстие. По обе стороны *f. magnum* нижний край *supraoccipitale* соединяется с *exoccipitalia*. Начало шва между *supraoccipitale* и *tabulare* почти параллельно верхнему краю затылочной поверхности, затем шов идет почти под прямым углом вниз и медиально и,

выходя за пределы *tabulare*, достигает *exoccipitale*. Вверху, около сагиттальной плоскости, *supraoccipitale* почти горизонтальным швом соединяется с *interparietale*.

Interparietale (рис. 3, *Ip*) пятиугольной формы, вогнуто в своей нижней части, с длинным и острым верхним углом, где оно, слегка загибаясь вперед, налегает на задние поверхности боковых пластинок *squamosa* и *parietalia* и участвует вместе с ними в образовании верхнего угла затылочного гребня. Мощное развитие гребня, его бугристая поверхность говорят о прикреплении сильной мускулатуры (*m. m. transverso-spinalis capitis, longispinus capitis superficialis, long. cap. profundus*). Латерально *interparietale* прямыми вертикальными швами соединяется с *tabularia*, внизу граничит с *supraoccipitale*. В верхней половине *interparietale* по средней линии имеется небольшой вертикальный гребень, не доходящий до верхнего угла, служивший, вероятно, для прикрепления срединной фасции шейных мышц.

Tabularia (рис. 3, *T*) крупные; их верхний край налегает сзади на боковые пластинки *squamosa* и образует срединную часть поперечного затылочного гребня. Медиально *tabulare* граничит с *interparietale*. Латеральная граница со *squamosa* идет, слегка изгибаясь, сверху от затылочного края вниз и упирается в глубокую круглую ямку, имеющую в глубине отверстие (*fenestra subtabularis — posttemporalis*) для *vena capitis lateralis*. Над верхней частью *f. posttemporalis* заметно возвышение, которое доходит медиально до границы с *exoccipitale*. Медиально *tabulare* граничит с *supraoccipitale* углообразным швом. Нижняя граница между *tabulare* и *paroccipitale* проходит под посттемпоральным отверстием.

Opisthotica (*paroccipitalia*) (рис. 3, *Op*) имеют форму довольно толстых изогнутых пластин, верхние края которых, граничащие с *tabularia*, несут округлую вырезку для *v. cap. lateralis*. Снизу и медиально, на границе с *exoccipitale*, *opisthoticum* ограничивает полукруглую вырезку около яремного отверстия. Яремное отверстие лежит на дне глубокой ямки, обращенной почти прямо вниз, как это типично для цинодонтов (а не назад, как у горгонопсий). Далее, вниз от вырезки, *opisthoticum* продолжается в небольшой отросток, который, как это видно с вентральной стороны, соединяется медиально с базисфеноидом. К передне-боковой стороне этого отростка плотно примыкает проксимальный конец *stapes*, упирающийся здесь в *fenestra ovalis*. Нижний край *opisthoticum* своеобразно изогнут и продолжается латерально в узкий горизонтальный отросток, имеющий разрыхленную поверхность и не доходящий до *quadratum*; повидимому, здесь имелось хрящевое окончание кости. Над отростком *opisthoticum* граничит изогнутым швом с направленным вниз отростком *squamosum* (рис. 3, 4, *Op*).

Squamosa (рис. 1—3, *Sq*) занимают около $\frac{1}{4}$ всей затылочной поверхности. Верхняя сторона кости свободна, постепенно сужается вверху и составляет боковой участок затылочного гребня. На уровне верхней границы между *interparietale* и *supraoccipitale* от *squamosum* отходит вперед, под углом в 45° , скуловой отросток, который, сужаясь, соединяется косым коротким швом с задним отростком *jugale* и образует совместно с ним довольно тонкую, лежащую горизонтально скуловую дугу. Медиально *squamosum* соединяется с *tabulare* слегка наклонным швом, нижняя треть которого прерывается ямкой *f. subtabularis*. Внизу и медиально соединяется с *opisthoticum* и отдает под *f. subtabularis* небольшой, направленный вниз отросток. Внизу налегает на *quadratum*. Нижний край крепко соединен со вдающимся в него верхним отростком *quadratum*. Кроме того *squamosum* образует еще один небольшой отросток для *quadrato-*

jugale (рис. 3, *Sq*). Наружный край налегает на quadrato-jugale, соединяясь с последним зубчатым швом. На затылочной поверхности squamosum развиты несколько отчетливых гребней по границам кости и пересекающих ее, говорящих о сильной шейной мускулатуре.

Quadratum (рис. 1—4, *Q*) — небольшое, прямоугольных очертаний, образует на нижнем свободном конце горизонтально лежащий челюстной мышелок. Поверхность кости несет ряд утолщений и выступов, из которых наибольшего развития достигает направленный вверх, в виде небольшого отростка, плотно входящий в сводообразную вырезку squamosum.

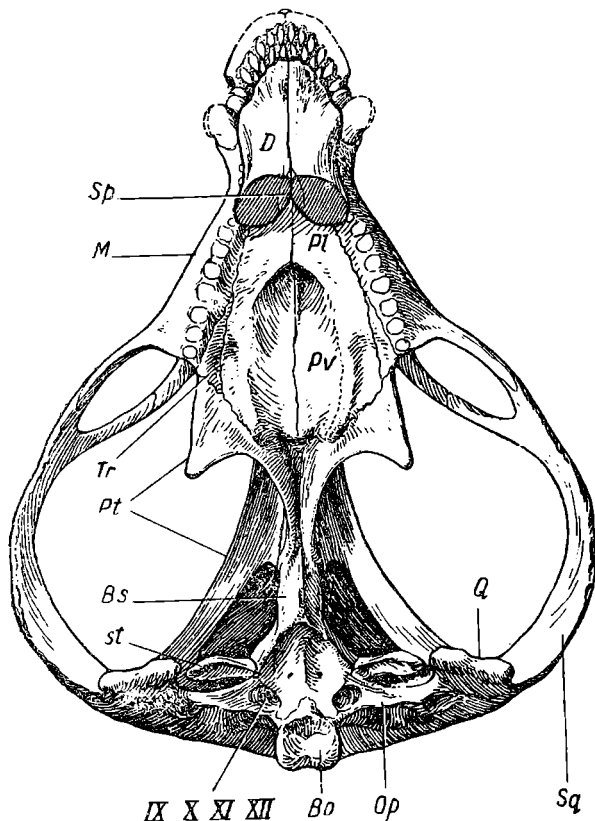


Рис. 4. *Periocynodon sushkini*. Вентральная поверхность черепа № 2469. $\times 1$. *Bo* — basiossippitale, *Bs* — basisphenoidale, *D* — dentale, *M* — maxillare, *Op* — opisthoticum (paroccipitale); *Pl* — palatinum, *Pv* — praevomer, *Pt* — pterygoideum, *Q* — quadratum, *Sq* — squamosum, *Sp* — spleniale, *St* — stapes, *T* — transversum. IX, X, XI, XII — отверстия нервов.

Вся верхняя граница quadratum и squamosum весьма плотно закреплена и не оставляет места для более или менее свободного сочленения quadratum со squamosum. Латерально вверх quadratum граничит с медиальной стороной отростка squamosum, направленного вниз, налегающего далее на quadrato-jugale (рис. 3, 4, *Q*). Далее латеральная граница quadratum выражена вертикальным швом с quadrato-jugale.

Quadrato-jugale (рис. 2, 3, 5, *Qj*) маленькое, удлиненное, с массивным основанием и направленным вверх отростком, который принимает у своего основания налегающий вдающийся в него отросток squamosum. Далее вверх этот отросток плотно соединяется швом медиально со squamosum. Латеральный отдел свободен. Непосредственно под нижним отростком squamosum поверхность quadrato-

jugale несет небольшую глубокую вырезку для foramen paraquadratum, а расширенное основание медиально граничит с quadratum. Нижний и наружный края остаются свободными и представляют собою наружную часть «катушкообразного» единого челюстного сустава.

Вентральная поверхность черепа (рис. 4). Basiossippitale (*Bo*) на вентральную поверхность черепа обращено своей нижней вогнутой пластинкой (тело кости), поддерживающей сочленовную фасетку затылочного мышелка. Спереди от мышелка поверхность basios-

cipitale образует небольшой перегиб в вентральном направлении и вдается заостренным клином в *basisphenoideum*.

Opisthoticum (*Op*) в нижнем медиальном углу граничит на небольшом протяжении с *basioccipitale*. Внутренняя сторона каждого *opisthoticum* ограничивает глубокую ямку яремного отверстия. На передне-внутренней стороне у задне-бокового края *basisphenoideum* имеется глубокая ямка (*fenestra ovalis*), куда входит проксимальный конец *stapes*. Латеральный конец не достигает *quadratum*, а дистальный конец разрыхлен, повидимому, на месте исчезнувшего хрящевого конца кости.

Stapes (*St*)— прямые, крепкие палочковидные кости, расположенные под углом в 90° к длинной оси черепа. С вентральной стороны поверхность каждой кости несет глубокий продольный желобок, придающий поперечному сечению *stapes* V-образную форму. Проксимальный конец закруглен и плотно входит в глубокую ямку *f. ovalis*. Дистальный конец, до которого вентральный желобок не доходит, имеет шероховатую разрыхленную поверхность, позволяющую предполагать хрящевое продолжение до соединения с *quadratum*.

Basisphenoideum (*Bs*) клиновидной формы, в задней своей части соединяется с *basioccipitale* углообразным швом и имеет углубленную в этом месте поверхность. Задняя пластинка треугольной формы, с вогнутой в дорзальном направлении срединной частью и приподнятыми краями. Через углубление проходит отчетливый сагиттальный гребень, около которого расположены два небольших отверстия для сонных артерий. Передняя часть образует резкий перегиб основания черепа. Края, расходящиеся сзади, на переднем конце кости сходятся вместе, образуя клин. Вентральная поверхность передней части кости снабжена острым гребнем, передний конец вклинивается между птеригоидами, медиальные отростки которых налегают на базисфеноид. Задние боковые концы соединяются с *paroccipitale*, окаймляя *f. ovalis*.

Pterygoidea (рис. 1, 4 и 5, *Pt*). Каждый птеригоид состоит из 3 отделов: базальной части, передней и задней ветвей. Базальная часть делится на два отростка. Из них нижний — короткий, в виде вертикальной пластинки, стоящей почти под прямым углом к базальной части, соединяется сзади с базисфеноидом и, вместе с парным ему отростком, образует высокий гребень, служащий продолжением гребня базисфеноида. Верхний отросток длиннее, соединяется с верхней частью базисфеноида, а на дорзальной стороне основания черепа — с эпиптеригоидом (рис. 1, 4, 5, *Pt*, *Ep*). От базальной пластинки назад отходит большая задняя ветвь в виде тонкой, стоящей наклонно к горизонтальной плоскости пластины. Задняя ветвь птеригоида идет наискось назад и латерально и приближается к медиальной стороне к *quadratum*, не достигая последнего. Из-за недостаточной хорошей сохранности конца задней ветви нельзя учесть ее длину и расстояние между ее концом и *quadratum*. Нижние отростки базальной части, соединяясь и образовав высокий вентральный срединный гребень, вскоре расходятся с образованием межптеригоидной щели и идут вперед, отдавая сильные передние ветви (*ramus anterior*), направленные наружу и вперед, ориентировка которых постепенно становится поперечной к длинной оси черепа. Эти поперечные ветви образуют мощные птеригоидные фланги, которые сильно выдаются на вентральной поверхности черепа, опускаясь в ротовую полость, и способствуют укреплению нижней челюсти в этом месте. Каждый птеригоидный фланг в своем протяжении наружу и вперед изгибается и с вентральной стороны имеет вид широкой треугольной пластинки с задними углами треугольника, упирающимися во внутреннюю сторону нижней челюсти. Спереди птеригоидные фланги

соединяются с задними концами *transversa*, *palatina* и *praevomer*. Широкие треугольные пластины птеригоидных флангов не обнаруживают на поверхности швов, которые указывали бы на участие в образовании флангов других костей, кроме птеригоидов. Не обнаружено здесь и следов присутствия зубов.

Eriptyergoideum (рис. 1 и 5, *Ep*). Вдоль задней ветви птеригоида, располагаясь непосредственно над ней и тесно к ней примыкая, идет задняя ветвь (квадратный отросток) эпиптеригоида по направлению к *quadratum*. Этот отросток следует в своем пути одноименному отростку птеригоида, короче его и заканчивается, далеко не достигая *quadratum*.

Prooticum (рис. 1 и 5, *Pro*) с вентральной поверхности черепа видно недостаточно из-за неполной препаровки, расположено медиально и вперёд от *opisthoticum*, вблизи *fenestra ovalis*.

Transversa (рис. 4, *Tr*) небольшие, узкие, треугольные, входят узким клином между *maxillaria* и *palatina*. Сзади граничат коротким швом с передне-боковым концом птеригоидных флангов, не принимая участия в образовании последних; каких-либо следов, указывающих на присутствие зубов, не обнаружено.

Palatina (рис. 4, *Pl*), в виде пластинок с широко разошедшимися задними концами, расположены в передней части вентральной поверхности черепа. Задние концы соединяются с поперечными флангами птеригоидов, налегая на них и образуя косой чешуйчатый шов. Латерально *palatina* соединяются с *transversa* и далее вперед с *maxillaria*. Пластинки *palatina* медиально граничат с *praevomer* высоким зубчатым швом. От последнего каждая задняя пластинка идет вперед и наружу с небольшим наклоном к сагиттальной плоскости. На уровне 10-го послеклыкового зуба *palatina* отдают вперед изогнутые плоские отростки, которые, соединяясь вместе по средней линии, образуют отчетливое вторичное нёбо, хотя и слабо развитое.

Praevomer (рис. 4, *Pv*) большие, на вентральной поверхности черепа представляют собою пластинки, расположенные несколько наклонно к приподнятому гребню, образованному латеральным швом с *palatina*. Горизонтальные пластинки выпуклы дорзально, сагиттальный шов между ними хорошо выражен. Начиная с заднего контакта с птеригоидами, *praevomer* резко поднимаются дорзально и вперед, образуя перегиб переднего отдела мозговой коробки. В наиболее приподнятой передней своей части образуют небольшие медиальные вертикальные отростки (под углом около 90° к горизонтальной плоскости), которые, соединяясь по средней линии, образуют перегородку над передними (нёбными) отростками *palatina*, укрепляющую вторичное нёбо. Латерально *praevomer* граничат по всей длине с *palatina*.

Quadrata (рис. 3, 4, *Q*) с вентральной поверхности видны со стороны сочленовных фасеток, имеющих вид удлинённых цилиндрических валиков, лежащих горизонтально и напоминающих катушки небольшим углублением посредине (рис. 4, *Q*). Продольная ось каждого валика расположена под углом в 75° по отношению к сагиттальной плоскости черепа. Наружную часть каждого катушкообразного мышелка составляет базальная часть *quadrato-jugale*, плотно соединенная с *quadratum* и образующая вместе с ним единый нижнечелюстной мышелок.

Мозговая коробка (рис. 5). *Eriptyergoideum* (*Ep*) средних размеров, неправильной формы. Передне-верхний угол вытянут вперед и почти достигает уровня передней границы между *parietale* и *postorbitale*. Вверху эпиптеригоид граничит почти горизонтальным швом с *parietale*. Непосредственно под упомянутым швом, сливаясь с ним, проходит

отчетливый желобок *v. capitis lateralis*. Передне-нижний угол также вытянут вперед в виде небольшого узкого отростка, налегающего на заднюю ветвь птеригоида. Внизу эпиптеригоид проходит вдоль этой ветви, тесно соединяясь с ней. Назад, в направлении *quadratum*, отдает незначительный отросток, налегающий на квадратную ветвь птеригоида. Установить точные размеры и протяженность квадратной ветви эпиптеригоида невозможно из-за плохой сохранности в этом месте. Сзади эпиптеригоид граничит резко выраженным швом с *prooticum*; этот шов прерван сверху, на границе между *prooticum* и *parietale*, вырезкой в углублении которой выходила *v. capitis lateralis*. Вторая глубокая вырезка, расположенная над началом г. *quadratus epipterygoidei* на границе с *prooticum*, служила для выхода второй и третьей ветвей тройничного нерва.

Prooticum (рис. 1 и 5, *Pro*) — небольшая кость с закругленным задним краем. Передне-верхняя граница с эпиптеригоидом прерывается упомянутой вырезкой, расположенной в месте контакта *prooticum* и *parietale* и служившей для выхода из мозговой полости *v. capitis lateralis*. В передне-нижнем углу шов между *prooticum* и *epterygoideum* прерван вытянутой в поперечном направлении вырезкой — отверстием для выхода второй и третьей ветвей тройничного нерва (рис. 5, *V²*, *V³*).

Orbitosphenoidum, о котором упоминает Сушкин, не обнаружено.

Нижняя челюсть (рис. 2, 6), находящаяся в естественном сочленении с черепом и прекрасно сохранившаяся, характерна сильным развитием заднечелюстных элементов.

Dentale (рис. 2, D) массивное, занимает $\frac{3}{4}$ длины нижней челюсти. Передний конец ложкоподобно изогнут и приподнят в месте симфиза, задний конец, изогнутый вверх, образует прямоугольный отросток (коронаидный). Верхний угол отростка проходит под скуловой дугой, заканчиваясь на одном уровне с ее верхней границей. Наружная поверхность отростка имеет характерное полукруглое углубление диаметром 10 мм, служившее для прикрепления *m. masseter*. Край углубления приподняты в виде гребня. Нижний задний угол *dentale* граничит с *supraangulare* и далее вниз с *angulare*. Ясно выраженный гребень с шероховатой поверхностью, служивший для прикрепления нижней группы *m. masseter*, проходит по всей границе между *dentale* и *angulare*.

Splendale — пластинчатая кость, прикрывает *dentale* вдоль его нижнего края с внутренней стороны челюсти и участвует своим передним концом в симфизе. На уровне последнего коренного зуба расширяется, затем спо-

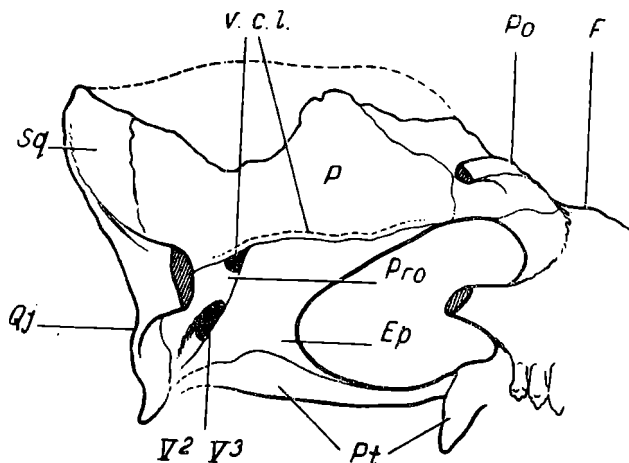


Рис. 5. *Permocynodon sushkini*. Мозговая коробка. $\times 1$. *Ep* — epipterygoideum, *F* — frontale, *P* — parietale, *Pro* — prooticum, *Po* — postorbitale, *Pt* — pterygoideum, *Qj* — quadrato-jugale, *Sq* — squamosum, *v. c. l.* — vena capitis lateralis, *V² V³* — ветви V нерва.

ва сужается, достигает *angulare*, с которым и граничит хорошо различимым швом. Верхне-задний край граничит с *praearticulare*.

Supraangulare (рис. 2, *Sa*) изогнуто серпообразно вдоль верхнего края *angulare*. Впереди контактирует с короноидным отростком *dentale* и, заходя под него, переходит на внутреннюю поверхность челюсти. *Supraangulare* представляет собою уплощенную, изогнутую пластину, которая с латеральной стороны карнизообразно нависает над верхним краем *angulare*. Нижний задний конец загибается на сочленовную поверхность нижней челюсти и соединен коротким швом с *articulare*, образуя небольшую наружную часть суставной впадины челюстного сустава.

Angulare (рис. 2, *An*) овальное, вогнуто с наружной стороны и занимает более $\frac{1}{4}$ длины нижней челюсти. Сверху примыкает к охватывающей его *supraangulare*. Впереди соединяется с *dentale*, имея по всей границе высокий крепкий гребень. Далее вниз переходит на внутреннюю поверхность нижней челюсти под *dentale* и граничит со *spleniale*. Верхней границей на внутренней поверхности служит шов с *praearticulare*.

Praearticulare — узкое, маленькое, его верхняя граница со *spleniale* лежит позади заднего угла *dentale*. Вдоль нижнего края граничит с *angulare* и позади коротким швом с *articulare*.

Complementare (*coronoideum*), о котором упоминает Сушкин, не обнаружено.

Articulare (рис. 2, 3, *Ar*) — небольшое, видимо только на задней и внутренней поверхности нижней челюсти, образует нижний задний угол последней и несет сочленовную впадину для *quadratum*. С внешней стороны граничит коротким швом с *supraangulare*, участвующим в образовании небольшой части наружной стороны суставной впадины. С внутренней стороны имеет очертания треугольника с вершиной вперед; задний конец — выпуклый в медиальном направлении. Впереди граничит с *praearticulare*, а по нижней границе — с *angulare*.

Зубная система (рис. 1, 2, 4, 6—9). *Permosynodon* особенно интересен сложностью строения коронок послеклыковых зубов. Сушкин (1935) отмечает отчетливую и резко выраженную дифференцировку зубов с формулой: $I \frac{4+2}{6} C \frac{1}{1} M \frac{12}{12}$; приводит точное, хотя и краткое описание зубов. Сушкин руководствовался в своем описании черепом пермоцинодона, в котором нижняя челюсть, находящаяся *in situ* и плотно прижатая к черепу, не позволяла получить полное представление о послеклыковом ряде зубов. Благодаря дополнительной препаровке черепа, а главным образом изучению нового неизвестного Сушкину фрагмента с хорошо сохранившимися зубами, мне удалось получить гораздо более полное представление о строении коронок послеклыковых зубов пермоцинодона.

Фрагмент № 2245/237 (рис. 7) представляет собою заднюю часть правой верхней челюсти с плотно сидящими в альвеолах послеклыковыми зубами, начиная с 5-го и кончая 11-м. След от 12-го зуба виден отчетливо, так же как и от 4-го. Задний обломанный край *maxillate* ограничивает снизу орбиту; передний конец *lacrimate* также обломан. Задний край *lacrimate* образует переднюю внутреннюю стенку орбиты и прободен от-

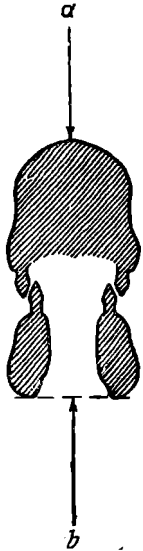


Рис. 6. Схематичный поперечный разрез через челюсть *Permosynodon sushkini* для показа прикуса и контакта зубных рядов.

вертием ductus nasolacrimalis. Lacrymale сверху граничит извилистым швом с praefrontale, от которого сохранился только незначительный обломок.

Зубы этого фрагмента вместе с зубами черепа № 2469/Аш послужили основой для приводимого подробного описания послеклыковых зубов. Для верхних резцов Сушкин отмечал коническую форму, небольшие размеры, слабую изогнутость. Вследствие облома переднего края морды, передние резцы не сохранились, но имеются следы альвеол 2 резцов. Последую-

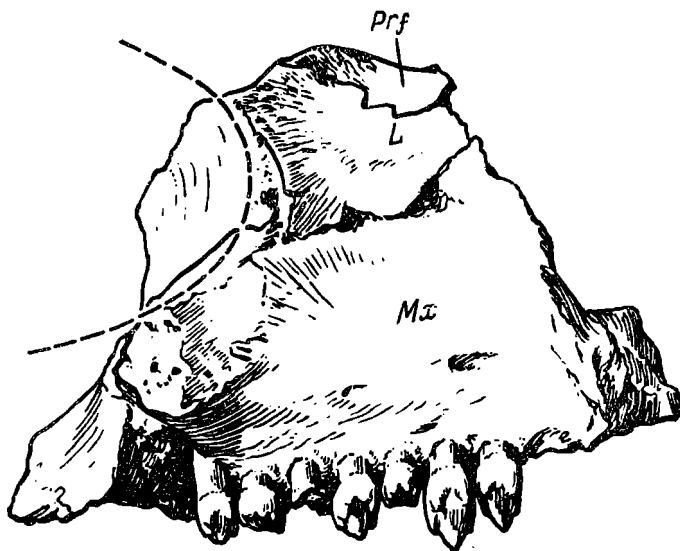


Рис. 7. Фрагмент верхней правой челюсти *Permosynodon sushkini* № 2245/237. Послеклыковые зубы от 5-го до 11-го. $\times 3$.
Mx — maxillare, L — lacrymale, Prf — praefrontale.

щие верхние резцы 3-й, 4-й, 5-й и 6-й постепенно утончаются спереди назад. Таким образом, можно считать несомненным наличие 6 резцов с каждой стороны. Нижние сохранившиеся резцы в числе 6 имеют слегка сжатые в передне-заднем направлении коронки. Передний нижний резец наклонен под углом 45° к горизонтальной плоскости, следующие — слегка наклонны, задний стоит почти вертикально.

Верхний клык большой, с заостренным задним краем и слегка уплощенным внутренним, гладкий. Нижний клык одного размера с верхним, при сомкнутых челюстях расположен от последнего спереди и медиально. Его острый верхний конец прободает верхнюю челюсть, входя в специальную ямку, расположенную позади заднего верхнего резца (рис. 2). Подобное положение нижнечелюстного клыка может быть рассматриваемо как признак специализации и обуславливало фиксацию нижней челюсти в этом месте. Первые три послеклыковых зуба с каждой стороны маленькие, конические, заостренные; 4-й и 5-й несколько больше, также конической формы, имеют заостренную единую вершинку или центральный конус, вокруг которого у 5-го зуба (рис. 7, 8) имеются три маленьких, дополнительных конуса, слабо отделенные от центрального; коронка расширена поперечно. Начиная с 6-го послеклыкового зуба, все последующие значительно сжаты в передне-заднем направлении, а строение коронок сильно усложнено. Каждая коронка имеет на своей поверхности большой срединный конус, вокруг которого расположены маленькие дополнительные,

число которых увеличивается, начиная с 5-го, достигает максимума у 10-го и снова уменьшается у 11-го и 12-го зубов (рис. 7, 8). 6-й послеклыковый имеет 4 дополнительных конуса (рис. 8, 9, *B*).

На нестертых коронках 7-го и 8-го зубов имеется пять дополнительных конусов (рис. 8). Наиболее сложна коронка 10-го зуба (рис. 8, 10, *A*), имеющего 8 дополнительных конусов вокруг центрального. Все коронки покрыты блестящей почерневшей эмалью. Срединные главные конусы послеклыкового ряда имеют дентиновые основания. Все эти детали строения хорошо видны на фрагменте № 2245/237.

Строение челюстей пермоцинодона типично для ранних цинодонт; верхняя зубная дуга более широка, чем нижняя; при закрытом рте это обуславливает нависание верхней челюсти над нижней (рис. 6) и опреде-

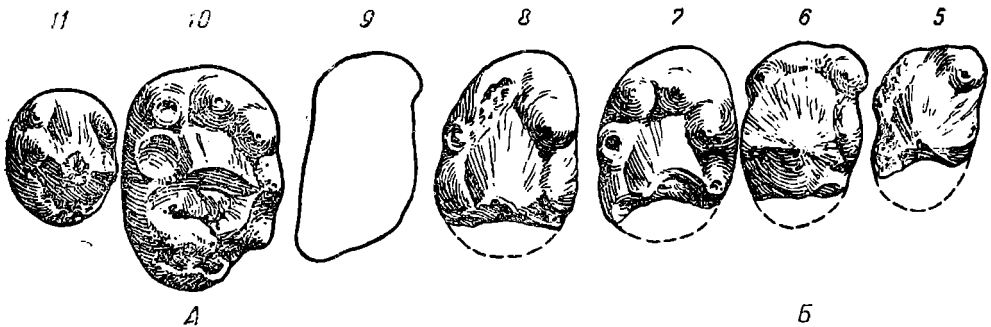


Рис. 8. Жевательная поверхность послеклыковых зубов, изображенных на рис. 7. $\times 7$.

ляет характерный прикус, при котором в контакт вступали лингвальная сторона верхнего ряда и наружная сторона нижнего ряда зубов.

Выше отмечалось, что фиксация нижней челюсти у пермоцинодона, помимо челюстного сустава, осуществлялась при помощи птеригоидных флангов и нижнечелюстных клыков, входивших в специальные отверстия. При таком закреплении нижней челюсти возможность боковых жевательных движений должна была быть исключена, с допущением незначительных передне-задних движений. Контакт лингвальной, для верхнего, и наружной, для нижнего ряда зубов хорошо подтверждается наличием фасеток истирания на лингвальной стороне верхних моляров (рис. 8).

У 5-го послеклыкового зуба фасетка истирания захватывает центральный конус, 6-й и 7-й зубы имеют фасетку истирания правильной округлой формы в области центрального конуса с прилежащими двумя дополнительными. Для 10-го коренного верхнего зуба контакт с соответствующим нижним приходился не на лингвальную поверхность коронки, а ближе к ее середине, что обусловило глубокое, почти целиком, неправильное истирание центрального конуса и двух дополнительных конусов, ближайших к лингвальной стороне (рис. 8, 9, *A*).

Работа зубного аппарата сводилась отчасти к принципу работы ножниц: удар, с использованием главным образом сильных клыков, и последующее разрезывание. Рассмотрение жевательных поверхностей послеклыковых зубов позволяет предполагать, что коренные зубы выполняли, кроме разрезания пищи, еще и ее перетирание. Вершинки маленьких дополнительных конусов большинства коренных зубов обнаруживают правильную истертость в виде лунок; в некоторых случаях конусы стертые почти до основания (рис. 8, 9, *A*). Лунки имеются не только на вершинках конусов, приуроченных к лингвальной стороне коронки, участвующей в контакте челюстей, но и на вершинках большинства остальных конусов (рис. 9, *A*),

хотя и слабее выражены. Невозможность боковых движений челюстей препятствовала выполнению правильных жевательных движений. Тем не менее, нечто весьма близкое к жеванию путем частых повторных движений сжимания и разжимания челюстей и с использованием незначительных передне-задних движений, повидимому, имело место. Мощное развитие *m. temporalis* и *m. masseter* обеспечивало силу удара.

С помощью многосвершинных коронок послеклыковых зубов происходило дальнейшее измельчение пищи: при истирании вершинок в процессе работы на поверхности коронки получался ряд маленьких поверхностей

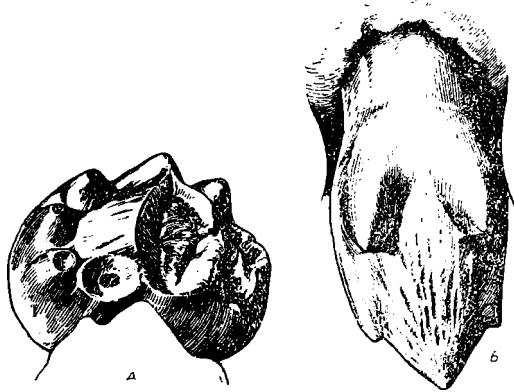


Рис. 9. А — 10-й зуб рис. 8. $\times 10$. Б — 6-й зуб рис. 8. $\times 10$.

истирания особого типа. Подобный зубной аппарат является уже крупным шагом вперед и позволяет использование разнородной пищи как питательных частей растений, так и мелких животных (молоди четвероногих). Таким образом *Permosynodon* мог быть всеядным.

КРАТКИЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЧЕРЕПА

Череп пермоцинодона характеризуется комбинацией примитивных особенностей с высокопрогрессивными, тяготеющими к высшим цинодонтам, и несомненным присутствием отчетливо выраженной специализации. По размерам черепа пермоцинодон относится к маленьким цинодонтам.

Сходство в профиль с черепом собаки определяется, между прочим, большой величиной и глубиной височных ям, сопряженной с крайней узостью и высотой сагиттального гребня. Длина гребня — 48 мм, высота над уровнем плоскости, проведенной через вершину посторбитальной перегородки, — 7 мм. Положение теменного отверстия в передней части теменного отдела обычно связано со значительной длиной гребня. Небольшой просвет теменного канала расположен почти посредине длины дорзальной поверхности черепа, недалеко от заднего края орбит. Глубина височных ям, так же как и высота сагиттального гребня, говорят о большой массе *m. temporalis* и *m. masseter* и мощности работы челюстей. Большая протяженность *frontalia*, приближающихся по размерам к *nasalia*, определяет своеобразие преорбитальной части черепа. *Lacrymalia* маленькие и узкие, зажатые между такими же узкими и небольшими *praefrontalia*, также дают представление о прогрессивном характере строения.

Вогнутость затылочной поверхности с резко выступающими гребнями на *squamosum* и *intertemporale* говорят о сильном развитии прикрепля-

впихся здесь мышц (*m. m. transversus spinalis capitis, longispinus capitis, m. suboccipitalis*).

Узкая посторбитальная дуга отделяет полностью орбиты от височных ям. Скуловая дуга почти горизонтальна и относительно очень тонкая, ее поперечное сечение в области косого шва между *squamosum* и *jugale* — 5 мм. Вторичное небо выражено весьма отчетливо за счет срастания отростков небных и верхних челюстных костей. Всю задне-боковую часть стенки мозговой коробки составляют *ptoticum* вместе с *epipterygoideum*, задний отросток которого идет налегая на задний отросток птеригоида, не достигая *quadratum*.

Короноидный отросток нижней челюсти сильно развит; высота его над уровнем основания зубных коронок — 16 мм. Большое углубление для *mm. temporalis* и *masseter* говорит об их мощности. Все эти особенности свидетельствуют о прогрессивности пермоцинодона.

В то же время нижняя челюсть, несмотря на значительное развитие *dentale* и высоту короноидного отростка, обнаруживает примитивность. Заднеугловой комплекс костей (*angulare, supraangulare, articulare*) занимают около $\frac{1}{4}$ длины нижней челюсти. Развитие всех заднечелюстных костей вполне гармонирует с примитивным способом артикуляции, в котором принимает участие суставная поверхность *articulare*, вращающаяся вокруг горизонтального катушкообразного валика *quadratum*. *Quadratum* плотно соединено со *squamosum* и с *quadrato-jugale*, образующим наружную часть единого сустава. В этом отношении пермоцинодон обнаруживает сходство с современными гаттерией, крокодилем и черепахой, у которых в состав сочленения входят, образуя его наружную часть, покровные кости: *quadrato-jugale* сверху и *supraangulare* — внизу.

Сушкин в своем описании пермоцинодона говорит: «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*». Отметив далее, что: «*Supraangulare* имеет вид пластинки, лежащей вдоль верхнего края *angulare*», Сушкин пишет: «В сочленении нижней челюсти с черепом принимают участие: *articulare* с *quadratum* и задний конец *supraangulare* с *quadrato-jugale*» (1935, стр. 51).

Указанное краткое перечисление первичных и покровных костных элементов, образующих нижнечелюстной сустав пермоцинодона, повидимому, неправильно истолкованное, было использовано некоторыми исследователями в качестве палеонтологического доказательства в пользу гипотезы «двойного сочленения» у переходных форм (Шмальгаузен 1935, стр. 800; 1947, стр. 463). Эта гипотеза, подкрепляющая теорию Рейхерта (Reichert 1837) о происхождении слуховых косточек и основанная на участии покровных элементов в первичном нижнечелюстном суставе териодонтов и рептилий, далее базировалась на недостаточно обоснованном допущении одновременного существования двух сочленений челюсти: старого сочленения *articulare-quadratum* и нового — *dentale-squamosum* (Шмальгаузен 1935, стр. 278; 1947, стр. 170). На основе допущения, что *quadrato-jugale* срасталось со *squamosum* (сверху), а *supraangulare* с *dentale* (внизу), при одновременном выпадении из сустава *quadratum* и *articulare*, была предложена гипотеза, объясняющая образование этим способом нового сустава, типичного для млекопитающих. В этот сустав входили *squamosum* сверху и *dentale* внизу (Шмальгаузен 1935, стр. 279; 1947, стр. 170; Домбровский 1924). Проведенное мною подробное исследование *Permocynodon*, показавшее присутствие единого сустава и весьма примитивный, типично рептильный характер нижней челюсти, тем самым

не позволяет рассматривать пермоцинодона в качестве переходной формы с «двойным сочленением».

Результаты анализа строения нижней челюсти *Permocynodon* убедительно свидетельствуют о д р е в н е м типе нижней челюсти и ее сустава. Как это вполне характерно для всех ранних цинодонтов, челюсть обладает добавочным креплением в двух местах кроме сустава: через низко спускающиеся в ротовую полость поперечные птеригонидные фланги и через фиксирование при закрытом рте нижними клыками, верхушка которых входит в специальные углубления черепа, прободая насквозь *taxillaria*. Последнее, как отмечено Сушкиным, является признаком специализации, необычным для других цинодонтов.

Наряду с этим необходимо отметить высокую дифференцировку зубной системы и, особенно, сложность строения коронок послеклыковых зубов, которая (см. ниже) превышает все известные для остальных цинодонтов типы озубления, включая и наиболее прогрессивные триасовые формы.

ПОСТКРАНИАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТ

(Рис. 10—13)

В коллекциях ПИН имеются разрозненные кости конечностей и позвонки цинодонтов из местонахождения Соколки близ д. Ефимовской. Эти кости, принадлежащие индивидам разного возраста, не могут быть в большинстве с достоверностью отнесены к *Permocynodon*. С большой вероятностью можно говорить о принадлежности к *Permocynodon* костей из блока № 2470/Am, который был найден в той же верхней части линзы. Этот блок содержит часть позвоночного столба, состоящую из 15 позвонков, таз и оба бедра, находящихся в естественном сочленении между собою (рис. 10). Из общего числа 15 позвонков семь относятся к предкрестцовым, включающим в себя поясничные и последние торакальные позвонки. Следующие за ними 8-й, 9-й, 10-й и 11-й позвонки представляют собою сакральный отдел. Последующие 12-й, 13-й, 14-й и 15-й — являются первыми четырьмя хвостовыми. 3-й предкрестцовый позвонок с правой стороны соединен с головкой и проксимальной частью ребра; с левой стороны головка ребра лежит в породе параллельно телу этого позвонка. Следующий позвонок имеет оба ребра в естественном сочленении, хотя дистальные концы фрагментов ребер отогнуты дорзально. 6-й и 7-й позвонки также находятся в сочленении с неполными ребрами с обеих сторон, причем положение ребер изменено последующей деформацией. Совершенно цельные, широкие и уплощенные ребра всех четырех сакральных позвонков находятся в прочном соединении с тазом (рис. 10, A).

Между 4-м крестцовым и 1-м хвостовым позвонками имеется хорошо различимый интерцентр. 2-й и 3-й и обломок 4-го хвостового позвонка также характеризуются присутствием интерцентров, несущих на боковых поверхностях сочленовные фасетки. Около каждого из первых трех хвостовых позвонков имеется с левой стороны обломок проксимальной части ребра с ясно разделенными головкой и бугорком; ребра лежат в горизонтальной плоскости, под прямым углом по отношению к продольной оси тела. Предкрестцовый и крестцовый отделы позвоночника интерцентров не имеют.

Тазовый пояс (рис. 10 и 11) соединен с позвоночником, цельный, хорошей сохранности. Оба бедра сохранились в естественном причленении с тазом; левое отделено от него препаровкой для удобства наблюдений.

Сохранность большинства позвонков хорошая, за исключением остистых отростков, полностью разрушенных у двух крестцовых и двух хвостовых позвонков. Все сохранившиеся позвонки амфицельные. Длина центров в предкрестцовом отделе — 8 — 9 мм. Наиболее длинный (9 мм) в этом отделе — 5-й позвонок.

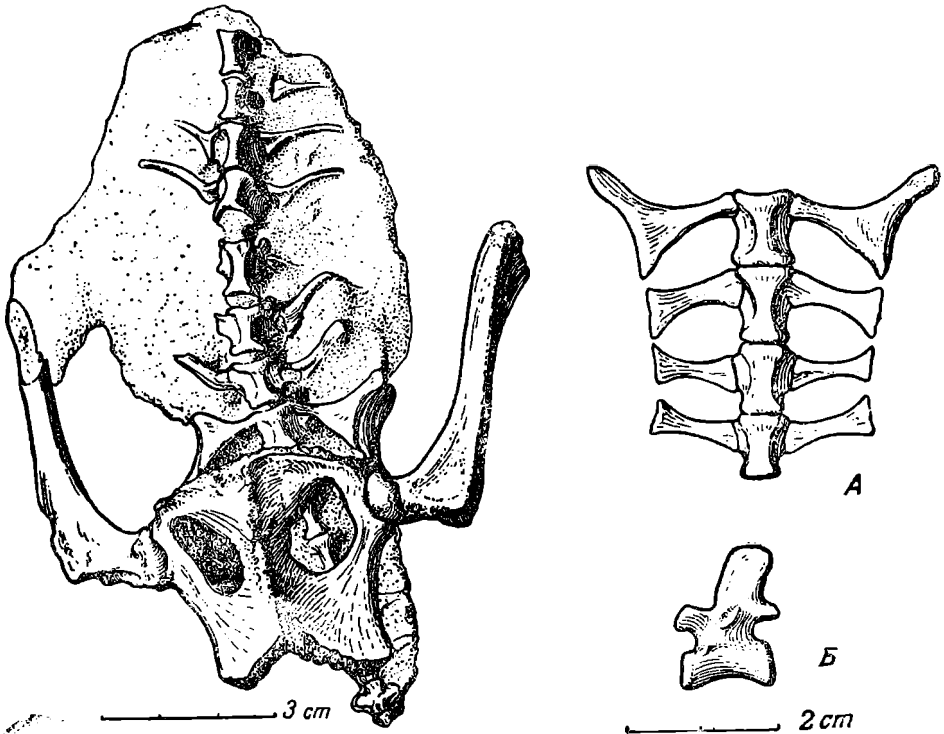


Рис. 10. Посткраниальный скелет *Permocynodon sushkini* № 247(V)Am. Пресакральный отдел позвоночника, тазовый пояс, бедренные кости (с вентральной стороны): А — крестцовый отдел позвоночника, Б — изолированный позвонок торакального отдела.

Длина двух последних пресакральных позвонков — 8 мм. Длина центров сакрального отдела остается той же для 1-го крестцового позвонка, уменьшается для 2-го и 3-го и достигает для 4-го сакрального 6.3 мм. Поперечный диаметр первого из имеющихся в наличии интерцентров — 3 мм. Длина центров этого отдела: для 1-го позвонка — 5 мм и для 3-го — 4.7 мм. Нижние отделы центров предкрестцовых и крестцовых позвонков имеют вид цилиндрических валиков, ширина которых колеблется.

Поперечный диаметр нижнего отдела центров позвонков:

Предкрестцовые		Крестцовые	
1-й	3.4 мм	1-й	4 мм
2-й	3 »	2-й	4 »
3-й	2.7 »	3-й	3.5 »
4-й	3.7 »	4-й	3.5 »
5-й	3 »		
6-й	3 »		
7-й	2 »		

2-й крестцовый позвонок одновременно с расширением нижней поверхности уплощается. Ширина нижней поверхности центров в хвостовом отделе не может быть точно измерена. Особенностью нижней поверхности всех хвостовых позвонков является сильная углубленность, придающая ей седлообразную форму. Соединение между центрами и основаниями невральных дуг на боковых поверхностях неразлично. У переднего края каждого позвонка имеется фасетка для головки ребра. Выше и назад от этих фасеток отходят небольшие выступы — поперечные отростки, также несущие сочленовные фасетки для бугорков ребер. Размеры поперечных

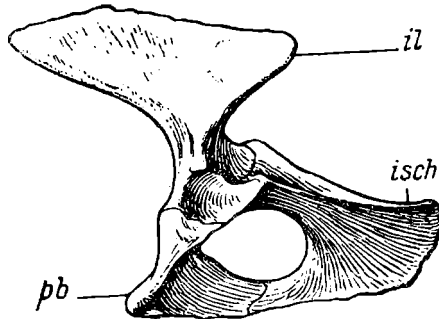


Рис. 11. Тазовый пояс *Permocynodon sushkini*, № 2470/Am. $\times 4$; *il* — ilium, *isch.* — ischium, *pb* — pubis.

отростков в крестцовом отделе не смогли быть установлены, но ясно, что фасетки для головки бугорка ребра более сближены, чем в предкрестцовом отделе. В хвостовом отделе прикрепление головок передвигается вперед на интерцентры, которые несут на своих боковых поверхностях фасетки, в то время как поперечные отростки выдаются по бокам позвонка более значительно, чем в крестцовом отделе.

Головки ребер 1-го и 2-го хвостовых позвонков уплощенные, ориентированы в горизонтальной плоскости. Базальные части невральные дуг всех позвонков несут хорошо развитые суставные отростки (рис. 10, B). Передние представляют собою направленные вперед выступы, очертания которых сбоку имеют вид неправильного треугольника; на внутренней стороне каждого находится солчленовная площадка, представляющая собою углубление, в которое плотно входит задний суставной отросток предшествующего позвонка. Длина презигапофизов у 3-го позвонка 9 мм. Постзигапофизы имеют вид выдающихся назад выступов округленно-треугольной формы, несколько меньших размеров, чем передние отростки. Сочленовные фасетки постзигапофизов находятся на латеральной стороне. Таким образом, сочленение между зигапофизами было близко к латерально-вертикальному положению, что является прогрессивным признаком по сравнению с примитивными формами, характеризующимися горизонтальным сочленением. Остистые отростки плоские и широкие, достигают в предкрестцовом отделе длины 8 мм и ширины 6 мм (рис. 10, B). Сохранность их в крестцовом отделе неполная; их высота и ширина меньше, чем в пресакральном отделе, при большей толщине. В хвостовом отделе остистые отростки разрушены.

Р е б р а пресакрального отдела сохранились у всех позвонков, но неполно (рис. 10). Левое ребро 1-го позвонка блока, сохранившееся в небольшой части, вскрыто с передней поверхности, правое вскрыто сверху; немного впереди от него имеется дистальная часть ребра, длиной 18 мм,

принадлежащего предшествующему, утерянному позвонку. Левые ребра 2-го и 3-го позвонков вскрыты снизу, правое ребро последнего — сверху. Оба неполные, но наиболее длинные в сохранившейся части ребра 4-го позвонка вскрыты снизу. На 5-м позвонке сохранились только головки обоих ребер. 6-й и 7-й позвонки имеют почти полностью сохранившиеся проксимальные части ребер, за исключением правого ребра 6-го позвонка, где сохранилась одна головка. Дистальные концы ребер все разрушены. Только у 4-го и 5-го позвонков с правой стороны отломанные дистальные части ребер, имеющие в поперечном сечении форму сильно уплощенного овала, сдвинуты к остистым отросткам, оказавшись, таким образом, сверху своих головок. Поперечный диаметр дистальной части ребер — 2,5 мм. Посмертная деформация позвоночного столба с прогибом его вниз в средней части блока несколько изменила естественное положение всех ребер, отклонив их вперед. Тем не менее, судя по почти естественному положению ребер 3-го позвонка, ребра, вероятно, в своем проксимальном отделе занимали положение, близкое к горизонтальному. Животное, повидимому, имело сравнительно широкую и плоскую спину.

Ребра обладают расширенной и уплощенной проксимальной частью. Головка, сочленяющаяся с передней частью центра позвонка, имеет более округлую форму, чем бугорок для поперечного отростка. Между головкой и бугорком имеется ясно выраженное углубление. Шейка слабо выражена и продолжается в пластину ребра; ее центральный край заострен. Проксимальная часть ребра 3-го позвонка имеет длину 9 мм. Длина обломка правого проксимального ребра 4-го позвонка — 10 мм. Ребра двух последних поясничных позвонков имеют такие же головки. Соответственно укорочению центров этих позвонков, ребра более сближены между собою, чем в предыдущих позвонках. Это сближение кажется еще более резким из-за толщины и массивности ребер.

Последнее поясничное левое ребро 7-го позвонка имеет, повидимому, естественное окончание, его длина — 14 мм. Каждое поясничное ребро от головки перегибается резко под углом вниз и наклон ребра в целом более крут, чем у предыдущих позвонков. Длинные передние углы обоих ilia протягиваются вперед как бы параллельно направлению поясничных ребер. Возможно, что последние поясничные ребра принимали участие в укреплении переднего конца таза, соединяясь с ним мышцами и связками. В сакральном отделе ребра сохранились полностью. Наибольшего развития достигают ребра первого крестцового позвонка, имеющие в длину 14,5 мм (рис. 10, 10 А).

Головка ребра поставлена почти вертикально, узкая шейка выражена резко, перекручена винтообразно и переходит в расширенную в виде треугольника с максимальной шириной 12 мм и ориентированную горизонтально пластину. Передний угол дистального конца 1-го сакрального ребра вытянут и образует направленный вперед и вниз округлый в сечении отросток, выдающийся наружу из-под передне-нижнего края ilium на 4 мм. Этот отросток 1-го крестцового ребра оканчивается расширением около 3 мм толщины, которое, несомненно, служило местом прикрепления связок. Остальная часть дистального конца сакрального ребра прилегает к ilium вдоль его нижнего края, и нижний край ребра выдается снизу от края ilium (рис. 10, 10 А). Эта особенность строения 1-го сакрального ребра не отмечалась до сих пор для цинодонтов, повидимому, вследствие худшей сохранности материала. Ребра 2-го крестцового позвонка также уплощены, но дистальные части их менее расширены, располагаются косо и заходят кулисообразно под задние половины первых крестцовых ребер своими приподнятыми вверх передними краями. Ребра 3-го и 4-го по-

звонков более узки и уплощены, не имеют винтообразного перекручивания. Ширина последних ребер на всем протяжении почти одинакова и увеличивается только немного у дистального конца. Все ребра 2-го, 3-го и 4-го крестцовых позвонков примыкают к внутренней поверхности *ilium*. Ребра хвостовых позвонков сильно повреждены. Прикрепление головок ребер передвигается вперед на интерцентры, дистальные части хвостовых ребер сильно уплощены.

Таким образом крестец характеризуется прогрессивным строением, так как состоит из 4-х крестцовых позвонков, ребра которых сильно изменены и плотно соединены с тазом; несмотря на отсутствие сращения между центрами крестцовых позвонков, таз обладает, следовательно, прочным креплением.

Тазовый пояс (рис. 10, 11) хорошей сохранности, состоит из плотно соединенных между собою и с позвоночником правого и левого *ilia*, обоих *ischia* и *pubis*. На нижнем симфизе сильно развит гребень. *Foramen obturatorium* почти круглой формы, большое (16,5 × 12 мм). Нижние поверхности таза сходятся под углом в 90°. Вертикальная высота тазовой полости от дна до крестца равна 21 мм, поперечный диаметр между внутренними сторонами *ilia* на уровне *acetabulum* — 30 мм (рис. 12). Центры ацетабулярных впадин находятся на высоте 10 мм над дном таза. *Acetabulum* невелико, не круглой формы, как у примитивных рептилий, а вытянуто на заднем конце. Задняя часть таза выступает назад на 20 мм по отношению к линии, соединяющей задние углы верхних пластин *ilia*.

Передние углы *ilia* выдаются вперед на 16 мм от линии лонного сращения (рис. 11). Верхние пластинки *ilia* довольно сильно вогнуты внутрь к позвоночнику. Задние края *ischium* скошены внутрь и образуют глубокую вырезку треугольной формы, вершина которой обращена к симфизу (рис. 11, 12). Все три тазовые кости полностью окостенели.

Ilium (рис. 11, *il*) характерно сильно расширенной треугольной верхней частью, вытянутой в виде тонкой и длинной пластинки, передний и задний концы которой заострены. Передний угол заходит далеко вперед и заканчивается на уровне переднего конца предпоследнего поясничного позвонка, задний — на уровне сочленения 4-го крестцового и 1-го хвостового позвонков. Верхняя пластинка *ilium* длинной осью ориентирована почти горизонтально. Внизу верхняя пластинка резко суживается и переходит в узкую проксимальную часть, сильно утолщенную. На ее внешней поверхности резко выступает высокий надацетабулярный гребень, достигающий большого развития. При рассмотрении гребня спереди или сзади он имеет форму прямоугольного треугольника, нижняя сторона которого сильно нависает над ацетабулярной впадиной, а наружная, образующая гипотенузу, кверху переходит в основание верхней пластинки *ilium* (рис. 12). Лежащая впереди от выступа проксимальная часть *ilium* имеет вид валика, окаймляющего спереди ацетабулярную впадину. В нижней части ацетабулярной впадины этот валик соединяется с утолщенным верхним отростком слабо заметным швом. Задний проксимальный отдел *ilium* позади супраацетабулярного выступа имеет глубокую впадину, отделенную от *acetabulum* гребнем. Несколько выше и назад от впадины *ilium* образует тонкую пластинку и соединяется с *ischium*.

Pubis вступает своим верхним отделом в *acetabulum*, образуя его нижний передний край (рис. 11). Далее вниз *pubis* сильно расширяется и, окаймляя спереди *f. obturatorium*, соединяется затем с *pubis* другой стороны, образуя высший симфиз кля. Передний край *pubis* отвернут круто вниз и несет на наружной поверхности бугорок, служивший для прикрепления связок и мышц.

Ischium (рис. 10, 11) сильно развито, представляет собою сравнительно тонкую пластинку, расположенную под углом около 45° к сагиттальной плоскости. В своей передней верхней части, которая сверху окаймляет *f. obturatorium*, оно узкое, в заднем направлении расширяется, образуя пластинку значительных размеров. Передний край ограничивает *f. obturatorium*; свободный задний край слегка утолщен и имеет неровные очертания (рис. 11, *isch*). Вентральные нижние края обоих *ischia* соединяются вместе, образуя сильно развитый килеобразный симфиз (рис. 10).

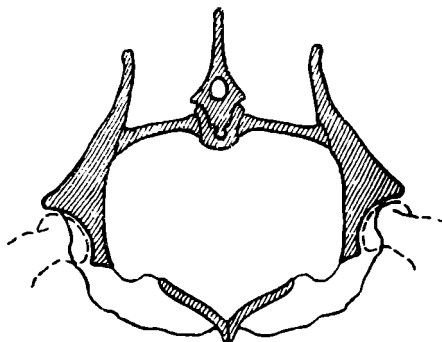


Рис. 12. Поперечный разрез через тазовый пояс *Permocynodon sushkini*.

Позади симфиза края расходятся вверх и наружу и образуют глубокую треугольную вырезку заднего конца таза (рис. 12). Передне-верхняя часть *ischium* по направлению к *acetabulum* постепенно утолщается и имеет вдоль верхнего своего края желобок, как бы разделяющий эту часть на два отростка; дорзальный отросток сочленяется с задней пластинкой *ilium*, наружный — образует заднюю часть *acetabulum*. На этом же отростке заднего края *acetabulum* имеется сильно выступающий гребень, который соответствует супраацетабулярному гребню *ilium* и расположен против него.

*
* *

От скелета нижних конечностей сохранились только правая и левая бедренные кости (рис. 10). Длина бедра от головки до дистального конца равна 54 мм, что при неполном окостенении дистального эпифиза и при сравнении с размерами позвонков и таза представляет собою довольно значительную величину (рис. 13, *A*, *B*, *B*).

По общей форме бедро характеризуется стройностью. Проксимальный эпифиз вполне окостенел. Головка хорошо выражена и развита лучше, чем у всех других известных териодонтов. С нижней медиальной стороны под головкой имеется хорошо выраженная шейка. Головка вместе с шейкой скорее напоминают проксимальный отдел бедра млекопитающих, чем рептилий. В то же время на верхней части бедра (рис. 13, *Г*) шейка постепенно исчезает и верхний край кости имеет вид тонкого гребня, который заканчивает расширенную проксимальную часть кости (рис. 13, *B*, *Г*). Следовательно, сходство строения головки бедра с млекопитающими, напоминающее головку бедра *Didelphis* (Versluys 1927), наблюдается только с одной стороны, в то время как строение другой ничем не отличается от обычного для цинодонтов.

Сочленовная поверхность головки полушаровидной формы и на $\frac{2}{3}$ своей поверхности обращена медиально внутрь. Верхняя часть бедренной

кости расширена, уплощена в виде тонкой, слегка вогнутой пластинки в передне-заднем направлении. На задней поверхности расположен хорошо развитый трохантерный гребень, понижающийся в дистальном направлении. Непосредственно под головкой между уплощенной частью кости и трохантерным гребнем начинается глубокий V-образный жолоб, идущий вдоль наружной стороны (*fossa trochanteria*) (рис. 13 В, Г). Дистальный эпифиз, имеющий в поперечном сечении форму неправильного овала, ввиду неполного окостенения не позволяет получить полного представления о его строении. Поперечная ось дистального эпифиза совпадает в ориентировке с головкой бедра (рис. 13, В); можно представить себе, что движе-

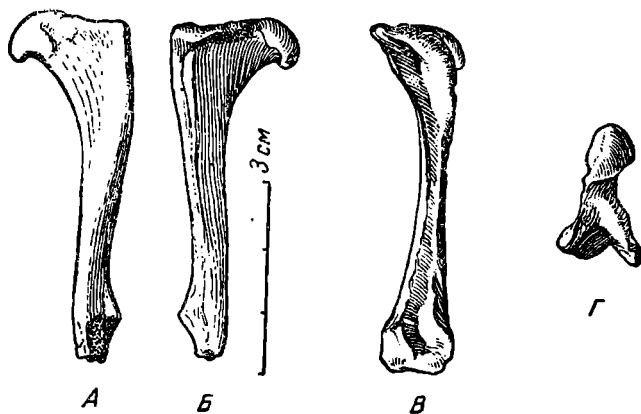


Рис. 13. Левая бедренная кость *Permocynodon sushkini*, № 2470. А — спереди, Б — сзади, В — спаружи, Г — проксимальный конец сверху.

ние бедра происходило главным образом в сагиттальной плоскости, что, в свою очередь, позволяет считать тип движения весьма прогрессивным. В то же время, благодаря небольшому изгибу верхней части бедра, дистальный эпифиз смещен наружу от плоскости, которую можно провести через головку бедра в его естественном сочленении с тазом. В связи с этим бедро имеет слегка наклонное положение, по типу отличное от свойственного примитивным рептилиям (передняя поверхность вверх). У *Permocynodon* передняя поверхность бедра обращена вниз с перекосом в коленном суставе.

Из изложенного можно сделать следующие выводы. Строение таза и нижних конечностей у *Permocynodon* прогрессивно, во многих чертах близко напоминает млекопитающих и сохраняет в то же время некоторые характерные для примитивных рептилий черты. Форма и размеры acetabulum отличаются от типичных рептильных; *f. obturatorium* необычайно велико, превышает по относительным размерам характерное для прогрессивных цинодонтов и может быть сравнимо с *f. obturatorium* утконоса (Voas 1913). Весьма своеобразна и прогрессивна общая форма таза и его горизонтально-наклонное положение. Сильное развитие гребней, необычное для примитивных форм, развитие супраацетабулярного выступа на *ilium* и соответствующего ему на *ischium* говорит о мощности бедренных мышц и аддукторов, которые могли удержать вес тела на бедре и давать толчок вперед. Сопоставляя это с длиной бедра и характером тазобедренного сустава, строение которого с одной стороны близко к характерному для млекопитающих, нужно заключить, что пермоцинодон был способен к быстрому, хотя и своеобразному, движению, даже бегу. Необходимо отметить так-

же ширину таза в передней части, усиленную отворотами *rubis* наружу, а также его большую глубину. Емкость таза пермоцинодона кажется большей при сравнении его с другими цинодонтами. Эта особенность в ряду прочих упомянутых выше прогрессивных черт строения таза позволяет поставить вопрос: не имеем ли мы здесь первое приближение к возможности живорождения?

СРАВНЕНИЕ PERMOCYNODON С РОДАМИ CYNODONTIA И ДРУГИМИ ПРОГРЕССИВНЫМИ ФОРМАМИ

По своему геологическому возрасту *Permocynodon* относится к ранним, немногочисленным в верхнепермское время цинодонтам, но резко отличается от них целым рядом признаков.

Только *Nanictosuchus melinodon* Broom (1940) из нижней части зоны *Cistecephalus* Ю. Африки — самый ранний цинодонт, может быть назван предшественником пермоцинодона во времени.

Череп пермоцинодона превышает череп *Nanictosuchus* (длина 44 мм) более чем в 2 раза. При сравнении он кажется стоящим на более высокой эволюционной ступени. Наиболее резкое отличие, меняющее все соотношения в дорзальной и лицевой частях черепа, зависит от величины височных впадин, занимающих около половины длины черепа; у *Nanictosuchus* они едва достигают одной трети.

Большие *frontalia* занимают у *Permocynodon* почти половину преорбитальной части черепа, соприкасаясь с *nasalia* на половине расстояния от орбит до конца морды; у *Nanictosuchus* *frontalia* лежат полностью между и позади орбит, занимая заднюю половину дорзальной поверхности черепа. Малое и узкое *praefrontale* пермоцинодона расположено между *lacrymale* и *frontale* и образует только часть переднего края орбиты; у *Nanictosuchus* *praefrontale* велико и образует $\frac{2}{3}$ верхнего края орбиты.

Сагиттальный гребень пермоцинодона узкий и высокий, занимает всю заднюю половину дорзальной поверхности черепа, маленькое парпетальное отверстие расположено у переднего конца гребня. У *Nanictosuchus* длина *parietalia* составляет менее $\frac{1}{4}$ длины черепа, теменное отверстие значительно больше, чем у пермоцинодона, занимает заднее положение. Необходимо несколько остановиться на строении зубных коронок *Nanictosuchus*, дифференцировка которых выражена формулой: $I^4 C^1 M^7$. Последний резец имеет короткую заостренную коронку с 4 желобками или бороздками на поверхности, сбегаящими к вершине и разделяющими наружную сторону на 5 узких гребней. Клык небольшой, как и резец, имеет чередующиеся бороздки и гребни на наружной поверхности. Моляры от 1-го до 4-го обладают большой главной вершинкой и двумя маленькими — передней и задней. Главная вершинка (средний конус) покрыта с наружной стороны такими же бороздками, отделяющими узкие валики в виде гребней, в числе от 3 до 6. Подобное бороздчатое строение поверхности коронок неизвестно для других цинодонтов.

По краткости описания Брума, в котором отсутствуют данные о деталях строения черепа и нижней челюсти, дальнейшее сравнение произвести невозможно.

При сравнении *Permocynodon* с одновозрастным ему *Cynosuchooides whaitsi* Haughton (верхняя часть зоны *Cistecephalus*) также становится ясным более прогрессивный характер строения многих отделов черепа пермоцинодона. Длина височных ям *Cynosuchooides* составляет более $\frac{1}{3}$, но менее половины длины черепа; *parietalia* широкие, гребня не образуют. *Frontalia* невелики и узки, длинные *nasalia* занимают всю преорбитальную

часть черепа, протягиваясь назад за передние края глазниц. Praefrontalia широкие, полностью отделяют орбиты от frontalia, образуя совместно с postorbitalia верхний край орбиты. Длинные оси орбит почти горизонтальны; скуловые дуги широки и массивны. Все эти особенности резко отличают *Cynosuchoides* от *Permocynodon* и свидетельствуют о большей примитивности африканской формы. В строении вентральной поверхности обеих форм видно большое сходство: в степени развития вторичного нёба, в положении массивных поперечных флангов птеригоидов и в направлении задних ветвей птеригоидов. У *Cynosuchoides*, при малых размерах quadratum, quadrato-jugale относительно велико по сравнению с пермоцинодом. Зубы *Cynosuchoides* отличаются трехвершинным строением послеклыковых коронок.

Значительно большее сходство в морфологии черепа и взаимоотношениях его элементов наблюдается при сравнении пермоцинодона с двумя родами более молодыми по возрасту, из зоны *Lystrosaurus* (нижняя часть триаса) — *Thrinaxodon liorhimus* Se e l e y и *Galesaurus planiceps* Owen. Длина височных впадин, у пермоцинодона равная половине длины черепа, у *Galesaurus* равна почти $\frac{1}{3}$ длины черепа, как и у *Thrinaxodon*, длина височных ям которого превышает $\frac{1}{3}$ черепа. Parietalia приподняты над горизонтальной плоскостью поверхности черепа в виде широкого вала или гребня. Маленькое парietальное отверстие лежит посредине длины теменного гребня, а не у переднего конца его, как у *Permocynodon*. Frontalia у обоих триасовых родов вытянуты вперед, особенно у *Galesaurus*, у которого передние отростки frontalia выдвигаются за уровень переднего края орбит, но тем не менее не достигают относительных размеров костей у пермоцинодона. Frontalia *Thrinaxodon* и *Galesaurus* выключены из орбитального края. Praefrontalia образуют только часть верхних краев орбит, расположенных в такой же степени наклонно по отношению к горизонтальной плоскости черепа, как и у пермоцинодона. Узкая посторбитальная перегородка, малая ширина и горизонтальное положение скуловой дуги весьма сходны у всех трех форм. По треугольной форме затылочной поверхности и расположению ее костных элементов пермоцинодон близок к тринаксодону, исключение составляют: quadratum, которое у последнего меньших размеров, и quadrato-jugale, имеющее более массивное цилиндрическое основание.

Вторичное нёбо у *Galesaurus* несколько примитивнее, чем у *Permocynodon*, слабее развито; задние края palatina сходятся под углом около 90° . Нёбный комплекс у тринаксодона, судя по рисункам Уотсона, Паррингтона и Брума (Watson 1920; Parrington 1934; Brooim 1932), развит в такой же степени, как у пермоцинодона. Характер и расположение элементов вентральной поверхности сходны у всех трех родов, за исключением задней ветви птеригоида, достигающей у тринаксодона quadratum, что является чертой примитивности.

Нижняя же челюсть *Thrinaxodon* более прогрессивного строения (меньшее развитие задне-углового комплекса, протяжение dentale на $\frac{5}{6}$ длины наружной стороны челюсти), хотя angulare еще довольно большое. То же отмечается и для *Galesaurus*. Коронки послеклыковых зубов наиболее сложны у пермоцинодона: число добавочных конусов у обоих триасовых родов не превышает трех.

В посткраниальном скелете, представленном у пермоцинодона очень неполно, могут быть сравнены строение тазового пояса и бедренных костей. Паррингтон (1934) после весьма краткого описания элементов тазового пояса и бедра у *Galesaurus*, приходит к выводу, что изменения в посткраниальном скелете цинодонтот являются принципиальными изменения-

ми, которые дают возможность телу животного передвигаться по земле по способу млекопитающих, в противоположность типичному для котилозавров и тероморф «хорошему ползанию». Сравнение таза у пермоцинодона и *Galesaurus* говорит о более прогрессивном характере всех элементов первого. Ilium у него более вытянуто в передне-заднем направлении и отличается сильным развитием супраацетабулярного гребня. Ischium почти такое же, вытянутое в заднем направлении, также отличается величиной гребня, противлежащего вышеупомянутому. Pubis характерно крутым заворотом передних краев вниз, что увеличивает емкость тазовой полости. Большое f. obturatorium ограничивают как pubis, так и ischium, у *Thrinaxodon* же большое foramen pubis, в образовании которого ischium не принимает участия. У *Galesaurus* f. obturatorium меньше, чем у *Permosynodon*, передне-задний диаметр ilium также значительно меньше. По данным Брума, ischium *Thrinaxodon* — большая плоская кость, близкая по типу к *Gorgonopsia*. К числу прогрессивных особенностей таза пермоцинодона, сравнительно с другими цинодонтами, следует отнести почти горизонтальное положение и большой объем полости таза, приближающийся уже к характерной для форм живородящих. К этому следует добавить величину и стройность бедра, развития головки и сочленовную поверхность на ней, а также сильное развитие гребней, говорящее о мощности мышц. Таким образом, прогрессивность строения упомянутых частей скелета пермоцинодона очевидна. Наряду с этим шейка головки бедра постепенно сходит на-нет на верхне-латеральной стороне кости и суставная поверхность в этом месте выражена слабо. Таким образом, в строении бедра пермоцинодона мы наблюдаем смещение высокопрогрессивных особенностей с признаками древних рептилий.

Обращаясь к наиболее прогрессивным цинодонтам из зоны *Cynognathus* (верхний отдел нижнего триаса), мы можем констатировать, что по размерам височных ям пермоцинодон стоит на одном уровне с *Gomphognathus* и *Cynognathus*. То же можно отметить и для положения в лицевой части черепа frontalia, протягивающихся вперед за орбиты, и для малой величины praefrontalia, которые участвуют только в образовании переднего, но не верхнего края орбит, и в развитии высокого сагиттального гребня, с очень малым теменным отверстием впереди. По всем этим признакам пермоцинодон близок к *Cynognathus* и *Gomphognathus*. Вместе с тем, по ряду особенностей в строении дна мозговой коробки, нижней челюсти и сочленения, пермоцинодон более примитивен. Так, небный комплекс у *Cynognathus* и *Gomphognathus* развит сильнее и образует настоящее вторичное твердое небо. Птеригоиды триасовых родов (Броили 1934, 1935) не имеют задних квадратных ветвей, и их передние ветви очень коротки; quadratum и quadrato-jugale сильно редуцированы, их связь со squamosum значительно ослаблена. Пермоцинодон примитивен в строении нижней челюсти. У *Cynognathus* и *Gomphognathus* собственно вся ветвь нижней челюсти образована dentale. Задне-угловые элементы сильно редуцированы, остаются в виде маленького articulare и расположенных на внутренней поверхности нижней челюсти небольших, линейно вытянутых angulare, supraangulare и praearticulare. Несмотря на редукцию задне-челюстных элементов и ослабленную связь quadratum со squamosum, сочленение с черепом осуществляется по древнему типу через quadratum — articulare. У пермоцинодона задне-угловой комплекс занимает $\frac{1}{4}$ длины наружной поверхности нижнечелюстной ветви, quadratum и соединение его со squamosum крепко и прочно.

Сравнение зубного аппарата *Permosynodon* и *Cynognathus* позволяет считать зубную систему первого более дифференцированной из-за большой

сложности строения коронок послеклыковых зубов, которое у *Cynognathus* характеризуется присутствием 4—5 дополнительных конусов.

Закончив сравнение пермоцинодона с другими родами цинодонтов, интересно проследить степень и направление его эволюционных изменений путем сопоставления с представителями подотрядов *Bauriamorpha* из зоны *Cynognathus* и с *Ictidosauria*.

Интересный представитель *Bauriamorpha* — *Sesamodon* — отличается развитием *frontale* вперед в лицевой части черепа и настолько значительно в стороны, что верхний край орбиты образован за счет *frontalia*. Посторбитальная дуга, тонкая у *Sesamodon*, становится незамкнутой у *Bauria*. У обоих родов исчезает париетальное отверстие; в то же время *quadratum* большое и, соответственно, значительно развит задне-угловой комплекс нижней челюсти; коронки послеклыковых зубов простые, закругленные, без вершинок и острий. У *Bauriamorpha* прогрессивные изменения в лицевой части черепа, редукция посторбитальной дуги и париетального створчатия зашли дальше, чем у *Permocynodon*. В то же время *Bauriamorpha* обладают хотя и более прогрессивной, но все же близкой к *Permocynodon* нижней челюстью и значительно более примитивным строением коронок зубов. Прогрессивные изменения в группе *Bauriamorpha* шли своим особым, независимым от *Cynodontia* путем.

Своеобразие *Permocynodon* выступает и при сравнении его с *Ictidosauria* — поздними прогрессивными верхнетриасовыми формами, изображенными, к сожалению, весьма схематично Брумом. *Ictidosauria*, стоящие как бы на пути к млекопитающим, отличаются маленькими, расположенными впереди орбит *frontalia*, окаймляющими сверху глазницы, полной редукцией *praefrontalia*, *postorbitalia* и всей посторбитальной дуги, очень большой величиной височных ям, занимающих больше половины длины черепа и разделенных высоким сагиттальным гребнем без следов париетального отверстия. Характерно также сильное укорочение птеригоидов, не достигающих сошника и лишенных поперечных флангов. Прогрессивные изменения в нижней челюсти также велики. Вся нижнечелюстная ветвь с наружной поверхности образована *dentale*, с большим корониодным отростком и хорошо развитым задним, «который поддерживает маленькие кости, осуществляющие артикуляцию» (Брум 1932). Заднечелюстные элементы, крайне редуцированные, остаются только в заднем нижнем углу на внутренней поверхности нижней челюсти, в виде маленького *articulare* и узких, расположенных вдоль нижнего края челюсти, *angulare*, *supraangulare*, *praearticulare*. Несмотря на столь далеко зашедшую редукцию заднечелюстного комплекса, сочленение нижней челюсти с черепом осуществлялось через маленькое *quadratum*, прикрепленное к задней части *squamosum* и сочленяющееся с маленьким *articulare*. Как подчеркивает Брум (1932), здесь все еще нет сочленения через *squamosum* вверху и *articulare* внизу. Наряду с этим, строение зубных коронок сравнительно просто. Коронки коренных зубов крепкие, овальной формы, каждая с большим главным конусом и маленьким добавочным на наружной стороне. У *Pachygenelus* и *Tritheledon* коронки 5-го моляра усложняются развитием третьего маленького конуса.

Приведенное описание прогрессивных особенностей *Ictidosauria* позволяет, при сравнении с *Permocynodon*, видеть, что эволюционные изменения последнего шли тем же путем. Пермоцинодон в отношении величины височных ям, положения *frontalia*, начавшейся редукции *praefrontalia*, стоит ближе к *Ictidosauria*, чем все остальные пермские и большинство триасовых цинодонтов. Строение нижней челюсти пермоцинодона с резко выраженными чертами примитивности ставит его в ряд вполне типичных

ранних цинодонтов. Наряду с этим, строение коронок моляров у него сложнее, чем у известных Ictidosauria и большинства остальных териодонтов.

DWINIA PRIMA AMALITZKI

(Рис. 14, 15)

Неполный череп *Dwinia prima* из того же местонахождения Соколки на р. Сев. Двина кратко описан В. П. Амалитским (1922). Сохранился передний лицевой отдел черепа, с разрушенным на границе задней части ноздрей рыльцем. Задний разлом проходит у самого начала посторбиталь-

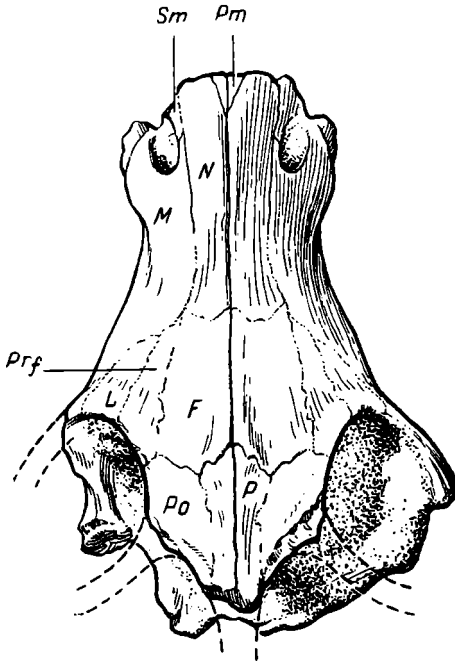


Рис. 14. *Dwinia prima* Am. Дорзальная поверхность черепа № 2465/Am. $\times 1$. *F* — frontale, *L* — lacrymale, *M* — maxillare, *N* — nasale, *P* — parietale, *Pm* — praemaxillare, *Po* — postorbitale, *Prf* — praefrontale, *Sm* — septomaxillare.

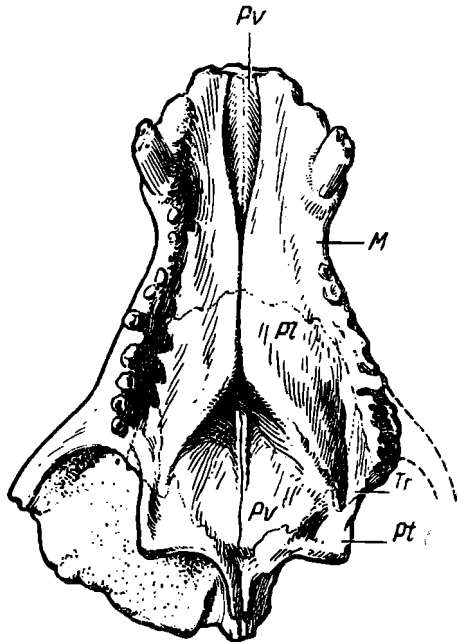


Рис. 15. *Dwinia prima* Am. Вентральная поверхность черепа № 2465/Am. $\times 1$. *M* — maxillare, *Pl* — palatinum, *Pt* — pterygoideum, *Pv* — praevomer, *Tr* — transversum.

ной перегородки, с разрушением задней половины postorbitalia и parietalia; отсутствует весь затылочный отдел черепа. Посмертная деформация вызвала небольшое смещение и прогиб левой половины дорзальной поверхности и особенно сказалась на положении и форме клыков, обломки которых сохранились в верхней челюсти; особенно смещен, повернут вперед и сплюснен правый клык. На дорзальной поверхности впереди от praemaxillare остался небольшой треугольный участок кости, вклинившийся между nasalia. Nasalia — большие длинные, почти одинаковы по ширине на всем своем протяжении. Передняя часть боковой границы nasale составляет контакт с septomaxillare; далее назад nasale граничит с maxillare. Задняя половина шва между носовыми и верхнечелюстными костями, так

же как и граница с лобными костями, не поддается точному установлению (обозначена пунктиром на рис 14, *N, I*). *Septomaxillare*, от которого сохранилась небольшая часть, образует внутреннюю стенку ноздрей, граничит медиально с *nasalia* и позади с *maxillaria* (рис. 14, *Sm*).

Maxillaria (рис. 14, *M*) большие (их передний конец обломан), окаймляют заднюю часть ноздрей и граничат впереди с *septomaxillaria*, медиально с *nasalia* и сзади с *praefrontalia* и *lacrimalia*. Окаймляя передний край орбит, *maxillare* граничит с *jugale*, небольшой обломок переднего отростка которого сохранился с правой стороны черепа (рис. 14, *M*).

Frontalia (рис. 14, *F*) значительного размера, плоские, граничат впереди неясным швом с *nasalia*, латерально по всей длине с *praefrontalia*, с задне-медиальной стороны со вклинивающимися в них *parietalia*.

Praefrontalia (рис. 14, *Prf*) треугольной формы, граничат впереди с *maxillaria*, медиально по всей длине с *frontalia*, латерально с *lacrimalia*. Задний конец образует часть передней стенки орбиты, соединяясь в задне-медиальном направлении коротким швом с *postorbitale*.

Lacrimalia (рис. 14, *L*) небольшие, неправильно треугольные, вершиной вперед, граничат впереди и латерально с *maxillaria*, медиально по всей длине с *praefrontalia*, а своей задней, слегка утолщенной и закругленной стороной образуют часть переднего края орбиты. Швы недостаточно ясны и на рисунке даны пунктиром. На сохранившейся полнее правой орбите с внутренней стороны хорошо различимо довольно большое овальное отверстие слезно-носового канала.

Postorbitalia (рис. 14, *Po*) значительного размера и неправильной формы. граничат впереди извилистым швом с *frontalia* и латерально на небольшом участке с *praefrontalia*. Остальная часть неполно сохранившейся латеральной стороны *postorbitale* образует заднюю часть внутреннего края орбиты. Медиально *postorbitalia* граничат с *parietalia*. Разлом, проходящий у самого начала посторбитальной перегородки, оставляет неизвестной остальную часть *postorbitalia*.

Parietalia узкие, слегка вклиниваются впереди во *frontalia* (рис. 14, *P*). Латеральные границы с *postorbitalia* выражены неправильным извилистым швом. Сагиттальный гребень едва заметен в своей передней части, повидимому, вследствие деформации и разрушения при давлении сверху, которое слегка сплющило череп.

Значительную долю передней части вентральной поверхности черепа (рис. 15) составляют большие *maxillaria*, передний конец которых обломан. Зубы лучше сохранились на правой стороне и представлены клыками и частью послеклыковых зубов. Вдоль сагиттальной плоскости *maxillaria* расходятся более чем на половину своей длины, обнажая залегающие под ними *praevomeria*. Далее назад *maxillaria* соединяются не вполне различным швом и граничат по всей длине заднего края с *palatina*.

Palatina (*Pl*), имеющие вид пластинок, задние концы которых широко разошлись в стороны, впереди граничат с *maxillaria* и далее назад и латерально с *transversa*. Медиально *palatina* соединяются одна с другой, сходясь своими задними утолщенными краями под углом около 45° и, как бы нависая под расположенными под ними *praevomeria*, образуют хорошо развитое вторичное небо. Сзади *palatina* соединяются с поперечными флангами птеригоидов неясно выраженным извилистым швом.

Praevomeria (*Pv*) большие, занимают весь передний отдел вентральной поверхности черепа, расположены под некоторым углом один к другому. Шов в деталях не ясен. Латерально и сзади *praevomeria* граничат с передними отростками птеригоидов. На вентральной поверхности обоих *praevomeria*

чтога имеется углубление, возрастающее по направлению сзади наперед и достигающее наибольшего развития вблизи контакта с palatina.

От pterygoidea сохранились только части поперечных флангов и незначительные части базальной пластины. Пteryгоидные фланги хорошо развиты и выдаются на вентральной поверхности черепа, соединяясь впереди с праевошага. Приближаясь к медиальной линии, кости образуют резкое углубление (интерптеригонидная ямка) и, соединяясь позади нее снова вместе, переходят в базальную часть, где и проходит линия разлома черепа.

Зубы (рис. 15). Разрушение переднего конца морды не позволяет судить о резаках. Клыки, подвергшиеся сильному сжатию, смещены, загнуты вперед и значительно уплощены. Особенно сильно деформирован правый, сохранившийся на длину 9 мм, принявший саблевидную форму. Основание левого клыка менее смещено, но также уплощено, с разрушением внутренней стороны. Если учесть сильное сжатие, искажившее первоначальную форму клыков, то можно предполагать, что первоначально поперечное сечение клыков все же не было почти круглым, как у *Permosynodon*, а скорее приближалось по форме к суженному овалу.

Описание послеклыковых зубов дается по правой, лучше сохранившейся стороне челюсти. 1-й и 2-й послеклыковые зубы разрушены. 3-й зуб отсутствует. 4-й и 5-й зубы, судя по основаниям коронок, были небольшие и круглые, 6-й зуб отсутствует, 7-й сохранился почти полностью и, несмотря на плохую сохранность, позволяет получить представление о строении коронки. Главный конус имеет сглаженную, истертую вершину и окружен четырьмя маленькими, дополнительными конусами, из которых два на наружной поверхности коронки выражены очень слабо, едва отделяясь от поверхности коронки. Два дополнительных конуса, расположенных ближе к лингвальной стороне, несколько более выпуклы, оставаясь в то же время неполно обособленными от общей поверхности зуба. 8-й зуб отсутствует. У 9-го зуба сохранилось основание коронки, вершина зуба сильно испорчена. Повидимому, главный центральный конус, стертый до основания, имел вокруг себя слабо отделяющиеся от поверхности коронки маленькие дополнительные конусы; при этом лучше выражены и, вероятно, имели выступающие вершинки 4 конуса, расположенные на передней стороне. Конусы задней и лингвальной сторон почти не обособлены, напоминая скорее высокие валики эмали. Все коронки вытянуты в длину. 10-й зуб, обломанный у основания, меньше по размерам, чем 9-й. 11-й и 12-й также обломаны и еще меньшей величины.

Между 6-м и 7-м имеется пространство без всяких следов коронки, но по размерам ей вполне соответствующее. Если здесь помещался зуб, выпавший еще при жизни животного, то число послеклыковых зубов — 13. Неполная зубная формула для верхней челюсти $I^? C^1 PM^{12+1}?$

СРАВНЕНИЕ DWINIA PRIMA И PERMOCYNODON SUSHKINI

Dwinia prima по расположению и сочетанию костей сохранившейся части черепа чрезвычайно близка к *Permosynodon sushkini*. Отличия — в меньшем развитии сагиттального гребня, форме клыков и числе послеклыковых зубов — быть может, следует отнести к индивидуальной или возрастной изменчивости (*Dwinia* крупнее, чем *Permosynodon*), с одной стороны, и искажениям в связи с деформацией — с другой. До получения дополнительных материалов лучшей сохранности, вопрос о том, являются ли эти две формы двумя близкими видами, или даже одним видом, как предполагал И. А. Ефремов (1941), мне представляется открытым.

АНАЛИЗ ЗУБНОГО АППАРАТА ЦИНОДОНТОВ

(Рис. 16)

Сложность строения послеклыковых зубов *Permocynodon* побудила меня подробно проанализировать строение зубных коронок для всех известных цинодонтот. Кроме непосредственного сравнения их с *Permocynodon*, это дало возможность наметить типы адаптации.

Зубная система цинодонтот отчетливо дифференцирована на резцы, клыки и щечные, или послеклыковые зубы, часто подразделяющиеся на премоляры и моляры.

Как упоминалось, послеклыковые зубы *Permocynodon* снабжены большим центральным конусом (рис. 6; 7; 7,А; 7,В), с расположенными вокруг него маленькими дополнительными, числом до 8. Наблюдающиеся на вершинках большинства маленьких конусов лунки стирания свидетельствуют об участии в измельчении пищи всей поверхности коронки.

Происхождение сложных зубов пермоцинодонта, может быть, следует рассматривать в связи с дальнейшим развитием зубов, подобных *Nanictosuchus melinodon*. Зубы *Nanictosuchus* имеют главный конус с расположенными в той же плоскости двумя маленькими боко-


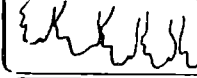
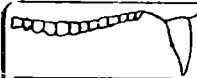




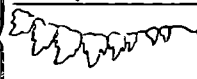
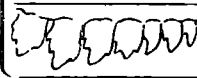
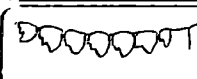

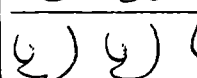

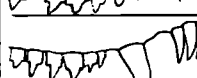
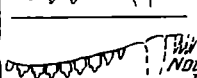
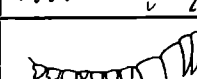
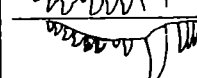

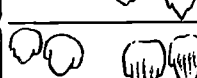
возраст		название родов	
Ю. Африка	СССР		
Cynognathus zone	Зона VI	Tun V  <i>Tribolodon frerenzis</i> Seeley	
		 <i>Nyctosaurus larvatus</i> Owen	
	Зона VI	Tun IV  <i>Gamphognathus mastacus</i> Seeley	
		 <i>Diademon</i>	
		 <i>Tidae</i> Broili	
	Зона VI	Tun IV  <i>Trirachodon kannemeyeri</i> Seeley	
		Tun II  <i>Cynogomphus berryi</i> Seeley	
		 <i>Licaenognathus kannemeyeri</i> Seeley	
		 <i>Cynognathus crateronota</i> Seeley	
		 <i>Sysphinctastama smithi</i> Broili	
	Lystrosaurus zone	Зона V	Tun III  <i>Galeosaurus planiceps</i> Owen
			 <i>Glochinodontoides gracilis</i> Haughton
Зона V		Tun II  <i>Micrictodon marionae</i> Broom	
		 <i>Trinaxodon liorhinus</i> Seeley	
		 <i>Nanictosaurus lucasfi</i> Broom	
Cistecephalus zone	Зона IV	Tun I  <i>Cynasuchoides whaitsi</i> Haughton	
		 <i>Cynosuchus suppostus</i> Owen	
	Зона IV	Tun I  <i>Permocynodon sushkini</i> Woodward	
		 <i>Nanictosuchus melinodon</i> Broom	

Рис. 16. Типы зубных систем у Cynodontia.

вымп. Поверхность коронки покрыта углубленными бороздками в числе 4—6, подразделяющими поверхность эмали на ряд валиков или гребней. При допущении дальнейшего углубления бороздок в процессе эволюционного развития, можно представить обособление валиков в маленькие висячие конусы, т. е. образование зубов типа пермоцинодона. Сложный зубной аппарат пермоцинодона, характеризующий животное всеядное, вместе с зубной системой *Nanictosuchus* мною отнесены к I типу зубов цинодонтов (рис. 16).¹

При отсутствии бороздок развитие трехвершинных зубов приводит к наиболее распространенному типу коронки с главным центральным конусом и двумя боковыми. Этот тип появляется в перми (зона *Cistecephalus*) и переходит в нижний триас (зона *Lystrosaurus*), продолжается в средний триас (зона *Cynognathus*) и характерен для большого числа родов. У ранних цинодонтов максимальное число конусов равно трем, все они расположены в одной плоскости. Таковы послеклыковые зубы у *Nanictosaurus*, *Thrinaxodon*, *Micriactodon* (один из самых маленьких цинодонтов, длина черепа — 35 мм). Наиболее сложны и хорошо изучены зубы *Cynognathus* и близких ему родов, имеющие длинные корни и максимальное число конусов на последних молярах: два впереди и два позади главного, с режущими краями. Поверхность maxilla также имеет маленькие зубчики, которые служили для размельчения пищи с помощью языка (Broili 1934). Брум и Броили относят *Cynognathus* к хищникам. Механическая работа челюстей сводилась к работе ножниц. Подобное строение коронок представляет режущий тип зубов и может рассматриваться как II тип зубов цинодонтов.

В нижнем триасе появляется новый тип, характерный сильным загнанием назад главного конуса и нависанием его над маленьким дополнительным задним. У *Glochiodontoides* задние послеклыковые зубы усложняются третьим конусом, а зубы *Sysphinctostoma* из лежащей выше зоны *Cynognathus* все имеют по три конуса загнутых назад, но без сильного нависания главного конуса. Верхняя зубная дуга и здесь, как у предыдущих типов, шире нижней, и, следовательно, в основе работы челюстей должен лежать принцип ножниц, но усложненный конструкцией зубов. Загнутые вершины конусов служили, вероятно, для удерживания и разрывания пищи. Подобные зубы режуще-рвущего типа могут считаться III типом зубов цинодонтов.

Наибольшей специализации, по мнению многих авторов, достигают зубы IV типа. Здесь верхняя зубная дуга является точным антагонистом нижней. Зубы характерны очень широкой и у некоторых родов закругленной коронкой, поверхность которой несет срединный поперечный гребень, состоящий из ряда маленьких бугорков. По краям коронки имеются боковые гребни, состоящие также из бугорков. Таким образом, поверхность коронки покрыта тремя гребнями. Подобные зубы, несущие по 3 поперечных гребня, имеются у *Trirachodon*, *Gomphognathus*, *Diademodon*. Они трактуются исследователями как дробящие зубы (по Броили 1935 — насекомоядные).

V тип хорошо выражен у одного рода из верхней части среднего триаса, именно *Tribolodon*. Все послеклыковые зубы имеют по 5 конусов, из которых главный конус с двумя боковыми обращены к щечной стороне и несут режущие края. Два маленьких дополнительных конуса распо-

¹ Высказанное здесь допущение развития добавочных бугорков из необособленных валиков эмали пока не подтверждено данными эмбрионального развития и палеонтологий.

жены на лингвальной стороне и режущих краев не имеют. Сюда же можно причислить зубы *Nithosaurus*, один из видов которого, по Паррингтону (1934), имеет до 5 конусов. Зубы подобного типа можно рассматривать как переходные между режущими и дробящими. Развитие этого типа могло произойти из трехвершинных зубов, подобных зубам тринаксодона; при наличии режущих краев они выполняли функции разрезывания пищи.

В процессе специализации развились еще два дополнительных конуса в другой плоскости и без режущих краев, служащие для дробления пищи.

Таким образом, специализация послеклыковых зубов группы цинодонтов в ее прежних, ранее установленных границах, характеризуется 5 типами строения.

В последние годы границы группы *Cynodontia* значительно расширены. Как известно, важнейшим критерием для разграничения ископаемых рептилий и млекопитающих служит наличие сложной (для рептилий) или простой (для млекопитающих) нижней челюсти и характер ее соединения с черепом. По этому признаку ряд высокопрогрессивных верхнетриасовых форм, прежде считавшихся древнейшими млекопитающими (*Dromatherium*, *Tritylodon*, *Bienotherium*), в настоящее время отнесены к цинодонтам (Симпсон 1926; Кюне 1943; Болин 1945). Болин рассматривает зубы *Tritylodon* как грызуноподобную специализацию, хотя и считает, что аппарат резцов не вполне годен для подобной функции. Возможно, дальнейшее изучение поздних цинодонтов увеличит разнообразие зубных систем у них.

Несмотря на разнообразную специализацию зубов цинодонтов по 5 «типам», все ранние цинодонты обладали примитивными нижними челюстями и челюстным суставом. Наиболее резкое выражение примитивных черт, характерное большим развитием заднечелюстных элементов, имеется у пермоцинодона. Поздние цинодонты обладали более прогрессивной нижней челюстью ввиду значительной редукции задне-углового комплекса.

Дальнейшая редукция заднечелюстных элементов приводит к строению нижней челюсти, типичному для *Ictidosauria*. У трилодона, относимого теперь к цинодонтам, нижняя челюсть такого же типа, как у *Ictidosauria*, т. е. она остается сложной и элементы задне-углового комплекса расположены в продольной впадине (*angular groove*) позади *foramen dentale*.

Возможность выделения на основе морфологических отличий пяти типов специализации зубов, выработавшихся в связи с разнообразием пищи и способов питания, говорит о специализации группы цинодонтов в разных направлениях и о заполнении ими различных экологических ниш.

Специализация и разделение по способу питания у цинодонтов близки к таковым у млекопитающих, причем изменение в механике захватывания, измельчения и усвоения пищи, по всей вероятности, стоит в коррелятивной связи и с различиями в способах преследования добычи, передвижения и в образе жизни.

В верхнепермское и триасовое время, задолго до появления первых млекопитающих, обширная и разнообразная группа цинодонтов образовала ряд адаптивных радиаций, показавших, что ее эволюционный путь весьма близок к тому, по которому позднее пошли млекопитающие. Подобный параллелизм развития разобщенных во времени и пространстве групп — хороший пример конвергенции.

СРАВНЕНИЕ ЗУБОВ ЦИНОДОНТОВ С ЗУБАМИ СОВРЕМЕННЫХ ФОРМ

Описанные выше типы зубов цинодонтос сходны в той или иной степени с зубными системами некоторых современных рептилий и примитивных млекопитающих.

Так, у *Agamidae* выдающиеся над другими зубы каждой челюсти напоминают клыки, а некоторые боковые имеют коронку с несколькими бугорками и напоминают примитивные зубы млекопитающих. *Calotes* характерен быстрым беганием на высоких, стройных ногах, превосходящим лазанием и прыганием. Сила челюстей позволяет с легкостью поедать степных ящериц, саранчу, червей и размалывать твердых навозных жуков. У *C. cristellus* наблюдается полная дифференцировка зубов на резцы, клыки и задние зубы, имеющие на внутренней стороне по два дополнительных к центральному бугорка; коронка становится трехвершинной.

Lacertidae имеют зубы, сидящие в желобке челюсти, конусовидной формы, полые внутри, снабженные двумя или тремя остриями.

Род *Iguana* характерен конусообразными передними зубами, заостренными и слегка загнутыми назад. Остальные зубы треугольные и несут зубчики по острому, режущему краю. Мелкие зубы в 2 ряда сидят также и на крыловидных костях.

У некоторых *Teiidae* (*Tupinambis*) зубы имеют по три вершинки с главным зубцом и двумя боковыми добавочными. Питается тупинамбис яйцами, мышами, лягушками, ящерицами и насекомыми.

Большинство *Chamaeleontidae* обладают зубами акродонтного типа, с трехзубчатыми вершинами на некоторых. Дифференцировка зубов выражается в отличии зубов на *intermaxillare* и в задней части нижней челюсти, имеющих круглую притупленную коронку, от остальных, либо треугольных сжатых, либо с тремя зубцами на вершине каждого зуба.

Дифференцированная зубная система с клыками, бугорками или остриями на жевательной поверхности задних зубов свидетельствует о разнообразной пище, разрезаемой и измельчаемой различными способами. Перечисленные ящерицы обладают наиболее сложно дифференцированными зубами из числа всех остальных современных пресмыкающихся и, тем не менее, обнаруживая общее сходство с тем или другим типом зубов цинодонтос, не достигают сложности строения зубов пермоцинодона.

Некоторое конвергентное сходство строения послеклыковых зубов пермоцинодона обнаруживается при сравнении с зубами *Ornithorhynchus*. Согласно Симпсону (1929), найти гомологов зубам утконоса среди остальных млекопитающих крайне трудно. Обычно принимают, что два больших зуба в каждой челюсти могут считаться аналогами моляров по своей форме, положению и функции. Симпсон (1929) описал по три зуба в нижней челюсти для молодого утконоса в возрасте 8.5 недель и их последующие изменения до возраста 11 недель.

В общем строении коронки, расположении главных конусов и бугорков своеобразная, ни с какими другими типами млекопитающих не сходная зубная система *Ornithorhynchus* имеет сходство с многобугорчатыми коронками послеклыковых зубов *Permosynodon*. Быть может, при попытке восстановить дегенерирующую зубную систему утконоса до ее первоначального, свойственного отдаленным предкам состояния, искомая гипотетическая структура моляров оказалась бы весьма близкой к таковой у пермоцинодона. Сходным здесь является многобугорчатость коронки, расположение бугорков-конусов по всей жевательной поверхности и разная их величина. Отличия сводятся к отсутствию у пермоцинодона гребней, отходящих от главного конуса, и воротничка (*singulum*).

Отмечая некоторое сходство своеобразной и сложной зубной системы пермоцинодона с не менее своеобразной дегенерирующей системой утконоса, необходимо указать попутно на черты сходства в строении скуловой дуги пермоцинодона (несомненно, конвергентного) с опоссумом (*Didelphys*), приведенные Сушкиным в его работе о *Permosynodon* (1935). Далее Сушкин отмечает, что он обнаружил следы углубления в верхней челюсти для нижнего клыка, рассматриваемого им как черту специализации, и у опоссума.

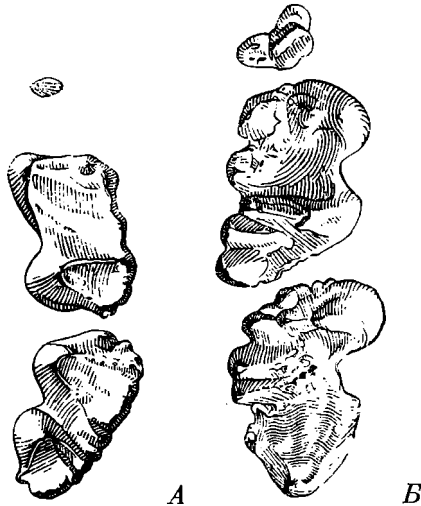


Рис. 17. *Ornithorhynchus anatinus*. (Из Симпсона 1929). А—левые верхние зубы индивида 8 $\frac{1}{2}$ недель, Б—левые нижние зубы индивида 10 недель.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

Возможность проводить сравнение и устанавливать сходство *Permosynodon* и с наиболее примитивными и с высокспрогрессивными цинодонтами, находить черты сходства тех или иных элементов с *Monotremata* или *Marsupialia* (Сушкин 1935) делает пермоцинодона очень интересным с эволюционной точки зрения.

Недостаточность материала по цинодонтам СССР не позволяет сделать широкие выводы о своеобразной северной ветви гондванских цинодонтов, представителем которой является *Permosynodon*, эволюционно опередившей во многих отношениях южноафриканских цинодонтов из верхней перми. Эта северная ветвь, судя по пермоцинодону, наряду с примитивными признаками рептилий имела особенности, напоминавшие млекопитающеподобных.

В то же время во всех случаях эта «млекопитающеподобность» совсем особая. Несмотря на то, что моляры пермоцинодона имеют до 8 маленьких конусов, расположенных вокруг центрального, аналогия между жевательными поверхностями коронок пермоцинодона и млекопитающих не может быть установлена. Усложнение коронок не сопровождается изменениями корней, продолжающих оставаться неразветвленными.

Сходство с млекопитающими уже указывалось для пермоцинодона и в отношении таза и бедренных костей. Большие размеры внутритазовой полости, позволяющие допускать живородность, положение, развитие и соотношение костей таза, строение бедра также сближают пермоцино-

дона с млекопитающими. Несмотря на «млекопитающеподобность» перечисленных признаков, все они сохраняют, тем не менее, особую специфику; именно в этом и проявляется, по всей вероятности, высокая степень конвергентного развития признаков.

Присутствие в верхней перми маленького всеядного животного, быстро, хотя и своеобразно, передвигавшегося, возможно, «почти живородящего», возможно, «почти теплокровного», говорит о том, что уже в перми наметился один из этапов адаптивной радиации цинодонтов, разделение главных линий специализации. Своеобразие *Permocynodon*, талантливо, хотя и кратко описанного П. П. Сушкиным, создало пермоцинодону быструю и широкую известность как переходной форме между рептилиями и млекопитающими. Однако детальное исследование и дополнительные материалы разрушили представление о нем, как о форме, близкой к переходным, и тем самым отодвинули возможность нахождения переходных форм в более древние эпохи жизни Земли. Повидимому, во всей группе цинодонтов, высоко специализованной и конвергентной млекопитающим, возможность существования форм переходных к последним крайне сомнительна.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Результаты переработки черепа *Permocynodon sushkini*, изучения его зубного аппарата и частей посткраниального скелета свидетельствуют о соединении особенностей примитивных, специализованных и прогрессивных.

2. К числу примитивных особенностей пермоцинодона, сближающих его с древнейшими цинодонтами, нужно отнести большое развитие заднеугловых элементов нижней челюсти и характер ее сочленения с черепом.

3. Черты специализации выражены в присутствии в верхней челюсти полостей, в которые входят верхушки нижних клыков. В качестве особого приспособления к быстрому передвижению можно рассматривать также строение головки бедренной кости, сочетающей на своей суставной поверхности признаки примитивные и прогрессивные.

4. Прогрессивность пермоцинодона выражена в большом развитии *frontalia*, малых размерах *praefrontalia*, тонкости посторбитальной перегородки и скуловой дуги, большом размере височных ям, мощном развитии сагиттального и затылочных гребней. В тазовом поясе высота и прогрессивность организации получили отражение в развитии *ilia* в переднем и *ischia* — в заднем направлении, в величине супраацетабулярного гребня, в больших размерах *f. obturatorium*. Ориентировка таза и величина внутритазовой полости позволяют сравнивать пермоцинодона с живородящими животными.

5. Зубная система пермоцинодона со сложными коронками послеклыковых зубов также относится к числу прогрессивных особенностей.

6. Сравнение послеклыковых зубов пермоцинодона с известными в литературе зубными системами остальных цинодонтов показало возможность выделения 5 типов адаптации зубных систем.

I тип объединяет зубную систему *Permocynodon* и *Nanictosuchus* и характеризует животное всеядное.

II тип — наиболее распространенный среди большого числа верхнепермских и триасовых родов (*Thrinaxodon*, *Micricodon*, *Cynognathus* и др.); характеризует «режущий» тип зубов и свойствен хищным животным.

III тип, наблюдающийся у *Glochinodontoides*, *Sysphinctostoma* и др., характеризует зубную систему «режуще-рвущего» типа.

IV тип объединяет весьма специализованные по строению коронок

зубные системы триасовых родов (*Gomphognathus*, *Diademodon* и др.) и характеризует зубы «дробящие» пищу (насекомоядные).

V тип, хорошо выраженный у *Tribolodon*, характеризует зубы переходного типа между режущими и дробящими.

7. Сравнение пермоцинодона с одновозрастными и более молодыми триасовыми цинодонтами говорит о близости его к древним формам по примитивности нижней челюсти и одновременно позволяет ставить *Permocynodon* в один ряд с наиболее прогрессивными представителями отряда по многим особенностям в строении черепа и таза.

8. Древний тип нижней челюсти и единого нижнечелюстного сустава свидетельствуют о неправильном толковании *Permocynodon* как формы, близкой к переходным от рептилий к млекопитающим, на основании якобы существовавшего здесь «двойного сочленения» нижней челюсти с черепом.

9. Пермоцинодон, верхнепермский представитель цинодонт, по-видимому, был быстро и своеобразно передвигавшимся всеядным животным, по строению таза конвергентно близким млекопитающим, возможно живородящим, возможно обладавшим известной теплокровностью.

10. Группа цинодонт, уже в перми осуществившая специализацию и разделение по способу питания в разных направлениях, должна рассматриваться как высокоспециализованная, конвергентная млекопитающим, в которой попытка искать переходные формы к последним представляется сомнительной.

ЛИТЕРАТУРА

- Amalitzky W. 1922. Diagnoses of the new forms of Vertebrates and Plants from the Upper Permian of North Dvina. Изв. Росс. Акад. Наук.
- Bohlin B. 1945. The Jurassic mammalia and the origin of the mammalia molar teeth. Bull. Geol. Inst. Upsala, 31.
- Boas Y. E. 1913. Lehrbuch der Zoologie. Jena, 7 Aufl.
- Broili F. und Schröder J. 1934. Zur Osteologie der Kopfes von Cynognathus. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss.
- 1935. Über Schädel von Gomphognathus Seeley. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., 9.
- Broom R. 1932. The mammal-like reptiles of South Africa. London.
- 1940. Some New Karroo-reptiles from the Craatreinet district. Ann. Transvaal Mus., 20, pt. 2.
- Домбровский Б. А. 1924—25. Строение слухового аппарата у ящериц, змей, крокодилов, птиц. Русск. зоол. журн., 4, 5.
- Ефремов И. А. 1941. Краткий обзор фауны пермских и триасовых тетрапод СССР. Сов. Геол., № 5.
- Kühne W. G. 1943. The dentary of Tritylodon and the Systematic Position of Tritylodontidae. Ann. Mag. Nat. History, ser. 11, 10.
- Parrington F. R. 1933. On the Cynodont Reptile *Thrinaxodon liorhinus*. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 10, 11.
- Reichert. 1837. Über die Visceralbogen der Wirbeltiere im allgemeinen und deren Metamorphose bei den Vögeln und Säugetieren. Müllers Arch. Anat. u. Physiol.
- Seeley H. G. 1908. On the dentition of the Diastema in some fossil reptiles referred to the *Gomphodontia*. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 8, 2.
- Simpson G. G. 1926. Mesozoic mammalia. V. *Dromatherium* and *Microconodon*. — Amer. Journ. Sci. 12.
- 1929. The dentition of *Ornithorhynchus* as evidence of its affinities. Amer. Mus. Novit., No. 390.
- Sushkin P. P. 1929. *Permocynodon*, a Cynodont Reptile from the Upper Permian of Russia. Intern. Congr. Zool. Budapest, 1927, p. 804.
- Сушкин П. П. 1935. *Permocynodon*, цинодонт из верхнепермских отложений р. Северной Двины. Труды Палеозоол. инст. Акад. Наук СССР, 4.
- Versluys J. 1927. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Berlin.
- Watson D. M. S. 1920. On the Cynodontia. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 9, 6.
- Шмальгаузен И. И. 1935 и 1947. Основы сравнительной анатомии.
- Woodward A. S. 1932 в книге Zittel K. A. Text-book of Palaeontology, 2, London, p. 268.

П. Г. ДАНИЛЬЧЕНКО

РОД *MERLUCCIUS* В МАЙКОПСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ КАВКАЗА

Ископаемые остатки тресковых рыб (семейство Gadidae) довольно обычны в отложениях майкопской свиты. Здесь встречаются роды *Onobromius*, *Palaeogadus* (*-Nemopteryx*) и, чаще других, *Merluccius*, причем последний род с полным основанием может считаться типично майкопским, так как, представленный в майкопе несколькими видами, он полностью отсутствует в подстилающем майкоп хадумском горизонте и крайне редок в отложениях более молодых возрастов. Этот род, несомненно, может иметь большое значение для стратиграфического расчленения майкопской свиты, однако этому в значительной степени препятствует неясность и запутанность систематики его ископаемых представителей.

В нашей палеонтологической литературе род *Merluccius* упоминается впервые Н. М. Ледневым (1914) из отложений Апшеронского полуострова, принятых автором за сарматские и отнесенных современными геологами к верхнему майкопу. В распоряжении Леднева было лишь несколько неполных отпечатков этой рыбы, сравнительно плохой сохранности, ввиду чего он не нашел возможным дать описание найденной им формы, ограничившись перечислением признаков, характеризующих ее принадлежность к роду *Merluccius*. В числе таких признаков автор отмечает наличие сильно увеличенных парапофизов («окостенение плавательного пузыря») и длинного анального плавника, состоящего из 27—30 лучей.

Сведения об ископаемых рыбах рода *Merluccius* мы находим затем у В. В. Богачева (1933), опубликовавшего описание двух новых видов. Недостатком обоих описаний является излишняя краткость; кроме того, автор допускает в них одну досадную неточность, вызвавшую впоследствии немало недоразумений: принимая обычную для этих рыб глубокую выемку на анальном и втором спинном плавниках за перерыв между плавниками, он устанавливает для своих видов наличие трех спинных и двух анальных плавников, чем ставит их вне рамок диагноза *Merluccius* и существенно отличает от всех известных ископаемых и современных форм этого рода. В наших коллекциях отсутствуют оригиналы, описанные Богачевым, однако, рассматривая фотографии, иллюстрирующие его статью, нетрудно убедиться, что описанные им виды имеют нормальное для *Merluccius* строение непарных плавников: два спинных и один анальный.

Подробное списание ископаемого вида, несомненно принадлежащего к роду *Merluccius*, приводится В. П. Смирновым (1935) из майкопских отложений окрестностей Владикавказа. Повторяя ошибку Богачева, этот автор обнаруживает у своей рыбы три спинных и два анальных плавника. Кроме того, он принимает первые лучи этих плавников за колючие, выделяя, в связи с этим, свою форму в новый, самостоятельный род *Spinogadus* и помещая ее в семейство Gadopsidae, объединяющее небольшую

группу видов современных пресноводных рыб Австралии и не имеющее непосредственного отношения к отряду трескообразных. Исследуя коллекцию, переданную В. П. Смирновым в распоряжение Палеонтологического института, мы убеждаемся с полной очевидностью, что рыбы описанного им рода *Spinogadus* имеют два спинных плавника и один анальный и что настоящих колючих лучей в этих плавниках нет. По остальным признакам *Spinogadus* полностью совпадает с родом *Merluccius* и должен рассматриваться как синоним последнего.

Отметим попутно, что у третичных *Merluccius* передние лучи спинных и анального плавников не ветвятся и имеют лишь очень слабо заметную членистость в верхней их части, в связи с чем легко могут быть приняты за колючие. Однако в этом отношении ископаемые виды *Merluccius* мало отличаются от современных представителей этого рода, у которых членистость первых лучей плавников выражена настолько слабо, что эти лучи также нередко принимались за колючки. Известно, например, что Бородин (Borodin 1934), исследуя фауну побережья Марокко, описал *Trachinoides maroccanus* в качестве представителя нового рода из семейства Trachinidae, указывая, в частности, на наличие слабых колючек в начале плавников этой рыбы. Впоследствии оказалось, что *Tr. maroccanus* является не чем иным, как *Merluccius merluccius*, и в настоящее время рассматривается как один из многочисленных синонимов этого вида (Nogman, 1937). В подобном сопоставлении ошибка Смирнова, имевшего дело лишь с ископаемыми отпечатками рыбы, не может считаться слишком грубой.

Следует отметить, что в работах, посвященных стратиграфии майкопской свиты (В. П. Колесников, А. А. Ализаде), встречается упоминание рода *Promerluccius* Менпег. Описание этого рода в литературе отсутствует, а, по мнению самого В. В. Меннера, формы, предположительно отнесенные им к роду *Promerluccius*, в действительности принадлежат к роду *Merluccius*.

В настоящее время Палеонтологический институт АН СССР располагает коллекцией более чем в 150 экземпляров различных видов *Merluccius*, обнаруженных в майкопских отложениях Кавказа (сборы В. П. Смирнова, В. В. Меннера, Р. Л. Мерклина, И. А. Собиева и других). Наличие столь значительного материала позволяет нам поставить вопрос о некоторых уточнениях в систематике ископаемых форм, объединяемых этим родом. Чтобы яснее представить отношения между майкопскими видами *Merluccius*, уместно привести здесь диагноз этого рода, учитывая при этом особенности ископаемого материала, а также дать краткий обзор видов, основанный на данных из оригинальных работ названных выше авторов, но с исправлением некоторых неточностей в определении признаков, различающих эти виды.

Род *Merluccius* Rafinesque

Merluccius, Rafinesque, 1810, Carratteri di alcuni nuovi generi..., p. 25

[тип: *M. smiridus-Gadus merluccius* Linnaeus = *M. merluccius* (Linnaeus)].

Onus, Rafinesque, 1810, Indice d'Ittiol. Sicil., p. 12. [тип: *O. riali* = *M. merluccius* (Linnaeus)].

Stomodon, Mitchell, 1814, Rep. Fish. N. York, p. 7 (тип: *S. bilinearis*).

Merlus, Guichenot, 1848—9, in Gay, Hist. fisica y politica de Chile, II (Peces), p. 329, pl. VIII, fig. 2 (тип: *M. gayi*).

Merlangus, Ayres, 1885, Proc. Calif. Acad. Nat. Sci., p. 64 (тип: *M. productus*).

Homalopomus, Girard, 1856, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., p. 132 [тип: *H. trowbridgii* = *M. productus* (Ayres)].

- Epicopus*, Günther, 1860, Cat. Fish. Brit. Mus., II, p. 248. [тип: *E. gayi* = *M. merluccius* Linnaeus)].
Trachinoides, Borodin, 1934, Bull. Vanderbilt Mar. Mus., I (4), p. 119, pl. II, fig. 2—3 [тип: *T. maroccanus* = *M. merluccius* (Linnaeus)].
Spinogadus, Смирнов, 1936. Тр. Узбек. гос. унив., 1, стр. 28, табл. V, фиг. 22—26; табл. VI, фиг. 30 (тип: *S. errans*).

Тело умеренно удлиненное, длина головы превышает наибольшую высоту тела. Зубы на челюстях (на dentale и praemaxillare) крупные, расположены двумя рядами. Нижняя челюсть заметно выдается вперед. Усика на подбородке нет. Frontalia парные, vomer широкий, клиновидный, с зубами на головке, palatinum без зубов. Два спинных плавника и один анальный, причем второй спинной и анальный длинные, около 40% длины тела, с заметной выемкой несколько позади их середины. Хвостовой плавник отделен от спинного и анального промежутком, приблизительно равным высоте хвостового стебля. Грудные плавники узкие, длинные, состоят из тонких ветвящихся лучей. Брюшные плавники немного впереди грудных. Парапофизы туловищных (прекаудальных) позвонков, исключая несколько первых, сильно увеличены, изогнуты книзу и прикрывают сверху и с боков плоскость тела рыбы. Они представляют собой удлиненные пластинки с выпуклой средней частью и соприкасаются друг с другом боковыми краями. Парапофизы не несут ребер, но на последних 2—3 из них обычно сидят короткие и тонкие гемапофизы. Слабые короткие ребра имеются на 2-м, 3-м и 4-м передних позвонках. Неврапсфизы туловищных позвонков сильные, расширенные в своей нижней части, неврапофиз первого позвонка плотно соединен с supraoccipitale.

Merluccius lednevi Bogachev

Merluccius lednevi, В. В. Богачев, 1933. Тр. Азерб. Нефт. иссл. ин-та, вып. XV, геол. отд., стр. 25, табл. III, фиг. 7.

I D 7—8, II D 36, A 35

Тело сильно вытянуто, его дорзальный и вентральный профиль в области второго спинного и анального плавников почти параллельны. Наибольшая высота тела к длине позвончика около 17—18% (13—15% к длине тела), а высота тела против последней трети II D — около 12.5% той же величины. Длина основания I D около 20%, а длина основания II D около 60% длины позвончика. Длина наибольших лучей I D около 100%, а II D около 85% наибольшей высоты тела. Длина P — 25% длины позвончика (130% наибольшей высоты тела). Увеличенных парапофизов 15 пар, они плотно примыкают друг к другу своими боковыми краями. Длина пластинки парапофиза из средней части абдоминального отдела — около 55% наибольшей высоты тела, парапофизы задней части этого отдела заметно уменьшаются в размерах. Ширина парапофиза около 1/3 его длины, причем первые, передние пластинки значительно уже следующих.

Вид описан В. В. Богачевым по единственному экземпляру из черных майкопских глин близ сел. Перекипкюль на реке Сумгаит (Апшеронский полуостров), неполной сохранности (боковой отпечаток без головы и задней части хвостового стебля), который, очевидно, следует считать голотипом. К сожалению, место хранения этого экземпляра и его коллекционный номер неизвестны.

Богачев отождествляет этот вид с *Merluccius* sp. Леднева (1914), с чем, однако, нельзя согласиться. Правда, по числу лучей в A *M. lednevi* Bog. приближается к экземплярам из Шабандагской коллекции Леднева, но

следует иметь в виду, что у последних, в связи с их плохой сохранностью, лучи плавников сосчитаны весьма неточно. Зато несомненно, что число парапофизов у *Merluccius* sp. Леднева заметно больше, чем у вида, описанного Богачевым, в чем позволяют убедиться прекрасные фотографии Леднева. Так, у экземпляра, изображенного на табл. II фиг. 9, насчитывается не менее 18 парапофизов, между тем как у *M. lednevi* их число не превышает 15. По этому признаку, а также по длине грудных плавников *M. erluccius* sp. Леднева правильнее сближать не с *M. lednevi* Bog., а с *M. errans* (Smirnov), описание которого приводится ниже.

Из того же района и тех же отложений, что и *M. lednevi*, происходит и второй вид, описанный Богачевым.

Merluccius maicopicus Bogachev

Merluccius maicopicus, В. В. Богачев, 1933, Тр. Азерб. Нефт. иссл. ин-та, вып. XV, геол. отд., стр. 26, табл. III, фиг. 2—6.

Vert около 40, I D 7, II D 35—36, A 35

Форма тела веретенообразная. Наибольшая высота тела (против передней части II D) — около 20% длины тела, наименьшая высота (высота хвостового стебля) — 8% той же величины. Расстояние от начала I D до конца II D составляет около 75%, длина основания A — около 65% длины позвоночника. 15 пар парапофизов, плотно примыкающих друг к другу. Форма парапофизов и их расположение — как у предыдущего вида.

Майкопские отложения окрестностей сел. Перекишкюль. Описан по нескольким неполным экземплярам, среди которых голотип автором не выделен. За таковой может быть принят экземпляр, наиболее хорошо сохранившийся, изображенный на фиг. 4 и 5 табл. III, однако место хранения и коллекционный номер этого экземпляра не указаны.

Необходимо сказать, что, согласно с описанием Богачева, число позвонков у *M. maicopicus* принимается равным 37, однако автор тут же оговаривается, что им не учитывались позвонки передней части позвоночника, от basioccipitale до линии заднего края ргаеорекулум (обычно 3 позвонка), закрытые жаберной крышкой и потому сравнительно слабо различимые. Таким образом, истинное число позвонков следует считать около 40.

Отметим, что различие между *M. lednevi* и *M. maicopicus*, происходящими из одних и тех же отложений Апшеронского полуострова, сравнительно невелико. Для *M. lednevi* характерно более вытянутое тело и меньшее число лучей в A. Следует иметь в виду, однако, что высота тела у тресковых рыб значительно колеблется в пределах одного и того же вида и что данный вид описан первоначально всего по одному экземпляру плохой сохранности. Возможно, впрочем, что различие между апшеронскими видами Богачева не исчерпывается только указанными выше признаками. К сожалению, мы лишены возможности сравнить голотипы (есть основание опасаться, что экземпляры, послужившие оригиналами для видового описания, в настоящее время затеряны), а в коллекциях ПИН названные виды представлены лишь несколькими экземплярами плохой сохранности, непригодными для детального морфологического анализа. Общим признаком для обоих видов является небольшое число увеличенных парапофизов (15 пар), чем эти виды отличаются от более специализированных форм из верхнего горизонта майкопской свиты.

Merluccius errans (Smirnov)

Табл. 1

Spinogadus errans, В. П. Смирнов, 1935, Тр. Узбек. Гос. унив., 1, стр. 67—79; 1936: там же, 1, стр. 26—41, табл. V, фиг. 22—26; табл. VI, фиг. 30. *Merluccius maeoticus*, В. В. Богачев, 1942, Докл. АН СССР, т. XXXVII, № 2, стр. 89—92.

Vert 41—43, ID 8—11, IID 36—39, A 36—38, P 10—12, V 7—8

Наибольшая высота тела в длине тела без С 5.6—7.0 (14—18%); соответствует длине 7—8 туловищных позвонков; длина головы 3.7—3.8 (26—27%); высота хвостового стебля — около 5% длины тела или около 30% наибольшей высоты. Верхняя челюсть заметно заходит за середину орбиты; горизонтальный диаметр орбиты 22—26% длины головы, вертикальный диаметр несколько меньше горизонтального, предглазничное расстояние 33—38% длины головы. Увеличенных парапофизов у взрослых экземпляров 18—20 пар (от 3—4 до 21—23 позвонков), чаще всего 19; на последних 2—3 парапофизах заметны слабые, короткие гемапофизы. Длина пластинки парапофиза из средней части туловищного отдела достигает 55—65% наибольшей высоты тела, ширина пластинки — около $\frac{1}{3}$ ее длины. I D начинается на вертикали 4-го позвонка, II D на вертикали 10-го позвонка; начало A на вертикали 10-го позвонка, против нижнего края 7-й пластинки парапофиза, обычно на или немного впереди вертикали первого луча IID. P длинные, около 25% длины тела (150—160% наибольшей высоты), достигают 9-го луча A. Чешуя циклоидная, мелкая, около 20 продольных рядов на середине тела рыбы.

Из верхнемайкопских отложений окрестностей Владикавказа. Описан В. П. Смирновым по значительному числу экземпляров весьма хорошей сохранности; за голотип, автором не выделенный, может быть принят экземпляр, изображенный на фиг. 30 табл. VI статьи Смирнова (1936). Этот образец хранится в наших коллекциях за номером 1949—74; кроме того, несколько экземпляров коллекции ПИН, принадлежащих к тому же виду, из сборов Смирнова и с его оригинальными этикетками, в частности экземпляры № 70 и 637, могут служить ауто типами.

Сравнивая виды *Merluccius* из отложений Апшеронского полуострова с северокавказским *M. errans*, отмечаем, что последний отличается большим числом позвонков и, в особенности, заметно большим числом увеличенных парапофизов. Это различие весьма существенно и не может быть отнесено за счет ошибки исследователей, в чем легко убедиться, сравнивая фотографии, иллюстрирующие описание этих видов. Даже если допустить, что Богачевым, при описании его видов, не учитывались 2—3 последние пластинки парапофизов, по сравнению с передними слабо развитые и несущие на себе тонкие гемапофизы, то и в этом случае *M. errans*, с одной стороны, и виды Апшеронского полуострова — с другой, будут различаться между собой в среднем не менее чем двумя пластинками парапофизов. Следует учесть также, что для апшеронских видов 15 пар парапофизов является, по видимому, числом предельным, так как в предварительной характеристике рода *Merluccius*, предпосланной видовым описаниям, Богачев (стр. 24) указывает для этих рыб от 12 до 15 пар парапофизов. Кроме того, *M. errans* отличается от видов Апшеронского полуострова большей длиной грудных плавников и заметно большим числом лучей в I D.

Таким образом, вопреки установившемуся мнению (Берг 1940; Богачев 1942), *M. errans* (Smirnov) следует считать самостоятельным видом, достаточно обособленным от *M. lednevi* и *M. maicopicus*.

Упоминаемый нами в синонимии *M. maeoticus* описан Богачевым (1942) из мзотиса Таманского полуострова в качестве самостоятельного вида, по видимому, из желания подчеркнуть важность в стратиграфическом отношении находки ископаемого представителя *Merluccius* в отложениях верхнемиоценового возраста. Единственный экземпляр, послуживший основанием для этого описания, представляет собой отпечаток на светлосером слоистом диатомите, найденный на мысе Железный Рог, неподалеку от г. Тамани. Передняя часть головы рыбы, а также задний отдел позвоночника, начиная с 25-го позвонка, на отпечатке отсутствуют. Частично сохранились 1-й спинной, анальный и грудной плавники, но установить число лучей в них невозможно. Плохая сохранность типичного экземпляра исключает возможность сколько-нибудь обстоятельного описания представленного им вида. Богачев ограничивается замечанием, что, по сравнению с апшеронскими видами, *M. maeoticus* отличается: 1) большим числом увеличенных парапофизов, 2) более длинными грудными плавниками, 3) более узкими и несколько скошенными пластинками парапофизов. Этими тремя сравнительными признаками и исчерпывается, по существу, видовая характеристика *M. maeoticus*.

Исследуя голотип названного вида, хранящийся в настоящее время в коллекциях Палеонтологического института за № 408—1, мы замечаем, что пластинки парапофизов у этого экземпляра кажутся несколько скошенными в связи с положением рыбы, зафиксированным на отпечатке (передняя часть ее туловища заметно перекошена кверху); по всем же остальным признакам, в частности по числу парапофизов (около 19) и по длине грудных плавников (около 160% наибольшей высоты тела); *M. maeoticus*, реально отличаясь от *M. lednevi* и *M. maicopicus*, совершенно идентичен с *M. errans* и, на этом основании, рассматривается нами как синоним последнего. Необходимо отметить также, что принадлежность таманского экземпляра именно к мзотическим отложениям далеко не достоверна. Этот экземпляр получен Богачевым от одной из геологических партий как случайная находка, причем точное место этой находки установлено не было. Предварительные данные микроанализа этого образца позволяют предположить, что отложения, его заключавшие, могут быть отнесены к более старшему возрасту, чем мзотический, возможно даже к верхам верхнего майкопа.

*
* * *

Кроме этих трех, уже известных в палеонтологической литературе видов рода *Merluccius* (*M. lednevi*, *M. maicopicus* и *M. errans*), в коллекциях Палеонтологического института обнаружены два вида, до настоящего времени еще не описанных или мало известных. Один из них, происходящий из верхнемайкопских отложений Северного Кавказа, представлен значительным числом экземпляров в коллекциях В. В. Меннера, Р. Л. Мерклина, И. А. Собьева и И. А. Наумова. Путем сравнения различных коллекций удалось с достоверностью установить, что по всем морфологическим признакам этот вид совпадает с *Promerluccius andrusovi* Menner, не описанным до настоящего времени ни самим В. В. Меннером, ни кем-либо другим из исследователей, но известным, правда лишь по названию, из рукописей и нескольких опубликованных работ (Ализаде, Жижченко, Успенская). Мы даем описание этого вида, относя его по принадлежности к роду

Merluccius, но сохраняем за ним наименование, первоначально данное В. В. Меннером.

Merluccius andrusovi (Menner)

Табл. 2, фиг. 1—2

Promerluccius andrusovi Menner (in coll.). Vert 42—43, ID 9—11, ID 36—38, A 35—38, P 11—13, V 7.

Наибольшая высота тела в длине тела 4.8—5.9 (17—21%), соответствует длине 8—10 позвонков из средней части туловища; длина головы 3.6—3.8 (26—28%). Высота хвостового стебля около 36—39% наибольшей высоты тела. Глаз большой, горизонтальный диаметр орбиты около $\frac{1}{3}$ (30—34%) длины головы, вертикальный диаметр немного меньше горизонтального. Предглазничное расстояние — 27—32% длины головы, обычно меньше горизонтального диаметра орбиты. Нижняя челюсть длинная, около 60% длины головы, ее задний угол лежит на вертикали заднего края орбиты. Maxillare заходит за вертикаль середины орбиты, слабо расширяется в своей задней части; длинное, узкое praemaxillare несколько изогнуто вниз. На dentale и praemaxillare два ряда крупных зубов, слегка изогнутых внутрь и назад, причем зубы внешнего ряда почти вдвое длиннее, чем внутреннего; в задней части челюстей зубы заметно меньше, чем в передней. Крупные зубы расположены также по переднему, подковообразно округлому краю сошника. Praeoraculum узкое, около $\frac{1}{3}$ диаметра орбиты, слабо изогнуто и отклонено вперед своим нижним концом. Operaculum, широкое в верхней части ($\frac{3}{4}$ диаметра орбиты), быстро сужается книзу. Parasphenoideum прямое, сильное, его проекция пересекает hyomandibulare на границе сочленения последнего с черепом. Basioccipitale вытянуто назад и заметно выступает за задний край supraoccipitale. Череп сравнительно узкий, его наибольшая ширина на уровне pteroticum составляет 40—43% его длины, считая от переднего края сошника до заднего края basioccipitale. Лобно-теменная часть черепа выпуклая.

Два первых, ближайших к затылку позвонка плотно соединены между собой, длина каждого из них вдвое меньше ширины. 3-й и 4-й позвонки длиннее первых соответственно в 2 и 3 раза. 2-й, 3-й и 4-й позвонки несут на себе тонкие, короткие ребра, длина которых лишь немного превосходит длину этих позвонков. Парапофизов 18—20 пар — от 5-го до 23—25-го позвонков. Первая (передняя) пара парапофизов представляет собой небольшие, слабо различимые пластинки треугольной формы; их длина несколько меньше длины 5-го позвонка, на который они опираются. Наибольшей длины (около 50—55% высоты тела) достигают 4—7-я пара парапофизов, длина следующих постепенно уменьшается, последние 2—3 пары слабо развиты и несут тонкие короткие гемапофизы. Пластинки парапофизов выпуклые, плотно примыкают друг к другу своими боковыми краями. Длина ряда парапофизов — около 40% длины тела.

Первый спинной плавник начинается на уровне 5—6-го позвонков. Длина его основания соответствует длине 4 противоположащих позвонков, длина наибольшего луча (второго) в полтора раза больше длины основания плавника и составляет около 90% наибольшей высоты тела. Начало II D — против 11-го позвонка, позади последнего луча I D, на длину 2 позвонков. Длина основания плавника — около 40% длины тела. Самые короткие лучи плавника, 17—18-й (соответствуют выемке на плавнике), по длине составляют около 20%, самые длинные, 23—24-й, около 70% высоты

тела. А начинается на уровне 9-го позвонка, на длину 2 позвонков впереди вертикали первого луча II D, обычно против последних лучей I D. Задний конец плавника, а также самые короткие (17—18) и самые длинные (22—23) его лучи совпадают по вертикали с таковыми II D. Длина P около 20 % длины тела (120—130 % наибольшей высоты тела). С с неглубокой выемкой, отделен от задних лучей А и II D промежутком, равным высоте хвостового стебля.

Описан по 11 экземплярам длиной от 60 до 160 мм, из майкопских отложений окрестностей Владикавказа. Голотип (№ 290—367 колл. ПИН, сборы Р. Л. Мерклина), боковой отпечаток хорошей сохранности, но без хвостового плавника. Длина экземпляра 101 мм. Экземпляры с признаками этого вида изредка встречаются и в сборах В. П. Смирнова, однако среди последних значительно преобладает *M. errans*.

M. andrusovi отличается как от всех известных ископаемых, так и от современных видов относительным положением анального плавника, начало которого заметно выдвинуто вперед по сравнению со 2-м спинным. От *M. errans*, с которым он сходен по многим признакам, отличается, кроме того, большим глазом, несколько большей высотой тела, меньшей длиной рыла и менее длинными грудными плавниками. От *M. lednevi* и *M. maicopicus* явственно отличается большим числом увеличенных паропофизов.

Другой из имеющихся в нашей коллекции видов относится к нижнемайкопским отложениям Северного Кавказа.

Merluccius inferus Daniltshenko.

Табл. 2, фиг. 3

Merluccius inferus. Данильченко. 1947, Докл. АН СССР, т. LVIII, № 4, стр. 661, рис. 2.
Vert 43 ID ?, IID 34, A 35, P 11, V 7

Форма тела удлинённая, наибольшая высота тела в длине тела, по приближительному вычислению (передняя часть головы у описываемого экземпляра не сохранилась), — около 7—7.5 (13—14 %). Наименьшая высота тела (высота хвостового стебля) около 45 % наибольшей высоты.

Парапофизов 15—16 пар, две последние из них несут короткие гемапофизы. Пластинки парапофизов слабо выпуклые, почти плоские, примыкают друг к другу лишь в верхней своей части, между тем как нижние их концы, несколько заостренные, разделены между собой промежутком, особенно заметным в задней части туловищного отдела. Относительные размеры парапофизов гораздо меньше, чем у предыдущих видов: длина наибольших пластинок (7—10 пар) составляет не более 30 % высоты тела и лишь вдвое превышает их ширину. Длина ряда парапофизов — около 30 % длины тела рыбы. Позвонки туловищного и хвостового отдела четко образно расширены на концах и напоминают в этом отношении позвонки *Palaeogadus*.

I D начинается на уровне 4-го позвонка, длина его наибольшего луча (2-го) — около 90 % высоты тела. Начало II D против 11—12-го позвонков, на вертикали 7—8-й пары парапофизов, длина его основания — около 40 % длины тела. Выемка в задней части плавника менее глубокая, чем у предыдущих видов: длина наименьших лучей (16—17-го) — около 25 % наибольших (21—22-го) — около 50 % высоты тела. Начало А немного впереди вертикали первого луча II D. Длина основания и длина лучей плавника — как у II D. P сравнительно короткие — около 15 % длины тела

не достигают начала А. Основание V заметно (на длину трех позвонков) впереди основания Р.

Описан по двум экземплярам; голотип (№ 409—1 колл. ПИН), представляет собой боковой отпечаток хорошей сохранности, но без передней части головы. Длина отпечатка — 138 мм. Найден Л. В. Сельским в верхних слоях муцидакальского горизонта майкопской свиты, близ р. Гумс (Северный Кавказ).

По форме тела сходен с *M. lednevi*, но отличается от него, равно как и от других видов, известных из майкопской свиты, слабым развитием парапофизов, четкообразным расширением на концах позвонков и менее глубокой выемкой на 2-м спинном и анальном плавниках, приближаясь по этим признакам к видам рода *Palaeogadus*.

* * *

Таким образом, вместе с одним вновь описанным видом, в майкопских отложениях Кавказа мы насчитываем 5 самостоятельных видов рода *Merluccius*, в морфологическом отношении достаточно ясно обособленных. Приведем небольшую таблицу для определения этих видов.

I. Парапофизов 15—16 пар

- 1) Пластинки парапофизов уплощенные, сравнительно короткие, не более 30% наибольшей высоты тела, их нижние концы несколько заострены и не соприкасаются между собой. *M. inferus*
- 2) Пластинки парапофизов выпуклые, длинные, около 50% наибольшей высоты тела, плотно соприкасаются между собой на всей их длине:
 - а) форма тела удлинённая, наибольшая высота тела около 13—15% длины тела. *M. lednevi*
 - б) форма тела веретенообразная, наибольшая высота тела около 20% длины тела. *M. maicopicus*

II. Парапофизов 18—20 пар

- 1) Начало А на вертикали передних лучей II D или лишь немного впереди этой вертикали. Диаметр орбиты около $\frac{1}{4}$ длины головы. Наибольшая высота тела 14—18% длины тела. *M. errans*
- 2) Начало А впереди вертикали передних лучей II D на длину 2 туловищных позвонков. Диаметр орбиты около $\frac{1}{8}$ длины головы. Наибольшая высота тела 17—21% длины тела. *M. andrusovi*

Заслуживает внимания то обстоятельство, что ископаемые рыбы рода *Merluccius* встречаются исключительно редко в отложениях Западной и Средней Европы. Единственный известный здесь вид, *M. macroactus* (Kramberger) = *Gobius macroactus* Kramberger 1879, описан всего лишь по одному экземпляру из менилитовых сланцев среднего олигоцена Галиции (Wola gadziszowska) и до настоящего времени нигде больше не обнаружен. У этого вида наибольшая высота тела содержится в длине тела около 5 раз, длина головы — около 3 (приблизительно), лучей в I D 6—7, лучей в Р — около 10, из них самые длинные 3-й — 4-й, А расположен под II D. По видимому, близок к нижнемайкопскому *M. inferus*, но отличается от последнего, насколько можно судить по рисунку Крамбергера, высоким телом и еще более слабым развитием парапофизов.

Несколько ископаемых видов *Merluccius*, описанных из олигоценовых отложений Западной Европы: *M. baschcaensis* Kramberger 1879; *M. latus* Kramberger 1879; *M. emarginatus* Koken 1884; *M. romanicus* Paucă 1929; *M. athanasini* Paucă 1929; *M. arambourgi* Theobald 1934, по позднейшим исследованиям оказались принадлежащими к роду *Palaeogadus*. К этому же роду отнесены по современным данным (Weiler 1935) и виды *Merluccius*, описанные из нижнетретичных отложений Западной Европы только по отолитам (*M. balticus*, *M. schmitti*, *M. globulosus*, *M. latisculptus* и др.).

В стратиграфическом отношении майкопские виды *Merluccius* распределяются следующим образом.

M. inferus впервые появляется в верхнем горизонте нижнего майкопа, известном под названием муцдакальского (верхи среднего или низы верхнего олигоцена). В более ранних отложениях майкопской свиты ископаемые рыбы с признаками рода *Merluccius* не найдены.

M. lednevi и *M. maicopicus* с достоверностью известны лишь из нижних горизонтов верхнего майкопа.

M. errans первоначально отнесен В. П. Смирновым к нижнеолигоценному возрасту. Последующими исследованиями геологов с несомненностью установлено, что чернореченские отложения окрестностей Владикавказа, в которых этот вид обнаружен, принадлежат к верхним слоям верхнего майкопа — зурамакентскому горизонту (нижний миоцен). В ближайшем к майкопу тарханском горизонте *M. errans* до настоящего времени не найден, но его присутствие в этих отложениях, судя по комплексу тарханской ихтиофауны, весьма вероятно.

M. andrusovi также относится к верхнему майкопу и встречается, в частности, в чернореченских отложениях зурамакентского горизонта, но, насколько об этом позволяют судить имеющиеся в нашем распоряжении материалы, распространен преимущественно в нижних слоях этого горизонта.

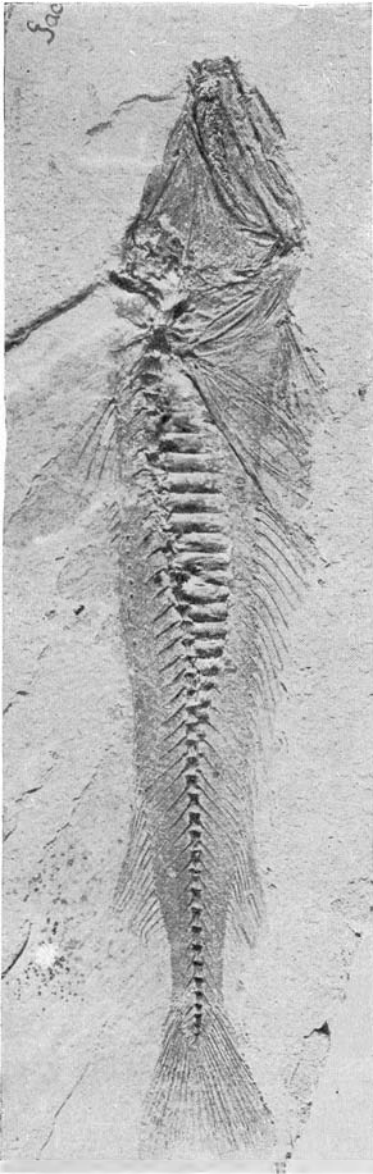
Вопрос о происхождении рода *Merluccius* неоднократно затрагивался в палеонтологической и зоологической литературе. Высказывались гипотезы, согласно которым древние представители этого рода проникли в район Тетиса из Северной Атлантики (Кокен 1891) или из арктического бассейна (Световидов, 1940). По мнению Вайлера (Weiler 1935), этот род первоначально возник в северо-восточных окраинах бассейна Тетиса и лишь впоследствии распространился на запад в моря Средиземноморской системы и Атлантический океан. Нам кажется вполне вероятным, что род *Merluccius* сформировался в Понто-Каспийском и ближайших к нему бассейнах, обособившись в среднеолигоценное время от одной из ветвей полиморфного и весьма пластичного рода *Palaeogadus*. В пользу такого предположения свидетельствует как характер распространения *Merluccius* в отложениях олигоценного возраста, так и наличие переходных видов, связывающих названный род с родом *Palaeogadus*, каковыми являются *M. inferus* и карпатский *M. macroactus*. Последние представляют собой наименее специализованные формы рода *Merluccius*, дальнейшее развитие которого характеризуется удлинением и укреплением парапозвонков и увеличением их числа, что, возможно, связано с переходом этих рыб к более глубоководному образу жизни. Известный лишь в единичных экземплярах нижнемайкопский *M. inferus* несомненно является ближайшим предком *M. lednevi* и *M. maicopicus*, которые, в свою очередь, связаны непосредственным родством с высокоспециализованными *M. andrusovi* и *M. errans*, получившими широкое распространение в нижнемиоценовых морях Понто-Каспийской области.

В современной фауне род *Merluccius* представлен семью видами, из которых три (*M. merluccius*, *M. productus* и *M. bilinearis*) населяют моря умеренно теплого пояса северного полушария. *M. merluccius* (Linnaeus), с которым естественно сравнивать наши майкопские формы, распространен в Средиземном море и у западных берегов Европы и Африки от широт Тронгейма (Норвегия) до тропика. По многим признакам этот вид сходен с верхнемайкопским *M. errans*, но отличается от него значительно большим числом позвонков (51—52 позвонка, из них 26—27 хвостовых). Встречается в районах с нормальной морской соленостью на глубине от 20 до

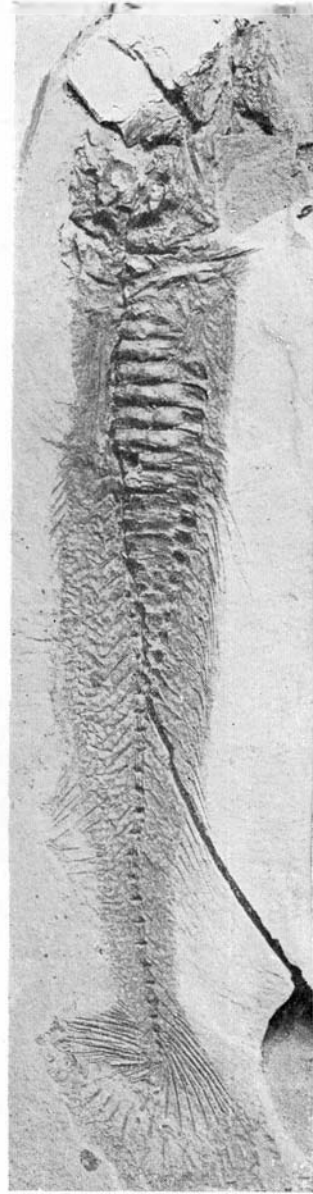
1000 м, чаще всего от 100 до 500 м (Belloc 1929). Если допустить, что ископаемые виды *Merluccius* по основным экологическим чертам были сходны с современным *M. merluccius*, то их присутствие в фауне майкопских отложений подтверждает, что майкопское море имело значительные глубины, соленость близкую к океанической и умеренно теплый климат.

ЛИТЕРАТУРА

- Ализаде А. А. 1945. Майкопская свита Азербайджана и ее нефтеносность. Акад. Наук. Азерб. ССР.
- Берг Л. С. 1940. Система рыб. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 5, в. 2.
- Богачев В. В. Материалы по изучению третичной ихтиофауны Кавказа. Тр. Азерб. Нефт. иссл. инст., геол. отл., в. 15.
- 1942. Материалы к ихтиофауне мезотического моря. ДАН СССР, XXXVII, № 2.
- Жижченко Б. П. 1940. Нижний миоцен. Стратиграфия СССР, 12. Акад. Наук СССР.
- Леднев Н. М. 1914. Фауна рыбных пластов Апшерова. Тр. Геол. Ком., нов. сер., в. 80.
- Менцер В. В. 1940. Вертикальное распределение майкопской ихтиофауны. Рефераты научн. иссл. работ за 1940 г., Отдел. геол.-геогр. наук. АН СССР.
- Смирнов В. П. 1936. Рыбы Северо-Кавказского олигоцена. Тр. Узбек. гос. унив., 1.
- Световидов А. Н. 1940. О географическом распространении тресковых и других семейств отряда Gadiformes. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., нов. сер., 19, в. 1.
- 1946. Морфологические основы системы тресковых (сем. Gadidae). Изв. АН СССР. Отд. биол. наук, № 2—3.
- Успенская Н. Ю. 1933. Майкопская свита Кавказа. Информ. сборн. Нефт. геол.-разв. инст.
- Belloc G. 1929. Étude monographique du merlu *Merluccius merluccius*. Revue Trav. Pêches Mart., 2, No 2.
- Bordion N. A. 1934. Scientific results of the yacht «Alva» mediterranean cruise. 1933 in command of William K. Vanderbilt. Bull. Vanderbilt Marine Mus., 1. Art. 4.
- Koken 1891. Neue Untersuchungen an tertiären Fischotolithen. Ztschr. deutsch. geol. Ges.
- Kramberger D. 1879—80. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische der Karpathen. Palaeontogr., 26, H. 2.
- Krejci-Graf K. und Weiler W. 1928. Fische aus dem rumänischen Tertiär. Senckenbergiana, 10, H. 1—2.
- Norman J. K. 1937. Coast fishes. Part II. The Patagonian region. Discovery Report, 16.
- Paucă M. 1929. Fossile Fische aus dem rumänischen Tertiär. Bull. Sect. Sci. Acad. Roumaine, 12.
- Regan C. T. 1903. On the systematic position and classification of the Gadoid or Anacanthine fishes. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 7, 11, No 65.
- Theobald N. 1934. Contribution à la paleontologie du bassin oligocène du Haut-Rhin et du Territoire de Belfort. Bull. Serv. Carte Geolog. Alsace et Lorraine, 2, fasc. 2.
- Weiler W. 1935. *Nemopteryx kubackai* n. sp. aus dem Kleinzeller Tegel bei Budapest, zugleich ein Beitrag zur Geschichte der Gattung *Nemopteryx* Ag. und *Merluccius* L. Palaeont. Ztschr., 17, No 1—2.

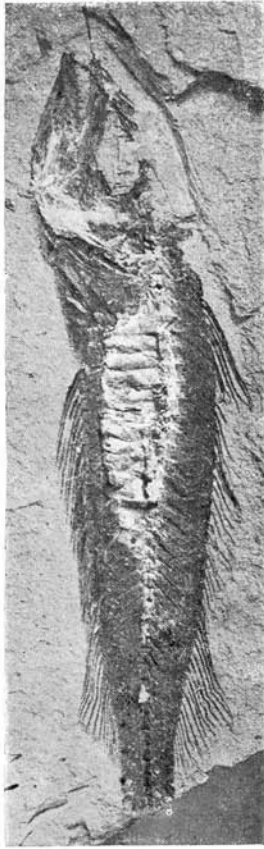


1

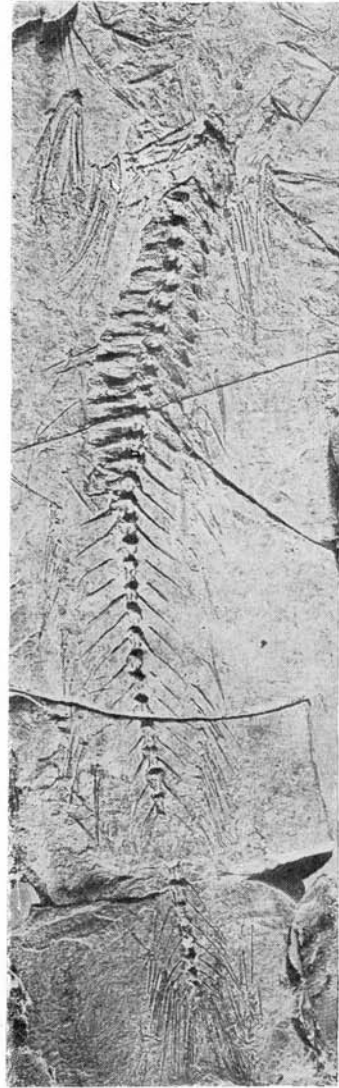


2

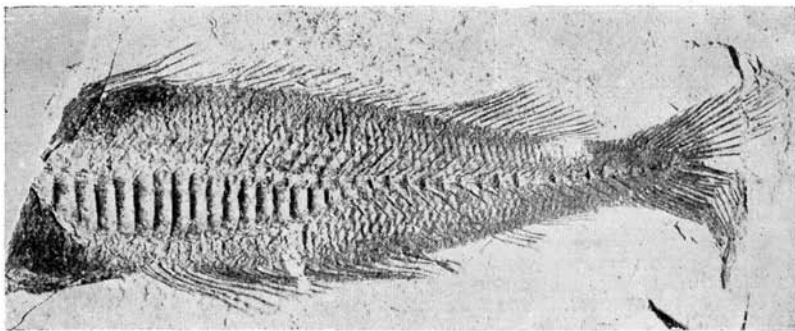
Фиг. 1. *Merluccius errans* (Smirnov). Нат. вел.
 Фиг. 2. *Merluccius errans* (Smirnov). Нат. вел.



1



3



2

Фиг. 1. *Merluccius andrusovi* (Menner). Нат. вел.
 Фиг. 2. *Merluccius andrusovi* (Menner). Нат. вел.
 Фиг. 3. *Merluccius inferus* Daniltshenko. Нат. вел.

Д. М. ОБРУЧЕВ

О ПРОИСХОЖДЕНИИ КРУГЛОРОТЫХ

В истории изучения циклостом можно грубо наметить 3 линии, соответствующие элементам тройного параллелизма.

Первая, начиная с Иоганнеса Мюллера — это преимущественно изучение строения взрослых миног и миксин и сравнение их между собой и с другими группами позвоночных. Таким путем была выяснена крайне низкая степень организации циклостом, наряду с некоторыми признаками высокой специализации. Большинство авторов считало, что простота организации круглоротых — вторична и что они произошли от настоящих рыб путем общей дегенерации. В то время как гомологизация остальных систем органов не вызывала больших затруднений, скелет циклостом настолько своеобразен, что желание обязательно гомологизовать его части с близкими по положению частями рыб привело к ряду натянутых сравнений. Так, подглазничная дуга отождествлялась с небно-квадратной частью челюстной дуги рыб, а хрящи языка — с нижней челюстью и т. д.

Другая линия — эмбриологическая — приводила к другим результатам. В развитии круглоротых никаких признаков дегенерации обнаружить не удалось. Их низкая организация является, таким образом, первичной. Устройство их рта, представляющего, как известно, насос и бурав у миног, терку у миксин, настолько специально, что не позволяет выводить из них рыб и прочих позвоночных, обладающих настоящими челюстями, т. е. гнатостом. Следовательно, родство циклостом и гнатостом сводилось к общим предкам, имевшим организацию в основном не менее низкую, чем у первых.

Крупнейшим представителем этой эмбриологической линии был А. Н. Северцов (1916). Он совершенно по-новому подошел к гомологизации ротовых частей у миног, указав, что их надо сравнивать не с челюстными дугами гнатостом, на которые они так мало похожи, а с жаберными дугами тех же миног, т. е. руководствоваться принципом не гомологии, а гомодинамии.

У миног жаберные дуги не подразделены на части, но представляют цельную решетку с четырьмя продольными связями, неподвижно сросленную с осевым скелетом. Лежащие впереди от 1-й жаберной дуги хрящевые образования Северцову удалось истолковать как остатки передних поперечных и продольных прутьев этой решетки. Определяющей здесь была, конечно, иннервация этих дужек — дужки впереди первой жаберной снабжаются ветвями лицевого и тройничного нервов, которые у челюстноротых иннервируют подъязычную и челюстную дуги. Таким образом, сравнение с этими дугами, произведенное сравнительными анатомами, в основном правильно, но принципиальная разница в том, что теперь гомология

устанавливается не с частями развитых челюстных дуг, а с теми жаберными дугами, из которых, путем смены функций, развились челюсти. Северцов показал также, что впереди от жаберных мешков с их метамерной мускулатурой закладывается еще 4 мускульных сегмента, соответствующих функционировавшим когда-то передним жаберным мешкам.

На основании своих исследований Северцов реконструировал организацию как предков современных циклостом — *Protocyclostomata*, у которых жаберные мешки, заключенные в хрящевую решетку, располагались в числе 4 впереди существующих теперь, так и общих предков циклостом и гнатостом — *Protognathiata*, у которых между жаберными отверстиями лежали только простые, нерасчлененные хрящевые дужки.

Как пишет Неймайер (1938), номенклатура ряда сравнительных анатомов не дает возможности разобраться в развитии скелета, и только идеи Северцова приводят к удовлетворительным результатам.

Во всех этих сравнительно-анатомических и эмбриологических соображениях данные палеонтологии совершенно не учитывались, по той простой причине, что их не было. Правда, еще Копп объединил под названием бесчелюстных (*Agnatha*), с одной стороны, циклостом, с другой — ископаемых панцирных рыб, *Ostracodermi*. Эта мысль, при отсутствии достаточных данных о строении ископаемых агнат, не получила распространения.

Но вот, в 1927 г. вышла работа Стеншё о шпидцбергенских цефаласпидах. У многих цефаласпид есть одна очень благоприятная особенность строения — все полости и каналы в хрящевом черепе выстланы тонким слоем кости и благодаря этому сохраняются в ископаемом состоянии. Стеншё применил к цефаласпидам, кроме кропотливой препаровки, метод сериальных срезов и пластических реконструкций. Все это дало ему возможность восстановить с замечательной точностью строение нервной и кровеносной систем цефаласпид и доказать близкое родство их с миногами и особенно с личинками последних.

При этом подтвердилась гипотеза Северцова о том, что у предков циклостом имелись функционировавшие жаберные мешки впереди существующих в настоящее время — именно между подъязычной и челюстной дугами и впереди последней.

Я не буду останавливаться на подробностях строения цефаласпид, так как нас сейчас интересует не вопрос, родственны ли цефаласпиды и миноги, а то, происходят ли миноги от цефаласпид, как предполагает Стеншё, или от общих с ними непанцирных предков, как думал Северцов и, пожалуй, большинство авторов, писавших по этому вопросу, а также другой вопрос — происходят ли миксины от того же корня, что и миноги, как обычно предполагается, или от двух разных групп *Ostracodermi*, как доказывает Стеншё.

Основное возражение против происхождения циклостом от цефаласпид заключается в том, что в этом случае надо допустить бесследное исчезновение наружного костного скелета. Однако, что оно имело место, показывает история как самих цефаласпид, так и близких к ним анаспид. У первых наблюдается значительная редукция наружных слоев панциря, у вторых эта редукция доходит до почти полного исчезновения последнего — за исключением ряда колючек по спинному и вентро-латеральному ребру, а также поддержек жаберных отверстий. Кроме того, у многих рыб наблюдается редукция чешуйного покрова, и при этом как раз у угревидных форм, к которым принадлежат и круглоротые.

Другое возражение, которое выставлял Северцов, — это строение рта и зубов. Действительно, трудно вывести сложное устройство скелета и мускулатуры рта циклостом из того устройства, которое имелось у птераспид

(единственно известного в то время). Однако, если оставить последних в стороне (а я хочу дальше доказать, что они не являются предками каких-либо круглоротых), то у цефаласпид устройство рта менее дифференцировано — он представляет щель, ограниченную мелкими пластинками. А у одного рода (*Aceraspis*) имеется рот грушевидной формы, напоминающий воронку миног. Зубов в полости рта у цефаласпид не было, но нет их собственно и у круглоротых: роговые зубы на языке и воронке представляют, конечно, новообразование. Нет ничего невероятного и в том, что скелет языка также представляет собою новообразование.

Весьма существенным аргументом в пользу происхождения миног от цефаласпид является положение назогипофизного отверстия. У миног обонятельная ямка и гипофиз закладываются впереди рта и в онтогенезе, благодаря разрастанию так называемой верхней губы, смещаются, так что носовая ямка открывается в гипофизную полость, и их общее отверстие расположено на спинной стороне впереди «теменного глаза» (рис. 2). Точно такое же положение назогипофизное отверстие имеет у цефаласпид и анаспид. Если общими предками цефаласпид и миног были такие нектонные животные, какими их изображает Северцов, то непонятно, почему бы у них назогипофизное отверстие переместилось на спинную сторону. Это перемещение явно связано с бентонным образом жизни, наряду с перемещением глаз. Такую концентрацию глаз и носовых отверстий мы знаем, например, у другой несомненно бентонной группы — астеролепид. Следовательно, миноги должны были произойти от бентонных форм типа цефаласпид. Надо еще заметить, что угревидная форма тела с растянутым жаберным аппаратом протоциклостом и протокраниат Северцова, реконструированная по образу и подобию современных циклостом, является на самом деле формой, свойственной конечным стадиям адаптивной радиации многих ветвей рыб и не могла быть свойственна их общим праотцам. Кем бы последние ни были, они не могли быть нектонными животными, так как способность свободно и энергично передвигаться в открытой воде требует определенных приспособлений в виде плавников, формы тела и т. д. И мы видим, как в разных линиях рыб постепенно вырабатываются такие приспособления. Посвященная этому вопросу работа Гейнца (1935) так прямо и называется: «Как рыбы научились плавать». Таким образом, протоциклостомы на самом деле были бентонными животными.

Одно из серьезных возражений против происхождения миног от известных цефаласпид является наличие у последних электрических органов. Электрические органы расположены два по краям щита и один позади глаз. Пока еще нет прямых доказательств, что эти органы являлись электрическими. Недавно Болин (1941) указал на малую вероятность такого толкования, исходя главным образом из ничтожно малого объема этих органов в сравнении с электрическими органами современных рыб, а также из антагонизма между развитием наружного скелета и электрических органов. По мнению Севе-Сёдерберга, эти органы цефаласпид сравнимы с группами ампул системы кожных органов чувств у элазмобранхий. Таким образом, и эта трудность в вопросе о происхождении миног от цефаласпид не так непреодолима.

Исследования Хаскела и Хольмгрена показали, что голова и жаберная область личинки миноги заключены в сплошную коробку из слизистого хряща, которая на более поздних стадиях развития резорбируется и из которой дифференцируется окончательный хрящевой скелет (Holmgren & Stensiö 1936). В этот слизистый хрящ погружены различные органы — мозговая капсула, нервы, сосуды; точно так же, как у цефаласпид, они погружены в хрящевую коробку, лежащую под наружным скелетом. Естест-

венно напрашивается сопоставление обоих образований. Напомню, что у циклостом вообще вся жаберная решетка неподвижно срастается с черепом.

Мы все время сравнивали миног с цефаласпидами, так как организация последних более известна. Однако и сам Стеншё говорит о происхождении миног не от самих цефаласпид, а от их родственников — анаспид. Что некоторые анаспиды произошли от бентонных цефаласпид, показывает положение их назогипофизного отверстия. Вместе с тем у них наблюдается отсутствие электрических органов, удлинение формы тела, редукция наружного скелета и увеличение объема ротовой области с оттеснением жабер назад — всё признаки, сближающие их с миногами.

Таким образом, хотя мы не можем, конечно, указать конкретно, от какого вида или рода произошли миноги, но можем говорить, что их предками были анаспиды, в свою очередь происшедшие от ранних цефаласпид (они появляются немногим позже последних).

Организация миксин значительно отличается от строения миног, так что некоторые авторы считают возможным выделять их в другой класс. Их большая или меньшая отличность от миног сама по себе еще не исключает возможности общего происхождения, так как с девона, когда, вероятно, совершилось превращение свободно плавающих анаспид в полупаразитических круглоротых, прошло довольно времени для любой дивергенции. Нас интересует другой вопрос — действительно ли миксины произошли от птераспидоподобных, а не цефаласпидоподобных предков. Стеншё приводит, собственно, только два доказательства в пользу своего взгляда:

1) как у птераспид, так и у миксин выводные протоки жаберных мешков сливаются и открываются одним общим отверстием с каждой стороны. Однако этот признак имеется только у миксин собственно, тогда как у очень близких к ним бделлостом жаберные мешки открываются наружу отдельными отверстиями, точно так же, как у миног. Развитие, конечно, шло путем объединения отдельных метамерных образований в общее целое, а не наоборот. Аналогичный процесс мы наблюдаем у настоящих рыб, где жаберная крышка независимо возникает у *Holosephali* и у *Teleostomi*. Поэтому общие жаберные отверстия птераспид и миксин есть явление несомненно вторичное и возникшее независимо в обеих группах.

2) Второе доказательство родства миксин с птераспидами заключается в строении обонятельно-гипофизной области. У миксин назогипофизное отверстие расположено не на спинной стороне, а на конце морды, непосредственно над ротовым. Отсюда длинный ход, снабженный хрящевыми кольцами, идет к носовой капсуле, а гипофизный мешок, тоже с собственным скелетом, имеет второе отверстие — в глотку. Таким образом, здесь восстановлено сообщение с полостью рта, имеющееся у низших позвоночных, но восстановлено не возвратом к исходному состоянию, а прорывом нового отверстия на другом конце гипофизного хода — типичный пример необратимости эволюции в духе Долло. С этим устройством сравнивает Стеншё (1932) строение *Pteraspis*, реконструируя его хрящевой череп (рис. 1). Так как у птераспид нет наружного назогипофизного отверстия, то он считает, что оно закрылось, а осталось заднее. Получается парадоксальный вывод — у предков имеется только вторичное отверстие, тогда как у потомков наряду с ним восстанавливается первичное. Помимо этого, никаких доказательств в пользу возможности такой реконструкции в строении птераспид не имеется. Более того: в то время как у циклостом, цефаласпид и анаспид носовые капсулы расположены вплотную впереди мозга и очень близко к эпифизу, у птераспид они явно парные и расположены далеко впереди, у самого переднего конца головы. Следовательно, или

они отделены от мозга значительным промежутком, или передние доли мозга сильно вытянуты в длину, как и получилось на реконструкции Стеншё (рис. 1). В последнем случае это вообще не рыбий мозг, в первом — похож, например, на акулий, но никак не на мозг циклостом.

Я думаю, что идею о происхождении миксин от птераспид мы можем отбросить. Птераспиды вообще очень сильно отличаются от цефаласпид и представляют, несомненно, ветвь агнат, ведущую в сторону от направле-

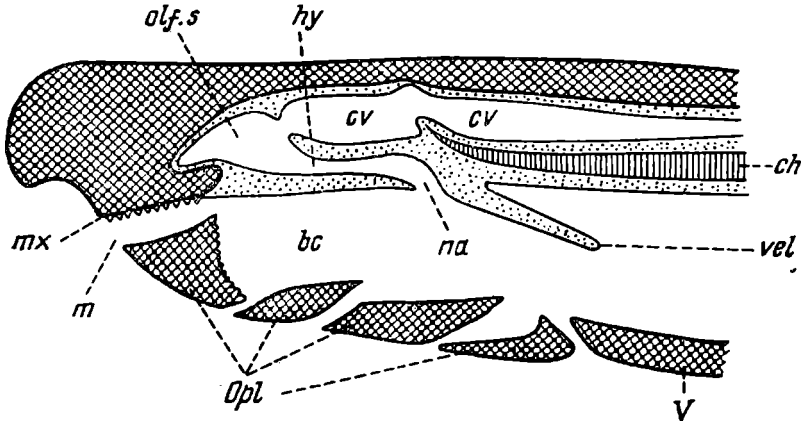


Рис. 1. *Pteraspis vogti* Kiaer. Реконструкция сагиттального сечения. *bc* — ротовая полость, *ch* — хорда, *cv* — черепная полость, *hy* — гипофизный мешок, *па* — назогипофизное отверстие, *olf. s.* — носовой мешок (из Стеншё 1932).

ния эволюции от Ostracodermi к циклостомам. Может быть, у них есть даже что-то общее с гнатостомами, как, например, упомянутое положение носовых капсул.

Что же препятствует выводить миксин из одного корня с миногами? Опять то же строение назогипофизной области. У них-де более примитивное строение, потому что так называемая верхняя губа, или постгипофизный отдел, не разрастается и не смещает отверстия на спинную сторону. Следовательно, рostrальная область у них образована не верхней губой, как у миног и цефаласпид, а этmoidной частью головы. Однако так как это перемещение происходит в онтогенезе миног (рис. 2) (и происходило, конечно, в онтогенезе цефаласпид), то мы легко можем себе представить, что оно остановилось, когда назогипофизное отверстие находилось впереди рта, и затем начала разрастаться не только «верхняя губа», но и предобонятельная область и, таким образом, получилась та труба, которая у миксин является как бы продолжением головного мозга вперед (рис. 3). Все дело, таким образом, сводится к девиации и препятствием для признания происхождения также и миксин от цефаласпид (анаспид) служить не может.

Ряд признаков сближает миксин с личинками миног: форма рта, наличие пронефроса (головной почки), отсутствие дыхательной трубки, недоразвитие глаз. В этих своих чертах миксины остановились на более низкой стадии развития, частью регрессировали (глаза).

Таким образом, мы приходим к выводу, что миноги и миксины связаны общим происхождением от цефаласпидоподобных предков через анаспид и не представляют собою полифилетической группы. Более того, они разделились на 2 ствола уже после выработки таких общих признаков, как жаберная коробка, язык, роговые зубы и даже форма тела.

Несколько слов о происхождении скелета. У миног и миксин удается гомологизовать «череп», т. е. хрящевое основание его, носовые и ушные капсулы и жаберную решетку. С последней у миксин произошло интересное превращение — представляя единое целое с черепом, она осталась на месте, тогда как жаберные мешки передвинулись далеко назад. Жаберная решетка, сменив функцию, является теперь скелетом глотки. Это, как мне кажется, является доказательством происхождения ее из сплошного го-

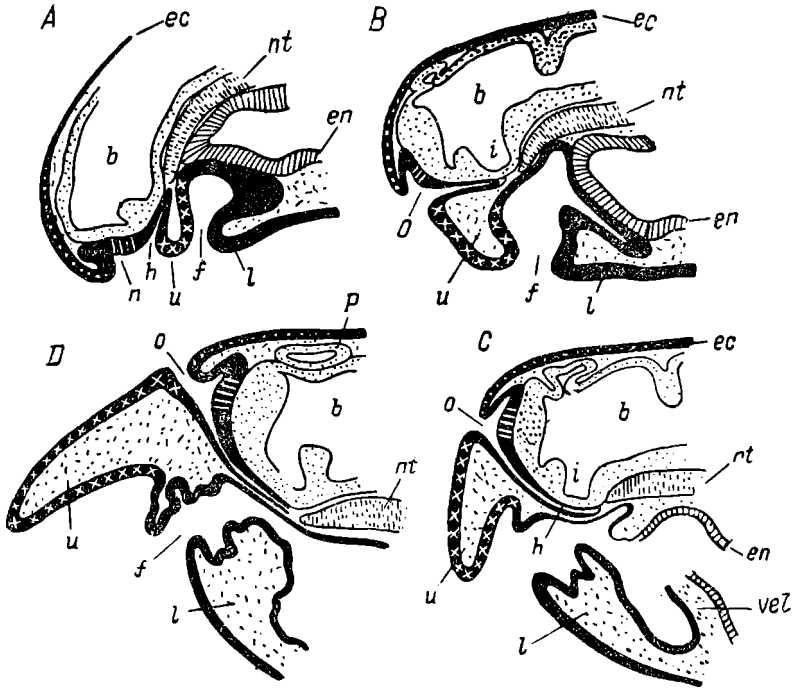


Рис. 2. 4 стадии онтогенеза головы миноги (A — D). Преназальный отдел обозначен белыми точками, прегипофизный — белыми черточками, постгипофизный — крестиками. *b* — мозг, *h* — гипофизный мешок, *l* — нижняя губа, *n* — обонятельный орган, *nt* — хорда, *o* — назогипофизное отверстие, *p* — пинеальный орган, *u* — постгипофизная область (верхняя губа) (из Стеншэ 1932).

ловного щита цефаласпид, а не из самостоятельных жаберных дуг протокрилат. В связи с этим находится другое обстоятельство — число жаберных мешков у *Bdellostoma*, которое варьирует в пределах вида от 6 до 14, причем на правой и левой стороне может быть равное число. Поэтому я думаю, что этому числу нельзя придавать филогенетического значения, как это делал Северцов, считая его первичным, и что Стеншэ прав, когда говорит, что предки миксин обладали короткой жаберной областью и числом жаберных мешков около 10.

Уже давно отмечено, что жаберная решетка циклостом совершенно иначе расположена по отношению к другим органам, чем у челюстноротых. Именно, сосуды, ствол аорты, нервы и мускулы располагаются снаружи от нее, тогда как у гнатостом — снаружи. Как известно, Северцов противопоставляет круглоротых в качестве энтобранхиат, у которых жаберные лепестки образованы энтодермой, челюстноротым или эктобран-

хиатам, имеющим эктодермальные жаберные лепестки. Чтобы свести жаберный скелет тех и других к единому исходному состоянию, он реконструировал протокраниат, у которых еще не было жаберных лепестков ни экто- ни энтодермального происхождения, а жаберные дужки находились впереди от жаберных сосудов. Отсюда они должны были переместиться наружу у циклостом, внутрь — у гнатостом. Однако эта схема не объясняет, почему собственно произошла эта дивергенция, почему одни стали энто-, другие эктобранхиатами.

Мне хочется вообразить, что протоциклостомы стали энтобранхиатами потому, что у них возник сплошной головной щит, лежавший непосредственно под кожей, покрытой первоначально только кожными зубами. А воз-

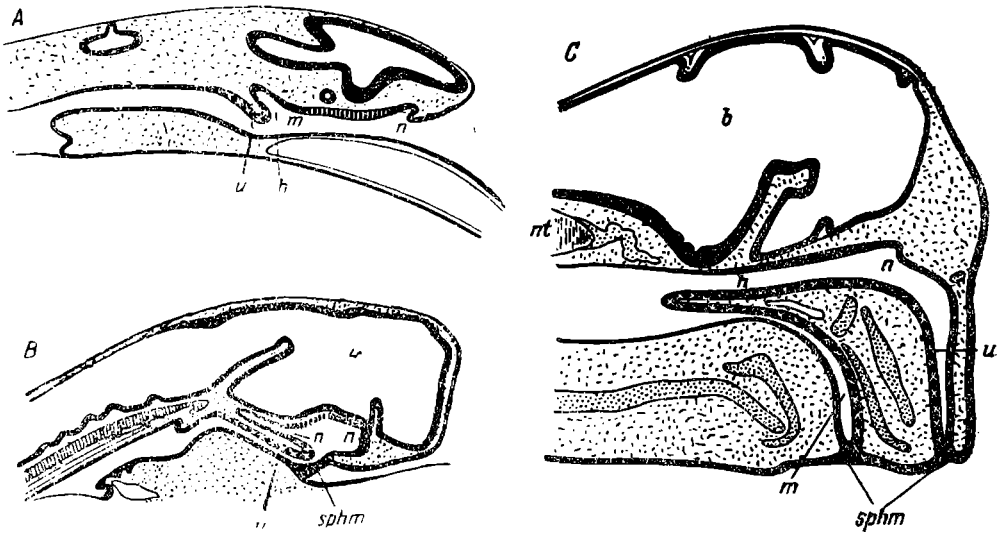


Рис. 3. Три стадии онтогенеза головы *Bdellostoma stouti* (А — С). Обозначения, как на рис. 2, кроме того: *sphm* — вторичная глоточная черепонка (из Степшэ 1932).

ник этот щит у них потому, что они жили на дне, зарываясь в ил, и для защиты мозга и жабр было необходимо укрепить широкое рыло. Таким образом все органы рото-жаберной полости оказались кнутри от скелета. Энтобранхии были полезны при этом образе жизни, так как, спрятанные глубоко, они не подвергались повреждениям.

Другая ветвь рано перешла к нектонному образу жизни, позже развила хрящевой скелет, который тут служил не для прикрытия внутренних органов, а для опоры мускулатуре и поэтому располагался внутри и был подразделен на подвижные части. Из подвижных элементов жаберных дуг вскоре выработались челюсти и получилась группа, гораздо более прогрессивная, чем бесчелюстные.

Из всего этого следует, что скелет круглоротых и скелет челюстноротых — образования не гомологичные. Общими для обеих групп являются только хорда, парахордальные хрящи и капсулы органов чувств.

Нас должно смущать, что скелет развился в обеих группах независимо. Ведь даже в скелете миксин есть ряд элементов, которые иначе как новообразованием не объяснишь, — хрящевые кольца назогиофизного хода, скелет гипофизного хода, хрящи жаберных отверстий. Даже ске-

лет языка в значительной части не гомологичен у обеих групп, не говоря уже о хрящах щупальцев миксин.

Также совершенно независимо в обеих линиях, агнат и гнатостом, возникли парные плавники. Доказано, что у некоторых цефаласпид имелись грудные плавники. Стеншё даже думает, что это — первичный признак и что у тех агнат, у которых его нет, он утрачен. Однако Гейнц (1939) показал, что грудные плавники постепенно развиваются в ряде форм, представляющих не только морфологический, но и геологический ряд. Эти плавники, конечно, не гомологичны конечностям гнатостом.

Несмотря на новые исследования, попрежнему загадочным остается крохотный среднедевонский *Palaeospondylus*. С одной стороны, он имеет черты, позволяющие сближать его с миксинами — длинный назогипофизный ход, открывающийся надо ртом, скелет языка. С другой стороны, у него имеются позвонки и верхние дуги. Как известно, и у миног имеются диплосплондильные верхние дуги. Если *Palaeospondylus* в самом деле относится именно к миксинам, то отсюда следует: 1) уже к среднему девону круглоротые не только отделились от остракодерм, но и разделились на 2 группы — миног и миксин; 2) тела и дуги позвонков были ими приобретены очень рано и затем утрачены полностью (миксины) или частично (миноги) и 3) позвоночник выработался независимо у цикло- и гнатостом, что, впрочем, не столь невероятно, так как метамерное расчленение осевого скелета отвечает исключительно механическим требованиям и могло возникнуть независимо в обеих группах на базе общих им структур — хорды и метамерной мускулатуры.

Впрочем, недавно Мой-Томас (1940), обработав громадный материал по *Palaeospondylus*, снова воскресил предположение, что последний относится не к круглоротым, а к плакодермам — на основании присутствия парных плавников, тел позвонков, гетероцеркного хвоста и челюстей. Он отрицает наличие назогипофизного хода и языка-тёрки. Этот взгляд должен соответствовать действительности уже потому, что таким образом падают все затруднения, возникающие при попытках как-нибудь втиснуть *Palaeospondylus* в систему и филогению круглоротых.

З а к л ю ч е н и е. В предыдущем изложении я старался показать, что 1) миксины и миноги связаны общностью происхождения от древних цефаласпидоподобных предков, анаспид, 2) *Heterostraci* не имеют ничего общего с миксинами и являются слепой ветвью агнат, может быть как-то связанной с гнатостомами, 3) что разделение на энто- и эктобранхиат (или агнат и гнатостом) произошло очень рано и было связано с бентонным образом жизни первых и нектонным — вторых и 4) целый ряд структур (висцеральный скелет, парные плавники, может быть и позвоночник) возник у агнат и гнатостом независимо.¹

ЛИТЕРАТУРА

- B o h l i n B. 1941. The dorsal and lateral cephalic fields in the Osteostraci. Zool. Bidrag fr. Uppsala 20, 543—554.
 H e i n t z A. 1935. How the fishes learned to swim. Smithson. Rep. 1934, Publ. 3316. 223—245.
 — 1939. Cephalaspida from Downtonian of Norway. Skrifter Norske Videnskaps Akad., Mat.-Naturv. Kl., No 5.

¹ Настоящая работа была закончена и доложена в 1945 г. на 1-й сессии памяти А. А. Борисяка. Поэтому в ней не учтены работы П. П. Балабая (Докл. АН, 60, № 3 и 4, 1948).

- Holmgren N. & Stensiö E. A. 1936. Kraniaum und Visceralskelett der Acranier, Cyclostomen und Fische. Handb. Vergl. Anat. Wirbeltiere, 4, 233—500.
- Moy Thomas J. A. 1940. The Devonian fish *Palaeospondylus gunni* Traquair. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B. 230, No 573, 391—413.
- Neumayer L. 1938. Die Entwicklung des Kopfskelettes von *Bdellostoma St. L.* Arch. Ital. Anat. Embr., 40—Suppl.
- Северцов А. Н. 1916. Морфология скелета и мускулатуры головы циклостом. Рус. Арх. Анат., Эмбр. и Гист., 1, в. 1, 1—114.
- Stensiö E. A. 1927. The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitsbergen. Part I. Family Cephalaspidae. Skr. om Svålkard og Nordishavet, No 12.
- 1932. The Cephalaspids of Great Britain. Bril. Mus. (Nat. Hist.). London.

О. М. МАРТЫНОВА

**МЕЗОЗОЙСКИЕ СЕТЧАТОКРЫЛЫЕ (NEUROPTERA)
И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ФИЛОГЕНИИ
И СИСТЕМАТИКИ ОТРЯДА**

Из пермских отложений СССР и Австралии А. В. Мартыновым и Р. Д. Тильярдом были описаны самые древние из известных в настоящее время ископаемых сетчатокрылых. Хотя находки пермских сетчатокрылых и немногочисленны, они группируются уже в 4 семейства, в основном намечающие типы современных семейств. Несомненно, предки верхнепермских сетчатокрылых существовали в более древние геологические эпохи, так как у древнейших из известных нам представителей этого отряда крыло уже специализовано, как у настоящих Neuroptera.

Сборы сетчатокрылых из мезозоя значительно разнообразнее. В настоящей статье описываются материалы из Кара-тау (доггер), Шураба (нижний лейас) и с реки Турги (тургинский ярус).

Отряд Neuroptera, установленный Линнеем, объединял ряд чуждых и далеких групп. Из этого отряда в линнеевском понимании со временем разные ученые выделили ряд новых отрядов (ручейники, верблюдки, скорпионницы и т. д.) и уже А. Гандлирш дал ясное представление о действительном составе этого отряда современных насекомых, разделив его на 5 надсемейств: Ithonides, Hemerobiides, Coniopterygides, Nemopterides и Mymeleonides.

На основе изучения ископаемых форм у меня создалось представление об эволюции этого отряда, а вместе с ним и иные представления о систематике этой группы. Я разделяю Neuroptera на 6 надсемейств и произвожу некоторую перегруппировку содержимого гандлиршевских надсемейств. Coniopterygoidea и Ithonidoidea остаются с прежним содержанием. В надсемейство Mymeleontoidea Handl. я включаю еще Nemopteridae. Из надсемейства Hemerobioidea Handl. выделяю надсемейство Polystoechotoidea superf. n., с семействами: Polystoechotidae, Osmylidae и Myiodactylidae, и надсемейство Psychopsidoidea superf. n., с единственным семейством Psychopsididae. Основания для такой перегруппировки приводятся ниже при описании надсемейств.

Определительная таблица надсемейств современных Neuroptera (L) Handl.

- 1 (4) SC и R сближены; сближаясь все более в дистальном направлении, в области птеростигмы сливаются в одну жилку.
- 2 (3) M в обоих крыльях делится в самом основании и MA сливается с R; MP прямая и почти всегда (кроме Nymphidae) простая, идет вдоль всего крыла; CuA параллельна MP и в конце своей основной половины образует сильную косую ветвь, направленную косо к заднему краю крыла. Крылья длинные и относительно узкие Mymeleontoidea Handl.
- 3 (2) M в задних крыльях делится несколько дистальнее и MA длиннее и сливается

- с RS, а не с R; MP более короткая и близко к своему основанию разделяется на две главные ветви. CuA не образует сильную косую ветвь. Крылья менее длинные и относительно более широкие Polystoechotoidea superf. n.
- 4 (1) SC и R не сближаются в дистальной части и не сливаются в одну жилку; SC самостоятельно доходит до C.
- 5 (6) Крылья с малым количеством поперечных жилок. Концевые развилки на жилках нет. RS не гребенчатый, двуветвистый. Размеры очень мелкие Coniopterygoidea Handl.
- 6 (5) Поперечных жилок много; концевые развилки на жилках есть; RS гребенчатый, многоветвистый. Размеры более крупные.
- 7 (8) Костальное поле очень широкое, в несколько раз шире субкостального вместе с радиальным полем, которые по ширине равны между собой. SC, R и RS в дистальной части соединены поперечными sc-r и r-rs, толщина этих поперечных жилок равна толщине соединяемых ими продольных; дистальнее этих поперечных жилок SC, R и RS приобретают вид ветвей, теряя свою толщину. Крылья широкие, треугольной формы Psychopsidoidea superf. n.
- 8 (7) Костальное поле не шире субкостального вместе с радиальным или немного шире. Толстых поперечных жилок, соединяющих дистальные концы SC, R и RS нет, а если они и есть, то тонкие, обычные. SC и R постепенно утончаются и доходит до края крыла. Крылья овальные.
- 9 (10) Поперечных жилок мало и они сгруппированы в ступенчатые серии. Поперечная жилка r-sc иногда сильно притягивает SC к R и создает впечатление слияния SC с R Hemerobioidea Handl.
- 10 (9) Поперечных жилок много и они расположены беспорядочно. Между SC и R поперечных жилок тоже много Ithonidoidea Handl.

Руководствуясь представлениями о современных сетчатокрылых, я стремлюсь разобраться в многочисленных описаниях мезозойских представителей этого отряда. В свое время А. В. Мартынов и Р. Тильярд отмечали искусственность мезозойского семейства Prohemerobiidae, к которому относили почти всех сетчатокрылых, известных из мезозоя. Более подробно на этом вопросе эти авторы не останавливались. Большие материалы Палеонтологического института дали мне возможность несколько разобраться в систематике мезозойских форм.

Список семейств и родов мезозойских Neuroptera

1. Надсем. Myrmeleontoidea

Fam. Nymphitidae Handl.: *Mesonymphes* Carp. 1929, *Chrysoleonites* Mart. 1925, *Epigambria* Handl. 1908, *Sialium* Handl. 1908, *Nymphites* Haase 1890.
Fam. Solenoptilidae Handl.: *Solenoptilon* Handl. 1908.

2. Надсем. Polystoechotoidea

Fam. Mesopolystoechotidae Mart.: *Mesopolystoechus* Mart. 1937.
Fam. Osmylitidae fam. n.: *Osmylites* Haase 1890, *Kirgisellodes* Mart. 1925.

3. Надсем. Psychopsidoidea

Fam. Psychopsididae Handl.—sybf. Triassopsychopsinae Till.: *Triassopsychops* Till. 1922, *Archepsychops* Till. 1919, *Angaropsychops* gen. nov., *Protopsychops* Till. 1917, *Apeirophlebia* Handl. 1908.

Fam. Kalligrammatidae Handl.: *Kalligramma* Walter 1904; *Kalligrammula* Handl. 1919, *Meioneurites* Handl. 1906.

Fam. Osmylopsychopsidae fam. n.: *Osmylopsychops* Handl. 1927.

Fam. Brongniartiellidae fam. n.: *Actinophlebia* Handl. 1908, *Paractinophlebia* Handl. 1908, *Epactinophlebia* Mart. 1927, *Brongniartiella* Meunier 1897, *Mesopsychops* Handl. 1908, *Pterinoblattina* Scudd. 1885.

Fam. Prohemerobiidae Handl.: *Prohemerobius* Handl. 1908, *Creagroptera* Handl. 1908.

4. Надсем. Hemerobioidea

Fam. Mesochrysopidae Mart.: *Mesochrysopa* Handl. 1908, *Mesypochrysa* Mart. 1927.

5. Neuroptera incertae sedis

Сюда я отношу формы, описанные по недостаточным фрагментам или описанные плохо и до выяснения их и знакомства с оригиналами непонятные: *Archedilaropsis* Mart. 1935; *Gigantotermes* Haase 1890; *Archegetus* Handl. 1908; *Paractinophlebia* Handl. 1908; *Mesoleon* Handl. 1908; *Dicranoptila* Handl. 1908; *Melaneimon* Handl. 1939; *Ineptiae* Handl. 1908; *Pseudomyrmeleon* Handl. 1908; *Palparites* Handl. 1908; *Osmynopsis* Handl. 1908; *Loxophleps* Handl. 1939; *Melampous* Handl. 1939.

1. НАДСЕМ. МУРМЕЛЕОНТОИДЕА HANDLIRSH

В это надсемейство я включаю: Nymphidae, Myrmeleontidae, Ascalaphidae, Stilbopterygidae, Nemopteridae, то-есть те семейства современных сетчатокрылых, которые объединяются следующими особенностями: удлиненная пластинка довольно крупного крыла, SC слита с R, MP и CuA идут почти параллельно вдоль крыла, CuA дает в конце основной половины своей длины сильную ветвь, под углом 45° отходящую к заднему краю. Длинные, почти гомономные крылья (за исключением Nemopteridae, у которых заднее крыло потеряло лётную функцию и превратилось в длинную узкую ленту. Возможно, что это деформированное заднее крыло несколько компенсировало более короткое брюшко Nemopteridae, обычно длинное в других семействах этого надсемейства), с густой сетью продольных и поперечных жилок, с отсутствием плотно укрепленного переднего края.

Из 5 семейств этой группы наименее приспособлены к полету Myrmeleontidae, так называемые муравьиные львы, и Nymphidae. У них еще довольно широкое костальное поле с косыми ветвями SC и часто с добавочными развилками. Лучше укреплен передний край у Ascalaphidae, у которых ветви SC прямые и крепкие и костальное поле более узкое. В надсемействе Myrmeleontoidea образовалась сильная задняя ветвь CuA, напоминающая треугольник в крыле стрекоз. Удлинившееся же в процессе эволюции крыло, несомненно, способствовало тому, что в этой группе RS разветвляется довольно дистально (общий ствол RS длинный) и ветви RS направлены сильно вперед. В третичное время тип мирмелеонтоидного крыла уже сформировался. Это видно по изображению крыла *Dendroleon septemmontanus* Statz, описанного из Pota (Rott am Siebengebirge).

Личинки Myrmeleontoidea отличаются от всех других сетчатокрылых широким и сильным телом, крупной головой и большими искривленными внутрь челюстями. Живут в песке и на грунте под растительными обломками.

Nymphidae — семейство, очень близкое к мезозойским *Mesonymphes*, от которых они, видимо, и произошли. Это маленькое семейство из 3 родов, живет в Австралии. Stilbopterygidae, семейство, включающее в себя всего один род и 3 вида, живет тоже только в Австралии и в Южной Америке. Очень походит внешне на Ascalaphidae, но летает лучше их. Представители этих двух семейств хорошо летают. У Stilbopterygidae, как и у Ascalaphidae, довольно узкое костальное поле и оно еще укреплено темной продольной полосой рисунка, идущего по радиальному, субкостальному и частью по костальному полям. Голова широкая, с крупными глазами, как у Ascalaphidae. Три другие семейства довольно часты в Средиземноморской области, в Африке, Азии, Австралии и Америке, приурочены к более теплему климату и только Myrmeleontidae в небольшом количестве видов заходят в довольно северные широты. Myrmeleontoidea, вероятно, произошли от мезозойского семейства Nymphitidae Handl., из которого известно сейчас 5 родов.

Обработывая коллекцию сетчатокрылых из мезозоя, я отобрала формы с длинными крыльями и с длинным общим стволом и дистальным началом разветвления RS. Группа таких сетчатокрылых была объединена Гандлиршем под названием Nymphitidae. Это семейство, вероятно, дало начало

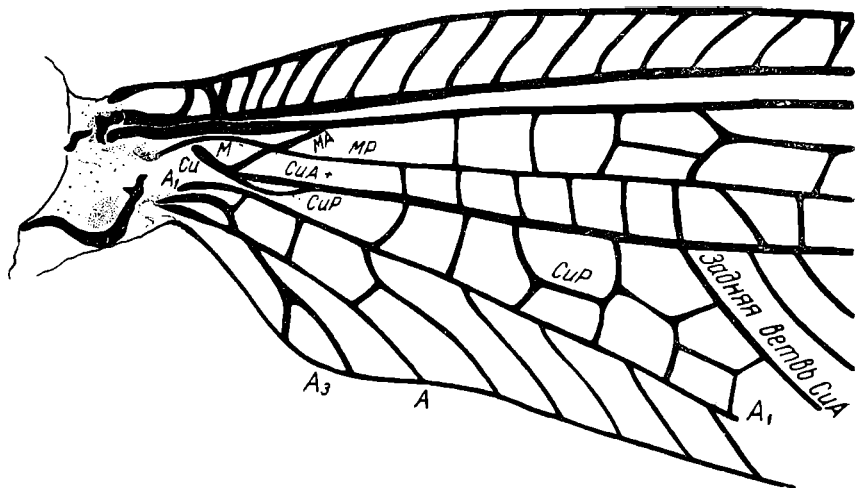


Рис. 1. Основание переднего крыла *Myrmeleon* sp. (Хива).

ряду современных семейств надсемейства Myrmeleontoidea. Начиная изучение семейства Nymphitidae, я столкнулась с трудностью интерпретации жилкования их крыльев. Удлинение и сужение крыла в процессе эволюции должны были вести к редукции некоторых главных ветвей жилок. В интерпретации жилкования Myrmeleontoidea я не нашла ясности, что заставило меня заняться изучением основания крыла разных семейств этой группы.

У всех современных семейств мирмелеонтоидного комплекса я обнаружила однотипность изменения M и Cu и, вместе с тем, сильный разнобой в интерпретации этих двух жилок. M и Cu, как обычно у насекомых, не сочленены непосредственно ни с одним из основных крыловых склеритов. Они обе начинаются от слегка уп-

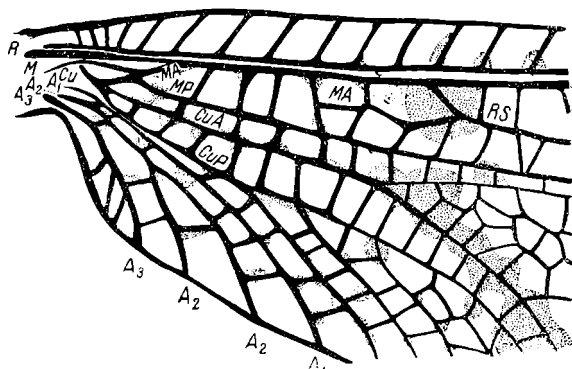


Рис. 2. Основание переднего крыла *Palparex* sp. (Ашхабад).

лотненной площадки, на одном уровне с началом анальных жилок, подходящих своими основаниями к третьему аксилярному склериту (A_3). M, как обычно, в основании очень слабая, а Cu с довольно сильным утолщением. Как это мы видим на рис. 1 и 2, изображающих основания передних крыльев муравьиных львов *Myrmeleon* и *Palparex*, M почти в самом своем основании разделяется на две главные ветви MA и MP. При этом MA сразу же сливается с R, похожая

на косую поперечную жилку, а МР идет почти прямой до самого заднего края крыла. У более крупных форм, как, например, у *Palpares* (рис. 2), МА как будто бы еще появляется на коротком расстоянии и вновь сливается с RS. В задних крыльях передняя ветвь М утрачивается совсем и сохраняется как простая, прямая МР. К сожалению, у меня нет ни одного экземпляра Nymphidae, и основание их крыльев для меня остается не ясным, но, судя по рисунку Комстока (Comstock 1918, фиг. 190), у Nymphidae МА тоже короткая и сливается в основании с R, но МР архаичная, образующая две ветви (M_{1+2} и M_{3+4} Комстока), что является отлични-

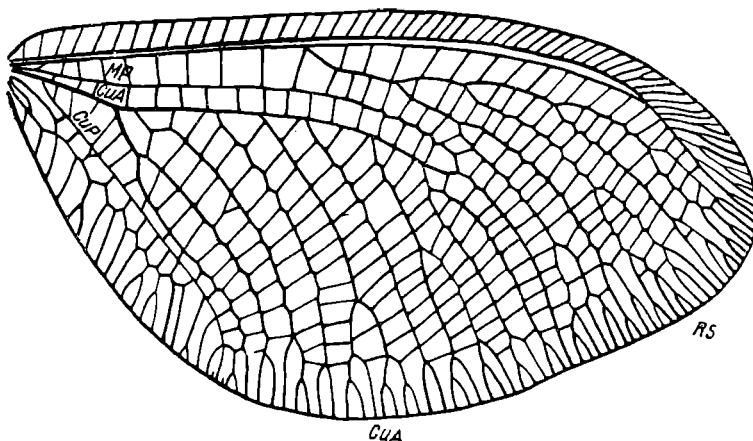


Рис. 3. Переднее крыло *Nemoptera sinuata* Oliv.

тельным признаком этого семейства. Nymphidae архаичны не только строением М, но и присутствием интеркалярных краевых жилок. CuA выпуклая, сильная жилка, играющая немаловажную укрепляющую роль в крыле, ведет себя во всей группе довольно единообразно. Это очень сильная жилка до начала такой же сильной задней ветви и слабая—дистальнее отхождения этой ветви. Количество ветвей CuA, идущих к заднему краю крыла, зависит от величины крыла. Это относится к переднему и заднему крыльям. CuP слабая вогнутая жилка, ведет себя очень различно. В крупном крыле *Palpares* CuP самостоятельная и даже ветвится. В широком крыле *Nemoptera sinuata* Oliv. (рис. 3) CuP простая прямая жилка. У *Croce* (Комсток 1918, фиг. 208) CuP в самом начале сливается с A_1 . На рис. 1 мы наблюдаем, что CuP образует петлю, похожую на петлю МР у Chrysopidae, при дальнейшем сужении крыла CuP должна редуцироваться совсем.

У всех современных Murgmeleontoidea МА сливается с R; МР длинная, простая; CuA дает сильную ветвь назад. Все эти признаки коррелируются с наличием в этом надсемействе длинного или массивного (*Ascalaphidae*) брюшка. Очевидно, удлинившееся в процессе эволюции брюшко увеличило вес насекомого и соответственно должна была укрепиться пластина крыла. Укрепление крыла пошло не только путем сближения SC и R, почти параллельных у всех сетчатокрылых, но и путем параллелизации МР и CuA и сближения их, а также образования сильной ветви CuA. Исключением являются Nemopteridae, у которых брюшко сравнительно короткое, но зато задние крылья, потеряв лётную функцию, превратились в длинные лентообразные пластинки.

СЕМ. NYMPHITIDAE HANDL.

У этого семейства мезозойских *Myrmeleontoidea* вытянутые, как пишет Гандлирш, стройные крылья («schlanke Flügel»), двуветвистая *MP*, *CuA* с увеличенным числом ветвей, идущих к заднему краю крыла, но еще без сформировавшейся сильной ветви, с довольно короткими анальными жилками. *SC* в конце крыла сливается постепенно с *R*. *RS* отходит от *R* довольно близко от основания крыла, с длинным стволом. Разветвление *RS* начинается почти на середине крыла. К сожалению, хорошо сохранившихся и хорошо описанных представителей этого семейства очень мало. Роды *Nymphites*, *Sialium*, *Gigantotermes* все отнесены Гандлиршем к семейству *Nymphitidae*. Не изучив снова отпечатки этих насекомых, сказать ничего нельзя, существующие рисунки очень не точны. У *Sialium*, описанного Гандлиршем из Мальмы Англии, совсем даже не изображена *SC*, отсутствие которой невероятно. Два другие рода описаны из Мальмы Баварии. Оттуда же Карпентер (Carpenter 1929) описал прекрасной сохранности крыло *Mesonymphes hageni* Carp. Этот род уже очень немногим отличается от современных австралийских *Nymphidae*. *M* делится близко от основания и *MP* не разветвляется вновь. *CuA* довольно многоветвиста, но не образует еще резкой задней ветви. *CuA* еще недостаточно вытянута и не резко параллельна *MP*. *R* на конце загибается характерно для современных *Nymphidae*. *Mesonymphes* — вымершая в мезозое европейская ветвь, близкая к ветви, давшей начало австралийскому семейству *Nymphidae*.

К этому же семейству я отношу каратауский род *Chrysoleonites*, описанный А. В. Мартыновым (1925) и включенный им в семейство *Prohemerobiidae*. Жилкование и форма крыла *Chrysoleonites* обладает чертами, уже намечающимися особенностями некоторых родов современных *Nemopteridae*. Возможно, что от какой-то ветви, близкой к *Chrysoleonites*, произошли современные *Nemopteridae*. Деформация заднего крыла в этом семействе произошла, видимо, в мелу или в нижнетретичное время.

Роды *Epigambria*, *Nymphites* и *Sialium* очень неполно описаны и не точно изображены на рисунках. Поэтому я не могу включить их в определительную таблицу родов сем. *Nymphitidae* и ничего не могу сказать об их родственной близости с другими родами этого семейства.

Определительная таблица родов сем. *Nymphitidae*

- 1 (2) Длина крыла 40 см. *R* после слияния с *SC* образует крутой изгиб вниз, не параллельный краю крыла; поле между *R* и *C* очень широкое, более чем в два раза шире костального поля; *R* кончается ниже вершины крыла *Mesonymphes* Carp. (Зольгофен).
- 2 (1) Длина крыла значительно меньше. *R* после слияния с *SC* образует изгиб, идущий параллельно переднему краю крыла; поле между *R* и *C* немного шире костального (между *SC* и *C*); *R* заканчивается не ниже вершины крыла *Chrysoleonites* Mart. (Кара-тау).

Род *Chrysoleonites* Martynov*Chrysoleonites ocellatus* Martynov

Рис. 4 и 5

1925. Мартынов, Изв. Росс. Ак. Наук., стр. 592

Отпечаток крыльев № 2452/227 из Кара-тау, по которому А. В. Мартынов описал вид, я покрыла канадским бальзамом и поэтому смогла более точно рассмотреть жилкование крыльев. Основания *M* и *Cu* в переднем

крыле близко расположены и по форме походят на *Murgmeleonidae*. Начало *MA* не сохранилось; *MP* делится на две ветви немного дистальнее начала *RS*, почти на одном уровне с ним; *MP*₁ простая, *MP*₂ образует несколько ветвей на конце, направленных к заднему краю и расположенных гребен-

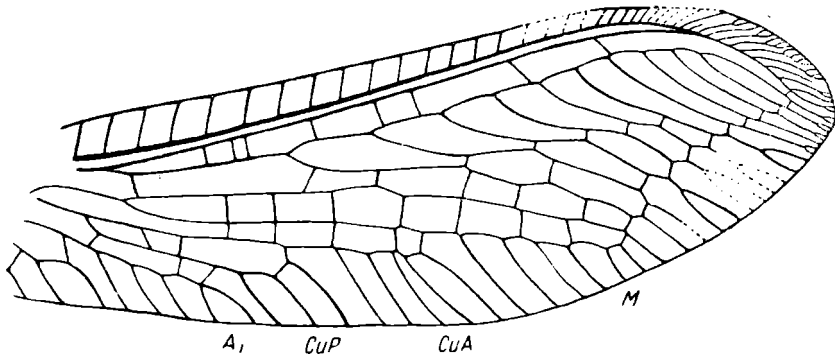


Рис. 4. Переднее крыло *Chrysoleonites ocellatus* Mart. № 2452/227.

чато. *Cu* делится немного базальнее начала *RS*, почти на одном уровне с ним. *CuA* сильная жилка, образует ряд гребенчатых ветвей, направленных вниз; *CuP* слабая. *A*₁ ветвистая; *A*₂ с короткими конечными развилками; *A*₃ маленькая, простая жилка. Поперечных жилок немного и они образуют две параллельные ступенчатые линии; одна проходит продольно по середине крыла, другая почти параллельно заднему краю.

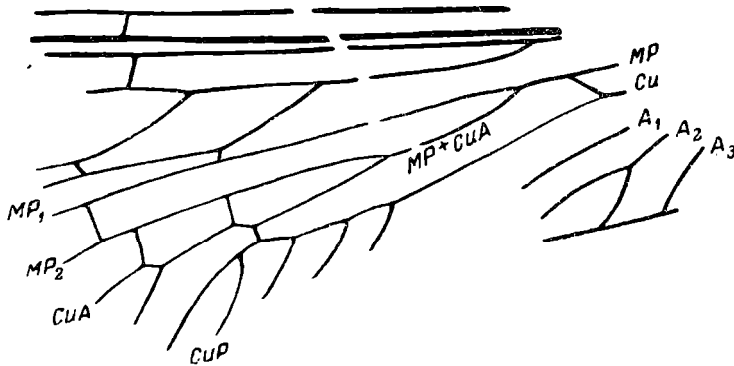


Рис. 5. Заднее крыло *Chrysoleonites ocellatus* Mart. № 2452/227.

В заднем крыле (рис. 5) *CuA* сливается с *MP* и с *MP*₂ и отходит снова уже от *MP*₂.

Chrysoleonites, по всей вероятности, дал начало современным *Neopteroidea* и *Ascalaphidae*. Очень характерны для него простые, без развилков, ветви *SC*, довольно редко расставленные, и появление развилков лишь у конечных ветвей *R*.

СЕМ. SOLENOPTILIDAE HANDL.

Это семейство выделено Гандлиршем (1908) из семейства Proheptogobiidae главным образом по признаку заостренной вершины. Единственный род и вид этого семейства описан из верхнего лейаса Доббертина по небольшому фрагменту дистальной части крыла, притом плохо зарисованной. Характерны для семейства не только узкая, длинная форма крыла с заостренной вершиной, но также сравнительно короткая R, не образующая характерного изгиба, параллельного апикальному краю крыла. Такой изгиб образует RS и дает ряд косых, без концевых развилков ветвей, направленных в сторону переднего края.

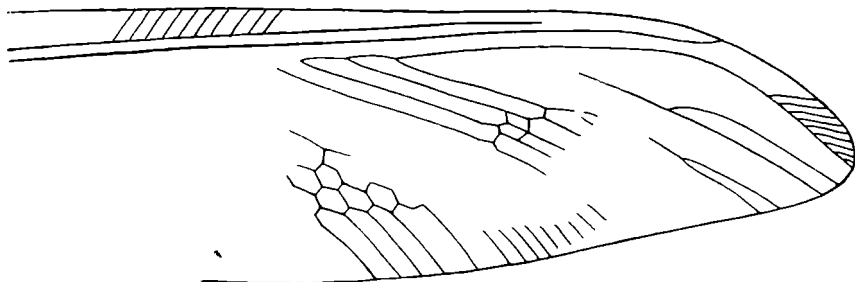
Это семейство — боковая, вымершая в мезозое ветвь мirmekлеонтоидного типа.

Род *Solenoptilon* Handlirsch*Solenoptilon martynovi* sp. nov.

Рис. 6

2452/595 (+), 634 (—), Кара-тау, Галкино. А. В. Мартынов 1925. Очень неясный отпечаток, видимо, переднего крыла. Длина отпечатка 25 мм, вероятная длина крыла около 33 мм; наибольшая ширина крыла 8 мм.

Этот вид я называю именем А. В. Мартынова, положившего начало изучению ископаемых насекомых у нас в Союзе.

Рис. 6. Переднее крыло *Solenoptilon martynovi* sp. n. № 2452/595.

Узкое, длинное крыло с некруто загнутым к вершине костальным краем и со слабо вырезанным апикальным краем. Характерно довольно узкое костальное поле, которое постепенно сужается в дистальном направлении. SC прямая. Как она заканчивается — разглядеть трудно. Возможно, она сливается с R. От SC к C отходят часто посаженные косые ветви без концевых развилков. R совершенно параллельна SC и, слегка загибаясь книзу, заканчивается на кости, в самом начале изгиба костального края к вершине. Не ясно, где начало RS, но, принимая во внимание длинную и узкую форму крыла, RS должен начинаться недалеко от основания крыла и разветвляться поздно. Дистальная ветвь RS мягко изгибается параллельно переднему краю крыла и заканчивается несколько ниже вершины крыла. Ветви RS расположены гребенчато и заканчиваются длин-

ными, узкими развилками. По крылу разбросано много поперечных жилок, обладающих тенденцией сгруппировываться в ступенчатые серии, параллельные заднему краю крыла. Поперечные жилки короче расстояния между связываемыми ими жилками и поэтому продольные жилки искривлены, образуя шестригранные ячеи.

S. martynovi отличается от мекленбургской *S. kochi* Geinitz более ровной линией заднего края и несколько более упорядоченной системой поперечных жилок.

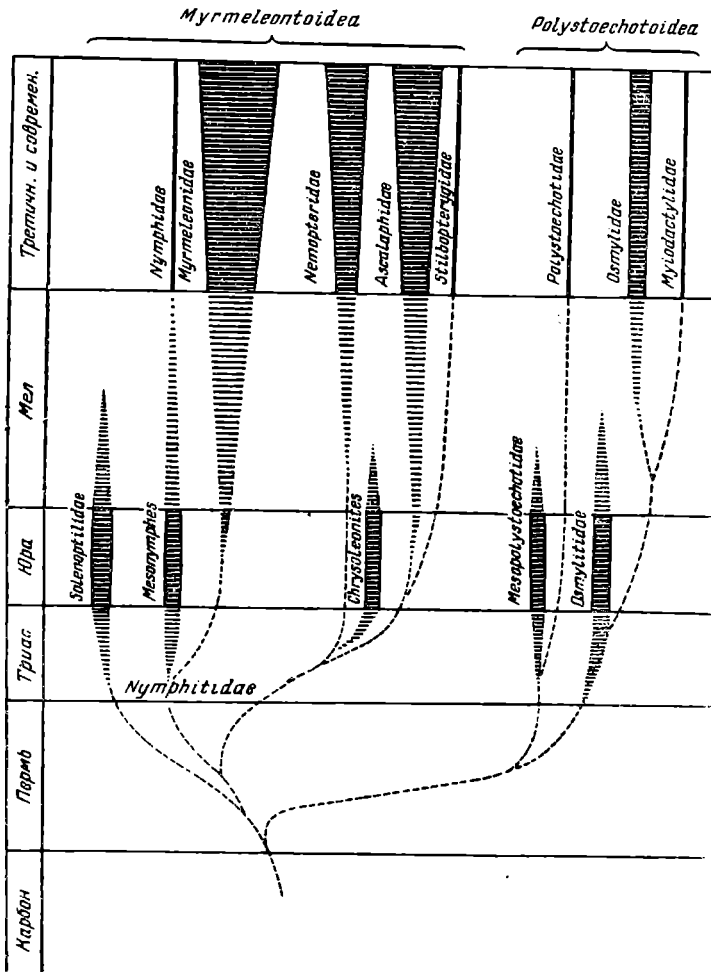


Рис. 7. Схема эволюции мезозойских Neuroptera.

В перми не найдено пока никаких крыльев, которые можно бы было считать предковыми формами для надсемейства Myrmeleontoides. Solenoptilidae, вероятно, еще в перми отделились от близкого к ним сем. Nymphitidae, ряд родов которого дал начало современным семействам. В мезозое, вероятно, от *Mesonympbes* отделилась ветвь, давшая начало Myrmeleontidae, а также Nymphidae.

Chrysoleonites близок к предковой форме современных Nemopteridae, Ascalaphidae и Stilbopterygidae (рис. 7).

2. НАДСЕМ. POLYSTOECHOTOIDEA SUPERFAM. NOVA

SC и R, постепенно сближаясь, сливаются; радиальное поле довольно узкое, равно по ширине или уже костального. RS начинается очень близко к основанию крыла; большое количество гребенчатого расположенных ветвей RS начинается близко к основанию; общий ствол RS очень короткий. Почти все жилки, подходя к краю крыла, образуют короткие концевые развилки. Cu разветвляется на 2 ветви близко от основания крыла на уровне изгиба A_1 . M разветвляется в самом основании крыла в передних крыльях и почти на одном уровне с началом RS в задних крыльях. MA почти прямая жилка, расплывчатая, переходящая в небольшое пятно, сливается с RS и отходит от RS уже как базальная ветвь RS. MP всегда двуветвистая. Поперечные жилки имеют тенденцию образовывать 1—2 ряда ступенчатых серий. Сравнительно небольшие, умеренной ширины голономные крылья, при сравнительно небольшом теле; брюшко короткое, голова маленькая. В этом подотряде жилкование архаичное, и специализация в укреплении пластины крыла не велика, сводясь к образованию ступенчатой серии поперечных жилок и к тенденции длинных M и Cu, особенно последней, проходить параллельно заднему краю, как бы окаймлявая крыло.

В современной фауне в состав надсемейства входят Polystoechotidae, Osmylidae, Myiodactylidae. Polystoechotidae представлены двумя родами: один живет в Северной Америке, другой в Чили. Сем. Myiodactylidae тоже состоит из двух родов, живущих в Австралии и Новой Гвинеи. Osmylidae, более богатое родами (7) семейство, широко распространено в тропиках и субтропиках всех стран света; в Европе известен один вид. Polystoechotidae — семейство реликтовое, очень близкое к своим европейским мезозойским предковым формам из семейства Mesopolystoechotidae (рис. 8). Личинки их сухопутные. Myiodactylidae тоже остаточное семейство. Внешне взрослые формы очень похожи на Osmylidae, но личинки резко отличаются широким, плоским телом. Личинки прячутся под листьями эвкалиптов на земле. Osmylidae — единственное широко распространенное семейство, хотя тоже не утратило характера жилкования крыльев мезозойских предков типа *Kirgisellodes* (J_1^2). Личинки живут под камнями на берегу водоемов, яйца подвешены на стебельке.

Из мезозойских семейств к этому надсемейству я отношу Mesopolystoechotidae и Osmylitidae.

Определительная таблица мезозойских семейств и родов Polystoechotoidea

- 1 (2) Крыло с довольно заостренной вершиной. SC и R сливаются постепенно. Ветви RS не образуют длинных развилков. CuA с гребенчатой серией ветвей; CuP маловетвистая. Беспорядочно разбросанных поперечных жилок нет, они сгруппированы в две ступенчатые серии Сем. Mesopolystoechotidae, fam. n., *Mesopolystoechus* Mart. (Шураб).
- 2 (1) Крыло с закругленной вершиной. SC довольно круто загибается в сторону R перед слиянием с ней. Ветви RS образуют длинные развилки. CuA с небольшим количеством концевых развилков; CuP с гребенчатой серией ветвей. Поперечных жилок много, они беспорядочно разбросаны по всему крылу. Одна неполная ступенчатая серия поперечных жилок, идущая не совсем параллельно апикальному краю Сем. Osmylitidae, fam. n.
- 3 (4) Довольно широко расставленные в основании крыла ветви SC с середины крыла сближаются и уже в области птеростигмы посажены почти в 4 раза чаще, чем в основании крыла. Ветви RS много раз бифурцируют, поэтому ветви их подходят к заднему краю в большом количестве и на близком расстоянии одна от другой *Kirgisellodes* Mart. (Кара-тау).
- 4 (3) Ветви SC отходят в области птеростигмы не более чем в 2 раза чаще, чем в основании крыла. Ветви RS на конце бифурцируют не более 1—2 раз, поэтому они не так густы *Osmylites* Haase (Бавария).

СЕМ. MESOPOLYSTOECHOTIDAE, FAM. NOV.

Род *Mesopolystoechus* Martynov

1937 Мартынов. Тр. Палеонт. инст., 7, в. 1, стр. 38.

К описанию, данному А. В. Мартыновым, я добавляю следующее: для рода характерно наличие 1—2 ступенчатых серий поперечных жилок и серии гребенчатых жилок на CuA , при маловетвистых M и CuP , ветви RS не образуют длинных развилков.

До сих пор известен один вид *M. apicalis* Mart. из нижнего лейаса Шураба. К сожалению, не было найдено ни одного целого крыла и вид описан лишь по фрагменту дистальной половины крыла.

Mesopolystoechus apicalis Martynov

Рис. 8

1937. Мартынов. Тр. Палеонт. инст., 7, в. 1, стр. 39, фиг. 18.

Вид описан А. В. Мартыновым по небольшому фрагменту крыла из нижнего лейаса Шураба. Новые материалы дают некоторые добавления к прежнему описанию.

Дистальная половина заднего крыла; длина отпечатка 16 мм, вероятная длина крыла около 25 мм; наибольшая ширина 9 мм.

Заднее крыло. Костальный край прямой, после птеростигмы плавно загибается к острой вершине. Костальное поле довольно узкое до конца птеростигмы, затем немного расширяется. Ветви SC простые и редко расставленные до птеростигмы. В области птеростигмы они посажены значительно чаще и на концах несут двойные развилочки, как у современных *Polystoechotes*. SC и R сильные жилки, постепенно сближаясь, сливаются в области птеростигмы. Субкостальное поле в 2 раза уже костального. Радиальное поле почти одной ширины с костальным пересекается косыми поперечными жилками. В дистальной части радиального поля 2 прямые поперечные жилки. Ветвей

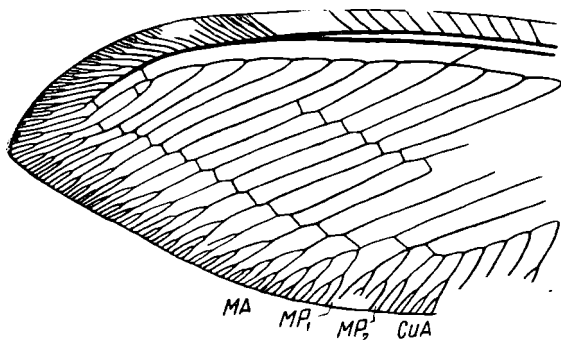


Рис. 8. Заднее крыло *Mesopolystoechus apicalis* Mart.

RS — 15, на концах они дважды ветвятся. Поперечные жилки сгруппированы в 2 ступенчатые серии. Апикальная серия проходит параллельно апикальному краю, вторая, внутренняя, расположена параллельно апикальной и пересекает приблизительно середину длины ветвей RS между их началом и апикальной серией, как у современных *Polystoechotes*. Основание крыла не сохранилось, но по расположению жилок можно сказать,

что концы MA и MP несколько больше разветвляются, чем ветви RS. MP и CuA захвачены апикальной серией поперечных жилок; поперечные жилки подходят к началу ветвления, которое у MP начинается несколько раньше, чем у ветвей RS. Таким образом, вся апикальная серия поперечных жилок выдерживает параллельность апикальному и заднему краям крыла. CuA с гребенчатой серией ветвей. На рис. 8 видна часть ветвей CuA. Интеркалярные краевые жилки имеются.

3. НАДСЕМ. PSYCHOPSIDOIDEA, SUPERF. NOV.

Это надсемейство, богатое родами и видами в мезозое, вымерло почти всё в конце мела, кроме небольшой реликтовой ветви, отделившейся, возможно, в триасе от какой-то формы из подсемейства *Triassopsychopsinae* и дошедшей до современности в виде небольшого семейства (3 рода) *Psychopsididae*, населяющего главным образом Австралию, с одиночными видами в Африке, Китае, Индии, на Формозе. *Psychopsididae* — порхающие, похожие на пестрых бабочек, насекомые, с личинками хемеробидного типа, живущими под корой некоторых эвкалиптов. *Psychopsidoidea* с *Немеробиида* близки и имели, видимо, общие корни в верхах карбона, может быть в низах перми. Но *Psychopsidoidea* сохранили свои архаичные черты и сейчас, а ветвь *Palaeoberoibiidae* в верхней перми сформировалась с уже наметившимися чертами ряда современных семейств надсемейства *Немеробиида*.

Определительная таблица мезозойских семейств *Psychopsidoidea*

- 1 (4) М и Cu, разделяясь на 2 главные ветви близко от основания крыла, вскоре делятся вновь, образуя ряд ветвей.
- 2 (3) Ветви CuA направлены в сторону переднего края крыла, навстречу ветвям MP, направленным к заднему краю Сем. *Kalligrammatidae* Handl.
- 3 (2) Ветви CuA не направлены в сторону переднего края крыла, а спокойно бифурцируют, направляясь в сторону заднего края. Сем. *Psychopsididae* Handl. подсем. *Triassopsychopsinae* Till.
- 4 (1) М и Cu, разделяясь вблизи основания крыла на две главные ветви, образуют ряд ветвей только в конце.
- 5 (6) Мелкие овальные крылья Сем. *Prohemerobiidae* Handl.
- 6 (5) Крылья крупные, треугольные.
- 7 (8) Костальное поле широкое, к птеростигме суживается незначительно; SC сливается с R Сем. *Osmylopsychopsidae*, fam. n.
- 8 (7) Костальное поле уже и к птеростигме суживается почти вдвое; SC не сливается с R *Brongiartiellidae*, fam. n.

СЕМ. PSYCHOPSIDIDAE HANDL.

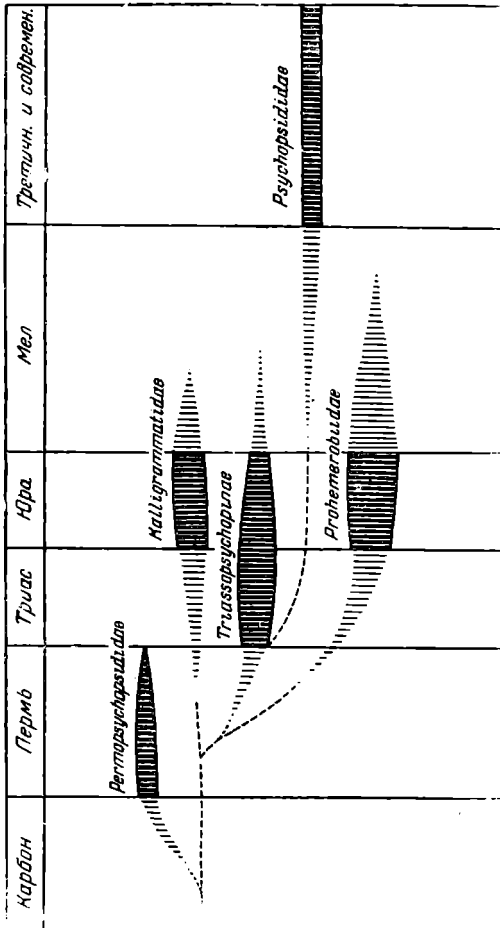
Подсем. *Triassopsychopsinae* Till.

У всего подсемейства очень широкие треугольные крылья с явно выраженной вершиной, расположенной в месте окончания последних радиальных ветвей. Костальное поле такой же ширины, как кубитальное; косые ветви CuA, CuP и A приблизительно расположены так же, как и ветви SC, только направлены к заднему краю крыла. Ветвей RS много, они расположены часто и гребенчато, почти все ветвятся, образуя длинные, иногда идущие почти от самого основания крыла развилки, М ветвится недалеко от основания и образует длинные развилки, подобно ветвям RS.

К этому подсемейству я отношу следующие роды: *Triassopsychops* Till. 1922, *Archepsychops* Till. 1919, *Protopsychops* Till. 1917, *Apeirophlebia* Handl. 1903 и *Angaropsychops* gen. n.

Определительная таблица родов Triassopsychopsinae

- 1 (2) SC, R и RS выгнуты в сторону заднего края крыла. Выгиб начинается почти от самого основания *Angaropsychops* gen. n. (р. Турга).
- 2 (1) SC, R и RC почти прямые.
- 3 (4) Костальное и кубитальное поля очень широкие, поперечных жилок в костальном поле нет *Archeopsychops* Till. (Австралия).
- 4 (3) Костальное и кубитальное поля значительно уже.
- 5 (6) В костальном поле есть поперечные жилки, расположенные в некотором порядке; намечается костальная ступенчатая серия их *Triassopsychops* Till. (Австралия).
- 6 (5) Поперечные жилки образуют ступенчатую серию в диске крыла (ветви RS)) *Protopsychops* Till. (Австралия).



Permopsychops belmontensis Till. (1926) из верхней перми Австралии в основном близко напоминает Psychopsididae. Уже намечается vena triplex, хотя еще нет сильного сужения радиального поля. Ветви RS часто посажены и образуют длинные развилки, М тоже с длинными развилками. Крыло, видимо, было треугольной формы. Поперечных жилок немного и они расположены беспорядочно. Тильярд отнес *P. belmontensis* к семейству Permithonidae, совершенно непонятно почему. Я отношу его к новому пермскому семейству Permopsychopsidae. Мне представляется, что от этого семейства в перми отделилась ветвь, давшая начало подсемейству Triassopsychopsinae, от которого произошли современные Psychopsididae (рис. 9).

Эволюция *Psychopsididae* шла следующими путями: RS сближалась с R, выпрямлялась, поперечные жилки между SC, R и RS выпрямлялись и, по мере сближения этих трех жилок, исчезали, кроме двух sc — г и г — rs, расположенных в дистальной части крыла. Эти две поперечные жилки к современности стали одинаковой толщины с SC, R и RS и образовали

Рис. 9. Схема эволюция Psychopsididae.

как бы тупой конец рукоятки из SC, R и RS, т. е. так называемую vena triplex. Ветви RS, Cu и М сдвигались все дистальнее и у современных Psychopsididae исчезли, остались только концевые развилки, а MP и CuP сливаются с соседними жилками. Поперечные жилки, еще совершенно беспорядочные в перми, у триасовых форм начинают располагаться в ступенчатые серии.

Род *Apeirophlebia* Handl. из мальма Баварии не включен в определительную таблицу, потому что о нем, описанном по небольшому фрагменту, мало данных.

Род *Angaropsychops* Martynov in litt.

Отличается от описанных мезозойских форм выгнутой в сторону заднего края крыла vena triplex, дистальные концы которой сильно загнуты вверх. До 14 ветвей RS, почти все с длинными развилками, из которых некоторые начинаются почти в самом основании. Ветви RS не образуют в дистальной части обычного плавного изгиба вниз, а расходятся равномерным веером. Cu параллельна заднему краю, и кубитальное поле уже костального. Поперечных жилок много и они разбросаны довольно густой сетью.

Angaropsychops больше всего походит на австралийскую *Triassopsychops* Till.

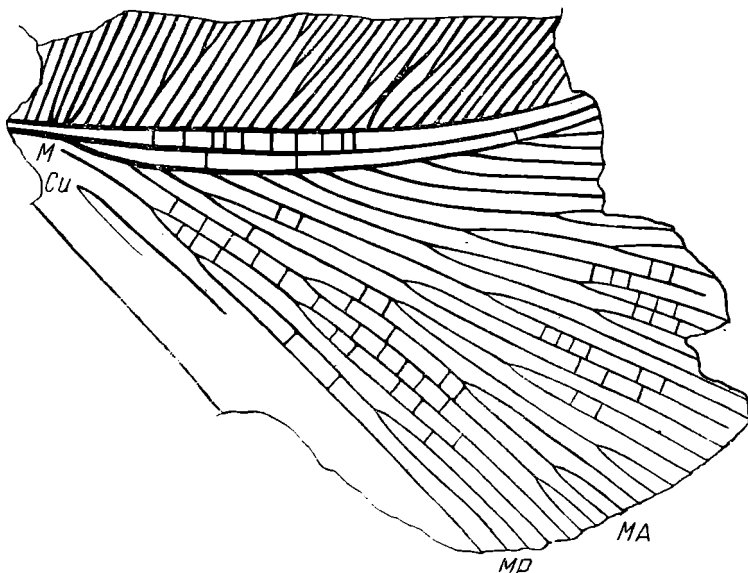


Рис. 10. Переднее крыло *Angaropsychops turgensis* sp. n.

Angaropsychops turgensis sp. n.

Рис. 10

Восточное Забайкалье. В 1 км к ЮЮЗ от устья р. Бырки, впадающей в р. Тургу.
С. А. Музылев 1930.

Фрагмент переднего крыла. Крыло равномерно темнокоричневое, жилки светлые и довольно толстые. Передний край производит впечатление оборванного из-за неровности породы, на которой отпечаталось крыло. Отсутствует весь апикальный край, поэтому о форме крыла можно лишь догадываться.

Длина отпечатка по направлению vena triplex 22,5 мм, наибольшая ширина 18 мм; наибольшая ширина vena triplex в области отхождения самой базальной ветви RS — 1,75 мм. Ширина поля между CuA и задним краем крыла 2,5 мм.

Костальный край прямой. Костальное поле не очень широкое, к дистальной части суживается. SC равномерно выгнута в сторону заднего края; часто посаженные косые ветви SC частично дихотомируют на разных расстояниях от С; базальные ветви SC почти прямые, что указывает на существование базального выступа костального края, подобно современным *Psychopsididae*. R совершенно параллельна SC, как и RS, начинающийся близко от основания крыла. Эти 3 главные продольные жилки одинаковой толщины; наибольшее расстояние между ними находится на уровне схождения базальной ветви RS; дистальнее SC, R и RS сближаются. *A. turgensis* так близка к *Triassopsychops*, что я предполагаю, что окончания этих жилок должно быть сходно у обоих родов, т. е., возможно, SC, R и RS соединены были довольно рано сильными поперечными жилками и после поперечных уже более тонкими направлялись к закругленной вершине довольно короткого (около 30 мм) треугольного крыла. Ветвей RS на фрагменте сохранилось 11, но их должно было быть больше; ветви RS довольно рано начинают бифурцировать, иногда дважды, как у *Triassopsychops*. MA в самом основании сливается с R; MP разветвляется немного дистальнее начала базальной ветви RS; MP₁ дихотомирует позже, чем MP₂; MP₂ двуветвистая; передняя ветвь MP₂ образует длинный развилок, задняя ветвь MP₂ простая. Cu разделяется на 2 ветви немного дистальнее начала RS; CuA сильная жилка, образующая резкое отделение кубито-анального поля и является как бы аналогом костальной жилки; CuP еле видна. Ветви Cu и анальные жилки не сохранились. Кубитальное поле несколько уже костального.

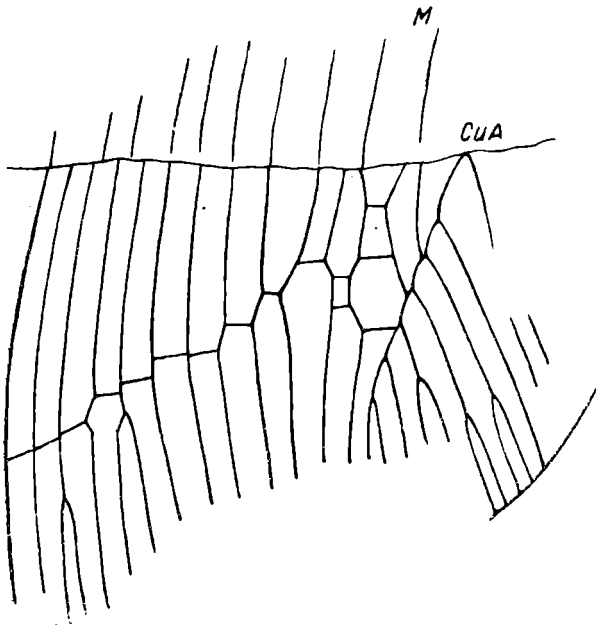


Рис. 11. Фрагмент крыла *Triassopsychopinae* gen. ind.

Эта форма названа была А. В. Мартыновым и указание на нее было сделано в 1938 г., но нигде не была описана. *Ang. turgensis* найдена в тургинском ярусе, возраст которого считается спорным: нижний мел—верхняя юра. *Ang. turgensis* мало специализована и в общем комплексе фауны могла бы указывать на верхнеюрский возраст. Но пока фауна с Турги не обработана.

Gen. indet.

Рис. 11

№ 123. Шураб. Небольшой фрагмент заднего крыла.

Этот фрагмент относится к какой-то особой форме из нижнего лейаса, у которой сильно редуцировалась M и появилась апикальная ступенчатая серия поперечных жилок.

СЕМ. KALLIGRAMMATIDAE HANDL.

Это семейство разобрано мною в другом месте (1947). Оно известно только из верхней юры (Кара-тау, Бавария). Специализованное семейство, состоящее из 3 родов, близко родственное Psychopsididae и, видимо, отделившееся от последних в верхах карбона.

СЕМ. BRONGNIARTIELLIDAE, FAM. NOV.

Костальное поле довольно широкое в основании крыла, постепенно сужается почти в 2 раза к концу SC, которая кончается на С на уровне наибольшего сближения SC, R и RS. Дистальные части R и RS почти прямые, лишь немного загнуты вниз. Ветвей RS много, они часто посажены и образуют довольно длинные развилки. М с концевыми ветвями. Кубито-анальное поле широкое, шире костального.

К этому семейству я отношу следующие роды: *Actinophlebia* Handl. 1908, *Paractinophlebia* Handl. 1908, *Epactinophlebia* Mart. 1927, *Brongniartiella* Meunier 1897, *Mesopsychopsis* Handl. 1908, *Pterinoblattina* Scudd. 1885.

Определительная таблица родов Brongniartiellidae

- 1 (2) Крыло сравнительно сужено; tognus смещен дистально; апикальный край не так косо срезан, как у других родов. CuA резкая, прямая жилка, ограничивающая кубито-анальное поле. Поперечных жилок нет. *Epactinophlebia* Mart. (Кара-тау, Шураб).
- 2 (1) Крыло не сужено и образует почти равнобедренный треугольник.
- 3 (6) Ветви RS с довольно длинными концевыми развилками.
- 4 (5) Ветви M и Cu в дистальной части образуют изгиб, выпуклой стороной обращенный в сторону апикального края; концевые развилки ветвей RS довольно длинные. *Brongniartiella* Meunier (Бавария), J₂²
- 5 (4) Ветви M и Cu почти прямые, вытянутые; концевые развилки RS короче, чем у *Brongniartiella*. *Actinophlebia* Handl. (Доббертин), J₁²
- 6 (3) Ветви RS бифурцируют в самом начале и, кроме того, они с концевыми развилками.
- 7 (8) Концевые развилки ветвей RS начинаются почти на одном уровне, образуя как бы кайму. *Paractinophlebia* Handl. (Англия), J₁²
- 8 (7) Концы развилков начинаются на разных уровнях.
- 9 (10) Длина крыла 24 мм *Mesopsychopsis* Germ. (Бавария), J₂²
- 10 (9) Длина крыла 12 мм *Pterinoblattina* Scudd. (Англия), J₁²

В колл. ПИН найден только один плохо сохранившийся отпечаток крыла из Шураба III (пласт n, канава 12), который совершенно уверенно можно отнести к роду *Epactinophlebia* и, возможно, к *Ep. karabassica* Mart.

Brongniartiellidae вымерли в мезозое, не дав, очевидно, никакой современной ветви.

СЕМ. OSMYLOPSYCHOPSIDAE FAM. NOV.

Единственное семейство в надсем. Psychopsidoidea, в котором SC и R сливаются. Но слияние их несколько иного характера, чем у Polystoechoidea или Murgmeleontoidea. В этом семействе очень выпуклый костальный край, который в начале 2-й половины крыла сближается с SC, как бы придавливая ее, и SC сливается с R очень рано, в начале дистальной половины крыла. SC, R и RS направлены вверх. Вершина крыла лежит на одной линии с vena triplex. Кубитальное поле почти такой же ширины, как костальное. Так как крыло уже, чем у Psychopsididae, то кубитальное поле лежит почти горизонтально. CuA в дистальной своей половине образует излом в сторону переднего края крыла, дистальный конец CuA сильно ветвится.

Osmylopsychops opillare Till. описан из верхнего триаса Бельмонта. К этому же роду я отношу форму, описанную Гандлиршем (1939) из верхнего лейаса Доббертина, как *Actinophlebia parallela* Handl. *Osmylopsychopsidae* вымерли, видимо, уже в лейасе. Пока нет находок более позднего времени.

СЕМ. PROHEMEROBIDAE HANDL.

И. Тильярд (1919) и Мартынов (1937) считали семейство *Prohemerobiidae* искусственным, но материалов было еще мало, поэтому до сих пор эта группа оставалась в прежнем объеме, объединяя почти всех известных мезозойских сетчатокрылых. Пересматривая заново материалы по сетчатокрылым, я пришла к убеждению, что к семейству *Prohemerobiidae* можно отнести только один род *Prohemerobius*. Это семейство включает в себя маленьких насекомых (длина крыла не превышает 10 мм), которые отличаются следующими особенностями; не очень широкое костальное поле; SC почти не искривлена в дистальной части и заканчивается самостоятельно на C; R почти прямая, тоже заканчивается на кости; RS отходит от R близко от основания крыла и вскоре начинает давать гребенчатую серию ветвей, с довольно короткими концевыми развилками; M двуветвистая, с концевыми развилками; Cu и анальные жилки ветвятся по тому же принципу, что у *Polystoechotoidea*. Крылья широкие, закругленные. Это — вымершее семейство, не давшее потомков в кайнозое.

11 видов *Prohemerobius* описано из верхнего лейаса и 2 вида из мальма Мекленбурга. В мезозойских отложениях Союза *Prohemerobius* не найден.

INCERTAE FAMILIAE

Megapolystoechus magnificus Tillyard

1933. Tillyard R. J. Foss. Ins. Brit. Mus., p. II.

Megapolystoechus отнесен Тильярдом к сем. *Prohemerobiidae*. Я не могу решить, к какому семейству следует отнести этот род, по форме крыла напоминающий карбонового *Palaeoptilus* (*Palaeodictyoptera*). Такая форма крыла несколько необычна как для мезозойских, так и для пермских сетчатокрылых. Жилкование, правда, напоминает *Polystoechotoidea*, но существенно отличается не слившимися SC и R, причем дистальный конец SC несет черты дистального конца R после его слияния с SC полистехотид. Ветви SC полистехотидного типа, но в субкостальном и радиальном полях большое количество поперечных жилок, как у *Kalligramma*. Ветви RS частые и сильно вытянутые вперед, типа *Polystoechotoidea* и даже есть слившиеся ветви, а некоторые ветви RS с длинными развилками, но они почти прямые, нет мягкого изгиба, обычного для ветвей RS у этого надсемейства. Основание M и Cu не сохранилось.

Возможно, что *Megapolystoechus* — форма, принадлежащая к сем. *Mesopolystoechotidae*, но сохранившая примитивные черты своих отдаленных предков, т. е. самостоятельные SC и R, густую сеть поперечных жилок по всему крылу и особую форму крыла.

4. НАДСЕМ. НЕМЕРОБИОИДЕА HANDLIRSCH

Это надсемейство богато представлено ныне и известно по сем. *Palaeohemerobiidae* в перми. В мезозое, по современным данным, представлено лишь сем. *Mesochrysopidae*.

Список мезозойских сетчатокрылых

Название форм	Местонахождение	Возраст				
		T	J ₁ ¹	J ₁ ²	J ₂ ¹	J ₂ ²
Myrmeleontoidea						
I. fam. Nymphitidae Handl.						
1. <i>Mesonymphes hageni</i> Carp. . .	Бавария	—	—	—	—	+
2. <i>Chrysoleonites ocellatus</i> Mart.	Кара-тау	—	—	—	+	—
3. <i>Nymphites lithographicus</i> Handl.	Бавария	—	—	—	—	+
4. <i>Nymphites priscus</i> Weyenb. . .	»	—	—	—	—	+
5. » <i>braueri</i> Haase	»	—	—	—	—	+
6. <i>Sialium siphilus</i> Westw.	Англия	—	—	—	—	+
7. <i>Epigambria longipennis</i> Handl.	»	—	—	+	—	—
II. fam. Solenoptilidae Handl.						
8. <i>Solenoptilon martynovi</i> sp. n.	Кара-тау	—	—	—	+	—
9. » <i>kochi</i> Geinitz.	Англия	—	—	+	—	—
Polystoechoidea						
III. fam. Mesopolystoechotidae, f. n.						
10. <i>Mesopolystoechus apicalis</i> Mart.	Шураб	—	+	—	—	—
IV. fam. Osmylitidae f. n.						
11. <i>Kirgisellodes ornata</i> Mart. . . .	Кара-тау	—	—	—	+	—
12. <i>Osmylites protogaeus</i> Nag. . . .	Бавария	—	—	—	—	+
Psychopsidoidea						
V. fam. Psychopsididae subfam. Triassopsychopsinae Till.						
13. <i>Angaropsychops turgensis</i> sp. n.	Турга, Забайкалье	—	—	—	—	+
14. Gen. indet.	Шураб	—	+	—	—	—
15. <i>Triassopsychops superba</i> Till.	Австралия	+	—	—	—	—
16. <i>Archepsychops triassica</i> Till.	»	+	—	—	—	—
17. <i>Protopsychopsis enosa</i> Till.	»	+	—	—	—	—
18. <i>Apeirophlebia grandis</i> Handl.	Англия	—	—	+	—	—
VI. fam. Kalligrammatidae Handl.						
19. <i>Kalligramma haeckeli</i> Walter	Бавария	—	—	—	—	+
20. » <i>turutanovae</i> O. Mart.	Кара-тау	—	—	—	+	—

Название форм	Местонахождение	Возраст				
		T	J ₁ ¹	J ₁ ²	J ₂ ¹	J ₂ ²
21. <i>Kalligrammula senkenbergiana</i> Handl.	Бавария	--	--	--	--	+
22. <i>Kalligrammula karatawica</i> O. Mart.	Кара-тау	--	--	--	+	--
23. <i>Meioneurites schlosseri</i> Handl.	Бавария	--	--	--	--	+
VII. fam. Brongniartiellidae f. n.						
24. <i>Brongniartiella inconditissima</i> Handl.	Бавария	--	--	--	--	+
25. <i>Brongniartiella gigas</i> Weyenb.	»	--	--	--	--	+
26. <i>Mesopsychope hospes</i> Germ.	»	--	--	--	--	+
27. <i>Pterinoblattina penna</i> Scudd.	Англия	--	--	--	--	+
28. <i>Actinophlebia intermixta</i> Scudd.	»	--	--	+	--	--
29. <i>Actinophlebia megapolitana</i> Geinitz.	»	--	--	+	--	--
30. <i>Actinophlebia aenea</i> Handl.	»	--	--	+	--	--
31. » <i>anglicana</i> Till.	»	--	--	+	--	--
32. <i>Paractinophlebia curtisi</i> Scudd.	»	--	--	+	--	--
33. <i>Epactinophlebia karabassica</i> Mart.	Шураб	--	+	--	--	--
VIII. fam. Osmyplopsycho- psidae f. n.						
34. <i>Osmyplopsychope spilarae</i> Till.	Австралии	+	--	--	--	--
Prohemerobioidea						
IX. fam. Prohemerobiidae Handl.						
35. <i>Prohemerobius geinitzi</i> Handl.	Англия	--	--	+	--	--
36. » <i>chryseus</i> Gein.	»	--	--	--	--	--
37. » <i>geinitzianus</i> Handl.	»	--	--	+	--	--
38. <i>Prohemerobius dilaroides</i> Handl.	»	--	--	+	--	--
39. <i>Prohemerobius liasinus</i> Handl.	»	--	--	+	--	--
40. » <i>parvulus</i> Handl.	»	--	--	+	--	--
41. » <i>prodronus</i> Handl.	»	--	--	+	--	--
42. <i>Prohemerobius mayor</i> Handl.	»	--	--	+	--	--
43. » <i>latus</i> Handl.	»	--	--	+	--	--
44. » <i>persimites</i> Handl.	»	--	--	+	--	--
45. » <i>ovatus</i> Handl.	»	--	--	+	--	--
46. » <i>anomalus</i> Handl.	Бавария	--	--	--	--	+
47. » <i>costalis</i> Handl.	»	--	--	--	--	+
X. inc. fam.						
48. <i>Megapolystoechus magnificus</i> Till.	Англия	--	--	--	--	--

Название форм	Местонахождение	Возраст				
		T	J ₁ ¹	J ₁ ²	J ₂ ¹	J ₂ ²
Немеробиида						
XI. fam Mesochrysoptidae Handl.						
49. <i>Mesochrysa zitteli</i> Meun.	Бавария	—	—	—	—	+
50. <i>Mesypochrysa latipennis</i> Mart.	Кара-тау	—	—	—	+	—
Neuroptera inc. sedis						
51. <i>Archedilaropsis furcata</i> Mart.	Челябинск	—	+	—	—	—
52. Gen. ind. Mart.	Шураб	—	+	—	—	—
53. <i>Locophleps costalis</i> Handl.	Англия	—	—	+	—	—
54. <i>Melaneimon dubius</i> Handl.	»	—	—	+	—	—
55. <i>Mesoleon dobertianus</i> Handl.	»	—	—	+	—	—
56. <i>Melamnous indistinctus</i> Handl.	»	—	—	+	—	—
57. <i>Osmylopsis duplicata</i> Giebel	»	—	—	+	—	—
58. <i>Palparites deichmüllerii</i> Handl.	Бавария	—	—	—	—	+
59. <i>Pseudomyrmeleon extinctus</i> Weyenb.	»	—	—	—	—	+
60. <i>Ineptiae meunieri</i> Handl.	»	—	—	—	—	+
61. <i>Dicranoptila deichmulleri</i> Handl.	»	—	—	—	—	+
62. <i>Archegetus neuropterum</i> Handl.	»	—	—	—	—	+
63. <i>Gigantotermes excelsus</i> Hag.	»	—	—	—	—	+

СЕМ. MESOCHRYSOPTIDAE HANDLIRSCH

Из этого семейства известны только 2 формы: *Mesochrysa zitteli* Meunier (1898) из мальма Баварии и *Mesypochrysa latipennis* Mart. (1927) из доггера Кара-тау. Мезозойские златоглазки хотя и имели уже общий характер современных Chrysopidae, но у них еще MP не образует петлю, сливаясь с MA, а сохраняет самостоятельность до конца. К сожалению, обе мезозойские формы плохо сохранились и о системе Су говорить трудно. У *Mesochrysa* Гандлиршем SC нарисована сливающейся с R. Мне представляется это неверным. По всей вероятности, SC кончается в птеростигме, как это наблюдается у современных и третичных форм, и на отпечатке Гандлирш мог этого не рассмотреть. Крыло *Mesochrysa* во всем близко к современным. В палеозое еще не найдены формы, которые могли бы считаться предковыми для мезозойских форм, но, вероятно, Mesochrysoptidae отделились от Palaemeroptidae в середине перми. Несмотря на большие сборы мезозойских насекомых Европы и Азии, остатков Mesochrysoptidae найдено всего два. В третичное время их было много и они были очень близки к современным Chrysopidae.

Chrysopidae из третичных отложений Америки прекрасно разработаны Карпентером, который высказывает удивление, что эти современные космополиты известны только из третичных отложений Америки и из мезозоя Европы. Несомненно, отсутствие данных по третичным фаунам этих насекомых в Евразии обусловлено недостаточной изученностью местонахождений; мною собраны в 1939 г. из миоцена Северного Кавказа (Ставрополь) 40 отпечатков крыльев Chrysopidae, обработка которых стоит на очереди.

ЛИТЕРАТУРА

- Мартынов А. В. 1937. Лиасовые насекомые Шураба и Кизил-Кии. Тр. Палеонт. инст. АН СССР, 7, в. 1.
- 1938. Местонахождения ископаемых насекомых в пределах СССР. Там же, 7, в. 3.
- Мартынова О. М. 1947. Kalligrammatidae из юрских сланцев Кара-тау. ДАН, 58, № 9.
- Carpenter F. M. 1929. A jurassic Neuropteran from the lithographic Limestone of Bavaria. Psyche, 36, No 3.
- 1933. Note on *Halpodictyus incertus* Navas. Psyche, 39 (1932).
- 1935. Tertiary insects of the family Chrysopidae. Journ. Paleont. 9, No 3.
- 1940. Revision of the Nearctic Hemerobiidae, Sisyridae, Berothidae, Polystoechidae and Dilaridae. Proc. Amer. Acad. Arts. and Sci. 74, No 7.
- 1942. Notes on Nearctic Neuroptera. Psyche 49.
- Comstock J. H. 1918. The Wings of Insects.
- Handlirsch A. 1908. Die Fossilen Insecten. Wien.
- 1919. Eine neue Kalligrammidae (Neuroptera) aus dem Solnhofener Plattenkalke. Senckenbergiana, 1, No 3.
- 1939. Neue Untersuchungen über die fossilen Insecten mit Ergänzungen und Nachträgen sowie Ausblicken und phylogenetische, palaeogeographische und allgemeinbiologische Probleme. Ann. Natur. Mus. Wien. 49.
- Martynov A. 1925. To the knowledge of fossil Insects from jurassic beds in Turkestan. 2. Raphidioptera, Orthoptera, Odonata, Neuroptera. Изв. Росс. АН. стр. 569—598.
- Martynov A. 1927. Jurassic fossil Insects from Turkestan. Some Odonata, Neuroptera, Thysanoptera. Там же, стр. 757—768.
- Tillyard R. J. 1918. Studies of Australian Neuroptera. N 5. The Structure of the Cubitus in the Wings of the Myrmeleontidae. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 43, pt. 1.
- 1922. Mesozoic Insects of Queensland. No 9. Orthoptera and Additions to the Protorthoptera, Odonata, Hemiptera and Planipennia. Ibid., 47, pt. 4.
- 1926. Upper Permian Insects of New South Wales. Part II. The order Neuroptera, Paramecoptera and Neuroptera. Ibid., 51, pt. 3.

Е. Э. БЕККЕР-МИГДИСОВА

НОВОЕ ПЕРМСКОЕ СЕМЕЙСТВО *BOREOSCYTIDAE* И ВОПРОС О ФИЛОГЕНИИ ПРЕДКОВ НОМОПТЕРА

В свое время внимание А. В. Мартынова было привлечено необычайно своеобразным крылом пермского насекомого с р. Сояны. Последнее было им зарисовано и названо *Boreoscyta mirabilis* Mart.; к сожалению, А. В. Мартынов лишь устно высказывал мне свои соображения по поводу взаимоотношений этой формы и не успел ее описать. Мне удалось обнаружить другие близкие виды из тех же отложений с реки Сояны, описанию и рассмотрению которых и посвящается настоящая статья.

Оригинальное жилкование крыльев заставило выделить этих насекомых в особое семейство *Boreoscytidae*, которое имеет сходные черты с одной стороны с пермскими *Coleoscytidae* и другими *Sternotrhychna*, именно с их задними крыльями, а с другой, по жилкованию передних крыльев — с представителями семейства *Archescytinidae* (изогнутость *CuA* в базальной части, ветвление жилок *R* и *M* и строение анального поля).

СЕМЕЙСТВО *BOREOSCYTIDAE*, FAM. NOV.

Крылья в дистальной части очень нежные, с неясными жилками; в базальной части жилки плотные, сильно выпуклые (особенно изгиб *CuA* в основании и анальные жилки). Крылья расширены в дистальной части, по форме напоминают задние крылья *Coleoscytidae*, но передний их край часто почти прямой, задний округлый, и анальное поле суженное, не образующее расширения, подобного зачатку *neala*. *ScA* и *ScP* отсутствуют. *R + M* изогнута в основании, часто очень длинная. Радиальные жилки плотные, четкие. *R* почти прямая; *R*₁ отсутствует или очень неясная. *R*₂ в различных родах варьирует в длине: у *Boreoscyta* короткая, у *Archescytinopsis* длинная и впадает в край крыла почти у его вершины. *RS* более или менее длинная с различным числом параллельных нечетких ветвей, т. е. гребенчатого строения. *M* с плотным основным стволом и с очень слабыми тремя или четырьмя ветвями; иногда *M*₂ делится вторично. *CuA* дистально имеет большой нечеткий развилок, величина и форма которого различны в родах и видах: угловатый вытянутый у *Boreoscyta*, короткий у *Archescytinopsis*. Часто передняя ветвь *CuA* соединяется поперечной с *M*₃₊₄. *CuA* сливается в основании с *CuP*; в базальной части жилка плотная, образует изгиб к основанию *M* и соприкасается или сливается на некотором промежутке с последней. *CuP* — слегка изогнутая, тонкая жилка. Анальное поле узкое; *A*₁ и *A*₂ сливаются Y-образно в более или менее длинный стебелек. Длина крыла 6—8 мм.

Представители этого семейства найдены в пермских отложениях р. Сояны, в местонахождениях Ива-Гора и Летопаала.

Тип семейства: род *Boreoscyta* Mart. in litt.

Я выделяю два рода: *Boreoscyta* и *Archescyтинopsis*. К последнему роду я отношу экземпляр, описанный Мартыновым (1933) как заднее крыло рода *Sojanoscytina* Mart.

Теперь, когда известны отпечатки передних и задних крыльев представителей семейства Archescyтинidae (Carpenter 1939; Беккер-Мигдисова), очевидно, что крыло, описанное Мартыновым, не может иметь отношения к *Sojanoscytina*. Представитель нового семейства Pergmoscyтинopsidae Ю. М. Залесского (1939) на самом деле является новым родом (?) семейства Archescyтинidae Till. и также обладает гомонимией передних и задних крыльев. Таким образом, все вышесказанное указывает на ошибку А. В. Мартынова.

Род *Boreoscyta* Mart. in litt.

Крыло дистально веерообразно расширено; передний край его лишь в основании прямой, дистально более или менее выпуклый, задний край округлый. R + M дугообразно изогнута. R прямая, в два раза или более короче, чем RS, и почти равна длине R + M. RS гребенчатая, ряд косых жилок отходит к переднему краю крыла. Основание RS неясно или заменено поперечной жилкой r_{2rs} . R_2 очень короткая, впадает в передний край крыла во второй трети его. M дистально дает четыре-пять ветвей. CuA в базальной части образует большой округлый изгиб и соприкасается его вершиной или сливается на некотором промежутке с основанием M. В дистальной части CuA образует большой остроугольный развилок, ветви которого соединены поперечной жилкой. CuP слегка дугообразно изогнут. A_1 и A_2 дистально сливаются, образуя стебелек.

Поскольку *B. mirabilis* Mart. in litt. известен лишь по рисунку Мартынова, сам же экземпляр утерян, типом рода должен считаться другой вид: *B. nefasta*, gen. n. sp. n.

Род *Boreoscyta* отличается от *Archescyтинopsis* более богатым жилкованием, часто встречаются неясные добавочные ветви M и поперечные жилки в виде теней.

Boreoscyta mirabilis Mart. in litt.

Рис. 1

Р. Союна. Длина сохранившейся части крыла—7,5 мм, полная длина около 8,3 мм; ширина крыла—3,8 мм.

Рисунок и название даны А. В. Мартыновым, но не указан номер экземпляра и местонахождение. Так как материалов по описанию рода и вида также не сохранилось, описание этого вида дается по рисунку А. В. Мартынова. Сам оригинал утерян.

Крыло с прямым передним краем, расширенное к вершине и к основанию суженное. R + M изогнута, равна $\frac{4}{5}$ длины R до поперечной жилки; собственно R очень короткая, так как RS отходит очень рано, но основание ее до поперечной r_{2rs} неясно; последняя жилка очень плотная. R_2 короткая; RS гребенчатая, имеет 4 параллельные ветви. M в основной части слегка изогнута, сливается основанием с CuA, в средней своей части образует шестиугольную ячейку; повидимому, имеет 5 ветвей, но одна ветвь M_1 неясная. M_3 соединена поперечной с M_2 ; M_4 — с передней ветвью CuA. Последняя в основании сливается с CuP и вершиной изгиба сливается с R + M и M. Средняя часть CuA короче базальной, делится очень рано, образуя изогнутую переднюю ветвь и почти прямую заднюю; раз-

вилок CuA с остроугольной вершиной, передняя и задняя ветви соединяются поперечной. CuP слабо изогнута. A₁ и A₂ неясные. Анальное поле узкое, вытянуто в длину.

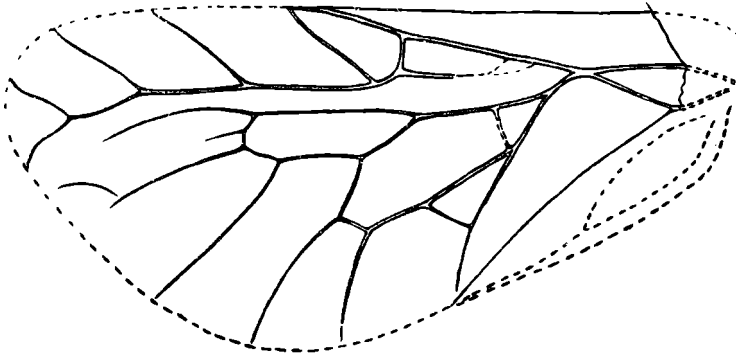


Рис. 1. *Boreoscyta mirabilis* Mart. in litt., Союна.

Boreoscyta nefasta sp. n.

Рис. 2

1854/117, Летопада, 1935. Длина крыла — 7.8 мм, ширина — 3.7 мм.

Крыло дистально веерообразно расширено и равномерно округлено, сильно сужается к основанию. Передний край крыла в базальной части прямой, дистально выпуклый, образует передний отдел веера. R + M изогнута, равна почти $\frac{3}{4}$ R; R₁ отсутствует; R₂ короткая, прямая, отходит поздно; повидимому, основание ее исчезло и заменено уплотненной поперечной r₂rs. Характерно гребенчатое строение RS; в описываемом экземпляре 6 ветвей, направленных косо к переднему краю, параллельно, на равном расстоянии друг от друга. RS изогнута параллельно M₁₊₂ и M₁. Между RS и M₁ прямая поперечная жилка gm. Основная часть M равна половине ее дистальной ветвящейся части, слегка изогнута, сливается на небольшом промежутке с CuA; дистальная часть четырехветвиста. M₁ равна по длине M₃₊₄; M₂ немного менее длины M₁; на расстоянии $\frac{1}{3}$ всей длины M₂ делится

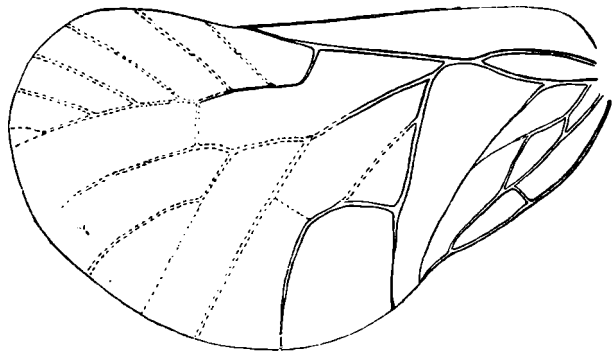


Рис. 2. *Boreoscyta nefasta* sp. n. 1854/117., Летопада (пунктиром обозначены слабые, едва различимые жилки).

на 2 равные ветви. M₃₊₄ простая прямая жилка, соединяется плотной прямой поперечной с передней ветвью CuA. Последняя в основании сливается с CuP, образует небольшой изгиб к основанию M, причем сливается с последней; средняя часть CuP короткая. Дистально CuA образует большой остроугольный развилок; передняя и задняя

ветви связаны изогнутой поперечной жилкой. CuP тонкая, слегка дугообразная. A_1 и A_2 сливаются, образуя длинный стебелек. Сеть поперечных жилок в анальном поле соединяет A_2 с задним краем крыла, A_1 с A_2 и A_1 с CuP косо поперечной жилкой. Анальное поле небольшое, слегка округленное как со стороны CuP, так и со стороны заднего края крыла.

Этот вид отличается от *B. mirabilis* более расширенной, веерообразной дистальной частью крыла, отсутствием базальной части, рано ответвляющейся RS и заменой ее поперечной r_2rs и отсутствием замкнутой центральной ячейки в основании разветвления M.

Boreoscyta imperfecta sp. n.

Рис. 3

1673/117, Ива-Гора, 1935. Длина крыла — 9.0 мм, ширина — 4.85 мм.

Крыло отчетливо сохранилось лишь в дистальной своей части, базальная неясна. Передний край крыла почти прямой. Дистальная часть крыла расширена, базальная сужена. R_1 отсутствует. RS отходит от R

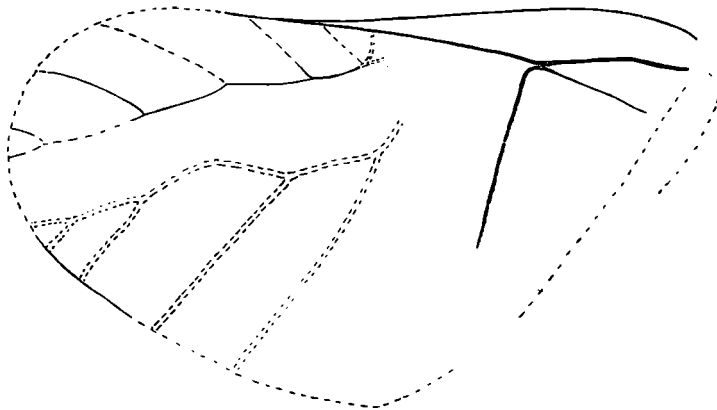


Рис. 3. *Boreoscyta imperfecta* sp. n. 1673/117, Ива-Гора.

очень рано, основание ее неясно. На всем протяжении RS отходят от нее к переднему краю короткие параллельные ветви. Поперечная r_2rs в основании RS неясная, почти незаметная. $R + M$ дугообразно изогнута. R_2 впадает в край крыла на середине расстояния от точки ее ответвления до вершины. M более или менее четкая, в дистальной части несет 4 ветви, в базальной части на отпечатке не сохранилась. Передняя ветвь M с небольшим развилком. CuA в базальной части образует изгиб к $R + M$. Анальная область плохо сохранилась.

Род *Archescyтинopsis* gen. n.

Крыло равномерно расширено в дистальной части и сужено в основании. Нет резкой веерообразной дистальной части, как у *Boreoscyta*. Передний край крыла прямой или лишь слегка вогнут в средней части и слегка выпуклый в дистальной и базальной. R_2 более или менее длинная. RS у вершины образует развилок с 2—3 ветвями. M трехветвистая. CuA сливается с CuP в основании, образует тупоугольный изгиб в базальной части, вершиной которого соприкасается с основанием M или сли-

вается с нею, дистально образует небольшой, но широкий развилок. CuP прямая или слегка дугообразная. A_1 и A_2 сливаются в стебелек. Анальное поле небольшое, треугольное.

Тип рода *Archescytinopsis latipennis* (Mart.).

Этот род, имея много общего с родом *Boreoscyta*, отличается от него более упрощенным жилкованием. Если бы не была доказана гомонимия крыльев семейства Archescytinidae, крылья рода *Archescytinopsis* могли бы вполне считаться задними крыльями этих насекомых. Таким образом, этот род является как бы связующим звеном между семейством Archescytinidae и Boreoscytidae.

Archescytinopsis latipennis (Mart.)

Рис. 4

1933, *Sojanoscytina* (?) *latipennis*, Martynov A. Bull. Ac. Sci USSR, p. 887, fig. 5. 129/2334, Ива-Гора, 1929. Длина крыла — 6.0 мм, ширина — 2.9 мм.

Это крыло описано А. В. Мартыновым ошибочно как заднее крыло представителя семейства Archescytinidae и предположительно отнесено к роду *Sajanoscytina*. Поскольку это крыло не связано с надкрыльями какого-либо вида этого семейства, а представляет собой одиночный отпечаток, и поскольку задние крылья представителей этого семейства описаны Карпентером (1939), несомненно, что Мартынов был не прав, относя эту форму к роду *Sojanoscytina*.

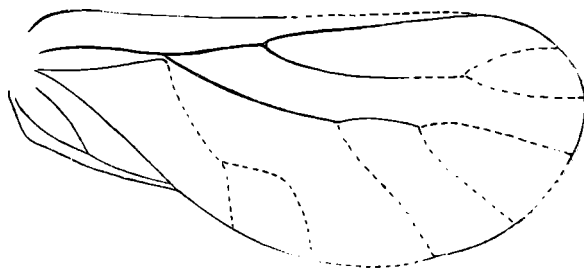


Рис. 4. *Archescytinopsis latipennis* (Mart.) 129/2334, Ива-Гора.

Передний край крыла прямой. $R + M$ слабо выпуклая, слегка длиннее, чем основной ствол R . R_2 впадает в передний край близ вершины. RS дистально дает небольшой развилок; поперечные неясны. Основной ствол M равен $\frac{4}{5}$ ветвящейся дистальной ее части. M трехветвистая. CuA в основании сливается с CuP , в базальной части дает тупоугольный изгиб к основанию M_1 , а в дистальной — средней величины развилок с дугообразной передней ветвью. Средняя часть CuA длиннее, чем базальная и дистальная. CuP прямая; A_1 и A_2 дугообразны, сливаются в длинный стебелек. Анальное поле небольшое.

Archescytinopsis flexuosa sp. n.

Рис. 5 и 6

94/1017, Летопада, 1934. Длина крыла — 6.8 мм, ширина — 3.2 мм.
94/775, Ива-Гора, 1934. Длина крыла — 6.65 мм, ширина — 2.9 мм.

Передний край крыла прямой, дистально слегка выпуклый. $R + M$ длинная, в 1.5 раза длиннее, чем R , лишь слегка изогнута. R_{1+2} равна $\frac{1}{2}$ длины R ; R_1 короткая неясная; R_2 длинная, в 3 раза длиннее, чем R_{1+2} ; RS неясная с тремя короткими ветвями. Основной ствол M равен $\frac{3}{5}$ дистальной ветвящейся части M . Последняя имеет 3 ветви. Основной

ствол М, M_{1+2} и M_1 образуют жилку, параллельную RS. CuA дает в основании небольшой угловатый изгиб, который сливается вершиной с основанием М. Конец CuA образует большую почти квадратную ячейку. Передняя ее ветвь изогнута, в 2 раза длиннее задней и соединяется короткой, неясной поперечной с M_{3+4} . Анальное поле округлое небольшое. A_1 и A_2 неясные, сливаются в стебелек.

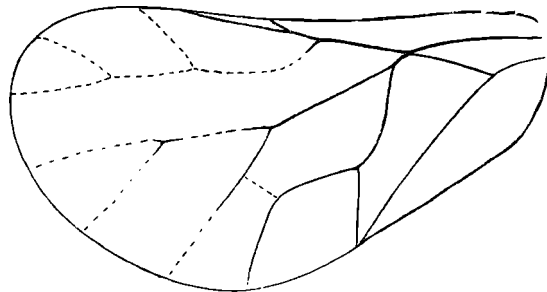


Рис. 5. *Archescytinopsis flexuosa* sp. n. 94/1017,
Летопада.

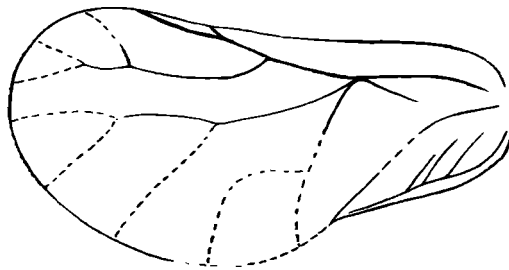


Рис. 6. *Archescytinopsis flexuosa* sp. n. 94/775,
Ива-Гора.

Этот вид напоминает *A. latipennis*, отличаясь от него более широкой дистальной частью надкрылья, наличием 3 ветвей RS, широким развилком CuA, а также меньшей длиной R_2 , RS и общего ствола М.

Archescytinopsis vitrea sp. n.

Рис. 7

41/6114, Ива-Гора, колл. ВСЕГЕИ, сборы Я. А. Смоленского.
Длина крыла — 6.7 мм, ширина — 2.8 мм.

Крыло. Вершина крыла слегка вытянута, средняя часть расширена, передний край крыла почти прямой. $R + M$ лишь слегка изогнута, равна по длине основному стволу R. R_2 впадает в передний край крыла, не доходя до вершины. RS дистально дает небольшой развилок. Поперечные жилки отсутствуют; основной ствол М равен половине ветвящейся дистальной части М. Последняя трехветвиста. CuA в основании сливается с CuP, дает в базальной части тупоугольный изгиб к основанию

М, в дистальной части образует средней величины развилок с дугообразной передней ветвью. Средняя часть CuA длиннее базальной и дистальной. CuP прямая. A₁ и A₂ дугообразны, сливаются в длинный стебелек. Анальное поле небольшое.

Этот вид очень близок к *A. latipennis*. Отличается от него лишь по форме крыла, с его острой вершиной и меньшей длиной основных стволов R и M.

* *
*

Как мы видим, всего найдено лишь 7 экземпляров, принадлежащих, однако, к 6 видам и 2 родам. При таком относительном разнообразии и полном отсутствии серийного материала установить характер индивидуальной изменчивости, точно установить систематические признаки очень трудно. По отношению же к новой, столь своеобразной группе это почти невозможно.

Необходимо прежде всего решить вопрос о природе этих крыльев — представляют они собой надкрылья или задние крылья?

Возможны три решения этого вопроса:

- 1) отпечатки представляют собой надкрылья, причем задние крылья отсутствуют вовсе (насекомые были двукрылыми);
- 2) отпечатки являются задними крыльями, причем передние в той или иной степени редуцированы, вплоть до полного исчезновения (насекомые также были двукрылыми);
- 3) отпечатки представляют собой нормальные задние крылья при наличии функционирующих передних крыльев.

Чтобы установить наибольшую вероятность одного из этих случаев, необходимо уяснить функциональные качества описанных крыльев.

Как известно, передний край передней пары крыльев активно летающих насекомых, рассекая воздух при взмахе, испытывает наиболее сильное давление: это обуславливает необходимость его укрепления. Укрепление переднего края крыла у многих *Номортега* осуществляется путем склеротизации субкостального поля или утолщения его сдвиганием или сближением передних жилок к краю крыла.

Задние крылья при наличии передних большей частью выполняют колебательные функции. В крыльях с дифференцированной *neala* колебательные функции выполняются также этой частью крыла; у тех же крыльев, которые не обладают обособленной *neala*, они выполняются лишь расширенной дистальной частью крыла с ослабленной системой жилок. Второго типа задние крылья мы встречаем у всех *Sternorrhyncha*, тогда как первый тип характерен для *Auchenorrhyncha*.

В описанных мною крыльях имеет место лишь слабая склеротизация субкостальной и анальной областей крыла и утолщение выпуклых в базальной части основных жилок крыла (R + M, A₁ и A₂ и основания M и CuA). В дистальной своей части все жилки настолько слабы и расплыв-

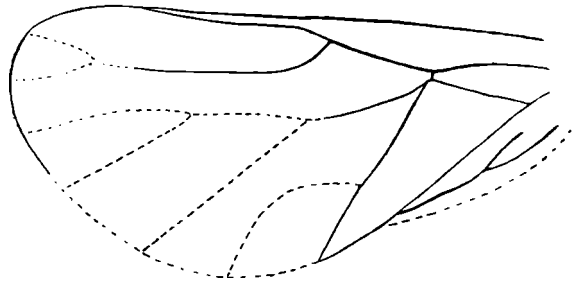


Рис. 7. *Archescytinopsis vitrea* sp. n. 41/6114, Ива-Гора.

чаты, что едва различимы в виде теней. Дистальная часть крыльев *Boreoscytidae* к тому же сильно расширена и прозрачна, что с несомненностью говорит о ее колебательной функции. Крылья эти — активные органы полета.

Слабая склеротизация переднего края в основании описанных крыльев, однако, не делает обязательным наличие второй — передней пары крыльев, заменяющей недостаток склеротизации их переднего края.

Это мы видим, например, в задних крыльях самцов современных *Strepsiptera*, у которых передние крылья редуцированы до придатков весьма незначительных размеров. У *Strepsiptera* склеротизация переднего края крыла в области C, Sc и R очень незначительна, жилки также уплотнены в основании.

Хотя наши знания в области изучения функции крыльев насекомых еще очень недостаточны, можно, однако, предположить, что для специфического, недолговременного полета, который характерен для многих *Sternorrhyncha*, слабая склеротизация вполне достаточна. Наш анализ, таким образом, одинаково говорит как в пользу наличия передней пары крыльев, так и в пользу отсутствия таковой.

Если анализировать другой факт, более может быть веский, а именно жилкование крыльев, то и здесь мы встречаем противоречия.

У всех известных *Hemiptera Palaeorrhyncha* (*Archescytinidae*) и *Sternorrhyncha* CuA имеет изгиб в базальной части надкрылья; в базальной части заднего крыла таковой не наблюдается. Казалось бы, этот признак вполне говорит в пользу причисления наших отпечатков к передним крыльям и *Boreoscytidae* следует считать за ранний случай диптеригии. Однако уже почти полная гомономия передних и задних крыльев древних *Palaeorrhyncha* дает право ожидать полную гомономию их у некоторых представителей. Очевидно, описывая *Archescytinopsis latipennis* как заднее крыло рода *Sojanoscytina* Mart., А. В. Мартынов считал подобную полную гомономию передних и задних крыльев *Archescytinidae* вполне возможной. В данном случае важно выяснить, является ли подобное строение CuA исходным, т. е. архаичным, или это последующая функциональная адаптация? Я пока не могу дать окончательный ответ на этот вопрос, тем более, что изогнутость CuA, хотя и характерна для передних крыльев, однако во многих случаях в реальном виде выражена в надкрыльях стрекочущих форм (сверчки, кузнечики). В известных нам случаях эти надкрылья обладают также и сильно утолщенными выпуклыми изогнутыми поперечными жилками. Принципиально подобная же вторичная изогнутость CuA возможна и в задних крыльях при отсутствии передних.

В описанных крыльях *Boreoscytidae*, как и у некоторых *Archescytinidae*, имеется не только резкий изгиб CuA, но и сильная выпуклость как этой жилки, так и обеих анальных, соединенных изогнутыми поперечными. Все эти выпуклые жилки создают ряд твердых ребер, вызывающих, вероятно, звук при трении либо крыла о крыло, либо крыла о части спинки.

Из сказанного выше ясно, что вопрос о природе наших отпечатков, о том, являются ли они передними или задними крыльями, остается пока открытым. Тем труднее, следовательно, выяснить филогенетическую связь этого семейства с другими пермскими группами. Анализ жилкования семейства *Boreoscytidae*, будь это диптеригия или нормально развитая пара задних крыльев при наличии передних, в равной мере указывает на близкое родство их с представителями группы *Palaeorrhyncha* — пермскими *Archescytinidae*. Раннее ответвление RS, большей частью трех-

реже четырехветвистая M_1 , сильный изгиб CuA в основании крыла и большой изогнутой развилкой ее в дистальной части, небольшое округлое анальное поле и легкая склеротизация основания крыла (субкостальной и анальной областей), — все это признаки, характерные для *Archescytinidae*.

Прежде чем касаться истории этих близких семейств, мне хотелось бы сказать еще несколько слов о происхождении *neala* заднего крыла и о ее связи с функцией задних крыльев.

Вопрос о происхождении *neala* заднего крыла и *jugum* переднего крыла был подробно разобран в работах А. В. Мартынова (1924, 1925, 1937). *Jugum* переднего крыла и зачаток *neala*, т. е. развитый *jugum* заднего крыла, появляются у насекомых еще на ранних стадиях эволюции *Pterygota* при гомонимии передних и задних крыльев. Происхождение этих югальных зачатков (по А. В. Мартынову) тесно связано с появлением первых *Neoptera*, складывающих крылья на спине. Совершенно очевидно, что обособление этого зачатка было функционально обосновано и связано с реконструкцией склеритов основания крыла, с образованием механизма, обеспечивающего натяжения перепонки при взмахе и ее складывание. Таким образом, этот первичный зачаток *jugum* представлял собой очень небольшой участок эластичной перепонки, необходимый лишь при складывании крыльев, еще в то время расширенных в основании, следовательно, важный для поворота крыла. Этот небольшой участок крыла был ограничен двумя жилками, *vena cardinalis* — спереди и *vena arcuata* — сзади, снабженными трахеями, нервами и наполненными кровью. Развитие способности складывать крылья сыграло, как указывает Мартынов (1924, стр. 179—180; 1925, стр. 497—500), большую роль в жизни насекомого, подобно появлению голометаболии. В дальнейшем в различных группах *Neoptera* этот зачаток *jugum* приобрел в задних крыльях, а позднее, у двукрылых, и в передних крыльях,² новое функциональное значение, участвуя в полете как колеблющаяся или направляющая токи воздуха часть крыла.

На разных этапах эволюции групп насекомых *jugum* развивался весьма неодинаково, причем процессы развития и редукции первичного *jugum* шли часто параллельно. На ранних стадиях развития *Neoptera* эти адаптации к различным условиям существования, видимо, были не менее распространены, чем в настоящее время. Однако раз развившись в *neala* и приобретя важное функциональное значение, эта область должна была стать более устойчивой и случаи редукции ее в процессе эволюции должны были становиться все более и более редкими.

Таким образом, *neala* и *jugum* — образования гомологичные по своему происхождению, но отнюдь не аналогичные по выполняемой ими функции. Функция *jugum* заключалась лишь в обеспечении механизма складывания крыла; разросшаяся *neala* приобретает самостоятельную летательную функцию колеблющейся пластины. Появление *neala*, т. е. разрастание

¹ Большинство представителей семейства *Archescytinidae* имеют трех- или четырехветвистую M , без дополнительных ветвей (канзасские виды из пижней перми, большая часть сояньских видов из верхней перми). Однако даже в верхней перми Сояны встречаются более архаичные формы как с дополнительными дистальными ветвями M , так и с самостоятельной, ответвляющейся более базально M_2 (заднее крыло *Sojanoscytina ramosa* В.-М.). В пижней перми Чекарды (р. Сырва) мы встречаем архаичную *Uraloscytina multinevrosa* В.-М., у которой имеется 5 основных ветвей M , но и M_2 и M_1 дополнительно ветвятся.

² Мартынов (1924, стр. 171) пишет: «У *Diptera* задние крылья редуцированы до жужжал, а передние у большей половины принимают форму, отвечающую передним и задним крыльям вместе, напр., крыльям *Hymenoptera* (*aculeata*). Наружная лопасть (*alula*) их есть *jugum*, а *squamae alaris* и *thoracalis* суть разрастания пост-югальной перепонки. Югальных жилок нет».

jugum, происходило в различных группах на разных этапах их развития. Некоторые отряды Neoptera впоследствии утратили югальную часть крыла (что часто связано с особым гребным типом полета — Mecoptera и др.) и neala не приобрели. Повидимому, уже в некоторых семействах Palaeorrhyncha могла проявляться редукция югальной области. Особенно вероятно она в группах специализованных, типа Archescytinidae.

Специфическое развитие крыльев Sternorrhyncha обусловлено, очевидно, ранним исчезновением югального зачатка крыла и, следовательно, неспособностью развить neala. Отсюда колебательные функции переднего и заднего крыльев этой группы выполняются задним краем, именно их дистальной частью. В надсемействе Psylloidea (современные псиллиды) колебательные функции почти целиком выполняются дистальной частью задних крыльев; наоборот, у надсемейства Aphidoidea (современные тли) задние крылья редуцировались и выполняют лишь функцию подкрылка neala и alula. Крылья тлей — яркий случай дигтеригии (двукрылости); их задние крылья крепко сцеплены с передними крючками.

Вернемся снова к вопросу о филогении описанного семейства Boreoscytidae и пермских Archescytinidae.

История этих близких семейств представляется мне в таком виде. Пермо-карбоновые Palaeorrhyncha представляли собой большую многообразную группу древних предков всех современных Homoptera. Известные нам представители говорят об их широком распространении в указанное время и разнообразии функциональных адаптаций в различных семействах. Сходное жилкование пермских Archescytinidae и пермских Psocoptera говорит не только о функциональной однотипности, но и о филогенетических связях этих групп. Так, некоторые представители этих семейств имеют поразительное сходство в жилковании крыльев. Однако происхождение Homoptera непосредственно от Psocoptera отнюдь нельзя считать доказанным. Psocoptera в своем большинстве представляют в перми уже специализованную группу. Все многообразие различного жилкования крыльев пермских Homoptera, как многоветвистых склеротизованных и прозрачных, так и с бедным жилкованием, трудно вывести из уже специализованного более или менее обедненного жилкования Psocoptera, обладавших уже перепончатыми летными крыльями со специфически изогнутыми жилками. По всей вероятности существовала в карбоне и другая промежуточная группа примитивных предков Homoptera с псоцидным ротовым аппаратом, подвижной головой с gula и еще первично склеротизованными крыльями,¹ с богатым жилкованием.

Пермские Archescytinidae по всей вероятности являются наиболее специализованными представителями этой группы и мембранизация их крыльев есть очевидная специализация, летательное совершенствование. Описанный мною нижнепермский вид *Uraloscytina multinervosa* из Чекарды (1944) с несомненностью указывает на изначальную многоветвистость и склеротизацию крыльев у наиболее древних форм Homoptera. Не следует забывать, что поскольку мембранизация имеет очень большое функциональное значение в усовершенствовании крыла как органа полета, то и проявлялась она на разных ступенях развития всего отряда Homoptera в целом. Эти, рано специализованные («мембранизованные») на архаичной основе жилкования, группы получали каждый раз на данном этапе развития большие преимущества, позволившие им достигнуть широкого распространения. Вероятно этим следует объяснить столь

¹ Примером первичной склеротизации надкрыльев может служить большинство представителей Blattoidea (Мартышов 1937, стр. 100).

частое нахождение в ископаемом состоянии именно подобных боковых ветвей, а не непосредственных предков. Эти последние очевидно не обладали столь полезными приспособлениями, которые развились у их потомков, и поэтому были значительно менее распространены и не смогли сохраниться в ископаемом виде.

Ярким примером ранней специализации лётных крыльев, ранней мембранизации на архаичной основе жилкования являются все *Palaeoptera*, получившие такие преимущества еще в нижнем карбоне и завоевавшие воздух столь рано. Ранняя специализация и гигантизм *Palaeoptera* и послужили причиной вымирания большинства представителей этого подкласса. *Palaeoptera*, специализируясь столь быстро и узко в области лётных крыльев, не приобрели ни способности складывать крылья, преимущества подкласса *Neoptera*, ни многих других биологических преимуществ (например, в развитии), которые привели впоследствии к расцвету наиболее прогрессивные отряды насекомых с полным превращением.

Среди широко распространенных пермо-карбонных *Palaeorrhyncha* можно ожидать уже самые разнообразные типы адаптации крыльев. Одной из таких адаптаций и надо считать семейство *Boreoscytidae*, форма крыльев которых филогенетически или лишь конвергентно функционально сходна с *Homoptera Sternorrhyncha*. В первом случае мы должны считать, что *Boreoscytidae* являются звеном между *Palaeorrhyncha* и *Sternorrhyncha*. Во втором случае это лишь изменение крыла, обусловленное сходным типом полета, эволюция, движимая законами аэродинамики на фоне филогенетически однородном.

Мне кажется, что в истории *Homoptera* имели место отмеченные ниже пути эволюции главных групп *Homoptera*. В основе этого эволюционного направления были предковые формы с первичной склеротизацией и гомономией крыльев, с многоветвистым жилкованием, с зачатком или лишь с небольшим *jugum*, с подвижной головой (с *gula*) и слабо развитым сосущим аппаратом.

Из этой примитивной группы произошли все *Homoptera* и *Heteroptera*.¹

Группа *Palaeorrhyncha*, возможно, объединявшая предков как *Sternorrhyncha*, так и *Auchenorrhyncha*, очевидно, была необычайно многообразна, с гомономными крыльями, с *jugum* и многоветвистым жилкованием у одних форм, с редукцией *jugum* и жилкования у других (более специализованных); от них отделились, повидимому, два ствола: один дал начало всем *Sternorrhyncha*; эти формы обладали расширенной дистальной частью заднего крыла, нормальным анальным полем (как в надкрыльях) и утратили *jugum*; голова их была неподвижна, *gula* редуцирована. Другой ствол, также с неподвижной головой, получил в задних крыльях некоторое расширение анальной области. Этот ствол быстро разделился на две ветви: одна из них утратила *jugum* в самом начале или сохранила лишь зачаток его и быстро специализовалась в лётных качествах передних крыльев с расширением анальной или медиальной области задних крыльев — это был ствол *Palaeontinoidea*. Другая ветвь пошла по пути медленного развития передних и задних крыльев с разрастанием югальной области в *neala* — это были предки всех современных *Auchenorrhyncha*.

¹ Может быть, эти примитивные формы были представителями *Palaeorrhyncha*, однако морфология как *Archescytinidae*, так и *Boreoscytidae* нам неизвестна. Если *Palaeorrhyncha* лежат в основе всех *Hemiptera*, то следует ожидать у них подвижную голову с *gula*. Этот вопрос может быть решен лишь при находке остатков тела и особенно головы.

ЛИТЕРАТУРА

- Залесский Ю. М. 1939. Пермские насекомые бассейна р. Сылвы и вопросы эволюции в классе насекомых. III. Новые представители Protohymenoptera, Homoptera, Pemipsocoptera, Psocoptera, Protoperlaria, Isoptera и Protoblatoidea. Пробл. палеонт., 5, стр. 33—91.
- Мартынов А. В. 1922. О двух типах крыльев насекомых и их эволюции. Русск. зоол. журнал, 4.
- 1937. О крыльях термитов в связи с вопросом филогении этой и соседних групп насекомых. Сб. памяти акад. Н. В. Насонова. АН СССР, стр. 83—150.
- Родендорф Б. В. 1949. Эволюция летательного аппарата насекомых. Тр. Палеонт. инст., 16.
- Сагренгер F. M. 1931. The lower Permian insects of Kansas. Part 4. The order Hemiptera and addition to the Palaeodictyoptera and Protohymenoptera. Amer. Journ. Sci., 22, p. 113—130.
- 1939. The Lower Permian insects of Kansas. Part 8. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plecoptera and Protoperlaria. Proc. Amer. Acad. of Art and Sci., 73, No 3, p. 29—70.
- Мартынов А. В. 1925. Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insecten und ihre Evolution. Ztschr. Morph., Ökol. der Tiere, 4. H. 3, p. 465—501.
- 1933. On the Permian family Archescytinidae (Homoptera) and its relationships. Изв. АН СССР, стр. 883—894.
- Мейхнер J. 1935. Ordnung Strepsiptera Kirby. p. 1349—1382 in: K ü k e n t h a l. Handbuch der Zoologie, 4, Hälfte 2, Insecta 2.

В. Е. РУЖЕНЦЕВ

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ ВЕРХНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ АММОНИТОВ

Верхнепалеозойские аммониты представляют разносторонний интерес для исследователя. И стратиграф, и систематик, и биолог-эволюционист находят в изучении этой группы обоснованные ответы на стоящие перед ними вопросы. Некоторые из ранее опубликованных нами работ могут служить подтверждением этого вывода (Руженцев 1937a, 1937b, 1938, 1939, 1940, 1945, 1946, 1947, 1948). Верхнепалеозойские аммониты интересны, между прочим, и в том отношении, что их приспособление к условиям жизни шло весьма различными путями. Это сказалось в большом разнообразии, во-первых, внешней формы раковины и, во-вторых, типов усложнения перегородки и ее внешнего контура — лопастной линии. Особенно поражает разнообразие способов усложнения лопастной линии, — почти каждое семейство отличается в этой части структуры некоторыми оригинальными особенностями. Вопрос этот настолько интересен, что на нем мы остановимся несколько подробнее.

Давно известно, что лопастная линия аммонитов имеет важнейшее систематическое значение. Можно лишь подчеркнуть, что таково ее значение не только на низших ступенях классификации, как думал Б. Л. Личков (1926), но и при выделении семейств и надсемейств. Однако правильное решение вопросов систематики возможно только в том случае, если лопастная линия изучается генетически, т. е. в историческом развитии. Статическое изучение ее, свойственное сторонникам описательного (иконографического) метода в палеонтологии, нередко приводило и будет приводить в дальнейшем к ложным таксономическим выводам. Объединение родов *Agathiceras* и *Adrianites*, *Popanoceras* и *Stacheoceras* и ряда других, проводившееся прежними авторами, совершенно искусственная систематика семейства *Popanoceratidae*, принятая в новой работе Миллера и Фёрниша (1940a), и многие другие заблуждения в классификации аммонитов обязаны формальному подходу к изучению лопастных линий. Исследование их р а з в и т и я позволяет избежать подобных заблуждений и дать научно обоснованную классификацию аммонитов.

Прежде чем перейти к рассмотрению типов эволюционных изменений лопастной линии каменноугольных и пермских аммонитов, мы должны уделить внимание другому вопросу — возможности буквенного обозначения лопастной линии, т. е. возможности составления таких ф о р м у л лопастных линий, которые фиксировали бы порядок возникновения лопастей в процессе онтогенетического развития. Для некоторых аммонитов такие формулы уже были составлены немецкими палеонтологами (Ведекинд 1916, 1918; Динер 1916; Шмидт 1921, 1925; Шиндевольф 1922, 1923, 1924, 1928). Среди советских авторов формулы лопастных линий употреблял

Л. С. Либрович (1940). Однако до сих пор буквенные обозначения применялись для относительно простых лопастных линий, причем даже для них решение задачи не всегда давалось однозначное. Наши исследования, частично уже опубликованные (Руженцев 1946), показывают, что в результате детальных онтогенетических наблюдений можно составить формулы лопастных линий даже для таких сложно организованных аммонитов, как *Vidrioceratidae*, *Popanoceratidae*, *Medlicottiidae* и др., не говоря уже о более простых в отношении структуры перегородки формах. Надо заметить, однако, что во многих случаях формулы эти получаются довольно сложными, требующими введения специальных знаков.

Об исходной формуле лопастной линии. В настоящее время еще нет единомыслия по вопросу о происхождении первичных элементов лопастной линии. Вследствие этого разные авторы для одних и тех же аммонитов предлагают различные формулы. Состояние этого вопроса хорошо охарактеризовано у Либровича (1940), который пишет: «Здесь необходимо еще отметить, что для некоторых представленных в изученных мною коллекциях родов аммоноидей существуют формулы лопастей сутурных линий, выработанные преимущественно германскими палеонтологами... и имеющие своей целью ввести буквенное обозначение для различных элементов этой линии, отражающее происхождение и последовательность в появлении этих элементов в течение онтогенетического развития данной формы. Признавая дальнейшую разработку таких формул лопастных линий, отражающих происхождение отдельных их элементов, теоретически весьма интересной и полезной, я в настоящей работе после диагнозов многих родов привожу и существующие для них формулы лопастей». Однако несколько ниже автор добавляет: «... установление происхождения и порядка появления того или другого элемента сутурной линии пока производится методами, допускающими субъективные толкования, что отчетливо отражается и на разнообразии формул для одного и того же рода, предлагаемых различными исследователями». Остановимся на этом вопросе подробнее.

Р. Ведекинд (1916) исходит в своих построениях из первичной лопастной линии ELJ , где E обозначает сифонную, L — боковую и J — антисифонную лопасть (седла не учитываются). Боковая лопасть по своему положению может быть умбональной (Lu), если она пересекается умбональным швом, субумбональной (Ls), если она примыкает к умбональному шву, и латеральной (Ll), если она расположена посреди боковой стенки. Дальнейшее развитие первичной лопастной линии протекает различно у разных групп аммонитов. Так, например, у подпорядка «*Cheilocerata*», который включает среди других роды *Cheiloceras* и *Goniatites*, следующая и заключительная стадии лопастной линии изображаются формулой EA_1LU_1J , где A обозначает адвентивную лопасть, а U — оборотную (*Umschlaglobus*), расположенную на внутренней стороне раковины. У подпорядка «*Prolobitacea*», который среди других включает также роды *Gastrioceras*, *Paralegoceras*, *Schistoceras* и *Metalegoceras*, лопастная линия имеет формулу $ELU_{II}U_1J$ или более сложную. Нетрудно заметить, что между двумя формулами, выведенными Ведекиндом, существует весьма серьезное различие, которое должно указывать на различное происхождение аналогичных элементов лопастной линии двух рассмотренных групп. Однако Г. Шмидт (1921) опровергает построения Ведекинда, касающиеся группы «*Prolobitacea*», и утверждает, что в обоих случаях лопастные линии имеют одинаковое происхождение и формулу. Последняя изображается им в виде $ELUKI$, где E обозначает сифонную, L — боковую, U — умбональную, K — шовную (*Kehllobus*) и I — антисифон-

ную лопасть. Эта формула идентична с формулой EA_1LU_1J , хотя индексы для одних и тех же сутурных элементов взяты различные. Введение шовной лопасти K в число первичных оспаривалось $O.$ Шиндевольфом (1924), который в своих выводах ближе стоит к Ведекинду. Тем не менее Шмидт (1925) категорически подтверждает свое первоначальное мнение и, более того, говорит, что лопастная линия $ELUKI$ является одним из важнейших признаков всех латиселлатных и ангустиселлатных аммонитов.

$K.$ Динер (1916) почти одновременно с Ведекиндом также посвятил большую статью вопросам развития лопастной линии и пытался показать процесс развития в виде ряда формул. Фактический материал, на котором он основывает свои выводы, заимствован преимущественно из работы $B.$ Бранко (1879—80) и частично из работы $D.$ П. Смита (1903). Динер фиксирует в своих формулах не только лопасти (большими буквами), как это делают другие авторы, но и седла, для которых он употребляет строчные буквы. Цифровые индексы указывают порядковый номер перегородки, на которой впервые появляется тот или иной элемент лопастной линии. Формулы получаются в этом случае очень сложными, что можно пояснить следующим примером. Аммонит, формула которого по Шмидту будет $ELUKI$, должен быть обозначен по Динеру следующим образом, если боковые лопасти возникли у него на 3-й перегородке:

$$\frac{E_2}{2} + e_3 + E_3 + e_3 + L_1 + i_3 + I_3 + i_3 + \frac{I_2}{2} \cdot$$

Не говоря уже о громоздкости такого обозначения, оно практически совершенно неприменимо в тех случаях, когда приходится иметь дело с аммонитами, обладающими большим количеством сутурных элементов. Установить момент появления каждой лопасти у сложных представителей — дело почти невозможное. Кроме того, надо учитывать то обстоятельство, что на промежуточных стадиях онтогенеза появление каждого зубчика не может быть строго приурочено к одной и той же перегородке. Новый сутурный элемент у одного индивида может появляться, скажем, на 40-й перегородке, а у другого — на 41-й или еще позднее. Мы будем сталкиваться здесь с индивидуальными вариациями в онтогенезе. Учитывая сказанное, нет возможности присоединиться к той методике обозначения лопастных линий, которая была предложена Динером.

Из приведенного краткого обзора видно, что формулы даже простейших 8-лопастных аммонитов еще не установлены окончательно и порождают горячие споры. Тем более не решен вопрос о генетических формулах более высоко организованных родов. Поэтому Либрович (1940), указывая формулы разных родов, вынужден приводить несколько вариантов. Например:

- 1) Род *Imitoceras* Schindewolf:
 - a) по Ведекинду — EA_1LuI или EA_1LuU_1I ,
 - b) по Шиндевольфу — $EALUI$,
 - c) по Шмидту — $E I . U K I$.
- 2) Род *Prolecanites* Mojsisovics:
 - a) по Шиндевольфу — $ELU_{II}U_IU_{III}U_{IV}I$,
 - b) по Шмидту — $ELUK_2K_3K_1I$.

Все это говорит о том, что вопрос, правильно поставленный, совершенно недостаточно разработан. Для получения точных результатов у цитированных выше авторов нехватает безукоризненных онтогенетиче-

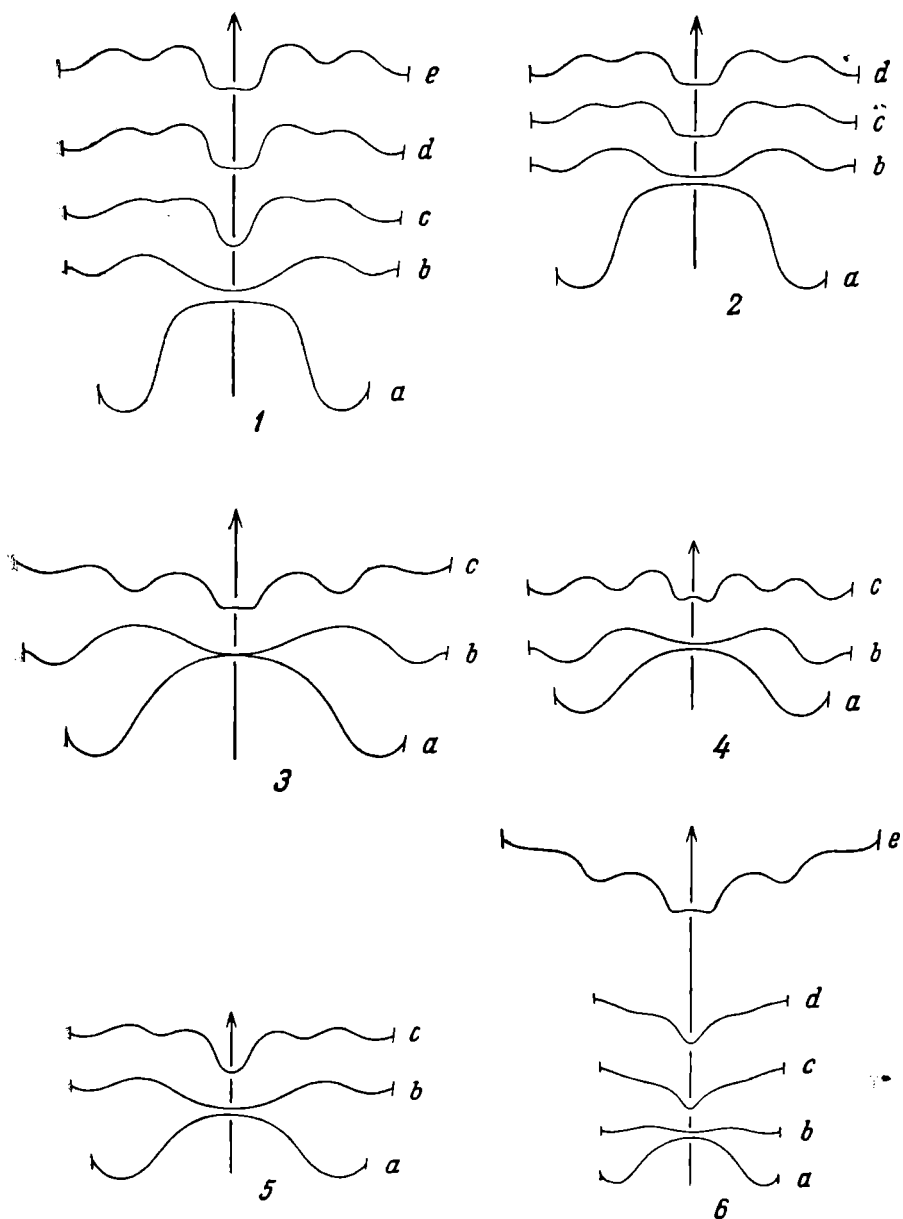


Рис. 1. *Glaphyrites* sp. Р. Урал, верхний карбон.

Рис. 2. *Eoasianites* sp. Местонахождение и возраст те же.

Рис. 3. *Paraschistoceras optatum* Ruzh. Местонахождение и возраст те же.

Рис. 4. *Agathiceras uralicum* (Карп.). Р. Сакмара, верхний карбон.

Рис. 5. *Prothalassoceras* sp. Р. Урал, верхний карбон.

Рис. 6. *Aristoceras chkalovi* Ruzh. Местонахождение и возраст те же.

Во всех случаях *a*, *b*, *c*, *d* соответственно первая, вторая, третья и четвертая лопастные линии. Увеличение $\times 50$.

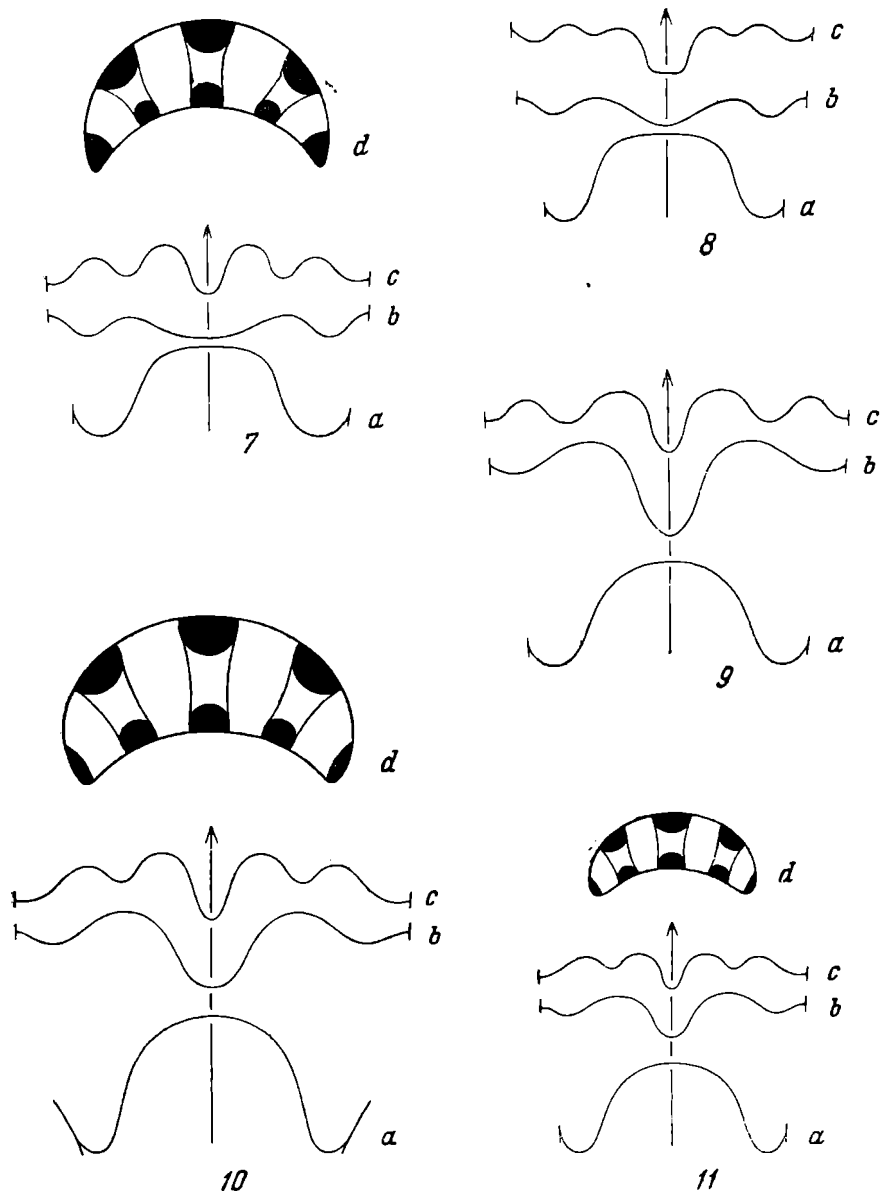


Рис. 7. *Kargalites typicus* Ruzh. Р. Актасты, артинский ярус.
 Рис. 8. *Crinites krotowi* (Карп.). Холм Шиханчик вблизи г. Тра-тау, верхнеартинские отложения.
 Рис. 9. *Daraqelites elegans* Tsher. Местонахождение и возраст те же.
 Рис. 10. *Neopronorites* sp. Местонахождение и возраст те же.
 Рис. 11. *Artioceras rhipaeum* Ruzh. Р. Актасты, артинский ярус.
 Во всех случаях *a*, *b*, *c* соответственно первая, вторая и третья лопастные линии; *d* — седьмая или восьмая перегородка. Увеличение $\times 50$.

ских наблюдений. Поэтому разработке и с х о д н о й ф о р м у л ы л о п а с т н о й л и н и и к а м е н н о у г о л ь н ы х и п е р м с к и х а м м о н и т о в н а м п р и ш л о с ь п р е д п о с л а т ь н а б л ю д е н и я н а д н а ч а л ь н ы м о н т о г е н е з о м р а з л и ч н ы х и х п р е д с т а в и т е л е й. Б ы л и и с с л е д о в а н ы: и з в е р х н е г о к а р б о н а — *Glaphyrites*, *Eosianites*, *Schistoceras*, *Agathiceras*, *Prothalassoceras* и *Aristoceras* (рис. 1—6); и з а р т и н с к о г о я р у с а — *Paragastrioceras*, *Kargalites*, *Crimites*, *Daraelites*, *Neopronorites* и *Artioceras* (рис. 7—12). В результате исследования было установлено, что во всех этих случаях начальное развитие лопастной линии происходит однотипно, хотя и р а з н ы м и т е м п а м и. Ввиду того, что применявшиеся прежде символы не всегда правильно отображают сущность той или иной лопасти и, кроме того, различны у разных авторов, мы берем несколько иной набор

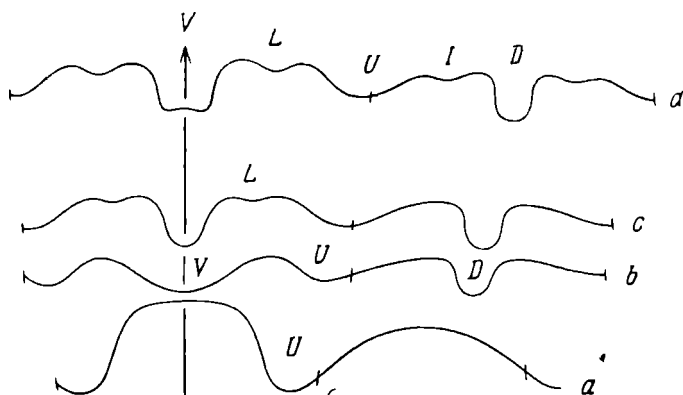


Рис. 12. Начальный онтогенез лопастной линии *Paragastrioceras* sp. a, b, c — первая, вторая и третья лопастные линии; d — шестая лопастная линия. Холм Шиханчик вблизи г. Тра-гау. Увеличение $\times 50$.

индексов, которые ближе соответствуют общепринятым названиям лопастей.

Во всех исследованных случаях 1-я лопастная линия состоит из широкого наружного седла, умбональной лопасти и внутреннего седла (латиселлатный тип). Если мы условимся составлять формулы только по лопастям и обозначим умбональную лопасть знаком U, то формула 1-й лопастной линии (рис. 12) должна быть изображена одной этой буквой U. Вторая лопастная линия имеет совершенно иное очертание и состоит из сифонной (вентральной) лопасти (V), бокового седла, умбональной лопасти, внутреннего седла и антисифонной (дорзальной) лопасти (D). Формула ее может быть изображена в виде $V^1 U D^1$, где цифровые индексы указывают на одновременное возникновение соответствующих лопастей из седел. Дальнейшее развитие лопастной линии проходит разное у различных представителей, хотя и приводит к одному и тому же результату, так как различие заключается не в способе возникновения лопастей, а в темпе развития. Во всех изученных нами случаях дополнительно возникают наружная боковая (L) и внутренняя боковая (I) лопасти, которые развиваются соответственно из бокового и внутреннего седла 2-й лопастной линии. У аммонитов с простой перегородкой во взрослом состоянии (*Glaphyrites*, *Paragastrioceras* и др.) лопасти L и I

развиваются медленно и неравномерно. Первая из них появляется в вершине бокового седла 3-й перегородки, но находится на этой стадии развития еще в совершенно зачаточном состоянии.¹ Вторая наблюдается впервые с 5-й перегородки, причем опять-таки в виде зачаточной, адвентивной лопасти в вершине внутреннего седла. Следовательно, 3-я лопастная линия аммонитов этого типа может быть представлена формулой $V^1 L^2 U D^1$, а 5-я (так же, как и последующие) — формулой $V^1 L^2 U I^3 D^1$. У аммонитов с более сложной перегородкой во взрослом состоянии 3-я лопастная линия состоит из сифонной лопасти, 1-го бокового седла, боковой лопасти, 2-го бокового седла, умбональной лопасти, 2-го внутреннего седла, внутренней боковой лопасти, 1-го внутреннего седла и антисифонной лопасти. Формула ее в этом случае: $V^1 L^2 U I^2 D^1$. Отличается она от формулы ранее рассмотренного типа только индексом внутренней боковой лопасти (I^2 вместо I^3).

Таким образом, проведенное исследование онтогенеза лопастной линии различных представителей аммонитов позволило установить способ и порядок возникновения начальных лопастей — V, L, U, I, D. При разработке условных обозначений удобно исходить из такой 8-лопастной линии, состоящей из сифонной, двух наружных боковых, двух умбональных, двух внутренних боковых и антисифонной лопастей, которые все — простые, нерасчлененные. Для простоты изображения можно условиться не писать индексы, указывающие порядок возникновения начальных лопастей. В таком случае исходная формула большей части каменноугольных и всех пермских аммонитов будет — VLUID.

Наш вывод отличается от тех заключений, к которым пришли некоторые авторы, раньше нас уделившие внимание этому вопросу. Различие заключается не только в ином начертании формул, но и в существенно иных выводах о самом ходе развития лопастных линий. Это можно иллюстрировать следующими примерами:

- 1) Род *Gastrioceras* Hyatt:
 - a) по Ведекинду — E L U_{II} U_I J,
 - b) то же в переводе на наши индексы — V U I_{II} I_I D,
 - c) по нашим данным — V₁ L U : I D.
- 2) Род *Schistoceras* Hyatt:
 - a) по Ведекинду — E L U_{II} U_{IV} U_{III} U_I J,
 - b) то же в переводе на наши индексы — V U I_{II} I_{IV} I_{III} I_I D,
 - c) по нашим данным — V₁ L U₁ U_{2.2} U_{2.1} : U_{2.2} I D.
- 3) Род *Goniatites* de Haan:
 - a) по Ведекинду (род «*Glyphioceras*») — E A_I L U_I J,
 - b) то же в переводе на наши индексы — V L_I U I_I D,
 - c) по нашим данным — V₁ L U : I D.

Эти примеры показывают, что развитие лопастной линии первых двух родов понята Ведекиндом совершенно неправильно, тогда как формула третьего рода — правильно; она вполне соответствует детальным наблюдениям Бранко.

¹ Необходимо отметить, что у еще более примитивных форм лопасть L возникает позднее. Так, например, у *Beurichoceras micronotum* (Phill.), по данным Бранко, она весьма слабо выражена даже на 7-й перегородке.

У некоторых форм лопасть L вообще не возникает в онтогенезе. В качестве примера можно сослаться на *Merocanites asiaticus* (Karp.), детально исследованный А. П. Карпинским. Это приводит к особому типу всего онтогенеза.

Условные обозначения. При составлении формул лопастных линий взрослых аммонитов мы будем применять следующие условные обозначения:

- V — сифонная, или вентральная, лопасть, а также лопасти, возникающие в результате ее расчленения.
 L — первичная наружная боковая лопасть, а также лопасти, возникающие в результате ее расчленения.
 U — первичная умбональная лопасть, а также лопасти, возникающие в результате ее расчленения или образующиеся независимо от нее вблизи умбонального шва.
 I — первичная внутренняя боковая лопасть, а также лопасти, возникающие в результате ее расчленения.
 D — антисифонная, или дорзальная, лопасть, а также лопасти, возникающие в результате ее расчленения.
 $L_1, U_{2.1}, I_{2.1.1}$ — нижние индексы во всех случаях говорят о том, что данная лопасть возникла путем расчленения первичной лопасти соответствующего знака. Количество знаков в нижнем индексе указывает на повторность деления, т. е. лопасть, возникшая при первом делении U, имеет один знак в нижнем индексе (U_1 или U_2), лопасть, возникшая в результате деления $U_{2.1}$, имеет два знака в нижнем индексе ($U_{2.1}$) и т. д. Значение нижнего индекса каждой стадии деления говорит о порядке возникновения лопастей; при одновременном возникновении индексы одинаковы.
 U^1, U^2, \dots — верхние индексы показывают порядок независимого (из седла) возникновения новых лопастей вблизи умбонального шва.
 a — первичная адвентивная лопасть, возникающая из внешней ветви первичной лопасти L ($a = L_1$).
 $a_1, a_{1.1}$ — лопасти, возникающие в результате расчленения первичной лопасти a. Индексы указывают на порядок возникновения вторичных адвентивных лопастей.
 v — адвентивные лопасти вентральной стороны внешнего седла.
 s — вершинные адвентивные лопасти внешнего седла.
 l — адвентивные лопасти внутренней, или латеральной, стороны внешнего седла.
 : — двоеточие обозначается местоположение умбонального шва, т. е. линии схождения наружной и внутренней стенок раковины.
 () — в скобки берутся индексы тех лопастей, которые не вполне обособились, т. е. разделяющие их седла ниже соседних.

В принятых обозначениях особо следует обратить внимание на то, что буквы без верхнего цифрового индекса говорят о происхождении из первичных лопастей путем их однократного или многократного расчленения. Наоборот, буквы с цифровым индексом сверху указывают на независимое от первичных лопастей происхождение. Значение индексов в обоих случаях указывает на порядок возникновения лопастей во времени. Следовательно, формула $L_2 L_1 L_{2.1} L_{2.1.1}$ означает, что первичная наружная боковая лопасть L испытала вначале трехчленное деление, причем крайние ее части возникли позднее средней; в дальнейшем крайняя правая лопасть испытала двучленное деление с одновременным появлением частей, таким образом одна первичная лопасть превратилась в 4 самостоятельные лопасти. Формула $U^3 U_1 U^4 U_2$ означает, что первичная умбональная лопасть U испытала двучленное деление, причем отделившаяся от нее лопасть U_2 возникла несколько позднее лопасти U_1 ; еще позднее из седла возникли последовательно лопасти U^3 и U^4 . Для многих представителей пермской фауны формулы получаются очень сложные, что и понятно, — при наличии 2—3 десятков лопастей формула не может быть простой. Но и при такой сложности они не вполне характеризуют все особенности лопастной линии, так как не отображают, как правило, форму вторичного расчленения образовавшихся тем или иным способом основных лопастей, т. е. не указывают, например, на количество зубчиков, нередко возникающих в основании лопастей. Для того, чтобы показать и эту особенность

лопастной линии, надо было бы вводить более сложную систему обозначения, от которой мы пока воздерживаемся.¹⁾

Перейдем теперь к рассмотрению основных типов лопастной линии.

И м и т о ц е р а т и д н ы й т и п. В этом случае вся лопастная линия состоит из 8 лопастей: сифонной, двух наружных боковых, двух умбональных, двух внутренних боковых и антисифонной, которые все — простые, нерасчлененные. Ее формула — $VLU : ID$. Аммониты с такой лопастной линией широко распространены в девонских и нижнекаменноугольных отложениях. В верхнем карбоне известен только один очень редкий род с лопастной линией такого типа — *Neoaganides*. В пермских отложениях Сицилии встречена близкая форма, описанная Джеммелляро под названием *Brancoceras pygmaeum*. Аммониты имитоцератидного типа имеют, конечно, весьма различную лопастную линию, но эти различия проистекают в результате незначительных, на первый взгляд, изменений формы и взаимного расположения сутурных элементов при постоянном их количестве.

Г о н и а т и т и д н ы й т и п. Для этого типа усложнения лопастной линии, особенно часто встречающегося у аммонитов нижнего и среднего карбона, характерно наличие 8 лопастей при дополнительном расчленении сифонной лопасти срединным седлом. Формула лопастной линии — $(V_1V_1)LU : ID$. В верхнекаменноугольных и нижнепермских отложениях также известно много форм с гониатитидной перегородкой, как, например, *Glaphyrites*, *Eoasianites*, *Somoholites*, *Preshumardites*, *Paragastrioceras*, *Uraloceras* и некоторые другие роды. Важной особенностью этого типа является то, что все лопасти, в том числе и ветви сифонной лопасти, являются нерасчлененными. В этом случае усложнение лопастной линии также происходит за счет изменения формы и взаимного расположения сутурных элементов. В ходе эволюции сифонная лопасть становится все более дифференцированной, благодаря разрастанию сифонного седла. Боковые лопасти из колоколовидных превращаются в языковидные и приобретают нередко заостренное окончание и т. д. У представителей семейства *Somoholitidae* (род *Preshumardites* из верхнего карбона и сакмарского яруса, род *Neoshumardites* из артинского яруса) наружные боковые и все внутренние лопасти, в том числе и антисифонная, становятся широкими и приобретают своеобразные боковые выступы.

Д и м о р ф о ц е р а т и д н ы й т и п характерен для семейства *Dimorphoceratidae*. Усложнение лопастной линии происходит в этом случае в результате повторного деления сифонной лопасти, которое приводит к тому, что ее ветви становятся резко двураздельными. Формула лопастной линии — $(V_{1.1}V_{1.1}V_{1.1}V_{1.1})LU : ID$. Аммониты этого типа существовали от виле до верхнего карбона включительно.

Т а л а с с о ц е р а т и д н ы й т и п. Для некоторых верхнекаменноугольных и пермских аммонитов типична формула $(V_1V_1)LU : ID$ при общем более сложном строении всех наружных лопастей. К числу таких аммонитов относятся роды *Aristoceras*, *Prothalassoceras*, *Thalassoceras* и *Epithalassoceras*, из которых первый принадлежит к семейству *Eumorphoceratidae*, а остальные — к семейству *Thalassoceratidae*. Усложнение в этих случаях идет не за счет появления новых, вполне обособляющихся

¹ Можно было бы, например, количество зубчиков в основании лопасти фиксировать в виде цифрового знаменателя. В таком случае формула $\frac{L_2}{3} \frac{L_1}{3} \frac{L_2}{3}$ указывала бы на то, что три лопасти образовались из одной первичной наружной боковой и что каждая из них в процессе развития стала трехзубчатой.

сутурных элементов, а путем расширения наружных лопастей с одновременным появлением все большего количества зубцов, которые в конце концов захватывают всю линию до самой вершины седел. Внутренние лопасти остаются при этом узкими и цельнокрайными. Только у рода *Epithalassoceras*, найденного в наиболее высоких нижнепермских отложениях, внутренняя боковая лопасть становится асимметрично-двураздельной, благодаря чему формула лопастной линии несколько изменяется — $(V_1V_1) LU : (I_2I_1) D$.

С х и с т о ц е р а т и д н ы й тип характерен для семейства *Schistoceratidae*. Миллер и Фёрниш (1940b) показали, что развитие плю в этом случае в направлении *Pseudoparalegoceras* → *Diaboloceras* → *Paralegoceras* → *Schistoceras*. Формула лопастной линии первого из названных родов, происходящего из среднекаменноугольных отложений, — $(V_1V_1) LU : ID$, причем для него характерна та особенность, что во взрослом состоянии лопасть U расположена не на умбональной стенке, а переходит большей своей частью на боковую сторону. У *Diaboloceras* на внутренней стороне лопасти U образуется большой выступ, который, однако, в самостоятельную лопасть не развивается. Формула этого рода может быть изображена такой последовательностью индексов: $(V_1 V_1) L (U_1 U_2) : ID$. У *Paralegoceras* происходит полное разделение умбональной лопасти, причем лопасть U_1 переходит на наружную боковую стенку, а лопасть U_2 — на внутреннюю сторону раковины. В зависимости от этого изменяется и формула лопастной линии: $(V_1V_1) LU_1 : U_2ID$. Общее количество лопастей — 10. У характерного верхнекаменноугольного рода *Schistoceras* происходит повторное трехчленное деление лопасти U_2 (см. Смит 1903), вследствие чего количество лопастей возрастает до 14. Формула *Schistoceras* должна быть представлена в следующем виде: $(V_1V_1) LU_1 U_{2.2}U_{2.1} : U_{2.2}ID$.

М е т а л е г о ц е р а т и д н ы й тип усложнения лопастной линии возникает непосредственно из гониатитидного типа путем трехчленного деления первичной умбональной лопасти, т. е. формула лопастной линии будет $(V_1 V_1) LU_2U_1 : U_2ID$. Количество лопастей — 12. Лопастей U_2 в процессе онтогенетического развития переходят с умбональной стенки одна на боковую сторону, другая на внутреннюю, превращаясь соответственно в наружную и внутреннюю боковые лопасти. Этот тип перегородки характерен для родов *Metalegoceras* и *Eothinites*, из которых первый развит в сакмарских и артинских отложениях, а второй известен только в артинском ярусе.

А г а т и ц е р а т и д н ы й тип. Для него характерно двучленное деление начальной сифонной лопасти и трехчленное деление начальной наружной боковой лопасти; все другие лопасти остаются нерасчлененными. Этот тип наблюдается у представителей семейства *Agathiceratidae*, развивавшегося на протяжении от нижнего карбона до нижней перми включительно. Формула лопастной линии у более древнего рода *Proshumardites* — $(V_1V_1)(L_2L_1L_2)U : ID$, а у более позднего *Agathiceras* — $(V_1V_1) L_2L_1L_2U : ID$. Различие между ними заключается в том, что в первом случае деление первичной наружной боковой лопасти неполное, во втором — полное, приводящее к возникновению трех самостоятельных лопастей.

М а р а т о н и т и д н ы й тип. Представители семейства *Marathonitidae*, развитые на протяжении от верхнего карбона до артинского яруса включительно, отличаются тем, что их лопастная линия развивается за счет трехчленного деления боковых и умбональных лопастей. Формула лопастной линии этого типа, свойственная только названному семейству, должна быть изображена в следующем виде: $(V_1V_1) L_2L_1L_2U_2U_1 : U_2I_2 I_1I_2D$.

Надо, однако, заметить, что приведенная формула, являясь типовой, несколько варьирует у различных представителей семейства. У верхнекаменноугольного *Marathonites uralensis* R u z h., для которого характерна широкая, резко трехраздельная антисифонная лопасть, формула приобретает несколько иной вид — $(V_1V_1) L_2L_1L_2U_2U_1 : U_2I_2I_1I_2 (D_2D_1D_2)$. У артинского *Kargalites invariabilis* (R u z h.) антисифонная лопасть узкая, а вдоль умбонального шва, независимо от других, появляется еще одна маленькая лопасть. Вследствие этого формула названного вида будет: $(V_1V_1) L_2L_1L_2U_2U_1U^3 : U_2I_2I_1I_2D$.

Шумардитидный тип. Основным отличительным его признаком следует считать трехчленное деление всех боковых лопастей при неполном превращении их частей в самостоятельные лопасти. Шумардитидный тип легко подразделяется на два подтипа. У более древнего верхнекаменноугольного рода *Parashumardites* боковые лопасти расчленены относительно слабо, но умбональная лопасть претерпевает трехчленное деление с полным обособлением ее частей. Формула в этом случае будет: $(V_1V_1) (L_2L_1L_2) U_2U_1 : U_2 (I_2I_1I_2)D$. У более позднего верхнекаменноугольного рода *Shumardites* ветви начальной наружной и внутренней боковых лопастей почти превращаются в самостоятельные лопасти, однако умбональная лопасть остается нерасчлененной. В этом случае формула имеет существенно иной вид: $(V_1V_1) (L_2L_1L_2) U : (I_2I_1I_2)D$.

У рода *Properrinites*, который произошел от *Shumardites* и распространен в слоях Wolfcamp США, наблюдается значительное усложнение лопастной линии в результате полного трехчленного деления первичных боковых и умбональных лопастей, неполного двучленного деления возникших таким образом третьих лопастей и дополнительного расчленения всех лопастей. Формула лопастной линии приобретает следующее начертание: $(V_1V_1) L_2L_1 (L_{2.1}L_{2.2}) U_2U_1 : U_2 (I_{2.2}I_{2.1}) I_1I_2D$.

У более позднего рода *Perrinites*, который распространен в слоях Leopard, формула изменяется мало, так как эволюция пошла по пути дальнейшего многолепестного расчленения лопастей без формирования новых основных сутурных элементов. В этом случае лопастная линия должна быть обозначена следующим образом: $(V_1V_1) L_2L_1L_{2.1}L_{2.2}U_2U_1 : U_2I_{2.2}I_{2.1}I_1I_2D$.

Видрицератидный тип характерен для семейства *Vidrioceratidae*, представители которого существовали на протяжении верхнекаменноугольного и пермского времени. У древнейшего представителя — рода *Vidrioceras*, развитого в верхнем карбоне, — тип усложнения лопастной линии приближается к шумардитидному с тем отличием, что у *Vidrioceras* в результате трехчленного деления боковых и умбональных лопастей происходит полное превращение их частей в самостоятельные лопасти. В общем лопастная линия *Vidrioceras* резко отличается от таковой *Shumardites* и *Parashumardites*. Она имеет формулу: $(V_1V_1)L_2L_1(L_{2.1}L_{2.2}) U_2U_1 (U_{2.1}U_{2.2}) : I_2I_1I_2D$. Лопастная линия рода *Prostacheoceras*, развитого в сакмарском ярусе, не очень резко отличается от предыдущей. Так как в этом случае внутренняя лопасть, возникшая из начальной U , вполне обособляется, превращаясь в 4-ю внутреннюю боковую лопасть, а антисифонная лопасть становится значительно менее широкой, то формула принимает несколько иной вид — $(V_1V_1) L_2L_1 (L_{2.1}L_{2.2}) U_2U_1U_{2.1} : U_{2.1}I_2I_1I_2D$. Развитие лопастной линии более поздних и высокоорганизованных представителей семейства *Vidrioceratidae* идет за счет двучленного деления лопастей, возникших из L и I и расположенных в каждом данном случае ближе всех других к умбо. Приведем для примера две формулы:

1) *Waagenina dieneri* (Smith) — $(V_1V_1)L_2L_1L_{2.1}(L_{2.1.1}L_{2.1.1})U_2U_1U_{2.1} : U_{2.1}I_{2.1}I_{2.1}I_1I_2D$.

2) *Waagenina krasnopolskyi* (Karpinsky) — $(V_1V_1)L_2L_1L_{2.1}L_{2.1.1}(L_{2.1.1.1}L_{2.1.1.1})U_2U_1U_{2.1} : U_{2.1}I_{2.1}I_{2.1}I_1I_2D$.

Вышестоящие представители семейства, род *Stacheoceras* и др., отличаются еще более сложной перегородкой, а следовательно, и формулы их лопастной линии имеют значительно более сложное начертание.

Попаноцератидный тип является вполне оригинальным, хотя в некоторой части и напоминает предыдущий тип. Сходство между ними сводится к тому, что в обоих случаях ближайшая к умбо лопасть L_2 испытывает двучленное деление и превращается в две самостоятельные лопасти, из которых ближайшая к умбо снова испытывает двучленное деление, и т. д. Однако развитие лопастей U и I протекает в обоих случаях совершенно различно. Умбональная и внутренняя боковая лопасти проходят у *Popanoceratidae* не трехчленное начальное деление, как у *Vidrioceratidae*, а двучленное. Кроме того, в перегородке попаноцератидного типа некоторые лопасти возникают независимо от начальных. Наиболее примитивным из известных в настоящее время представителей семейства является род *Protopopanoceras*, встреченный в сакмарском ярусе. Формула его лопастной линии может быть представлена в следующем виде: $(V_1V_1)L_2L_1(L_{2.1}L_{2.1})U^3U_1 : U^4U_2(I_{2.1}I_{2.1})I_{1.1}I_{1.2}D$. Следующая филогенетическая стадия представлена родом *Propopanoceras*, который также приурочен только к сакмарским отложениям. Формула его лопастной линии $(V_1V_1)L_2L_1L_{2.1}(L_{2.1.1}L_{2.1.1})U^3U_1 : U^4U_2(I_{2.1.1}I_{2.1.1})I_{2.1}I_{1.1}I_{1.2}D$. У артинского *Popanoceras sobolewskyanum* (Vern.) формула еще более сложная: $(V_1V_1)L_2L_1L_{2.1}L_{2.1.1}(L_{2.1.1.1}L_{2.1.1.1})U^3U_1 : U^4U_2(I_{2.1.1.1}I_{2.1.1.1})I_{2.1.1}I_{2.1}(I_{1.1}I_{1.2})D$.

Адрианитидный тип. Характерная особенность этого типа заключается в том, что ни одна лопасть, кроме сифонной, не испытывает расчленения и что новообразование лопастей, количество которых у наиболее совершенных представителей очень велико, происходит в области умбо, независимо от начальных лопастей. Новые лопасти образуются не из вершины седла, а несколько сбоку от нее. Верхнекаменноугольный представитель сем. *Adrianitidae*, род *Emilites*, имеет всего 10 лопастей: сифонную, 2 пары наружных боковых, 2 пары внутренних боковых и антисифонную. Проведенные нами исследования показали, что формула лопастной линии рода *Emilites* должна быть: $(V_1V_1)LU : U^1ID$. У более высоко организованного рода *Crimites*, который встречается в сакмарских и артинских отложениях, прибавляется по одной наружной и внутренней боковой лопасти с каждой стороны раковины. Формула приобретает в этом случае более сложное начертание: $(V_1V_1)LUU^3U^4U^4 : U^2U^1ID$, причем количество мелких умбональных лопастей U^4 непостоянно. У артинского *Neocrimites* прибавляется еще по одной наружной и внутренней боковой лопасти за счет перемещения мелких умбональных лопастей на боковую и внутреннюю стенки извилины. Формула этого рода: $(V_1V_1)LUU^3U^4U^5U^5 : U^4U^2U^1ID$. У некоторых сицилийских адрианитид лопастная линия, а следовательно, и формула ее еще более усложняются.

Дарелитидный тип. Отличительной особенностью этого типа можно считать, во-первых, появление новых лопастей только в области умбо и, во-вторых, постепенное смещение в онтогенезе лопастей U , U^1 и U^2 из области умбо на боковую стенку. В результате такого хода развития начальные лопасти сохраняют свою нераздельность, за исключением сифонной, которая у высшего члена филогенетического ряда подразделена срединным седлом. Лопасти V , L , U и U^1 приобретают, кроме

того, мелкую зазубренность в основании. Этот тип характерен для семейства *Daraelitidae*. Формулы нижнекаменноугольных родов *Epicanites* и *Praedaraelites* еще не установлены. Формула верхнекаменноугольного рода *Boesites* может быть изображена в следующем виде: $VLU U^1U^2U^3U^5 : U^4ID$. У артинского рода *Daraelites* она приобретает более сложное начертание: $(V_1V_1) LUU^1U^2U^3U^5U^7 : U^6U^4ID$.

Проноритидный тип близок к предыдущему, но отличается рядом особенностей. Сифонная лопасть всегда сохраняет свою нераздельность, хотя и оканчивается тремя зубцами. Первичная боковая лопасть, наоборот, претерпевает симметричное деление на 2 части, которые, однако, никогда не превращаются в самостоятельные лопасти. Необходимо отметить также следующий важный факт. У различных представителей сем. *Pronoritidae* взаимоотношение наружных и внутренних лопастей меняется; так, например, у нижнекаменноугольного *Pronorites* 1-я внутренняя боковая лопасть связана с 4-й наружной боковой, у верхнекаменноугольного *Metapronorites* она связана с 3-й наружной боковой, у артинского *Sakmarites* со 2-й наружной боковой. Такое взаимоотношение, возникая в онтогенезе, резко сказывается на формуле лопастной линии. Вторая внутренняя боковая лопасть взрослой стадии у первого из названных родов имеет индекс U^4 , у второго — индекс U^3 и у третьего — индекс U^2 . В зависимости от этого порядок индексов наружной части лопастной линии также меняется. Постоянной для всех представителей семейства является начальная часть формулы — $V(L_1L_1) UU^1$, которая и определяет, таким образом, основную особенность лопастной линии этого семейства. Приведем полные формулы трех упомянутых родов, заметив предварительно, что в приумбональной части лопастной линии возможны индивидуальные вариации, которые будут отражаться на формуле:

- 1) *Pronorites*: $V(L_1L_1) UU^1U^2U^3U^5 : U^4ID$.
- 2) *Metapronorites*: $V(L_1L_1) UU^1U^2U^4U^6U^8U^9 : U^7U^5U^3ID$.
- 3) *Sakmarites*: $V(L_1L_1) UU^1U^3U^5U^6 : U^4U^2ID$

Медликоттидный тип. Этот тип является сложным, так как в процессе филогенеза способ усложнения лопастной линии изменяется. Древнейший представитель семейства *Medlicottiidae*, род *Prouddenites*, существовавший в средне- и верхнекаменноугольное время, близко стоит к роду *Pronorites*, но отличается от последнего трехраздельной лопастью L и большим количеством лопастей U . Формула лопастной линии *Prouddenites* — $V(L_{1.1}L_{1.1}L_1)UU^1U^2U^3U^5U^7U^9U^{11}U^{12} : U^{10}U^8U^6U^4ID$, причем возможны некоторые индивидуальные вариации в приумбональной части. Лопастная линия рода *Daixites* отличается от предыдущей в деталях строения, а не по способу усложнения.

Начиная с верхнекаменноугольного рода *Uddenites* и дальше в филогенезе сем. *Medlicottiidae* происходит сложное превращение начальной боковой лопасти. Ее внешняя ветвь L_1 , путем постепенных онтогенетических изменений, превращается в адвентивные лопасти, количество которых в наиболее простом случае равняется двум, а у высоко организованных представителей достигает 10 и даже больше. Формула адвентивных лопастей может быть генетической или морфологической; первая показывает развитие внешнего седла, вторая подчеркивает морфологические его особенности и, следовательно, более удобна при сравнении различных родов.

Обозначим начальную адвентивную лопасть, возникающую в онтогенезе *Uddenites* из внешней ветви первичной лопасти L , буквой a . Наиболее примитивные представители этого рода, например, *U. sakmarensis* R и z h.,

имеют во взрослом состоянии 2 адвентивных лопасти, которые возникли путем двучленного деления лопасти а. Следовательно, формула названного вида: $Va_1a_1L_1UU^1U^2U^3U^5U^7U^9U^{11} : U^{10}U^8U^6U^4ID$. У более сложных представителей того же рода, например, у *U. orenburgensis* R u z h., внешняя адвентивная лопасть испытывает повторное двучленное деление, вследствие чего формула приобретает несколько иной вид: $Va_{1.1}a_{1.1}a_1L_1U\dots$ и т. д. Такая же в общем формула характерна для родов *Propinacoceras* и *Artioceras*, которые отличаются, однако, от *Uddenites* некоторыми особенностями в строении внешнего седла и кроме того, что прежде всего обращает на себя внимание, дополнительным расчленением лопастей L_1 , U , U^1 , U^2 и т. д. У *Artioceras* первичная лопасть а также делится сперва на две части, но с запаздыванием внешнего зубца, который позднее в свою очередь дает начало двум адвентивным лопастям, т. е. развитие идет в такой последовательности: $a \rightarrow a_2a_1 \rightarrow a_{2.1}a_{1.1}a_1$. Поэтому полная формула лопастной линии рода *Artioceras*: $Va_{2.1}a_{2.1}a_1L_1UU^1U^2U^3U^5U^7U^9U^{11}U^{13}U^{15}U^{17}U^{19} : U^{18}U^{16}U^{14}U^{12}U^{10}U^8U^6U^4ID$. У *Artinskia* п, повидимому, *Akmilleria* развитие адвентивных лопастей идет сперва в направлении $a \rightarrow a_1a_1$, а затем путем трехчленного деления внешней лопасти a_1 — в направлении $a_{1.2}a_{1.1}a_{1.2}a_1$. После этого у рода *Akmilleria* лопасть $a_{1.1}$ испытывает двучленное деление, и формула в конечном результате приобретает следующий вид: $Va_{1.2}a_{1.1.1}a_{1.1.1}a_{1.2}a_1L_1U\dots$ У представителей рода *Artinskia* способ дальнейшего образования адвентивных лопастей может несколько варьировать, так как лопасть $a_{1.1}$ в одних случаях делится на три, в других на две части, причем эти особенности являются всего лишь индивидуальными вариациями. В наиболее типичном случае формула *Artinskia* должна быть изображена в таком виде: $Va_{1.2}a_{1.1.2}a_{1.1.1.1}a_{1.1.1.1}a_{1.1.2}a_1L_1U\dots$ У представителей рода *Medlicottia* она, естественно, приобретает еще более сложное начертание.

Генетические формулы медликоттид могут быть заменены в части, касающейся внешнего седла, более простыми морфологическими формулами, которые основаны на ином обозначении адвентивных лопастей. После того, как развитие адвентивных элементов нами выяснено, замена сложных индексов более простыми вполне возможна и допустима. Если мы обозначим буквами v , s и l адвентивные лопасти соответственно вентральной, вершинной и латеральной частей седла, а числовыми индексами — порядком их возникновения, то формулы различных родов семейства *Medlicottiidae* можно представить в следующем виде:

- 1) *Uddenites* — $Vs_2s_2s_1L_1U\dots$
- 2) *Artioceras* — $Vs_1s_1l_1L_1U\dots$
- 3) *Akmilleria* — $Vv_1s_1s_1l_2l_1L_1U\dots$
- 4) *Artinskia* — $Vv_1v_2s_1s_1l_3l_2l_1L_1U\dots$
- 5) *Medlicottia* — $Vv_1v_2v_3s_1s_2l_5l_4l_3l_2l_1L_1U\dots$

При этом необходимо отметить, что количество адвентивных лопастей s не всегда постоянно, так как очертание вершинной части седла у некоторых родов подвержено индивидуальной изменчивости. У рода *Medlicottia*, кроме того, количество адвентивных лопастей v бывает больше трех и соответственно количество адвентивных лопастей l — больше пяти. Поэтому формулу рода *Medlicottia*, может быть, лучше представить в виде: $Vv_1v_2v_3\dots s_{1-2}l_{7-5}l_4l_3l_2l_1L_1U\dots$

З а к л ю ч е н и е. Прежние попытки составления генетических формул лопастных линий не всегда были удачны, хотя они распространялись только на аммонитов сравнительно невысокой организации. Успех в этом важном деле зависит от метода работы. Для того чтобы составить генетические формулы, которые правильно отражали бы действительный ход

развития лопастных линий, необходимо провести в каждом случае детальные онтогенетические наблюдения, начиная с самых ранних стадий. Такие формулы фиксируют ход онтогенетического развития, подчеркивают те или иные морфологические особенности в их историческом движении и помогают, таким образом, разобраться в запутанных вопросах систематики. Вот несколько примеров.

К роду *Paralegoceras* долгое время относили как типичные американские формы, так и более молодые по возрасту виды, найденные на Урале и Тиморе и позднее выделенные под названием *Metalegoceras*. Стоит сравнить их формулы:

$$1) \textit{Paralegoceras} - (V_1V_1) LU_1 : U_2ID,$$

$$2) \textit{Metalegoceras} - (V_1V_1) LU_2U_1 : U_2ID,$$

чтобы убедиться, что различие двух родов заключается не только в общем количестве лопастей (10 в первом случае и 12 — во втором), но и в характере усложнения первичной умбональной лопасти U.

В свое время большие споры вызвали два выделенных Джеммелляро рода — *Agathiceras* и *Adrianites*, причем многие крупные палеонтологи высказались за их объединение под одним названием. Позднее род *Adrianites* был разукрупнен с выделением нескольких новых родов (на Урале — *Emilites*, *Crimites* и *Neocrimites*). Если мы сравним формулы морфологически наиболее сходных родов

$$1) \textit{Agathiceras} - (V_1V_1) L_2L_1L_2U : ID,$$

$$2) \textit{Crimites} - (V_1V_1) LUU^3U^4U^4 : U^2U^1ID,$$

то легко убедимся в том, что способы усложнения лопастных линий настолько не похожи друг на друга, что выходят далеко за пределы родовых отличий.

В настоящее время американский палеонтолог А. К. Миллер, вопреки мнению некоторых других авторов, утверждает, что роды *Shumardites* и *Vidrioceras* должны быть объединены под одним названием *Shumardites*. Однако сравнение составленных нами формул,

$$1) \textit{Shumardites} - (V_1V_1) (L_2L_1L_2) U : (I_2I_1I_2) D,$$

$$2) \textit{Vidrioceras} - (V_1V_1) L_2L_1 (L_{2-1}L_{2-1}) U_2U_1 (U_{2-1}U_{2-1}) : I_2I_1I_2D,$$

говорит о том, что такое объединение привело бы к искусственной группировке форм с различным типом усложнения лопастной линии, т. е., что род *Shumardites*, как его понимает Миллер, был бы гетерогенным родом. Более правильна, даже можно сказать вполне обоснована, другая точка зрения, согласно которой каждый из этих родов является родоначальником особого семейства — *Shumarditidae* и *Vidrioceratidae*.

Изучение онтогенеза и в результате составление генетических формул лопастных линий способствуют решению важнейшего вопроса о гомологии и аналогии различных сутурных элементов. При поверхностном морфологическом сравнении (а такой метод работы, к сожалению, все еще преобладает) первые три наружные боковые лопасти родов *Agathiceras* и *Crimites* оказываются вполне сходными по форме и расположению. Однако их генетические формулы, приведенные выше, с полной очевидностью говорят о том, что эти лопасти ни в коем случае не являются гомологичными, потому что у каждого из взятых родов происходят разными способами и из разных первичных элементов лопастной линии. То же самое наблюдается и во многих других случаях (*Shumardites* и *Vidrioceras*, *Papanoceras* и *Stacheoceras* и т. д.). Поэтому по внешнему, аналогичному сходству палеонтологи часто объединяют в роды или семейства генетически чуждые формы. Отсюда сам собою вытекает следующий методически важный вывод. Детальное изучение онтогенеза и фиксация хода развития лопастных линий в виде

Тилль (Till 1906, 1907, 1909) переописывает все известные ринхолиты, разрабатывает новую классификацию и разбирает вопрос о их принадлежности. Автор полагает, что только ринхолиты, напоминающие надклювья современного наутилуса, принадлежали наутилоидеям, все же остальные (*Hadrocheilus*, *Leptocheilus*, *Akidocheilus*, *Gonatocheilus*) — предположительно белемпоидеям. В этих работах впервые дана методика измерений и терминология ринхолитов, которая и применяется во всех позднейших работах. Бесслером (Bessler, 1938) описаны необычайно мелкие формы *Hadrocheilus* из лейаса. В этой же работе проводится взгляд, что ринхолиты частью принадлежали наутилоидеям, частью каким-то безраковинным цефалоподам. Последнее, конечно, трудно как оспаривать, так и утверждать.

В 1947 г. в небольшой статье я остановился на условности систематики ринхолитов, дал краткую характеристику всех известных «родов» и подродов и описал новые «роды» из апта Крыма.

Вопрос о систематическом положении ринхолитов является не только самым интересным, но и самым трудным. Часть ринхолитов (*Rhombocheilus*, cond.), безусловно, принадлежит наутилоидеям. Относительно большинства групп вопрос не решен окончательно. Очевидно, возможны несколько вариантов решения:

- 1) все ринхолиты принадлежат наутилоидеям, и никакая другая группа головоногих подобных образований не имела;
- 2) ринхолиты частично принадлежат наутилоидеям, частично — аммоноидеям, но все — четырехжаберным;
- 3) часть ринхолитов принадлежит наутилоидеям, часть белемпоидеям или теутоидеям, т. е. двужаберным;
- 4) частично ринхолиты принадлежат наутилоидеям, частично же каким-либо безраковинным неизвестным головоногим, не родственным двужаберным.

Три из этих возможных вариантов (именно 1, 3, 4) имеют своих сторонников. Для полноты я считаю необходимым внести и четвертый вариант (2).

Действительно, на первый взгляд, отдельные «роды» ринхолитов столь различны, что трудно предположить их принадлежность близко-родственным животным. Я не буду останавливаться на описании морфологии отдельных групп, так как это сделано Тиллем и дополнено в моей работе (1947). Можно с уверенностью сказать, что имеется 8 групп ринхолитов различного морфологического строения. По мнению Тилля, резко различно и внутреннее их строение. Однако проверка этого предположения на имевшемся в моем распоряжении материале показала ошибочность этого мнения. Очевидно, причина ошибки Тилля лежит в несовершенной методике.

Сделанные шлифы и пришлифовки представителей *Hadrocheilus* и *Akidocheilus* показали, что принципиальной разницы в их строении нет. Как один, так и другой являются образованиями многослойными. По расположению слоев можно видеть, что рост надклювья начинался от вершины капюшона и рукоятки и шел за счет образования новых слоев с нижней стороны рукоятки и вокруг первичного капюшона. Детальное описание внутреннего строения надклювья приходится отложить до того времени, когда будет собран большой материал. Довольно интересный материал дает и изучение хронологии отдельных групп ринхолитов. Ниже приводится таблица, составленная на основании литературных сведений и собственных материалов.

Группа форм	В. палеозой		Мезозой					Кайнозой		
	карбон	пермь	триас	Юра			Мел		третичн.	четвертичн.
				лейас	доггер	мальм	н. мел	в. мел		
I. <i>Rhombocheilus</i>			+							
A. <i>Rhombocheilus</i>				+	+	+	+	+	+	+
B. <i>Longocapuchones</i>										
II. <i>Hadrocheilus</i>										
A. <i>Hadrocheilus</i>				+		+	+	+		
B. <i>Convexiterbeccus</i>										
C. <i>Globosobeccus</i>				+	+					
D. <i>Dentatobeccus</i>					+	+	+			
E. <i>Arcuatobeccus</i>				+	+		+			
III. <i>Leptocheilus</i>										
A. <i>Leptocheilus</i>					+	+	+		+	*
B. <i>Mesocheilus</i>										
IV. <i>Akidocheilus</i>										
A. <i>Planecapula</i>							+			
B. <i>Akidocheilus</i>					+	+	+			
V. <i>Gonatocheilus</i>					+	+	+			
VI. <i>Scaptorrhynchus</i>									+	
VII. <i>Tillicheilus</i>										
A. <i>Unguibeccus</i>	+									
B. <i>Tillicheilus</i>							+			
VIII. <i>Erlangericheilus</i>							+			

* Мне не удалось достать работы, где описан данный ринхолит. Однако он переописан у Тилля, авторитету которого можно доверять. Если это и не форма, принадлежащая к этому «подроду», то во всяком случае весьма близка.

Анализируя приведенную таблицу, можно сделать следующие выводы:

1) С нижнеюрского времени идет усиленное формообразование ринхолитов. Очевидно, это было связано с появлением ряда групп головоногих моллюсков, ведущих различный образ жизни. Особой силы этот процесс дифференциации достигал с нижней юры по нижний мел включительно. После нижнего мела ряд форм исчезает, что, вероятно, связано с вымиранием.

2) На границе триаса и юры не только появляются ринхолиты неизвестного происхождения, но и происходит сильное изменение формы и деталей строения ринхолитов «наутилоидного типа» — *Rhombocheilus*.

3) Наибольшее распространение во времени имеют формы менее специализованные, т. е. *Rhombocheilus* и *Hadrocheilus* (*Hadrocheilus*).

4) В третичное время существуют группы или группа цефалопод, близкая по образу жизни к некоторым меловым и юрским формам. Вполне вероятно, что третичные животные напоминали меловые и своей внешностью.

5) Среди ринхолитов нет группы совершенно обособленной. Наиболее сходны рукоятки всех групп. При наличии 8 «родов» имеется только 3 типа рукояток — ромбохейлоидный, гадрохейлоидный и гонатохейлоидный. Значительно большее разнообразие наблюдается в строении нижней стороны надклювья, т. е. «рабочей его части».

Трудно сказать что-либо определенное об отношениях и связях отдельных групп ринхолитов. Конечно, не может быть сомнения в прямой преемственности ринхолитов *Rhombocheilus*. Послетриасовые клювы этой группы весьма близки к триасовым, но стали легче, капюшон принял более узкие очертания, утерялась своеобразная скульптура нижней стороны.

Видимо, с этими же формами приходится сближать и *Tillicheilus*. Если принять во внимание находку Рёмера из карбона Гарца, то вообще возникает вопрос — не является ли *Tillicheilus* исходной формой всех ринхолитов.

Вполне естественно возникает вопрос о причинах появления различных форм клювов в мезозое и, в частности, об изменении формы даже безусловно «наутилоидных» клювов. На первый взгляд кажется, что дать ответ на такого рода вопрос невозможно. Наутилоидеи были достаточно консервативной группой, которая сохраняла, в некоторых случаях, свои признаки на протяжении целых эр. Таковы были ортоцератиды, почти не изменявшиеся (в общих чертах) с силура до триаса, таковы наиболее простые наутиликоны, существующие с силура до наших дней. Даже размеры яйца, если судить по величине первого оборота (Шиманский 1948), почти не изменились в течение всего этого времени. Они равняются 25 мм у современного наутилуса, таковы же они у меловых и, повидимому, юрских форм. Возможно, что силурийские наутилоиды обладали также весьма крупными яйцами. Во всяком случае диаметр первого оборота *Nothoceras bohemicum* Вагг. равняется 20 мм. Достаточно консервативным признаком является и личиночная скульптура, носящая одинаковый характер у современных и мезозойских форм.

Однако разобранные выше признаки связаны со стадией эмбрионального развития наутилуса. Если мы возьмем взрослые стадии, то картина получится иная. Первый расцвет наутилоидей был в силуре. Самые разнообразные ортоцераконны, циртоцераконны и прочие прямые и согнутые формы господствовали в морях. Совершенно различно было и строение сифона этих форм. Вполне очевидно, что и образ жизни наутилоидей того времени должен был быть различным. Только незначительное количество крупных групп переходит в девон. Начиная с карбона фауна наутилоидей становится качественно иной, так как это уже в основном фауна наутиликоновых форм. Второй расцвет, теперь уже наутиликонов, был в триасе. Только в триасе мы встречаем такое разнообразие форм поперечного сечения, общего облика раковины, скульптуры. В триасе же появляются и первые наутилоидеи, давшие позднее такие формы, как *Pseudonautilus* Meek и *Aturia* Bronn. Очевидно, триасовые наутилоидеи представляли собой формы, приспособленные к существованию в самых разнообразных условиях. С изменением условий большинство этих животных вымирает. В юру переходят только представители двух семейств — *Estonioceratidae* и *Clydonautilidae*. В юрское время появляются семейства *Nautilidae*, *Sumatoceratidae* и *Paracenosceratidae*, но в меловой период переходят только 4 семейства, так как первое вымирает. В третичных отложениях известны остатки уже только двух семейств *Nautilidae* и *Clydonautilidae*, а в четвертичных — одно единственное — *Nautilidae*.

Все упомянутые семейства содержат формы, резко отличающиеся друг от друга. Видимо, в юрское, меловое и третичное время, не говоря уже о триасе, наутилоидеи занимают все жизненные ниши, какие только им были доступны. Мы встречаем сильно инволютные, почти шарообразные, и более плоские, эволютные формы, сечение оборотов округлое, килеватое, многоугольное и т. п. Кроме того, и сами семейства очень резко отличаются

одно от другого. Nautilidae включают животных с довольно легкой гладкой раковиной, Sumatoceratidae — грубо ребристые формы, способные выдерживать значительные изменения давления, удары, толчки, Clydonautilidae — виды, обладавшие наиболее сложной лопастной линией и довольно легкой изящной раковиной.

Вполне очевидно, что все они вели совершенно различный образ жизни, как и современные представители рода *Nautilus* (Шиманский 1948). Правда, современный наutilus охотится как будто только у дна и питается крабами (Talavera 1931). Однако можно полагать, что его челюсти могли бы справляться и с более солидной добычей. Видимо, это и бывает нередко, так как Давыдов находил в желудках наутилуса рыбы позвонки и остатки рук головоногих (Давыдов 1906, стр. 323). Сомнительно, чтобы тех и других это неповоротливое при ползании животное находило только у дна. Вполне возможно, что приспособленный лучше своих собратьев к плаванию и нырянию, *Nautilus pompilius* L. иногда охотится и в толще воды, т. е. при плавании. Следует учесть также, что предки *N. pompilius*, вероятно, были более стенобатинальными формами, так как псевдоинволютность *N. pompilius* приобретена им в четвертичное время (Шиманский 1948). Исходя из этого, мы можем полагать, что форма клюва, сходная с таковой современного наутилуса, т. е. форма *Rhombocheilus*, принадлежит семейству Nautilidae. Вполне естественно, что не все представители этого семейства вели одинаковый образ жизни. Только среди меловых наутилид мы встречаем такие формы, как *Pseudocnoceraslargilliertianus* Sow. с широким умбо и угловатым сечением оборота, *Angulites triangularis* Montf. с узким умбо и треугольным сечением оборота, оригинальные формы, подобные *N. lehardyi* Binl'zh., и, наконец, широкоумбональные и узкоумбональные формы с округлым сечением оборота. Вполне естественно предположить, что и образ жизни этих форм был различен. Если мы детально рассмотрим группу *Rhombocheilus*, то увидим, что она распадается на несколько более мелких групп, не имеющих, правда, точных границ. Тилль выделяет среди «наутилоидных» клювов группы Recti, Curvati и смешанную группу.

Очевидно, еще более резко отличались по образу жизни представители семейства Clydonautilidae. Среди них мы встречаем такие формы, как *Pseudonautilus* Meek и *Aturia* Bronn, с наиболее сильно (для наутилоидей) развитой лопастной линией, *Hercoglossa* Conrad, s. lato, и некоторые другие. Представители семейства известны с триаса по третичное время (за исключением *Hercoglossa*). Род *Aturia* возник в третичное время и связан с родом *Hercoglossa* (Miller and Furnish 1938). Род *Pseudonautilus* Meek характерен для мальма и нижнего мела.

Можно смело предположить, что все эти формы были хорошими пловцами и прекрасно ныряли. Возможно, конечно, что в зависимости от строения своей раковины одни были более глубоководными, другие более мелководными. По мнению Шенка (Schcnck 1931), *Aturia* жила в зоне литторали или сублитторали. Для обитания в этой зоне от головоногого моллюска требовалась большая активность и маневренность. Вполне очевидно, что раковинная цефалопода могла бороться за жизнь, только обладая прочной раковиной и будучи очень подвижной. Приходится совершенно отбросить мысль об исключительно ползающем придонном образе жизни *Aturia*.

Весьма интересна работа Скотта о палеоэкологии меловых аммоноидей Техаса (Scott 1940). Автор приходит к выводу, что морфология раковины аммоноидей стоит в самой тесной связи с образом жизни. Формы реб-

ристые, гладкие и формы с заостренными оборотами населяли различные зоны моря. Очевидно и пища их была различна. В равной мере это должно относиться и к наутилоидеям.

Весьма интересно сравнить распространение отдельных родов семейства *Clydonautilidae* и отдельных групп ринхолитов «неизвестного происхождения». Остановимся прежде всего на *Scaptorhynchus Bellardi*. Эта форма известна только из миоцена. По внешнему виду она весьма близка к *Leptocheilus* Till, однако вполне явственно от него отличима. В частности, миоценовые формы обладают наутилоидным типом рукоятки, тогда как у *Leptocheilus* она гадрохейлоидная. Помимо того, эта рукоятка еще более миниатюрна. Значительное отличие наблюдается и в строении заднего края капюшона. У скапторинха он округлый, выпуклый, у лептохейлуса — выпуклый, вырезанный. Правда, встречаются лептохейлусы с обломанными крыльями, но в таком случае задний край получается неровным. Однако при всех указанных отличиях — сходство несомненное. Общие очертания надклювья, общие пропорции, наконец, — самое важное, — строение нижней стороны одинаковы у обоих родов. Действительно ли скапторинх являлся клювом *Aturia*? Здесь возможны только два решения. Или он принадлежал *Aturia*, или же какой-то совершенно неизвестной форме безраковинного головоногого, не стоящего в близком родстве ни с наутилоидеями, ни с теутоидеями, не имеющими подобных клювов.

Легче предположить первое. В таком случае можно полагать, что родственные атуриям *Hercoglossa* и *Cymomia* будут иметь подобное же вооружение. Очевидно, какой-то геркоглоссоподобной форме соответствует третичный *Leptocheilus* (?), а различные ветви *Hercoglossa*, s. lato мела и юры имели клювы формы *Leptocheilus*, *Mesocheilus*, *Akidocheilus*. Форма этих клювов прекрасно согласуется с формой раковин их предполагаемых обладателей. Очевидно мы имеем дело с ловкими подвижными животными. Тяжелый, массивный сифон *Aturia* мог придавать известную устойчивость раковине при поворотах вокруг своей оси. Обладая небольшими клювами, слабо, большей частью, укрепленными в роговых челюстях, животные эти питались небольшими nektonными организмами.

Несколько иначе устроены клювы *Gonatocheilus*. Характерным для него является наличие «зуба», сильно вогнутая нижняя сторона и, видимо, не очень прочное укрепление клюва в челюсти. Во времени он лучше всего параллелизуется с родом *Pseudonautilus* Meek. Можно полагать, что здесь мы имеем дело с превосходно ныряющим хищником, охотящимся также за nektonными организмами с довольно хрупкими покровами.

Какой группе наутилоидой могли соответствовать *Hadrocheilus*? Нет ничего невероятного, что эти клювы принадлежали формам из семейства *Cymatoceratidae*. В настоящее время известны следующие роды этого семейства: *Cymatoceras* Hyatt (нижний и верхний мел), *Anglonautilus* Spath (мел), *Cymatonautilus* Spath (келловей), *Eucymatoceras* Spath (н. мел), *Paracymatoceras* (юра Европы и мел Америки), *Procymatoceras* Spath (юра), *Syrinautilus* Spath (сенон). Как видим, имеется довольно большое (для наутилоидей) количество родов юрского и мелового времени.

Форма раковины меловых циматоцератид самая разнообразная. Известны широкоумбональные формы с угловатым сечением оборота [*Cymatoceras tourtia* (Schlüt.)], узкоумбональные формы с угловатым сечением оборота [*Cymatoceras leiotropus* (Schlüt.)], формы с округлым сечением оборота широкоумбональные и узкоумбональные.

Очевидно, все подобные формы принадлежат животным, ведущим различный образ жизни. Вполне возможно, что некоторые крупные наути-

лоидеи с груборебристой раковиной, ведущие придонный образ жизни, имели необычайно сильные челюсти, вооруженные гадрохейлидами. Не может быть сомнения, что клюв такого вида, как *H. robustus* Till или *H. kossmati* Till, являлся страшным давящим и дробящим орудием.

Естественно возникает вопрос о переходных формах между отдельными группами ринхолитов. Переходный характер между *Hadrocheilus* и *Leptocheilus* имеет *Mesocheilus*. Интересно, что и распространение *Mesocheilus* ограничено догермом, т. е. тем временем, когда появляется *Lep-tocheilus*; Тилль указывает на наличие переходных форм между *Gonatocheilus* и *Akidocheilus*. Никаких переходов между группами ринхолитов, выше разобранными, и *Rhombocheilus* до настоящего времени не найдено. Однако некоторые интересные моменты в строении тех и других указать можно.

Во-первых, форма капюшона триасовых ринхолитов значительно более широкая, почти полукруглая. Только в юре появляются клюсы, обладающие узкоромбовидным капюшоном, с одной стороны, и капюшом с крыльями, с другой стороны.

Во-вторых, среди гадрохейлид встречаются формы с очень мелкой бороздой рукоятки или без нее. Типично «наутилоидный» характер имеет рукоятка *Scaptorhynchus*. Очевидно, принципиальной разницы в строении между формами рукояток нет.

В-третьих, скульптура нижней стороны некоторых лейасовых гадрохейлид, в частности *H. oblongus* Till, чрезвычайно напоминает продольный валик триасовых ринхолитов. Интересные данные можно получить и на шлифованном материале. Произведя шлифовку вершины капюшона и рукоятки, можно видеть линии нарастания того и другого. Оказывается, юные стадии капюшона имеют полукруглую форму, т. е. лишены крыльев. Возможно, что такая стадия встречается только у эмбриона, т. е. в яйце.

Такова в общих чертах картина распределения отдельных форм ринхолитов по группам наутилоидей. Попытаться рисовать более точное соответствие совершенно невозможно. Именно поэтому мы и взяли только наиболее широко распространенные формы ринхолитов и наутилоидей. Однако имеется и ряд существенных возражений против теории о принадлежности всех ринхолитов наутилоидеям.

Во-первых, до настоящего времени не сделано совместных находок ринхолитов «сомнительных по происхождению» группы и наутилоидей. В некоторых случаях в слоях с ринхолитами наутилоидеи вообще отсутствуют. В частности в Верхне-Реченске А. А. Эрлангером собрана следующая фауна:

Мелких ростров различных <i>Hibolites</i>	около 10 000
Мелких <i>Silesites</i> и <i>Desmoceras</i>	» 2 000
Чашечек лилий	» 140
<i>Terebratula</i> sp.	» 100
Зубов рыб	» 10—15
Морских ежей	» 25
<i>Duvalia</i> sp.	» 10
Ринхолитов	» 150—160

Ни одного представителя наутилоидей найдено не было ни им, ни другими исследователями.

Однако следует принять во внимание следующие обстоятельства. Во-первых, клювы современного наутилуса также не встречаются совместно с пустыми раковинами. Видимо, мягкое тело выпадает из раковины сравнительно быстро, раковина же переносится течениями еще неко-

торое время. Известно, что пустые раковины современного наутилуса встречаются даже на Мадагаскаре (Давыдов 1906). Во-вторых, следует указать на то обстоятельство, что если клювы не найдены совместно с раковинами наутилоидей, то они не найдены совместно и с другими животными. Под словом «совместно» мы понимаем такое нахождение клювов и прочих частей скелета, когда не может быть сомнения в их принадлежности одному индивиду. Не может быть принято за веское доказательство и массовое нахождение мелких белемнитов в Верхне-Реченске. Скорее наоборот. Эти ростры слишком мелки, чтобы можно было увязывать их со сравнительно крупными клювами. Очевидно, все более крупные ростры, обладавшие обширными фрагментами, были унесены вместе с телами течением. Подобным образом могли быть унесены и раковины наутилоидей. Следует отметить, что все ринхолиты найдены на сравнительно небольшой площади, что опять-таки заставляет предполагать (при отсутствии любых крупных раковин), что данное место не было непосредственным местом смерти животных.

Наконец последнее и весьма важное возражение. Мы не знаем ни одной группы меловых наутилоидей, которой соответствовали бы клювы, подобные *Tillicheilus obtusus* (Till) и *Erlangericheilus insignis* Shimansky. Очевидно, они принадлежали каким-то весьма резко отличающимся по своему строению и образу жизни формам.

Рассмотрим, какие данные имеются за принадлежность «сомнительных» ринхолитов другим группам цефалопод. Прежде всего остановимся на аммоноидеях. Вне всякого сомнения различные аммоноидеи вели и различный образ жизни. Длительность существования различных групп аммоноидей также различна. Таким образом, размещение всех форм клювов среди родов и видов этих животных не встретило бы никакого затруднения. Однако и здесь мы встречаемся с некоторыми вескими возражениями. Во-первых, неизвестно «аммоноидных» клювов из дотриасового времени, тогда как число аммоноидей, видимо, всегда превышало число наутилоидей. Трудно предположить, чтобы доюрские четырехжаберные все вообще имели одинаковую форму клювов. Помимо того, есть и второе возражение. Прекрасно известны раковины аммонитов с аптихами. Это говорит за то, что раковина погребалась вместе с ее обладателем. Тем не менее никаких следов клювов при подобных раковинах не найдено. Наконец известны третичные ринхолиты, безусловно не принадлежащие аммоноидеям и весьма близкие по форме с некоторыми меловыми и юрскими группами ринхолитов. На основании всего сказанного можно смело считать, что ринхолиты не принадлежали аммоноидеям.

Переходим к анализу группы двужаберных, как возможных обладателей клювов. В первую очередь наше внимание привлекают белемноидеи, с которыми и связывают происхождение некоторых групп ринхолитов. Безусловно, различные белемноидеи должны были вести различный образ жизни. Правда, есть предположение, что «все белемноидеи были, вероятно, исключительно нектических животными» (Кондаков 1940). С другой стороны, Абель (Abel 1916) устанавливает несколько типов белемнитов не только по общей форме тела, но и по образу жизни. Вполне очевидно, что животные, обладавшие ростром, подобным *Duvalia*, или ростром типа *Bel. russiensis*, не должны были вести одинаковый образ жизни. Вполне вероятно, что их добычей становились различные группы животных, как это наблюдается и у современных двужаберных. Мы имеем полное право предполагать, что и челюстной аппарат белемнитов был устроен различно. Вполне возможно, что ростры с более тонкими, изящными очер-

таниями соответствовали и тонким клювам, более массивные, тяжелые ростры — грубым, крепким клювам. Интересные совпадения, на первый взгляд, имеются и в распределении белемноидей и ринхолитов во времени. Три семейства белемноидей (по руководству Циттеля 1934) *Cylindroteuthinae*, *Hastatidae* и *Duvaliidae* существовали с середины юрского периода до середины мелового. Существенным является совпадение во времени с *Leptocheilus*, *Gonatocheilus*, *Akidocheilus*. Имеются и очень серьезные возражения. Первое и самое важное — какой группе белемноидей соответствуют *Hadrocheilus*. Нет ни одной крупной ветви белемнитов, существующей с лейаса по верхний мел включительно. Возможно, что верхнемеловые ринхолиты принадлежали белемнителлам. Но, при известной специализации белемнителл, верхнемеловые ринхолиты принадлежат к группе *Hadrocheilus*, т. е. наименее специализированы. Весьма долгое время существовало семейство *Belemnoteuthidae* (триас — мел). Вряд ли, однако, эти формы с редуцированными рострами обладали клювами типа *Hadrocheilus*. *Hadrocheilus* являлся основной формой клюва, наиболее разнообразной и связанной с другими группами. Он должен был принадлежать какой-то группе животных, тесно связанной с другими группами данной ветви. Исходной формой белемноидей считают представителей семейства *Aulacosceratidae*. Остается предположить, что гадрохейлиды частично принадлежали представителям этого семейства, частично представителям одного (или всех) вышеупомянутых семейств юры и мела и, наконец, белемнителлам, что неверно.

В не меньшее, если не в большее затруднение поставит нас и вопрос о выяснении соответствия третичных ринхолитов каким-либо белемнитам. Правда, известны эоценовые, редкие *Bayanoteuthis*, *Styracoteuthis*, *Vas-seuria*, но они вымерли значительно ранее времени, к которому относятся скапторинхи. Как видим, никакого совпадения в распространении белемноидей и ринхолитов не имеется.

Еще одно возражение и, пожалуй, так же трудно опровержимое. Абель (1935), упоминая о животных, являвшихся врагами цефалопод, пишет, что в желудке ихтиозавров находили остатки цефалопод — ручные крючки, аптихи, белемниты, но ни о челюстях, ни о наутилоидах не упоминает. Последнее понятно, так как более редкие наутилиды не столь часто попадались прожорливому зверю. Но почему не сохранилось челюстей и клювов — неизвестно. Еще более интересен случай нахождения массового количества (до 250) ростров белемнитов (*Bel. tripartitus* Schloth.) в отпечатке брюшной полости лейасового *Hybodus* (Brown 1900), где прекрасно сохранились ростры. Автором указывается на два остатка каких-то теутоидей, но о клювах не сказано ни слова. Трудно предположить, чтобы клювы вышли с фекальными массами, как трудно предположить их растворение. Нам кажется, что в данном случае клюв, аптихи и ростры оказались бы в равных условиях. Неизбежно напрашивается единственный возможный вывод, что белемниты были лишены клювов.

Нет никакого сомнения, что вообще обладавшие раковиной двужаберные таких клювов не имели. Нет их на отпечатках, изображенных еще в работе Оуэна (Owen 1844, табл. II—VIII), нет и на отпечатках, описанных позднее (Crick 1896, табл. XIV), из золепгофенских сланцев. Последнее изображение дает нам вполне отчетливое представление о форме тела животного. Сохранилась раковина, подобная таковой у сепии, сохранились остатки обизвествленных элементов, окружавших глаза, от клюва же никаких остатков нет. Есть только общий отпечаток, видимо, роговой челюсти.

Современные двужаберные также имеют чисто роговые челюсти без

клювов. Концевая часть этих челюстей, соответствующая клюву, ни в какой мере не напоминает по своей форме *Hadrocheilus*, *Leptocheilus* и др. Пожалуй, наиболее близкой формой обладает карбоновый *Tillicheilus sella* (Römer).

На основании всего изложенного материала невольно напрашивается тот же вывод, который был сделан Нефом, что ринхолиты принадлежат четырехжаберным (Naef 1922, стр. 25).

ВЫВОДЫ

1. Известно 8 групп клювов головоногих моллюсков совершенно различной внешней формы.
2. По наличию переходных форм и стадиям развития этих клювов можно предполагать, что они все принадлежали родственным группам.
3. Можно считать доказанным отсутствие подобных образований у известных нам двужаберных (теутоидей и белемноидей).
4. Следует полагать, что все ринхолиты принадлежали группе наутилоидей или же частично этой группе, частично каким-то неизвестным, безраковинным головоногим, происшедшим от наутилоидей.
5. Изучение ринхолитов представляет известный интерес, так как позволяет делать ряд палеоэкологических предположений, объясняет наличие повреждений на раковинах других животных и пр.
6. В случае удачного установления соответствия групп ринхолитов отдельным группам животных, находки ринхолитов будут ценными свидетелями не только палеоэкологии, но и способов захоронения различных животных.

ЛИТЕРАТУРА

- Д а в ы д о в К. Н. 1906. По островам Индо-Австралийского архипелага. Изв. АН, V сер., 25, № 5.
- К о н д а к о в П. Н. 1940. Класс головоногих моллюсков (Cephalopoda). Руководство по зоологии, 2.
- Ш и м а н с к и й В. Н. 1947. К вопросу о систематике ринхолитов. ДАН, 58, № 7. — 1948. Современный наутилус и его значение для изучения ископаемых головоногих (Ученые зап. Моск. гос. пед. инст., III, в. III, каф. геологии).
- A b e l O. 1916. Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibbranchiata. — 1935. Vorzeitliche Lebensspuren.
- B e l l a r d i L. 1872—1891. Molluschi dei terreni terziari del Piemonte e della Liguria, I.
- B e s s l e r J. 1938. Funde von *Hadrocheilus* Till im oberen Lias (Davoei-Schichten) der Landenbrückencen Senke. Beitr. naturkundl. Forsch. Südwest Deutschl., Karlsruhe 1938; p. 66—75, 1 Fig. (N. Jahrb. Min. Ref. 1940, H. 3, p. 507).
- B r o w n C. 1900. Ueber das Genus *Hybodus* und seine systematische Stellung. Palaeontogr., 46, Lief. 5—6.
- N a e f A. 1922. Die fossilen Tintenfische.
- Q u e n s t e d t E. 1846—1849. Petrefactenkunde Deutschlands. I. Die Cephalopoden.
- R ö m e r F. 1853—54. Beiträge zur geologischen Kenntnis des nordwestlichen Harzgebirges. Palaeontogr., 3, Lief. 1.
- S c o t t C. 1940. Palaeoecological factors of cretaceous ammonoides. Journ. Palaeont., 14, No 4.
- S c h e n k H. 1931. Cephalopods of the genus *Aturia* from Western North America. Univ. of California.
- T a l a v e r a F. and F a u s t i n o L. 1931. Industrial shells of the Philippine. Philip. Journ. Sci., 45, No 3.
- T i l l A. 1906. Die Cephalopodengebisse aus schlesischen Neocom. Jahrb. k. k. Geol. Reichsanst., 56, II. 1.
- 1907—1909. Die fossilen Cephalopodengebisse. Jahrb. k. k. Geol. Reichsanst., 57, H. 3, 1907; 58, II. 4, 1909; 59, H. 2, 1909.
- Z i t t e l K. 1884—1885. Handbuch der Palaeontologie, 2. Abt. I.

А. Г. ЭБЕРЗИН

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ПЛИОЦЕНОВЫХ РОДОВ КАРДИИД В ЭВКСИНСКОМ БАССЕЙНЕ

В пределах Понто-Каспийской области плиоценовое время было ознаменовано пышным расцветом солоноватоводных конхилиофаун. Особенно богато и разнообразно было представлено сем. *Cardiidae*. Широкая распространенность и значительная изменчивость солоноватоводных кардиид во времени обусловили их исключительно важное значение как руководящих форм.

Обилие и разнообразие кардиид в плиоценовых отложениях издавна привлекали к ним внимание исследователей. Среди ученых, уделявших им внимание в прошлом веке, были Дегэ (Deshayes 1838), Руссо (Rousseau 1842), Майер (C. Mayer 1856), Н. П. Барбот-де-Марни (1868), Рудольф Гёрнес (R. Noegnes 1874), И. Ф. Синцов (1875, 1897). Но особенно много потрудился в первую четверть нашего века великий русский ученый академик Николай Иванович Андрусов (1902, 1903, 1904, 1907, 1909, 1910, 1917, 1923, 1929).

В числе других исследователей начала XX века можно отметить К. Сеинского (1905) и Ф. П. Швеца (1915). Из работ советских ученых необходимо указать на исследования К. А. Али-Заде (1936), Н. Б. Вассоевича (1929, 1930, 1931), Л. Ш. Давиташвили (1930, 1931, 1932, 1933), В. Н. Крестовникова (1928, 1931), В. Э. Ливенталя (1931), Н. Ю. Успенской (1931), Г. Ф. Челидзе (1946) и А. Г. Эберзина (1930, 1931, 1936, 1941, 1945, 1947).

Преобладающее количество перечисленных работ касалось в основном систематики, морфологии и биостратиграфии кардиид. Вопросы палеоэкологии, закономерностей эволюционного процесса, происхождения кардиид и т. д., за исключением нескольких работ Н. И. Андрусова (1903, 1910, 1917, 1923, 1929), Л. Ш. Давиташвили (1932, 1933, 1937) и А. Г. Эберзина (1947), почти не разбирались или рассматривались лишь в самом первом приближении.

Освещению одного из этих вопросов — о происхождении плиоценовых родов кардиид в Эвксинском бассейне — и посвящена настоящая статья.

На границе миоцена и плиоцена, в мээотическое время, в Эвксинском бассейне обитали всего лишь два вида *Cardium* (*C. mithridatis* Andrus. и *C. meoticum* David.), которые вымерли бесследно к концу мээотиса. Совершенно иное имело место в плиоцене. В это время Эвксинский бассейн являлся областью, где происходило интенсивное формирование кардиид. По богатству и разнообразию родовых и подродовых групп кардиид Эвксин занимает безусловно одно из первых мест среди древних бассейнов Европы.

Семейство *Cardiidae* представлено в плиоцене Эвксинского бассейна следующими родами: *Arcicardium*, *Chartoconcha*, *Didacna*, *Kaladacna*,

Отдел	Ярус	Подъярус	Горизонт	Прибрежные и мелководные фацции	Глубоководные фацции
Верхний плиоцен	Апшеронский ярус		Гурийские слои	<i>Didacna</i> и <i>Monodacna</i> ?	Не известны
	Акчагыльский ярус		Таманские слои	<i>Cardium</i> gr. <i>dombra</i>	Не известны
Средний плиоцен	Куяльницкий ярус *			<i>Arcicardium</i> , <i>Chartoconcha</i> , <i>Didacna</i> , <i>Monodacna</i> , <i>Limnocardium</i> , <i>Natella</i> , <i>Plagiodacna</i> , <i>Prosodacna</i> .	Не известны
	Киммерийский ярус	Верхний	Пантинапейские слои	<i>Arcicardium</i> , <i>Chartoconcha</i> , <i>Didacna</i> , <i>Kaladacna</i> , <i>Limnocardium</i> , <i>Limnodacna</i> , <i>Monodacna</i> , <i>Natella</i> , <i>Oraphocardium</i> , <i>Oxydacna</i> , <i>Panticapaca</i> , <i>Paradacna</i> , <i>Phyllocardium</i> , <i>Plagiodacna</i> , <i>Prionopleura</i> , <i>Prosodacna</i> , <i>Pteradacna</i> , <i>Stenodacna</i> .	Не известны
		Средний	Камышбурунские слои		<i>Paradacna</i> ?
		Нижний	Азовские слои		<i>Paradacna</i>
Нижний плиоцен	Понтический ярус	Верхний	Босфорские слои	<i>Arcicardium</i> , <i>Chartoconcha</i> , <i>Didacna</i> , <i>Kaladacna</i> , <i>Limnocardium</i> , <i>Monodacna</i> , <i>Paradacna</i> , <i>Phyllocardium</i> , <i>Plagiodacna</i> , <i>Prosodacna</i> .	<i>Paradacna</i>
		Средний	Слои с <i>Congeris subrhomboidea</i>	<i>Arcicardium</i> , <i>Chartoconcha</i> , <i>Didacna</i> , <i>Kaladacna</i> , <i>Limnocardium</i> , <i>Monodacna</i> , <i>Paradacna</i> , <i>Phyllocardium</i> , <i>Plagiodacna</i> , <i>Prosodacna</i> .	<i>Paradacna</i>
		Нижний (новороссийский)	Одесские слои	<i>Chartoconcha</i> , <i>Didacna</i> , <i>Limnocardium</i> , <i>Monodacna</i> , <i>Plagiodacna</i> , <i>Prosodacna</i> .	<i>Paradacna</i>
			Евпаторийские слои	<i>Monodacna</i> , <i>Prosodacna</i> .	

* П р и м е ч а н и е. В одной из статей автора («Плиоценовые отложения Западного Предкавказья», Геология СССР, т. IX, ч. 1, 1947, стр. 321), в таблице общего разреза плиоценовых отложений Западного Предкавказья, куяльницкий ярус указан в основании верхнего плиоцена неверно. Автор не имел возможности править корректуру указанной статьи, и поэтому ошибка осталась неисправленной.

Limnocardium, *Limnodacna*, *Monodacna*, *Natella*, *Oraphocardium*, *Oxydacna*, *Panticapaea*, *Paradacna*, *Phyllocardium*, *Plagiodacna*, *Prionopleura*, *Prosodacna*, *Pteradacna*, *Stenodacna*. Из этих родов наиболее многочисленны по числу видов *Didacna*, *Monodacna*, *Prosodacna* и *Limnocardium*. Последний из них представлен несколькими подродами.

Следует особо подчеркнуть, что ни один из перечисленных родов не унаследован от эоцических кардийд, населявших Эвксин в предшествующее, верхнемиоценовое время и тогда же вымерших.

Распространение всех этих родов кардийд во времени может быть представлено следующей таблицей (см. стр. 210).

Остановимся теперь на времени появления каждого из этих родов, а также рассмотрим вкратце морфологические особенности представителей этих родов и некоторые условия их существования.

Род *Arcicardium*. К этому роду относятся раковины с гладкой или почти гладкой наружной поверхностью, угловатым, более или менее скошенным трапециoidalным очертанием и беззубым замком (рис. 1, 2).

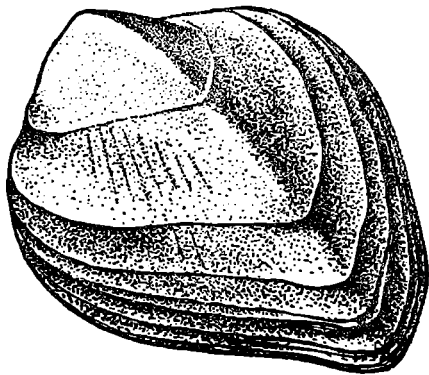


Рис. 1. Тип рода *Arcicardium* *A. acardo* Desh. Створка снаружи, nat. вел.

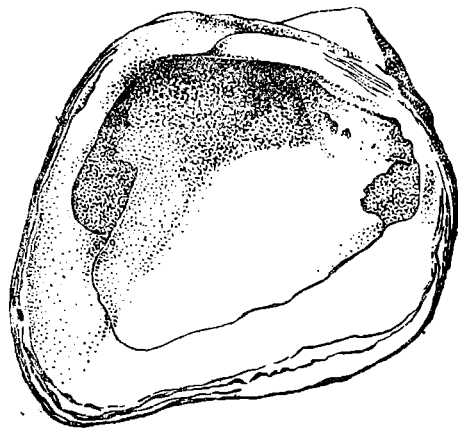


Рис. 2. То же, изнутри.

Арцикардиумы были обитателями мелководья; они жили в тех частях моря, где не было сильного прибоя или мощных течений, как, например, в глубоко врезанных в сушу заливах и лагунах и, частью, узких проливах между островами со сравнительно спокойными водами.

Древнейший представитель этого рода *A. primigenium* Ebers. et Stev. был обнаружен недавно в западной части Гетского бассейна, в слоях с *Congerina rhomboidea* восточной Сербии. В верхах босфорских слоев Керченского полуострова встречается *A. bosporanum* Ebers. В азовских слоях Керченского п-ова попадает часто *A. subacardo* Andruz. Особенно обильно представлены арцикардиумы в камышбурунских (рудных) слоях СВ части Эвксина. В области западного Закавказья арцикардиумы весьма редки. В конце киммерийского времени они вымирают почти повсюду, за исключением Гурии, где единичные находки приурочены к куяльницким отложениям (Давиташвили 1932).

Таким образом, представители рода *Arcicardium* известны в области Эвксина с конца нижнего плиоцена до конца среднего. В Эвксин они

проникли в среднепонтическое время из Гетского бассейна, в который они вселились в это же время из более западного Паннонского водоема. В последнем предковые формы их появились, повидимому, с верхов миоцена.

Род *Chartoconcha*. Представители этого рода отличаются, преимущественно, необычайно тонкой, как бумага, хрупкой раковиной. Наружная поверхность гладкая. Замок редуцирован почти нацело (рис. 3, 4).

Хартоконхи обитали в области мелководья, но принадлежали, повидимому, к зарывающимся или закапывающимся формам, так как их необычайно тонкостенная раковина не могла выдерживать даже небольших механических воздействий — воды или течений. Не исключена также возможность того, что они обитали в наиболее спокойных или глубоких частях заливов и лагун, либо жили в густых зарослях водорослей.

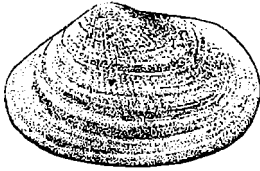


Рис. 3. *Chartoconcha* sp. Левая створка, снаружи (увеличено).

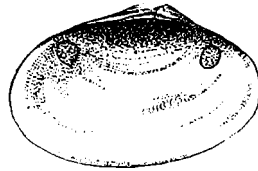


Рис. 4. То же, изнутри.

Первые представители *Chartoconcha* появляются в одесских слоях и известны как в Эвксине, так и в Каспии. В области первого они продолжают существовать непрерывно до конца среднего плиоцена, по куяльницкое время включительно. В Каспии к концу понта они вымирают.

В области Гетского и Паннонского бассейнов виды *Chartoconcha* с достоверностью не установлены, возможно вследствие недостаточной изученности кардиид этих регионов. Поэтому данных о проникновении *Chartoconcha* с запада не имеется. Не исключена возможность, что *Chartoconcha*, вместе с некоторыми другими родами кардиид (*Prosodacna*, *Didacna*, *Monodacna*) проникли в Эвксин из близкого и соседнего по бионическим условиям солоноватоводного бассейна, каким, например, мог быть Эгей.

Род *Didacna*. Ископаемые кардииды, относимые к этому роду, отличаются преимущественно более или менее утолщенными стенками раковины, ребристой наружной поверхностью и сильным замком, в котором наиболее развиты кардинальные зубы, часто весьма массивные (рис. 5, 6).

По мнению Л. Ш. Давиташвили (1932, стр. 144), дидакны близки к настоящим морским представителям рода *Cardium* и большинство *Didacna*, по сравнению с *Prosodacna*, являются характерными для вод с более высокой соленостью.

Изучение условий захоронения ископаемых дидакн показывает, что они были, в основном, обитателями мелководья открытой части моря. Отдельные виды являлись жителями волноприбойной зоны. Некоторые же дидакны обитали также в больших заливах. В устьях рек они не селились или заходили редко.

Первые представители *Didacna* появляются в одесских слоях и получают широкое распространение в верхнепонтических слоях Понто-Каспийской области. В области Эвксина они живут в нижнем и среднем плиоцене и, после некоторого перерыва, снова появляются в гурийских слоях. Однако здесь следует заметить, что без ревизии гурийских и остальных

плиоценовых дидаки говорить о принадлежности их к современному роду *Didacna* можно лишь предположительно.

Большой интерес представляет отношение *Didacna* Эвксинского бассейна к представителям, относимым к данному роду в Гетском и Паннонском водоемах. Отсутствие (?) их в более древних слоях и появление в более молодых отложениях, отвечающих нашему среднему понту (слоям с *Congeria subrhomboidea*) вместе с малой распространенностью их на западе, позволяет высказать предположение, что миграция дидаки совершалась в среднепонтическое время не с запада на восток, как у арцикардиумов, а обратно, с востока на запад.

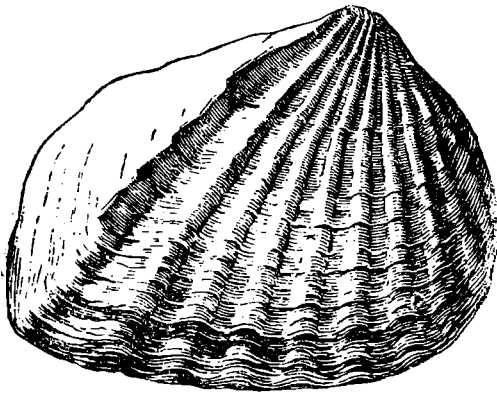


Рис. 5. *Didacna crassatellata* Desh.
Правая створка снаружи. nat. вел.

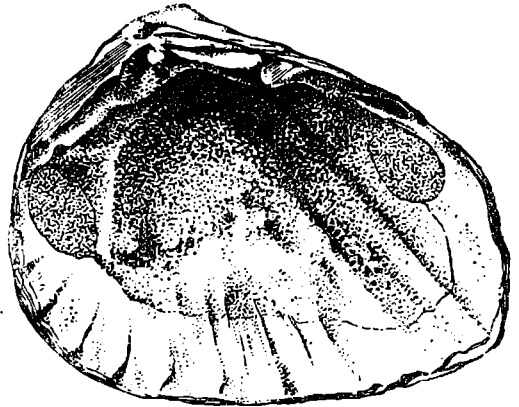


Рис. 6. То же, изнутри.

Повидимому, нижнепонтические *Didacna* пришли, подобно *Chartoconcha*, *Monodacna* и *Prosodacna*, в Эвксин из близкого по биологическим условиям водоема.

Род *Kaladacna*. Представители этого рода характеризуются замком, близким к замку *Didacna* и состоящим из одних лишь центральных зубов. Наружная поверхность раковины украшена высокими зазубренно шиповатыми ребрами (рис. 7, 8).

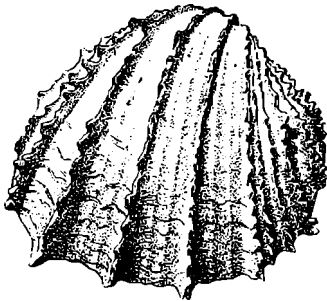


Рис. 7. *Kaladacna escheri* May.
Правая створка снаружи. nat. вел.

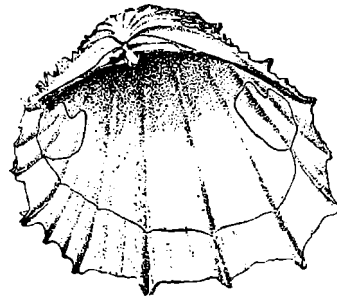


Рис. 8. То же, изнутри.

Каладакны являлись обитателями мелководья, вне области прибрежья, причем жили не только в более или менее больших заливах, но и в открытом

море. Повидимому, они предпочитали илистый или илисто-песчаный грунт и, возможно, заросли водорослей.

Предки *Kaladacna* известны в низах плиоцена Паннонского бассейна. Широкое распространение в слоях с *Congeria rhomboidea* имеет *K. steindachneri* Brus., мигрировавшая в среднепонтическое время на восток в Гетский и Эвксинский бассейны. В последнем каладакны встречаются, кроме слоев с *Congeria subrhomboides*, в босфорских пластах и в нижнем и среднем горизонтах киммерийского яруса.

Род *Limnocardium*. По количеству видов и разновидностей (более 50) и разнообразию подродов этот род является одним из крупнейших родов солоноватоводных кардиид Эвксинско-Каспийской области. Он представлен рядом подродов: *Euxinocardium*, *Tauricardium*, *Arpadicardium*, *Bosphoricardium*, *Nargicardium*, *Moquicardium*, *Ecericardium*.

Этот род обнимает формы кардиид, характеризующиеся приближенной спереди и завернутой макушкой и сильным развитием передних боковых зубов. Кардинальные и задние боковые зубы выражены слабее, более или менее явственные. Скульптура наружной поверхности и отдельные элементы замка у различных подродов выражены по-разному.

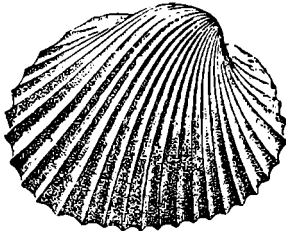


Рис. 9. Тип. подрода *Euxinocardium* — *Limnocardium* (*Euxinocardium*) *subsyrmienne* Andrus. Правая створка снаружи, нат. вел.

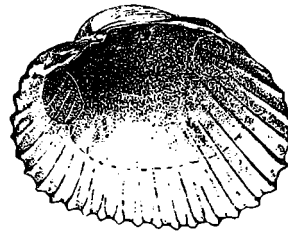


Рис. 10. То же, изнутри.

У наиболее обширного, по количеству известных видов, подрода *Euxinocardium* ребра преимущественно выпуклые, гладкие, а замок представлен в правой створке одним-двумя передне-боковыми, одним-двумя кардинальными и одним задне-боковым зубами. В левой створке из зубов развиты обычно лишь один передне-боковой и один кардинальный (рис. 9, 10).

Первые *Euxinocardium* появляются в Эвксине в низах понта; в одесских слоях они встречаются хотя и не особенно часто, но на всем протяжении Эвксинско-Каспийского водоема. Чаше они начинают попадаться в среднепонтических слоях, но наибольшего распространения достигают в верхнепонтических и киммерийских пластах Эвксина, где продолжают существовать до куяльницкого века включительно. В Гетском и Паннонском бассейнах несомненные *Euxinocardium* известны не древнее понтических слоев. По сравнению с остальными лимнокардиумами они довольно мало распространены. Поэтому возможно, что в противоположность другим подкладам *Limnocardium* (*Tauricardium*, *Arpadicardium*, *Bosphoricardium*) подрод *Euxinocardium* не является аборигеном Паннонского бассейна, а проник сюда в начале понтического века откуда-то извне, предположительно с востока.

Все известные виды *Euxinocardium*, за исключением одного, являлись обитателями мелководья и, частью, волноприбойной полосы. Они жили в водах с заметно пониженной соленостью и, иногда, в почти пресных, как, например, в дельтах. Однако один вид встречается в сравнительно

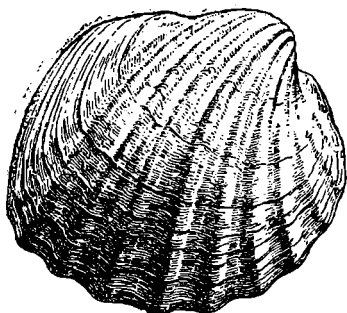


Рис. 11. *Limnocardium* (*Tauricardium*) *subsquamulosum* Andrus.
Правая створка снаружи, нат.
вел.

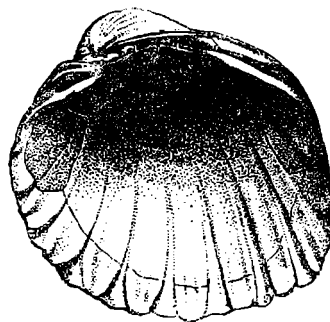


Рис. 12. То же, изнутри.

глубоководных отложениях. Все это показывает, что *Euxinocardium* являлись эврибионтными формами, чем и объясняется их широкое распространение и относительно продолжительное геологическое существование.

Другой, хотя и менее богатый видами, но также широко распространенный в пределах Эвксина, подрод *Tauricardium* (рис. 11, 12) характеризуется чешуйчатой или шиповатой скульптурой ребер и более полным замком. Так, в правой створке у него два задних боковых зуба, а не один, а в левой створке задний боковой зуб развит явственно.

В плиоцене Эвксинско-Каспийской области первые, но, к сожалению, сомнительные представители *Tauricardium* появляются в одесских слоях. Однако несомненные *Tauricardium* известны только со среднего понта, со слоев с *Congerina subrhomboidea*. Начиная с этого момента, они пышно развиваются и существуют в плиоцене Эвксина на всем протяжении верхнепонтического и киммерийского времени. В конце последнего они полностью вымирают.

Наличие в понтических слоях Гетского и Паннонского бассейнов представителей *Tauricardium*, а также существование в Панноне и более древних, предковых форм, указывает на то, что основная масса эвксинских *Tauricardium* произошла от форм, переселившихся в Эвксин с запада в конце нижнепонтического или начале среднепонтического времени.

Все *Tauricardium* являлись обитателями мелководья в области открытого моря, но они жили также и в больших заливах, проливах между островами и т. д. Хотя они и являлись обитателями солоноватых вод, но не были приспособлены к опреснению и в дельты заходили редко и в единичных случаях.

Третий, очень редкий в Эвксине подрод *Arpadicardium* (рис. 13, 14), представленный всего лишь одним видом, также является иммигрантом. Он пришел в Эвксин в начале среднепонтического времени с запада, из Паннонского бассейна, где представители этого подрода изобилуют в пон-

тических отложениях, а более древние, предковые формы попадаются, повидимому, в нижнеконгериевых слоях. В понтических отложениях Гетского бассейна *Arpadiocardium* встречаются также часто. Поэтому крайняя редкость их в Эвксине является до некоторой степени загадочной.

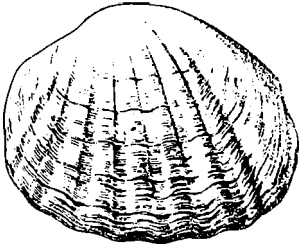


Рис. 13. *Limnocardium* (*Arpadiocardium*) *peregrinum* Ebers. Левая створка снаружи, нат. вел.

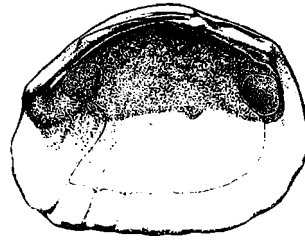


Рис. 14. То же, изнутри.

По условиям захоронения и своим морфологическим особенностям (ослабленному замку, сильному зиянию створок, мантийному синусу).

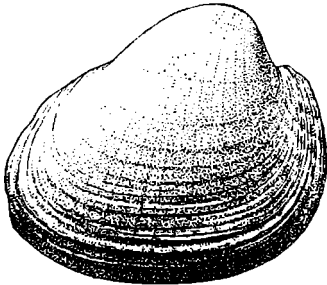


Рис. 15. *Limnocardium* (*Bosphoricardium*) *emarginatum* Desh. Правая створка снаружи, нат. вел.

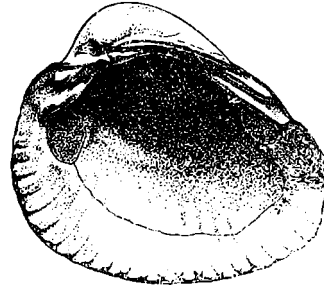


Рис. 16. То же, изнутри.

Arpadiocardium относятся, повидимому, к зарывающимся формам мелководья, которые вели такой же образ жизни и существовали в таких же условиях, как *Monodacna*. Отсюда возникает предположение — не объясняется ли редкость *Arpadiocardium* в Эвксине, где *Monodacna* были широко распространены, и значительное развитие его в Гетском и Паннонском бассейнах, где представителей *Monodacna* было очень мало, — конкуренцией монодакн и арпадикардиумов, занимавших одни и те же экологические ниши.

Четвертый подрод, *Bosphoricardium* (рис. 15, 16), представители которого часто встречаются в верхнем понте Эвксина, является также пришельцем из Паннонского водоема, откуда он переселился на восток в среднепонтическое время.

Судя по значительному развитию сифонального зияния, представители подрода имели весьма сильно развитые сифоны, причем, однако, мантийная линия не обнаруживает никакого синуса.

Bosphoricardium, повидимому, относится к числу зарывавшихся обитателей мелководья, предпочитавших жить в полузакрытых участках моря (более или менее значительных заливах). Любопытно, что в Эвксине *Bosphoricardium* известен лишь в Приазовской части водоема и ограничен в своем распространении одним лишь верхним понтом, в конце которого он вымер.

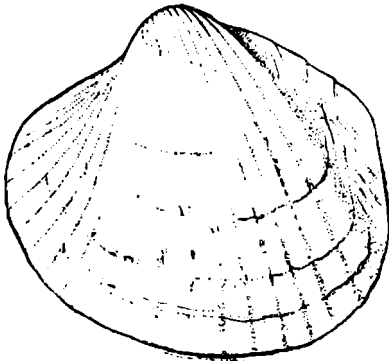


Рис. 17. *Linnocardium* (*Moquicardium*) *moquicum* Sen. Левая створка снаружи, нат. вел.

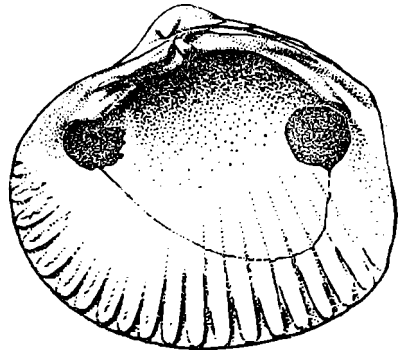


Рис. 18. То же, правая створка изнутри, нат. вел.

Остальные подроды *Linnocardium*, известные в Эвксине, представляют собой автохтонные группы лимнокардиумов, ответвившиеся и обособившиеся от *Euxinocardium* в среднем плиоцене и обитавшие в основном лишь в ЮВ углу Эвксинского бассейна.

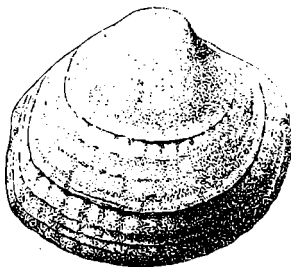


Рис. 19. *Linnocardium* (*Ecericardium*) *ecericum* Ebers. Правая створка снаружи. Увеличено.

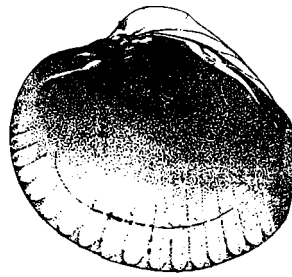


Рис. 20. То же, изнутри.

Наиболее распространенным из них был *Moquicardium* (рис. 17, 18). Представители его характеризуются сравнительно полным замком и почти гладкой раковиной. Они жили в самой прибрежной и мелководной области и предпочитали селиться в дельтах, т. е. выдерживали значительное опреснение. *Moquicardium* ограничен только одним киммерийским ярусом и выше его неизвестен.

Другой эндемичный подрод — *Ecericardium* (рис. 19, 20) характеризуется гладкой, прозодакнообразной раковиной, с замком обычного лимнокардийного типа. Представители этого подрода были обитателями мелководья открытых участков моря. Они существовали с киммерия вплоть до куйальника.

Род *Limnodacna*. Близким к *Limnocardium* родом является *Limnodacna* (рис. 21, 22), отделившаяся от первого также в среднем плиоцене и обитавшая, подобно *Moquicardium* и *Esericardium*, в ЮВ части Эвксина. *Limnodacna* отличается, в основном, от лимнокардиумов строением наружной поверхности створок, снабженных характерным килем.

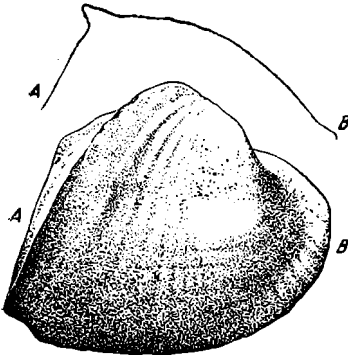


Рис. 21. *Limnodacna cristulata* Ebers. Правая створка снаружи. Увеличено.

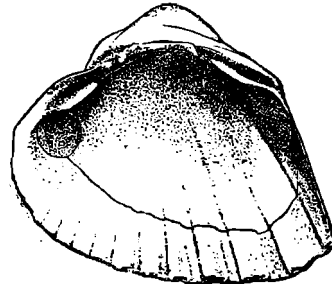


Рис. 22. То же. изнутри.

Все известные виды *Limnodacna* были обитателями морского мелководья, вплоть до прибрежной полосы. Они известны с киммерийского времени до кувальничного включительно.

Род *Monodacna*. Весьма обширным, по количеству включаемых в него видов, является род *Monodacna*. К сожалению, этот род не подвергался еще ревизии. Однако уже в настоящее время можно полагать, что он относится к числу гетерогенных родов.

Виды кардиид, относимые к этому роду, отличаются преимущественно плоскими ребрами и ослабленным замком, в котором кардинальные зубы обычно развиты незначительно. Для монодакн считается также характерным наличие более или менее явственного синуса.

По очертанию створок, строению наружной поверхности, особенностям замка и характеру синуса род *Monodacna* Андрусовым и некоторыми другими исследователями делится на несколько секций. В Эвксинском бассейне с достоверностью известны представители трех секций: *Pseudocatillus*, *Diversicostata* и *Didacnomya*. Первая из них обнимает плоские и удлиненные формы, со слабо выдающимися макушками, плоскими ребрами, слабым замком и небольшим синусом (рис. 23, 24). Эта секция охватывает древнейших, понтических и киммерийских монодакн. В нижнем понте Понто-Каспийской области известно массовое распространение секции *Monodacna (Pseudocatillus) pseudocatillus* Barb. Реже этот вид встречается в синхроничных отложениях Гетского бассейна и отсутствует в Паннонском. В последнем представители *Monodacna* встречаются вообще редко. Как уже отмечалось выше, малое распространение *Monodacna* в Паннонском бассейне и в смежном с ним Гетском объясняется, повидимому, тем, что этот род не развился там на месте, а был пришельцем, при этом очутившимся в условиях жестокой конкуренции по отношению к паннонским аборигенам—арпадикардиумам.

Все известные ископаемые монодакны, в том числе и псевдокатиллусы, вели в основном зарывающийся образ жизни. Они населяли все прибреж-

ные и мелководные участки морей. Особенно они процветали в условиях сильного опреснения в придельтовых, дельтовых и лиманных участках. Благоприятные условия они встречали также в заливах с пониженной соленостью; открытые участки моря для монодакн были, повидимому, менее благоприятны.

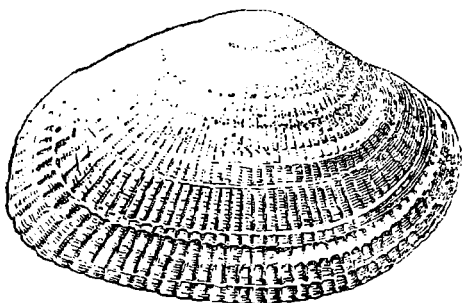


Рис. 23. *Monodacna* из секции *Pseudocattillus* — *M. pharnaci* Schwetz. Правая створка снаружи, нат. вел.

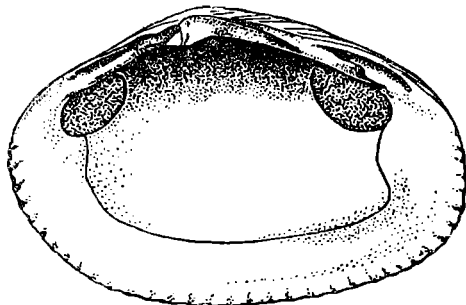


Рис. 24. То же, изнутри.

Секции *Diversicostata* и *Didacnomya*, известные главным образом из среднего плиоцена Эвксина, были, повидимому, эндемичными группами, возникшими здесь в конце нижнего или начале среднего плиоцена. Виды обеих этих секций были также обитателями мелководья, но являлись еще более преснолюбивыми и жили в дельтах и лиманах, или в других пунктах, где воды были сильно опреснены.

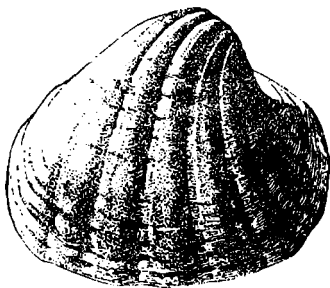


Рис. 25. *Natella natella* Ebers. Правая створка снаружи. Увеличено.

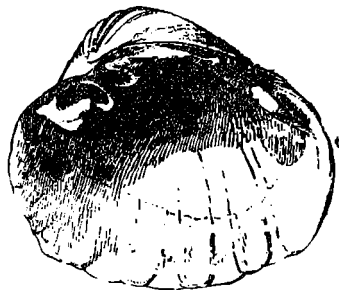


Рис. 26. То же, изнутри.

Род *Natella*. В таких же условиях предпочитали селиться *Natella* (рис. 25,26), но так как их пищей был, повидимому, органический детрит, приносимый реками, то особенно массового распространения они достигали в дельтовых участках.

В этот род была выделена группа кардийд, относившихся то к *Limnocardium*, то к *Prosodacna*. Она охватывала виды, известные под названием «*Prosodacna*» ex gr. *cobalcescui* Font., для которых характерны мало редуцированные кардинальные зубы и обычно более выпуклые ребра по сравнению с обычными прозодакнами. Интересной особенностью онтогенетического развития некоторых видов *Natella* является редукция (с возрастом особи) переднего кардинального зуба в правой створке и замещение его, во взрослых стадиях, зубовидным выростом замочного края.

Род *Natella* широко распространен в среднем плиоцене Эвксина. Довольно часто представители его встречаются также в синхроничных отложениях Гетского бассейна. В вопросе о происхождении этого рода многое еще не совсем ясно, но не исключено предположение, основанное на онтогенетическом развитии *Natella*, что предковые формы данного рода, происшедшие в свою очередь от сарматских кардий — *Cardium ex gr. plicatum* Eichw., обитали в конгериевых слоях Паннонского бассейна и отсюда в понтическое время мигрировали в области Гетского и Эвксинского бассейнов.

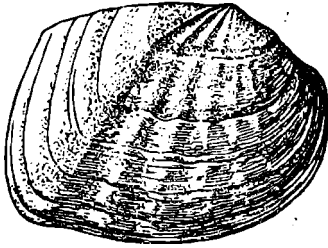


Рис. 27. *Oraphocardium oraphense* David. Правая створка снаружи. Увеличено.

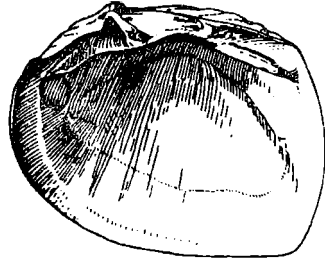


Рис. 28. То же, изнутри.

Род *Oraphocardium*. Этот оригинальный род — *Oraphocardium* (рис. 27, 28) является автохтонным для Эвксина. Он ответвился на границе нижнего и среднего плиоцена от *Didacna* (*D. ex gr. depressa* Desh.). Представители его характеризуются толстостенной, ребристой, крыловидно оттянутой раковиной и хорошо развитым замком. Они были обычно обитателями открытых участков моря и жили в области мелководья, возможно, в полосе приобья.

Oraphocardium был распространен в киммерийское время в пределах восточной части Эвксина.

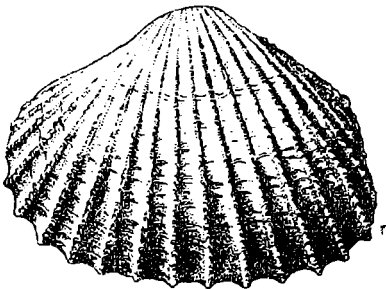


Рис. 29. *Oxydacna tenericardo* Andrus. Левая створка снаружи. нат. вел.

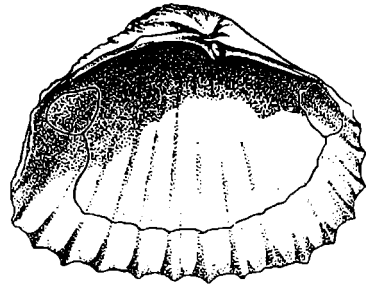


Рис. 30. То же, изнутри.

Род *Oxydacna*. Другой автохтонный род — *Oxydacna* (рис. 29, 30), также отщепившийся от *Didacna* в начале среднего плиоцена и свойственный только киммерийскому ярусу Эвксина, характеризуется тем, что раковина его представителей имеет ослабленный замок типа *Didacna*, а наружная поверхность украшена ребрами, похожими на ребра *Pan-tisaraea*.

Представители *Oxydasna* являются сравнительно редкими формами, распространенными главным образом в СВ углу Эвксина. Они обитали в области мелководья и почти исключительно в более или менее значительных заливах.

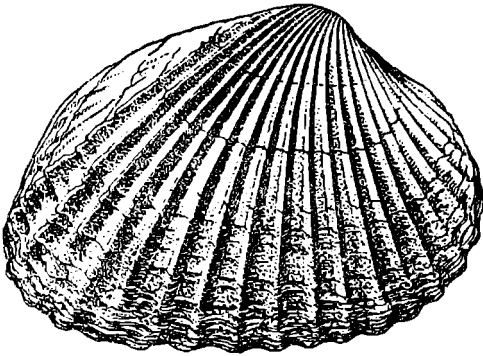


Рис. 31. *Panticapaea duboisi* С. Мау.
Правая створка снаружи. нат. вел.

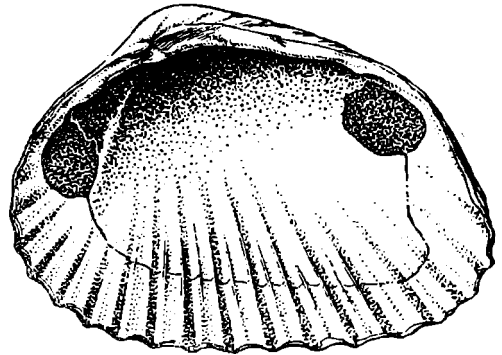


Рис. 32. То же, изнутри.

Род *Panticapaea*. Близким к *Oxydasna* по скульптуре наружной поверхности является автохтонный для Эвксина род *Panticapaea* (рис. 31, 32). Раковины его представителей отличаются почти беззубым замком. Пантикапеи жили в киммерийское время в СВ части Эвксина в тихих и не особенно глубоких заливах и вели, предположительно, зарывающийся образ жизни.

Род *Panticapaea* произошел, возможно, от *Didacna* путем редукции замочного аппарата, обособившись от него в конце нижнего или начале среднего плиоцена.



Рис. 33. Представитель рода *Paradacna*. Правая створка снаружи. Увеличено.

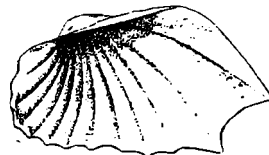


Рис. 34. То же, изнутри.

Род *Paradacna*. Весьма большое стратиграфическое значение имеет род *Paradacna* (рис. 33, 34).! Тип рода — *P. abichi* R. Noegn. является почти единственной глубоководной формой среди плиоценовых кардийд.

Раковины представителей *Paradacna* отличаются редуцированным замком и тонкостенными створками, украшенными более или менее высокими и узкими ребрами.

Крупные виды *Paradacna* обитали, повидимому, и в области мелководья, они жили также в сравнительно тихих водах заливов, лагун и других полузакрытых водоемов. Парадакны, в противоположность большинству плиоценовых кардийд, не могли выносить сколько-нибудь зна-

чительного опреснения и не жили поэтому в устьях и дельтах рек, лиманах и т. п.

Широкое распространение *Paradacna* в нижнем плиоцене во всей Понто-Каспийской области, а также в Гетском и Паннонском бассейнах, где предковые формы этого рода известны и в более древних отложениях, чем понтические, позволяет предполагать, что представители *Paradacna* проникли в Эвксин с запада в начале понта. Характерно, что за исключением Эвксина, где морской режим продолжает существовать до среднего плиоцена включительно, в остальных регионах парадакны вымирают в

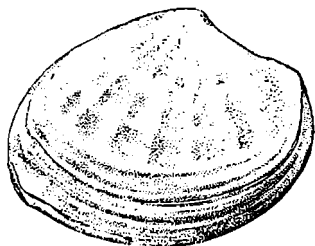


Рис. 35. *Phyllocardium planum* Desh. Правая створка снаружи. Увеличено.

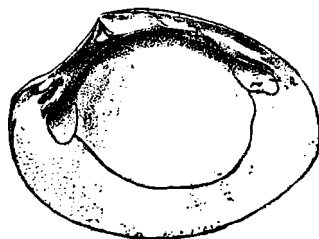


Рис. 36. То же, изнутри.

конце нижнего плиоцена. Но и в области Эвксина *Paradacna* не поднимается выше киммерийского яруса; таким образом, можно с полным правом род *Paradacna* обозначить среди солонатоводных кардий как «морской».

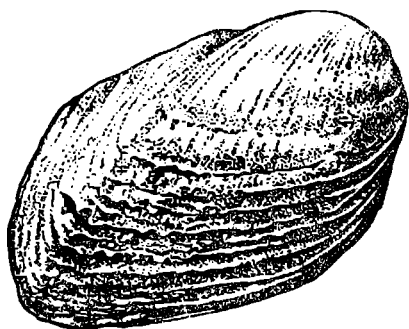


Рис. 37. *Plagiodacna modiolaris* Rouss. Правая створка снаружи, nat. вел.

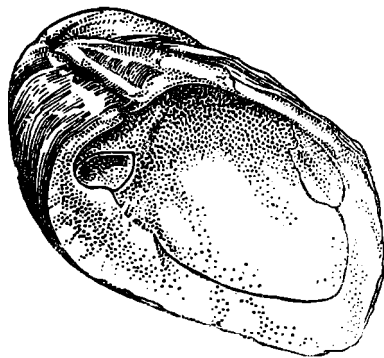


Рис. 38. То же, изнутри.

Род *Phyllocardium*. Весьма своеобразным родом среди кардий является *Phyllocardium* (рис. 35, 36). Раковины видов этого рода необычайно плоски. В то же время они сравнительно толстостенные и снабжены довольно полным замочным аппаратом. Представители *Phyllocardium*, известные еще с нижней половины конгериевых слоев, проникли в Эвксин в среднепонтическое время. Начиная с этого момента, они получили здесь широкое распространение и, по сравнению с западными собратьями, вымершими в конце понта, пережили их, поднявшись до верхнего отдела киммерийского яруса включительно.

Phyllocardium жили в области мелководья, преимущественно в полосе прибоя. Кроме того, они селились также в заливах, лагунах, проливах и т. д. Они не были приспособлены к сильно опресненной среде и поэтому, как правило, не заходили в устья и дельты рек.

Род *Plagiodacna*. Своеобразный род — *Plagiodacna* (рис. 37, 38) характеризуется трапециoidalной килеватой, гладкоребристой раковиной, с замком, состоящим только из кардинальных зубов, сильно скошенных.

В плиоцене Эвксина плагиодакны появляются в конце нижнего понта. Возможные же их предки в Паннонском бассейне встречаются в более древних горизонтах. Поэтому предположение о том, что *Plagiodacna* проникли в Эвксин с запада, не лишено вероятности. Наиболее значительное распространение они получают в верхнем понте и отчасти в киммерийском ярусе, выше которого не поднимаются.

Все плагиодакны — обитатели мелководной зоны, включая и прибойную полосу. Они жили в условиях обычной солоноватоводной среды, но некоторые виды иногда заходили и в дельты рек.

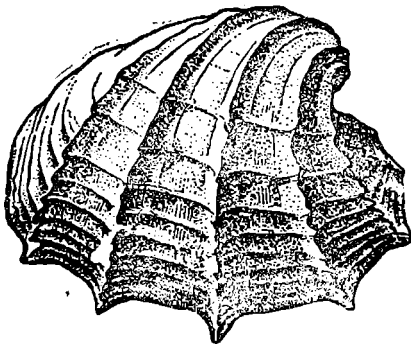


Рис. 39. *Prionopleura prionopleura* Andrus. Правая створка снаружи, nat. вел.

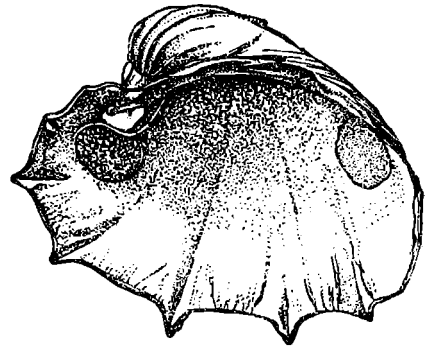


Рис. 40. То же, изнутри.

Род *Prionopleura*. Типичным родом для среднего плиоцена Эвксина является *Prionopleura* (рис. 39, 40), характеризующаяся сильно ослабленным замком, представленным небольшими передне-боковыми зубами, и своеобразной структурой высоких, острых и пилообразных ребер наружной поверхности. Предковой формой этого рода является, повидимому, паннонский «*Limnocardium*» ex gr. *ferrugineum* R. Noegn. Все виды *Prionopleura* известны только в киммерийском ярусе.

Представители *Prionopleura* обитали в области мелководья в условиях сильно пониженной солености — почти полного опреснения — и обычно селились в дельтах.

Род *Prosodacna*. В условиях значительного опреснения, в дельтах и устьях рек, лиманах и т. д., предпочитали также поселиться и многие виды рода *Prosodacna* (рис. 41, 42).

Представители основной группы этого рода — *Pr. macrodon* Desh. отличались весьма значительным развитием передне-боковых зубов, при одновременной редукции кардинальных и частью задне-боковых. Затем, для их раковины характерно сдвигание макушки вперед, сглаживание наружной поверхности и большое усложнение внутреннего строения ребер. Последнее обуславливает прочность и легкость передней части створки, несмотря на ее большую толщину. Придвинутая вперед макушка и утолщенная передняя часть придают сомкнутым створкам способность находиться в устойчивом положении, опираясь на передний конец раковины. Повидимому, это положение и было свойственно прозодакнам при жизни.

Древнейшие представители *Prosodacna* появились в Эвксине с самого начала понта и, повидимому, несколько ранее, чем в Паннонском бассейне, куда они проникли в понт с востока. В этом бассейне они, по сравнению с остальными кардидами, не играли такой важной роли в качестве господствующих форм и не были так многочисленны, как в области Эвксина и отчасти Гетского бассейна.

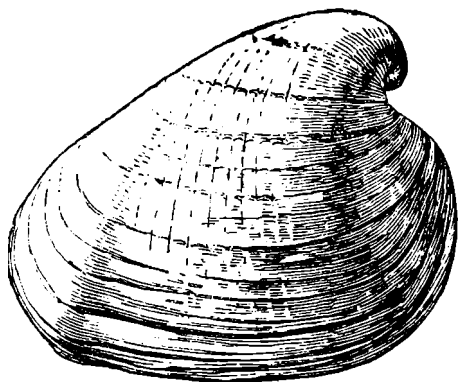


Рис. 41. *Prosodacna macrodon* Desh. Правая створка снаружи, нат. вел.

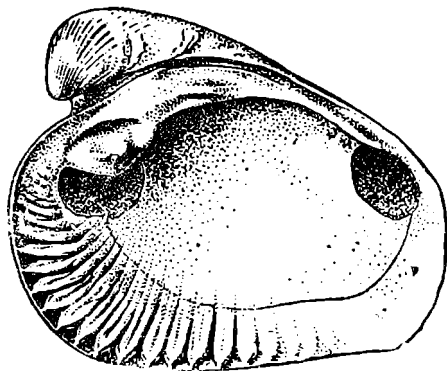


Рис. 42. То же, изнутри.

Все *Prosodacna* были исключительно обитателями мелководья и, как отмечалось выше, существовали в условиях весьма низкой солености: они жили иногда в опресненных водоемах совместно с пресноводными моллюсками.

Среди них большой интерес представляют виды подрода *Prosochiasta*, имеющие в передней части створок сильное зияние для выхода мощной ноги. Такое значительное развитие последней было обусловлено способ-

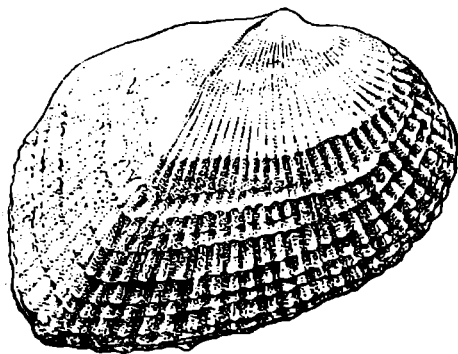


Рис. 43. *Pteradacna edentula* Desh. Правая створка снаружи, нат. вел.

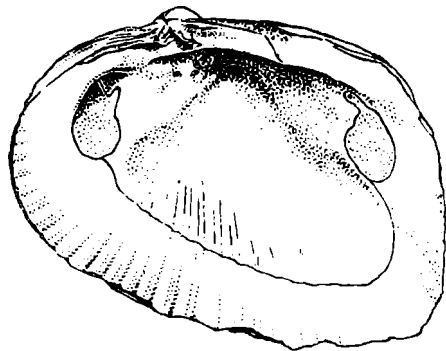


Рис. 44. То же, изнутри

ностью или к рытью и закапыванию в плотном грунте или к скачкообразному способу передвижения. Последнее предположение до некоторой степени могло бы также объяснить неравномерную утолщенность створок *Prosodacna* — очень прочных спереди и хрупких позади. В случае скачкообразного передвижения прозодакны падали, после более или ме-

нее значительного прыжка, на переднюю часть створок, утолщенность которой и предохраняла раковину от деформации.

Род *Pteradacna*. Значительно менее распространенным, по сравнению с предыдущими, был род *Pteradacna*. Этот род, автохтонный для Эвксина, отделился от *Didacna* в конце нижнего плиоцена и максимума своего развития достиг в среднем плиоцене — киммерийском ярусе, выше которого он не поднимался.

Раковины *Pteradacna* (рис. 43, 44) характеризуются почти совсем беззубым замком и своеобразным крыловидным очертанием маловыпуклых створок.

Главной областью распространения птеродакн была СВ часть Эвксина, где они обитали в области мелководья и прибоя, в заливах и проливах среди киммерийского архипелага группы крохотных островков, повидному существовавших в районах Керчи и Тамани.

Род *Stenodacna*. Следующий и последний в числе родов плиоценовых кардийд Эвксина, род *Stenodacna* был также автохтонным. Подобно *Pteradacna*, *Panticapaea*, *Oxydacna* и *Oraphocardium*, он отделился от *Didacna* на границе нижнего и среднего плиоцена и существовал только в киммерийское время, в конце которого бесследно вымер.

Раковины *Stenodacna* (рис. 45, 46) отличаются сильным развитием и скошенностью кардинальных зубов при одновременном ослаблении боковых и гладкой наружной поверхностью створок.

Стенодакны были обитателями прибрежного мелководья и жили в основном в открытой области моря, заходя также и в заливы.

Приведенный краткий обзор плиоценовых родов кардийд Эвксина показывает не только большое разнообразие экологических ниш, которые занимались представителями тех или иных родов, но и заметное различие во времени появления последних в пределах Эвксинского бассейна.

Для выяснения причин всего этого обратимся к геологической истории Эвксинского бассейна. Понтическому водоему в пределах данного бассейна предшествовало мэотическое озеро-море. Оно отличалось, по

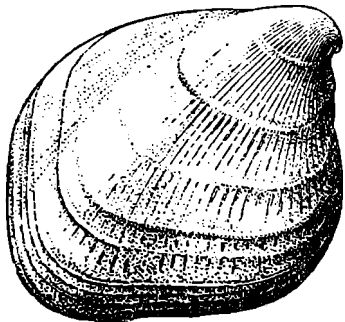


Рис. 45. *Stenodacna angusticostata* Rouss.
Правая створка снаружи, нат.
вел.

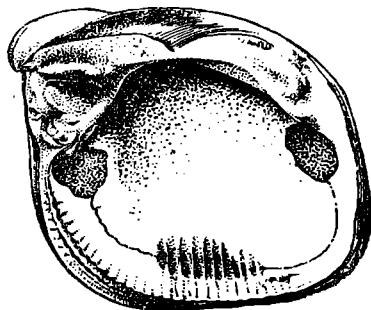


Рис. 46. То же, изнутри.

сравнению с более ранним сарматским и более поздним понтическим, своими сокращенными размерами. Мэотическое море в основном охватывало впадину Черного моря, сообщаясь по Северному Кавказу нешироким проливом с областью Каспия. Небольшой залив мэотического моря вдавался на западе в область Румынии. К концу своего существования мэоти-

ческое озеро-море представляло солоноватоводный или, вернее, весьма сильно опресненный водоем, в котором из пластинчатожаберных обитали лишь синдесмии и конгерии, а из гастропод — почти исключительно гидробииды.

Как мы видим, фауна этого водоема была очень бедна. Редкие кардииды, которые еще существовали в нижнем и среднем мэотисе, принадлежали к морским формам. Поэтому они не могли приспособиться к быстрому опреснению водоема и полностью вымерли. Вследствие этого к началу понта все необъятное пространство для расселения солоноватоводных кардиид было совершенно свободно от конкуренции других семейств моллюсков.

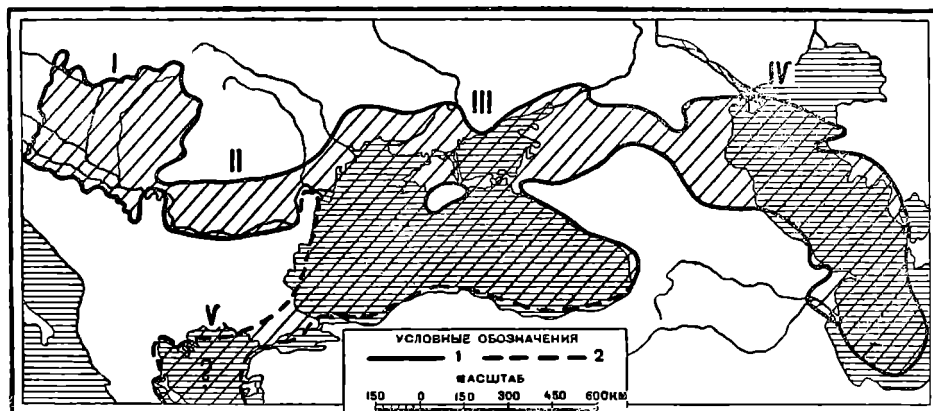


Рис. 47. Палеогеографическая карта понтического моря. I. Паннонский бассейн. II. Гетский бассейн. III. Эвксинский бассейн. IV. Каспийский бассейн. V. Эгейский бассейн. 1 — граница понтического моря. 2 — предполагаемая граница понтического моря.

В результате движений земной коры в начале плиоценового времени, бассейн, следующий за мэотическим, приобрел заметно другие очертания и распространился на гораздо большую площадь. На приводимой карте (рис. 47) показываются границы понтического моря в максимум его распространения.

На востоке понтический бассейн захватывает значительную часть Каспия, распространяется также на Мангышлак, Апшеронский полуостров и Прикуринскую низменность. Вдоль Северного Кавказа он широким проливом простирается на запад в область Кубани, откуда, окружая Крымский остров, протягивается через Южную Украину и Бессарабию и подходит к Гетскому бассейну (Румыния).

На юго-востоке Эвксина (Черного моря) понтический бассейн вдается заметно в область Рионского залива, а на юго-западе через Фракию и Дарданеллы, повидимому, соединяется с Эгеем. Через Гетский бассейн понтическое море в области Железных ворот на Дунае соединяется с Паннонским бассейном, являющимся его наиболее крупным западным участком.

В отрезок времени от среднего сармата до понта Паннонский бассейн представлял собой водоем, совершенно изолированный от Эвксина. Сообщение между ними, существовавшее в нижнесарматское время, прервалось, повидимому, в начале среднего сармата. После этого наступил

длительный период изоляции Паннонского водоема и, в связи с этим, сильного его опреснения.

В эпоху среднего (частью) и верхнего сармата, а также и всего эоценоса, здесь существовал своеобразный солоноватоводный водоем, так называемый Паннонский. На севере он превышал несколько размеры данного водоема в понтическое время. В этом бассейне формирование солоноватоводной фауны началось ранее, чем в Эвксинском. Почти все морские формы, которые обитали в Сарматском море, кроме, быть может, немногих представителей кардийд и некоторых других форм, вымерли. В эпоху верхнего миоцена здесь начали вырабатываться те разнообразные формы солоноватоводных кардийд, которые объединяются не совсем правильно в один род.

Эти последние явились частично предковыми формами для родов *Paradacna*, *Kaladacna*, *Phyllocardium* и т. д. Все эти роды кардийд из предшествующего Паннонского озера-моря перешли в понтическое.

Когда возникло сообщение между Паннонским, Гетским и Эвксинским бассейнами, то, благодаря сходным биономическим условиям и свободному от конкурентов и врагов громадному пространству в области Эвксина, ряд родов кардийд получил возможность мигрировать на восток и пышно расселиться там.

Здесь следует указать, что соединение упомянутых бассейнов произошло не в самом начале понтического времени, а в конце нижнего понта и начале среднего, примерно в период образования осадков с *Congeria romboidea*. Этому сообщению предшествовало соединение Эвксина в самом начале понтического века с каким-то другим бассейном, вероятнее всего с Эгеем. Доказательством этого служит фауна евпаторийского времени, распространенная помимо Эвксина также и в районе Дарданелл (Эберзин 1945). Эта фауна отличается сравнительной бедностью. Из кардийд в евпаторийских слоях встречаются почти исключительно представители рода *Prosodacna*, совершенно отсутствующего в верхнем миоцене Паннонского бассейна и появляющегося здесь только в среднепонтическое время.

Наличие в районе Афин и Салоник отложений, лежащих выше верхне-миоценовых (Gillet 1938 a, b) и содержащих в себе фауну моллюсков, повидимому более древнюю, чем понтическая, и более молодую, чем сарматская, дает основание предполагать возможность существования здесь в предпонтическое время водоема, в котором стали формироваться такие роды, как *Prosodacna*, *Didacna*, *Monodacna* и, быть может, часть лимнокардиумов (*Euxinocardium*). Эти роды кардийд первыми появились в области Эвксина и, встретив здесь незаселенную громадную площадь с разнообразными условиями, быстро расселились на ней и приспособились к жизни в разных участках дна. Это произошло в начале понтического времени, в евпаторийское время. В глубоководных осадках в конце нижнего понта (одесское время) начинают встречаться представители *Paradacna*. Таким образом, в указанное время начинается уже сообщение между Паннонским и Эвксинским бассейнами. Тогда же, возможно, проникли сюда и *Plagiodacna*.

Максимум миграции кардийд падает на эпоху среднего понта, на время образования осадков горизонта с *Congeria ex gr. rhomboidea*. В этот момент в Эвксине появились *Kaladacna*, *Phyllocardium*, ряд подродов *Limnocardium* (*Arpadicardium*, *Bosphoricardium*, *Tauricardium*) и переселились предки *Arcicardium* и *Prionopleura*. Миграция кардийд иллюстрируется схематической таблицей (рис. 48), где стрелками, указывающими направо, отмечены роды, мигрировавшие из Паннонского бассейна в Эвксин.

Однако для некоторых родов имела место и обратная картина (отмеченная стрелками влево). Если в Паннонском бассейне в нижнем понте *Prosodacna*, *Didacna* и отчасти *Monodacna* не было, то в горизонте с *Congerina rhomboidea* они появляются в более или менее заметном количестве. Все эти роды пришли, повидимому, с востока. Из них *Prosodacna* имела здесь, по сравнению с остальными родами, несколько большее распространение. Но и они, вследствие общего вымирания кардийд в среднем плиоцене Паннонского бассейна, не получили здесь такого значительного развития, как на востоке — в Гетском и Эвксинском бассейнах. К ска-

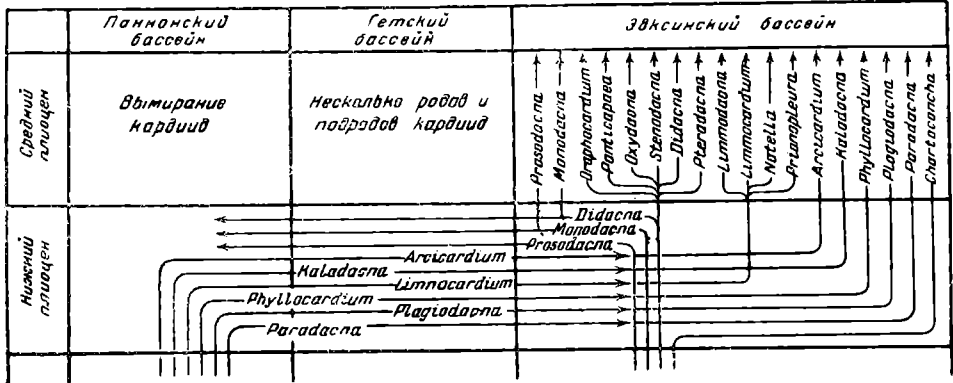


Рис. 48. Схема миграции солоноватоводных кардийд.

занному необходимо добавить, что вопрос о проникновении в Паннонский бассейн *Monodacna* все же не может считаться еще разрешенным окончательно ввиду того, что монодакноидные формы кардийд присутствуют здесь и в нижних конгериевых слоях и без пересмотра их нет уверенности в автохтонном или аллохтонном происхождении понтических *Monodacna* этого бассейна.

Во всяком случае, в вопросе о миграциях фауны в Эвксинский бассейн мы имеем основание предполагать, что таких миграций было не менее двух. Одна из них была в начале понта и происходила из области Эгея (?), а другая — на границе нижнего и среднего понта — из Паннонского бассейна.

Резюмируя все вышесказанное, можно отметить следующее. По времени появления в плиоцене Эвксина все роды кардийд могут быть разделены на 3 группы:

I — роды, появившиеся в нижнем понте (новороссийское время): *Prosodacna*, *Monodacna*, *Limnocardium* (*Euxinocardium*), *Didacna*, *Plagiadacna*, *Paradacna* и, повидимому, в конце его — *Chartoconcha*;

II — роды, известные со среднепонтического (субромбоидного) времени: *Kaladacna*, *Phyllocardium*, *Arcylicardium* и ряд подродов *Limnocardium* (*Arpadicardium*, *Bosphoricardium*, *Tauricardium*);

III — роды, возникшие в киммерийское время: *Oxydacna*, *Oraphocardium*, *Natella*, *Limnodacna*, *Prionopleura*, *Pterodacna*, *Stenodacna*, *Pan-tiscaraea*.

Часть их (*Prionopleura* и, быть может, *Natella*) произошла от форм, пришедших в Эвксин в среднем понте.

Среди родов I группы появление *Prosodacna*, *Euxinocardium*, *Didacna*, *Monodacna*, *Paradacna* и, быть может, *Chartoconcha*, обязано иммиграции их в Эвксин из какого-то близкого географически и сходного по биноми-

ческим условиям бассейна. Местоположение последнего, вследствие неизученности или малой изученности плиоценовой конхилиофауны Малой Азии и юга Балкан, установить весьма трудно. Но не исключена возможность, что таким водоемом явился в конце миоцена и начале плиоцена Эгей. Значительно больше данных по месту возникновения *Paradacna*. Таковым являлся, повидимому, Паннонский бассейн, где первые *Paradacna* известны с конца миоцена. Из указанного бассейна *Paradacna* мигрировала на восток, в область Эвксина, в нижнеплиоценовое время.

В отношении *Plagiodacna* имеется предположение, что представители этого рода, подобно *Paradacna*, являются пришельцами с запада, из Паннонского бассейна, в нижнепонтическое время.

В вертикальном распространении родов I группы отмечается, что первым, наиболее рано появившимся родом (с начала евпаторийского горизонта) является *Prosodacna*. Затем к нему присоединяются *Monodacna* и *Limnocardium* (подрод *Euxinocardium*). Примерно это приходится на конец евпаторийского времени и начало одесского. Позднее намечается появление *Didacna*, *Plagiodacna* и *Chartoconcha* (одесский горизонт). Что же касается *Paradacna*, то она появляется в глубоководных фациях нижнего понта не с начала его (евпаторийское время), а несколько позднее (одесское время).

Эти особенности распространения дают основание полагать, что и в самом нижнем понте появление тех или иных родов совершалось не сразу, а осуществлялось порознь — обстоятельство, быть может, указывающее на кратковременность и затруднительность сообщений Эвксина в это время со смежными водоемами.

Значительно более отчетлива картина появления в Эвксине родов II группы: *Kaladacna*, *Phyllocardium* и *Arcicardium*. Эти три рода проникли в Эвксин с запада, из Паннонского бассейна, через промежуточный — Гетский (Дакийский) водоем. Тем же путем проникли в Эвксин и три подрода (*Arpadicardium*, *Tauricardium* и *Bosphoricardium*) рода *Limnocardium*.

Время их проникновения приходится на период образования осадков с *Congeria rhomboidea* M. Hörn. на западе и викарирующим видом *Congeria subrhomboidea* Andrus. — на востоке. Относясь примерно к середине понтического века, это время характеризуется установлением явственного и сравнительно продолжительного сообщения Эвксина с Панноном, через Гетский бассейн. Помимо кардиид, в Эвксин в это время проникли и другие моллюски, например *Dreissensiomya*. Подобная миграция фауны не была односторонней. Имеются основания предполагать, что *Prosodacna* и *Didacna*, а отчасти возможно и *Monodacna*, в обратном направлении проникали в Паннон из Эвксина.

К этому времени произошла полная изоляция Каспия от Эвксина, чем и объясняется отсутствие *Kaladacna*, *Phyllocardium*, *Arcicardium*, *Dreissensiomya* и др. в понтических слоях Каспия, так как эти роды не имели возможности проникнуть и расселиться в области последнего.

Не менее отчетливо рисуется и происхождение родов III группы: *Oxydacna*, *Panticaraea*, *Pteradacna*, *Stenodacna*, *Oraphocardium*, *Natella*, *Prionopleura*, *Limnodacna*, появившихся в Эвксине в более позднее, киммерийское время. Но картина происхождения этих родов несколько иная. Часть их (*Oraphocardium*, *Oxydacna*, *Pteradacna*, *Stenodacna* и, может быть, *Panticaraea*), как показали новейшие исследования, не только тесно связана с верхнепонтическими *Didacna*, но произошла от них. Другая часть их (*Limnodacna*) подобно некоторым под родам *Limnocardium* (*Moquicardium* и *Ecericardium*), повидимому произошла от *Euxinocardium*. От неко-

торых форм *Limnocardium*, проникших в Эвксин в среднепонтическое время, произошли, по всей вероятности, прозодакнообразные роды *Priopopleura* и *Natella*.

Таким образом, в отношении происхождения все плиоценовые роды кардиид Эвксина могут быть разделены на 2 категории:

А — роды, являющиеся пришельцами в Эвксин, и

Б — автохтонные роды, возникшие и развившиеся в области Эвксина.

К первой категории относятся наиболее древние и наиболее обильные видами: *Prosodacna*, *Limnocardium*, *Didacna*, *Monodacna*, а затем и менее многочисленные *Paradacna*, *Kaladacna*, *Phyllocardium*, *Arcicardium*, *Plagiodacna* и *Chartoconcha*.

Ко второй категории принадлежат роды, геологически более молодые — *Oxydacna*, *Oraphocardium*, *Panticapaea*, *Pteradacna*, *Stenodacna*, *Limnodacna*, *Natella*, *Prionopopleura*.

Вышеизложенное касается исключительно вопроса происхождения тех или иных родов кардиид в течение самого плиоценового времени. Что же касается более древних предков их, то данных по этому вопросу почти не имеется. Однако изучение онтогенеза различных представителей кардиид позволяет думать, что исходными формами для них явились все же главным образом сарматские кардииды, обитавшие в области Паннона и, возможно, Эгея.

ЛИТЕРАТУРА

- Али-Заде К. А. 1936. Фауна акчагыльских слоев Нафталана. Тр. Азерб. н.-иссл. нефт. инст., в. 32.
- Андрусов Н. И. 1902. Материалы к познанию прикаспийского неогена. Акчагыльские пласты. Тр. Геол. ком., 15, № 4.
- 1904. Геологические исследования на Таманском полуострове. Мат. Геол. России, 21, в. 2, стр. 257—371.
- 1907. О роде *Arcicardium* Fischer. Ежегодн. геол. мин. России, 9, в. 4—8, стр. 105—114, с 2 табл.
- 1909. Материалы к познанию Прикаспийского неогена. Понтические пласты Шамахинского уезда. Тр. Геол. Ком., нов. сер., в. 40.
- 1917. Понтический ярус. Геология России. Изд. Геол. Ком., 4, ч. 2, вып. 2, стр. 1—41.
- 1923. Апшеронский ярус. Тр. Геол. Ком., нов. сер., в. 110, стр. 1—294, с 11 табл.
- 1929. Верхний плиоцен Черноморского бассейна. Геология СССР. Изд. Геол. Ком., 4, ч. 2, в. 3, стр. 1—30.
- Барбот-де-Марни П. 1869. Геологический очерк Херсонской губернии. Стр. 1—165, 7 рис., 1 табл., 1 карта.
- Вассоевич Н. Б. 1929. Палеонтологические заметки по плиоценовым и послетретичным отложениям Таманского полуострова. Изв. Геол. Ком., 17, № 6, стр. 711—732.
- Вассоевич Н. Б. и Эберзин А. Г. 1930. О киммерийских представителях рода *Monodacna* Eichw. Тр. Геол. муз. Ак. Наук СССР, 6, стр. 87—130, 4 табл., 1 рис.
- 1931. Материалы к изучению киммерийских *Prosodacna* Tougn. Статья I. Тр. Геол. муз. Ак. Наук СССР, 8, стр. 259—282, 2 табл., 4 рис.
- Давиашвили Л. Ш. 1930. Киммерийский ярус. Руков. иск. нефт. районов Крымско-Кавказской обл. VIII. Тр. Гос. иссл. нефт. инст., в. 6, стр. 1—42.
- 1930. О некоторых представителях семейства *Cardiidae* киммерийских отложений Закавказья. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. геол., 8, в. 1—2, стр. 167—194.
- 1931. Понтический ярус. Руков. иск. нефт. районов Крымско-Кавказской обл. VII. Тр. Гос. иссл. нефт. инст., стр. 1—56.
- 1932. *Cardiidae* куяльницких отложений Гурьи. Bull. Musée de Georgie, 7, стр. 105—120.
- 1932. Заметка о проблемах стратиграфической палеонтологии кайнозоя Понто-Каспийской обл. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. геол., 10, в. 1, стр. 124—154.
- 1932. Акчагыльский ярус. Руков. ископ. нефт. районов Крымско-Кавказской обл., 11, стр. 1—27, 4 табл.

- 1933. Апшеронский ярус. Руков. иск. нефт. районов Крымско-Кавказской обл., 12, стр. 1—50, 8 табл.
- 1933. Обзор моллюсков третичных и послетретичных отложений Крымско-Кавказской провинции. М.—Л., Гос. научно-техн. изд., стр. 1—165.
- 1933. О стратиграфическом подразделении киммерийского яруса. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. геол., 11 (4), стр. 368—384.
- 1937. К истории и экологии моллюсковой фауны морских бассейнов нижнего плиоцена (мэотис — нижний понт). Пробл. палеонт., 2—3.
- Д а в и т а ш в и л и Л. Ш. и К р е с т о в н и к о в В. Н. 1931. Дуабские пласты. Руков. иск. нефт. районов Крымско-Кавказской обл. IX. Тр. Гос. иссл. нефт. инст., стр. 1—25.
- К р е с т о в н и к о в В. Н. 1928. К стратиграфии плиоцена Таманского полуострова и прилегающих частей Кубани. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. геол., 6, в. 2, стр. 171—192.
- 1931. Куяльницкий ярус. Руков. иск. нефт. районов Крымско-Кавказской обл. X. Тр. Гос. иссл. нефт. инст., стр. 1—24.
- Л и в е н т а л ь В. 1931. Геологические исследования в юго-западной части гурийского нефтеносного района. Тр. Азерб. нефт. инст., в. 2, стр. 1—44.
- С е н и н с к и й К. 1905. Новые данные о неогеновых пластах юго-западного Закавказья. Тр. Общ. естеств. Юрьевск. унив., 3, в. 2, стр. 1—59.
- С и н ц о в И. Ф. 1875. Описание новых и малоисследованных форм раковин из третичных образований Новороссии. Статьи 1 и 2. Зап. Новор. общ. ест., 3, в. 2, стр. 1—59, 4 табл.
- 1897. Описание некоторых видов неогеновых окаменелостей, найденных в Бессарабии и Херсонской губернии. Зап. Новор. общ. ест., 2, в. 2, стр. 30—88.
- 1912. Дополнительные сведения о колодцах Ставропольской губ. Зап. Мин. общ., X, IX, в. 1.
- У с п е н с к а я Н. Ю. 1931. *Cardiidae* Акчагыла (*C. radiiferum*, *C. dahestanicum*, *C. nikitini*). Тр. Гл. геол.-разв. упр., в. 121, стр. 1—28, 2 рис., 7 табл.
- Ч е л и д з е Г. Ф. 1946. Двустворчатые нижнего и среднего плиоцена Гурии. Вестн. Гос. музея Грузии, 13—А, стр. 149—224 (русск. резюме стр. 207—215), 7 табл.
- Ш в е ц Ф. П. 1912. Предварительный отчет об экскурсии на Керченский полуостров, совершенной летом 1908 г. Прот. Общ. ест. Юрьевск. унив., 21, стр. 81—96, 1 табл.
- Ш н е й д е р Г. Ф. 1933. Руководящие окаменелости разреза Апшеронского полуострова и прилегающих районов, под ред. и с дополн. (мэотис) В. В. Богачева, ч. II (понт и сармат). Тр. Азерб. нефт. иссл. инст., в. 14, геол. отд., стр. 1—47, 12 табл.
- Э б е р з и н А. Г. 1933. Геологические исследования железнорудных месторождений Керченского полуострова. Тр. Всесоюз. геол.-разв. объедин., в. 325, стр. 128—167.
- 1936. О новом роде сем. *Cardiidae* — *Limnodacna cristulata* gen. et sp. nov. из киммерийских отложений Абхазии (Закавказье). Тр. Лен. общ. ест., 65, в. 1, стр. 101—105.
- 1938. О горизонте с *Congeria subrhomboidea* Andrus. в Кубанской области. Докл. Ак. Наук СССР, нов. сер., 21, № 8, 1938, стр. 412—415.
- 1940. Средний и верхний плиоцен Черноморской обл. Стратиграфия СССР, 12, Неоген, стр. 477—566.
- 1941. Род *Prosodacna* в неогене юга СССР, его систематика, филогения и стратиграфическое значение. Реф. работ учр. Отд. биол. наук Ак. Наук СССР за 1940 г., стр. 262—263.
- 1941. Плиоцен Западного Закавказья. Геология СССР, 10, Закавказье, ч. 1, Геол. описание, стр. 312—335.
- 1945. Происхождение и эволюция рода *Prosodacna* Турноуѐг. Ак. Наук СССР, Реф. научно-иссл. работ за 1944 г., Отд. биол. наук, стр. 150—151.
- 1945 а. О фауне понтических отложений района Keschan (Дардавеллы). Докл. Ак. Наук СССР, 50, стр. 475—476.
- 1947. Род *Limnocardium* Stoliczka в плиоцене Понто-Каспийского бассейна. Тр. Палеонт. инст. АН СССР, 13, в. 4, стр. 1—156, 16 табл.
- Э й х в а л ь д Э. 1850. Палеонтология России. Новый период. Стр. 1—284, с атл. из 14 табл.
- A n d r u s o f f N. 1903. Studien über die Brackwassercardiden. Lief. 1. Mém. Acad. Sci. St. Pétersbourg, 8 sér., 13, N 3, p. 1—82.
- 1910. Studien über die Brackwassercardiden. *Didacna* (Erste Hälfte). Lief. 2. Mém. Acad. Sci. St. Pétersbourg, 8 sér., 25, No 81, p. 1—84, 5 fig., 10 tab.
- D e s h a y e s G. P. 1838. Description des coquilles fossiles recueillies en Crimée par M. de Verneuil, et observations générales à leur sujet. Mém. Soc. Géol. France, 3, I pt., p. 37—69, 6 pls.

- Fischer P. 1887. Manuel de Conchyliologie.
- Gillet S. 1938a. Le Pontien saumâtre aux environs d'Athènes. Com. Ren. Som. Soc. Géol. France, No 3, p. 45—46.
- 1938b. Sur la présence du Pontien s. str. dans la région de Salonique. Com. Ren. Acad. Sci., 205, p. 1243—1244.
- Hoernes R. 1874. Tertiär-Studien. Jahrb. k. k. geol. Reichsans., 24, H. I, p. 33—80, 4 tab.
- Mayer C. 1856. Description de coquilles fossiles des terrains tertiaires de la Russie. Journ. de Conchyl., 2 ser., 5.
- Rousseau L. 1842. Description des principaux fossiles de la Crimée. Voyage dans la Russie merid. et la Crimée etc. sous la dir. de M. Anatole de Demidoff, 2, p. 541—544, 781—823, Atlas, pl. I—X.

«Этологический метод в дальнейшем развивается в палеобиологическое, или палеоэкологическое, направление в палеонтологии, которое ставит своей задачей восстановление не только самого ископаемого животного, но и всей окружающей его среды»...

А. Борисяк. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. 1947.

Р. Л. МЕРКЛИН

LEDA КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ИСКОПАЕМОЙ СРЕДЫ

До наших дней в море дожило много представителей древних групп животных, которые мало изменились и, возможно, сохранили даже свой образ жизни и свою экологическую нишу с ранних этапов истории жизни.

Изучение биологии таких древних групп в современных морях, особенно в случае их относительной стенобионтности, очень важно для познания ископаемой среды. Наиболее хорошими фациальными показателями или индикаторами являются среди морских животных наименее активные, сидячие или полусидячие животные, которым присуща наиболее узкая экологическая ниша.

К таким чутким показателям среды обитания относятся пластинчатожаберные моллюски, среди которых судя, во всяком случае, по морфологии раковины, имеется немало родов, существующих без значительных изменений с начала палеозоя. Род *Leda Schumacher* принадлежит к одной из древнейших групп и известен с силура (Циттель 1934). Квенштедт (Quenstedt 1930), детально изучавший историю нукулид, полагает, что в силуре еще нельзя различить *Leda* и *Nucula* и достоверными *Leda* следует считать только нижнедевонских представителей этого рода.

К *Leda* относятся пластинчатожаберные моллюски с равносторчатой раковиной, задняя часть которой вытянута в форме ростра или клюва. Замок — таксондонтного типа с двумя ветвями зубов, разделенных треугольной ямкой для внутренней связки. Характерно присутствие сифонов, не очень длинных, но хорошо развитых, и в значительной степени разделенных, а также наличие большой мускулистой ноги, заостренной спереди. Вентральная часть ноги образует вогнутый диск с бороздчатыми краями — так называемую «подшву для ползания» (рис. 1). Биссусовая ямка отсутствует.

Всего известно более 80 видов современных и свыше 200 видов ископаемых *Leda*. Основное географическое распространение большинства современных видов ограничивается арктической и бореальной областью. В более южных широтах они спускаются на большие глубины с относительно постоянной низкой температурой. Однако существует небольшое количество видов, живущих на сравнительном мелководье и в южных широтах.

Род *Leda*, вместе с *Nucula*, *Yoldia* и некоторыми другими, относится к надсемейству Nuculacea. Пельзенеер (Pelseneer 1891) пришел к убеждению, что эта группа по целому ряду анатомических признаков — устройству жабер, ротовым органам, нервной системе и типу ноги — является наиболее древней и примитивной и должна быть принята в качестве исходной в генетической классификации пластинчатожаберных.

Штемпель (1898) указывает, что *Nuculidae* — наиболее примитивная группа среди современных *Lamellibranchiata*, о чем свидетельствуют, кроме палеонтологической древности, следующие анатомические признаки.

1. Наиболее простое взаимоотношение между раковинной и мягким телом.
2. Примитивное строение раковины — отсутствие призматического слоя и малая дифференциация замка и связки.
3. Наличие так называемой «подошвы для ползания» и лишь слабо развитый биссусовый аппарат (у *Leda* он отсутствует).
4. Просто устроенные перьевидные жабры.
5. Примитивное строение почек, которые еще гистологически недостаточно дифференцированы и служат лишь как выводные протоки для мочи.
6. Половые железы находятся в связи с околосоудочной сумкой.
7. Наличие разобщенных плевральных ганглиев и др. Другой момент, указывающий на примитивность группы нукулид — исключительное

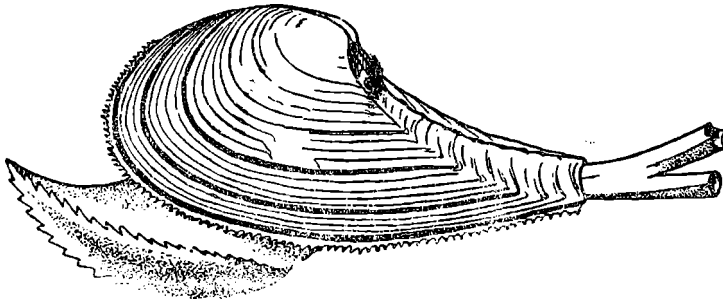


Рис. 1. *Leda caudata* Dop. сильно увел. (По Форбсу и Хэнли 1853)

многообразие одних и тех же органов даже у близко родственных видов: «Надо только представить себе, какие удивительные различия в расположении связки, развитии сифонов, образовании слуховых камешков и, в особенности, в отношении сердца к прямой кишке имеются в одной и той же группе. Эта изменчивость простирается даже на индивидов одного и того же вида, как это можно легко проследить на примере непарного сифонного щупальца *Leda* (оно может находиться у основания сифонов у разных особей одного вида то с правой, то с левой стороны)». (Штемпель 1898).

Сравнение *Nucula*, *Leda* и *Malletia* говорит о том, что ни одну из них нельзя считать более примитивной. Близкая к *Leda* *Yoldia* является более молодой формой, ответвившейся от *Leda* в мелу.

В истории нукулид и, в частности, *Leda* обращают на себя внимание две особенности, возможно, объясняющиеся примитивностью группы:

Первой особенностью является общая консервативность в эволюции группы, внешним выражением которой является значительное морфологическое сходство раковин древнейших представителей *Leda* и современных. Очень мало меняются замок, связка, синус. Морфологическое развитие группы настолько невелико, что Квенштедт (1930), получивший довольно убедительные данные в вопросе о направлении развития экологии и анатомии рода *Nucula*, в отношении *Leda* не смог ничего добавить кроме того, что уже в девоне они, по видимому, обладали такой же ногой и таким же сифоном, как сейчас. Во всяком случае у нижнедевонских *Leda* (а по Барруа — Barrois 1891, и Хайнду — Hind 1911, даже у нижнесилурийских) были такая же опистогирная макушка, вытянутый задний конец раковины и мантийный синус.

Давиташвили (1947) сомневается в возможности переживания таких древних групп, как *Lingula*, *Nucula* и др., без существенных изменений, но тем не менее указывает на то, что «некоторые из этих родов окажутся, повидимому, относительно долговечными, так как среда, в которой жили и живут лингулы и аналогичные им закапывающиеся формы (ил, тонкозернистый песок), не могла быть областью быстрого интенсивного видообразования». *Leda* же, как мы увидим ниже, существовала в наиболее консервативной морской среде, среде застойных вод.

Второй особенностью *Ledidae* является сильная внутривидовая изменчивость или своего рода пластичность раковины (как и некоторых элементов мягкого тела). Дерюгин (1915) пишет, что *Leda perinula* Müll. является пластичным организмом с точки зрения видообразования. Данный вид обнаруживает чрезвычайное разнообразие в очертании и скульптуре раковины, выраженное в образовании вздутых или вытянутых форм и в развитии ребристости. Дерюгин указывает, что эти вариации различаются по своим местообитаниям. Крупные вздутые формы встречаются менее часто и характерны для более замкнутых мест Кольского залива, а удлинённые — в открытых частях моря, где они распространены широко. Изменчивость формы раковины в различных эколого-географических условиях была подмечена Мосевичем (1928) на близко родственной группе *Yoldia arctica* Gray (*Portlandia arctica*).

Раковины могут быть разбиты на 3—4 группы, приуроченные к определенным типам местообитания. Основным критерием, взятым для подразделения, был фактор солености. Наиболее широко распространена форма, обитающая в открытом море с нормальной соленостью, обладающая наиболее крупной и удлинённой раковиной (var. *portlandica*). В более прибрежной зоне и, может быть, более мелководной, преобладает *f. typica*, несколько более равносторонняя. При некотором опреснении, например, в устье Обской губы, раковина становится более короткой и вздутой. Для сильно опресненных районов характерен подвид *estuatorium* с небольшой гладкой округленной раковиной. Мосевич указывает, что перечисленные группы не обособлены резко и представляют собой лишь наиболее характерные крайние формы, между которыми имеется большое число переходных.

Такая исключительная изменчивость внешней формы раковины *Yoldia* давала основание одним авторам выделять среди них таксономические группы разных рангов, а другим, на основании переходных форм, объединять все разновидности в одном виде.

Интересно, что появление сравнительно короткой и вздутой раковины в более мелководных и прибрежных условиях и удлинённой — в более открытом море прослеживается и на ископаемом материале. Так, *Leda fragilis* Chemn. в тарханском и чокракском бассейнах в более грубых осадках верхней части литорали имеет короткую и вздутую раковину, а в более глубоководных илистых осадках — сравнительно удлинённую.

Каковы же особенности экологии *Ledidae* и где та экологическая ниша, которая позволила им без существенных изменений пережить колоссальный промежуток времени, отделяющий нас от силура?

Редкость нахождения в сравнительно доступных прибрежных зонах, мелкие размеры *Leda*, не представляющей к тому же промыслового значения, не возбуждали большого интереса к ее представителям у исследователей. Поэтому работ по экологии их почти нет и в большинстве случаев приходится опираться или на общие биоценологические работы типа работ Дерюгина или Петерсена, или использовать данные по экологии близко родственных групп (*Yoldia*, *Nucula* и др.).

Основным фактором, определяющим экологию *Ledidae*, является способ питания. Среди пластинчатожаберных моллюсков нет ни настоящих хищников, ни растительноядных организмов, что прежде всего определяется отсутствием (редукцией) дифференцированной головы (*Acephala*) и соответственно отсутствием твердых челюстных образований подобно *radula* других моллюсков. Все *Lamellibranchiata*, за весьма малым исключением, питаются детритом, то-есть полуразложившимся органическим веществом растительного и животного происхождения.

Еще не давно было распространено убеждение, что пластинчатожаберные моллюски питаются пассивно, усваивая все органическое вещество, проходящее с током воды через их пищеварительный тракт, включая сюда, кроме детрита, растительный и животный планктон и даже трупы более крупных организмов. Так, у Иордана (*Jordan 1913*, стр. 330) мы читаем, что пищу пластинчатожаберных составляют, кроме детрита, диатомей, инфузории, маленькие рачки и личинки *Crustacea*. Далее приводится цитата из Бронна, гласящая, что *Modiola vulgaris* и *Cyprina islandica* иногда глотают трупы рыб, а в желудке последней якобы нашли большого полупереваренного червя *Nereis* (!?). Имеется много работ, посвященных росту промысловых двустворчатых моллюсков, в которых приводятся диаграммы зависимости роста моллюсков от сезонного изобилия разного рода простейших и особенно растительного планктона (*Coe and Fox 1942* и др.).

Однако именно один из последних авторов (*Кой 1945*), исследуя в экспериментальных условиях питание мидий, убедился в том, что единственным источником питания является детрит, происходящий от распада клеток всех сортов морских организмов, животных и растительных. *Йонг (Yonge 1930)* показал, что пластинчатожаберным не свойственно внеклеточное питание и что, следовательно, они могут переваривать только уже полуразложившееся органическое вещество. Он также доказал, что зеленые жгутиковые проходят через пищеварительный тракт двустворчатых, оставаясь живыми и способными к размножению. Следовательно, *Ledidae*, как и почти все остальные *Lamellibranchiata*, питаются исключительно детритом.

Детрит — единая пища для *Lamellibranchiata*, но способы питания достаточно многообразны. *Protobranchia*, к которым относятся *Ledidae*, совершенно специфичны по способу питания. Последнее осуществляется у них избирательным путем при помощи особых ротовых органов.

Рассматривая в прижизненном состоянии *Leda* (*Morse 1919*) или *Yoldia* (*Drew 1899*; *Догель 1940*), можно заметить, что под сифонами находятся особые выросты, называемые часто ротовым парусом (*velum*) или пальцами (рис. 2). Эти пальцы оканчиваются мускулистыми стрелками варьирующей длины. Вдоль отростков проходят продольные бороздки, усаженные длинными ресничками. Эти отростки или ротовые щупальца, оба вместе или одно из них, бывают обычно погружены в верхний слой ила, который, как правило, всего более богат детритом. Очень чувствительные к механическому раздражению, они могут быстро втягиваться и сокращаться. Реснички на продольных бороздках «щупалец» прогоняют частицы детрита от питательного слоя ила к пальцам, откуда они поступают к ротовому отверстию. Пища накапливается у ротового отверстия, которое время от времени открывается и принимает пищу (*Blegvad 1915*). Подробно описана функция ротовых органов *Nucula* у *Хирасака (Hirasaka 1927)*.

Ledidae, как и все *Protobranchia*, отличаются тем, что функция дыхания и питания у них разделена. Эта адаптация, возможно,

имеет немаловажное значение для существования в неблагоприятных условиях газового обмена. *Leda* питается не взвешенным в воде детритом, как большинство пластинчатожаберных, а добывает пищу из осадка и главным образом из его верхнего слоя. *Leda* не может существовать там, где благодаря донным течениям, действию прилива и приливно-отливной волны постоянно взмучивается верхний слой ила и детрит переходит во взвешенное состояние. Для питания *Leda* даже не столь важен тип грунта, сколько спокойствие воды, отсутствие течения и наличие поверхностного слоя в осадке, обогащенного детритом. Единичные *Leda* встречаются почти на всех типах грунтов, за исключением лишь чистого песка и скал, но либо на сравнительно большой глубине, за пределами приливно-отливной зоны и досягаемости поверхностного волнения, либо в замкнутых тихих бухтах (Петерсен 1914, 1918; Дерюгин 1915; Ватова 1935). Итак, *Leda* живет в тихих условиях при отсутствии течений.

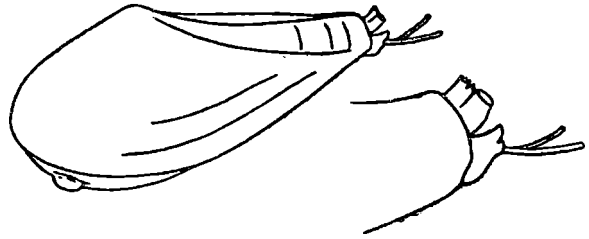


Рис. 2. *Leda tenuisulcata* (Couth.) Прижизненная зарисовка. (По Морзу, 1919).

Второй важный фактор биологии *Leda* — это образ жизни на дне моря, или вернее способ защиты от врагов. Данный фактор определяется характером двух органов — типом ноги и наличием дифференцированных сифонов. При адаптивной радиации Protobranchia в нижнем палеозое и распределении по различным экологическим нишам нукулиды дали начало двум ветвям (Douvillé 1912; Davies 1935). Одни остались свободными активными животными, ведущими в основном зарывающийся образ жизни, другие перешли к прикреплению биссусом. Уже у *Nucula*

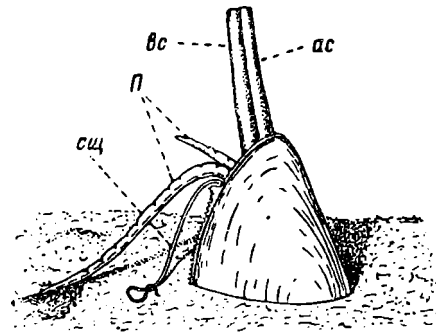


Рис. 3. *Yoldia* в прижизненном положении: *sc* — сифонные щупальца, *n* — придатки ротовых лопастей, *ac* — выводной сифон, *bc* — вводной сифон. (По Догелю, 1940).

имеется в зачаточном состоянии биссусовый аппарат, хотя она ведет свободный образ жизни, сифонов у нее нет, она зарывается целиком в ил иногда на глубину до 50 см.

Ледицы, снабженные сифоном, имеют более ограниченную активность. Они зарываются в грунт, но не целиком, а большей частью лишь на две трети длины раковины (рис. 3). Задняя треть в несколько наклонном вентрально положении выдается над поверхностью. Однако сифоны у *Leda* короткие, почти целиком прикрытые оттянутой сзади в ростр раковины. Нога *Ledidae* мощная, мускулистая и снабжена так называемой «подшовой для ползания» (Kriechsohle). По мнению Квенштедта (1930), этот термин неудачен, так как нога нукулид (в широком смысле слова) приспособлена не к ползанию, а к роющему образу жизни.

Характер движения животного и процесс зарывания освещены Дрю (Drew 1900). Нижняя часть ноги протобранхий состоит из двух муску-

листных лопастей, снабженных гребенчатой каймой, поэтому нога кажется как бы расщепленной посредине. Передний конец ее заострен. Процесс зарывания происходит следующим образом: нога со сложенными дисками или крыльями вытягивается с силой вперед и вниз, проникая несколько в грунт, чаще всего мягкий, а обычно жидкий или полужидкий ил. Проникнув в грунт, лопасти ноги расправляются, образуя нечто вроде якоря.

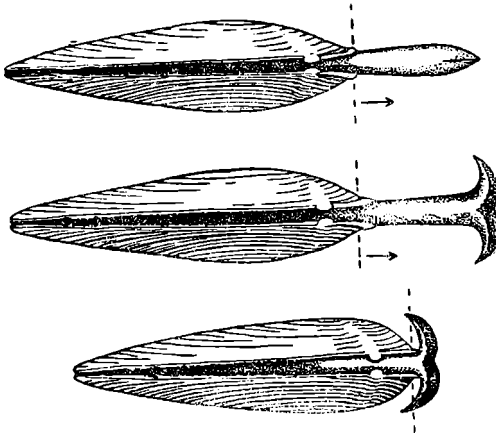


Рис. 4. Способ передвижения *Yoldia*. Вид с брюшной стороны. (По Дру, 1900).

Мышцы ноги сокращаются, притягивая к себе тело моллюска и раковину (рис. 4).

Скорость зарывания у *Protobranchia* не одинаковая. Представители родов геологически более молодых активнее. *Yoldia* зарывается мгновенно. У *Nucula* и *Leda* движения значительно более медлительные. Однако все они могут поворачиваться и изменять направление движения.

Интересно, что прогрессивность *Yoldia*, как более молодой ветви *Ledidae*, сказывается и в некоторых других случаях. У *Leda* короткие сифоны защищены клювовидно оттянутой задней частью раковины, как панцирем. У *Yoldia* сифоны зна-

чительно более длинные и очень мускулистые; раковина их не прикрывает, но зато они очень чувствительны, подвижны и способны сильно сокращаться. В то же время большая скорость зарывания *Yoldia* также способствует ее самосохранению. При этом *Yoldia* способна не только зарываться, но и передвигаться по поверхности грунта. Тип движения тот же, что и при зарывании, но поскольку притягивание раковины сокращением мощной ноги совершается мгновенно, движение имеет вид прыжков.

Leda менее способна к активному передвижению и подвижность ее невелика. Однако она зарывается при механическом раздражении или скрываясь от врага и может несколько менять свою позицию в случае истощения питательного субстрата или при возникновении других неблагоприятных условий. Но все эти передвижения ограничиваются ничтожным радиусом.

Малая подвижность *Leda*, в связи с образом жизни в тихих водах, где отсутствуют донные течения, показательна в том отношении, что более или менее массовое нахождение створок *Leda* почти всегда с несомненностью говорит об их захоронении *in situ*, в месте прижизненного существования и позволяет делать отсюда некоторые биоценотические выводы.

Из факторов физико-химической среды, ограничивающих распространение *Leda*, с наибольшей достоверностью можно отметить значение степени солености. Распространение *Leda* необычайно широко, но всегда ограничивается морями нормальной солености. Так, в датских водах *Leda* встречается только в Каттегате, где соленость не падает ниже 28—29%, далее же на восток, в Балтийском море, *Leda* совершенно нет. Она не живет также и поблизости от устьев рек.

Leda встречается в Средиземном, Адриатическом и Эгейском морях, но в Мраморном исчезает, а в Черном ее уже вовсе нет. В этом отношении

Leda сильно разнится от *Yoldia*, которая является значительно более эврибионтной и эвригалинной. Мы уже видели, что *Yoldia* встречается даже в сильно опресненных участках моря. Так, например, Бируля (1900) упоминает о приуроченности *Yoldia* в районе Шпицбергена именно к тем бухтам, в которые спускаются большие глетчеры, несущие потоки пресной воды. Большинство видов *Leda* редко и лишь единичными экземплярами встречается на прибрежных участках дна. Однако некоторые из них, как, например, *L. fragilis*, встречаются в сравнительно мелководных условиях, в хорошо защищенных от ветра участках дна (закрытые заливы и бухты, не являющиеся местом стока пресной воды). Аналогичные условия указывает Дерюгин для *Leda pernula* в Белом море (1928).

Фактор температуры для *Leda* в целом является менее определенным. В то время как *Yoldia* строго ограничена арктическими водами, *Leda* распространена от Арктики до Антарктики. По данным экспедиции на Челленджере, имеется много различных видов *Leda*, приуроченных к тропическим широтам, из которых некоторые живут в мелководье, где температура воды очень высока. *L. fragilis* живет в Средиземном море, которое отличается постоянной высокой температурой воды; даже в глубоких придонных участках дна температура не падает ниже $+12^{\circ}\text{C}$. В то же время большая часть видов *Leda* приурочена к глубоководным областям, где господствует постоянная низкая температура.

Фактор глубины тесно увязан с фактором температуры и не является фактором, лимитирующим распространение рода в целом. Наоборот, *Leda* принадлежат к группе, имеющей огромный батиметрический диапазон. Так, *Leda messanensis* Seq., живущая в Сев. Атлантике, встречается на глубинах от 60 до 4000 м (Dall 1897), причем Долл указывает, что в большинстве случаев формы с широким ареалом встречаются на небольших глубинах на севере и по мере продвижения на юг спускаются на большие глубины. Эта закономерность подмечена давно и является, видимо, приспособлением к постоянной температуре.

Наиболее глубоководная из *Leda*, найденных экспедицией на Челленджере, *L. excisa* Phil., найдена в глобигериновом илу западнее Азорских островов на глубине около 4000 м. Наиболее же мелководная из них, *L. micans* Smith., встречается на глубине 25 м близ о. Фиджи.

Широко распространенная в третичных отложениях *L. fragilis* живет и сейчас в Средиземном море на глубинах от 73 до 218 м (Walther 1893). В Адриатике она встречается почти во всех биоценозах илистого и илистопесчаного дна, начиная с 17—20 м и глубже (Ватова 1935). Она обитает и в Мраморном море, где соленость придонного слоя воды превышает 30%. Отдельные створки найдены на глубине 65 м у входа в Босфор (Остроумов 1894).

L. pernula Müll. (Петерсен 1914) в сравнительно больших количествах встречена в датских водах на глубине около 40 м. Единичные экземпляры упоминаются Петерсеном (1918) в составе сообщества *Abra* — *Echinocardium* с глубины 16—18 м и в сопровождении *Brissopsis* — *Chiajei* с глубины 60—75 м, но в массовом количестве они встречаются только в сообществе *Brissopsis* — *Sarsii* с глубины 186 м.

В Белом море *L. pernula* распространена от 38 до 325 м, причем на больших глубинах встречается обычно в громадных количествах и совместно с *Yoldia*. Она иногда обитает и на меньших глубинах, но в защищенных бухтах (Дерюгин 1928).

Из рассмотрения скудной литературы по батиметрическому распространению *Leda* трудно сделать какие-либо определенные заключения. Необходимо ограничиться здесь лишь выводом об относительной редко-

сти *Leda* в прибрежном мелководье и наличии большого числа глубоководных форм. При этом следует учесть образ жизни *Leda* и помнить об их присутствии на мелководных участках только в защищенных участках моря, где нет течения и не сказывается резко поверхностное волнение.

Фактор г р у н т а имеет значение для очертывания экологических границ колоний *Leda* лишь в широком смысле слова. Как это очевидно из их анатомии и образа жизни, *Leda* тесно связана с таким грунтом, который позволяет им зарываться, — илистым, илисто-песчаным или глинистым. Квенштедт пишет, что на протяжении всей истории существования *Leda* они всегда были приурочены к илистым грунтам. Однако современные *Leda* не особенно разборчивы в выборе типа мягкого грунта (Петерсен 1914; Ватова 1935; Дерюгин 1915—1928; Квенштедт 1930). Для выживания *Leda* существенно лишь, чтобы грунт позволял зарываться и чтобы не было придонных сильных токов воды или волнения, взмучивающего детрит.

Ватова, изучавший илистые биоценозы залива Ровиньо в Адриатическом море, встречал *L. commutata* Phil. (= *L. fragilis* Chemn.) почти повсеместно, начиная с глубин в 17—20 м, и наиболее часто на глубинах около 30 м на плотном глинистом дне. Их нет только на скалистом дне и в чистом песке. Петерсен встречал *L. minuta* на грунте, состоящем из грубого гравия с камнями, но гравий был перемешан с песком и илом, которые были сильно обогащены детритом.

Дерюгин отмечает преобладание илистого и илисто-песчаного грунта для поселений *Leda*. Почти все *Leda*, собранные экспедицией на Челленд-жере, найдены на илистом грунте (Smith 1886).

Таким образом, следует считать, что колонии *Leda*, приспособленные к мягким грунтам с верхним слоем, обогащенным детритом, предпочитают все же илисто-песчаный грунт и совершенно отсутствуют на чисто песчаном и скалистом грунте, а единичными экземплярами могут существовать на самых разнообразных грунтах.

Имеется очень мало данных об отношении *Leda* к фактору г а з о в о г о р е ж и м а, хотя, по видимому, именно этот фактор сыграл очень важную роль в переживании *Leda*, да и большинства Protobranchia, начиная с нижнего палеозоя, в сравнительно консервативном состоянии.

Интересные опыты с *Nucula* показали ее способность к длительному существованию (до 8 суток) без доступа кислорода (Moore 1931). На адаптацию *Nucula* к среде, бедной кислородом, указывают и другие авторы (Хирасака 1927). Эта адаптация тесно увязана с ее образом жизни. *Nucula* ползает под поверхностью ила на глубине 20—25 см. Между тем Мур в своем исследовании илов Клайда показал, что даже в поверхностных слоях ила имеет место почти полное отсутствие кислорода. Однако известно, что *Leda* и *Yoldia* при опасности зарываются целиком и некоторое время могут существовать под поверхностью и здесь прокладывать себе путь.

Кроме того, *Leda* предпочитает тихие участки дна, где отсутствуют токи воды. Для таких участков, где отсутствует перемешивание, характерны застойная вода и сильное обеднение кислородом. В этих условиях создаются предпосылки для возникновения восстановительной среды и выделения свободного H_2S . *Yoldia* особо хорошо развивается в очень застойных участках. Скудость кислорода на илистом дне является причиной расцвета колоний *Leda* при ограниченном количестве других пластинчатожаберных, как это имеет место в датских водах или в Кольском заливе.

Шмидт (Schmidt 1935, 26) относит среднеолигоценовые слои Эшергаузена (Сев. Германия), содержащие исключительно *Leda* и *Nucula*, к от-

ложениям дна с ухудшенной аэрацией, то-есть с пониженным содержанием кислорода в придонном слое воды. В дальнейшем этот автор неоднократно возвращается к эвриоксибионтности *Leda*, *Yoldia* и *Nucula* (стр. 30, 136 и др.), существующих иногда в среде, очень бедной кислородом. Но объясняет Шмидт эту адаптацию наличием у этих животных длинных дыхательных трубок (сифонов), которые якобы поднимаются в лучше аэрированные слои воды. Объяснение это не убедительно, так как если *Yoldia* обладает действительно длинными сифонами, могущими вытягиваться на расстояние, превышающее длину раковины, т. е. подниматься над уровнем дна на 30—40 мм (!), то сифоны *Leda* короткие и едва выдаются над раковиной. Поэтому при прижизненном положении *Leda*, наполовину или более зарывшейся в грунт, сифоны не приподнимаются над дном выше 10—15 мм. Трудно предположить большую разницу в содержании кислорода на каждые 10—15 мм придонного слоя воды при той большой глубине, на которой обычно живет *Leda*. Кстати, *Nucula* является наиболее эвриоксибионтной среди них, но у нее совсем нет сифонов, и она целиком зарывается в ил, где совершенно не бывает кислорода. Более вероятно, что эвриоксибионтность связана с характером жабер и составом крови.

На эвриоксибионтность нукулид указывает Давиташвили (1943), справедливо считая их индикаторами ухудшенного газообмена при отложении спирралисовых глин в средиземноморских отложениях Крымско-Кавказской области. Очень жаль, что он некритически приводит рассмотренное объяснение Шмидта.

Подводя итоги рассмотрению биологии и экологии современных представителей *Leda*, мы получаем некоторые интересные данные, могущие служить индикаторами при восстановлении среды ископаемых морских бассейнов.

Присутствие *Leda* при захоронении на месте существования означает:

- а) нормальную или близкую к нормальной соленость морского бассейна (28—35‰/00);
- б) отсутствие донных течений, по меньшей мере сильных;
- в) глубину ниже крайних пределов прибойной, приливно-отливной зоны или зоны влияния поверхностного волнения. Возможно существование *Leda* на небольших глубинах в хорошо защищенных бухтах;
- г) мягкий грунт с богатым содержанием органического вещества;
- д) большие колонии *Leda* при ограниченном количестве других моллюсков могут означать обеднение кислородом придонного слоя воды на данном участке.

Таковы данные, которые можно извлечь из современной литературы по экологии одного только рода моллюсков. Сопоставление подобных данных по экологии всех форм, составляющих ископаемое сообщество, даст во многих случаях достаточно четкую картину ископаемой среды и позволит проникнуть в тайны биоценологических взаимоотношений на данном участке дна. Экологический анализ отделит случайные и прошлые элементы и позволит установить с большей или меньшей степенью приближения палеоценоз или сообщество животных, сосуществовавших на данном участке дна во времена отложения осадка.

ЛИТЕРАТУРА

- Б и р у л я А. А. 1900. К биологии *Yoldia arctica* Gray. Изв. АН, с. 5, 12, стр. 64—66.
 Б о р я с я к А. А. 1899. Введение в изучение ископаемых пелеципод (пластинчатожаберных). Зап. Мин. общ., ч. 37, в. 1, стр. 1—144, 66 фиг.

- 1947. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. Изд-во АН СССР, стр. 1—78, 4 рис.
- Геккер Р. Ф. 1933. Положение и инструкция для исследований по палеоэкологии. Сев.-Зап. геол.-разв. трест. Горгеолнефтеиздат, стр. 1—40, 10 табл., 3 рис.
- Давиташвили Л. Ш. 1942. Ценозы живых организмов и органических остатков. Сообщ. АН Груз. ССР. 6. № 7, стр. 530—534.
- 1943. Дарвинизм и проблема накопления горючих ископаемых. Вестн. Гос. муз. Груз., 12-А, стр. 1—115.
- 1947. Эволюционный прогресс и палеонтологическая история органического мира. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. геол., 22 (5), стр. 23—49.
- Дерюгин К. М. 1915. Фауна Кольского залива и условия ее существования. Зап. АН, сер. 8, 34, № 1, стр. 1—929, 13 табл., 55 рис.
- 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования. Иссл. морей СССР, № 7—8, стр. 1—511, 26 рис., 2 табл.
- Догель В. А. (ред.) 1940. Lamellibranchiata. Руководство по зоологии, 2, стр. 466—547, 104 рис.
- Мосевич Н. А. 1928. Материалы к систематике, экологии и распространению современной и ископаемой *Yoldia arctica* Gray. Матер. Ком. изуч. Якутск. АССР, в. 19, стр. 1—44, 1 табл.
- Циттель К. 1934. Основы палеонтологии, ч. 1, стр. 1—1056, 2001 рис.
- Blegvad H. 1915. Food and condition of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. Rep. Danish Biol. St., 22, 1914, p. 41—78, 4 fig.
- Coe W. R. and Fox D. L. 1942. Biology of the California seamussel (*Mytilus californianus*). I. The influence of temperature, food supply, sex and age on the rate of growth. Journ. Exp. Zool., 90, p. 1—30, 6 fig.
- Coe W. R. 1945. Nutrition and growth of the California baymussel (*Mytilus edulis diegensis*). Journ. Exp. Zool., 99, No 1, p. 1—14, 2 fig.
- Dall W. H. 1889. A preliminary catalogue of the shellbearing marine molluscs of the south-east coast of USA. Washington, p. 1—221, 74 pl.
- Davies A. M. 1935. Tertiary faunas. V. 1, London, p. 1—406, 565 fig.
- Douvillé H. 1912. Classification des Lamellibranches. Bull. Soc. Géol. France (4), 12, p. 419—467.
- Drew G. A. 1899. Some observations on the Habits, Anatomy and Embryology of Members of the Protobranchia Anat. Anz., 15, No 24, p. 493—519, 21 fig.
- 1900. Locomotion in *Solenomya* and its relatives. Anat. Anz., 17, No 15, p. 257—266, 12 fig.
- Hirasaka K. 1927. Notes on *Nucula*. Journ. Mar. Biol. Assoc., 14, No 3, p. 629—645, 5 fig.
- Jordan H. 1913. Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. Bd. 1. Die Ernährung. Fischer, Jena, p. 1—738, 277 fig.
- Leunis J. 1883. Synopsis der Tierkunde. 1 Bd. Hannover, p. 1—1083, 955 fig.
- Moore H. B. 1931. The Moods of the Clyde Sea Area. III. Chemical and Physical conditions etc. Journ. Mar. Biol. Assoc. 17, No 1, p. 325—358, 11 fig.
- Morse E. S. 1919. Observations on living Lamellibranchs of New England. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 35, No 5, p. 139—196, 48 fig.
- Pelseener P. 1891. Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. Biol., 11, fasc. 2, p. 147—312, 17 pl.
- Petersen C. G. J. 1914. Valuation of the Sea. II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine Zoogeography. Rep. Dan. Biol. St., 21, 1913, p. 1—68, 6 pls.
- 1918. The sea bottom and its production of fish-food. Rep. Dan. Biol. St., 25, p. 1—62, 10 pls, 16 fig.
- Quenstedt W. 1930. Die Anpassung an die grabende Lebensweise in der Geschichte der Solenomyiden und Nuculaceen. Geol. Paleont. Abh., N. F., 18, H. I, p. 1—119, 1 fig., 3 pls.
- Schmidt H. 1933. Die bionomische Einteilung der fossilen Meeresboden. Fortschr. Geol. Paläont., 12, H. 38, p. 1—154, 24 fig.
- Smith E. A. 1885. Report on the Lamellibranchiata. Rep. Sc. Res. Voy. Challenger, Zoology, 13, p. 1—341, 25 pls.
- Stempel W. 1898. Beiträge zur Kenntniss der Nuculiden. Zool. Jahrb. Suppl. B. 4, H. 2, p. 339—430, 4 pls.
- Vatova A. 1935. Ricerche preliminare sulle biocenosi del Golfo di Rovigno. Thalassia, 2, No 2, p. 1—30, 4 fig.
- Walther J. 1893. Die Lebensweise der Meeresthiere. Jena, Fischer, p. 1—531.
- Yonge C. M. 1930. The crystalline Style of the Mollusca and a carnivorous habit cannot normally coexist. Nature, 125, No 3151, p. 444—445.

Е. А. ИВАНОВА

ОНТОГЕНЕЗ НЕКОТОРЫХ КАМЕННОУГОЛЬНЫХ БРАХИПОД

Онтогенетическое развитие раковины каменноугольных брахиопод почти совершенно не затронуто исследованиями. Это объясняется в значительной степени трудностью получения удовлетворительного материала, как это отмечалось А. А. Борисяком (1947, стр. 59). У брахиопод при таких исследованиях нельзя довольствоваться изучением последовательных стадий роста, сохранившихся на раковине, как это имеет место при изучении цефалопод или кораллов, у которых первые стадии отчленяются при дальнейшем росте и более не изменяются. Не говоря уже о внутреннем строении, которое у брахиопод утолщением раковины при старении почти совершенно теряет первоначальную структуру, даже и внешнее очертание молодых раковин брахиопод нельзя в полной мере восстановить по линиям нарастания на взрослых особях, вследствие нарастания их раковины путем отложения не только по краю, но и поверхностью мантии.

Поэтому действительный ход онтогенетического развития раковины брахиопод, особенно ранние стадии ее формирования, следующие за первичным выделением, можно восстановить только путем изучения серии отдельных раковин, представляющих последовательные стадии развития вида. Трудность сбора таких серий микроскопических раковин совершенно очевидна, и находки их представляют исключительную редкость. Наибольшее количество находок относится к силурийским и другим древнепалеозойским брахиоподам (работы Бичера, Кларка, Шухерта и Купера, Реймонда, Арбера), одна работа Дэлонгшамп касается онтогенеза некоторых мезозойских форм. При изучении онтогенеза раковины современных брахиопод все внимание уделяется развитию брахиальных поддержек, очень редко сохраняющихся в ископаемом состоянии (Бичер 1893).

Онтогенез каменноугольных брахиопод на основании изучения последовательной серии развития раковин впервые описан Грином (Green 1908) у *Chonetes granulifer* Owen, если не считать изображения одной стадии этой формы у Бичера (1891, табл. XVII, фиг. 15).

Кроме этих работ, в литературе имеются только разбросанные описания отдельных молодых стадий каменноугольных брахиопод, о которых будет сказано ниже, причем авторы не всегда даже считали их такими стадиями.

В русской литературе описанию онтогенеза раковин родов *Rhytidomella* и *Enteletoides* посвящена работа М. А. Болховитиновой по материалу П. Н. Маркова из верхнего карбона Урала (1928).

В 1946 г. мною было описано онтогенетическое развитие раковины *Teguliferina rossica* Ivan. из верхнего карбона Подмосковского бассейна.

В настоящей работе дается описание онтогенеза следующих видов и родов каменноугольных брахиопод Подмосковского бассейна на основании

изучения более или менее полных серий последовательного развития раковины.

Отряд *Protremata* Beecher, 1891.

I. Надсемейство *Dalmanellacea* Schuch. et Cooper, 1931.

1. Сем. *Schizophoriidae* Schuchert, 1929
1. *Enteletes lamarchii* Fisch.

II. Надсемейство *Strophomenacea* Schuchert, 1896.

1. Сем. *Strophomenidae* King, 1846.
2. *Meekella eximia* Eichw.
2. Сем. *Productidae* Gray, 1840.
3. Род *Linoproductus* Chao и некоторые другие продуктыды.

Отряд *Telotremata* Beecher, 1891.

I. Надсемейство *Spiriferacea* Waagen, 1893.

1. Сем. *Spiriferidae* King, 1846.
4. Род *Choristites* Fisch.
5. Род *Choristitella* E. Ivan.

Онтогенетическое развитие *Enteletes lamarchii* Fisch.

Табл. 1, рис. 1 и 2

Материалом для описания служат серии последовательных стадий развития раковины, полученные путем промывания мергелистых глин касимовского горизонта верхнего карбона, вскрытых в Павловском карьере завода «Красный строитель» на р. Москве, а также некоторых других.

Количество экземпляров каждой серии в общем не ограничено. При описании я большею частью довольствовалась 10—20 экземплярами для каждой стадии.

В процессе онтогенеза раковина *Enteletes* проходила следующие морфологические изменения (рис. 1). На самых ранних имеющихся стадиях развития, размером 0.5—0.6 мм по ширине (№ 421/86—92 и др.), обе створки совершенно гладкие, равномерно выпуклые; дельтириальное отверстие округлое, занимает около половины всей ширины раковины. С внутренней стороны отверстие окружено небольшим валиком, концы которого входят, расходясь, внутрь раковины. На следующей, второй, стадии, при ширине раковины от 0.75 до 1.2 мм (№ 421/94—98, 73—83 и др.) по лобному краю появляются, сначала в области переднего края, а затем переходя и на боковые, мелкие складочки одного размера — начало струек. Брюшная створка немного более выпукла, чем спинная. Дельтириальное отверстие округлое, занимает около $\frac{1}{3}$ диаметра раковины, ареи нет. Часть валика, окружавшего дельтириальное отверстие, резорбируется, и внутри створки остаются только его расходящиеся концы.

Не вызывает никакого сомнения, что на этой стадии *Enteletes* прикреплялись к субстрату относительно массивной ножкой, так как отверстие для ее выхода было очень широкое. Раковинки, несмотря на их исключительную хрупкость, обычно очень правильны, без всяких следов травматических повреждений. Следовательно, поселения их не были густыми, мешавшими свободному росту.

О характере расположения этих первых стадий можно судить по нескольким экземплярам, приросшим к раковине *Linoproductus* (рис. 2;

табл. 1, фиг. 29). Отнесение этих крошечных раковинок именно к *Enteleletes* имеет достаточно оснований, так как кроме экземпляров, расположенных вертикально в прижизненном положении, имеются отдельные створочки с характерными утолщенными концами внутреннего валика.

На последующих стадиях роста (№ 421/99—115) обе створки почти равномерно увеличиваются в размере и выпуклости, а величина дель-

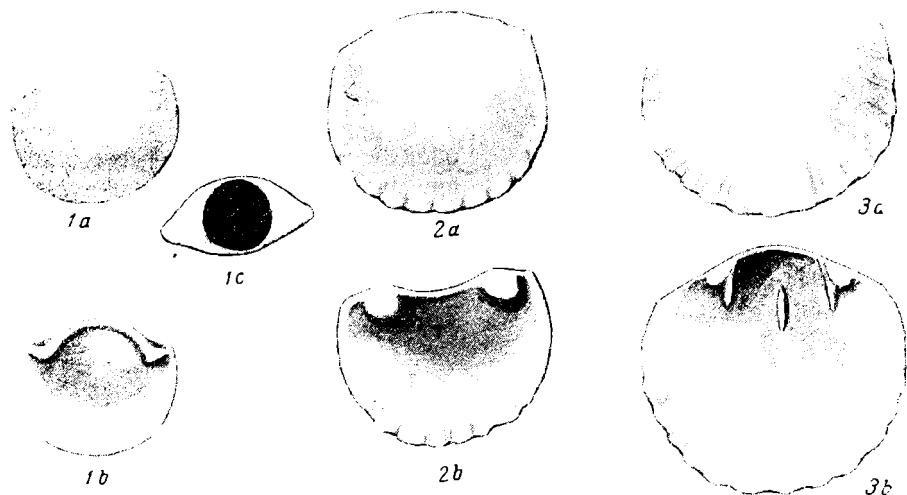


Рис. 1. Стадии онтогенетического развития раковины *Enteleletes lamarckii* Fisch. S^{ks}_3 , Павловский карьер (Е. И.): а — брюшная створка, вид сверху; б — брюшная створка, внутренний вид; с — вид со смычного края; 1 а, б, с — ширина 0.6 мм (№ 421/86—92); 2 а, б — ширина 0.8 мм (№ 421/73—83, 94—98); 3 а, б — ширина 2 мм (№ 421/116—132).

тириального отверстия относительно уменьшается. Выпуклость створок незначительна, и размеры макушек почти одинаковы, брюшная створка очень немного больше спинной.

При размере около 2 мм среди общей, однообразной струйчатости, покрывающей раковину, начинают выделяться через одну струйку более крупные. С ростом раковинки число струек, промежуточных между более крупными, несколько увеличивается.

При размере раковины от 2 до 3 мм (№ 421/116—132 и др.) начинает дифференцироваться внутреннее строение, т. е. формируются родовые признаки. У брюшной створки от упомянутых выше концов первичного валика начинают расти внутрь короткие пластины, а на некотором расстоянии от вершины появляется слабый валик септы. На спинной створке от концов первичного валика, которые образуют зубы, под углом разрастаются септалные (брахиофорные) пластины.

При достижении раковинной длины 5—7 мм обе створки почти равномерно слабо выпуклы, покрыты тонкой струйчатостью; по середине спинной створки почти от макушки проходит до лобного края узкий, неглубокий, но тем не менее отчетливый желобок; на брюшной створке у лобного края появляется синусовое углубление, плосковатое на дне. Таким образом, на этой стадии еще не появляются признаки, характеризующие вид, и раковинки легко спутать с представителями «рода» *Enteletooides*

Stuck. Этот последний род, отличающийся от *Enteletes* исключительно отсутствием складок¹, скорее всего, является молодыми стадиями развития *Enteletes*.

На следующей стадии, при достижении раковиной длины 10—15 мм, у лобного края начинают появляться пологие складки, сначала в числе

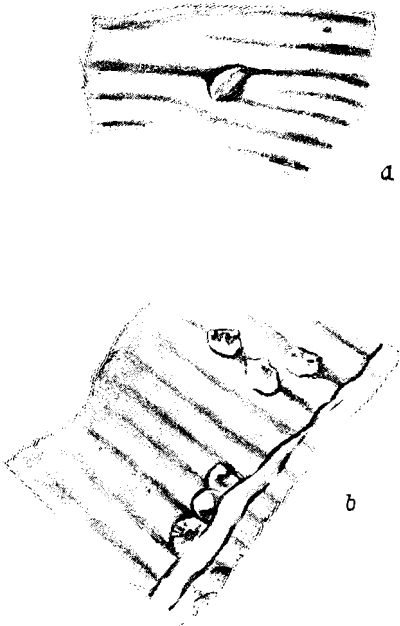


Рис. 2. Раковина *Linoproductus* с прикрепленными молодыми раковинами брахиопод (*Enteletes*?) С₃^{ks}, Павловский карьер (№ 421/2 Е. И.) (см. табл. 1, фиг. 29): *a* — 1 экз. шириною 0.7 мм в положении роста, *b* — группа по одной створке, шириною 0.6—0.8 мм

одной с каждой стороны синуса, и вздутость раковины постепенно увеличивается. На этих стадиях отверстие дельтириума принимает уже отчетливо треугольную форму; по бокам его обособляется маленькая треугольная арча на брюшной створке и почти линейная — на спинной.

С дальнейшим ростом вздутость обеих створок все время увеличивается, пока, наконец, спинная не делается несколько больше брюшной. Число складок по бокам синуса у типичной формы достигает трех. Заложение третьей складки, т. е. признака вида, начиналось при ширине раковины в 20—30 мм.

Взрослые формы достигают в среднем ширины 30—35 мм, и лишь немногие имеющиеся экземпляры обладают раковиной шириною в 40 мм.

Кроме этих типичных форм, среди подмосковного материала можно различить две группы: одна как бы с ускоренным развитием, когда при одинаковой или даже несколько меньшей величине число складок достигало четырех (редко 5); другая группа — с замедленным развитием, у нее при размере типичной взрослой формы были развиты только 1—2 складки.

Онтогенетическое развитие *Meekella eximia* Eichw.

Табл. 2, фиг. 1—7, рис. 3 и 4

Для изучения онтогенетического развития раковины *Meekella* в моем распоряжении имеется очень немного материала, вследствие чего некоторые стадии, особенно начальные, уловить не удалось. Тем не менее и описываемый материал представляет значительный интерес, так как освещает малоизвестные особенности *Meekella*.

Основным материалом послужили сборы А. А. Эрлангера² из органогенно-обломочного известняка низов мячковского горизонта, вскрытого карьером у Черной речки близ г. Подольска.

¹ Отсутствие арч на обеих створках *Enteletoides*, введенное автором в диагноз рода (1905), является, несомненно, результатом недостаточной сохранности, как справедливо замечено Горским (1924, стр. 1172).

² За передачу материала приношу А. А. Эрлангеру глубокую благодарность.

О существовании первой стадии развития раковины *Meekella eximia* с функционировавшей ножкой можно судить только на основании сохранения на кончике макушки брюшной створки у молодых экземпляров крошечного округлого отверстия для выхода ножки (рис. 3). Это отверстие видно на молодой раковине со смычным краем длиной всего 5 мм и лишь немного меньшим наибольшей ширины раковины (№ 423/19). Диаметр форамена — около 0,2 мм, показывает, что ножка существовала только на очень ранних стадиях развития раковины, когда последняя была еще гладкой; такая часть сохранилась на макушке описываемого экземпляра и имеет в длину около 1 мм. На описываемой молодой раковине отвер-

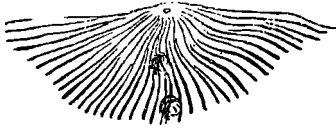


Рис. 3. Макушка молодой раковины *Meekella eximia* Eichw., на которой еще сохранилось отверстие для выхода ножки. Ширина смычного края 5 мм. S_2^m , Подольск (№ 423/19 А. Э.). Ср. табл. 2, фиг. 1.

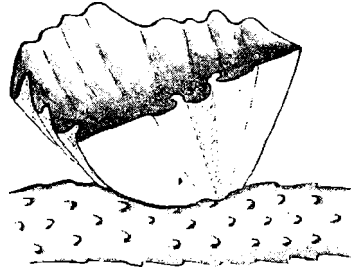


Рис. 4. Прижизненная ориентировка молодой особи *Meekella eximia*, наростшей на иглу морского ежа. S_2^m , Подольск (№ 423/18 А. Э.) Ср. табл. 2, фиг. 4. Увеличено.

стие ножки уже закрыто с внутренней стороны отложениями новых слоев раковины. Таким образом, на этой стадии, т. е. при общем диаметре раковины немного более 5 мм, ножка уже не функционировала. На этой стадии высота ареи с дельтидумом достигала около 2,5 мм. Со дна створки в кончике макушки отходят невысокие зубные пластины, проходящие по краям дельтидума и оканчивающиеся зубами (табл. 2, фиг. 16.) Раковина, кроме самого кончика макушки, покрыта тонкой радиальной струйчатостью, а по лобному краю начинают образовываться складки.

На следующей имеющейся стадии (№ 423/20), при ширине раковины 10 мм, высота ареи сильно увеличивается, достигая 5 мм, и на ее кончике уже не сохранился след форамена, так как наружные слои раковины в процессе роста несколько стерлись. Длина смычного края уже меньше наибольшей ширины раковины.

Обращает на себя внимание, что на макушке брюшной створки находится отчетливое вмятие неправильной формы, размером $4 \times 6,5$ мм. Это вмятие, несомненно, является следом от прирастания створки к субстрату, однако оно не только не имеет какого-либо отпечатка предмета, к которому прикреплялось, но даже и сама струйчатая скульптура на месте вмятия не является сглаженной или измененной. Радиальные струйки здесь такие же, как и на остальной раковине, причем даже направление их не нарушено. Таким образом, вмятие на макушке раковины, хотя, несомненно, и есть результат прикрепления створки, как будет видно из описания образца № 423/18, в то же время не является типичным рубцом прирастания, в обычном смысле, так как на рубце прирастания всегда имеется отпечаток субстрата. На описываемой стадии на раковине

отчетливо развиты вторичные складки по периферии створки; макушка сильно искривлена, несимметрична.

Следующая имеющаяся стадия представляет исключительный в своем роде образец (№ 423/18). Длина ареи у этого экземпляра достигает 12 мм и лишь немного меньше наибольшей ширины раковины. Высота ареи 5 мм, и зубы почти на 1 мм выступают за ее край. Общая форма раковины несимметрична, так как она вытянута несколько вбок, вдоль субстрата, к которому приросла макушкой брюшной створки на протяжении почти 10 мм, т. е. значительной своей частью. Субстратом является игла *Archaeocidaris*. В месте прирастания раковина *Meekella* несколько уплощена, вмята, края же ее и высокая арея приподнимаются от субстрата, придавая раковине чашеобразную форму (рис. 4; табл. 2, фиг. 3).

Внутри брюшной створки находятся все такие же низкие зубные пластины, как и описанные выше, проходящие двумя утолщениями по средней части ареи вдоль дельтидиума. Их положение и характер отчетливо доказывают, что они служили всего лишь для укрепления ареи и к остальному телу животного отношения не имели.

Онтогенетическое развитие *Linoproductus* Chao и некоторых других продуктид

Табл. 2, фиг. 8—12; рис. 5—11

Раковина *Linoproductus*, тонкая и у взрослых особей, у молодых настолько нежна и хрупка, что сохраняется только при исключительных условиях. Вследствие этого не было возможности собрать такую полную серию возрастных изменений раковины этого рода, как для некоторых других брахиопод.

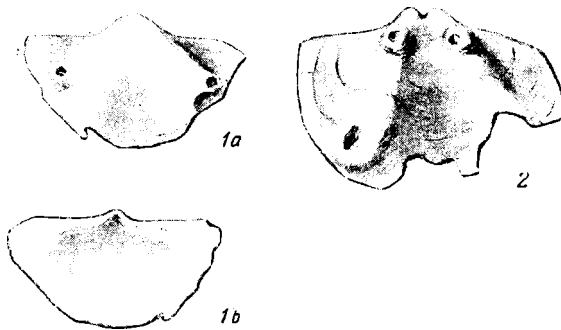


Рис. 5. Стадии развития раковины *Linoproductus*. С₃^{кs}, Павловский карьер (Е. И.): 1 а, б.— брюшная створка с верхней и внутренней стороны (№ 421/84), ширина 0.6 мм; 2 — следующая стадия. Брюшная створка сверху, ширина 0.8 мм (№ 421/85).

Наиболее ранние имеющиеся стадии развития раковины достигают в ширину 0.6 мм и 0.8 мм. Они происходят из фации переслаивания касимовского горизонта верхнего карбона, обнаженной в Павловском карьере завода «Красный строитель». Оба экземпляра — брюшные створки. Первый из них (№ 421/94, рис. 5, 1) представляет собою гладкую раковину со слабыми концентрическими знаками нарастания, с широким, прямым смычным краем и плоскими ушками; на средней части раковины находится продольное углубление, по бокам которого на возвышениях,

расходящихся от макушки, выделяется по одному основанию крупной, полой иглы. С внутренней стороны брюшная створка гладкая с небольшим округлым вырезом дельтирия под намечающейся макушкой. Нет никакого следа ни дельтидиума, ни ареи.

Второй образец (№ 421/85, рис. 5, 2) представляет следующую стадию развития раковины. На возвышении по бокам срединного углубления видно основание еще одной иглы — левой. Вероятно, игла была и с правой стороны, но в этом месте лобный край раковины обломан. Основания двух первых игол сохранились и у этого экземпляра, но вследствие большей выпуклости створки они кажутся расположенными ближе к макушке. Срединное углубление между ними по той же причине создает впечатление расщепленности макушки.

На описанных ранних стадиях развития раковины еще не имеется родовых признаков, и отнесение их именно к *Linoproductus* сделано на основании сравнения этих экземпляров с макушечной частью последующих стадий развития, с одной стороны, и кончика макушки взрослой раковины *Linoproductus* — с другой.

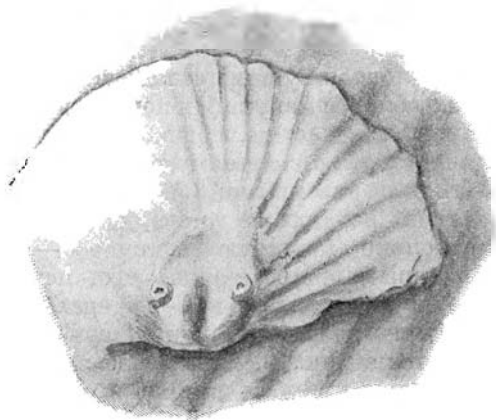


Рис. 6. Начальная стадия раковины *Linoproductus latiplanus* Ivan. На макушке рубец прирастания. Сохранившаяся ширина 1.5 мм. С₃^в, д. Алютово (№ 202/429 Е. И.).

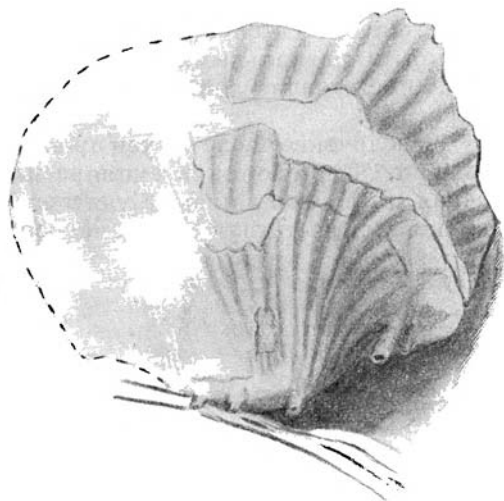


Рис. 7. Молодая раковина *Linoproductus*, приросшая рубцом прирастания и иглами к раковине брахиоподы. Сохранившаяся ширина 4 мм. С₃^в, Павловский карьер (№ 421/8 Е. И.).

Срединное углубление между основаниями игол на начальных стадиях развития раковины не является началом синуса: это всего лишь рубец прирастания, при помощи которого молодые раковины прикреплялись к посторонним предметам. Поскольку форма рубца прирастания не является закрепленной и может меняться у отдельных индивидов, для наглядности следующую стадию развития я опишу сначала по экземпляру верейского возраста из с. Алютова (№ 202/429), у которого случайно рубец прирастания оказался таким же, как у описанных выше. Экземпляр этот (рис. 6) представляет собою уже сильно продвинувшуюся в развитии раковину *Linoproductus latiplanus* и сохранился на плитке, сплошь усеянной взрослыми особями этого вида. Правая сторона экземпляра не сохранилась; полная ширина, судя по сохранившейся части, должна достигать 3 мм. На макушке хорошо развит углубленный рубец при-

растания, по бокам которого на возвышениях видны основания полых, крупных игол. На самом кончике макушки, которая вследствие заворачивания видна недостаточно отчетливо, тоже, повидимому, имеются основания двух игол¹. Как рубец прирастания, так и часть макушки по бокам игол — гладкие. На некотором расстоянии от основания игол в направлении к лобному краю раковины появляются узкие, округлые складочки, расходящиеся веерообразно. На сохранившейся половине раковины насчитывается 11 складочек; это — начало радиальной струйчатости *Linoproductus*. Общее очертание раковины представляло, повидимому, довольно правильный полукруг, с наибольшей шириной по смычному краю.

Описанный экземпляр, хотя и происходит из других слоев и относится к другому виду, позволяет нам уяснить отчетливее связь между отдельными стадиями развития *Linoproductus*.

Возвращаясь к описанию образцов из толщи переслаивания Павловского карьера. На образце № 421/8 (рис. 7) гладкая завернутая макушка с рубцом прирастания тремя иглами примыкает к предмету прирастания — раковине какой-то брахиоподы. Сохранилось одно ушко, на котором тоже имеется относительно крупная полая игла. Остальная часть раковины покрыта радиальными струйками. Число их на сохранившейся части, представляющей половину экземпляра, достигает по лобному краю 15.

Увеличение числа струек происходит на склоне макушки путем интеркаляции. Общая форма экземпляра выпуклая в области макушки и почти плоская по лобному краю. Судя по сохранившимся частям, общая ширина раковины достигала 8 мм с наибольшей шириной по смычному краю.

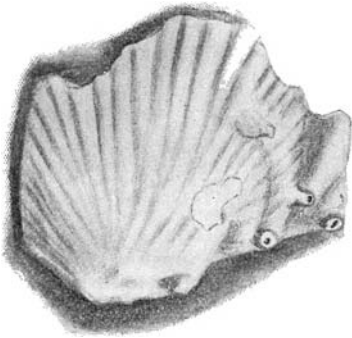


Рис. 8. Более взрослая раковина *Linoproductus*. $\frac{1}{2}$ раковины — 3 мм. S_3^{ks} , Павловский карьер (№ 421/15 Е. И.). Рубец прирастания уже несколько стерт.

Следующий экземпляр (№ 421/15), происходящий из тех же слоев, хотя и имеет несколько меньшую величину — восстановленный общий размер его, повидимому, не превышал 6 мм, — представляет несколько дальше продвинувшуюся стадию развития (рис. 8). У него еще ясно виден на макушке рубец прирастания с неясными, уже стертymi, основаниями игол; на сохранившемся ушке видна не одна, а три иглы: две расположены у смычного края, одна на некотором расстоянии от него. На ушках отчетливо выражены поперечные морщинки. Струйчатость покрывает всю раковину, за исключением рубца прирастания и края ушка.

На некоторых взрослых экземплярах *Linoproductus* при исключительно хорошей сохранности можно наблюдать сохранившийся рубец прирастания (табл. 2, фиг. 9). Сравнение этого рубца прирастания с описанными молодыми раковинками подтверждает их отнесение к роду *Linoproductus*.

Таким образом, *Linoproductus* на молодых стадиях развития относился к этологическому типу прирастающих брахиопод. Но с дальнейшим ро-

¹ При препаровке этого экземпляра мне пришлось удалить иглу крупного *Linoproductus*, которая его закрывала и к которой он, повидимому, был прикреплен своими иглами.

стом раковины маленькая площадка прикрепления, размером всего 1—2 кв. мм, не могла удержать раковину, и последняя неизбежно должна была оторваться от субстрата, и, следовательно, организм переходил к иному образу жизни, как это указывалось мною ранее (1946, стр. 711).

Более ранняя стадия развития *Linoproductus*, на которой еще функционировала ножка, в моем материале отсутствует. Но такая стадия, несомненно, у предшественников имелась. Она может быть установлена при рассмотрении кончика макушки спинной створки. Этот кончик, размером 0.2—0.5 мм, редко до 1 мм, на общей вогнутой поверхности спинной створки всегда является выпуклым. Лучше всего это можно наблюдать, конечно, на молодых раковинках, так как на старых кончик макушки может быть уже несколько стерт и потому выпуклость его обычно не замечается.

На рис. 9 изображена спинная створка молодой *Marginifera*, у которой хорошо сохранилась выпуклая начальная раковина. На табл. 2, фиг. 12, изображена относительно молодая спинная створка *Vuxtonia*, на которой также отчетливо видна выпуклая начальная раковина. Эту выпуклую стадию можно видеть и на фотографиях спинной створки *Linoproductus*.

На последовательных стадиях развития эмбриональных раковин удалось наблюдать самый процесс преобразования двояковыпуклой раковинки в выпукловогнутую. На рис. 10, 1 изображена первая имеющаяся стадия (№ 421/99). Раковинка достигает в ширину 0.3 мм; по последовательным линиям нарастания видно, что сначала она имела параллельные края — когда ее ширина не превосходила 0.1 мм. Последующее нарастание шло неравномерно, что привело к большему расширению лобного края. Рассмотрение этой раковинки с внутренней стороны показывает наличие широкого свободного прохода для ножки и несколько уплощенных краев.

Образцы № 421/101—105 представляют раковинки с двумя створками приблизительно той же стадии. Обе створочки выпуклые, но брюшная вследствие большого размера отверстия для ножки несколько более вздута. Дальнейший ход развития

можно установить по образцу № 421/100 (рис. 10, 2), достигающему в ширину уже 0.6 мм. На этой стадии брюшная створка оставалась все такой же равномерно выпуклой, тогда как спинная по лобному краю уже становилась вогнутой. Очевидно, дальнейший рост раковины продолжался в том же направлении, вследствие чего спинная створка продолжала оставаться вогнутой до конца.

Описанные эмбриональные раковинки по характеру своего развития, несомненно, должны быть отнесены к продуктидам. Но на этих стадиях у них еще не сформировались признаки рода, и поэтому мы не можем определить, к какому именно роду они относятся. Тем не менее, я считала возможным привести здесь описание их развития, так как до сих пор в ли-



Рис. 9. Спинная створка молодой раковины *Marginifera borealis* Ivan. шириной 3 мм. С₃^{ks}, Павловский карьер (№ 421/624): а — вид сверху, видна выпуклая начальная раковина, переходящая затем в плоскую; б — вид с внутренней стороны; отпечатки элементов внутреннего строения еще не развиты.

температуре его не имеется и даже высказывалось мнение, что продуктиды имели вогнутую спинную створку на всех стадиях развития (ср. Милорадович 1945, стр. 487).

Прохождение продуктидами в своем развитии стадии прирастания раковиной к субстрату является, по видимому, довольно постоянным и было присуще многим родам. Но этим особым стадиям развития не всегда уделялось должное внимание, и некоторые прирастающие брахиоподы принимались за взрослые формы, тогда как они, по моему мнению, представляют всего лишь начальные стадии развития раковины. Примером такой формы могут служить крошечные брахиоподы, описанные мною в 1936 г. под названием *Leptalosia gracilis*. Уже в то время отнесение к роду

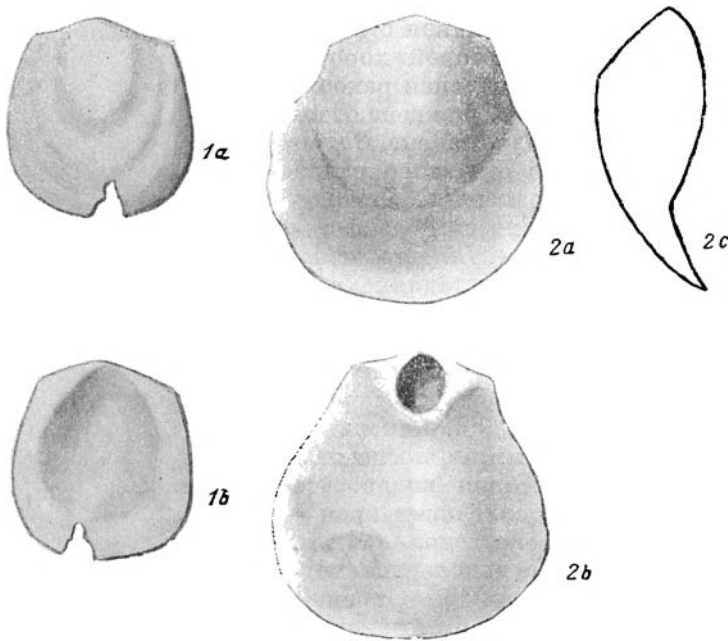


Рис. 10. Стадии развития эмбриональных раковин продуктид. $S_{\frac{ks}{3}}$, Павловский карьер (Е. И.): 1a — первая стадия. Спинная створка шириною 0.3 мм, вид сверху (№ 421/99); 1b — та же створка, вид внутрь. 2 — вторая стадия, ширина 0.6 мм (№ 421/100); a — спинная створка уже разделяется на выпуклую и вогнутую части; b — брюшная створка; c — вид сбоку.

Leptalosia было сделано условно и подчеркивалось, что описанные формы представляют ранние стадии развития каких-то продуктид, взрослые представители которых тогда еще не были найдены. Позднее удалось найти более поздние стадии, позволившие установить, что описанные крошечные прирастающие экземпляры брахиопод являются ранними стадиями развития *Teguliferina* (1946). Однако мне кажется, что первые стадии описанной серии являются настолько ранними этапами в индивидуальном развитии продуктид — до какой-либо дифференцировки, что они могут оказаться присущими и другим родам, а не только *Teguliferina*. Иными словами, эти крошечные, нежные раковинки, приросшие всей своей поверх-

ностью к субстрату, сохраняющиеся только в исключительных случаях, не несут еще специфических родовых признаков и могут принадлежать всем тем продуктидам, которые в своем развитии проходили стадию прирастания. На эту мысль меня навела находка этих прирастающих стадий в с. Гжели, где *Teguliferina* найдена не была. На этом основании, мне кажется, можно предположить, что маленькие прирастающие формы, описываемые Сокольской (1948) из девона под названием *Leptalosia*, тоже не относятся к этому роду, а представляют всего лишь начальные стадии развития *Productella*¹, обильно встречающейся вместе с ними и к взрослым раковинам которой они обычно прикреплены. У *Productella*, как известно, имеется часто ясно выраженная площадка прирастания на макушке брюшной створки и совершенно очевидно, что начальные стадии развития, когда раковинка всей своей поверхностью прирастала к субстрату, должны были походить на формы, описанные под названием *Leptalosia*. Разумеется, это предположение может быть проверено только находками промежуточных стадий развития *Productella*. Но меня в нем укрепляет еще больше то обстоятельство, что у так называемых *Leptalosia* из девона имеются зубы, тогда как у *Leptalosia* из карбона зубов нет. Не является ли этот факт, отмеченный еще Данбар и Кондра, прекрасным доказательством того, что под названием *Leptalosia* собраны гетерогенные формы, объединяемые исключительно общностью образа жизни? А поскольку все они отличаются исключительно мелкими размерами, до 5 мм максимум, не остается сомнений, что мы имеем перед собой ранние стадии продуктид и притом различных. В девоне это будут стадии развития *Productella* и, может быть, *Chonetipustula*, в карбоне — других форм из тех, которые в своем развитии проходили стадию прирастания.

В связи с этим не лишено интереса то обстоятельство, что Данбар и Кондра (1932, стр. 264), описывая новый вид *Leptalosia ovalis*, обратили внимание на то, что ее форма и размеры настолько похожи на рубец прирастания *Yuresania nebrascensis* Owen, вместе с которой она встречается, что ее можно было бы смешать с молодыми раковинками *Yuresania*. Однако этому факту авторы не придали должного значения, так как считали, что у молодых *Yuresania* ушки должны были быть свободны, чем они и отличаются от *Leptalosia ovalis*. Это возражение мне кажется недостаточным, потому что молодые стадии *Yuresania nebrascensis* отдельно найдены не были.

К такой же ранней стадии развития продуктид следует отнести экземпляр, описанный и изображенный, правда, несколько схематично, Дувийе (1909, стр. 156) и неправильно отнесенный им к *Derbyia*. Ошибочность отнесения этого экземпляра к *Derbyia* доказывается наличием длинных игол и отсутствием дельтидиума, как это видно на рисунке, хотя автор упоминает о наличии псевдодельтидиума. Как известно, дельтидиум — образование первичное, закладывающееся одновременно со створками, и у молодых *Derbyia*, как и у всех *Strophomenidae*, он хорошо виден на самых ранних стадиях развития раковины. Доказательство этому можно найти в работе Холла и Кларка, которые изобразили неонические стадии *Derbyia*, размером около 1 мм (1892, табл. XI b, фиг. 23, 24), с хорошо развитым дельтидием.

Наконец, не могу не отметить, что крошечные, в 2—4 мм, прирастающие иглами продуктиды, описанные Этериджем (1876), по моему мнению,

¹ Или *Chonetipustula*.

являются также всего лишь неоническими стадиями, в чем я вполне согласна с Дувийе (1909, стр. 157). Поэтому выделение этих форм в самостоятельный род *Etheridgina*, как это сделано Oehlert (1877)¹, не может иметь основания, хотя он и был принят всеми последующими авторами.

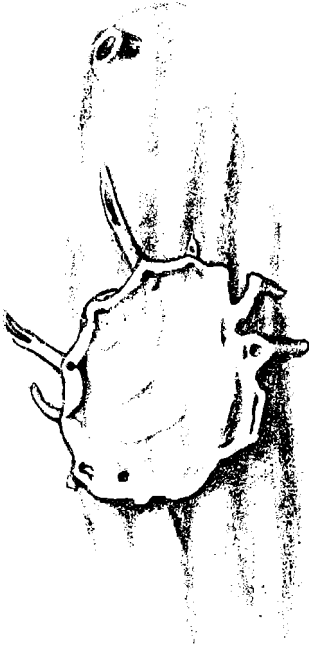


Рис. 11. Начальная (вторая) стадия развития брюшной створки продуктиды (*Marginifera?*), шириною 4 мм, выросшая на взрослую раковину *Marginifera borealis* Ivan. С₃^{ks}, завод «Красный строитель» (№ 421/9 Е. И.).

В заключение опишу одну маленькую брахиоподу, выросшую на раковину *Marginifera borealis* Ivan., которая, мне кажется, представляет собою начальные стадии развития раковины этого вида. На отмеченный экземпляр (№ 421/9), найденный в мергелях касимовского горизонта в Павловском карьере завода «Красный строитель»,росло несколько экземпляров брахиопод шириною от 2 до 4 мм. Тонкие раковинки этих брахиопод целиком приросли к субстратному экземпляру, повторяя его ребристость, и по краям их развиты полые иглы, стелющиеся по субстрату. Раковинки напоминают в общем «стадию *Leptalosia*» при развитии *Teguliferina*. Но один экземпляр, несколько больше продвинувшийся в своем развитии, показывает, что здесь имеются начальные стадии развития не *Teguliferina*, а какой-то другой продуктиды. Экземпляр этот (рис. 11) представляет собою почти округлую плоскую раковинку шириною 4 мм, тоже целиком выросшую на субстрат. По периферии ее имеются основания 8 трубчатых игол, из которых две, более сохранившиеся, располагаются по концам смычного края. Обращает на себя внимание, что у этого экземпляра уже

довольно отчетливо развита макушка и в смычном крае имеется относительно значительный дельтириальный вырез. Эти особенности уже представляют специфические признаки данного экземпляра. Отнесение его к какому-либо роду продуктид, конечно, затруднительно, так как на этой стадии родовые признаки еще не выражены. Но если мы сравним этот экземпляр с молодыми раковинками *Marginifera borealis*, в изобилии встречающимися в тех же мергелях, то, мне кажется, мы с достаточным основанием можем принять описанный экземпляр именно за начальную стадию развития *Marginifera*. На табл. 2, фиг. 10 и 11 изображены две такие молодые раковинки, уже, несомненно, относящиеся к *Marginifera*, хотя на них еще не развиты характерные родовые признаки — валики, отделяющие ушки, выпуклые мускульные отпечатки.

Из-за отсутствия более полной последовательной серии развития раковин *Marginifera* я не остановлюсь на описании этого рода более подробно. Но приведенные находки, мне кажется, все же проливают некоторый

¹ Цитирую по Oehlert in Fischer (1887, стр. 1278).

свет на онтогению этой формы, никем еще не затронутую. Правда, Белл выделил даже особый род *Protoniella*, отличающийся от *Marginifera* наличием рубца прирастания на макушке брюшной створки. Данбар и Кондра не считали, однако, такое выделение обоснованным, так как, по их словам, они находили рубец у некоторых видов *Marginifera*. Не останавливаясь на этом вопросе, они отмечали, что он заслуживает дальнейшего изучения (1932, стр. 192).

Онтогенетическое развитие *Choristites* Fisch.

Табл. 3, фиг. 1—10; рис. 12

Возрастные изменения раковины отдельных видов *Choristites*, встречающихся в подмосковном карбоне, частично были описаны мною в 1937 г. Так, были даны изображения раковин разного возраста следующих видов: 1. *Choristites inferus* Ivan. var. *teshevi* A. et E. Ivan. (табл. III, фиг. 7—8); 2. *Ch. priscus* Eichw. var. *senilis* A. et E. Ivan. (табл. IV, фиг. 4—6); 3. *Ch. sowerbyi* Fisch. (табл. VIII, фиг. 1—7); 4. *Ch. sowerbyi* Fisch. var. *alata* A. et E. Ivan. (табл. IX, фиг. 1—3); 5. *Ch. loczyi* Frecks. em Chao (табл. X, фиг. 1—3); 6. *Ch. jigulensis* Stuck. (табл. XI, фиг. 1—5)¹.

Кроме того, общий характер изменений внутреннего строения *Choristites* с увеличением возраста освещен мною подробно в 1943 г., поэтому в настоящей статье я коснусь только описания более ранних стадий развития хористит, общих для всего рода.

Материалом служат превосходные сборы А. А. Эрлангера из фораминиферового известняка основания мячковского горизонта, вскрытого в карьере у Черной речки близ г. Подольска. Материал этот представляет собою естественный рыхлый детрит, из которого после слабой промывки отбирались изолированные раковинки. Выделена серия онтогенетического развития *Choristites sowerbyi* Fisch.

Последовательность изменения ранних стадий образования раковины *Choristites* состоит в следующем (рис. 12).

На первой имеющейся стадии развития брюшная створка при ширине 2 мм имеет почти округлую форму и слабовыпуклую гладкую раковинку с небольшим понижением синуса близ лобного края. Ареол нет. По бокам дельтириального отверстия шириною около $\frac{1}{3}$ раковины, форма которого недостаточно выяснена, внутрь раковины отходят две относительно массивные зубные пластины (№ 423/8).

На следующей имеющейся стадии (№ 423/1) шириною уже 6 мм макушка брюшной створки ясно выражена, синус, в виде гладкого, относительно быстро расширяющегося желобка, вполне обособлен, по бокам его, кроме ограничивающих ребер, выделяются с каждой стороны по два ясных и по одному слабому ребру. С внутренней стороны поверхность раковины гладкая, не имеет отражения наружной ребристости. Зубные пластины проходят от края дельтириума параллельно внутрь раковины почти до ее сохранившегося края, что при полной сохранности должно, пови-

¹ Я не упоминаю здесь о возрастных изменениях раковины *Ch. mosquensis* Fisch., изображенных на табл. VI, фиг. 1—4 (1937), так как они даны по раковинам, собранным не в одном местонахождении.

димому, соответствовать около $\frac{1}{2}$ всей длины створки. Ареи нет.

На стадии с пятью ребрами с каждой стороны синуса при ширине раковины 7—9 мм (№ 423/2—5) на дне синуса появляется желобок, ведущий к раздвоению синусового ребра, которое постепенно появилось на дне его. Вскоре, все еще при 5 ребрах по бокам синуса, появляются три ребра на его дне. На этой же стадии по бокам дельтириума появляются неясно отграниченные площадочки — зачатки ареи, совершенно гладкие, без специфической скульптуры. Хорошо видно, что в желобки, параллельные дельтириуму, входят пластинки псевдодельтидиума.

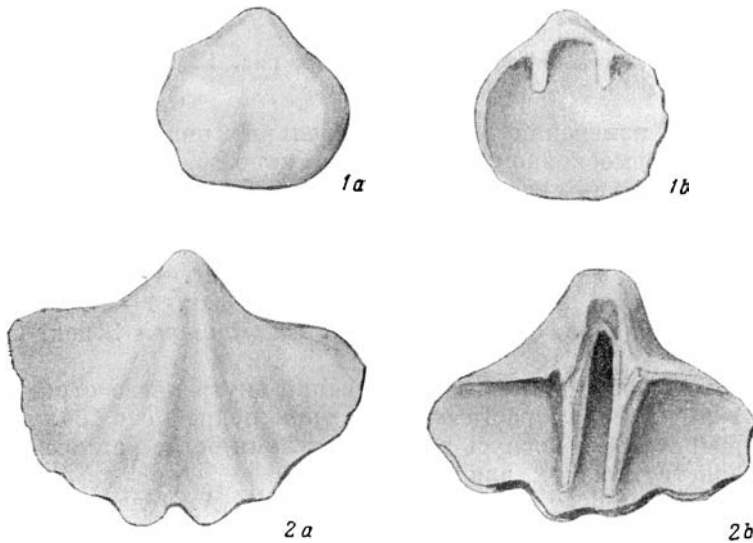


Рис. 12. Стадии развития раковины *Choristites*, C_2^m , Подольск (А. Э.): 1 а — брюшная створка сверху, шириной 2 мм (№ 423/8), б — то же, внутренний вид; 2 а — брюшная створка, шир. 6 мм, вид сверху (№ 423/1); б — то же, внутренний вид.

Дальнейший морфогенез раковины *Choristites* выражается, наряду с постепенным увеличением числа ребер и разрастанием зубных пластин, в обособлении ареи. Обособление это состоит в образовании более ясной площадочки и появлении на ней характерных поперечных желобков. Желобки эти, на функции которых я остановлюсь в другом месте, появляются постепенно от внутренних краев ареи, т. е. от места ее соприкосновения со спинной створкой и в направлении к внешнему краю от уже имеющегося желобка. Вследствие такого роста часть пространства ареи, прилегающая к дельтириуму, имеющая в общем треугольную форму, остается гладкой, не покрытой желобками. На этой стадии развития раковины, при ширине последней 10—15 мм, арея имеет отчетливо треугольную форму, так как высота ее сначала равна основанию, и только постепенно длина ареи увеличивается. Ушки не развиты, общее очертание брюшной створки округло-продолговатое. На этой стадии еще не появляются видовые признаки. Но характер ребристости, особенно вблизи лобного края, в виде плоских ребер с узкими промежутками, указывает, что описываемая серия раковин относится к группе *Choristites mosquensis* Fisch.

На этой стадии и даже позднее толщина раковины настолько незначительна, что на ней не отражаются отпечатки прикрепления мускулов.

Что касается спинной створки, то ее внутреннее строение мало изменяется с возрастом: так, раковина шириною 10—12 мм уже ничем не отличается от взрослой, только аррея относительно еще слабо развита.

Онтогенетическое развитие *Choristitella* E. Ivan.

Табл. 3, фиг. 11—18; рис. 13—15

Материалом служат сборы А. А. Эрлангера из фораминиферового известняка основания мячковского горизонта, вскрытого карьером у Черной речки близ г. Подольска. Важно отметить, что отдельные стадии развития *Choristitella* находятся в этом известняке совместно с экземплярами стадий развития *Choristites*, описанными выше. Этот факт исключает, таким образом, всякие сомнения в отношении особенностей сохранности, фациального воздействия и т. п., которые могли бы возникнуть, если бы материал по развитию *Choristites* и *Choristitella* был собран в разных фациях или в разных местонахождениях.

Choristitella была выделена как подрод *Choristites* в 1937 г. Но последующие авторы считали, что для такого выделения не имеется достаточных морфологических отличий (ср. Эйнон 1940). Изучение онтогенетического развития раковины *Choristitella* и *Choristites* показало, однако, настолько глубокие отличия, что заставляет считать *Choristitella* не подродом, а самостоятельным родом.

Перехожу к описанию последовательного развития раковины *Choristitella* (рис. 13, 14; табл. 3, фиг. 11—17). На самых ранних имеющихся стадиях сохранившаяся ширина раковины достигает 3.5 мм; величина полной раковины должна приблизительно равняться 4—4.5 мм. На этой стадии (№ 423/11) раковина имеет от 3 до 4 складок по бокам синуса; синус еще гладкий. Складчатость отражается на внутренней стороне раковины. С внутренней стороны брюшной створки видны тонкие относительно высокие гребни-пластины, проходящие по краям дельтириума; в самом кончике макушки эти пластины в виде тонких невысоких гребней переходят с дельтириума на дно створки. Верхняя часть дельтириума ниже края раковины закрыта дельтириальной пластиной. Аррей нет.

Как видно из описания, уже на этой ранней стадии развития строение раковины *Choristitella* отличается от строения раковины *Choristites* всеми основными чертами.

На следующей стадии, при ширине раковины около 9 мм (размер сохранившейся половины равен 4.5 мм) (№ 423/17), макушка брюшной створки уже настолько утолщена, что на внутренней стороне наружная ребристость не отражается; она видна только ближе к лобному краю. На брюшной створке по краям дельтириума с внутренней стороны проходят гребни-пластины; в вершине дельтириума, закрытого дельтириальной

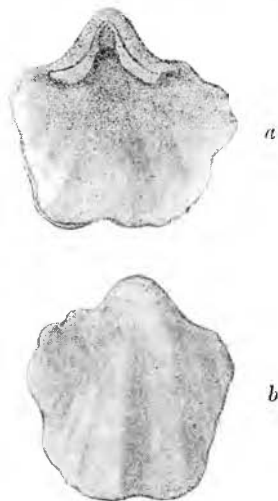


Рис. 13. Ранняя стадия развития раковины *Choristitella* шириной 3.5 мм. С_m² Подольск (№ 423/11 А. Э.): а — брюшная створка, б — внутренней стороны, б — сверху.

пластиной, зубные пластины переходят на дно створки; они делаются видимыми только при таком повороте раковины, когда обнажается внутренний вид макушки. На этой стадии начинает намечаться высокая треугольная арка.

Спинная створка на этой же стадии, т. е. при ширине раковины около 7 мм (№ 423/16), имеет (рис. 15) уже также существенные отличия от *Choristites* — по бокам зубного отростка видны зачатки круральных пластинок. Длина каждой круральной пластинки равняется около $\frac{1}{8}$ смычного края. Арка спинной створки неразвита.

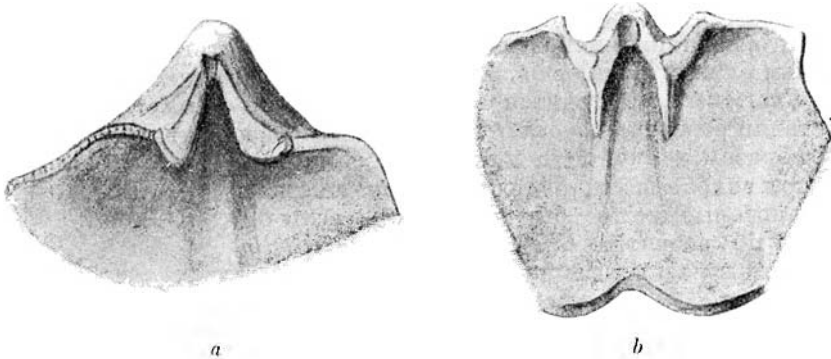


Рис. 14. Следующая стадии развития раковины *Choristitella* шириною ок. 4.5 мм, С₂^н, Подольск (№ 423/17): *a* — внутренний вид брюшной створки. *b* — то же в другом положении.

На последующих стадиях существенных изменений не вносится, кроме относительно сильного разрастания круральных пластин. Так, при ширине раковины около 20 мм каждая, круральная пластина достигает уже около $\frac{1}{3}$ половины смычного края. На этой стадии арка спинной створки видна отчетливо.



Рис. 15. Ранняя стадия спинной створки *Choristitella*, длиной 6 мм. С₂^н, Подольск (№ 423/16 А. Э.). Внутренний вид.

Другие же особенности внутреннего строения *Choristitella* подвергаются при росте раковины обычным возрастным изменениям — утолщению и т. д. Мускульное поле брюшной створки начинает быть видимым только при относительно значительном увеличении толщины раковины. Утолщение раковины и пластин ведет к их слиянию у старых экземпляров, но вследствие того, что пластины у *Choristitella* развиты очень слабо, их слияние не ведет к закрыванию дельтириума, и его отверстие остается открытым в течение всей жизни организма, за исключением самой вершины, где находится дельтириальная пластина.

Приведенное описание развития раковины *Choristitella* достаточно убедительно подчеркивает наличие существенных различий строения как брюшной, так и спинной створок у этой группы в сравнении с раковинной *Choristites*. На основании данных развития раковины *Choristitella* мы можем говорить о ее генетических связях. Наличие хорошо выраженной дельтириальной пластины и относительно слабое развитие зубных пластин на всех стадиях роста указывает на то, что *Choristitella* никак нельзя считать подродом

Choristites, так как она представляет собою более древнюю группу. Строение *Choristitella*, близкое к строению «*Spirifer grimesi* Hall, как оно описано у Weller, на что мною было обращено внимание еще в 1937 г. (стр. 165), имеет более глубокую связь, чем это казалось мне раньше, когда наличие дельтириальной пластины у *Choristitella* не было замечено.

Изучение развития *Choristitella* показало, что сходство ее строения со *Sp. grimesi* имеет не случайный характер, а указывает на генетическую близость, если не тождественность. Таким образом, *Choristitella* следует рассматривать не как ответвление от ветви *Choristites*, а как прямых потомков, молодых представителей, форм, широко распространенных в турнейское время нижнего карбона как в Сев. Америке, где они были впервые описаны, так и у нас, в Казахстане.

Характер онтогенетического развития изученных брахиопод

Подводя итог нашему изучению индивидуального развития раковин некоторых каменноугольных брахиопод, остановимся на некоторых общих вопросах.

Как известно, стадии постэмбрионального развития брахиопод были классифицированы Бичером (1891—1892), применившим к ним подразделения, установленные Хайаттом для цефалопод. Для постэмбрионального развития брахиопод Бичер употребил следующие наименования: непионическая стадия (молодая), неологическая, или неаническая (юношеская), эфебическая (зрелая) и, наконец, гератологическая, или геронтическая (старческая). Несколько позднее Бакмен и Бейзер (1892) предложили свои наименования стадиям развития животных, причем термин непионический заменили термином — брефический, как лингвистически более правильным и т. п.

С другой стороны, Северцов (1939, стр. 470) предложил различать два периода жизни: 1) период индивидуального развития, или онтогенеза, распадающийся на период морфогенеза и период роста, и 2) период половой зрелости, или взрослое состояние.

Пользуясь приведенными классификациями, попробуем разобраться в ходе индивидуального развития описанных брахиопод, начиная с момента образования настоящей раковины.

Первую стадию развития — непионическую — Бичер (1892, стр. 150) характеризует для брахиопод, как период роста настоящей раковины, следующей за эмбриональной раковиной (протегулум), до появления определенных видовых признаков. В общем непионические раковины всех групп брахиопод, по Бичеру, обладают только тонкими концентрическими линиями роста и потому почти гладкие; мало отличаются они и по общей форме.

Следующая стадия, неологическая, или, как ее чаще называют — неаническая, соответствует периоду, когда начинают развиваться видовые признаки и раковина достигает примерно 0.5 мм в поперечнике.

Эта характеристика отдельных стадий принята всеми последующими авторами, изучавшими развитие брахиопод, и повторена целиком, например, Шухертом и Купером (1932, стр. 9) и в учебнике Циттеля (1934, стр. 477).

Однако мои наблюдения над постэмбриональным развитием еще немногих каменноугольных брахиопод уже показывают необходимость изменения характеристик или выделения дополнительно некоторых стадий развития, пропущенных предыдущими исследователями.

Изучение онтогенеза *Enteletes*, *Teguliferina*, *Choristites*, *Choristitella*, *Meekella*, *Linoproductus* показывает следующий порядок появления признаков таксономических единиц.

Наблюдавшаяся начальная стадия развития раковины, размер которой у разных родов колеблется от 0.3 до 1 мм, представляет гладкие известковые створки, но уже различной формы и с разным характером отверстия для ножки. Эта стадия должна бы, следовательно, соответствовать непионической, но по размерам раковины она иногда значительно больше и, согласно Бичеру, может быть отнесена уже к следующей стадии — неанической. Однако такое отнесение будет также неправильным, так как у изученных форм на этой стадии мы не видим признаков не только вида, но и рода и даже семейства.

С другой стороны, различные брахиоподы на этой 1-й стадии уже сильно отличаются друг от друга, и, таким образом, на основании изученного материала, никак нельзя согласиться с выводами Бичера и Кларка (1889, стр. 84), что на этой непионической стадии даже очень различные группы брахиопод сходны по форме, очертаниям, выпуклости, макушкам и кардинальной арее. Правда, мне не пришлось изучать именно те роды, на которые ссылаются указанные авторы — *Rhynchonella*, *Spirifer*, *Athyris*, *Nucleospira* и др., но последующие авторы прилагают выводы Бичера и Кларка к ходу развития всех брахиопод, а эта-то универсальность и не подтверждается моими наблюдениями.

На первой изученной стадии развития раковины брахиопод, размеры которой, как сказано, у разных родов могут колебаться от 0.3 до 1 мм, довольно отчетливо намечаются признаки отряда и надсемейства: формы еще гладкие, без поверхностной скульптуры, но очертание — вытянутый или короткий смычный край — форма дельтирия и, наконец, наличие дельтидума на этих первых стадиях не одинаковы, а отчетливо различаются у изученных родов, относящихся к разным отрядам.

На следующей стадии онтогенеза брахиопод, которая, судя по литературным данным, должна была бы быть отнесена к стадии неанической, во время которой должны появляться видовые признаки, изученный материал показывает также иные соотношения. На этой стадии, которая у изученных форм может простираться по размерам раковины от 0.5—1 мм до нескольких миллиметров, а у крупных форм до сантиметра и даже более, закладываются постепенно скульптурные признаки — появляются сначала признаки семейства и затем выявляются родовые, а никак не видовые. Видовые признаки появляются, опять-таки, не сразу, а постепенно, только на следующей третьей стадии, которая может считаться ранней эфебической.

Таким образом, очень часто раковины, размером иногда в 1—1.5 см и даже в 2 см, мы можем определить только до рода, как, например, все хориститы и другие крупные брахиоподы, что никак не вяжется с классификацией стадий развития брахиопод по Бичеру.

Если приложить к изученному ходу развития брахиопод классификацию периодов жизни по Северцову, то различные стадии могут быть распределены следующим образом.

Период морфогенеза у каменноугольных брахиопод длится довольно долго — до начала закладывания видовых признаков, когда раковина достигает размера от нескольких миллиметров до 1—2 см у крупных форм.

Следующий период — период роста — совпадает с формированием видовых признаков. Следовательно, оба эти периода, соответствующие индивидуальному развитию или онтогенезу, как и у Северцова, охватывают развитие до взрослого состояния. Но и во взрослом состоянии у бра-

хиопод, как у организмов сравнительно низко организованных, не прекращаются ни рост, ни морфологические изменения. Правда, они проходят, повидимому, значительно более медленными темпами, чем в предыдущих стадиях роста. Эти морфогенетические изменения представляют развитие признаков старения. Они хорошо выражены на раковине и для спириферид описаны мною в 1943 г. Вследствие этих явлений старения значительно изменяется строение макушечных частей раковины брахиопод, т. е. именно первых стадий развития раковины. Поэтому по взрослым экземплярам мы не имеем возможности восстановить в должной мере, со всеми деталями, характер первых этапов морфогенеза раковины. На этом основании мною и указывалось, что по старым раковинам брахиопод мы можем наблюдать только стадии роста и старения.¹

Как видно из описания фактического материала и следующих из него выводов, развитие брахиопод в общих чертах не отличается от хода развития других организмов в отношении последовательности появления признаков. Мы видели, что сначала на раковине брахиопод появляются признаки отряда, затем семейства, рода и, наконец, вида. Такой ход онтогенеза является выражением закона Бэра. Объяснение причин, приводящих к такому типу развития, дано Северцовым. Так, он указывает (1939, стр. 499 и далее), что последовательность в образовании признаков взрослого животного соответствует последовательности признаков систематических категорий по убывающей степени общности, т. е. у зародыша общие признаки крупной группы образуются раньше, чем частные. И притом эта последовательность у зародыша соответствует последовательности появления этих признаков в филогенезе предков данного животного. Такой тип онтогенеза происходит вследствие анаболии, т. е. зависит исключительно от того способа филетического изменения, который происходит путем надставки конечных стадий онтогенеза.

Правда, закон Бэра говорит о закладке в онтогенезе признаков крупных систематических категорий (типов, классов, отрядов) раньше признаков мелких групп (семейств, родов, видов и т. д.), а в нашем случае, т. е. на постэмбриональном развитии брахиопод — поскольку самые ранние стадии не сохраняются, — мы можем наблюдать последовательное возникновение в онтогенезе именно тех признаков, которые Бэром относятся к категории мелких систематических единиц. Но и на их заложении мы наблюдаем такую же последовательность, т. е. признаки более крупных категорий, в данном случае отряда, появляются раньше признаков семейства и т. д., и позднее всего появляются признаки вида и разновидности. Поэтому, мне кажется, мы с полным правом можем говорить о соответствии хода онтогенетического развития у изученных групп брахиопод закону Бэра.

Второй важной стороной того пути филетического развития, по которому следовали изученные брахиоподы, является наличие у них рекапитуляции. Поэтому на начальных стадиях развития раковины брахиопод мы можем найти признаки, сохранившиеся у них от развития их ближайших предков и, тем самым, установить конкретные филогенетические отношения. В некоторой степени это относится и к знанию экологии форм, которая помогает разъяснять многие черты строения брахиопод с их генетической стороны и выявлять влияние конвергенции, как следствие общих условий существования.

¹ Еще Deslongchamps (1862, стр. 409) указывал, что «раковина брахиоподы, достигая зрелого возраста, ни в чем более не похожа на то, чем она была в первый период жизни».

Значение онтогенетического развития для установления филогенетической систематики

Приведенные выше характеристики онтогении некоторых брахиопод, хотя и представляют собою еще только отдельные штрихи, но уже намекают некоторые выводы систематического порядка, как в отношении крупных систематических единиц, так и в отношении определения вида.

Систематическое значение отдельных элементов строения раковины брахиопод разбирается или вообще затрагивается почти в каждой работе, посвященной их описанию. Однако нет почти ни одного элемента, о систематическом значении которого имелось бы единое, общее мнение. То же можно сказать о терминологии: почти каждый автор вводит свои собственные наименования для различных элементов строения брахиопод, что очень затрудняет сопоставления. Хорошая сводка литературы по этому вопросу сделана Б. К. Лихаревым (в изд. Циттеля 1934), а также частично Б. В. Милорадовичем (1937), поэтому я не буду ее здесь повторять; кроме того, большинство литературных данных касается тех брахиопод, которые в подмосковном среднем и верхнем карбоне отсутствуют и в настоящей работе не затрагиваются. Но мне хотелось бы привести некоторые примеры, когда изучение онтогенеза и этологии брахиопод помогает пониманию значения того или иного морфологического образования на их раковине.

Исходя из описанного материала, остановлюсь на оценке значения такого распространенного образования, как дельтидиум. В понимании этого термина я присоединяюсь к той группе исследователей, которые полагают, что дельтидиум в виде сплошной пластины развит только у представителей отряда *Protremata* и имеет иное происхождение, чем псевдодельтидиум *Telotremata*, состоящий из двух пластин (Beecher, Oehlert, Лихарев и др.). Другие авторы, во-первых, применяют как раз обратные наименования: цельную пластину они называют псевдодельтидиумом, а слитую из двух — дельтидиумом и затем приписывают этому образованию более широкое распространение.

Историю этого вопроса следует начинать с работы А. О. Ковалевского по изучению эмбрионального развития брахиопод (1874). Ковалевский описал и обратил внимание на то, что существует два типа эмбрионального развития современных замковых брахиопод. У одного типа, к которому относится изученная им *Argiope*, после того, как личинка прикрепилась своим хвостовым сегментом, на внутренних оборотах двух лопастей мантии развиваются роговые отложения, которые, после поворота мантии, образуют первичную роговую раковину из двух створок — протегулум. Ко второму типу относится изученный Ковалевским *Thecidium (Lagazella) mediterraneum* Risso, общий ход эмбрионального развития которого глубоко отличен. У *Thecidium* первоначально на внутреннем обороте мантии откладываются не обе створки, как у *Argiope*, а только одна спинная и на прилегающей к ней части хвостового сегмента, в будущем — ножке, происходит отложение первичного дельтидиума в виде сплошной пластинки. Брюшная створка у этой формы откладывается несколько позднее и затем к ней причленяется дельтидиум. Поэтому Ковалевский даже считал, что нижняя, как он называл брюшную створку, раковина *Thecidium* далеко не соответствует морфологически нижней раковине стебельчатых брахиопод (1874, стр. 29).

На эти исследования Ковалевского обратил внимание Элерт, а затем Бичер в 1891—1892 гг. обосновал свое деление на отряды *Protremata*, куда относится *Lagazella*, и *Telotremata*, куда относится *Argiope*. Именно,

учитывая данные исследований Ковалевского по эмбриональному развитию брахиопод, Бичер придавал такое большое систематическое значение дельтидиуму или, как он его называл, продельтидиуму. За ним в этом отношении следуют многие авторы (Холл и Кларк, Шухерт, Лихарев).

Но другие авторы под термином дельтидиум (или псевдодельтидиум) понимают морфологическое образование в виде сплошной пластины, закрывающее дельтириальное отверстие у взрослых раковин брахиопод, независимо от его происхождения и времени образования в индивидуальном развитии. Эти авторы в основном следуют за Дэлонгшампом, который в 1862 г. опубликовал описание развития дельтидиальных образований у юрских брахиопод. У описанных им родов дельтидиум, как он его называет, образуется на довольно поздних стадиях развития раковины, путем слияния двух пластин, постепенно возникающих по бокам широкого дельтириального отверстия. На этом основании некоторые авторы считают, что дельтидиум в виде одной пластины может встречаться и у представителей *Telotremata*, диагноз которого следует поэтому изменить (Милорадович 1937, стр. 516).

Мои наблюдения над развитием некоторых каменноугольных брахиопод показывают, что ход развития дельтидиума у представителей *Protremata* и соответствующих дельтидиальных образований у *Telotremata* совершенно различен и, следовательно, они не являются гомологичными образованиями. Этим самым подтверждается мнение Ковалевского, Бичера и последующих авторов и показывается несостоятельность объединения под одним названием разных, негомологичных образований.

Наблюдения над развитием *Meekella eximia* показывают, что у нее, как и у других настоящих строфоменид — например *Rafinesquininae* Schuch. (ср. Arber 1940), отверстие для ножки существует только на самых ранних стадиях развития раковины и расположено над дельтидиумом, который закладывается одновременно. Следовательно, отнесение *Meekella* к отряду *Protremata* совершенно правильно.

Того же нельзя сказать в отношении некоторых других изученных мною брахиопод, тоже относимых к *Protremata* и даже к тому же надсемейству *Strophomenacea*. Так, например, развитие раковины *Chonetes carboniferus* Keys. показывает, что оно совершенно такое же, как и развитие *Ch. granulifer* Owen, детально изученное Грини.¹ На развитии *Ch. carboniferus* мы видим, что даже самые начальные стадии образования раковины после протегулула имеют широкий вырез у смычного края для выхода ножки между двумя выпуклыми створками. Никакого намека на дельтидиум и на арею на этой стадии не имеется. Арея развивается позднее очень постепенно, и по мере роста у нее дельтириального отверстия оно начинает постепенно, закрываться со своего узкого конца дельтириальными образованиями, которые, следовательно, ничего общего не имеют с описанным выше дельтидиумом *Meekella* и вообще всех строфоменид.

Таковую же картину мы видим при развитии раковины продуктид — *Linoproductus* и *Teguliferina*, причем у них так и не появляется в течение всего морфогенеза никаких дельтириальных покрывшек.

Эти данные, по моему мнению, имеют большое значение для определения систематического положения как *Chonetes*, так и продуктид, по край-

¹ Развитие некоторых других *Chonetes*, описанное Рэймондом (1906), изучено значительно менее детально и некоторые стадии, повидимому, пропущены, но в общем и эти *Chonetes* повторяют ход развития *Ch. granulifer*.

ней мере изученных с онтогенетической стороны, и ставят под большое сомнение отнесение их к отряду Protremata и, во всяком случае, диктуют необходимость выделения их из надсем. Strophomenacea, так как его признаками они не обладают ни на одной стадии своего развития.

Изученное онтогенетическое развитие *Enteleles lamarkii* также наводит на ряд соображений общего порядка. Последовательность возникновения внутренних образований указывает на тесную генетическую связь *Enteleles* с другими родами того же надсемейства Dalmanellacea Schuch., но характер отверстия для ножки, начиная от самых ранних стадий развития раковины, указывает на полное отсутствие даже зачаточного дельтидума. Это обстоятельство требует пересмотра отнесения и этого семейства к отряду Protremata.

Вторым важным элементом строения брахиопод, на значении которого мне хотелось бы остановиться — является арея. Из описанного выше индивидуального развития раковины, с одной стороны *Meekella*, с другой — *Choristites* и *Choristitella*, а также из их этиологии, достаточно ясно видно, что как функция арея, так и ее развитие у этих двух групп брахиопод совершенно различны. У *Meekella* арея с дельтидумом хорошо развита и ясно отграничена от других частей раковины на самых ранних стадиях ее развития и располагается в сторону спинной створки по отношению отверстия для ножки, функционирующей лишь в начале постэмбрионального развития. У *Choristites* и *Choristitella* — представителей отряда Telotremata — на начальных стадиях развития настоящей раковины арея совсем нет и имеется широкое дельтириальное отверстие для выхода ножки. По мере развития раковины, параллельно с появлением уже родовых признаков и скульптуры, постепенно по бокам дельтирия начинают обособливаться узкие полоски арея, плохо отграниченные от остальных частей створки. Только у взрослых особей спириферид арея достигает своего полного развития и хорошо обособлена.

Совершенно различной является и функция арея у спириферид и *Meekella*. У первых арея при жизни организма была обращена в сторону субстрата, и ее поверхность служила, повидимому, местом прикрепления дополнительных образований, удерживавших раковину на месте, так как чем выше и шире арея спириферид, тем теснее прилежала она к субстрату. Совершенно иное наблюдается у *Meekella*: у нее арея была обращена в сторону, перпендикулярную субстрату, и чем она была выше, тем больше удалялся ее край от субстрата.

Описанные факты приводят к неизбежному выводу, что арея спириферид и строфоменид не гомологичные образования и имели совершенно различную функцию. Поэтому следовало бы, чтобы они имели различные наименования. За ареей спириферид, называемой иначе замочная (кардинальная) арея или *integratea* по Шухерту, можно оставить это название, помня, что она является вторичным образованием, возникшим постепенно на уже развившейся известковой раковине по бокам дельтириума.¹

Арею с дельтидумом у строфоменид — образование первичное, возникающее одновременно со створками, я предлагаю называть *первичной ареей*. Таким образом, при классификации брахиопод важно

¹ Интересно отметить, что у мезозойских Spiriferinidae, как показывают исследования Дэллонгшамп (1862, стр. 412, табл. IX, фиг. С₂), арея имелась уже на ранних стадиях развития раковины и затем почти совершенно редуцировалась. Таким образом, признак, возникавший на поздних стадиях развития у палеозойских форм, перешел на ранние стадии у форм мезозойских.

определить, первичной или вторичной является аррея, и выяснить ее функцию, а, следовательно, и положение ее при жизни организма.

Положение же арреи по отношению к плоскости, разделяющей створки, чему такое большое внимание уделяли Шухерт и Купер (1932), давшие наименования чуть ли не каждому углу наклона арреи, по моему мнению, важного систематического значения не имеет. Например, форма арреи, характеризующаяся названием *arsaeline*, может равно принадлежать спирифериде, у которой аррея развивается на поздних стадиях онтогенеза по бокам дельтириума и у взрослых форм располагается параллельно субстрату, и *Meekella* с первичной арреей, расположенной под прямым углом к субстрату. Это «сходство» аррей, выражающееся одним названием (*arsaeline*), даже не может служить признаком конвергенции, так как и последняя здесь совершенно отсутствует. Такие чисто морфологические классификации, к каким бы частям организма они ни относились, вносят только путаницу в понимание генетических взаимоотношений.

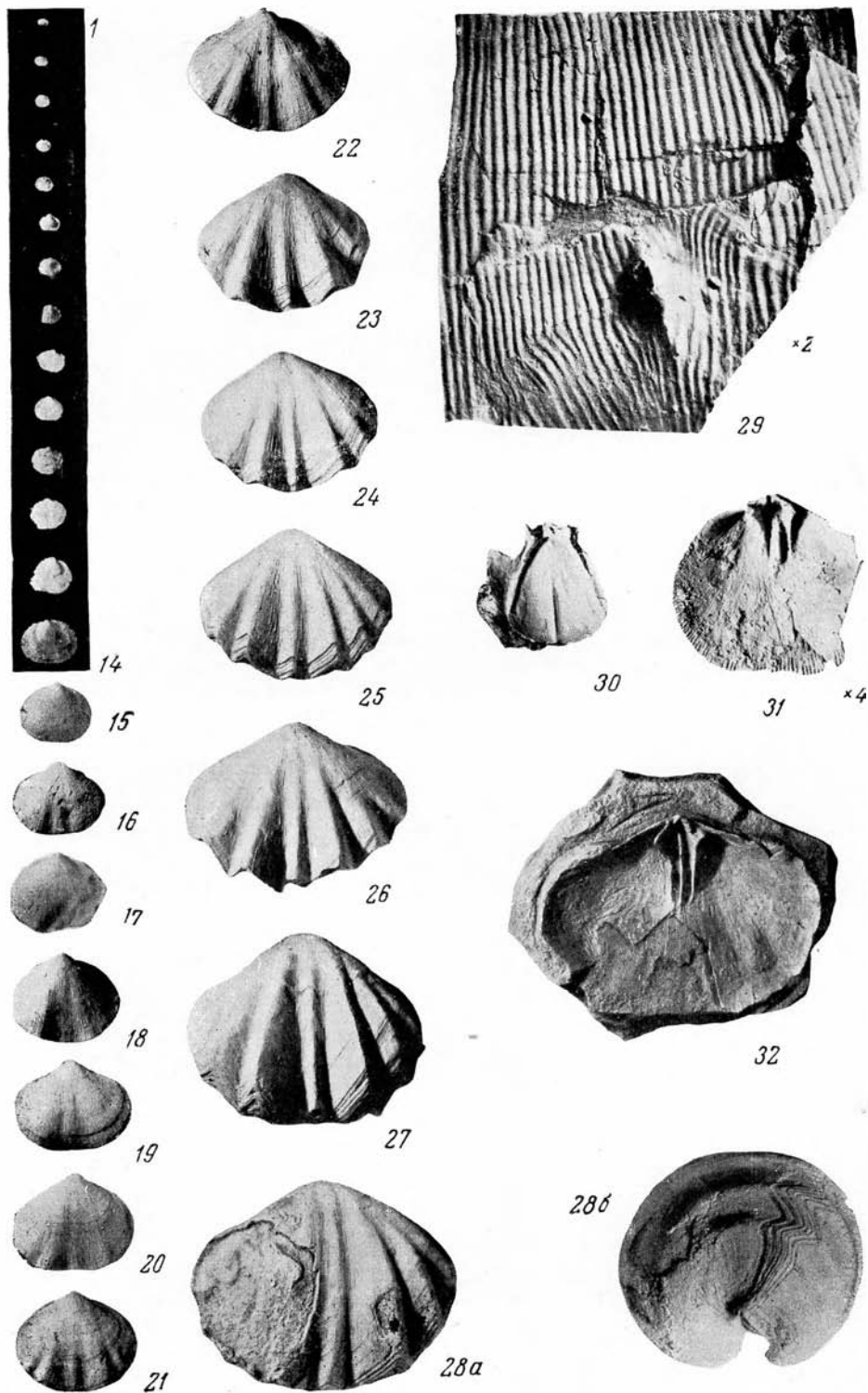
Далее, совершенно иным, третьим, типом является аррея некоторых продуктид. У подмосковных каменноугольных продуктид аррея описана Ивановым (1935) у некоторых *Dictyoclostus*, *Linoproductus* и называлась им скрытой. Эта аррея представляет собой не что иное, как утолщение края брюшной створки, обычно с желобообразным углублением, куда и вставлялся край спинной створки. Если бы термин ложная аррея (*pseudoarrea*) не был уже употреблен для иного образования, аррею продуктид следовало бы называть именно так. Ее развитие, как мы видели на примере *Linoproductus*, приурочено к поздним стадиям морфогенеза. Таким образом, на этом примере мы видим еще одно генетически и функционально отличное образование, которое имеет сейчас в литературе такое же наименование.

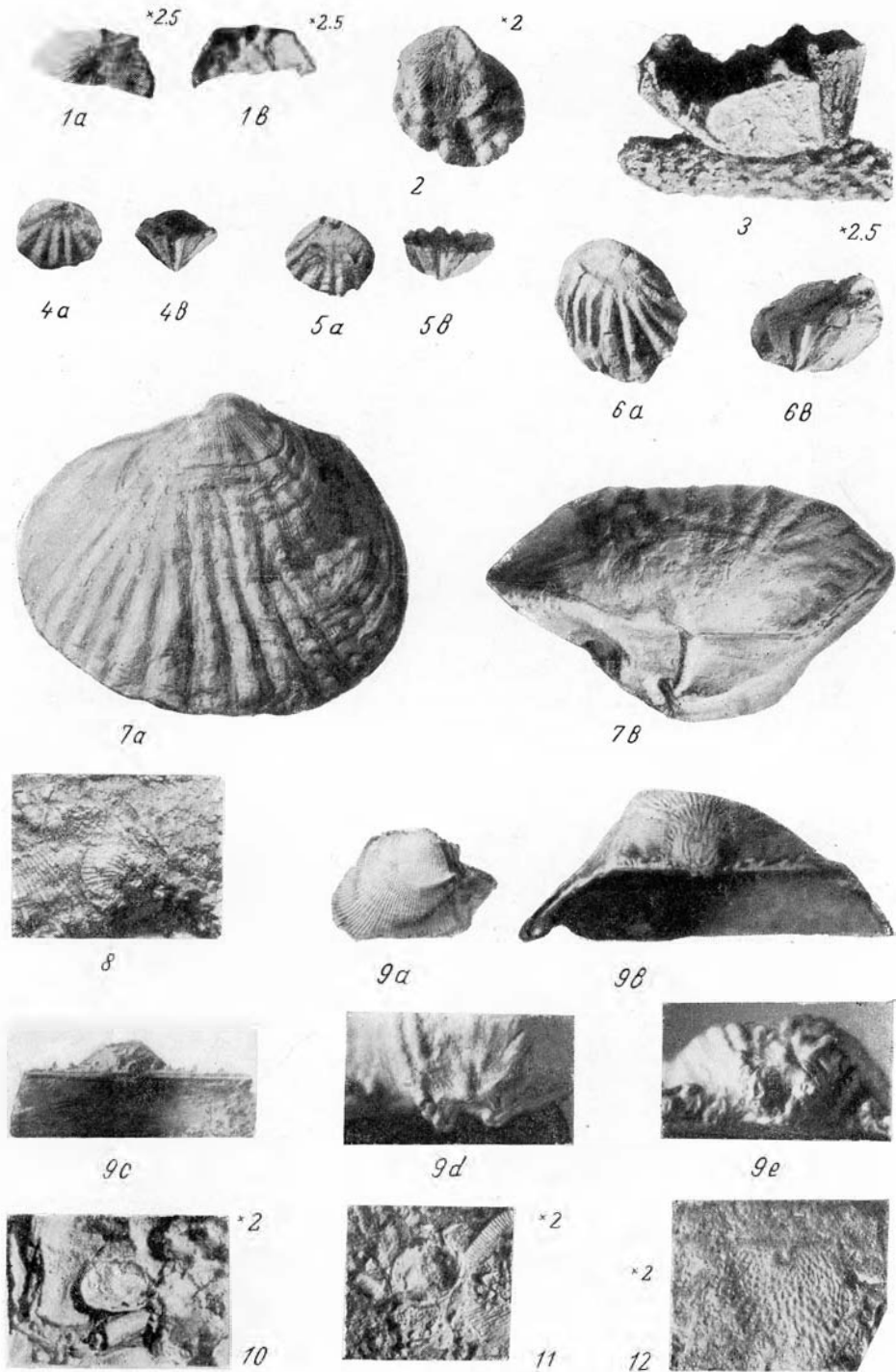
Наконец, здесь уместно сказать несколько слов и в отношении функции зубных пластин у брахиопод. Бесконечное разнообразие мнений, какое существует по этому поводу в литературе, разобранное мною в предыдущей работе (1943), происходит, по моему мнению, оттого, что авторы пытаются дать единое, универсальное объяснение их значения. А у разных брахиопод они имеют разное назначение. Например, зубные пластины *Meekella*, относительно короткие и почти не вдающиеся в полость раковины, явно служили для укрепления высокой арреи. Совершенно иную функцию несли высокие тонкие пластины *Choristites* или *Cyrtospirifer*, пересекавшие почти всю раковину и способствовавшие обособлению брахиальных конусов.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисяк А. А. 1947. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. АН СССР, стр. 3—78.
- Болховитинова М. А. и Марков П. Н. 1928. Морфогенез *Rhipidomella* aff. *cora* (d'Orb.) Kozłowsky и *Enteletoides Żuravlinkae* n. sp. из верхнего карбона Урала (гора Журавлинка, п. р. Чусовой). Бюлл. МОИП, отд. геол., 6, № 3—4 (нов. сер. 36), стр. 267—291, табл. VIII—IX.
- Горский И. 1926. К вопросу о происхождении рода *Enteletes* Fisch. Изв. Геол. ком., 43, № 9, стр. 1161—1188, 1 табл.
- Иванов А. П. 1935. Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковного бассейна. Ч. 1, в. 1. Productinae. Тр. Моск. геол. треста, в. 9, стр. 1—134, табл. I—XV, 21 рис.
- Иванов А. П. и Иванова Е. А. 1936. Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковного бассейна. Ч. 1, в. 2. Strophalosiinae, Chonetinae, Lyttoniidae. Тр. Инст. минер. сырья, в. 108, стр. 1—52, табл. I—III, 8 рис.
- 1937. Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковного бассейна

- (*Neospirifer*, *Choristites*). Тр. Палеозоол. лист. АН СССР, 6, в. 2, стр. 1—215, табл. 1—XXIII, 55 рис.
- Иванова Е. А. 1943. О функциональном значении апикального аппарата спириферид. Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 5, стр. 265—278.
- 1946. Об этиологии некоторых каменноугольных брахиопод. Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 6, стр. 707—713.
- Ковалевский А. О. 1874. Наблюдения над развитием Brachiopoda. Изв. Общ. люб. ест., антр. и этн., 10, ч. 11, стр. 1—40, табл. I—V.
- Мплогордович Б. В. 1937. Морфогенез брюшной створки спириферид. Пробл. палеонт. 2—3, стр. 501—535.
- 1945. Некоторые данные по морфологии раковин продуктид. Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 4, стр. 485—500.
- Рябчин В. 1930. О молодых экземплярах *Athyris pectinifera* Sow. Ежегодн. Русск. палеонт. общ., 8, стр. 141—143, табл. XV, фиг. 1—2.
- Северцов А. П. 1939. Морфологические закономерности эволюции. Изд. АН СССР.
- Сарычева Т. Г. 1940. О некоторых возрастных изменениях раковины продуктид. Бюлл. МОИП, отд. геол., 18 (3—4), стр. 117—122, 1 табл.
- Сокольская А. Н. 1948. Эволюция рода *Productella* Hall. и смежных с ним форм в палеозое Подмосковной котловины. Тр. ПИН АН СССР, 14, в. 3, стр. 1—185, 10 табл.
- Циттель К. 1934. Основы палеонтологии. Ч. I. Беспозвоночные. Класс Brachiopoda, переработано Б. К. Лихаревым, стр. 458—552, рис. Горгеографгиздат.
- Штукенберг А. 1905. Фауна верхне-каменноугольной толщи Самарской луки. Тр. Геол. ком., пов. сер., в. 23, стр. 1—144, табл. I—XIII.
- Эйпор О. Л. 1940. Реферат: А. П. Иванов и Е. А. Иванова. Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковского бассейна. Палеонт. обзор., в. 2, стр. 38—40.
- Arber M. A. 1940. The Relation of the Valves to the Pedicle in the Strophomenid Brachiopods. Geol. Mag. March-Apr., p. 161—174, 3 text-figs.
- Beecher Ch. E. 1891—92. Development of the Brachiopoda. Part I—Introduction. Part II—Classification of the Stages of Growth and Decline. Amer. Journ. Sci. 3 ser., 41, p. 343—357, pl. XVII; 44, p. 133—135, pl. 1.
- Beecher Ch. E. 1893. Some correlations of the ontogeny and phylogeny in the Brachiopoda. Amer. Naturalist, 27, No 319, p. 599—603.
- Beecher Ch. E. and Clarke J. M. 1889. The Development of some Silurian Brachiopoda. Mem. New York State Mus., 1. No 1, p. 1—95, pl. I—VIII.
- Buckman S. S. and Bather F. A. 1892. The Terms of Auxology. Zool. Anz. 15, No 405, p. 420—421.
- Deslongchamps E. 1862. Note sur le développement du deltidium chez les brachiopodes articulés. Bull. Soc. Géol. France, sér. 2, 19, p. 409—413, pt. IX.
- Douvillé H. 1909. Sur quelques Brachiopodes à test perforé. *Syringothyris* du Sud Oranais, *Spiriferella* de la Steppe des Kirghises et *Derbya* du Salt Range. Bull. Soc. Géol. France, 4 sér., 9, fasc. 3—4.
- Dunbar C. and Condra G. E. 1932. Brachiopoda of the Pennsylvanian System in Nebraska. Nebr. Geol. Surv., ser. 2, Bull. 5, p. 1—377, pl. I—XLIII.
- Etheridge R. jun. 1876. On an adherent Form of *Productus* and a small *Spiriferina* from the Lower Carboniferous Group of the East of Scotland. Quart. Journ. Geol. Soc., 32, No 127, 50, p. 454—465, pl. XXIV, XXV.
- Green F. C. 1908. The Development of a Carboniferous Brachiopod, *Chonetes granulifer* Owen. Journ. Geol. 16, No 7, p. 654—663, pl. I—IV.
- Hall J. and Clarke J. 1892. Palaeontology, vol. VIII. An Introduction to the Study of the Genera Palaeozoic Brachiopoda. Palaeontology of New York, pt. 1, 1892, pt. 2, 1892, p. 1—394, pl. XXI—LXXXIV.
- Oehlert D. P. 1887. Brachiopodes. Appendice dans: Fischer Paul. Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique ou histoire naturelle des mollusques vivants et fossiles. Paris, p. 1189—1334, fig. 892—1138.
- Raymond P. 1904. The *Tropidoleptus* Fauna at Canadaigua Lake. Ann. Carnegie Mus., 3, No 1, p. 79—177, pl. I—VIII, 50 figs.
- Schuchert C. and Cooper A. 1932. Brachiopod Genera of the Suborders Orthoidea and Pentamerioidea. Mem. Peabody Mus. Nat. Hist., 4, pt. 1, p. 1—XII, 1—270, pl. A a. 1—22, text-figs. 1—36.
- Weller S. 1914. The Mississippian Brachiopoda of the Mississippi Valley Basin. Illinois State Geol. Surv. Monogr. 1.



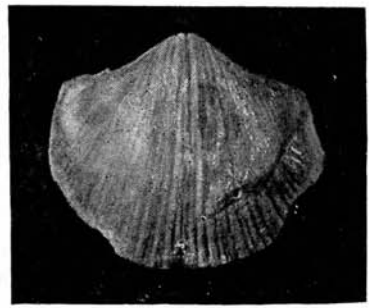




1a - 6a



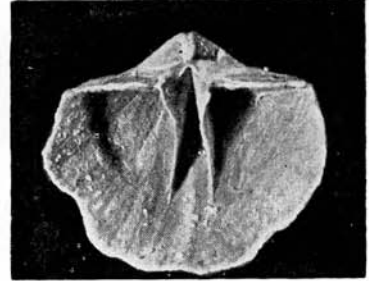
1b - 6b



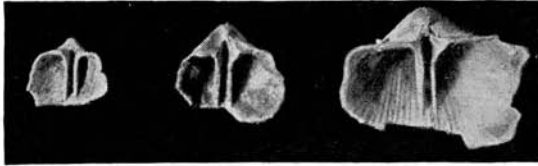
10a



7a - 9a



10b



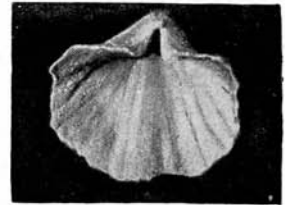
7b - 9b



15a



11a - 14a



15b



11b - 14b



16



17



18

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ¹

Т а б л и ц а 1

Enteletes lamarkii Fisch. (стр. 244)

Фиг. 1—27. Возрастные изменения, вид со стороны брюшной створки. C_2^{ks} , з. «Красный строитель» (Колл. 421, № 165—166 — серия из 14 экземпляров, 145, 144, 143, 142, 139, 140, 138, 137, 19, 18, 17 и 16).

Фиг. 28. Старческий экземпляр, C_2^m , Мячково (№ 421/22). *a* — вид со стороны брюшной створки; *b* — сбоку.

Фиг. 29. Поверхность раковины *Linoproductus* с прикрепленными к ней молодыми раковинками *Enteletes* (?). C_2^{ks} , з. «Красный строитель» (№ 421/2). Увеличено около 2 раз (см. рис. 2).

Фиг. 30. Внутренний вид спинной створки. Оттуда же (№ 421/170).

Фиг. 31. Внутренний вид брюшной створки молодого экземпляра. C_3^{ks} , «Красный строитель» (№ 421/167). $\times 4$.

Фиг. 32. Внутренний вид брюшной створки взрослого экземпляра. C_3^{ks} , «Красный строитель» (№ 421/168).

Т а б л и ц а 2

Meekella eximia Eichw. (стр. 246)

Фиг. 1—3. Особи разного возраста. C_2^m , Подольск. Фиг. 1*a*, *b*. Брюшная створка молодой особи с внешней и внутренней стороны. $\times 2.5$ (№ 423/19), см. рис. 3. Фиг. 2. Брюшная створка более взрослой особи с внешней стороны. $\times 2$ (№ 423/20). Фиг. 3. Брюшная створка молодой особи, паросная на иглу *Archaeocidaris*. $\times 2.5$ (№ 423/18), см. рис. 4.

Фиг. 4—7. Особи разного возраста. C_2^m , Мячково. Фиг. 4 *a*, *b*. Брюшная створка молодой особи с внешней стороны и с арея (№ 147/5825). Фиг. 5*a*, *b*. То же, более взрослой особи (№ 147/5826). Фиг. 6*a*, *b*. То же, более взрослой особи (№ 147/5827). Фиг. 7*a*, *b*. То же, взрослой особи (№ 147/5828).

Linoproductus Chao (стр. 248)

Фиг. 8. Ранняя стадия развития раковины *Linoproductus*. $\times 2.5$. C_3^{ks} , Павловский карьер (№ 421/190).

Фиг. 9 *a* — *e*. *Linoproductus* cf. *cora* Orb. var. *tschernyschewi* Ivan. Макушка молодой раковины с сохранившимся рубцом прирастания. C_3^{ks} , Павловский карьер (№ 421/191). *a* — общий вид в натур. величину; *b* — вид со смычного края, видны неправильно ориентированные иголки по смычному краю. Увел.; *c* — то же, в другом положении. Видна скрытая арея. Увеличено; *d* — рубец прирастания, вид сверху. Сильно увеличено; *e* — то же, в другом положении. Сильно увеличено.

Фиг. 10—11. *Marginifera borealis* Ivan. молодые раковины, вид со спинной створки. C_3^{ks} , Павловский карьер. Фиг. 10. № 421/183. $\times 2$. Фиг. 11. № 421/184. $\times 2$.

Фиг. 12. Вогнутая спинная створка молодой *Buztonia* с ясно видимой начальной выпуклой раковинкой. C_3^{ks} , Павловский карьер. $\times 2$. (№ 421/174). См. стр. 251.

Т а б л и ц а 3

Choristites Fischer (стр. 255).

Фиг. 1—10. *Choristites sowerbyi* Fisch. Возрастные изменения. C_2^m , Подольск: *a* — брюшная створка, вид сверху (№ 423, 206—214); *b* — брюшная створка, внутренний вид (см. рис. 12).

Фиг. 11—15. *Choristitella* E. Ivan. (стр. 257). *Choristitella* aff. *wynnei* Waag. Возрастные изменения раковины. C_2^m , Подольск: *a* — брюшная створка, вид сверху; *b* — внутренний вид (колл. 423, № 11, 17, 14, 13, 15).

Фиг. 16—17. *Choristitella* aff. *wynnei* Waag. Внутренний вид спинной створки экземпляров разного возраста. C_2^m , Подольск: 16 — № 423/16, см. рис. 15; 17 — № 423/19.

Фиг. 18. *Choristitella* sp. Внутренний вид брюшной створки старого экземпляра. C_3^{ks} , Сев. Двина, д. Заборье (№ 150/1251).

¹ Изображения, для которых не указано увеличение, даны в натуральную величину.

А. Н. СОКОЛЬСКАЯ

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ХОНЕТИД И ИХ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Одним из основных затруднений в систематике всегда являлись неопределенность и произвол в выборе видовых признаков. В любом из бесчисленных определений вида говорится в той или иной форме, что вид есть группа особей, характеризующихся комплексом «определенных», «общих», «существенных» морфологических признаков (Берг 1910; Бланки 1916; Комаров 1940; Кашкаров 1939; Семенов Тянь-Шанский 1910 и др.). Но, по удачному выражению Неймайра, подобные определения «почти не имеют значения, так как никто не в состоянии сказать, который из признаков существенный, и вследствие этого решение вопроса остается совершенно произвольным» (Неймайр 1919, стр. 74). Поэтому, в отношении «существенности» видовых признаков в большинстве описательных работ царит полный произвол, что влечет за собою в целом ряде случаев массовое, необоснованное установление новых видов. Сплошь да рядом эти последние были выделены не только в результате более узкого понимания вида, но и неправильного толкования отдельных «видовых» признаков. Это неоднократно отмечалось в литературе. Так, Томас (Thomas 1914) говорит: «Среди трудностей палеонтологии вряд ли имеется более непреодолимая, чем обеспечение однородности в применении видовых названий». Федотов (1940) высказывается так: «Систематика в палеонтологию попадает в неустойчивом состоянии вследствие произвола в определении таксономических единиц, отсутствия разработанной терминологии и произвола в выборе таксономических признаков» (подчеркнуто мною. — А. С.).

Эти слова на первый взгляд могут показаться преувеличенными, так как в литературе вопрос о родовых и видовых признаках, даже если взять одних брахиопод, затрагивался неоднократно. Но если в отношении диагностики родовых признаков у различных авторов имеется некоторое единство: род устанавливается по комплексу признаков внутреннего строения, скульптуры и структуры створок [см. работы Козловского (1929), Чао (Chao 1928), А. П. Иванова (1935), С. В. Семихатовой (1941)], то этого нельзя сказать о видовых признаках — они оцениваются разными исследователями очень субъективно. Так, например, по Иванову и Ивановой (1937) видовыми признаками для спириферид являются: тип ареи — треугольной и с обрубленными концами; внутреннее строение — форма воронки, образуемой зубными пластинами, форма очертаний уступов нарастания, число ребер, макушечный угол. Семихатова же (1941), наоборот, отрицает видовое значение таких признаков, как обрубленность или треугольность концов ареи и внутреннее строение, и подчеркивает, что они отнюдь не могут считаться видовыми признаками.

Я попыталась подойти к решению этого вопроса на основании изучения возрастных изменений хонетид из Подмосковского бассейна, чему способствовало наличие большого материала, исчисляющегося сотнями и тысячами экземпляров для отдельных видов.

Возрастные изменения у брахиопод подвергались изучению неоднократно, начиная с работ 90-х годов прошлого столетия Бичера (Beesher 1892) и продолженных далее целым рядом иностранных и советских ученых: Реймонд (Raymond 1905), Шимер (Shimer 1906), Грин (Greene 1908), Грэбо (Grabau 1931), Болховитинова (1928), Иванов и Иванова (1936), Сарычева (1940), Семихатова (1941). И целый ряд возрастных изменений, упоминаемых мною в данной статье, был уже констатирован раньше. Так что моя роль свелась лишь к последовательному изучению онтогенеза хонетид с учетом имеющихся литературных данных и к выявлению систематического значения тех или иных признаков в свете их возрастной. Это пришлось сделать, поскольку большинство упомянутых авторов либо ограничивается описанием различных возрастных стадий (Грэбо, Грин, Болховитинова, Иванов и Иванова, Сарычева), либо используют данные онтогенетического развития для выяснения генетических взаимоотношений различных групп (Бичер, Грин, Раймонд), либо, наконец, устанавливают некоторые общие закономерности онтогенетического развития брахиопод (Бичер, Шимер, Семихатова). Однако работ, где разбирается таксономическое значение возрастных отличий брахиопод, немного. Между тем значение возрастных изменений для систематики огромно. Это очень хорошо выражено в статье Б. М. Житкова:

«Анализ возрастных изменений необходим хотя бы уже и для того, чтобы при исследовании видов и групп возможно было правильно выделять и обособлять видовые и расовые признаки от признаков возрастных и индивидуальных. Авторы многих новейших работ по систематике животных нередко бродят ощупью, выдвигая иногда признаки возрастные в качестве признаков таксономических, что ведет к необоснованному и произвольному разрушению уже установившейся системы» (Житков 1922, стр. 8).

Какие же признаки являются для хонетид устойчивыми, постоянными, характерными для вида и какие не имеют систематического значения?

Все признаки, характеризующие виды хонетид, могут быть разбиты на 3 группы, относящиеся к: 1) внешней форме раковины, 2) внутреннему строению ее и 3) скульптуре.

Внешняя форма раковины хонетид складывается из совокупности следующих признаков:

- 1) общие очертания;
- 2) размеры;
- 3) длина и ширина раковины и их отношения;
- 4) вздутость брюшной створки;
- 5) размеры висцерального пространства;
- 6) отношение длины замочного края к наибольшей ширине раковины;
- 7) толщина створок раковины;
- 8) ушки и макушка;
- 9) синус;
- 10) арка и иглы вдоль замочного края.

Общие очертания не являются чем-то неизменным у вида и меняются в течение жизни раковины *Chonetes* как по моим наблюдениям, так и по

литературным данным следующим образом. У юных особей (непнионическая и часть неаническая стадии) длина и ширина примерно одинаковы, так что форма раковины приближается к квадратной. Взрослые индивиды сильно развиты в ширину, которая всегда на этой стадии развития заметно превышает длину раковины. Наконец, очертания раковин старческих особей опять приближаются к квадратным, напоминая в этом отношении юношескую стадию. В связи с изменением очертаний, с возрастом естественно изменяется и отношение длины к ширине. Конечно, у разных видов эти отношения длины и ширины несколько отличны, но лишь на взрослой стадии развития; длина и ширина раковин на неанической и геронтической стадиях различных видов почти неотличимы между собой. Упомянутые возрастные изменения внешней формы хонетид хорошо иллюстрируются на табл. 1.

То же относится и к размерам раковин хонетид, которые естественно меняются с возрастом, но тем не менее имеют и некоторое видовое значение. Так, например, девонский *Plicochonetes nanus* (Vern.) и малевко-муравнинский *Chonetes malevkinsis* sp. nov. характеризуются, по сравнению с более поздними каменноугольными видами, своими малыми размерами.

Степень выпуклости брюшной створки также меняется с возрастом: от почти плоской и слабо выпуклой на ранних стадиях до выпуклой и сильно вздутой у взрослых и старых особей. Факт увеличения выпуклости брюшной створки по мере роста раковины был давно уже установлен Шимером (1906) для брахиопод и, в частности, для продуктид Мюр-Вуд (Muir-Wood 1926) и Сарычевой (1940), и объясняется более быстрым ростом брюшной створки по сравнению со спинной. То же объяснение может быть приложено и к хонетидам.

Параллельно с увеличением вздутости брюшной створки увеличиваются и размеры жилой камеры или висцерального пространства животного, так что нет сомнения в возрастном характере обоих этих признаков. Однако степень вздутости брюшной створки имеет все же и некоторое систематическое значение. Так, например, если сравнить взрослые *Chonetes laguesianus* Kon., *Daviesiella comoides* (Sow.) со взрослыми же *Chonetes carboniferus* Keys. и *Ch. papilionaceus* Phill., то у первых брюшная створка весьма сильно выпуклая, тогда как последние и во взрослом состоянии характеризуются плоской или слабо выпуклой брюшной створкой.

Следующий признак — длина замочного края у хонетид — также подвергается изменениям в течение роста раковины. А именно: в непнионической и отчасти неанической стадиях замочный край обычно несколько меньше наибольшей ширины раковины, приуроченной к середине длины ее. У взрослых хонетид длина замочного края и наибольшая ширина обычно совпадают. У старых же особей длина замочного края опять становится несколько меньше наибольшей ширины раковины (см. табл. 1). Эта закономерность может быть объяснена различной быстротой роста разных частей раковины в течение ее развития. В частности, на геронтической стадии относительный рост раковины вдоль замочного края уменьшается. Так что этот признак, так часто встречающийся в описании и хонетид и других брахиопод, — «замочный край меньше наибольшей ширины раковины или совпадает с нею» — отнюдь не может считаться характерным для того или иного вида, а изменяется в процессе роста раковины.

Что касается толщины створки раковины хонетид, то она также ясно увеличивается с возрастом, достигая максимальной толщины у старческих особей, которые сплошь и рядом отличаются от более молодых не столько своими большими размерами, сколько большей толщиной и массивностью. Факт утолщения с возрастом створок раковины других групп

брахиопод, в частности, продуктид, отмечался в литературе неоднократно (Шимер 1906; Сарычева 1940) и может быть также, с одной стороны, отнесен к категории постоянных возрастных закономерностей и для хонетид, и исключен из имеющих систематическое значение — с другой.

Ушки играют у хонетид несколько большую роль как видовой признак. Правда, в процессе онтогенетического развития особи они изменяют свой характер, будучи маленькими, зачаточными на юных стадиях, становясь оттянутыми и заостренными у взрослых особей и делаясь опять маленькими, притупленными у старческих индивидов. Но если сравнить разные виды на взрослой стадии, то видовое значение разбираемого признака несомненно (ср., например, табл. 1, фиг. 1 *d*, 3 *d* — *q*, с одной стороны, и 2 *b*, *c* — с другой).

Такое же диагностическое значение синуса. Многие авторы (Кротов 1888; Данбар и Кондра 1932) придают ему не только видовое, но и родовое значение и выделяют на основании наличия синуса новые роды, как *Chonetina* Krotov и *Lissochonetes* Dunb. et Condra. В работе А. П. и Е. А. Ивановых (1936) весьма подробно и убедительно разобрана неосновательность выделения этих родов. Со своей стороны, я вполне присоединяюсь к этому мнению. В отношении же видового значения синуса мои наблюдения показывают совершенно определенно, что синус присутствует на юных и взрослых стадиях, а у старых особей он исчезает, сглаживается (см. табл. 1, фиг. 4 *a* — *d* и 5 *a* — *c*). Но сравнение на юной и взрослой стадиях таких видов, как *Chonetes uralicus* Moell. и *Ch. Flemingi* Norw. et Pratt., с одной стороны, и *Ch. laguessianus* Kon., *Ch. malevkensis* sp. nov., *Plicochonetes nanus* — с другой, доказывает с полной определенностью несомненное видовое значение синуса.

Наконец, что касается ареи и угла по замочному краю, то эти признаки присущи решительно всем хонетидам, так что имеют систематическое значение не видового и даже не родового порядка, а характерны для всего семейства Chonetidae.

Резюмируем сказанное о признаках, связанных с внешней формой хонетид: большинство их подвержено возрастным изменениям, и лишь некоторые из них, как синус, ушки, степень выпуклости брюшной створки, размеры, очертания, имеют видовое значение на взрослой стадии развития данного вида.

Приведу несколько примеров, иллюстрирующих неправильность выделения новых видов на основании признаков, касающихся общей формы.

Мак-Кой (M'Coу 1844) выделил нижнекаменноугольный вид *Chonetes perlata*, очень близкий к *Ch. laguessianus* Kon., отличающийся от него лишь меньшей выпуклостью и менее правильным изгибом лобного края. Но, как указано выше, большая или меньшая выпуклость раковины, при прочих тождественных признаках, зависит исключительно от возраста: более плоские раковины — более молодые. Другой отличительный признак — «менее правильный изгиб лобного края» — признак весьма субъективный и может быть легко объяснен индивидуальной изменчивостью. Таким образом, *Chonetes perlata*, повидимому, есть не что иное, как молодая стадия *Ch. laguessianus* Kon., тем более, что и указываются они в одних и тех же слоях.

Фредерикс (1929) выделяет среди *Chonetes* из кыновского известняка на Урале, определявшихся ранее Краснопольским, как *Ch. hardrensis* Phill., целый ряд видов, причем он строит видовые отличия между ними главным образом на соотношениях размеров: длины раковины к длине замочного края. Не говоря уже о том, что выделенные им 12 видов происходят из одного стратиграфического горизонта и 7 местонахождений, распо-

ложенных неподалеку одно от другого, соотношения размеров раковины, как было доказано выше, изменяются с возрастом. Поэтому, большая часть выделенных Фредериксом видов в действительности представляет собой лишь различные возрастные стадии одного и того же вида *Ch. hardrensis*.

Наконец, последний пример необоснованного выделения нового вида *Chonetes* можно привести из работы Кинга (King 1938). Кинг выделяет новый вариант, *Ch. granulifer* Owen var. *emaciatius* King, отличающийся от *Ch. transversalis* Dunbar et Condra следующими признаками: 1) меньшими размерами, 2) меньшей поперечностью, 3) меньшей выпуклостью и 4) большей тонкостью раковины. Однако в свете вышеизложенного все эти признаки должны рассматриваться, как характеризующие более юные возрастные стадии *Ch. transversalis*.

Признаки, связанные с внутренним строением раковины хонетид, были изучены мною, главным образом на раковинах *Chonetes hardrensis* Phill., *Ch. laguessianus* Kon. и *Ch. dalmanianus* Kon.

На спинной створке юных особей этих видов наблюдаются очень маленький замочный отросток и отходящие под небольшим углом от его основания два коротких кардинальные валика. Срединная септа, брахиальные петли, валики, разделяющие мускульные поля, и эти последние либо совершенно отсутствуют, либо выражены очень слабо, зачаточно. Мелкие бугорки — гранулы — покрывают почти всю внутреннюю поверхность створки, за исключением задней ее части, прилегающей к замочному краю, располагаясь более или менее правильными радиальными рядами (табл. 2, фиг. 1 а — б, 2 а, 3 а, 4 а).

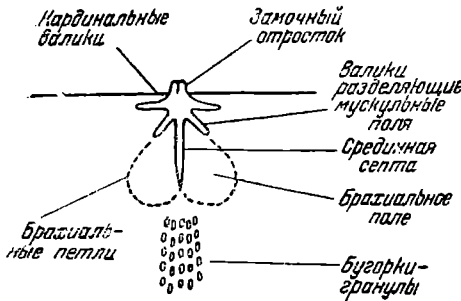


Рис. 1. Схема внутреннего строения спинной створки у *Chonetes*.

У взрослых особей в спинной створке, по сравнению с только что описанной юношеской стадией, наблюдаются следующие изменения. Замочный отросток удлиняется, поддерживающие его краевые валики также удлиняются и утолщаются. От основания замочного отростка обособляется срединная септа, достигающая на этой стадии примерно от $\frac{1}{3}$ до $\frac{1}{2}$ длины всей раковины. По обеим сторонам от септы располагаются мускульные отпечатки, разделяющиеся каждый на два поля двумя короткими валиками, отходящими вперед и в разные стороны от основания септы. Наконец, появляются иногда брахиальные петли. Все описанные элементы внутреннего строения спинной створки занимают заднюю ее часть, в зависимости от возраста особи, от $\frac{1}{3}$ до $\frac{1}{2}$ всей длины раковины. В соответствии с этим, бугорки-гранулы, у юных хонетид покрывавшие почти всю внутреннюю поверхность спинной створки, во взрослом состоянии гораздо более малочисленны, наблюдаясь лишь впереди от срединной септы, мускульных полей и брахиальных петель. Пространство же внутри этих последних — так называемое брахиальное поле — гладкое. Радиальное расположение бугорков-гранул хотя в общем сохраняется, но не такое ясное, как на юной стадии (табл. 2, фиг. 1 с, 2 б — д, 4 б, 5 б).

Наконец, на старческой стадии внутреннее строение спинной створки хонетид характеризуется еще более интенсивным развитием срединной септы, кардинальных валиков и валиков, разделяющих мускульные поля, и брахиальных петель. Все эти элементы становятся, во-первых, более вы-

пуклыми и рельефными (например, табл. 2, фиг. 2 *e — f*) и, во-вторых, занимают большую часть створки, так что на долю бугорков-гранул остается незначительная (около $\frac{1}{3} - \frac{1}{4}$ всей длины раковины) передняя часть створки (табл. 2, фиг. 1 *d*, 5 *c*).

Таким образом, присутствие или отсутствие септы, мускульных полей и разделяющих их валиков, брахиальных петель и бугорков-гранул на внутренней поверхности спинной створки хонетид отнюдь не может служить критерием для видовых отличий, но лишь возрастных и частью, возможно, и индивидуальных.

Рассмотрим изменения, наблюдающиеся на внутренней поверхности брюшной створки хонетид. У юных особей она характеризуется: 1) маленькими, слабо развитыми зубами; 2) тонкой и короткой септой, не превышающей (обычно же — значительно меньшей) $\frac{1}{3}$ длины всей створки; 3) небольшим, слабо выраженным мускульным полем, приуроченным лишь к примакушечной части створки; 4) очень многочисленными мелкими бугорками, покрывающими всю внутреннюю поверхность створки, за исключением мускульного поля и области, примыкающей к замочному краю и ушкам (табл. 2, фиг. 6 *a*, 7 *a*, 8 *a*). В зрелом и старческом возрасте перечисленные элементы внутреннего строения брюшной створки подвергаются следующим изменениям: 1) зубы становятся большими и хорошо развитыми; 2) септа приобретает значительно большую длину — до 0.5—0.75 и даже более общей длины створки и становится более высокой и массивной; 3) мускульное поле значительно более рельефное и передвигается вперед по направлению к лобному краю, по мере увеличения выпуклости брюшной створки, так что занимает всю центральную часть ее. И, наконец, внутренние бугорки наблюдаются лишь на краевых (боковых и передней) частях створки, не заходя на мускульное поле (табл. 2, фиг. 6 *b*, 7 *b — c*, 8 *b — d*).

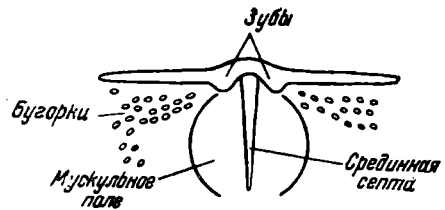


Рис. 2. Схема внутреннего строения брюшной створки у *Chonetes*.

Вопрос о возрастной изменчивости именно внутренних признаков брахиопод неоднократно затрагивался в литературе (Грин 1908; Болховитинова 1928; Мюр-Вуд 1928; Сарычева 1940 и др.).

Для сравнения с описанными возрастными изменениями у хонетид наибольший интерес представляют статьи Грина и Сарычевой, как касающиеся тех же (Грин) или близких групп — продуктид (Сарычева).

И Сарычева и Грин указывают на утолщение мускульных и брахиальных отпечатков у взрослых особей, что вполне подтверждается и моими наблюдениями. У хонетид, кроме того, с возрастом делается более выпуклой и рельефной также и средняя септа. Далее, Сарычева указывает на примере *Dictyoclostus hindi* M.-W. на перемещение с возрастом мускульных отпечатков вперед, по направлению к лобному краю, и на возрастные изменения формы диварикаторов и кардинального отростка, делающегося у взрослых особей трехлопастным. У хонетид подтверждается лишь факт передвижения вперед мускульных отпечатков. Возрастные изменения их формы, а также формы кардинального отростка на моем материале не наблюдались.

Относительно возрастных изменений других элементов внутреннего строения брюшной створки хонетид — зубов, септы и бугорков — в литературе указаний нет.

Надо сказать, что, наряду с возрастной изменчивостью, во внутреннем строении как брюшной, так и в особенности спинной створок изученных мною *Chonetes* широко развиты индивидуальные изменения. Так, например, иногда срединная септа на старческой стадии развития достигает всего половины длины всей створки, не отличаясь, таким образом, от длины септы у взрослых раковин. Но, тем не менее, отличия от взрослой стадии несомненны и выражаются либо в более сильной выпуклости и утолщенности как септы, так и кардинальных и срединных валиков, толщине самой раковины, либо в малом количестве гранул, сосредоточенных лишь близ лобного края. Или на взрослой стадии развития могут быть весьма слабо развиты или даже совершенно отсутствовать брахиальные петли, что обычно свойственно юношеской стадии. (На этот факт указывает также Грин.) Но и в этом случае обычно нетрудно установить, что мы имеем дело со взрослой раковиной по остальному комплексу признаков, как длина и толщина септы и кардинальных валиков, количество гранул, толщина самой раковины.

Из изложенного ясно, что признаки внутреннего строения как спинной, так и брюшной створок у хонетид подвержены хорошо выраженной возрастной изменчивости и никак поэтому не могут служить видовыми критериями.

Очень показательный пример неправильного, необоснованного выделения нового вида *Chonetes* исключительно на основании отличий внутреннего строения можно привести из работы Ротая (1931). Ротай установил новый вид *Ch. hardrensisiformis* из турне Донбасса по отсутствию у донецких форм гладкого брахиального поля на внутренней поверхности спинной створки и брахиальных ребрышек по его краям. Мы видели, однако, что бугорки развиты на молодых и взрослых стадиях, а гладкое поле характерно для старческих и частью взрослых стадий. Так что этот отличительный признак, положенный Ротаем в основу выделения нового вида, никак не может считаться достаточным; тем более и сам Ротай подчеркивает, что по остальным внешним признакам его новый вид неотличим от *Ch. hardrensis* Phill. Что же касается присутствия

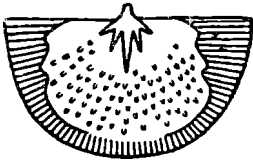


Рис. 3. Внутренняя поверхность спинной створки *Chonetes hardrensis* Phill., где отчетливо видны струйки, просвечивающие шаружки.

или отсутствия брахиальных ребрышек, то оно связано, как это наблюдается на моем обширном материале, лишь со степенью сохранности. Брахиальные ребрышки — не что иное, как струйки спинной створки, видимые на внутренней ее поверхности там, где поверхностный слой ее, к которому приурочены септа, краевые и брахиальные валики, содран. Обычно это наблюдается по самому краю створки, но иногда захватывает и более обширную площадь (рис. 3).

Рассмотрев систематическое значение признаков *Chonetes*, связанных с внешней формой и внутренним строением раковины, я пришла к заключению, что подавляющее большинство их не характерно для вида, и что их различия почти всегда возрастного порядка. Нужно всегда помнить, что эти признаки могут служить для видовых отличий лишь, если мы сравниваем особи одного и того же возраста. Но признаки внешней формы и внутреннего строения молодых, взрослых и старческих экземпляров одного и того же вида всегда отличны и не могут быть поэтому использованы для видовых отличий. Встает вопрос, что же считать постоянными видовыми признаками у хонетид, независимыми от возраста? Осталась неразобранной еще одна группа признаков, а именно — наружная скульп-

тура раковины. Почти во всех описательных работах по хонетидам указывается, что скульптура является одним из наиболее важных систематических признаков. Я постараюсь это подтвердить и на своем материале.

Действительно, в процессе онтогенетического развития раковины хонетид изменения скульптуры незначительны и сводятся почти исключительно к чисто количественным изменениям. Так, число струек у юных, взрослых и старческих индивидов различно и увеличивается с возрастом, да на старческой стадии струйки делаются иногда более плоскими, как бы стираются. Но самый характер струйчатости одинаков и очень постоянен на всех стадиях развития данного вида. Именно: способ увеличения числа струек; ширина, высота, частота их, выражаемая числом струек на 1 мм, измеренным посредине лобного края, и характер разделяющих

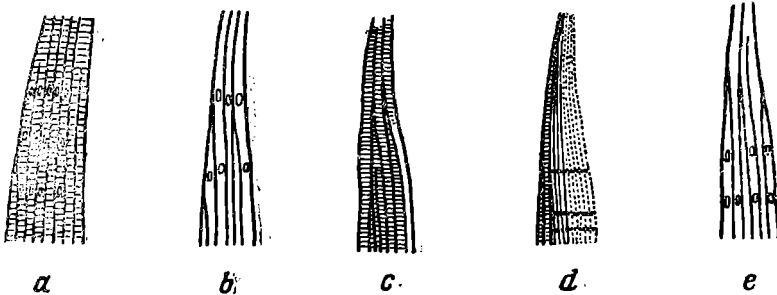


Рис. 4. Характер скульптуры у различных видов *Chonetes*: а — *Plicochonetes nanus* (Vern.), б — *Chonetes malevkensis* sp. nov., в — *Chonetes hardrensis* Phill., д — *Chonetes laguessianus* Kon., е — *Chonetes dalmanianus* Kon.

их борозд. Наконец, очень постоянна и не зависит от возраста раковины, а лишь от степени сохранности, микроскульптура струек, которые могут быть совершенно гладкие или поперечно-штриховатые. Все эти скульптурные признаки очень характерны и устойчивы для всякого вида хонетид на протяжении его индивидуального развития, представляя собой в этом отношении полную противоположность продуктидам, для многих групп которых характерны именно возрастные изменения скульптуры, вкладываемые некоторыми авторами, например, Томасом (1914), в основу систематики родов.

Если сравнить скульптуру некоторых изученных мною видов: *Plicochonetes nanus* (Vern.), *Ch. malevkensis* sp. n., *Ch. hardrensis* Phill., *Ch. laguessianus* Kon. и *Ch. dalmanianus* Kon., то сразу же между ними бросается в глаза целый ряд явственных различий (рис. 4).

Plicochonetes nanus характеризуется резкими, довольно грубыми по отношению к малой величине раковины и немногочисленными складочками. Число их около 40 у взрослых особей у лобного края. На 1 мм у лобного же края приходится 4 складки, покрытые тонкими поперечными рубчиками-штрихами и отделяющиеся друг от друга бороздами с округленным дном, значительно более узкими, нежели сами складки. Увеличение складочек в числе происходит, в основном, путем бифуркации, происходящей через каждые 2—3 складки в задней трети раковины. Кроме того, в передней части раковины, близ лобного края, происходит иногда дихотомирование некоторых складок (рис. 4, а).

Скульптура *Chonetes malevkensis* ясно отлична от таковой *Plicochonetes nanus* при одновременном большом сходстве по форме и размерам, настолько большом, что прежние исследователи определяли малевко-мура-

евнинский вид, как *Pl. nanus*. А именно: при равных размерах взрослых особей обоих видов число струек у *Ch. malevkensis* значительно больше: 60—70. На 1 мм у лобного края приходится 5—6 струек. Сами струйки значительно более тонкие и частые, сплошь и рядом слегка извилистые, разделенные между собой бороздками, раза в 3 более узкими, нежели струйки. Увеличиваются в числе они путем дихотомирования, происходящего впервые в задней трети раковины и вторично — ближе к лобному краю. Дихотомируют то несколько струек подряд, то через одну-две струйки, примерно на одном и том же расстоянии от макушки (рис. 4, б).

Для *Chonetes hardrensis* характерны еще более многочисленные и тонкие струйки, достигающие у взрослых особей общего числа 100—120 и 5—7 на 1 мм у лобного края. Увеличение их в числе сходно с увеличением у *Ch. malevkensis*, то-есть происходит путем повторной дихотомии. Но в отличие от *Ch. malevkensis*, струйки у *Ch. hardrensis* более правильные и обладают характерной поперечной штриховатостью, сходной с таковой у *Plicochonetes nanus* (рис. 4, в).

Chonetes laguessianus характеризуется исключительно тонкой струйчатостью. Число струек у взрослых особей достигает 150—160; на 1 мм у лобного края приходится 7—8 струек, покрытых также очень тонкими поперечными штрихами-рубчиками. Промежуточные борозды очень узкие. Струйки увеличиваются в числе путем неоднократной дихотомии: сначала неподалеку от макушки, затем примерно посредине длины раковины и, наконец, иногда близ лобного края (рис. 4, д).

Chonetes dalmanianus по величине и характеру струек приближается к *Ch. hardrensis* Phill., хотя у первого струйки все же несколько более резкие и грубые; на 1 мм приходится 4—5 струек у лобного края, а общее число достигает 130. Этим *Ch. dalmanianus* легко отличается от *Ch. laguessianus*, а от *Ch. hardrensis* — отсутствием поперечных рубчиков на струйках (рис. 4, е).

Таким образом, мы видим, что по характеру скульптуры рассмотренные виды отличаются весьма ясно и совершенно независимо от возраста.

Интересно сопоставить с моими выводами высказывания С. В. Семихатовой (1941) по этому же вопросу — о таксономическом значении признаков для спириферид из Подмосковного нижнего карбона. Семихатова считает, что признаками, подверженными индивидуальным и возрастным изменениям и не имеющим, следовательно, значения для разграничения видов, являются: относительная длина смычного края, степень поперечной или продольной вытянутости раковины, степень выпуклости брюшной створки, присутствие или отсутствие ушек; треугольный или обрубленный характер концов ареи.

К устойчивым видовым признакам Семихатова относит характер синуса и седла и число ребер в них и особенно наличие ветвления ребер и определенную форму его. Признаки же внутреннего строения раковины спириферид Семихатова считает не имеющими характера видового критерия. Таким образом, и для спириферид и для хонетид общим устойчивым видовым признаком служит скульптура и наличие синуса. Признаки же, связанные с внешней формой и внутренним строением, в большинстве случаев не имеют видового значения. Расхождение с Семихатовой имеется лишь относительно значения ушек: у хонетид этот признак, несомненно, имеет систематическое значение.

Мне кажется, что если при описаниях видов палеонтологи будут впредь обращать больше внимания на возрастной характер выделяемых ими признаков, это поведет безусловно к уменьшению произвола и хаоса, имеющих место в видовой систематике.

В моих собственных работах по спириферидам и продуктидам Подмосковского бассейна были ошибочно выделены некоторые виды, так как мною недостаточно учитывались возрастные отличия. Так, *Plicatifera fallax* (Pand.) var. *elongata* и var. *inflata*, несомненно, представляют собою не новые разновидности, а старческие стадии *Pl. fallax*, отличаясь от последней лишь большей выпуклостью брюшной створки и иными соотношениями длины и ширины. Так же необоснованно были установлены Нечаевым, а затем вновь описаны мною *Strophalosia (Aulosteges) fragilis* var. *lata* и var. *longitudinalis* (Сокольская 1948). Среди спириферид (Сокольская 1941) *Spirifer ventricosus* Кол. также следует считать не самостоятельным видом, а лишь старческой стадией *Sp. tornacensis*, так как он отличается от последнего значительно большей вздутостью и весьма резкими и сближенными у лобного края концентрическими полосами нарастания. Это как раз свойственно старческим стадиям брахиопод. По тем же причинам должен быть уничтожен выделенный мною новый вариант *Ambocoelia urei* (Flem.) var. *globosa*, который есть не что иное, как старческая стадия *A. urei*.

В заключение я хочу подчеркнуть, что все мои выводы относятся лишь к конетидам и не могут быть механически перенесены на другие группы брахиопод, как это показало сравнение хотя бы с выводами Семихатовой относительно значимости видовых признаков для спириферид. На это есть указание и в посмертной статье А. А. Борисьяка «Основные проблемы эволюционной палеонтологии» (1947), где он говорит: «Повидимому, и объективно для различных групп ископаемых организмов нельзя дать общего критерия для установления объема вида: брахиоподы допускают большую амплитуду колебаний признаков, чем, например, пелециподы; в таком же отношении стоят кораллы и аммоны и т. д. Всякая группа требует своего особого подхода при установке объема таксономических единиц; это обстоятельство, повидимому, находится не без связи с тем, что вид — есть стадия эволюционного процесса, а последний может иметь различный характер у различных групп».

ЛИТЕРАТУРА

- Борисьяк А. А. 1947. Основные проблемы эволюционной палеонтологии.
 Берг Л. С. 1910. О виде и его подразделениях. Биол. журн., 1.
 Бянки В. 1916. Вид и подчиненные ему таксономические формы. Русск. Зоол. журн., 1.
 Блоховитинова М. А. и Марков П. П. 1928. Морфогенез *Rhipidomella* aff. *cora* (d'Orb.) Kozłowski и *Enteletoides Zuraclinkae* n. sp. из верхнего карбона Урала. Бюлл. МОИП, отд. геол., 6, в. 3—4 (н. с. 36).
 Венюков П. Н. 1886. Фауна девонской системы сев.-зап. и центр. Елр. России. Тр. СПб. Общ. ест., 17, в. 2.
 Житков Б. М. 1922. Возрастная изменчивость и эволюция. Ест.-научн. библ., сер. 3, в. 1. Москва.
 Иванов А. П. 1935. Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковского бассейна, ч. 1. Productidae Gray. Тр. Моск. геол. треста, в. 8, стр. 1—134, табл. I—XV, рис. 1—21.
 Иванов А. П. и Иванова Е. А. 1936. Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковского бассейна, ч. 1, в. 2, подсем. Chonetinae. Тр. ВИМС, в. 108.
 — 1937. Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковского бассейна (*Neospirifer*, *Choristites*). Тр. Палеозоол. инст., 6, в. 2.
 Кашкаров Д. Н. 1939. Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки? Зоол. Журн., 18, в. 4.
 Комаров В. Л. 1940. Учение о виде у растений. Москва.
 Кротов П. 1888. Геологические исследования на западном склоне Соликамского и Чердынского Урала. Тр. Геол. Ком., 6.

- Неймайр М. 1919. Корни животного царства. Москва.
- Ротай А. П. 1931. Брахиоподы и стратиграфия нижнего карбона Донбасса, Тр. ГГРУ, в. 73.
- Сарычева Т. Г. 1940. О некоторых возрастных изменениях раковины productid. Бюлл. МОИП, отд. геол., 18, в. 3—4.
- Семихатова С. В. 1941. Группа *Spirifer trigonalis* Martin в наугленосных слоях нижнего карбона Подмосковского бассейна. Тр. ПИН, 12, в. 3.
- Семенов Тян-Шанский А. П. 1940. Таксономические границы вида и его подразделений. Зап. Акад. Наук (8), физ.-мат. отд., 25, № 1.
- Сокольская А. Н. 1941. Брахиоподы основания подмосковского карбона и переходных девонско-каменноугольных отложений (чернышпские, ульянские малевко-муравинские слои). Ч. 1 Spiriferidae. Тр. ПИН, 12, в. 2.
- 1948. Эволюция рода *Productella* Hall и смежных с ним форм в палеозое Подмосковской котловины. Тр. ПИН, 14, в. 3.
- Федотов Д. М. 1940. О проблеме вида в палеонтологии и зоологии. Палеонт. обзор., в. 2.
- Фредерикс Г. Н. 1929. Фауна кыновского известняка на Урале. Изв. Геол. Ком., 48, № 3.
- Veescher Ch. 1892. The Development of the Brachiopoda, part II. Classification of Stages of Growth and Decline. Amer. Journ. Sci., 44.
- Chao Y. T. 1928. Productidae of China, part II: Chonetinae, Productinae and Richthofeninae. Palaeont. Sinica, ser. B., 5, fasc. 3.
- Dunbar and Condra. 1932. Brachiopoda of the Pennsylvanian System in Nebraska. Nebraska Geol. Survey Bull. 4, 2-d ser.
- Greene F. 1908. The development of a Carboniferous Brachiopoda *Chonetes granulifera*. Journ. Geol., 16.
- Grauw A. W. 1931. Devonian Brachiopoda of China. Palaeont. Sinica, ser. B, 3, fasc. 3.
- King R. New Chonetidae and Productidae from Pennsylvanian and Permian Strata of North-Central Texas. Journ. Paleont., 12, No 3.
- Kozłowski R. 1929. Les brachiopodes gothlandiens de la Podolie Polonaise. Palaeont. Polonica, 1.
- M'Co y. 1844. Synopsis of Carboniferous Fossils of Ireland. Dublin.
- Muir-Wood H. M. 1928. The British Carboniferous Producti. II. *Productus* (sensu stricto) *semireticulatus* and *longispinus* group. Mem. geol. Survey Great Brit. Palaeont., 3, pt. 1.
- Raymond P. 1905—1906. The Tropicidoleptus Fauna. Ann. Carnegie Mus., 3.
- Shimer H. W. 1906. Old age in Brachiopoda. Amer. Naturalist, 10, No 470.
- Thomas J. 1914. The British Carboniferous Producti. I, genera *Pustula* and *Overtonia*. Mem. Geol. Survey Gr. Br. Palaeont., 1, 4.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Таблица 1

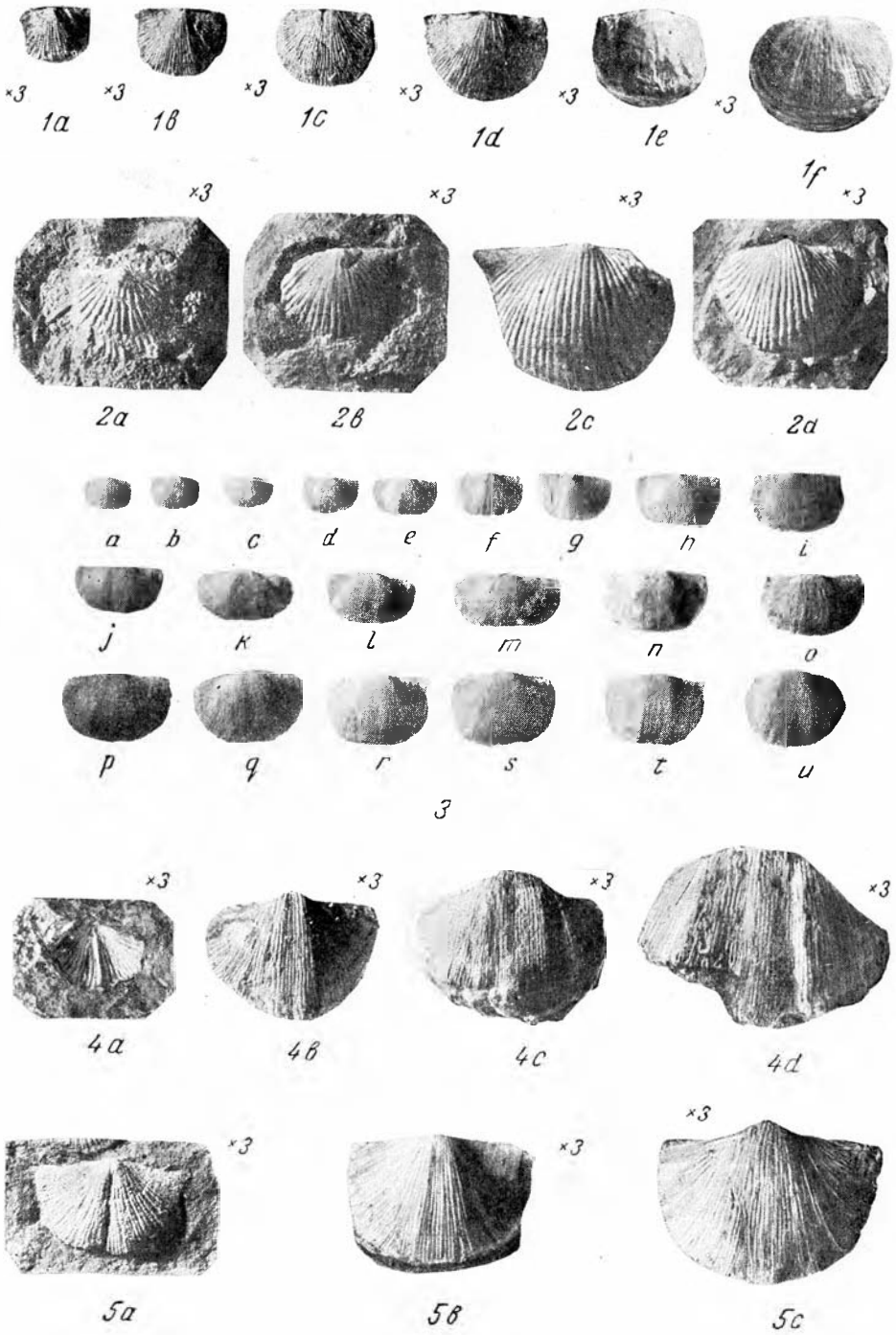
Возрастные изменения внешней формы

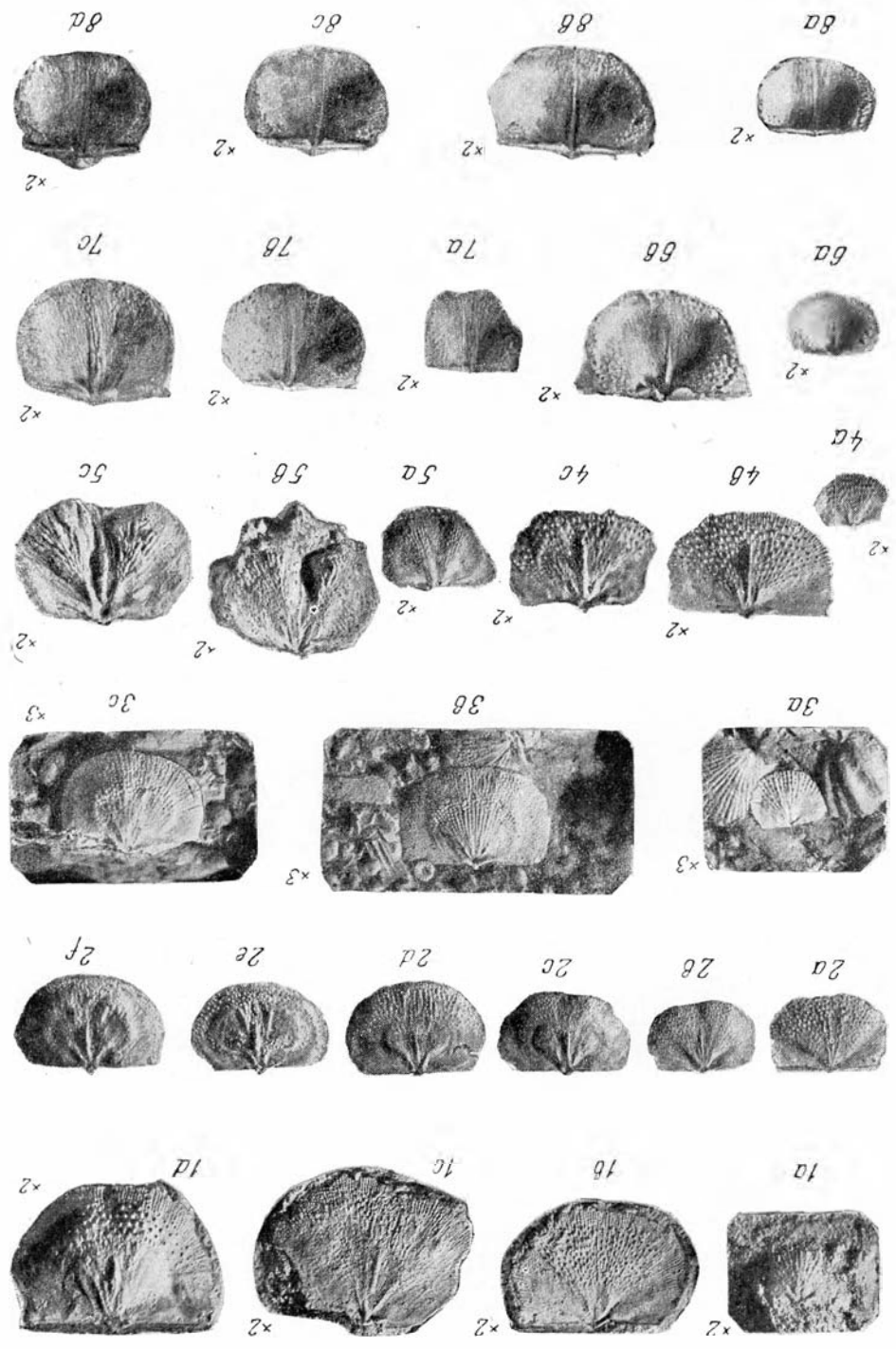
Фиг. 1. *Chonetes malevkensis* sp. nov. DC^{mm}: *a* — *c* — юношеская стадия с почти квадратными очертаниями раковины, коротким замочным краем и плоской брюшной створкой. $\times 3$; *d* — взрослая раковина, ясно развитая в ширину, умеренно выпуклая. $\times 3$; *e* — *f* — старческие особи с очертаниями, опять приближающимися к квадратным, коротким замочным краем, сильно вздутые, со стертой скульптурой и частыми и сближенными линиями нарастания вблизи лобного края. $\times 3$.

Фиг. 2. *Plicochoonetes nanus* (Vern). D₃^{zd}: *a* — молодая раковина с немногочисленными широкими складочками, $\times 3$; *b* — более взрослая стадия с намечающимися ушками и более многочисленными складочками. $\times 3$; *c* — взрослая раковина, ясно развитая в ширину, умеренно выпуклая, с хорошо выраженными оттянутыми заостренными ушками и многочисленными складочками. $\times 3$; *d* — старческая стадия — раковина с очертаниями, более близкими к квадратным, сильно выпуклая. $\times 3$.

Фиг. 3. *Chonetes laquessianus* Kop. C₁^{ll}: *a* — *c* — юная стадия с очертаниями, приближающимися к квадратным; *d* — *q* — взрослые раковины, ясно развитые в ширину и сильно выпуклые; *d* — *i* — ранне-эфбическая стадия; *j* — *q* — эфбическая стадия; *r* — *u* — старческие особи, с очертаниями, близкими к квадратным.

Фиг. 4. *Chonetes uralicus* Moell. C₃^{ss}: *a* — юношеская стадия с ясным резким синусом, наблюдающимся от макушки до лобного края, $\times 3$; *b* — взрослая раковина





TAFEL III 2

с синусом, выраженным лишь в примакушечной, более старой части раковины. $\times 3$; c — взрослая раковина, приближающаяся к старческой стадии: синус отсутствует. $\times 3$; d — старческая особь, сильно вздутая и завернутая, со складкой посредине брюшной створки. $\times 3$.

Фиг. 5. *Chonetes flemingi* Norw. et Pratt. C_3 : a — молодая плоская особь с ясным резким синусом. $\times 3$; b — более взрослая раковина с синусом лишь в примакушечной части. $\times 3$; c — взрослая раковина совершенно без синуса. $\times 3$.

Т а б л и ц а 2

Возрастные изменения внутреннего строения спинной (1—5) и брюшной (6—8) створок

Фиг. 1. *Chonetes hardrensis* Phill. C_1^{sch} : a — юношеская стадия с перазвитой септой, короткими кардинальными валиками и радиальными рядами бугорков и гранул. $\times 2$; b — несколько более взрослая стадия с тонкой, короткой, зачаточной септой, тонкими и короткими кардинальными валиками и валиками, разделяющими маленькие мускульные поля, и многочисленными бугорками. $\times 2$; c — взрослая раковина с более длинной и рельефной септой и валиками и более ограниченным числом бугорков-гранул. $\times 2$; d — старческая особь, с сильно выпуклой септой, намечающимися брахиальными петлями и еще более редкими внутренними бугорками, приуроченными к передней части створки. $\times 2$.

Фиг. 2. *Chonetes laguessianus* Kon. C_1^t : a — юная стадия: септа и валики не развиты; многочисленные бугорки покрывают всю поверхность створки. $\times 2$; b — d — взрослые особи с отчетливо выраженными, хотя и тонкими срединной септой, кардинальными валиками и валиками, разделяющими мускульное поле. У c — d намечаются брахиальные петли. Внутренние бугорки ограничены передней частью створки. $\times 2$. e — f — старческая стадия: септа, валики и брахиальные петли выражены весьма отчетливо и рельефно; гранулы весьма немногочисленны. $\times 2$.

Фиг. 3. *Chonetes malevkenensis* sp. nov. DC^{mm} : a — юношеский экземпляр, где септа и сопутствующие ей валики отсутствуют, а вся поверхность створки покрыта радиальными рядами внутренних бугорков. $\times 3$; b — c — взрослые раковины с короткой, но ясной септой и кардинальными валиками и валиками, разделяющими мускульное поле. $\times 3$.

Фиг. 4. *Chonetes dalmanianus* Kon. C_1^t : a — молодая стадия: септа и сопряженные с ней зачаточные валики — тонкие и короткие, бугорки многочисленные. $\times 2$; b — c — зрелые особи с ясно и резко выраженными срединной септой, кардинальными и разделяющими мускульное поле валиками. $\times 2$.

Фиг. 5. *Paeckelmannia geinitziana* (Waag.). C_3^{gj} : a — юная особь, где хорошо выражены лишь радиальные ряды мелких бугорков-гранул. $\times 2$; b — взрослый экземпляр, где уже отчетливо видны срединная септа и сопутствующие ей валики. $\times 2$; c — старческий индивид с очень рельефными и длинными срединной септой, валиками и более крупными, удлиненными, но и более малочисленными бугорками. $\times 2$.

Фиг. 6. *Chonetes dalmanianus* Kon. C_1^{st} : a — брюшная створка молодой особи с маленькими зубами и короткой септой. $\times 2$; b — то же у взрослого экземпляра. Зубы и срединная септа значительно больших размеров, большое мускульное поле и редкие бугорки лишь на ушках и по краям створки. $\times 2$.

Фиг. 7. *Chonetes hardrensis* Phill. C_1^{sch} : a — юная стадия, где наибольшим развитием пользуются бугорки-гранулы; септа и зубы маленькие, зачаточные. $\times 2$; b — взрослая стадия; септа и зубы ясные и отчетливые бугорки — в меньшем количестве. $\times 2$; c — старческая особь с очень рельефной срединной септой и еще более редкими бугорками. $\times 2$.

Фиг. 8. *Chonetes laguessianus* Kon. C_1^{tl} : a — молодой экземпляр с едва заметными зубами и срединной септой. $\times 2$; b — взрослая особь. Зубы и срединная септа ясные и рельефные. $\times 2$; c — d — взрослые экземпляры, близкие к старческой стадии, с длинной септой, массивными зубами и бугорками лишь на ушках и по краям створки. $\times 2$.

Т. Г. САРЫЧЕВА

О ПРИЖИЗНЕННЫХ ПОВРЕЖДЕНИЯХ РАКОВИН КАМЕННОУГОЛЬНЫХ ПРОДУКТИД

В одной из своих последних работ А. А. Борисяк (1947, стр. 22) выдвигает в качестве важнейших задач, стоящих перед современной палеонтологией, изучение проблемы филогенезов и проблемы взаимоотношения организма и среды. Несколько раньше он писал: «... ископаемые остатки только тогда представляют сколько-нибудь ценный материал для восстановления филогенетических отношений, когда они будут рассматриваться как принадлежащие живому организму, строение которого отвечает образу жизни животного в определенной среде» (1946, стр. 601). Поэтому одна из главнейших задач палеонтолога дать «морфо-эколого-исторический (т. е. палеобиологический) анализ данного ископаемого остатка...» (стр. 606).

Поставив задачей изучение каменноугольных продуктид именно под таким палеобиологическим углом зрения, мы сразу же сталкиваемся с рядом особенностей этой группы, чрезвычайно затрудняющих восстановление былого живого облика животных. Сюда относится прежде всего своеобразие морфологии раковины с резко различными по форме брюшной и спинной створками, снабженными длинными полыми иглами, не имеющими аналогов у современных форм. Ныне живущие брахиоподы очень далеки морфологически от вымерших в палеозое продуктид, так что изучение их образа жизни очень мало дает для понимания взаимоотношений с окружающей средой интересующих нас форм.

Поэтому в нашем случае особенно важно тщательное изучение деталей строения раковин и наблюдение над условиями их захоронения, так как только это может дать наиболее достоверный фактический материал для выводов. Особенно трудно бывает судить о биотических факторах внешней среды, которые часто могли быть решающими для развития той или иной группы форм.

Если, изучая литологию пород, вмещающих фауну, мы можем до известной степени достоверности судить о глубине бассейна, о его очертаниях, характере данного участка дна, наличии и силе течений или иных движений воды, о степени аэрации дна и т. д., то сделать заключение о том, в каких взаимоотношениях находились организмы, населявшие этот бассейн, и каково было их взаимное влияние на направление эволюции, значительно труднее. Здесь в наших руках имеется очень мало фактов, и в большинстве случаев приходится ограничиваться только догадками.

Поэтому все конкретные наблюдения, дающие возможность восстановить в той или иной мере былые биоценозы и жизненные связи отдельных форм, представляют особый интерес и должны анализироваться

с возможной детальностью. Сюда относятся вопросы симбиоза и паразитизма разных форм, установление отношений хищника и жертвы и т. д.

При систематическом изучении подмосковных каменноугольных продуктид мне неоднократно попадались экземпляры раковин, несущие следы механических повреждений, которые были нанесены еще при жизни животного, так как раковина в этих местах оказывалась «залеченной». От этих повреждений на створках оставались явственные «рубцы» и «шрамы», в большей или меньшей степени нарушающие нормальный облик раковины.

Обычно такие случайные травмированные экземпляры при описании фауны откладываются в сторону, как не имеющие большого значения для понимания морфологии и истории развития данного вида. Однако, когда в моем распоряжении сосредоточилось значительное количество таких поврежденных раковин, обнаружилось, что несмотря на явную случайность полученных животными травм, в них проявляются определенные закономерности. Эти закономерности относятся к характеру самих повреждений, а также к их приуроченности к определенным частям раковины и настолько ясно выражены, что их внимательное рассмотрение может, как мне кажется, несколько осветить вопрос об образе жизни продуктид.

Основные наблюдения сделаны на группе нижнекаменноугольных продуктид, относящихся к родам *Gigantella*, *Dictyoclostus* и *Antiquatonia*. Большинство повреждений раковин относится к видам, имеющим крупные размеры, — преимущественно *Antiquatonia hindi* (M.-W.), *Dictyoclostus pinguis* M.-W., *D. pugilis* (Phill.), *Gigantella striato-sulcata* (Schw.) и др. На мелких раковинах повреждения встречаются более редко и исключительно в тех случаях, когда створки имеют относительно большую толщину, как, например у *Eomarginifera longispina* (Sow.) Подавляющее количество повреждений сосредоточено в области висцерального диска раковины, иногда ими захватываются и ушки, на передней же половине раковины они встречаются крайне редко.

Можно различить несколько типов повреждений:

1) Небольшое повреждение брюшной створки в области висцерального диска, не отражающееся существенно на общей форме раковины. Имеются нерезкая местная деформация створки и некоторое нарушение правильности ребристости, локализованное в этом месте. Характер спинной створки не наблюдался. Примером повреждений этого типа может быть раковина *Dictyoclostus pinguis* var. *munda* Sar. (табл. 1, фиг. 1). Схематически это изображено на рис. 1.

2) Резкие повреждения брюшной створки в области висцерального диска, ограниченные небольшой площадью и не отражающиеся сильно на общей форме и скульптуре раковины. При этих травмах наблюдается образование резко выраженного, обычно глубокого «шрама» (рис. 2). Спинные створки этих раковин также несут следы повреждений, но менее сильных. Такое повреждение несет, например, раковина *Antiquatonia hindi* (табл. 2, фиг. 3). Этот тип повреждений очень близко граничит со следующим, так что они не всегда могут быть различимы.

3) Резкие повреждения брюшной створки в области висцерального диска, ограниченные небольшой площадью, но сильно отражающиеся на всей форме и скульптуре раковины. В результате этих травм створки становятся несимметричными, синус может пропасть или, наоборот, сделаться очень глубоким, что несвойственно данному виду. Примером таких повреждений могут быть раковины *A. hindi* (табл. 2, фиг. 1, 2, 5; рис. 3—4). Если у створок, имеющих повреждения последних двух типов,

удается отпрепаровать внутреннюю поверхность, то можно наблюдать деформацию отпечатков внутренних органов, приобретающих асимметричное расположение (табл. 1, фиг. 3 в и рис. 5). В случае наличия у травмированной раковины спинной створки — на последней в месте, рас-

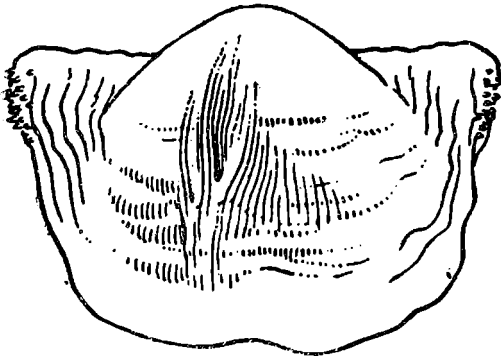


Рис. 1. Повреждение брюшной створки, вызвавшее нерезкую локализованную ее деформацию.

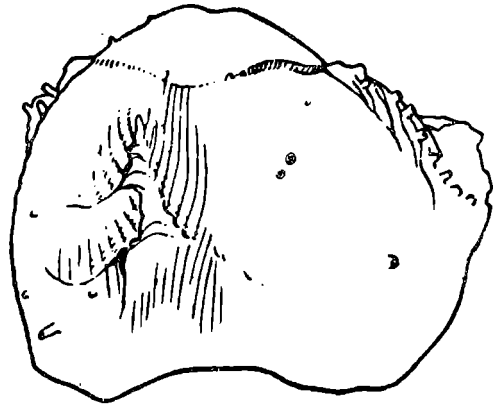


Рис. 2. Резкое местное повреждение брюшной створки, вызвавшее образование локализованного глубокого «шрама», но не повлиявшего на общую форму раковины.

положенном прямо против повреждения на брюшной створке, также можно видеть следы повреждения, но значительно более слабые (табл. 2, фиг. 1 с).

Чрезвычайно интересным примером повреждения такого рода является раковина *Gigantella striato-sulcata* (Schw.), обладающая двумя

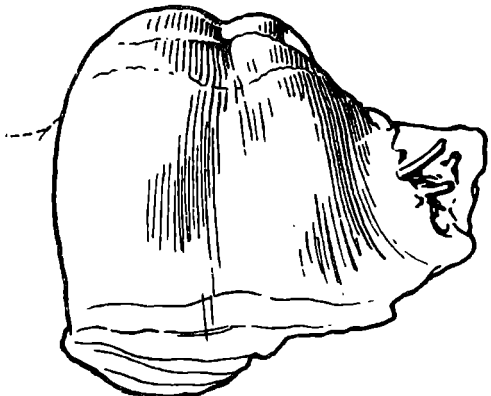
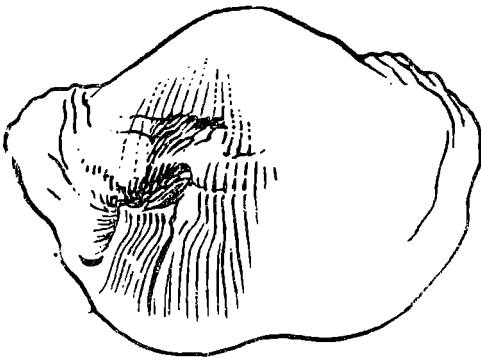


Рис. 3—4. Резкие повреждения висцерального диска брюшной створки, вызвавшие изменение формы раковины.

створками, которые обе удалось отпрепаровать с внутренней стороны (рис. 6). Повреждение располагается в середине висцеральной области раковины. Снаружи оно наблюдалось только на брюшной створке, где оно ограничивается небольшим нерезко локализованным углублением, от которого до лобного края раковины идет грубая складка. В области складки створка резко утолщена до 12 мм.

На внутреннем строении повреждение раковины отразилось более резко. Как на брюшной, так и на спинной створке особенно сильно изменены отпечатки прикрепления аддукторов. Один из них вдвое меньше другого по длине и втрое по ширине. При этом на брюшной створке большой отпечаток занимает почти всю область мускульного поля, отесняя маленький отпечаток в сторону (рис. 6, а). На спинной створке сильно изменена форма срединной септы и одного из брахиальных отпечатков (рис. 6, б). Отпечатки прикрепления диварикаторов на брюшной створке, так же как и кардинальный отросток на спинной, изменены значительно меньше (рис. 6, а).



Рис. 5. Внутреннее строение брюшной створки с повреждением в центре мускульного поля, вызвавшим его асимметрию. *Dictyoclostus pinguis* M.-W. var. *munda* Sar. P. Ока, с. Глазечня, С₁st, 148/4895. $\times 1.5$.

4) Сильные повреждения раковины, захватывающие большую площадь обеих створок не только на висцеральном их диске, но и область ушек. Эти повреждения настолько искажают форму раковины, что ее видовое определение возможно только тогда, когда рядом имеются неповрежденные экземпляры. Скульптура в травмированной области полностью замещена неправильными рубцами «шрама». Обычно поврежденные экземпляры не достигают нормального для вида размера. Примером таких повреждений являются раковины: *Dictyoclostus pinguis* var. *munda* (табл. 1, фиг. 2), *Antiquatonia hindi* (табл. 2, фиг. 4, рис. 7, а, б).

5) Повреждения в области шлейфа, которые не влияют на изменение общей формы раковины и отражаются преимущественно на ребристости, вызывая ее неправильность на отдельных участках. У семиретикулятных продуктид этот тип повреждений встречается очень редко. Он наблюдается более часто у представителей рода *Productus*, обладавших очень длинным шлейфом, а также у тонкостворчатых раковин *Striatifera*, *Gigantella* из гр. *latissima* (Sow.) или *G. edelburgensis* (Phill.), у *Linoproductus*, *Cancrinella* (Сарычева 1937, стр. 59, 84 и др.).

К категории «поврежденных» раковин едва ли правильно относить экземпляры, имеющие неправильную форму, получившуюся в результате

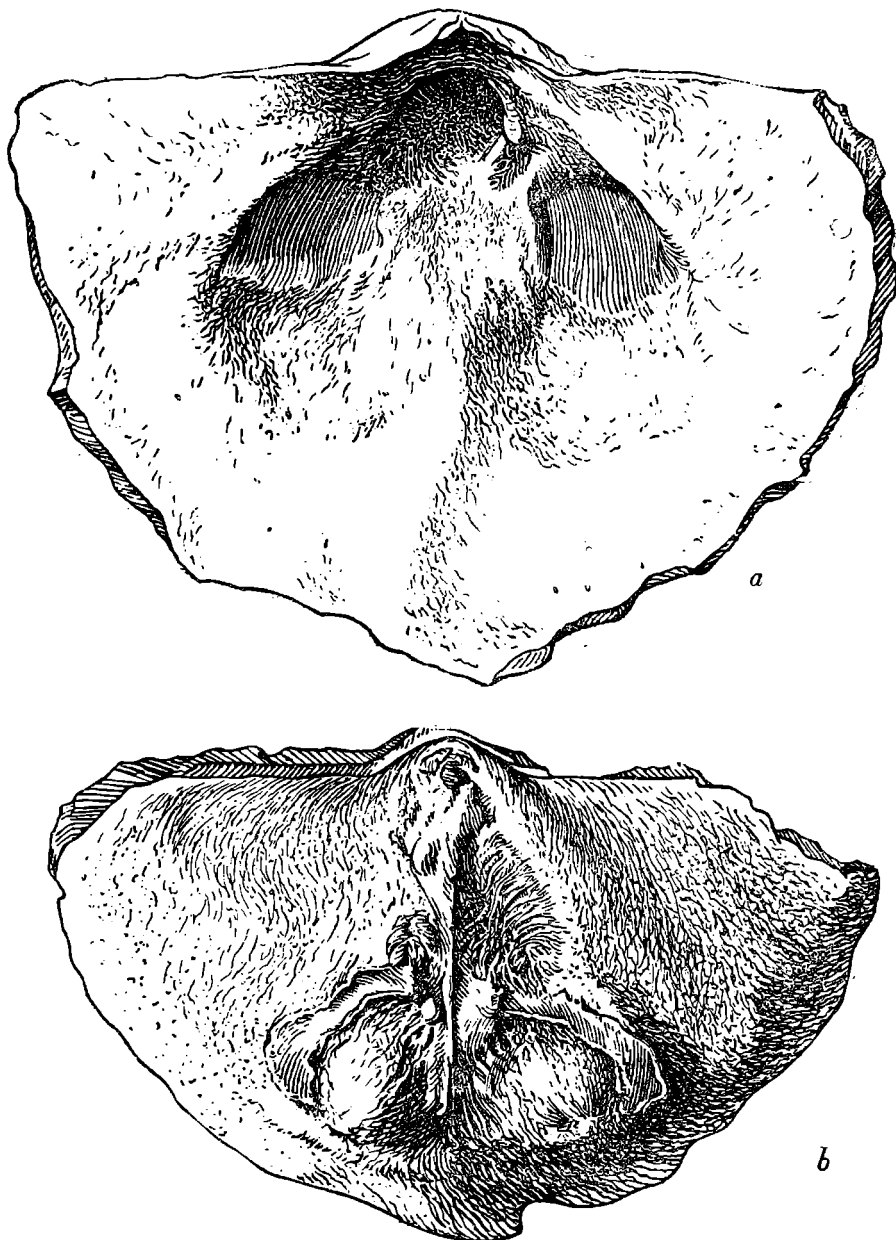


Рис. 6. Внутреннее строение *Gigantella striato-sulcata* (Schw.). Калуга, Учительский карьер, С₁^м. Нат. вел. *a* — брюшная створка с сильно измененными отпечатками аддукторов; *b* — спинная створка — деформированы отпечатки аддукторов, срединная септа, брахиальные отпечатки.

неблагоприятных условий роста. Это может быть вызвано неудачным положением животного, попавшего, например, в слишком узкое пространство, не допускавшее нормальный рост раковины. В результате получались экземпляры несимметричные или со слишком вытянутой макушкой, или недоразвитыми ушками и т. д., хотя они не несут на себе

следов механического повреждения створок. Эти типы нарушения правильности формы раковины, вызванные неблагоприятными условиями роста, лучше называть не повреждением ее, а уродством.

Среди описанных протрудид такие уродства попадают не часто и преимущественно в тех случаях, когда данный вид встречается в массовом количестве, как, например *Antiquatonia hindi* в с. Лужки на р. Оке. Этот тип нарушений правильной формы раковины, естественно, более обычен не для свободно лежавших на грунте протрудид, а для животных, неподвижно прикреплявшихся к субстрату при помощи короткой ножки или иным способом.

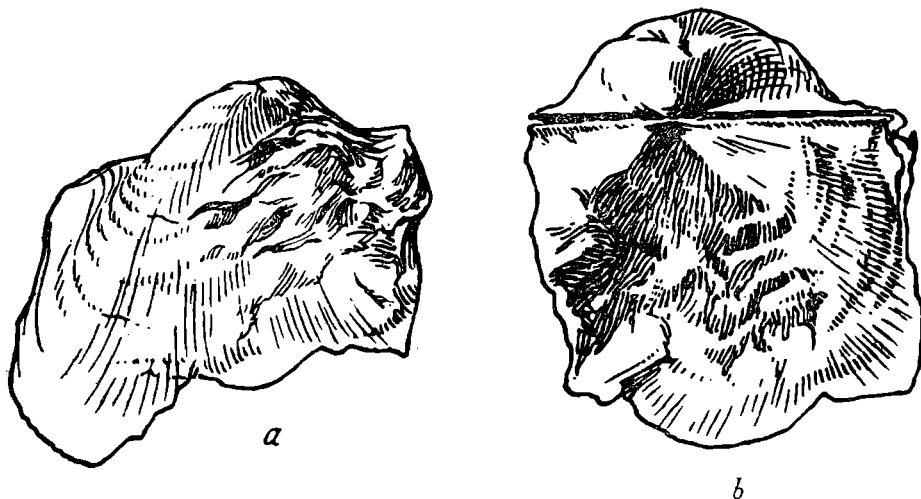


Рис. 7. Сильное повреждение раковины, захватывающее большую площадь обеих створок. *a* — брюшная створка, *b* — спинная створка того же экземпляра.

Однако среди брахиопод вообще именно эти уродства, связанные с неправильным ростом раковины, и являются особенно распространенными. Они подробно разобраны Н. Н. Яковлевым в его ставшей классической работе «Прикрепление брахиопод, как основа видов и родов» (1908). Эта монография настолько хорошо известна всем палеонтологам, не только обращавшимся к ее строкам, но и по многократному цитированию ее в русской и иностранной литературе, что я не буду останавливаться на ее рассмотрении.

К этому же типу уродств, а не прижизненных повреждений раковины, по видимому, следует относить явление, впервые отмеченное на подмосковных спириферидеях А. П. Ивановым (1925, стр. 120) и заключающееся в том, что раковины, прикреплявшиеся к субстрату тесно одна к другой, при росте оказывали друг на друга сильное давление, так что выступающие части раковины (преимущественно ушки) одной могли оставить вдавленный след на прилегающей части раковины другой особи или каким-либо образом по-иному стеснить ее нормальный рост и тем вызвать образование уродливой формы.

Многочисленные примеры деформации этого типа у подмосковных *Choristites* описывает и изображает Н. Башмакова (1935, стр. 30—33), наблюдавшая разнообразные искривления раковины, ненормальное или асимметричное развитие арки и макушки и т. д. Но один случай, изображенный ею на рис. 1, несомненно, является не уродством, а типичным

примером прижизненного повреждения раковины, «залеченного» животным с образованием характерного шрама. Подобные же повреждения, выраженные то более, то менее резко, можно наблюдать на хориститах, описанных А. П. и Е. А. Ивановыми (1937) и хранящихся в Палеонтологическом институте.

Явления деформации раковин различных брахиопод, как прикреплявшихся при помощи ножки, так и прираставших к субстрату непосредственно брюшной створкой, подробно разбирает Р. Ф. Геккер (1935) на основании изучения верхнедевонской фауны. Среди многочисленных и разнообразных экземпляров раковин с неправильной формой, в подавляющем своем большинстве вызванной стесненными условиями роста, можно, однако, выделить несколько случаев, в которых деформация раковины скорее может быть объяснена ее механическим повреждением, подобным описанным выше. Это — раковина *Spirifer schelonicus* Nal. № 2425/52, изображенная на рис. 23, стр. 201 и на табл. X, фиг. 1, 2. Форму повреждения этой раковины автор описывает следующим образом: «Левое крыло раковины удлинено и почти совершенно нормально развито, зато правое, можно сказать, почти полностью отсутствует. На брюшной створке этой половины раковины наблюдается очень глубокая широкая вдавленность, сопровождаемая довольно резкими линиями нарастания (типичная форма «шрама». — Т. С.); кроме того, вблизи от края ареа имеются глубокая поперечная морщина и бородавкообразный вырост раковины». Данное описание так же, как и изображение поврежденной раковины, очень близко напоминают повреждения описанных нами продуктид, отнесенные выше к сильным повреждениям четвертого типа.

Подобного же типа повреждение раковины, но в более слабой степени, описывается на стр. 208, где на фиг. 25 «изображен крупный экземпляр брюшной створки *Sp. schelonicus* Nal.с глубокими ямками в левой половине около края ареа и соответственным недоразвитием последней».

Немного ниже автор сам высказывает предположение, что часть описанных им ненормальностей развития раковины нельзя отнести «за счет тесноты и скученности обитания». И приходит к выводу, что «быть может, подобные уродства являются результатом механических повреждений, впоследствии залеченных животным...»

Не останавливаясь на рассмотрении неправильного роста раковин, ведущего к их уродливой форме, так как этот вопрос уже достаточно подробно освещен в литературе, а наш материал по продуктидам слишком невелик, чтобы сделать какие-либо существенные дополнения, попробуем подробнее остановиться на разных типах повреждений раковины и выяснить, по возможности, их происхождение.

Несомненно, что повреждения раковины связаны с резким механическим воздействием внешней среды, и совершенно понятно поэтому, что приуроченность к брюшной створке этих механических повреждений является одним из главных аргументов Мюр-Вуд (1928, стр. 26) и Ракуца (1932, стр. 37) в пользу их предположения о расположении продуктид на грунте спинной створкой вниз. Предположим, что это действительно было так. Какие же внешние факторы могли так механически воздействовать на раковину, что ее выпуклая брюшная створка могла получить глубокую, но небольшую пробоину в области висцерального диска? Это могло быть только действие волн, которые могли перекачивать раковину или бросать ее на камни, или, наоборот, неподвижно лежавшую раковину ударять галькой. Исходя из предположения, что раковина лежала, закрепившись в грунте, как якорем, своим шлейфом, как это предполагают названные авторы, наиболее вероятным было второе. В этом

случае нам понятно, почему сохраняется от повреждений шлейф — его защищает грунт. Но совершенно непонятно, каким образом брюшная створка получает узко локализованный пролом, расположение которого не зависит от толщины и крепости створки. Как отмечалось выше, нами наблюдались шрамы в области прикрепления мускулов, т. е. в том месте, которое является наиболее прочным на всей створке. Скорее можно было бы предположить, что не выдержит удара более тонкая ее часть, расположенная над брахиальным аппаратом, а не массивная область мускульного поля. Эта часть раковины, достигающая у крупных форм значительной толщины, является чрезвычайно устойчивой при механическом воздействии на раковину; когда приходится наблюдать скопление окатанных раковин продуктид, то там обычно преобладают именно обломки мускульного поля брюшных створок, тогда как все остальные их части бывают полностью раздроблены в мелкие обломки.

Непонятным остается и сама узкая локализация травмы — если удар был настолько сильный, что мог проломить раковину в ее самом массивном месте, то она, конечно, должна была разлететься на куски в менее прочных ее участках, чего в действительности не наблюдается.

Если мы теперь предположим, что раковина лежала на брюшной створке, то здесь недоуменных вопросов будет еще больше — почему оказывалась пробитой массивная створка, лежавшая на грунте, а более хрупкий шлейф, подвергавшийся свободно влиянию всех внешних неблагоприятных факторов, оставался неповрежденным?

Повидимому, причину этих повреждений надо искать не в механическом действии волн, а в чем-то ином. Понятие внешней среды предполагает не одну только абиотическую среду, но и среду биотическую — сообщество организмов, окружающих данную форму. Если посмотреть с этой точки зрения на население каменноугольных бассейнов, то, мне кажется, можно прийти к выводу, что описанные повреждения наносили раковинам продуктид хищники. При этом, возможно, что не все повреждения нанесены одними и теми же хищниками.

Если травмы второго и третьего типа имеют характер более или менее отчетливо выраженного «укуса» и были нанесены каким-то достаточно сильным и крупным животным, обладавшим крепкими челюстями в виде острого клюва, способного прокусить крупную створку в одном месте, не раздробляя ее соседние части, то повреждения четвертого типа, повидимому, должны быть приписаны действию хищника, обладавшего плоскими зубами значительного размера, способными раздробить половину раковины на большом пространстве, а не в узко локализованной области, как хищник с острым клювообразным орудием нападения.

Не исключена возможность, что первыми были крупные головоногие типа *Orthoceras* или *Nautilus*. Как известно, современный *Nautilus* обладает крепким роговым клювом, имеющим обизвествленный острый конец на верхней челюсти и такое же мощное образование, но не имеющее заостренного конца и служащее для первого как бы наковальной — нижней челюсти (ср. табл. 2, фиг. 6). В каменноугольных морях крупные головоногие не являлись редкостью, и нет ничего невероятного в том, что они охотились за продуктидами.

Косвенными, но достаточно убедительными доказательствами в пользу высказанного предположения может служить следующее: 1) форма шрамов на брюшных створках говорит, что они нанесены острым орудием с большой силой. Эта сила, приложенная к одной точке, была в состоянии как бы пронзить створку, не разламывая ее на большой площади. 2) Соответствующие повреждения спинной створки всегда слабее и имеют

более расплывчатые очертания. Отсюда можно сделать вывод, что хищник верхней челюстью кусал брюшную створку, а нижней, служившей ему наковальной, придерживал спинную. 3) То, что повреждения приурочены к висцеральной полости, свидетельствует о том, что они нанесены именно хищником, а не механическими факторами среды. Все мягкое тело животного, служившее хищнику пищей, находилось в висцеральной полости, тогда как в шлейфе, хотя и более легко доступном для разрушения, имелись только тонкие складки мантии. 4) Понятно, почему мы наблюдаем травмы только на более крупных и массивных раковинах: если хищник с таким сильным челюстным аппаратом нападал на животное с более хрупкой раковиной, то она оказывалась раздробленной полностью, тогда как массивная раковина, даже будучи частично поврежденной, могла эффективно защитить животное. Хищник должен был его бросить, тогда как животное, подвергшееся нападению и лишь раненое, могло продолжать свое существование, «залечивать» пробитое место раковины и травмированные мягкие части тела. Серьезность нанесенного ему вреда отражалась на дальнейшем росте раковины. При этом, если повреждение было нанесено взрослой раковине и достаточно далеко от лобного края, животное его «залечивало» и, несмотря на глубокий «шрам», это не отражалось на общей форме раковины. Наиболее сильно в этом отношении реагировали раковины, поврежденные в относительно молодом возрасте — здесь даже неглубокий шрам вызывал существенное нарушение правильных очертаний раковины при ее дальнейшем росте.

Вероятно, именно это различное отношение животных разного индивидуального возраста к нанесенным им одинаковым по силе травмам и отражается на бесконечном разнообразии форм поврежденных раковин и делает невозможным достаточно резкое разграничение второго и третьего типа повреждений, установленных выше.

Не исключена возможность, что отсутствие повреждений на тонкостворчатых раковинах зависит не только от того, что они оказывались полностью раздробленными хищниками, но и может служить косвенным указанием на их несколько иной образ жизни по сравнению с формами, обладавшими более массивными раковинами. Последние, имея надежно защищающую их раковину, могли располагаться непосредственно на поверхности дна, тогда как тонкостворчатые формы были погружены в осадок более или менее глубоко и сообшались с внешней средой при помощи поднимавшегося над уровнем дна длинного шлейфа. В пользу этого предположения свидетельствует тот факт, что действительно особенно длинный шлейф является принадлежностью таких тонкостворчатых форм, как *Antiquatonia costata* (Sow.), *A. insculpta* (M.-W.) и др., а виды с более массивной раковиной и особенно часто несущие следы механических повреждений, имеют, как правило, относительно короткие шлейфы, как, например, *Dictyoclostus pinguis* или *Antiquatonia hindi*.

5) Наконец, последним аргументом в пользу того, что описанные повреждения произведены хищниками, может служить то обстоятельство, что большинство травмированных раковин было найдено в слоях, содержащих очень богатую и разнообразную фауну брахиопод, одиночных и колониальных кораллов, криноидей и т. д. Повидимому, дно теплого моря здесь изобиловало жизнью, как это наблюдается и в современных мелководных теплых морях, где наряду с неподвижными или малоподвижными моллюсками, кораллами, мшанками и т. д. живет большое количество самых разнообразных хищников, питающихся ими. Имеются указания, что распространение и богатство особыми сообществами *Mytilus* определяется не столько благоприятными физическими и химическими

условиями среды, сколько количеством хищников в данном биоценозе (Hesse, Allee, Schmidt 1937, стр. 203). Такие враги этих моллюсков, как морские звезды *Asterias* и молодь трески, ограничивают их распространение в датских фиордах, а в заливе St. Malo *Mytilus* исчез полностью с увеличением количества осьминогов.

В каменноугольных морях продуктиды во многих биоценозах играли роль, аналогичную роли пластинчатожаберных моллюсков в современных сообществах. Поэтому вполне возможно в данном случае провести между ними параллель и считать, что продуктиды сильно страдали от нападения на них различных хищников.

Придя к заключению, что продуктид «кусали» головоногие, я все же не решалась окончательно утверждать это, так как хотя раковины головоногих встречаются в нижнем карбоне в значительном количестве, но их клювы ни разу здесь встречены не были. Это обстоятельство заставляло сомневаться в том, что эти животные обладали, как и их потомки, крепкими клювами и, следовательно, могли наносить раковинам брахиопод серьезные повреждения. Однако мне удалось найти в литературе достаточно убедительный ответ на этот вопрос. Оказывается, что ни в современном океане, ни в ископаемых морях клювы головоногих не захороняются вместе с раковинами этих животных вследствие того, что клювы имеют значительный удельный вес и после смерти животного падают вместе с его мягким телом на дно, тогда как легкие раковины наполняются газом и уносятся в другие области моря. Если к этому прибавить, что клювы были сложены в основном, а может быть, и полностью, органическим роговым материалом, то не исключена возможность, что они в условиях каменноугольного бассейна разлагались, не переходя в ископаемое состояние.

Другими хищниками, которые могли питаться брахиоподами, разламывая их раковины еще сильнее, чем головоногие, были, по видимому, скаты. Их плоские, похожие на жернова зубы нередко встречаются в нашем карбоне, особенно в породах серпуховского возраста. Иллюстрацией сказанного может служить фотография зуба *Petalodus* из подмосковного среднего карбона (табл. 2, фиг. 7). Эти донные хищные рыбы, нападая на ракушку, не могли проломить ее в узко локализованном участке, как это описано выше, они должны были раздроблять ее на большом протяжении. Именно такого типа повреждения, захватывающие большую площадь раковины, и были отнесены выше к четвертому типу. Может быть, случалось иногда так, что хищник, напавший на свою жертву, был чем-нибудь спугнут и не смог съесть уже частично раздробленную им ракушку, дав этим ей возможность остаться в живых. Эти сильно раненые животные, хотя и оставались живы, но уже не могли полностью восстановить все свои жизненные функции и, в частности, приобрести свойственную их виду форму раковины. «Залечив» свои повреждения, они все же, по видимому, владели жалкое существование среди своих родичей и, вероятно, были, судя по их небольшому размеру, недолговечны.

Вероятно, в дальнейшем, при все более внимательном изучении ископаемых остатков с биологической стороны, мы все более часто будем встречаться со следами нападения на раковины хищников. Так, Роль (Roll 1935) указывает, что в южногерманском мальме часто встречаются поврежденные хищниками раковины *Haploceras* и *Oppelia*. Эти повреждения всегда располагаются по внешнему обороту раковины и представляют собой ряд приблизительно одинаковых округлых углублений, захватывающих раковину с двух сторон. Они приурочены обычно к основанию жилой камеры и никогда не захватывают воздушных камер. Это позволило

автору сделать вывод, что хищник, по всей вероятности, какое-то крупное ракообразное, нападал на животное, рана его именно там, где оно не могло ни сопротивляться, ни защищаться. Тот факт, что следы разрушений несут среди других аммонитов только *Haploceras* и *Oppelia*, объясняется автором тем, что эти животные обладали достаточно крепкими раковинами, чтобы на них могли образоваться и затем сохраниться следы укусов. Более тонкие раковины, подобные *Perisphinctes*, под влиянием такого местного воздействия, разбивались целиком. Наблюдения Роля и его выводы, чрезвычайно сходные с нашими, хотя и сделанные на совершенно другом материале, подтверждают правильность наших заключений о том, что в ископаемом состоянии мы наблюдаем только поврежденные массивных раковин, потому что более хрупкие при нападении хищников бывали сразу разломаны.

Повреждения раковины первого типа не несут на себе каких-либо характерных черт, по которым можно было бы определить, какой хищник их производил. Может быть, это были те же головоногие, которые по той или иной причине лишь слабо затронули раковины. Это могло быть, если хищник не был достаточно силен для данной, слишком крупной для него добычи, или если он не успел как следует за нее приняться — был кем-то спугнут с этого места.

Во всяком случае, для нас ясно, что и слабые повреждения нанесены, как и описанные выше, какими-то хищниками, не сумевшими поживиться схваченными продуктами и лишь ранившими их.

Наконец, повреждения шлейфа следует рассматривать иначе — по-видимому, они являются единственными, которые вызваны внешними факторами абиотического происхождения. Возможно, здесь играло роль движение воды, переносившей осадок, травмировавшее нежные края раковин, торчавших из осадка и наполнину засыпанных им.

Таким образом, по характеру повреждений раковины продуктов можно разделить схематично на две большие группы: 1) животные, обладавшие раковиной значительной толщины, несущей следы повреждений в области висцерального диска, вызванные нападением хищников, и 2) животные с тонкой раковиной, снабженной обычно длинным шлейфом, на котором и сосредоточены следы механических повреждений, вызванные абиотическими факторами среды.

По-видимому, животные первого типа лежали на поверхности дна моря или были лишь слегка погружены в осадок и потому легко делались добычей хищников. Именно в борьбе за существование против них и выработался благодаря естественному отбору защитный признак — значительная толщина створок.

Животные второго типа защищались от хищников, погружаясь более глубоко в ил и выставляя из него только концы своего длинного шлейфа. Раковины, лишенные шлейфа, типа *Echinoconchus*, возможно, имели в качестве средства защиты густой покров из длинных игл, покрывавших равномерно обе створки. Конечно, и тонкораковинные животные служили добычей хищников, но у нас нет материала, чтобы об этом судить более подробно, так как тонкие раковинки, по-видимому, раздроблялись хищником целиком и животное погибало.

Обычно принято объяснять толщину створок раковины брахиопод их условиями существования в более мелководной или, наоборот, в более глубоководной области моря со слабыми движениями воды. Считается, что к мелководью с усиленной гидродинамической деятельностью приурочены толстостворчатые продуктыды, а к более тиховодным областям — тонкостворчатые.

Однако очень часто приходится наблюдать совместное нахождение толстостворчатых и тонкостворчатых форм, причем как те, так и другие не несут на себе каких-либо следов далекого переноса — раковины имеют обе створки с хорошо сохранившимися длинными иглами и тонкими деталями наружной скульптуры. В качестве примера такого смешанного танатоценоза, сложенного остатками раковин прекрасной сохранности, можно привести состав одного гнезда фауны в чистом светлосером криноидном известняке стешевского возраста с р. Беспуты близ д. Харинские Выселки. Перечисленный состав видов не исчерпывает собой состава всего большого гнезда фауны в этом месте, а только его часть, привезенную для камеральной работы и отпрепарованную: *Gigantella latissima* (Sow.) var. *giganteiformis* Sar. — 6 экз. и много обломков, *Dictyoclostus pinguis* M.-W. var. *munda* Sar. — 10 экз., *D. pugilis* (Phill.) var. *serpuchovensis* Sar. — 8 экз. Все эти виды имеют относительно крупные размеры и довольно массивные раковины. Именно у представителей этих видов *Dictyoclostus* особенно часто встречаются повреждения висцеральной части раковины, нанесенные хищниками. Здесь же встречены мелкие, но довольно массивные раковинки *Eomarginifera longispina* (Sow.) — 1 экз. и *E. praecursor* M.-W. — 1 экз., а также очень тонкостворчатые *Buxtonia scabricula* (Mart.) — 2 экз., *Avonia youngiana* (Dav.) — 5 экз. и *Productus* sp. (из группы *Pr. redesdalensis* M.-W.) — 3 экз. Последний вид обладает длинным шлейфом. Кроме того, здесь же значительное число *Spirifer Streptorhynchus*, *Athyris*, *Lithostrotion*, мшанки и пр.

Если представить себе, что толщина створок могла быть приспособлением не только против механического воздействия волн, но и против нападения хищников, то такое совместное нахождение раковин разного размера с разной толщиной створок становится более понятным.

ЛИТЕРАТУРА

- Б а ш м а к о в а Н. 1935. Травматические явления у московских хористит. Изв. Моск. геол. тр., 3, в. 3—4, стр. 30—34.
- Б о р и с я к А. А. 1946. Проблема филогенеза в палеонтологии. Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., № 6, стр. 595—613.
- 1947. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. Акад. Наук СССР, стр. 1—78.
- Г е к к е р Р. Ф. 1935. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного поля. Тр. Палеозоол. инст. Акад. Наук СССР, 4, стр. 159—280.
- И в а л о в А. П. 1925. К систематике и биологии р. *Spirifer* и о некоторых брахиоподах Си и СД Московской губ. Булл. Моск. общ. испыт. прир., Отд. геол., 3, № 1—2, стр. 105—122.
- И в а л о в А. П. и И в а н о в а Е. А. 1937. Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковского бассейна (*Neospirifer*, *Choristites*). Тр. Палеозоол. инст. Акад. Наук СССР, 6, в. 2, стр. 1—213.
- С а р ы ч е в а Т. Г. 1937. Нижнекаменноугольные продуктиды Подмосковского бассейна (рр. *Striatifera*, *Linoproductus*, *Canocrinella*). Тр. Палеонт. инст. Акад. Наук СССР, 6, в. 1, стр. 1—123.
- Я к о в л е в Н. Н. 1908. Прикрепление брахиопод, как основа видов и родов. Тр. Геол. Ком., нов. сер., в. 48.
- H e s s e R., A l l e e W. and S c h m i d t R. 1937. Ecological animal geography. New-York.
- M u i r-W o o d H. 1928. The British Carboniferous Producti. II. *Productus* (sensu stricto), *semireticulatus* and *longispinus* groups. Mem. Geol. Surv. Great Britain. Palaeont., 3, pt. 1, p. 1—217.
- R a k u s z G. 1932. Die oberkarbonischen Fossilien von Dobsina (Dolžina) und Nagyvisnyo. Geologica Hungar., ser. Palaeont., fasc. 8.
- R o l l A. 1935. Über Frassspuren an Ammonitenschalen. Zentralbl. Min., Geol. Palaeont. Abt. B, p. 120—124.

T i l l A. 1909. Die fossilen Cephalopodengebisse. Jahrb. K. K. Geol. Reichsanst., 63, H. 4, p. 573—608.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ*

Т а б л и ц а 1

Фиг. 1. *Dictyoclostus pinguis* M.-W. var. *munda* Sar. Р. Протва, г. Малоярославец, C_1^{pr} , 145/2934 (Д. Н. Утехин). *a* — брюшная створка, общий вид; *b* — то же, со стороны смычного края. В висцеральной части створки видно слабое повреждение.

Фиг. 2. То же. Р. Беспуга, д. Харино, C_1^{st} , 198/1080 (Т. Г. Сарычева). *a* — брюшная створка с сильным прижизненным повреждением большой площади, с правой стороны; *b* — то же, вид с левой, неповрежденной стороны раковины; *c* — спинная створка, соответственно поврежденная.

Фиг. 3. То же. Р. Ока, с. Глазечня, C_1^{st} , 148/2934 (А. П. Иванов). *a* — брюшная створка с резким локализованным прижизненным повреждением; *b* — то же, с внутренней стороны, виден глубокий шрам в центре мускульного поля.

Т а б л и ц а 2

Фиг. 1. *Antiquatonia hindi* (M.-W.). Р. Ока, с. Лужки, C_1^{st} , 198/1009 (Т. Г. Сарычева). *a* — брюшная створка с ненормально глубоким синусом, вызванным прижизненным повреждением в висцеральной части; *b* — то же, вид со стороны смычного края; *c* — спинная створка со следами соответствующего повреждения.

Фиг. 2. То же. Р. Ока, с. Лужки, C_1^{st} , 148/2468 (А. П. Иванов). *a* — брюшная створка асимметричной формы благодаря прижизненному повреждению в висцеральной части; *b* — то же, вид со стороны смычного края.

Фиг. 3. То же. Р. Ока, с. Лужки, C_1^{st} , 198/1028 (Т. Г. Сарычева). Брюшная створка с резким узко локализованным прижизненным повреждением.

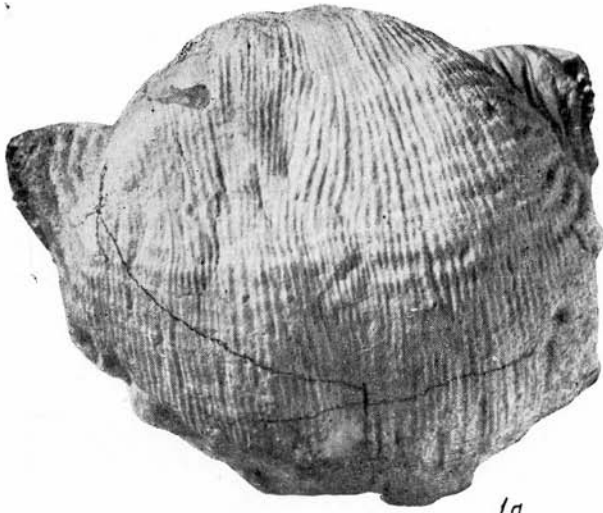
Фиг. 4. То же. Р. Ока, с. Лужки, C_1^{st} , 198/1072 (Т. Г. Сарычева). Брюшная створка с сильным прижизненным повреждением, захватывающим большую площадь.

Фиг. 5. То же. Р. Ока, с. Лужки, C_1^{st} , 198/1042 (Т. Г. Сарычева). Брюшная створка с резким, узко локализованным прижизненным повреждением.

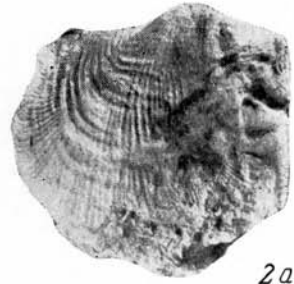
Фиг. 6. *Hadrocheilus kossmati* Till. Крым, Биассала, C_2^{apt} (А. А. Эрлангер). *a* — вид клюва снизу, *b* — сверху, $\times 2$.

Фиг. 7. *Petalodus* sp. Сев. Двина, д. Нижн. Орлецы, C_2^{m} (И. В. Хворова). Общий вид зуба.

* Все фотографии, за исключением отмеченных особо, даются в натуральную величину.



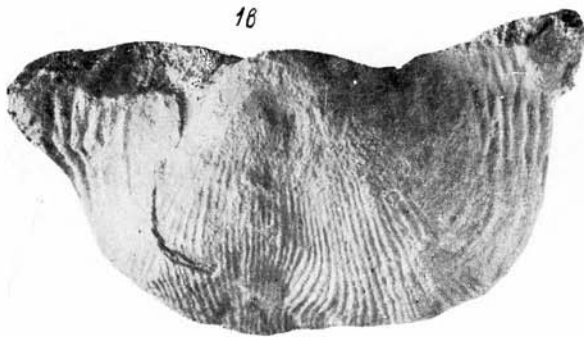
1a



2a



2b



1b



2c



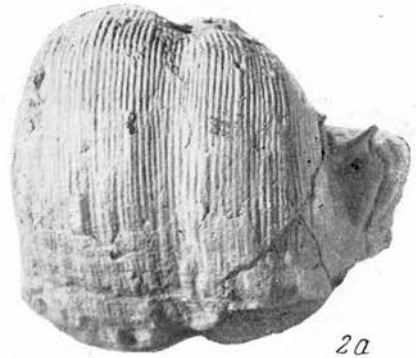
3b



3a



1a



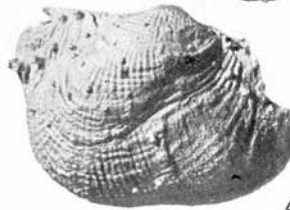
2a



1b



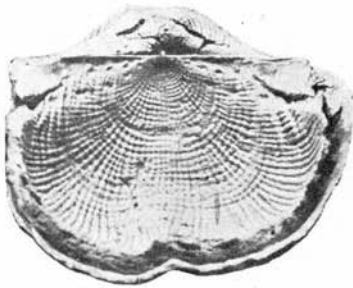
2b



4



6a



1c



5



3



7



6b

М. В. ШУЛЬГА-НЕСТЕРЕНКО

**ОПЫТ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА МШАНОК
СЕМЕЙСТВА FENESTELLIDAE**

ВВЕДЕНИЕ

А. А. Борисяк (1947, стр. 22), говоря о построении родословных деревьев, пишет: «Дальнейший путь развития палеонтологии должен вести к еще большей детализации, которая должна выразиться в восстановлении истории отдельных элементов ветви, именно видов». Нельзя не согласиться, что эта задача выдвинута как нельзя более своевременно. Накопляющийся с каждым годом фактический материал по многим группам ископаемых организмов настоятельно требует детального исследования ископаемых объектов, которое позволит вскрыть историю их развития. Совершенно необходимо выявить родственные отношения между видами, т. е. осветить их филогению. Изучение филогении — одна из существенных задач палеонтолога еще и потому, что без решения этой задачи нельзя подойти к построению естественной филогенетической систематики, без чего невозможно (или изобилует ошибками) освоение растущего фактического материала. Решение этой задачи позволит понять закономерности развития отдельных ветвей и вместе с тем стратиграфическое значение видов, слагающих эти ветви.

В аспекте филогенетического анализа видов мне пришлось вести последнее время работу по мшанкам сем. Fenestellidae. Первый же опыт анализа родственных отношений довольно большого числа видов дал результаты, заслуживающие внимания.

Еще во время изучения обширных коллекций мшанок, преимущественно нижней перми, удалось подметить несомненные родственные взаимоотношения между многими формами. Это помогло их систематизации и привело к попытке создания естественных групп. Задолго до начала более планомерных филогенетических исследований было обнаружено, что в пределах некоторых групп нижнепермских мшанок, объединенных одинаковой формой ячеек, хорошо вырисовываются группы форм с одинаковым характером сетки и одинаковой микроструктурой скелетных тканей. В связи с этим сама собою напрашивалась идея объединения соответственных родственных форм. Однако выделение реальных филогенетических рядов стало возможно лишь после того, как удалось изучить более древние карбоновые формы, среди которых обнаружили предки пермских видов.

Материалом для такой работы послужили обширные коллекции мшанок Подмосковского бассейна, собранные А. П. Ивановым и Е. А. Ивановой и переданные последней Палеонтологическому институту. К этим коллекциям были присоединены также сборы Т. А. Добролюбовой,

Т. Г. Сарычевой, А. Н. Сокольской, Р. Ф. Геккера и др. в пределах Подмосковной котловины, а также коллекции мшанок Воронежского карбона, среди которых оказалось много форм, тождественных или родственных подмосковным.

Первоначально намеченная описательная монография, в которую предполагалось включить все мшанки среднего и верхнего карбона, по инициативе А. А. Борисяка была заменена филогенетическим исследованием семейства *Fenestellidae* почти из всего карбона — от верхов турне до омфалотрохового горизонта. Обнаружив в этом материале формы, явно родственные известным мне пермским видам, я получила возможность изучить корни тех филогенетических ветвей, конечные разветвления которых наметились среди пермских мшанок.

Касаться стратиграфического распределения изученных мшанок я не буду, потому что достаточно подробно этот вопрос разобран в специальной статье (1942). Там даны сводные таблицы распространения по горизонтам мшанок не только сем. *Fenestellidae*, но и других семейств и отрядов. Там же, на основании работ Е. А. Ивановой (1947) и М. С. Шведова (1938), даются краткие сведения о литологии и фациальной характеристике толщ, в которых встречены мшанки.

Не буду также касаться истории вопроса, особенно потому, что не существует работ по изучению филогенезов мшанок, которые были бы построены на достаточно прочной основе микроскопического метода исследования. Имеющиеся попытки установления родства между видами *Fenestellidae*, в целях выделения новых видов и вариеетов, носят случайный характер, а в худшем случае опираются на заведомо ложные предположения искусственных группировок мшанок. Упомяну лишь о работе В. П. Нехорошева (1926), основанной на замечательном в своем роде материале, собранном послойно в сравнительно небольшой толще тарханской свиты (D — C) Рудного Алтая. Изученные отсюда представители рода *Reteporina* дают изменения некоторых элементов сеток при переходе из слоя в слой, выражающиеся в появлении новых модификаций одного вида. Несмотря на то, что Нехорошев вел исследование мшанок микроскопическим методом, все же изучение форм было им проведено, согласно тогдашнему уровню методики, без детального изучения микроструктуры скелетных тканей, эволюция которой очень важна при филогенетическом анализе. Тем не менее фактический материал, исследованный Нехорошевым, достаточно иллюстрирует некоторые закономерности процесса развития форм, причем неизменным постоянным признаком оказался размер ячеек, а ведущим — возрастание длины петель.

В моем распоряжении был достаточно обильный материал, не мало видов представлено многими десятками экземпляров прекрасной сохранности, происходящими в ряде случаев из последовательных горизонтов карбона. Эволюция многих ветвей прослежена на протяжении длительного отрезка времени. В течение этого времени сменялся режим морского бассейна, менялись условия среды и адаптивно изменялось строение мшанок. Так как конечные разветвления многих ветвей, начало которых обнаружено в осадках платформы, прослеживаются затем в отложениях нижней перми геосинклинального Уральского бассейна, — можно думать, что в основном направление эволюции диктовалось необходимостью приспособления к существованию в условиях более быстрых движений воды в бассейнах, где отлагались более грубые осадки — или в прибрежной, или в рифовой полосе (Борисяк 1946, стр. 610).

Филогенезы видов рода *Fenestella* и частично *Polypora* прослежены, начиная с чернышинского и до гжельского горизонта. Во всех возможных

случаях позднейшие разветвления филогенетических ветвей прослежены также от швагеринового горизонта до усинской толщи кунгура. Мшанки 21 горизонта нижнего, среднего и верхнего карбона и нижней перми проанализированы филогенетически, и графические изображения филогенезов документально подтверждены на огромном материале.

За отсутствием соответственного девонского материала неясно еще взаимоотношение выявленных отрезков филогенетических ветвей в более глубоких горизонтах, но это состояние временное. Отсутствие более высоких горизонтов верхнего карбона в Подмосковной котловине и редкое нахождение мшанок в среднем и верхнем карбоне Урала являются известным пробелом в наших представлениях об эволюции *Fenestellidae* в соответственное время. Однако, несмотря на этот пробел, многие мшанки нижней перми Урала морфологически настолько бесспорно близки карбоновым мшанкам платформы, что и родственные связи их и свободная миграция видов в бассейнах платформы и геосинклинали — несомненны.

МЕТОДИКА РАБОТЫ

Процесс работы естественно сложился из двух основных этапов: сначала шло детальное описание всех имевшихся видов, накопление фактического материала; вторым этапом шел филогенетический анализ этих видов, сопоставление, возможно более детальное, всех признаков, которое показывало изменение их во времени. Постепенно обрисовывавшиеся родственные группировки позволили в конце концов наметить предположительные филогенетические построения, а последние отчетливо намечали, в ряде случаев, необходимость еще более детальной проверки и сопоставления признаков у видов уже с точки зрения преемственности этих видов в филогенезе. Даже приближенная генетическая схема уже давала возможность провести оценку систематического значения признаков, отметала одни из них, первоначально казавшиеся важными, или же, наоборот, указывала на другие, до того недостаточно отмеченные. Все большее углубление детальности анализа показывало возможные ошибки филогенетических построений, а лучшей проверкой намеченных схем явились удачные находки недостающих звеньев, что имело место несколько раз в последующие годы.

При построении любой филогенетической схемы, все равно, идет ли речь о большом родословном стволе, или о мелких разветвлениях и рядах форм, мы не можем избавиться от наличия известной доли гипотетических соображений. Мы неизбежно сталкиваемся с неполнотой палеонтологической летописи. Но лучше попытаться наметить рисующиеся, на основании большого материала, родственные связи, чем оставлять этот постоянно накапливающийся материал в том беспорядочном и трудно усвояемом состоянии, в каком он будет находиться при чрезмерной осторожности.

В этом смысле большой поддержкой при проведении работы явились взгляды А. А. Борисяка, который считает, что для выяснения филогенетических отношений не нужно иметь обязательно все непосредственно происшедшие одна от другой формы, что «филогенетические отношения намечают положение данной формы в родословном древе безотносительно, имеются ли ближайшие предшествующая и последующая формы, или нет» (1947, стр. 43).

Опыт работы показал, что особенно важно для исследователя умение уловить те реальные координаты, которые определяют филогенез форм.

Важно понять признаки постоянные, унаследованные от древних предков, объединяющие всех представителей данной группировки, независимо от их стратиграфического положения, и признаки ведущие, изменяющиеся в филогенезе, часто едва уловимо от формы к форме, и определяющие направление развития каждой группы. Добавляю, что признаки, постоянные для одной из ветвей, могут быть ведущими для другой ветви, и наоборот.

Из 95 видов подмосковых фенестеллид как новых, так и ранее описанных, 76 видов относятся к роду *Fenestella*, 5 — к роду *Archimedes*, 1 принадлежит к роду *Lyrocladia* и 16 — *Polypora*.

Филогенетический анализ всех этих видов выявил среди *Fenestella* 8 явственных филогенетических ветвей разной степени протяженности во времени и несколько отчетливых родственных группировок.

Представители рода *Fenestella* вообще составляют приблизительно 80 % всего материала по Fenestellidae. Причиной этого является их действительное преобладание, несмотря на то, что, казалось бы, их хрупкие сетки должны были хуже сохраняться, чем более прочные сетки *Polypora* или *Archimedes*. Математически правильная форма оснований ячеек, незначительная индивидуальная изменчивость, хорошо выдержанное единообразие строения молодых и старых частей колоний, — все это делает представителей *Fenestella* особенно удобными для исследования ископаемыми, позволяя улавливать самые мелкие изменения в деталях скелета и его микроструктуры, позволяя разбираться в видовых отличиях сравнительно безошибочно.

Генетические взаимоотношения удалось выяснить для большого числа видов *Fenestella*, и лишь немногие отошли в группу с невыясненным положением. Филогенетический анализ выявил большое разнообразие путей эволюции и замечательную пластичность признаков в филогенезе.

НЕКОТОРЫЕ ПРИМЕРЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВЕТВЕЙ

Табл. I

В настоящей краткой статье нет возможности дать описание развития всех филогенетических группировок *Fenestella* и других родов, но на некоторых примерах этого развития необходимо остановиться прежде, чем перейти к изложению общих выводов.

Одной из наиболее богатых видами группировок является филогенетическая группа *Fenestella tschechurensis* Sch.-Nest., распадающаяся на несколько ветвей, развивающихся в разных направлениях на протяжении времени от нижнего карбона до перми. Представители этой группы объединяются общим происхождением от единой предковой формы — *F. tschechurensis* Sch.-Nest. (табл. 1, фиг. 5) из тульского горизонта нижнего карбона. Этот вид дает начало нескольким расходящимся ветвям, из которых наиболее замечательны две. Одна, путем изменения формы ячеек от овальной до неправильно 4—5-угольной, развития на киле однорядных крупных и мелких бугорков и специализации микроструктуры в направлении развития особых звездчатых бугорков (табл. 1, фиг. 8) приводит к *F. foraminosa* Eichw. и родственным ей видам (табл. 1, фиг. 1). Вплоть до кунгурского времени прослеживается развитие этой ветви, причем, одновременно с указанными изменениями строения колоний и микроструктуры скелетных тканей, идет увеличение индивидов и самих колоний. Вся сетка, петли, прутья и ячейки достигают, в конце концов, вдвое большей величины у *F. grandissima* Sch.-Nest. (табл. 1, фиг. 7) из усинской толщи Печоры (синхроничной кунгуре), по сравнению с

размерами одной из предковых форм — *F. praeforminosa* Sch.-Nest. (табл. 1, фиг. 3) из стешевской толщи серпуховской свиты Подмосковья.

У другой ветви, отошедшей, повидимому, от той же *F. tschechurensis*, развитие большинства основных признаков идет иным путем. Конечные представители этой ветви, *F. virgosa* Eichw. и близкие ей формы, не переходят границ артинского яруса и не достигают столь крупных размеров, как представители ветви *F. foraminosa*. На протяжении всего развития виргозовых форм неизменными остаются архаичная, овальная форма ячеек, характер колоний и микроструктура скелетных тканей, состоящая из очень частыми мелкими капиллярами и редко рассеянными капиллярами средних размеров. Ведущим признаком в филогенезе оказывается строение кия, вернее, связанных с ним чередующихся килевых бугорков (табл. 2, фиг. 1). Так же, как в первом случае, уже в серпуховское время обнаруживаются формы, дальнейшее развитие которых может привести к трем типам строения кия: 1) с двухрядными, чередующимися килевыми бугорками, 2) с редко сидящими однорядными бугорками, переходящими в удлиненные килевые выросты, и 3) с гладким килем, лишены как бугорков, так и выростов. Представители всех трех типов — *F. virgosa minus* Sch.-Nest., *F. virgosa sparsituberculata* Sch.-Nest. и *F. virgosa atuberculata* Sch.-Nest. — существуют почти одновременно в начале нижней перми.

Обе ветви, *F. foraminosa* и *F. virgosa*, не только дают хороший пример дивергенции видов, но также иллюстрируют неполноту палеонтологической летописи. До настоящего времени не удалось заполнить пробел, имеющийся на протяжении среднего карбона; виды промежуточные, которые должны были бы соединить формы нижнего карбона с формами верхнего, еще не найдены.

Остановлюсь еще на двух ветвях, *F. veneris* Fischer с 5-угольными ячейками и *F. donatica* Lebed. с треугольными, развитие которых протекает преимущественно в нижнем и среднем карбоне.

Можно думать, что для одной из этих ветвей, *F. veneris*, прародительской формой является североамериканская *F. tenax* Ullr., распространенная всюду в турне Средней Азии и Сев. Америки.

После большого пробела вследствие, вероятно, неполноты находок, мы встречаемся в протвинском горизонте с ее потомком, очень близкой, но все же заметно видоизменившейся формой — *F. schwetzovi* Sch.-Nest. (табл. 3, фиг. 6), от которой в средний и верхний карбон отходят дивергирующие веточки, развивающиеся в разных направлениях. Все виды данной ветви, кроме ряда общих мелких признаков, объединяются более или менее одинаковым характером мелкопетливой (особенно у более древних) сетки с пятиугольными мелкими ячейками. Так, например, у *F. schwetzovi* на 10 мм приходится 28—29 прутьев и 26—28 петель, при 26—28 ячейках на 5 мм.

У наиболее крупнопетливой *F. veneris* (табл. 3, фиг. 5) на те же величины приходится 20—24 прута, 13—15 петель и 21—22 ячейки. Основным, ведущим признаком в филогенезе данной ветви является развитие в разных направлениях микроструктуры скелетных тканей и появление (табл. 3, фиг. 4—7) особых вздутых, а потом бугров и выростов в местах соприкосновения прутьев и перекладин. *F. schwetzovi* обладает хорошо выраженной микроструктурой из обильных мелких капилляров и капилляров средней величины. У представителей главной ветви происходит постепенное измельчение капилляров от *F. kaschirensis* Sch.-Nest. (табл. 3, фиг. 7) к *F. podolskyensis* Sch.-Nest. и к верхнекаменноугольной *F. veneris*. У последней капилляры сливаются в сплошную, слабо волокнистую ткань.

Изменение признаков в филогенезе у представителей основной ветви *Fenestella tenax*—*F. veneris*

Название вида	Число ячеек				Ширина		Длина	Ширина	Диаметр устья	Форма ячеек	Капилляры	Примечание	Возраст	Местонахождение
	прутьев	петель	на 5 мм	на петле	прута	перекладыны								
							на 10 мм							
<i>F. veneris</i> . . .	20—24	13—16	21—22	3	0.20— 0.27	0.17— 0.20	0.40— 0.55	0.17— 0.25	0.06— 0.08	5-уг.	Очень мелкие сливаются в волочк. ткань	Кили и гребни непл. стор.	C ₀ * касимов. гориз.	Подмосковье, Донбасс, Урал
<i>F. podolskyensis</i>	24—25	16—17	22	3	0.22— 0.25	0.12— 0.15	0.40— 0.48	0.15— 0.20	0.06	То же	То же	То же	C ₂ ³ подол. гориз.	Подмосковье
<i>F. kaschirensis</i> .	28—29	22—26	24	2—3	0.17— 0.20	0.10— 0.15	0.20— 0.35	0.12— 0.15	То же	То же	Мелкие частые		C ₂ ² кашир. гориз.	То же
<i>F. schwetzerovi</i> . .	28—29	26—28	26—27	2	0.15— 0.20	0.05— 0.08	0.25— 0.30	0.15— 0.25	То же	То же	Мелкие и средней величины		C ₁ ^{Dt} протвинск. гориз.	То же
<i>F. tenax</i>	28—30	28—30	28—29	3	0.18— 0.13	0.08— 0.09	0.30—	0.12	0.08	То же	?	Килев. переклад. и бугор. в соединен. прутьев и перекл.	C ₁	Сев. Америка и Ср. Азия

У представителей второй веточки, отчлняющейся от *F. schwetzerovi*, сохраняется предковая микроструктура и лишь немного увеличиваются петли и ячейки. Это — *F. bifurcata* Fischer, постоянная примитивная форма, проходящая каширский, подольский и мячковский горизонты и только в касимовском заменяющаяся очень близкой к ней формой *F. medvedkensis* Sch.-Nest. Наконец, у представителей третьей веточки — *F. constans* Sch.-Nest., уже в каширское время наблюдается увеличение ячеек до той же величины, что у *F. veneris*, но при более мелкой сетке. Кроме того, сильно увеличивается капилляры, имевшие среднюю величину у предкового вида (до 25 μ в диаметре вместо 7 μ), и в местах соединения прутьев с перекладинками разрастаются крупные бугры с длинными выростами (табл. 3, фиг. 4). Эта форма, сохраняя все свои специфические признаки, проходит без изменения все 4 горизонта от каширского до касимовского включительно. Приспособительное значение выростов для укрепления в субстрате колоний *F. constans* совершенно очевидно (табл. 2, фиг. 5), и развитие этого вида, протекавшее, надо думать, по крайней мере в течение верейского времени, может быть связано с сильными течениями.

F. constans принадлежит к тому типу постоянных специализированных форм, которые способны сохранять без изменения свою своеобразную организацию длительное время даже и при несколько изменяющихся фациальных условиях. Подобные же формы встречаются и во многих других ветвях, иногда и другого рода.

В мшанковой фауне Донецкого бассейна мы находим в среднем и верхнем карбоне по существу сходный с Подмосковьем родовой комплекс. Более детальное изучение описанного другими авторами материала в свете генетического анализа, возможно, показало бы значительную общность и видового состава.

Изучение мшанок шляховской свиты подтвердило принятую синхронизацию осадков этой свиты с низами верхнего карбона Подмосковья. То же можно отметить и для среднего карбона Подмосковья и Дон-Медведицкого поднятия.

Тем более интересна после этих замечаний история группы мшанок *F. donatica* (Lebed.), распространенных всюду на территории Союза в отложениях C_1 и C_2 . Развитие выделенных А. И. Никифоровой (1933) подвидов — *minor*, *media* и *major* — хорошо прослеживается, начиная с нижнего визе Подмосковья. Признаком постоянным в филогенезе этой группы (табл. 3, фиг. 1—3) является характер легкой сетки с тонкими прутьями, с особенно тонкими перекладинами и мелкими треугольными ячейками. Признаком ведущим является увеличение, особенно удлинение, петель сетки и некоторое усложнение микроструктуры. Родоначальная форма *F. donatica minor* Nikif. (табл. 3, фиг. 3) от алексинского времени в Подмосковье проходит без изменения до стешевского времени включительно. В михайловское или веневское время от *F. donatica minor* отщепляются *F. donatica media* Nikif. и *F. donatica major* Nikif. (табл. 3, фиг. 2), с тем же распространением. История группы для Подмосковья на этом и заканчивается, так как в его среднем карбоне *F. donatica* неизвестна. Возможно, что начавшееся в намюре изменение режима моря, неблагоприятное для существования хрупких сеток *F. donatica*, вызвало их вымирание в Подмосковном бассейне. Возможно также, что отсюда они мигрировали в морские бассейны территории Донбасса, где группа *F. donatica* развита и в C_1 , и в C_2 , и откуда обратно в Подмосковье уже только к верхнему карбону возвращается их возможный потомок *F. donatica gjelensis* Sch.-Nest. (табл. 3, фиг. 1). В Средней Азии *F. donatica major*

Изменение признаков в филогенезе ветви *Fenestella donalca minor* — *F. donalca gjelensis*

Название вида	Число		Ячеек		Ширина		Длина	Ширина	Диам. устья	Форма ячеек	Капилляры	Примечание	Возраст	Местонахождение
	прутьев	петель	на 5 мм	на петле	прута	перекладыны								
							на 10 мм							
<i>F. donalca gjelensis</i>	16	8—9	18	4	0.20—0.25	0.12—0.23	0.75—1.15	0.35—0.45	0.06	Округ., трапецеидные	Крупные частые		C ₃ ¹ гжелск. гориз.	Подмосковье
<i>F. donalca major</i>	15—16	9—10	17—18	4—5	0.25	0.10—0.15	0.80—1.0	0.35—0.50	0.09	Треуг. и трапецеидные	Мелкие частые и крупные		C ₁ ^{tl} , C ₁ ^{pn} , C ₁ st	Подмосковье
													C ₂	Прибалхашье
													C ₁ ² — C ₂	Донбасс
<i>F. donalca media</i>	17—19	14—15	18—20	3—4	0.15—0.20	0.05—0.08	0.55—0.65	0.28—0.50	0.08	Округ., трапецеидные	Мелкие и крупные	На пенч. повер. бугорки	C ₁ ^{tl} и C ₁ st	Подмосковье
													C ₁ ² и C ₂	Донбасс
<i>F. donalca minor</i>	18—22	18—20	18—20	2	0.12—0.16	0.03—0.10	0.38—0.50	0.25—0.40	0.06—0.08	То же	Мелкие не частые	То же	C ₁ ^{tl} , C ₁ ^{al} , C ₁ st	Подмосковье
													C ₁ ²	Прибалхашье
													C ₁ ² и C ₂	Донбасс

известна в C_1 Казахстана и Туркестана, а в C_2 Прибалхашья найдена, кроме того, *F. donaiica minor* и другие родственные формы.

Недавно *F. donaiica minor* и *F. donaiica major* обнаружены в C_1 — C_2 Ирана совместно с некоторыми другими подмосковными нижнекаменноугольными формами, но принадлежащими другим ветвям, как, например, *F. praeforaminosa*.

Среди обильных каменноугольных представителей *Archimedes* (табл. 5, фиг. 1—5) пока не удалось уловить отчетливых филогенетических группировок, так же как не удается еще установить их родственные связи с пермскими *Archimedes*. Пока можно лишь констатировать, что в среднем карбоне Подмосковья преобладают виды с 4-угольной формой оснований ячеек, более архаичной, чем 5-угольная и треугольная форма более поздних представителей. У среднекарбонных видов замечаются особенно крупные и толстые спиральные стержни, как, например, у *A. bolkhovitinovae* Sch.-Nest., значительно более крупные, чем у нижнекарбонных *Archimedes* Сев. Америки. Трудность выяснения филогенетических отношений *Archimedes* вызвана также тем, что в нашем нижнем карбоне представители этого оригинального рода пока еще не найдены.

В верхнем карбоне отщепляется от главного ствела *Fenestella* последний, самый поздний род фенестеллид — *Lyrocladia*, выделенная (Шульга-Нестеренко 1930) первоначально в артинских осадках Печоры.

Оригинальная лирообразная зоария с фенестелловой сеткой, укрепленной в более толстых основных прутьях, найденная в Подмосковьи, в известняках гжелского горизонта, обнаруживает самые начальные черты лирокладиевого типа. Тем не менее, внутреннее строение этой новой формы, *L. subangusticlada* Sch.-Nest., показывает настолько близкое родство с *L. angusticlada* Sch.-Nest. из нижней перми Башкирии, что их принадлежность к единой филогенетической ветви не вызывает никаких сомнений.

Дальнейшее развитие рода протекает на восточной окраине бассейна от Тимана на севере до Башкирии на юге. Представители рода *Lyrocladia* (Шульга-Нестеренко 1941) отличаются однообразной микроструктурой и определенным консерватизмом в строении ячеек, сохраняющих постоянную четырехугольную форму оснований у всех многочисленных видов от верхнего карбона до нижней перми включительно. Ведущими признаками в филогенезе рода оказываются строение кили, устьев и характер колоний. У одной ветви легкие, прозрачные сетки с тонкими прутьями и перекладинами, у другой — массивные, плотные сетки с толстыми прутьями и перекладинами. Распространение рода, повидимому, ограничено Европейской частью Союза, и выше артинского яруса он не поднимается.

В отношении рода *Polypora* удалось выяснить родственные связи для большого числа подмосковных видов и увязать много карбонных форм с нижнепермскими, но часть видов, как и у *Fenestella*, остались неясными. В развитии ветвей *Polypora* обнаружилось те же закономерности, что и у *Fenestella*, как показывает, например, развитие двух особенно интересных ветвей.

От верхов нижнего карбона до нижней перми протягивается разнообразно развивающаяся ветвь *P. cesteriensis* — *P. ornamentata*. Представители этой ветви имеют большей частью массивные, крупнопетлистые сетки с широкими прутьями и перекладинами и относительно узкими просветами петель. Ведущими признаками в филогенезе оказываются: увеличение крупности петель, размера ячеек, числа их рялов на пруте и усложнение микроструктуры скелетных тканей. Немного меняется

Изменение признаков в филогенезе главного ствола ветви *Potypora cesteriensis* — *P. ornamentata*

Название вида	Число ячеек				Ширина		Длина	Шир-на	Диам. устьев	Формы ячеек	Капилляры	Примечание	Возраст	Местонахождение
	прутьев	петель	на 5 мм	в ряду	прута	перекладины	петли							
							на 10 мм							
<i>P. supraornamentata</i>	3—5	2—8	10—11	7—9	1.55 и больше	0.90—1.10	3.10—4.20	1.10—1.55	0.11—0.14	Ромб.	Средней величины частые	Обильн. звездч. бугорки на яч. поверх. розетки	P_1^1 стерлита-макский горизонт	Башкирия
<i>P. ornamentata</i>	3—4	1 $\frac{1}{4}$ —2	11—12	8	1.75	0.80—0.87	3.40—5.25	0.85—1.05	0.09—0.11	То же	Мелкие частые	То же	P_1^1 тастубский	То же
<i>P. subornamentata</i> var. <i>baschkirica</i>	4—6	2—3	11—12	7	0.95—1.40	0.85—1.30	3.25—4.50	0.80—1.10	0.09—0.11	Непр. ромб. и 6-уг.	Мелкие и средние частые	То же	C_3^2 швагеряно-вый	То же
<i>P. subornamentata</i>	4—5	2—3	12—13	5—7	0.80—1.05	0.40—0.60	3.0—4.0	0.80—1.50	0.11	Ромб.	Мелкие, очень частые	То же	C_3^1 гжельский	Подмосковье, Дон-Медвед. поднятие
<i>P. medvedkensis</i>	5—7	3—4	13—14	4—6	0.60—0.80	0.30—0.50	2.0—2.90	0.40—0.90	0.08—0.10	Ромб. реже 6-уг.	То же	То же	C_3^0 касимов-ский	Подмосковье, Дон-Медвед. поднятие, Урал

Название вида	Число ячеек				Ширина		Длина	Ширина	Диам. устьев	Формы ячеек	Капилляры	Примечание	Возраст	Местонахождение
	прутьев	петель	на 5 мм	в ряду	прута	переклады								
							на 10 мм							
<i>P. praecornamentata</i> var. <i>intermedia</i>	6—7	4—5	14—15	4—6	0.75	0.50—0.60	1.30—1.60	0.50—0.87	0.10—0.12	6-уг. и ромб.	Мелкие частые	Звездч. бугор. на яч. поверхн. начин. групп в розетки	C ₁ ⁴ мячковский=селеневскому	Дон-Медведицкое поднятие
<i>P. praecornamentata</i>	6—9	5—6	15—16	4—5	0.55—0.80	0.35—0.60	0.90—1.30	0.45—0.70	0.09	То же	То же	То же	C ₂ ³ подольский гориз.	Подмосковье
<i>P. martis</i>	9—10	6—8	15—16	3—5	0.50—0.80	0.20—0.40	0.80—0.95	0.35—0.52	0.06—0.09	6-уг., реже ромб.	То же	Местами мелкие звездч. бугорки	Средний карбон	Подмосковье, Донбасс, Дон-Медведицкое поднятие, Урал
<i>P. cesteriensis</i>	8—9	5—6	16—17	4	0.55—0.70	0.25—0.47	1.25—1.50	0.50—0.65	0.11—0.12	6-уг.	То же	На неяс. поверхн. прост. бугорки	C ₁ st сташевский C ₁ ² визе	Сев. Америка, Европа, Ср. Азия

также форма оснований ячеек от шестиугольной у *P. cesteriensis* Utr. (табл. 4, фиг. 6) до ромбической у более поздних видов.

Предковая форма — *P. cesteriensis*, весьма распространенный в Средней Азии и Сев. Америке космополитный вид нижнего карбона — в Подмосковье встречается в протвинском горизонте. Ей свойственны мелкие обильные капилляры и мелкие редкие бугорки. Уже в каширское время, у очень близкого по другим признакам вида, *P. martis* Fischer, обнаруживается начало усложнения этих бугорков при помощи группирующихся около них капилляров. В результате на поперечном срезе каждый такой бугорок приобретает как бы лучистое, звездчатое строение. Сохраняя сравнительно небольшие размеры элементов зоарии и микроструктуру скелетных тканей в этой первой стадии усложнения, *P. martis* без изменения проходит 4 горизонта, от каширского до гжельского включительно, и есть некоторые данные, что поднимается и выше. Одновременно с *P. martis*, но начиная с подольского горизонта, существует и развивается другая, прогрессивная ветвь, приводящая от подольской *P. praeoramentata* Sch.-Nest., через ряд промежуточных видов, как, например, гжельская *P. subornamentata* Sch.-Nest. (табл. 4, фиг. 4), к нижепермской *P. ornamentata* Sch.-Nest. У этого ряда очень интенсивно идет в филогенезе укрупнение всех элементов зоарий и усложняется микроструктура. Крупные звездчатые бугорки, особенно на ячеистой поверхности прутьев, собираются в розетки, красиво орнаментируя мшанку. В полосе предуральских рифов нижепермского времени, в тастубском и стерлитамакском горизонтах, особенно пышно развивается *P. ornamentata* в своих конечных формах и вымирает до начала отложения бурцевской толщи.

Считаю необходимым особенно подчеркнуть, что представители ветви *P. cesteriensis* — *P. ornamentata* первоначально исчислялись всего лишь 6 видами. Имевшиеся пробелы в мячковском, швагериновом и стерлитамакском горизонтах были заполнены значительно позже благодаря находке недостающих промежуточных форм.

Можно думать, что от предковой *P. cesteriensis* отчленяется где-то в начале среднего карбона еще одна ветвь, для которой не вполне выяснены первые этапы ее развития. Эта ветвь приводит к пермской *P. biarmica* Keys., а в верхнем карбоне мы имеем одну из промежуточных форм *P. subbiarmica* Sch.-Nest. (табл. 4, фиг. 5) В этой ветви, наоборот, почти не меняется ни размер петель, ни размер ячеек, но развитие микроструктуры идет по другому пути, чем в группе *P. ornamentata*.

Эволюция еще одной ветви полипор захватывает промежуток времени от среднего карбона до нижней перми включительно. Наиболее древняя предковая форма — *P. helenae* Sch.-Nest. (табл. 4, фиг. 3) из подольского горизонта подмосковного среднего карбона. Конечным членом ветви является *P. kolvae* Stuck. из саргинского горизонта нижней перми Урала. Представители этой ветви имеют крупнопетлистые, но не массивные, легкие сетки с относительно тонкими прутьями и, особенно, перекладинами, с широкими просветами петель. Ведущими признаками оказываются некоторое увеличение размера ячеек и значительное увеличение длины петель. Другие признаки или остаются неизменными или, по сравнению с предковой формой, изменяются незначительно, например, расширяются несколько прутья и перекладины. Таким образом, эта ветвь дает хороший пример того, как ведущие признаки филлогенеза одной ветви становятся постоянными у другой, и наоборот.

У всех представителей данной ветви наблюдаются особые образования — округлые полости в скелетных тканях прутьев и перекладин, на ячеистой и неячеистой сторонах, известные под названием дополнительных пор

(табл. 4, фиг. 1—3). Функциональное значение их не выяснено; возможно, что разные авторы понимают под этим названием не гомологичные образования, но до сих пор существовало мнение, что дополнительные поры не имеют систематического значения. Это положение справедливо во многих случаях, так как дополнительные поры существуют, например, у многих *Polypora* из фенестеллид и у *Septopora* из акантокладиид. У представителей описываемой ветви округлые полости, ничем не отличающиеся от дополнительных пор, закономерно располагаются в местах соединения прутьев и перекладин на неячейстой поверхности. На ячейстой же поверхности они неизменно сопровождают ячейки, тесно связаны с вестибюлем и основанием последних и, повидимому, имеют какое-то важное функциональное значение (табл. 4, фиг. 1).

В филогенезе полости ячейстой поверхности, связанные с ячейками, не изменяются, лишь возрастая в размерах у более крупных позднейших видов; дополнительные же поры неячейстой поверхности не только увеличиваются в размерах, но возрастают также и в числе, переходя частично на поверхность всего прута.

Таким образом, мшанки ветви *P. helenae* — *P. kolvae* дают замечательный пример того, что признак, считавшийся не систематическим, у некоторых групп (родов) может не только приобретать систематическое значение, но стать ведущим в филогенезе видов одного из родов.

Как показывает приложенная таблица размеров и изменения признаков в филогенезе данной ветви, только два вида, именно *P. helenae* и *P. abundans* (табл. 4, фиг. 1 и 2), найдены в достаточно близких местонахождениях Подмосковья, хотя и разделенных значительной толщей осадков мячковского времени, где первоначально непосредственных звеньев этой цепи форм не было найдено. Несмотря на этот пробел, первое построение филогенеза данной ветви было намечено на основании замечательного морфолого-анатомического сходства этих двух карбоновых видов с пермской *P. kolvae*. Большой перерыв вследствие неполноты палеонтологической летописи, хотя и не помешал ни филогенетическому анализу видов, ни вытекавшим из него выводам, но все же несколько умалял значение этих выводов. В настоящее время указанный перерыв можно считать заполненным. В более высоких отложениях шляховской свиты, отвечающих гжельскому горизонту, найдена *P. postabundans* Sch.-Nest. в районе Медведицкого поднятия, вместе с комплексом мшанок, тождественных гжели Подмосковья. Еще выше, в нижней перми западных предгорий Урала, найден ряд последовательных форм, соединяющих разорванные звенья цепи. Это *P. subkolvae* Sch.-Nest. в толще P_1^{1a} Печоры, отвечающей стерлитамакскому времени, и *P. soshkinae* Sch.-Nest. в бурцевской толще горы Куш-тау в Башкирии. Степень развития признаков каждой из этих пермских форм соответствует их промежуточному положению.

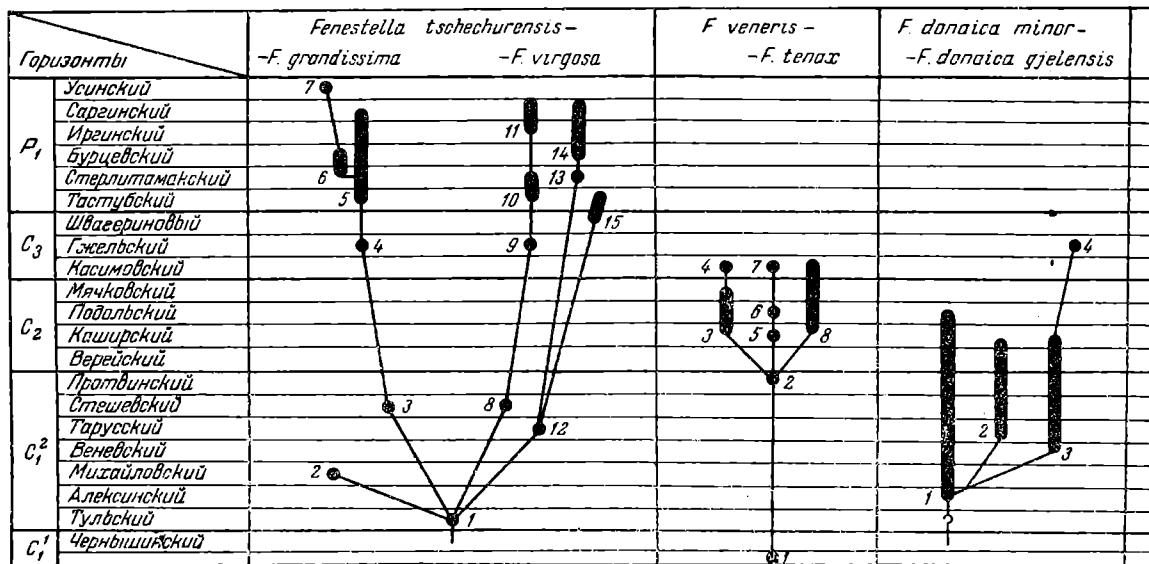
Разобщенность местонахождений, в которых встречены некоторые из приведенных в таблице видов, не дискредитирует их эволюционное значение — карбон Дон-Медведицкого поднятия тесно связан с Подмосковьем, являясь окраиной карбонового Подмосковного бассейна. Меридиональный нижнепермский бассейн Приуралья от Приполярья до Башкирии был также местом широкого развития видов, унаследованных от карбоновых предков.

Несмотря на удачные находки недостающих форм, все еще заполнены не все пробелы в ветви *P. helenae* — *P. kolvae*. Нехватает, например, формы, которая могла бы характеризовать швагериновое время и быть промежуточной между *P. postabundans* и *P. subkolvae*. Гипотетически это может быть мшанка с 6 прутьями и 3 петлями на 10 мм с

Изменение признаков в филогенезе ветви *Polypora helenaе* — *P. kolvaе*

Название вида	Число ячеек				Ширина		Длина	Ширина	Диам. устья	Форма ячеек	Капилляры	Примечание	Возраст	Местонахождение
	прутьев	петель	на 5 мм	на петле	прута	переклады								
							на 10 мм							
<i>P. kolvaе</i>	5 (6—7)	2—3	11	4	0.67— 0.83	0.15— 0.27	1.0— 6.0	0.95— 1.0	0.15— 0.12	Удлинен- ная, оваль- ная	Мелкие частые	Закономер- но располо- дол. пор в опред. участках колоний	r_1^1 саргинский гориз.	Урал, р. Колва, дер. Боец
↑ <i>P. soshkinaе</i>	5	3?	11 $\frac{1}{2}$	4	0.97	0.27	2.50 и боль- ше	0.93— 0.97	0.11— 0.15	То же	То же	То же	r_1^1 стерл. или бурцев. гориз.	Башкирия, г. Куш-тау, обн. 35, сл. 3
↑ <i>P. subkolvaе</i>	4—5	2—3	12—13	4—5	0.80— 0.95	0.20— 0.40	3.50— 4.90	1.10— 1.35	0.12— 0.14	То же	То же	То же	r_1^a нижне-ар- тинский	Печора, р. Орловка, обн. 1, обр. 222
↑ <i>P. postabun- dans</i>	5—6	3—4	13— 13 $\frac{1}{2}$	4	0.80— 0.90	0.25	2.20 и боль- ше	0.45— 0.90	0.10— 0.14	То же	То же	То же	C_3^1 нижней ча- сти шлихов- ской свиты	Дои-Мед- вед. подия- тие
↑ <i>P. abundans</i>	6—9	4—5	14	4—5	0.60— 0.77	0.28— 0.50	1.50— 2.05	0.35— 0.67	0.12	Ромб. и овальн. 6-уг.	То же	То же	C_3^0 касимов- ский гориз.	Подмо- сковье, р. Медведка
↑ <i>P. helenaе</i>	8—9	5 $\frac{1}{2}$	16	3—5	0.50— 0.60	0.10— 0.17	0.60— 1.85	0.50— 0.87	0.12	Удл. 6-уг.— 4-уг. пере- ходит в овальную	То же	То же	C_2^3 подольский гориз.	Подмо- сковье, р. Москва, обн. 25

Графическое изображение филогенетических ветвей *Fenestella* и *Polypora*, развивающих



1. *Fenestella tschechurensis* Sch.-Nest.

2. *F. michajlovensis* Sch.-Nest.

3. *F. praeforaminosa* Sch.-Nest.

4. *F. gjelensis* Sch.-Nest.

5. *F. foraminosa* Eichw.

6. *F. grandis* Sch.-Nest.

7. *F. grandissima* Sch.-Nest.

8. *F. lujkiensis* Sch.-Nest.

9. *F. praevirgosa* Sch.-Nest.

10. *F. virgosa minus* Sch.-Nest.

11. *F. virgosa* Eichw.

12. *F. volajensis* Sch.-Nest.

13. *F. virgosa tumulosa* Trizna

14. *F. virgosa sparsituberculata* Sch.-Nest.

15. *F. atuberculata* Sch.-Nest.

1. *Fenestella tenax* Ulr.

2. *F. schwetzeri* Sch.-Nest.

3. *F. bifurcata* Fischer

4. *F. medvedkensis* Sch.-Nest.

5. *F. kaschirensis* Sch.-Nest.

6. *F. podolskiensis* Sch.-Nest.

7. *F. veneris* Fischer

8. *F. constans* Sch.-Nest.

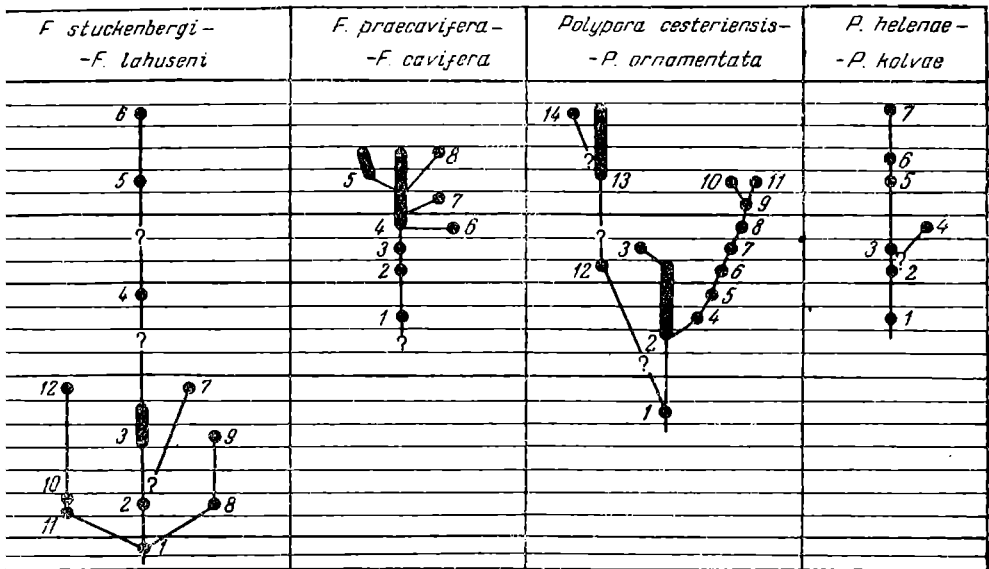
1. *Fenestella donaica minor* Nikif.

2. *F. donaica media* Nikif.

3. *F. donaica major* Nikif.

4. *F. donaica gjelensis* Sch.-Nest.

щихся на протяжении нижнего, среднего и верхнего карбона и нижней перми



1. *Fenestella stuckenbergi* Nikif.
2. *F. alexinensis* Sch.-Nest.
3. *F. sarytschevae* Sch.-Nest.
4. *F. variospinata* Sch.-Nest.
5. *F. monoseriata* Sch.-Nest.
6. *F. lahuseni* Stuck.
7. *F. quadratocellata* Sch.-Nest.
8. *F. reversinodata* Sch.-Nest.
9. *F. mstaensis* Sch.-Nest.
10. *F. okensis* Sch.-Nest.
11. *F. subprotvensis* Sch.-Nest.
12. *F. protvensis* Sch.-Nest.

1. *Fenestella praecavifera* Sch.-Nest.
2. *F. dvinensis* Sch.-Nest.
3. *F. supercarbonica* Sch.-Nest.
4. *F. cavifera* Sch.-Nest.
5. *F. nitida* Trizna
6. *F. caviferaeformis* Sch.-Nest.
7. *F. cavifera* var.
8. *F. cavifera gregalis* Trizna

1. *Polypora cesteriensis* Ulr.
2. *P. martis* Fischer
3. *P. gjelensis* Sch.-Nest.
4. *P. praeornamentata* Sch.-Nest.
5. *P. praeornamentata* var. *intermedia* Sch.-Nest.
6. *P. medvedkensis* Sch.-Nest.
7. *P. subornamentata* Sch.-Nest.
8. *P. subornamentata* var. *baschkirica* Sch.-Nest.
9. *P. ornamentata* Sch.-Nest.
10. *P. supraornamentata* Novik.
11. *P. ornamentata* Sch.-Nest. var.
12. *P. subbiarmica* Sch.-Nest.
13. *P. biarmica* Keyser.
14. *P. biarmica* var. *plu-scula* Trizna

1. *Polypora helenae* Sch.-Nest.
2. *P. abundans* Sch.-Nest.
3. *P. postabundans* Sch.-Nest.
4. *P. pseudo.kolvae* Sch.-Nest.
5. *P. subkolvae* Sch.-Nest.
6. *P. soschkiniae* Sch.-Nest.
7. *P. kolvae* Stuck.

длиною петель от 2.50 до 3.50 мм и соответственными остальными признаками. Ячеек на 5 мм должно быть 13, а число их рядов на пруте не превышать 4, так как число рядов — 4 — оказалось постоянным признаком в филогенезе ветви. Вместо такого нормального члена ветви (который, надо надеяться, будет когда-нибудь найден), в соответственных отложениях верхнешвагеринового времени Башкирии, в буровой скважине Кузьминовского погребенного массива обнаружена *P. pseudokolvae* Sch.-Nest., развитие признаков которой не только значительно выше, чем у предшествующих видов, но эволюционно выше, чем у более поздних форм.

По числу прутьев, петель и ячеек *P. pseudokolvae* может быть сопоставлена только с саргинской формой, именно с *P. kolvae*, по числу же рядов ячеек, ширине прутьев и перекладин, по размеру устьев стоит значительно выше. Мы находим у нее почти вдвое большее число рядов ячеек, коррелятивно связанное с значительным увеличением ширины прутьев; заметное расширение перекладин, связанное с поддерживкой расширившихся прутьев, — всё признаки более высокие, чем у предшествующих и у последующих близко родственных форм. Одновременно с этим размер устьев ячеек — величина, коррелятивно связанная с размером самих ячеек, как это хорошо видно у последовательного ряда форм от подольского до саргинского горизонтов, у *P. pseudokolvae* увеличивается даже в большей прогрессии, чем следовало бы, согласно величине ячеек.

Появление, как бы внезапное, своеобразно и высокоорганизованного вида, опередившего по развитию ряда признаков медленную эволюцию других видов ветви, может быть связано с какими-то общими, особо благоприятными условиями жизни в соответственном участке морского бассейна в швагериновое время. Такое предположение подкрепляется также появлением здесь особенно крупных и специализованных форм других родов не только мшанок, но и фораминифер.

Размеры основных признаков *P. pseudokolvae* Sch.-Nest.

№ экз.	Число ячеек			Ширина		Длина метр устья	Форма ячеек	Капилляры	Примечание	Возраст	Местонахождение
	путь-св на 10 мм	петель на 5 мм	в ряду	Длина	Ширина						
541	1/4	2 — 2 1/2	7—6	1.15—1.40	0.35—0.60	0.20	Овал — ромб.	Мелкие частые и крупные редкие	Закономерное расположение долин. пор. Очень крупные буторки яч. пов.	C ₃ верх.-швагерин. гора.	Башкирия, Кузьминовский массив

ВЫВОДЫ

Приведенные примеры филогенетического развития различных ветвей фенестеллид далеко не исчерпывают всего разнообразия путей эволюции различных представителей семейства на протяжении от нижнего карбона до нижней перми включительно.

Не имея возможности в настоящей краткой статье описать развитие еще большего числа ветвей, я останавливаюсь на некоторых итогах, отсылая интересующихся к работе о фенестеллидах Подмосковного и Воронежского карбона, подготовленной к печати.

1. Протяженность некоторых ветвей очень велика, достигая иногда интервалов от верхов турне до верхов артинского яруса.

Естественные, на таких интервалах, пробелы в цепи преемственных видов, зависящие от неполноты палеонтологической летописи, большей частью не мешают построению ветвей. Опыт филогенетического анализа фенестеллид действительно показал, что для установления родства не обязательно иметь «все непосредственно рядом стоящие в родословном древе формы, т. е. непосредственно происшедшие одна от другой» (Борисяк 1947). Если удалось правильно понять путь эволюции, недостающие пробелы могут быть заполнены и действительно заполняются по мере пополнения материала, как это было для ветвей *Polypora helenae* — *P. kolvae* и *P. cesteriensis* — *P. ornamentata*.

2. Можно наметить времена усиленного видообразования. Таковы: чернышинское время верхнего турне, тульское и алексинское времена визе, стешевское время намюра, каширское время среднего карбона, гжельское время верхнего карбона, нижеартинское время нижней перми и, вероятно, нижеказанское верхней перми.

3. Ход эволюции фенестеллид сложен и многообразен. В основании филогенетических ветвей обнаружены формы, разнообразные по своим качествам (см. таблицу графического изображения эволюции видов).

4. В основании некоторых ветвей обнаружены формы примитивные, у которых большинство признаков развивается дальше иногда в одном, а иногда и в нескольких различных направлениях. Такова ветвь *P. cesteriensis* — *P. ornamentata* и др.

5. В основании других ветвей обнаружены формы, уже значительно специализованные. Несмотря на крайнюю специализацию некоторых признаков, представители ветви имеют способность дальнейшего, и иногда длительного, развития в других направлениях. Такова ветвь *Fenestella donatica minor* — *F. donatica gjelensis*.

6. Неоднократны примеры того, что представители некоторых ветвей, достигшие по ряду признаков значительной специализации, останавливаются на достигнутой ступени развития, приспособленной к условиям среды обитания. Такие гармонично специализованные виды, например, *F. eichwaldi* Stuck. или *F. foraminosa* Eichw., встречаются в отложениях самых разнообразных, и карбонатных органогенных, и обломочных терригенных фаций. Дальнейшая эволюция таких форм выражается часто в сильном увеличении или только элементов колоний, или только особей (что реже), или же (чаще всего) в увеличении и особей и элементов колоний. В последнем случае конечные члены ветвей способны достигать огромных, по сравнению с предковой формой, размеров. Такова *F. grandissima*.

7. В основании некоторых ветвей обнаружены формы, характеризующиеся одновременно архаичными и специализованными признаками, причем именно эти архаичные признаки могут оказаться устойчивыми в фи-

логенезе, например архаичные 4-угольные ячейки. Признаки же специализованные у одного разветвления такой ветви закрепятся и в филогенезе будут лишь испытывать увеличение размеров (например, своеобразные крупные бугры на перекладинах и на киле *F. lahuseni* Stuck.). У другого разветвления они заменятся другими, но тоже специализованными признаками. У третьего могут совсем исчезнуть, редуцироваться. Такова ветвь *F. stuckenbergi*—*F. lahuseni*, развитие которой, прослеженное от черныштинского до саргинского горизонта, протекает в трех разных направлениях.

8. Исходным формам часто бывают свойственны признаки, из которых потом в филогенезе одни закрепятся и будут развиваться в одних ветвях, другие — в других.

9. Одни ветви дают серию преемственных форм, развивающихся в одном направлении, например, ветвь *Polypora helenae*—*P. kolvae*. Другие, и значительно более частые, дают большее или меньшее число разветвлений, развивающихся в более или менее различных направлениях, например, ветвь *Fenestella tenax*—*F. veneris*.

10. Развитие многих признаков в филогенезе видов протекает к о р р е л я т и в н о с развитием других признаков, тесно с ними связанных. Так, например, увеличение размера ячеек (т. е. индивидов) влечет за собой расширение прутьев, иногда и расширение перекладин, затем идет увеличение петель, килевых и других бугорков, разрастание всей сетки и ее элементов. Примеров такого развития очень много, одним из наиболее ярких являются ветви *F. tschschurensis*—*F. grandissima* или *Polypora cesteriensis*—*P. ornamentata*.

Часто наблюдается коррелятивная связь размеров ячеек и размеров колоний. Мелкопетлистым сеткам с узкими прутьями свойственны мелкие ячейки. Если в филогенезе не наблюдается увеличение ячеек, то, за немногими исключениями, не наблюдается и увеличение петель сетки. Такова ветвь *Fenestella praecavifera*—*F. cavifera*. Исключением из этого правила являются, например, представители ветви *F. stuckenbergi*—*F. lahuseni*, где размер ячеек остается почти неизменным при увеличивающихся размерах петель сетки.

Укорочение длины оснований ячеек, хотя бы и связанное с увеличением их ширины, влечет за собою даже уменьшение петель сетки, как это наблюдается у некоторых представителей ветви *F. pseudocingulata*—*F. serpuchovensis*.

11. Наблюдается много примеров параллельного развития некоторых признаков у генетически чуждых групп.

Наиболее ярким примером этого является форма оснований ячеек, ход развития которой идет, повидимому, одинаково у представителей разных родов и даже разных семейств. Наиболее архаичной считается, по данным В. П. Нехорошева (19), овальная форма оснований ячеек. В филогенезе ячейки становятся четырехугольными, потом пятиугольными, потом треугольными и, наконец, полулунными, вытянутыми поперек прута как бы в один ряд. У полипор бывают также шестиугольные и ромбические ячейки (последние реже у фенестелл). Действительно, многие из ветвей дают пример изменения оснований ячеек, такова ветвь *F. praecavifera*—*F. cavifera* (табл. 2, фиг. 2).

Одинаковый тип строения киля из мелких чередующихся бугорков развивается у таких генетически чуждых видов, как представители ветвей *F. tschschurensis*—*F. virgosa* и космополитная *F. conradi compactilis* Condra.

Совершенно одинаковая микроструктура скелетных тканей развивается постепенно и одинаково закономерно не только у видов одного рода,

Изменение признаков в филогенезе ветви *Fenestella praecavifera* — *F. cavifera*

Название вида	Число ячеек				Шприца		Длина	Ширина	Дiam. устья	Форма ячеек	Капилляры	Примечание	Возраст	Местонахождение
	прутьев	петель	на 5 мм	на петле	прута	перекладчины	петли							
<i>F. cavifera</i>	17—19	11—13	19—22	4	0.20—0.32	0.10—0.25	0.60—0.70	0.20—0.30	0.08—0.09	Округ. 5-уг. и окр. ромбические	Очень мелкие, мелкие и средние	В местах соедин. прутьев и перекладчин законом. распол. пустоты, каверны	P_1^1 от тастубского до бурцевск. гориз.	Урал, Башкирия, Печора, Приморье
<i>F. supercarbonica</i>	16—17	12—13	20—21	3—4	0.22—0.27	0.13—0.18	0.60—0.75	0.27—0.40	0.08	Правил. 5-уг.	Мелкие	То же	C_3^1 гжельский гориз.	Подмосковье
<i>F. dvinensis</i>	19—20	13—13 ^{1/2}	20—21	3—4	0.20—0.25	0.17	0.60—0.68	0.25—0.28	0.08	5-уг., реже 4-уг.	Очень мелкие	То же	C_3^0 касимовский гориз.	С. Двина и Окско-Цнинск. вал
<i>F. praecavifera</i>	21—22	14—15	20	3—4	0.20—0.25	0.10	0.60—0.65	0.20—0.25	0.06—0.08	5-уг. овальные	Мелкие	То же	C_2^3 подольский гориз.	Подмосковье



но и у представителей разных родов. Примером являются ветви *Fenestella tschekchurenensis* — *F. grandissima* и *Polypora cesteriensis* — *P. ornamentata*.

12. Среди *Fenestellidae* можно различить ветви, у представителей которых наблюдается большое число постоянных признаков, приобретенных сравнительно рано и остающихся неизменными в течение филогенеза. В таких случаях развитие ряда идет по пути главным образом увеличения размеров петель, ячеек и, коррелятивно, некоторых других элементов колоний. Примером может служить ветвь *F. praelimbata* — *F. vischerensis*.

У представителей других генетических рядов наблюдается, наоборот, большое число ведущих признаков, изменяющихся в филогенезе, в том числе и увеличение размеров многих элементов колоний и самих ячеек. Примером является ветвь *Polypora cesteriensis* — *P. ornamentata*.

Среди константных форм мшанок можно различать константные неспециализованные и константные специализованные.

Примером константных неспециализованных может служить *Polypora martis* из ветви *P. cesteriensis* — *P. ornamentata*. Будучи промежуточными членами большой филогенетической ветви и характеризуя этап ее развития, такие формы, в то же время, с неизменяющимися признаками, существуют долгое время рядом со своими специализованными потомками. Так, *P. martis*, встречаемая подряд в трех горизонтах среднего и в двух горизонтах верхнего карбона, возможно правильно определена другими авторами из более высоких горизонтов.

Константные специализованные формы встречаются реже. Примером может служить *F. constans* из ветви *F. tenax* — *F. teneris*, у которой адаптивный признак — большие бугры с корневыми выростами в пунктах соединения прутьев и перекладин — закономерно встречается у всех экземпляров в трех горизонтах среднего карбона и в касимовском — верхнего. Для формы, которая является, по видимому, боковой ветвью главного ствола, такая длительность существования тоже необычна и может быть объяснена однообразием фациальных условий.

13. Примером крайне специализованных форм являются представители группы *Fenestella miranda* Sch.-Nest., особенно один из видов — *F. tenuivirgata* Sch.-Nest., с совершенно исключительным утончением прутьев и перекладин и очень просторными петлями. Такая необычная форма явно могла развиваться в каких-то особых условиях среды, о каких и свидетельствует окружающий ее тончайший глинистый осадок. Но при этом менее понятно, что очень близкий к ней образец найден в обычном известняке более высокого горизонта.

14. На протяжении изученных филогенетических ветвей неоднократно удавалось обнаружить и выделить несомненные боковые формы, отчленяющиеся явно от главного ствола. Большой частью у представителей таких боковых форм наблюдается прогрессивное развитие одних признаков и отставание других, например, *Fenestella polyporata* Phill. (ср. табл. 2, фиг. 3 и 4) в ветви *F. pseudocingulata* — *F. serpuchovensis*.

По степени развития ячеек *F. polyporata* стоит на уровне более примитивных и древних представителей ветви, но по длине петель почти вдвое превышает филогенетически более высокую, наиболее крупнопетлистую форму из значительно более высокого горизонта.

15. В случае утраты представителями боковой ветви признака, свойственного членам основного ствола и приобретенного ими в процессе филогенеза, происходит иногда замена этого признака другим, явно того же функционального назначения, но иного строения. У *F. sarytshevae* Sch.-Nest. из ветви *F. stuckenbergi* — *F. lahuseni* развиваются особые скопления мелких бугорков в пунктах соединения прутьев и перекладин. У *F. reversinodata* Sch.-Nest. и *F. mstaensis* Sch.-Nest., принадлежащих боковой ветви этого ствола, такие бугорки утрачиваются, повидимому, очень рано или вовсе не развиваются, но заменяются более крупными одиночными бугорками.

16. Мшанки вообще, также и фенестеллиды, дают ряд примеров того, что признаки, обычно не имеющие систематического значения, как, например, дополнительные поры, встречающиеся у различных родов, не только приобретают видовое значение, но даже становятся ведущими в филогенезе.

17. Темпы развития и изменения признаков в филогенетических ветвях так же разнообразны, как и ход этого развития. В каждом данном случае действуют, повидимому, свои закономерности, вступающие в силу под влиянием меняющихся условий среды. Реакция организма на влияние среды может быть относительно быстрой или замедленной, насколько, конечно, судить об этом позволяет своеобразный ископаемый материал. Так, в одних ветвях такой важный орган, как лунарий на перистоме устья, если он имеется у исходной формы, утрачивается очень быстро и отсутствует уже у следующего, иногда и одновременно с исходной формой существующего члена ветви, например, ветвь *F. pseudocingulata* — *F. serpuchovensis*. У других, наоборот, этот же орган сохраняется дольше, хотя в конце концов тоже утрачивается.

Появление нового признака и быстрое развитие его наблюдаются иногда у двух смежных видов, как показывает пример развития сложной микроструктуры и сильного увеличения размеров колоний при переходе от касимовской *Polypora medvedkensis* к гжельской *P. subornamentata* из ветви *P. cesteriensis* — *P. ornamentata*.

18. До недавнего времени разрешение вопросов онтогенеза ячеек мшанок после прикрепления первичной особи, т. е. с момента основания колонии, казалось невозможным на ископаемом материале. От пункта прикрепления до вершины колонии все питающие особи (т. е. их ячейки) построены однообразно. Также однообразна микроструктура скелетных тканей всех частей колонии, как более ранних, так и более поздно развившихся. Проведенное в свете филогенетического анализа исследование показало, что в некоторых случаях можно наблюдать развитие некоторых органов внутри ячеек. Так, можно видеть постепенные стадии развития гемисепты (полуперегородки) в трубке вестибуля, соединяющего основание каждой ячейки с ее устьем, у мшанок из ветви *Fenestella pseudocingulata* — *F. serpuchovensis*, развитие которых протекало в конце нижнего карбона. В онтогенезе ячеек стадия угловатого вестибуля около основания ячеек постепенно сменяется стадией круглого вестибуля ближе к устью у позднейших видов, имеющих круглое устье и лишенных лунария. У предковых форм, имеющих лунарии, стадия угловатого вестибуля сохраняется на всем протяжении от устья до основания ячеек (табл. 2, фиг. 3).

В филогенезе, у ряда преемственных видов, стадия угловатого вестибуля сдвигается тем ближе к основанию ячеек, чем выше (стратиграфически) лежит данный член ветви и все ранее наступает стадия круглого вестибуля у каждого индивида колонии.

У *F. polyporata* (табл. 2, фиг. 4), являющейся хорошо выраженной боковой формой вышеупомянутой ветви, одновременно с развитием ряда прогрессивных признаков сохраняется в устье лунарий и стадия угловатого вестибюля от основания до устья ячеек, как архаичный признак.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все приведенные данные о ходе филогенеза видов фенестеллид опираются на тот материал, какой имелся к настоящему времени. Дальнейшее накопление материала будет пополнять имеющиеся пробелы, служить для проверки филогенетических построений, содействовать все большей их конкретизации. Возможно, что некоторые построения изменятся, что обнаружатся новые ветви, вероятно, возрастет число пунктов дивергенции, но можно думать, что предложенные схемы останутся все же канвой, на которой разрастутся детали. Ручательством за это является тот чрезвычайно точный микроскопический метод исследования, который применялся при анализе материала, и его научные теоретические основы.

Еще прочнее закрепятся сделанные выводы, когда удастся шире осветить мшанковый материал биологически, когда, говоря о многих признаках ископаемых мшанок, можно будет яснее отдавать себе отчет в их функциональном назначении, в их роли у живого организма. Работа в этом направлении уже значительно продвинута вперед. Ее итоги также должны послужить для разрешения следующей очередной задачи — пересмотра систематики ископаемых *Truozoa*, которая в значительной мере является сейчас искусственной.

Многие критерии, положенные сейчас в основу группировок, нуждаются в критическом пересмотре. Границы не только родов, но и некоторых семейств, а, возможно, и отрядов, не совсем точны, как наследие тех времен, когда микроскопически мелкие особи мшанок изучались не микроскопически только потому, что строящиеся ими колонии достигают значительных размеров и видны без увеличения. Несомненно, объем многих родов преувеличен и выделение хотя бы подродов совершенно необходимо. Таким «гипертрофированным» родом является прежде всего род *Fenestella* Lonsdale, число видов которого исчисляется многими сотнями. Двурядно-чередующееся расположение ячеек на пруте, которое старинные исследователи могли различить в простую лупу, стало основным признаком для определения рода. Микроскоп показал, что колонии с таким строением создают особями совершенно разными по форме ячеек, а, значит, и по форме индивидов. Овальные удлиненные основания ячеек большинства наиболее древних видов, будучи извлечены отдельно от своих сетчатых колоний, показались бы нам настолько не похожими на геометрически правильные пятиугольные основания ячеек других видов, а еще менее на треугольные, что, конечно, мы в каждом таком случае определили бы особый род. Филогенетический анализ видов показал, что данные формы ячеек коррелятивно связаны с рядом других признаков, что эти связи не случайны, так как прослеживаются в филогенезе определенных групп на протяжении больших отрезков времени. Вполне возможно, что в пределах рода *Fenestella* мы имеем несколько родов, представляющих собою естественные генетические группировки.

В отношении рода *Polypora* McCoу намечаются предположения, что он является сборным морфологическим родом и полипоровые признаки в некоторых случаях могли приобретаться путем параллельного развития разными фенестеллами в разные геологические времена. Не столь разнообразны, как у *Fenestella*, но все же достаточно различны по форме, осно-

вания ячеек у разных видов *Polypora*. Так же коррелятивно связаны они с рядом других признаков и так же эти связи четко прослеживаются в филогенезе определенных групп на протяжении не меньших отрезков времени, чем у *Fenestella*. Вполне возможно, что в пределах рода *Polypora* мы также имеем несколько родов. Следовательно, и для этого рода назрела необходимость критического пересмотра составляющих его видов и выяснения их систематического положения.

Изучение представителей семейства *Acanthocladiidae* показывает очень большое родство его с фенестеллидами. Те же типы ячеек, те же типы микроструктуры скелетных тканей, в таких же коррелятивных связях повторяются у акантокладиид, перенесенные только на иную внешнюю форму колоний, ветвистых или ветвисто-сетчатых. Менее изученный и, вообще, менее обильный материал по акантокладидам не позволяет пока разобраться более основательно в вопросе о родстве обоих семейств между собою. Но в дальнейшем этот вопрос сможет быть поставлен на рассмотрение, если удастся столь же детально изучить филогенетические связи родов и видов *Acanthocladiidae*.

Опыт филогенетического анализа видов дал неизмеримо более прочную основу для корреляции геологических толщ между собою и выяснения стратиграфических взаимоотношений. Если раньше определение новых образцов фенестеллид до вида делалось на основании морфологического сходства и различия, то теперь при таком определении не может не учитываться также генетический фактор. Неизбежный филогенетический анализ вносит корректирующее начало при сопоставлении форм, благодаря учету тончайших изменений в деталях анатомического строения. Нахождение нового вида, которое раньше ничего не давало для заключения о его возрасте, теперь иногда оказывается вполне положительным и подчас очень интересным фактом. Неоднократны случаи, когда находимый новый вид давал возможность определять очень точно возраст включающих его отложений, потому что он оказывался по своим признакам тем недостающим звеном филогенетической ветви, какого не хватало в данном горизонте геологической колонки.

Геометричность строения ячеек мшанок *Fenestellidae*, выражение видовых признаков в цифрах, закономерно повторяющихся у каждого экземпляра, позволяют в некоторых случаях заранее наметить, какие признаки могут быть у тех видов, которые еще не найдены и на месте которых у данной филогенетической ветви пока имеется пробел. Для тех ветвей, где цепи преемственных видов разделены небольшими пробелами, воссоздание таких гипотетических недостающих промежуточных форм опирается отнюдь не на спекулятивные, а на строго научные умозаключения. Находка такого нового вида будет совершенно так же определять возраст отложений, как и находка давно описанной руководящей формы с хорошо проверенным распространением.

Мысль исследователя, проработавшего методом филогенетического анализа видов хотя бы одну группу, может значительно легче разбираться потом в соответственном, еще сыром, материале по другим, даже не родственным группам.

Широкий охват картины развития разных родов, разных семейств позволяет делать обобщения в масштабе, выходящем за пределы узко описательных палеонтологических монографий. Группы, о которых высказывались сомнения даже в отношении их стратиграфического значения, становятся в числе других опорными для палеогеографических построений, для выяснения вопросов миграции видов, для проверки и документации закономерностей эволюционного процесса.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисяк А. А. 1946. Проблема филогенеза в палеонтологии. Изв. Ак. Наук СССР, отд. биол., № 6.
 — 1947. Основные проблемы эволюционной палеонтологии.
 Иванова Е. А. 1947. Биостратиграфия среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. Тр. Палеонт. инст., 12, в. 1.
 Нехорошев В. П. 1926. Алтайские Retetoginae тарханской свиты. Изв. Геол. Ком., 44.
 Никифорова А. И. 1933. Средне-каменноугольные мшанки Донского бассейна. Тр. Всесоюзн. геол.-разв. объедин., в. 237.
 Швецов М. С. 1938. История Московского каменноугольного бассейна в динамическую эпоху. Тр. Моск. геол.-разв. инст., 12.
 Шульга-Нестеренко М. И. 1930. Новый род *Lyrocladia* из нижнепермских мшанок Печорского края. Ежегодн. Палеонт. общ., 9.
 — 1941. Нижнепермские мшанки Урала. Палеонтология СССР, 5, ч. 5, в. 1.
 — 1942. Очерк стратиграфического распределения каменноугольных мшанок Подмосковной котловины. Изв. Ак. Наук СССР, отд. биол., № 1—2.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Таблица 1

Фиг. 1. *Fenestella foraminosa* Eichw. Голотип, № 877/305. Нижне-Саранинский завод, P_1^1 или P_1^5 . Тангенциальное сечение. $\times 10$.

Фиг. 2. *Fenestella gjelensis* Sch.-Nest. № 136/185. Ст. Гжель, C_2^1 . Тангенциальное сечение. $\times 10$.

Фиг. 3. *Fenestella praeforminosa* Sch.-Nest. Голотип, № 198/350. Р. Шаня, Бордуковский овраг, обн. 39/38, слой «п», C_1^{st} . Тангенциальное сечение. $\times 15$.

Фиг. 4. *Fenestella praeforminosa* Sch.-Nest. var. *jarkovae* Sch.-Nest. Голотип, № 198/394. Р. Шаня, Бордуковский овраг, обн. 39/38, слой «п». Тангенциальное сечение. $\times 15$. Микроструктура на крайнем левом пруте.

Фиг. 5. *Fenestella ischchurenensis* Sch.-Nest. Голотип, № 309/22. Чехурский хутор, скв. 24, гл. 156. 25—159.25, C_1^{11} . Тангенциальное сечение. $\times 20$.

Фиг. 6. *Fenestella gjelensis* Sch.-Nest. Голотип, № 136/203. Ст. Гжель, C_2^1 . Тангенциальное сечение. $\times 20$. Расположение килевых бугорков.

Фиг. 7. *Fenestella grandissima* Sch.-Nest. Голотип, № 611. Р. Щугор, обн. 48 лев., P_1^2 . Тангенциальное сечение. $\times 10$.

Фиг. 8. Схематический рисунок типа микроструктуры, свойственной мшанкам филогенетических ветвей *F. ischchurenensis* — *F. grandissima* и *Polypora cesteriensis* — *P. ornamentata*.

Таблица 2

Фиг. 1. *Fenestella praevirgosa* Sch.-Nest. Голотип, № 136/180. Ст. Гжель, C_3^1 . Тангенциальное сечение. $\times 20$.

Фиг. 2. *Fenestella supercarbonica* Sch.-Nest. Голотип, № 136/51. Ст. Гжель, C_3^1 . Тангенциальное сечение. $\times 20$. Одна из предковых форм, предшествующая *F. cavifera* Sch.-Nest.

Фиг. 3. *Fenestella benskiensis* Sch.-Nest. Голотип, № 136/270. Р. Волга, Бенский порог, C_1^{1f} . Тангенциальное сечение. $\times 15$. Одна из средних промежуточных форм филогенетической ветви *F. pseudocingulata* — *F. serpuhovensis*, с укороченными ячейками.

Фиг. 4. *Fenestella polyporata* Phill. № 198/290. Р. Волга, выше с. Хотюшина, обн. 51, слой 6, C_1^{1n} . Тангенциальное сечение. $\times 15$. Боковая форма филогенетической ветви *F. pseudocingulata* — *F. serpuhovensis* с крайне увеличившимися петлями и архаичным строением ячеек.

Фиг. 5. *Fenestella constans* Sch.-Nest. № 136/77. Ст. Пески, дер. Елино, C_2^4 . Поперечное сечение 11 прутиков мшанки. $\times 25$, показывающее удлиненные корневые выросты ячейкистой поверхности.

Т а б л и ц а 3

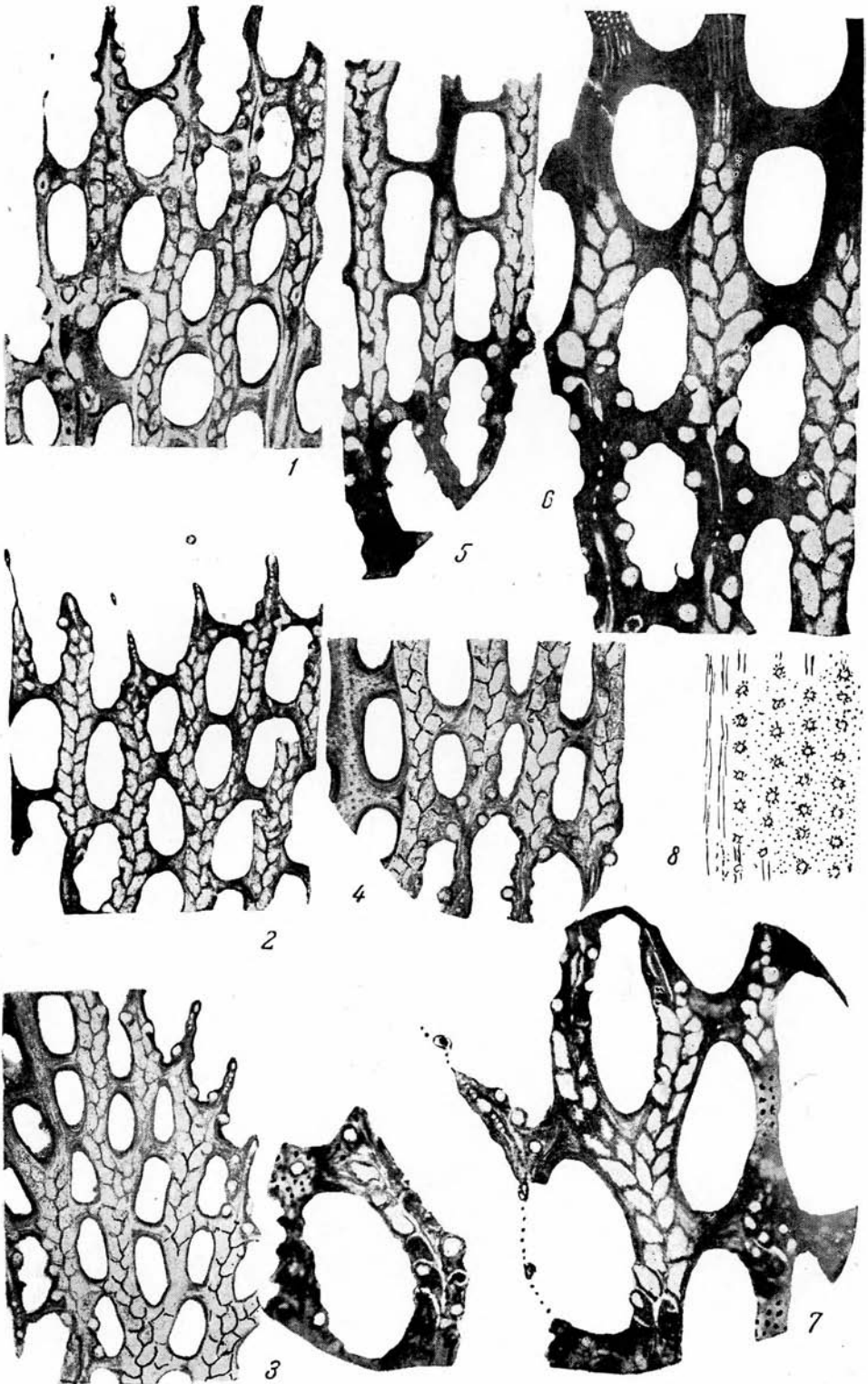
- Фиг. 1. *Fenestella donaiica gjelensis* Sch.-Nest. Голотип, № 136/209. Ст. Гжель, C_3^1 . Тангенциальное сечение. $\times 20$.
- Фиг. 2. *Fenestella donaiica major* Nikif. Р. Волга, при выходе из озера Волга, карьер у д. Селище, C_1^{tr} . Тангенциальное сечение. $\times 15$.
- Фиг. 3. *Fenestella donaiica minor* Nikif. № 243/28. Р. Волга, при выходе из озера Волга, карьер у д. Селище, C_1^{tr} . Тангенциальное сечение. $\times 15$.
- Фиг. 4. *Fenestella constans* Sch.-Nest. Голотип, № 136/223. Ст. Пески, 3-я каменоломня, C_2^4 . Тангенциальное сечение. $\times 20$. Хорошо видны разрезы крупных бугров, переходящих в выросты, в пунктах соединения прутьев и перекладин.
- Фиг. 5. *Fenestella veneris* Fischer. № 136/174. Р. Медведка, C_3^0 . Тангенциальное сечение. $\times 20$. Хорошо видны килевато-бугристые прутья и перекладины.
- Фиг. 6. *Fenestella schwetzkovi* Sch.-Nest. Голотип, № 198/321. Р. Шаня, Бордурковский овраг, обн. 39/38, C_1^{pr} . Тангенциальное сечение. $\times 25$.
- Фиг. 7. *Fenestella kaschirensis* Sch.-Nest. Голотип, № 136/492. Р. Каширка, дер. Образово, C_2^2 . Тангенциальное сечение. $\times 20$. Начало появления килей на прутьях и перекладинах и зачаточные бугры неяснейшей поверхности.

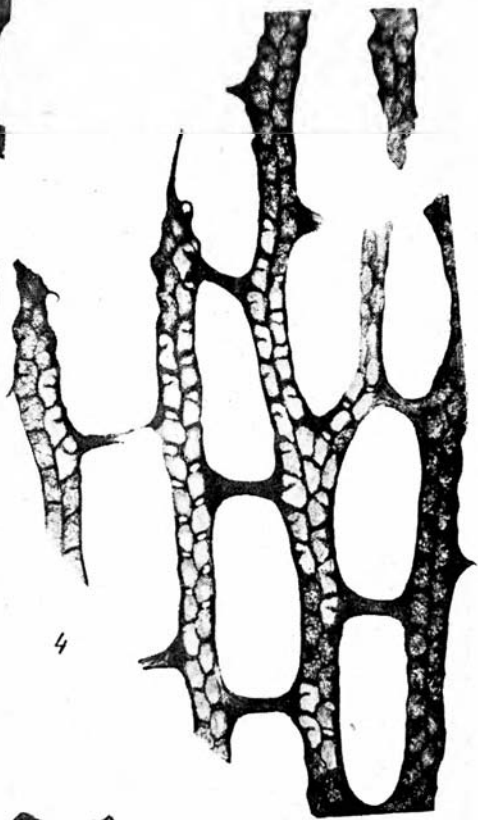
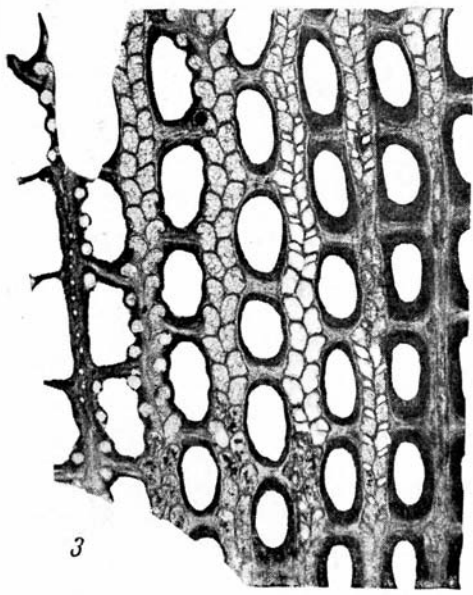
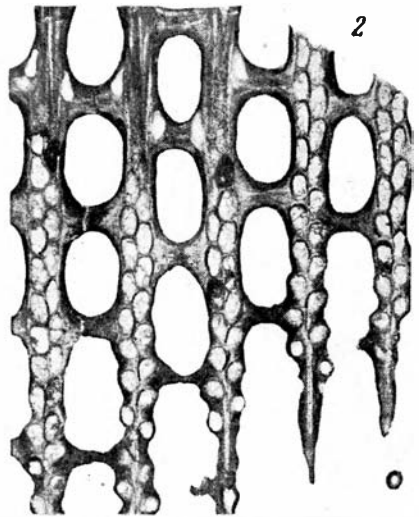
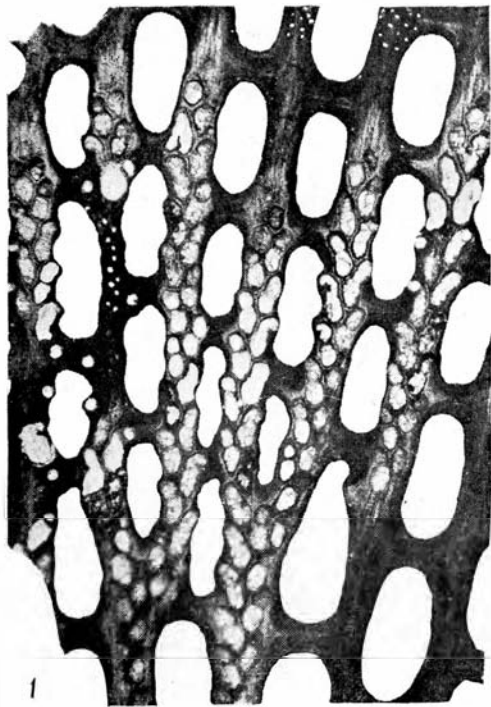
Т а б л и ц а 4

- Фиг. 1. *Polypora abundans* Sch.-Nest. Голотип, № 136/7. Р. Медведка, C_3^0 . Тангенциальное сечение. $\times 10$.
- Фиг. 2. Деталь того же объекта. $\times 20$. В местах соприкосновения прутьев и перекладин видны закономерно располагающиеся дополнительные поры.
- Фиг. 3. *Polypora helenae* Sch.-Nest. Голотип, № 136/21. Р. Москва, обн. 25. ниже Красного Стана, C_2^3 . Тангенциальное сечение. $\times 3$. Видны дополнительные поры, как и на фиг. 1 и 2.
- Фиг. 4. *Polypora subornamentata* Sch.-Nest. Голотип, № 136/80. Ст. Гжель, C_3^1 . Тангенциальное сечение. $\times 10$.
- Фиг. 5. *Polypora subbiarmica* Sch.-Nest. № 136/122. Р. Медведка, C_3^0 . Тангенциальное сечение. $\times 20$. Видны килеватые прутья и перекладины и мелкие, частые капилляры.
- Фиг. 6. *Polypora cesteriensis* Ulr. № 136/243. Р. Ока, дер. Лужки, C_2^{st} . Тангенциальное сечение. $\times 10$.

Т а б л и ц а 5

- Фиг. 1—5. *Archimedes bolkhovitinovae* Sch.-Nest. 1—3. Голотип, № 174/68. Река Пинега, пр. бер., ниже Нижней Паленги, выше обн. 74, C_2^4 . 1. Тангенциальное сечение сетчатой части колонии вблизи спирального стержня. $\times 15$. 2. Поперечное сечение спирального стержня; хорошо видны удлиненные вестибулы ячеек и радиально расходящиеся капилляры скелетной ткани. $\times 10$. 3. Спиральный стержень, ест. вел. 4—5. Экз. № 136/556. Окрестности Москвы, C_2^4 . 4. Продольное сечение спирального стержня с двумя лопастями сетки. $\times 7$. 5. Спиральный стержень и лопасти в породе, ест. вел.



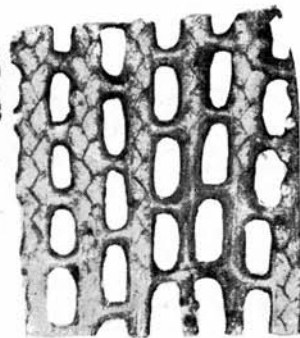
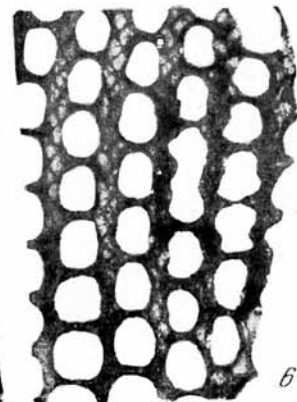
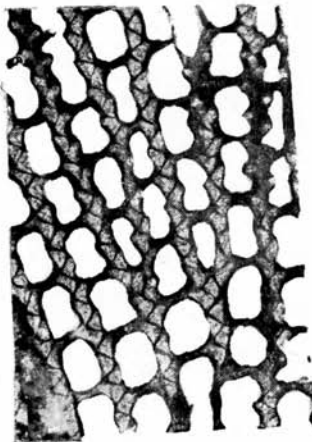
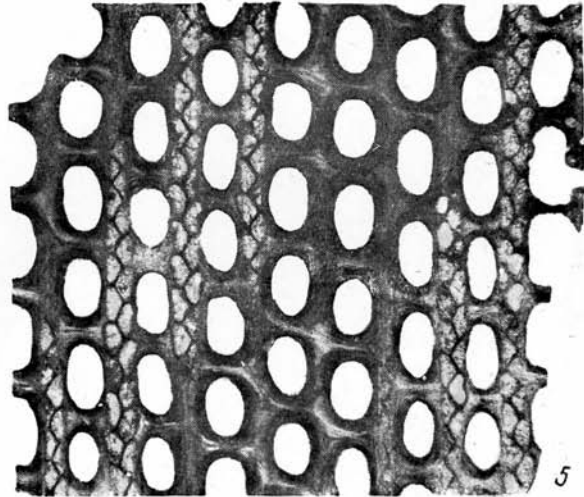
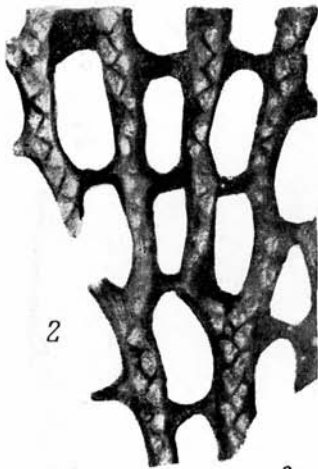
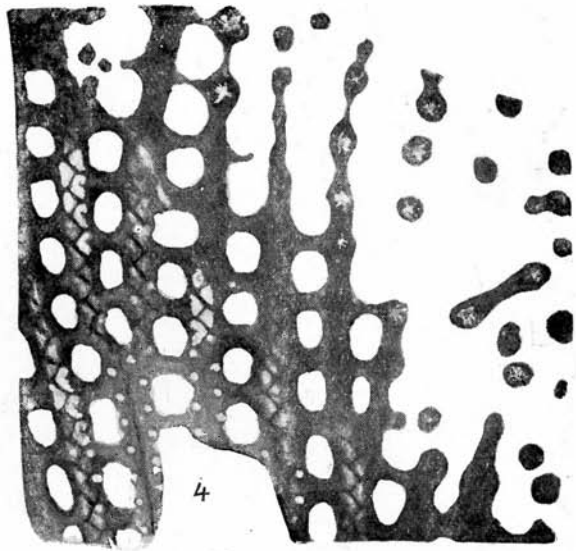
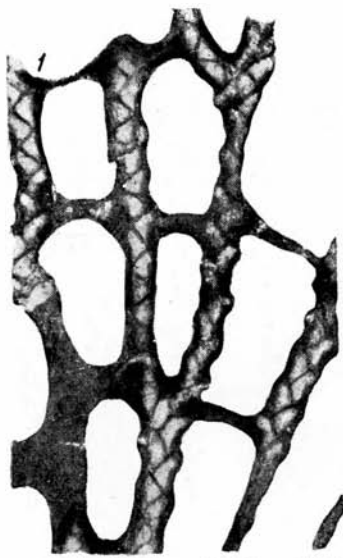


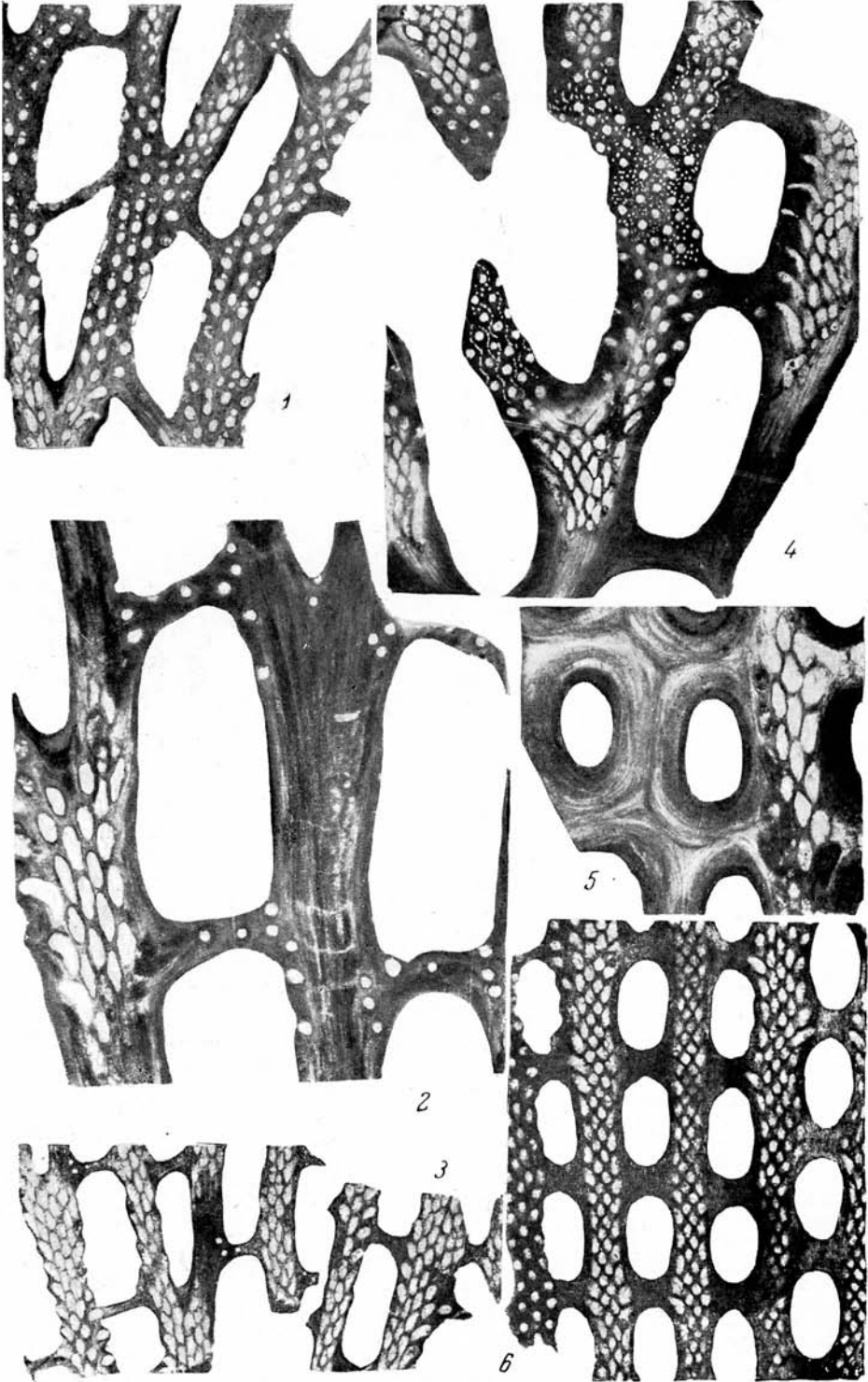
3

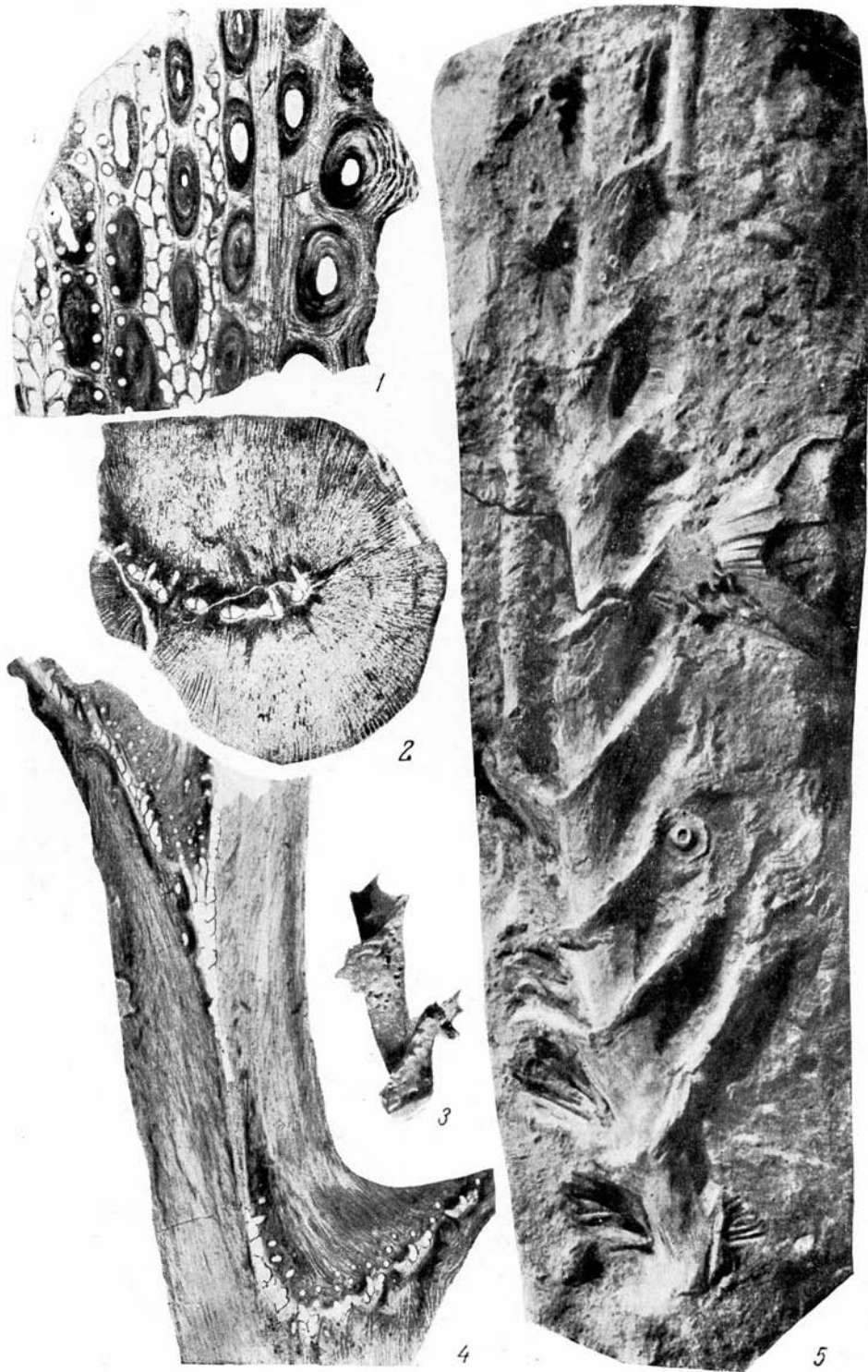
4

2

5







Е. Д. СОШКИНА

ДИВЕРГЕНЦИЯ И КОНВЕРГЕНЦИЯ В ЭВОЛЮЦИИ ВЕРХНЕДЕВОНСКИХ РУГОЗ

Средний девон можно считать эпохой вымирания большого числа древних ветвей ругоз и, что особенно важно, эпохой смены древнего типа их новым. К середине живетского века исчезли *Digonophyllidae*, *Ptenophyllidae* и род *Fasciphyllosum* из семейства *Columnariidae*. К концу живетского века вымерли все *Spongophyllidae*, *Cystiphyllidae*, *Pholidophyllidae*. Из древних ветвей в верхний девон перешло только семейство *Petgaidae*, но ему принадлежала сравнительно небольшая роль в бассейнах франского века. Господствующими здесь сделались семейство *Thamnophyllidae* и три новые ветви. Одна из них отошла от семейства *Kodonophyllidae* в конце эйфельского века и может быть названа семейством *Camprophyllidae*, две другие отошли от семейства *Columnariidae* в начале живетского и в конце эйфельского века и названы мною семействами *Peneckiellidae* и *Neocolumnariidae*.

Таким образом, в верхнем девоне главная роль принадлежала только 4 семействам ругоза, и фауна их в эту эпоху сделалась крайне однообразной. Ее однообразие еще более увеличивалось чрезвычайно широким распространением конвергенции, в результате чего эта фауна характеризовалась не только однообразием типа строения скелета, но и однообразием типа и направления эволюции. Это обстоятельство затрудняет понимание филогенеза верхнедевонских ругоз и приводит к ряду ошибок в их систематике, которых, однако, можно избежать.

С другой стороны, франский век был эпохой расцвета названных выше немногих семейств, заселявших моря всего мира и состоявших из множества видов и нередко громадного количества индивидов, остатки которых находятся тысячами в некоторых пунктах. Такое богатство видов и индивидов дает возможность в ряде случаев шаг за шагом проследить филогенетические изменения отдельных разветвлений и путем изучения их онтогенеза и изменчивости построить близкие к действительности филогенетические ряды.

Семейства *Peneckiellidae* и *Neocolumnariidae* я отношу к подотряду *Columnariasea*, который характеризуется «непарисидальным» (рис. 1) почкованием или делением при образовании колоний и, за очень редкими исключениями, содержит только колониальные виды.

Семейства *Thamnophyllidae* и *Camprophyllidae* я отношу к подотряду *Kodonophyllasea*, который включает одиночные виды, образовывавшие иногда колонии путем «парисидального» почкования (рис. 2). У *Camprophyllidae* парисидальное почкование было обычным явлением, но редко приводило к образованию колоний. В семействе *Thamnophyllidae* Soshk. преобладали парисидально-колониальные виды.

Изучение больших коллекций из среднего и верхнего девона Урала и литературных данных, касающихся четырех названных семейств, позволило восстановить с большей или меньшей детальностью ход их эволюции и уловить моменты дивергенции ветвей и наличие конвергенции, затрудняющей ее выяснение. Путем изучения онтогенеза и изменчивости удастся дать должную оценку наблюдаемым явлениям.

Пятое семейство *Petraidae* в течение франского века было очень бедным; представители его находятся редко. Весьма возможно, что они были обитателями более глубоких участков морей, осадки которых реже встречаются сре-



Рис. 1. Непарисидальная колония *Columnaria* (схема).



Рис. 2. Парисидальная колония *Campophyllum borealis* sp. n. (Северный Урал, р. Кось-ю).

ди франских отложений. Только в фаменский век, при углублении бассейнов, виды этого семейства чаще выступали на сцену. Их эволюция шла совершенно особыми путями и не дает материала для развития данной темы, которая будет строиться, таким образом, на анализе только 4 семейств, обитателей обширных мелководных участков франских морей в эпоху верхнедевонских трансгрессий.

Наиболее стойким в своих основных чертах является более древнее из них — *Thamnophyllidae*. Одни и те же признаки неизменно характеризовали роды этого семейства на всем протяжении его существования, так же как и однообразный простой онтогенез у всех его видов. Из всех семейств палеозойских ругоз *Thamnophyllidae* самое четкое, именно благодаря стойкости его многочисленных признаков. Виды его, повидимому, легко приспособлялись к самым разнообразным нишам мелководных фаций, были очень изменчивы, часто образовывали пучки, но главный ствол семейства дивергировал слабо.

Первые представители этого семейства известны в нижнем девоне. По своей организации они близки к видам девонского рода *Pseudamplexus*, и можно предполагать их происхождение от последнего рода. Пока процесс этот не прослежен ввиду недостатка материала; на Урале в нижнем девоне они встречаются очень редко; в литературе нет никаких указаний по этому вопросу.

Древние виды *Thamnophyllidae* (*Thamnophyllum murchisoni* Pnk., *T. stachei* Pnk. и *T. hörnesi* Pnk.), как и все *Kodonophyllidae*, характеризуются хорошо развитым «ободком» (стереозоной) и простыми слабо вы-

пуклыми днищами, но в отличие от последних в толще ободка у них развивались маленькие правильные, как бы насаженные друг на друга колпачками, пузырьки, называемые «подковообразными» (рис. 3). У *Thamnophyllidae* эти пузырьки связаны всегда с веерообразным расположением септальных трабекул, которое, может быть, и обусловило их образование.

В индивидуальной изменчивости *Kodonophyllidae*, вероятных предков *Thamnophyllidae*, устанавливаются случаи веерообразного расположения септальных трабекул, как, например, у силурийского *Chonophyllum canadense* Billings (рис. 4). Появившись у непосредственных предков *Thamnophyllidae*, оно могло обусловить развитие подковообразных пузырьков. Решить этот вопрос можно изучением онтогенеза древнейших видов *Thamnophyllum*.

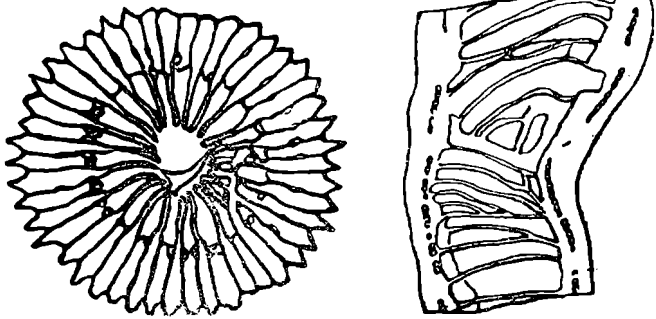


Рис. 3. Зачаточные «подковообразные» пузырьки у *Thamnophyllum murchisoni* Pnk. (из Penecke 1889).

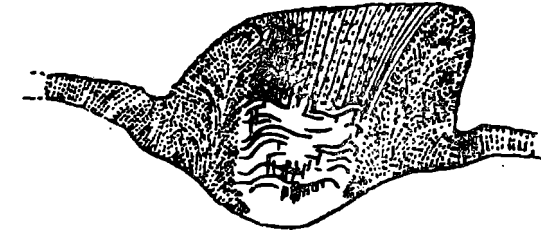


Рис. 4. Веерообразное расположение септальных трабекул у *Chonophyllum canadense* Bill. (из Lambe 1900).

Развитие подковообразных пузырьков и веерообразного расположения септальных трабекул сделалось наиболее стойким и легко определяемым признаком этого семейства, который, кроме того, послужил основанием для глубокого изменения всей организации представителей его. Подковообразные пузырьки, а не внешняя стенка сделали место прикрепления септальных трабекул (рис. 5); в силу этого внешняя стенка, утратившая свою функцию, начала редуцироваться, так что виды этого семейства часто были ребристыми на наружной поверхности, а массивные колонии их — всегда астреевидными. Верхние края септ, выпуклые, как у веера, обусловили оригинальную форму чашки с сильно выступающими бортами и округлым краем, которую можно называть «гексакоралльной» по ее сходству с чашкой *Hexacoralla*.

Thamnophyllidae были, повидимому, прекрасно приспособлены к различным условиям, что видно из того, что из всех древних семейств только это дожило до верхнего девона и процветало в нем. Такое предположение получает еще большую вероятность потому, что перечисленные выше особенности их конвергентно повторялись в строении скелета других семейств.

Филогенетические изменения *Thamnophyllidae* выражались только в изменении формы роста. Внутреннее строение скелета оставалось неизменным в основных чертах. В нижнем и среднем девоне существовал один род *Thamnophyllum* Pnk. с немногими, мало отличавшимися ветвисто-колонизальными видами; в среднем девоне от него отошел род *Macgeea*

Webst. с одиночной формой роста, а в верхнем — род *Pachyphyllum* Е. Н. с астреевидной формой колоний. У всех этих родов неизменно хорошо выражены были признаки семейства.

Каждая трабекула их септ имела форму линзы, и поперечные сечения веера трабекул получали веретеновидную форму с большим или меньшим утолщением в середине и ребристую (каринированную) боковую поверхность. Эта

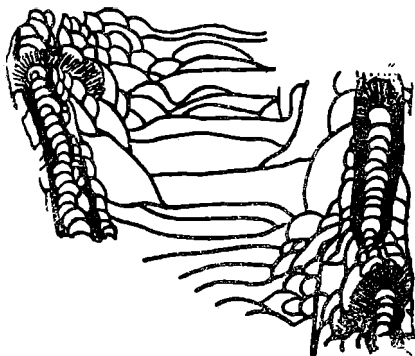


Рис. 5. «Подковообразные» пузырьки у *Thamnophyllum multizonatum* С. Reed (из С. Reed 1922).

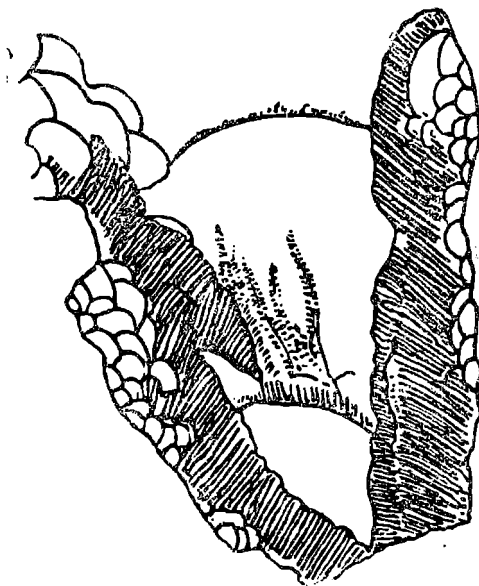


Рис. 6. Параллельное расположение септальных трабекул у *Glossophyllum primitivum* Soshk. (из Сошкиной 1949).

особенность так же конвергентно проявлялась в других семействах, как и завивание осевых концов септ некоторых *Macgeea* и *Pachyphyllum*.

Все отмеченные у *Thamnophyllidae* черты родовых, видовых или индивидуальных изменений оказались в соответствии с аналогичными особенностями ветвей других семейств, анализ которых дается ниже.

Семейство *Camprophyllidae*, родственное *Thamnophyllidae*, но существенно отличное от него по строению скелета, началось значительно позже (в середине эйфельского века) родом *Glossophyllum* Wdkd. Этот род характеризуется очень сложным онтогенезом, в котором можно отметить стадию *Kodonophyllidae* в области острия коралла и ряд стадий формирования признаков *Camprophyllidae*.

Различные представители этого рода (Wedekind 1924) характеризуются не одинаково сложным онтогенезом, в котором отражается различная степень их удаления от общего предка. Все они жили одновременно, и, таким образом, в течение короткого времени путем быстрой эволюции онтогенезов произошло образование первых *Camprophyllidae* из *Kodonophyllidae* (вероятно, из рода *Pseudamplexus* Weiss.).

На Урале найдены два вида *Glossophyllum*, у которых только на самых поздних стадиях онтогенеза появились некоторые черты *Camprophyllidae*. Их примитивность выражена, между прочим, и во внешней форме, которая изменялась от дисковидной до цилиндроконической. Первая характерна для ругоз древнего типа и никогда не появляется у ругоз нового типа.

Изучение изменчивости видов *Glossophyllum* обнаружило параллельное расположение септальных трабекул у конических и цилиндрических

экземпляров (рис. 6), тогда как у дисковидных экземпляров оно было веерообразным (рис. 7). И в этом, можно думать, наметилось будущее разветвление *Camporphyllidae*, так как к началу живетского века на Урале существовали уже две различные ветви этого семейства, именно *Charactophyllum* Simpson с веерообразным расположением и *Camporphyllum* E. H. с параллельным расположением септалных трабекул (рис. 8). Представителем первого является *Ch. antiquum* Soshk., известный пока только на Урале, а представителем второго — *C. soeticum* Schlüter, известный на Урале и в Эйфеле. Ранние стадии обоих характеризуются длинными септами. Но полная длина септ удерживалась до взрослых стадий только у некоторых индивидов *C. soeticum*, тогда как другие индивиды имели более или менее укороченные септы. Эти последние экземпляры и заставили Шлютера (1889) отнести *C. soeticum* к роду *Camporphyllum*, в диагнозе которого указаны укороченные септы. Но среди уральских представителей можно видеть экземпляры с длинными, иногда закрученными у оси, септами.



Рис. 7. Веерообразное расположение септалных трабекул у *Glossorphyllum discoideum* Soshk. (из Сошкиной 1936).

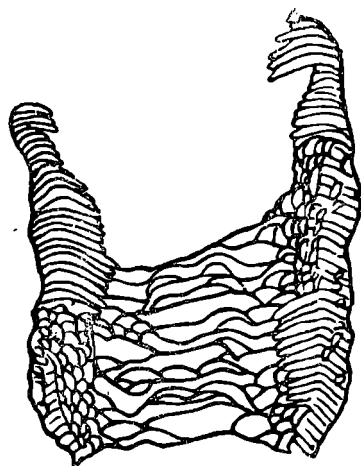


Рис. 8. Параллельное расположение септалных трабекул у *Camporphyllum* sp. (Средний Урал, р. Исеть).

В этой индивидуальной изменчивости длины септ у *C. soeticum* наметилась новая дивергенция *Camporphyllidae*, в результате которой со второй половины живетского и до конца франского века оформились две ветви, идущие от *C. soeticum* (рис. 9), — одна ветвь всегда короткосептных видов *Camporphyllum* и другая — всегда длиносептных видов родов *Neostriophyllum* Wdkd, *Thamnophyllum* Walth., *Mictorphyllum* L. et S., *Pseudoptychophyllum* Smith. То же самое можно сказать и о ветви с веерообразным расположением трабекул. Эволюция ее проще. Эта ветвь слагается из всегда короткосептных видов одного рода *Charactophyllum*, существовавшего в течение живетского и франского веков, и одной короткой ветви длиносептных видов рода *Heliophyllum* Hall (рис. 10), появившейся только со второй половины живетского века.

Таким образом, дивергенция на ветви длиносептных и короткосептных может считаться характерной чертой всего семейства *Camporphyllidae*. Предки этого семейства, составлявшие семейство *Kodonophyllidae*, также дивергировали на ветви длинно- и короткосептных, как это выяснено Веедекиндом (1927) при изучении рогов из силура Готланда.

Несомненно, длинно- и короткосептные виды имели различное строе-

ние мягкого полипа, дно которого у одних возвышалось, у других было плоским. Они, повидимому, были обитателями двух различных ниш, и эта способность приспособления к двум определенным нишам была, очевидно, стойкой чертой в эволюции сем. *Kodophyllidae* и его филогенетического продолжения — сем. *Campophyllidae*.

Можно предполагать, что *Thamnophyllidae* отделились от коротко-септных *Kodophyllidae*, так как почти все виды его на ранних стадиях онтогенеза имеют укороченные септы. В верхнем девоне во всех родах этого семейства появились виды с осевым завиванием септ, присущим

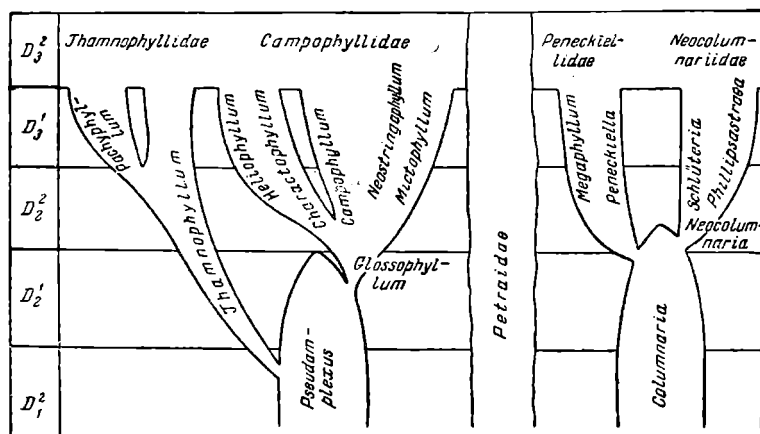


Рис. 9. Схема филогенеза живетских и франских родов рогов.

обычно длинносептным видам. Но и при осевом завивании септ в большинстве случаев сохранялось свободное от септ осевое пространство и дно мягкого полипа, очевидно, оставалось у них плоским.

У представителей сем. *Thamnophyllidae* и *Campophyllidae* наблюдается ряд конвергентно сходных признаков. Так, у *Charactophyllum* трабекулы септ расходятся веерообразно, как и у *Thamnophyllum*, но в первом случае каждый веер прикрепляется к нескольким простым пузырькам (рис. 11), тогда как во втором случае — к одному подковообразному пузырьку (рис. 5, 12). Внимательное изучение обоих случаев показывает, что у *Charactophyllum* чашка имеет менее выпуклые борта и край ее острый, а не закругленный, как у *Thamnophyllum*, и эпитека у него лучше сохраняется. В некоторых случаях, однако, сходство их так сильно, что даже опытные исследователи относят виды их к одному роду.

Если сравнивать ход эволюции ветвей длинносептных и коротко-септных *Campophyllidae*, имевших параллельное расположение трабекул, то в развитии этих родственных ветвей можно отметить проявление параллелизма. Так, конец живетского века является эпохой широкого распространения видов с сильным расширением септ на периферии среди коротко-септных видов *Campophyllum* и длинносептных видов *Neotrilingophyllum*.

Таким образом, в эволюции *Thamnophyllidae* и *Campophyllidae*, связанных близкими предками, удастся установить моменты дивергенции ветвей и в развитии последних — явление конвергенции.

Если проследить также эволюцию семейства *Peneckielidae* и *Neocolunnariidae* от живетского века и до конца франского, то и в ней можно отличить аналогичные явления. Выявление их помогает в достижении не-

обходимой ясности при установлении филогенетических связей и систематики.

Семейства *Репескиеллиды* и *Неоколоннариды* отделились от *Колоннариды* в виде двух ветвей. Процесс отделения одной может быть иллюстрирован онтогенезом *Neocolumnaria vagranensis* Soshk. На взрослых стадиях онтогенеза (рис. 13, *d, e*) этот вид имеет все черты семейства *Неоколоннариды*. Ободок его отнесен кнаружи широкой зоной пузырчатой ткани и бли-

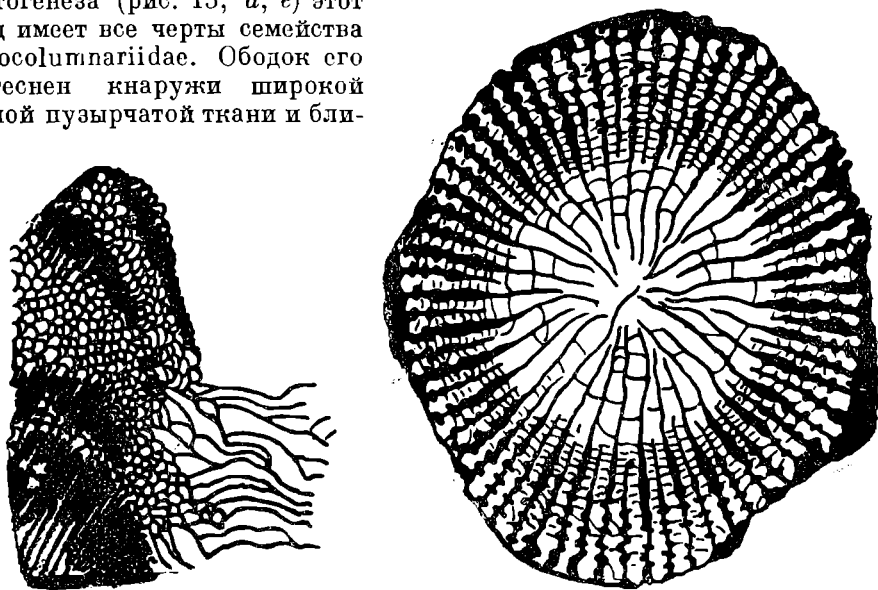


Рис. 10. *Heliophyllum aiense* Soshk. (Южный Урал, р. Ай).

зок к окончательному исчезновению, слабо выпуклые днища расщеплены и имеют осевую надстройку из дополнительных пластинок, подобно роду *Schlüteria*. На средних стадиях онтогенеза (рис. 13, *a, b, c*) эти чер-

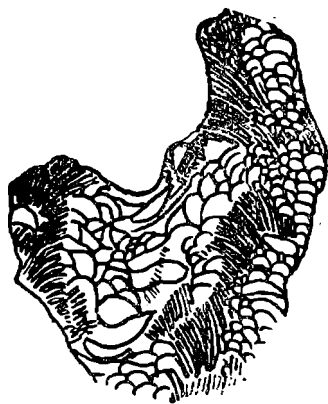


Рис. 11. Прикрепление септальных трабекул у *Charactophyllum antiquum* Soshk. (Средний Урал, р. Танчиха).

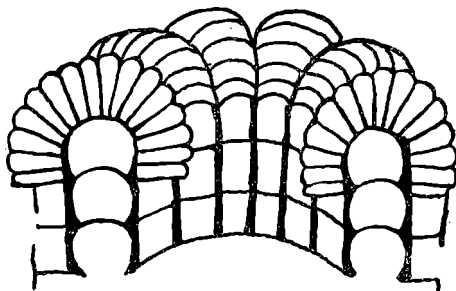


Рис. 12. Схема прикрепления септальных трабекул у *Thamnorhyllidae*.

ты выражены слабее, ободок построен, как у типичных *Columnaria*, днища лишены дополнительных пластинок, а пузырчатая ткань отсутствует.

Таким образом, на ранних стадиях онтогенеза кораллиты этого вида нельзя отличить от предкового рода *Columnaria* (рис. 14).

Аналогичные изменения переживал, вероятно, и вид *Columnaria sulcata* Goldf., который также характеризуется, при всех чертах рода *Columnaria*, развитием несвойственной ему пузырчатой ткани и должен быть отнесен к роду *Neocolumnaria* Soshk.

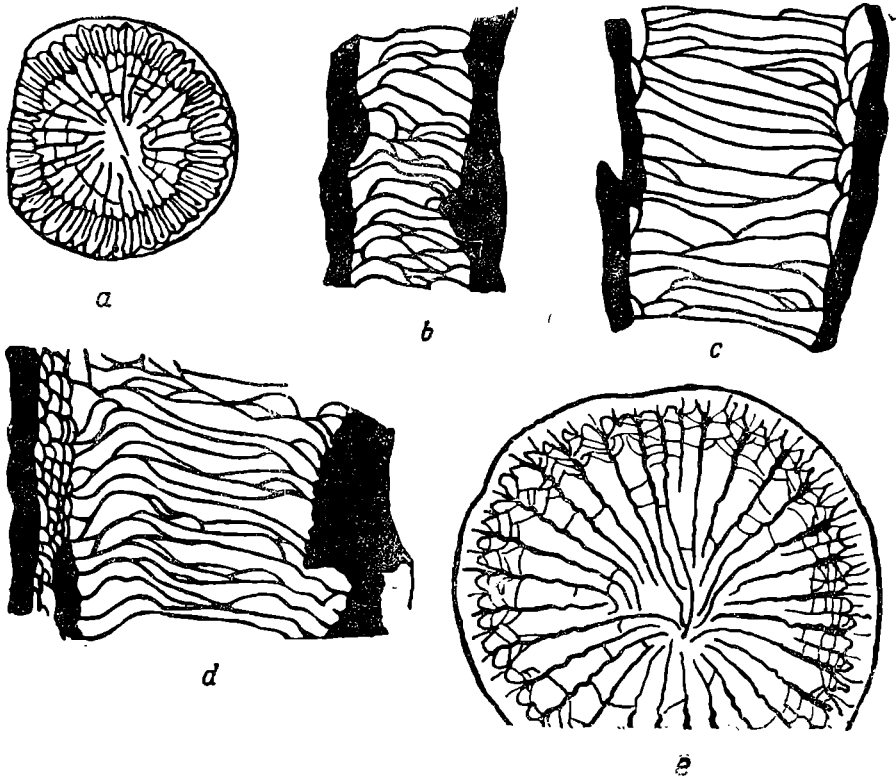


Рис. 13. Онтогенез *Neocolumnaria vigranensis* Soshk. (Северный Урал, Красная шапочка).

Семейство *Neocolumnariidae*, аналогично сем. *Camphryllidae*, дивергировало в начале франского века на два рода — *Schlüteria* Wdkd, с параллельным расположением септальных трабекул, и *Phillipsastraea* d'Orb. — с веерообразным их расположением. Виды *Phillipsastraea* даже современными исследованиями смешиваются с видами *Pachyphyllum* E. H., благодаря их конвергентному сходству, которое так ярко, что затемняет специфические, достаточно выдержанные, черты последнего. К ним относятся, характерные для *Pachyphyllum*, гексакоральная форма чашки, редукция эпитеки, парасидальное почкование и развитие подковообразных пузырьков, имеющих в поперечном разрезе двояковогнутую форму. У настоящих *Phillipsastraea* эти черты, как правило, отсутствуют.

У древнейшего представителя сем. *Peneckiellidae* — *Peneckiella brevisseptata* (Yoh) — отчетливо

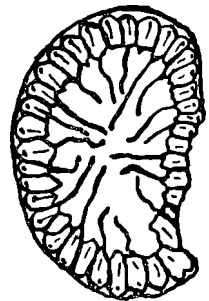


Рис. 14. Строение «ободка» у *Columnaria vulgaris* Soshk. (Северный Урал, р. Щугор).

выражены все черты рода *Peneckiella* и онтогенез того же характера, как у всех позднейших представителей этого рода, но уральские экземпляры его (из низов живецких отложений) в толще пузырчатой ткани имеют зону правильных пузырьков, сходных с подковообразными. Однако сходство это ограничивается только продольными разрезами; на поперечных разрезах двояковогнутых просветов их нет. Характер онтогенеза, развитие сильной эпитеки, бокаловидная чашка отличают этот вид от всех *Thamnohyllidae*, для которых характерны подковообразные пузырьки. Появление правильных пузырьков у *P. brevisseptata* заставляет считать эту особенность одним из многочисленных случаев конвергенции.

Аналогично сем. *Camprohyllidae*, у *Peneckiellidae* обычны утолщение септ и редукция их на периферии, завивание их осевых концов, радиальное расщепление их и т. п. Все это свидетельствует о широком проявлении конвергенции и параллелизма в эволюции и этого семейства. То, что виды его в большинстве случаев относятся исследователями к гетерогенным родам *Disphyllum* de Froni. и *Prismatophyllum* Simps., еще раз подтверждает это. Ланг и Смит (Lang and Smith 1935), описывая виды *Disphyllum*, часто названия видов сопровождают, кроме родовых, еще названиями, поставленными в скобках, как, например, *Disphyllum (Phacellophyllum) minus* (Roem.), *Disphyllum* (или *Macgeea*) *dubium* (de Blainv). В таких названиях отражено то, что опытный глаз исследователей улавливает различия представителей этих родов, замаскированные конвергенцией. Прежде всего, у многих видов *Schlüteria* и *Peneckiella* (рис. 15) пузырьки, расположенные около самой эпитеки, довольно правильные и их смешивают поэтому с подковообразными пузырьками *Thamnohyllidae*. Но нужно совсем немного внимания, чтобы увидеть, что пузырьки *Schlüteria* и *Peneckiella* примыкают к хорошо развитой внешней стенке и не являются единственной базой для прикрепления вееров септалных трабекул, тогда как настоящие подковообразные пузырьки развиваются у форм, лишенных внешней стенки, или, в случае развития последней, отделены от нее зоной горизонтальных диссепиментов. К ним прикрепляются целые веера септалных трабекул (рис. 5, 12).

У видов *Peneckiellidae*, так же как у *Camprohyllidae*, широко распространено утолщение септ на периферии и осевое завивание их. Эти особенности их также можно рассматривать как явление конвергенции.

В заключение следует указать, что проявление конвергенции в эволюции верхнедевонских ругоз не ограничивается случаями внешнего сходства тех или иных признаков видов или родов. В верхнем девоне получило яркое выражение конвергентное сходство типа строения скелета обоих подотрядов ругоз. Оба они, пройдя долгий и сложный путь эволюции, почти одновременно пришли к сходной форме вертикальных и горизонтальных элементов скелета. Сходство их строения сделалось настолько полным, что опытные исследователи часто не в состоянии отнести некоторые формы к различным подотрядам, семействам и даже родам. В 1941 г. мною представители различных подотрядов были отнесены даже к одному виду *Megaphyllum paschiense* Soshk.

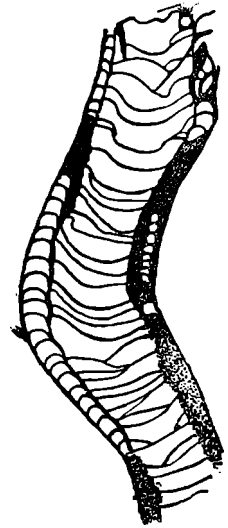


Рис. 15. *Peneckiella naliwkini* Soshk. * (из Сошкиной 1939).

Однако из этого не следует делать вывод о том, что в верхнем девоне эволюция ругоз из дивергентной перешла в конвергентную, и о том, что некоторые роды и виды имеют полифилетическое происхождение. Дело в том, что слияние таких неродственных групп в один род или вид является результатом недостаточно полного и тщательного их изучения. Правда, недостаточное изучение не всегда объясняется недостатком исследования, а очень часто неудовлетворительной сохранностью или неплнотой материала. Так, в случае с *Megaphyllum paschiense* обнаружить мою ошибку мне помогла только счастливая находка колонии этой формы с хорошо выраженным парасидальным почкованием (рис. 2), которое для древних ругоз является признаком подотряда. И хотя строение скелета кораллитов одинаково у всех колоний, я считаю необходимым выделить парасидальные колонии в особый вид *Camrophyllum borealis* sp. n. и отнести его к другому подотряду.

Отмеченные случаи конвергентного сходства неродственных форм, повидимому, связаны с регрессивным направлением изменений скелета верхнедевонских ругоз, которые по сравнению с древними в типе характеризуются упрощенным, хотя и высококонструктивным строением, без признаков специализации. Судя по тому, что развивавшиеся в верхнем девоне ругозы достигли пышного расцвета и виды их захватили громадные ареалы, можно думать, что морфологический регресс этой фауны обусловил ее биологический прогресс (Северцов 1939, стр. 267).

Конец среднего и верхний девон можно рассматривать как начало нового этапа в эволюции ругоз не только потому, что появился новый тип строения их скелета, но также и потому, что изменился и характер их эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

- Fr e s c h F. 1885. Die Korallenfauna des Oberdevons in Deutschland. Ztschr. Deutsch. Geol. Ges., 37, p. 21—130, pl. I—XI.
- 1886. Die Cyathophylliden und Zaphrentiden des rheinischen Mitteldevon. Palaeont. Abh., 3, (3), p. 115—234, pl. XIII—XX.
- H i l l D. 1935. British Terminology for Rugose Corals. Geol. Mag., 72, p. 481—519.
- L a m b e L. M. 1900. A Revision of the Genera and Species of Canadian Palaeozoic Corals. Geol. Surv. of Canada, Contr. to Canadian Palaeont., 4, (2), p. 97—197, pl. VI—XVIII.
- L a n g W. D. and S m i t h St. 1935. On the Genotype of Columnaria Goldfuss. Ann. Mag. Nat. Hist. (10) 16, p. 426—433, pl. XII.
- P e n e s k e K. 1894. Das Grazer Devon. Jahrb. K. K. Geol. Reichs. Anst., 1893, 43, p. 567—616, pl. VII—XIII.
- R e e d C. 1922. Devonian Fossils from Chitral and Pamirs. Palaeont. Indica. Mem. Geol. Surv. India, N. S., 6, No 2, p. 1—134, pl. I—XVI.
- S c h l ü t e r C. 1889. Anthozoen des rheinischen Mitteldevon. Abh. Geol. Specialkarte Preuss. Thuring. Staat., 8, (4), p. X+259—465, pl. I—XVI.
- Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции.
- Сошкина Е. 1939. Верхнедевонские кораллы Rugosa Урала. Тр. Палеонт. инст. Акад. Наук СССР, 9, в. 2, стр. 1—59, табл. I—XIV.
- 1936. Кораллы Rugosa среднего девона Северного Урала. Тр. Пол. Ком. Акад. Наук СССР, 28, стр. 15—76.
- 1949. Девонские кораллы ругоза Урала. Тр. Палеонт. инст. Акад. Наук СССР, 15, в. 4.
- S m i t h St. 1945. Upper Devonian Corals of the Mackenzie River Region. Canada. Geol. Soc. America. Spec. Papers, 59, p. 1—126, pl. 1—35.
- W a l t h e r C. 1928. Untersuchungen über die Mitteldevon — Oberdevongrenze. Ztschr. Deutsch. Geol. Ges., 80, p. 97—152.
- W e d e k i n d R. 1924. Das Mitteldevon der Eifel. Eine biostratigraphische Studie. Th. I. Die Tetracorallen des unteren Mitteldevon. Schr. Ges. Beförd. ges. Naturw. Marburg, 14 (3), p. VII + 91.
- W e d e k i n d R. 1927. Die Zoantharia Rugosa von Gothland. Sver. Geol. Undersök, ser. Ca, 19, p. 1—94 (+1), pl. I—XXX.

Б. С. СОКОЛОВ

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ГРУППЫ CHAETETIDA И ЕЕ ОТНОШЕНИЕ К ПОДКЛАССУ SCHIZOCORALLA

Со времени работ Фишера (Fischer von Waldheim 1830) и Эйхвальда (Eichwald 1829, 1860) «хететиды» стали широко известны в различных странах, однако только в последние годы начинают достаточно отчетливо вырисовываться их состав, систематика и отношение к Tabulata. Изучение огромного материала из палеозойских отложений СССР (несколько тысяч экземпляров), и прежде всего карбона Русской платформы, позволило установить большое разнообразие этой группы и выявить такие черты ее строения, которые совершенно исключают возможность нахождения хететид в составе Tabulata и приводят к необходимости их обособления в специальную группу. В качестве основных родов этой группы, тесно связанных друг с другом, я рассматриваю следующие: *Chaetetes* Fischer, 1829; *Chaetetipora* Struve, 1898; *Chaetetella* Sokolov, 1939; *Moskovia* Sokolov, 1939; *Fistulimurina* Sokolov, 1947 и несколько подродов (Соколов 1939, 1947). В таком именно составе (кроме *Fistulimurina*) группа Chaetetida и была выделена мною из Tabulata в 1939 г. Детальное микроскопическое исследование многих сотен шлифов и изучение цельных полипняков указанных родов позволяют в настоящее время фиксировать следующие специфические особенности Chaetetida, объединяющие их в особую группу:

1. Chaetetida полностью лишены септальных образований, характерных для всех семейств и родов Tabulata, Heliolitida и других подразделений Anthozoa.

2. Настоящие Chaetetida никогда не имеют промежуточного межстенного почкования, характерного для всех Tabulata.

3. Chaetetida размножаются делением (псевдосептальные выросты стенок) и базальным почкованием (наиболее типично для *Chaetetella*).

4. Chaetetida не имеют внутреннего сообщения между зооидами; они лишены пор.

5. Полипняки Chaetetida характеризуются капиллярной структурой ячеек и своеобразными плоскостями нарастания.

6. Ячейки Chaetetida характеризуются значительной изменчивостью и, благодаря неполному делению, часто дают меандрические формы (*Chaetetipora*).

7. Стенки некоторых меандрических Chaetetida имеют склонность к строматопоридному распаду на изолированные, столбикообразные вертикальные фрагменты (*Fistulimurina*).

8. Стенки ячеек многих Chaetetida отчетливо самостоятельные (*Moskovia*) или их разделение намечается тонкой темной полоской — швом (*Chaetetes*); отсутствие этого шва чаще всего, быть может, объясняется

перекристаллизацией. Несомненно, что такие черты, как незначительные размеры ячеек, совпадение дниц в смежных ячейках в выдержанные плоскости, раздельность стенки ячеек и некоторые другие, не являются свойственными только Chaetetida, однако в совокупности с другими, более важными признаками они приобретают специфическое значение, и группа в целом вырисовывается как вполне самостоятельная систематическая единица.

Перечисленные выше особенности хететид и, прежде всего, отсутствие септальных образований типа Anthozoa, отсутствие межстенного промежуточного почкования, размножение делением, хрупкое сложение полипниковых масс, обладающих волосовидными трубчатыми ячейками, и, с другой стороны, их меандричность — уже давно обратили на себя внимание палеонтологов, и в литературе неоднократно обсуждался вопрос об отнесении хететид то к водорослям, то к мшанкам Trepostomata, то к Alcyonaria или Tabulata или особому подразделению кораллов; известны случаи отнесения настоящих хететид и к строматопорам (*Carnegiea* Girty, 1907), близкие к которым формы открыты и мною. Не решая пока вопроса о систематическом положении группы Chaetetida в окончательной форме, я в кратком обзоре даю сравнение хететид (имея в виду главным образом типичную фауну палеозоя) с упомянутыми группами организмов.

а) С р а в н е н и е с в о д о р о с л я м и. Вопрос об отношении хететид к водорослям встает в связи с тем, что до недавнего времени в составе семейства Chaetetidae фигурировали такие роды, как *Pseudochaetetes* Haug, *Parachaetetes* Deninger и даже *Lithophyllum* Etheridge и *Solenopora* Dübowsky. Массивность сложения, своеобразное трубчатое строение и наличие горизонтальных потолочков, внешне аналогичных дницам, долгое время казались признаками, достаточно основательными для того, чтобы считать организмы, обладающие ими, — животными и наиболее близкими к Chaetetidae (т. е. к Tabulata). Такой точки зрения держались Пиа (Pia 1931), Хоу (Howe 1932) и некоторые другие, а у нас — Пчелинцев. Однако после ряда исследований и особенно последних работ Пиа (1937) можно считать решенным вопрос о водорослевой природе этих организмов; по своей структуре и характеру развития они резко отличаются от хететид и выделяются сейчас в особый порядок Solenopogasea из багрных водорослей (Rhodophyceae). Для сравнения с представителями Chaetetida я просмотрел шлифы различных известковых водорослей этой группы, причем они обнаружили настолько тонкую структуру трубочек, что она полностью исключает возможность существования в них многоклеточных организмов. «Трубочки» Solenopogasea, подразделенные «потолочками», приходится рассматривать как растительные клетки, а не как ячейки, в которых существовали сложно организованные зооиды. С отделением указанных выше родов от Chaetetidae, отпадает вопрос и о возможном родстве этих организмов с водорослями.

б) С р а в н е н и е с В р у з о а Т р е п о с т о м а т а. Вопросу сродства и даже родства хететид с Trepostomata значительное внимание уделялось и уделяется в западноевропейской литературе. Среди новейших авторов наиболее последовательным сторонником указанного взгляда является Петерханс (Peterhans 1927, 1929), который в ряде работ определенно указывает, что хететиды настолько приближаются к Trepostomata, что их следует рассматривать как уклонившуюся ветвь последних. Поскольку в основу этого вывода кладется изучение главным образом «мезозойских Chaetetidae», мы не имеем оснований ставить его под большое сомнение, тем более, что многие «мезозойские Chaetetidae» действительно обладают рядом признаков, сближающих их с мшанками, и, по всей ве-

роятности, действительно являются особой группой Bryozoa. Такие роды, как *Bauneia* Peterhans, *Blastochaetetes* Dietrich, *Chaetetopsis* Neumaуr и многие виды «*Chaetetes*» юры и мела, должны быть, видимо, включены в эту группу. Свойственное ее представителям размножение промежуточным почкованием резко отличает «мезозойских *Chaetetidae*» от палеозойской группы *Chaetetida*, хотя нужно иметь в виду, что виды с типичным для последней размножением делением выходят далеко за пределы палеозоя и не являются редкостью в более молодых отложениях. В качестве связующего рода между типичными хететидами и указанными мезозойскими родами обычно указывают *Monotrypa* Nicholson, действительно близкий к мезозойской группе и даже к некоторым видам палеозоя, описывавшимся ранее как *Chaetetes* (Дыбовский 1877; Эйхвальд 1860; Кейзерлинг 1846 и мн. др.), но ничего общего не имеющий с палеозойским *Chaetetes* Fischer и группирующимся вокруг него родами *Chaetetida*. То же самое можно сказать и относительно *Monotrypella* Ulrich, *Pseudomonotrypa* Reschetkin, *Dianulites* Eichwald и вообще мезозойских «*Monticuliporinae*», которые связываются с *Chaetetidae* западноевропейскими палеонтологами. Нужно, однако, сказать, что «мезозойские *Chaetetidae*» еще нуждаются в специальном изучении, и не все еще ясно в вопросе их взаимоотношения с настоящими хететидами. Это касается еще более молодого рода *Diplochaetetes* Weissermel (1913) из миоцена Африки. Что касается родства собственно палеозойских *Chaetetida* (*Chaetetes*, *Chaetetella*, *Chaetetipora*, *Moskovia*, *Fistulimurina*) и *Trepstomata*, то оно, на мой взгляд, полностью исключается. Мною была проведена специальная работа по микроскопическому изучению структуры палеозойских трепостомат и хететид, позволившая убедиться в полной независимости этих двух групп организмов. Все роды *Trepstomata*, сколько-нибудь приближающиеся к *Chaetetida* (*Dianulites* Eichwald, *Monotrypa* Nicholson и др.), отличаются полным отсутствием характерного для *Chaetetida* размножения делением и наличием специфических мшанковых признаков: в ряде случаев мезопор, акантопор и своеобразных вздутый стенки, периферического ее утолщения, правильных тонких стенок очень мелких ячеек, иногда дифференцированных, часто неполных и меняющихся в процессе роста днищ и т. д. Если к этому добавить особенности онтогенетического развития *Trepstomata*—стадии протоэции, анцеструлы,— совершенно не свойственные *Chaetetida* и вообще *Coelenterata*, а типичные лишь для мшанок, то коренные отличия между *Chaetetida* и *Trepstomata* не будут вызывать никаких сомнений. Наши исследования, вместе с тем, позволили убедиться, что такой признак хететид, как слитная стенка ячеек, сближавшаяся рядом палеонтологов со стенкой *Trepstomata Amalgamata*, совсем не является бесспорным, так как раздельность стенки обнаружена у многих видов *Chaetetes* и она является типичным признаком *Moskovia*. Критическое отношение к этому признаку (Оаклей 1936; Лекомт 1939 и др.) сейчас приобретает еще большее значение и рушит одну из наиболее существенных связей, воздвигавшихся сторонниками мшанковой природы хететид.

Различие между *Trepstomata* и кораллами было прекрасно обосновано в работах Ульриха и Басслера и особенно Камингса (Cumings 1912). Таким образом, родственными мшанками (*Trepstomata Amalgamata*) могут быть только указанные мезозойские представители «*Chaetetidae*», и с отделением их от палеозойской группы *Chaetetida* отпадает вопрос о родстве собственно хететид с Bryozoa.

с) Сравнение с кораллами Anthozoa. Хотя М. Эдвардс и Гейм и поместили *Chaetetidae* в пределах класса коралловых полипов, однако их последователи в течение почти целого столетия не

могут найти общего языка в определении более точного их места в систематике класса и относят их то к Tabulata, то к Hexacoralla, то к Alcyonaria, то к Schizocoralla. Возражая сторонникам бризоидной природы Chaetetidae и опираясь на данные сравнительного изучения родов *Chaetetes* и «*Monticulipora*», Никольсон (1879) впервые с наибольшей определенностью высказался за отнесение Chaetetidae к альционариям, и с тех пор эта точка зрения защищалась всеми, кто не отделял Chaetetidae от Tabulata и видел в последних искусственное подразделение, члены которого рано или поздно найдут свое место в естественной системе Alcyonaria. Накапливающиеся факты, однако, оказывают все большее сопротивление возможности размещения Tabulata в Alcyonaria, а Chaetetida не уместятся даже в рамках Tabulata. Специально вопрос об отношении Chaetetida к Alcyonaria был недавно разобран Окуличем (1936) и решен отрицательно; в этом же смысле высказывается Лекомт (1939) и ряд других палеонтологов. Не соглашаясь со всеми выводами этих авторов относительно систематического положения хететид, я в то же время не могу не согласиться с убедительностью их аргументации относительно независимости хететид от альционарий, которые характеризуются своеобразным роговым или карбонатным скелетом, построенным из склеродермитов, наличием настоящих септальных образований, размножением почкованием и такой анатомией зооподов, которую трудно предположить у хететид. Эта аргументация имеет одинаковое значение и для тех, кто выделяет Chaetetida из Tabulata, и для тех, кто их рассматривает вместе. Будучи сторонником независимости хететид от альционарий, Окулич, вместе с тем, исключает их и из Tabulata, основываясь, прежде всего, на способе их размножения делением и на отсутствии каких-либо настоящих септальных образований типа Zoantharia. Эти выводы также совершенно правильны. Однако, выделяя хететид из Tabulata, Окулич идет еще дальше и, объединяя их вместе с Tetradiidae и Heliolitidae, устанавливает новый подкласс Anthozoa Schizocoralla. Последнее обстоятельство вызывает уже ряд крупных возражений, так как подкласс Schizocoralla оказывается еще более искусственным построением, чем старая группа Tabulata, и не может претендовать на какую бы то ни было роль в естественной систематике Anthozoa (см. стр. 334).

Исходя из тех же соображений, хететиды были выделены из Tabulata и мною (1939) и получили название группы Chaetetida, вопрос о систематическом положении которой не решался ввиду недостаточности сравнительных данных. В настоящее время я располагаю значительно большим количеством данных и делаю попытку направить решение вопроса в совершенно новом аспекте. Прежде чем перейти к этому, необходимо указать, что большинство русских и западноевропейских палеонтологов продолжает рассматривать хететид в составе Tabulata, критически относясь к подклассу Schizocoralla, получившему признание лишь в Америке. Весьма вероятно, что одной из причин отрицательного отношения палеонтологов к обособлению хететид из Tabulata является неудачность выделения указанного подкласса, и если бы Окулич ограничился только обособлением Chaetetidae и Heliolitidae, то его аргументы звучали бы более убедительно. Не менее важно и то, что мы слишком привыкли к рассмотрению хететид в составе Tabulata, тем более, что семейство Chaetetidae в представлении ряда исследователей до сих пор включает в себя типичных представителей Anthozoa. Из числа последних назовем *Tetradium* Dana, *Beaumontia* Edw. et Haime, *Dania* Edw. et Haime. Однако первый из них, известный только из ордовика, имеет 4 настоящие септы и образует особый отряд в Tabulata; в вегетативном размножении этой группы,

вопреки установившемуся мнению, крупную роль играет нормальное почкование; второй имеет поры и, несомненно, относится к Favositacea, будучи наиболее близким к роду *Michelinia*; третий, совершенно лишенный септальных образований и размножающийся промежуточным почкованием, ближе всего стоит к сем. Lichenaridae из Tabulata и также должен быть исключен из сем. Chaetetidae. Добавим к этому, что различие между *Chaetetes* и *Tetradium* прекрасно обосновано Окуличем в более ранней работе (1935), однако в дальнейшем (1936) он без должных оснований изменил свою точку зрения и искусственно объединил их в подкласс Schizocogalla. Против выделения *Chaetetes* из Tabulata резко выступил в последнее время Лекомт (Lecompte 1939), отметивший, что незначительность диаметра ячеек *Chaetetes* не является свойственной лишь ему, что размножение делением может быть отмечено и у некоторых *Alveolites*, что им якобы открыты септальные образования у *Chaetetes* и что *Chaetetes* ближе стоит к *Favosites*, чем к *Heliolites*. Вместе с тем, давая общую характеристику типичных черт *Chaetetes*, Лекомт отмечает: 1) размножение рода исключительно делением и полнейшее отсутствие почкования, 2) полнейшее отсутствие пор, 3) типичное отсутствие септ, 4) тенденцию днщц располагаться на одинаковом уровне в соседних ячейках, 5) слитность стенок ячеек и 6) их незначительные размеры по сравнению с другими Tabulata за исключением некоторых *Calipora* и, может быть, *Alveolites*.

Не останавливаясь на противоречивости некоторых заключений автора, укажу, что из приводимых возражений заслуживают внимания только два: открытие септальных образований у *Chaetetes* и размножение делением у некоторых настоящих Tabulata, что будто бы стирает коренные различия между *Chaetetes* и Tabulata. Внимательное изучение работы Лекомта показывает, однако, что намеки на септальные образования (незначительная грануляция стенки) могут быть, по существу, отмечены только для одного вида *Ch. lonsdalei*, который ранее относился Шлютером (Schlüter 1889) к *Calamopora* и, судя по изображениям Лекомта, ближе стоит к *Calipora* или *Alveolites*, чем к *Chaetetes*, и, может быть, как намекает и сам автор, заслуживает выделения в новый род.¹ Это «открытие» теряет, таким образом, значение, и, не будучи в нем уверен, автор сам пишет, что не может этим шпикам придавать особую важность. И действительно, трудно себе представить организм с одновременным присутствием и псевдосептального выступа и настоящих септ, если только это не представитель *Alveolitidae*, у которых одна из септ очень часто гипертрофируется в своем развитии. Ссылаясь на явление размножения делением у Tabulata, Лекомт прежде всего и имеет в виду *Alveolitidae*, высказывая предположение, что сильно развитый септальный шпик, возможно, и не имел иного назначения, как для деления. Это заключение, однако, требует доказательств, но если даже оно и будет подтверждено, то такой способ размножения можно будет рассматривать как редкую и частную форму, подобную размножению *Tetradidae*, так как для обеих групп доказано и характерно размножение промежуточным почкованием, типичным для всех Tabulata и большей части палеозойских Anthozoa. Таким образом, отпадает и второй аргумент и остаются в силе те характерные признаки *Chaetetidae*, которые перечисляет Лекомт, придающие этим организмам значительную индивидуальность и на основании которых хететиды были обособлены мною из Tabulata.

¹ Последний и был выделен еще в 1886 г. под названием *Rhaphidopora* Nicholson et Foord.

Из представителей класса Anthozoa элементы размножения делением известны у *Nehasogalla*, но там этот способ вегетативного размножения иначе выражен, и мысль о возможности родственных отношений между хететидами и *Nehasogalla* в настоящее время оставлена. Я не буду поднимать этого, как кажется, правильно решенного вопроса и ограничусь лишь замечанием, что эта точка зрения поддерживалась в свое время Штукенбергом (1895). Таким образом, приведенные данные, и прежде всего отсутствие всяких следов септальных образований, позволяют противопоставлять хететид не только кораллам *Tabulata*, но и, видимо, всем Anthozoa.

д) Сравнение с *Hydrozoa*. Вопрос о сходстве и возможном родстве *Chaetetida* с *Hydrozoa* встает по существу впервые, хотя о нем уже давно можно было говорить, основываясь на чисто внешних признаках и том обстоятельстве, что некоторые представители хететид получили даже такие названия, как *Ch. stromatoporoides* Roemer (1897), и были прямо отнесены к строматопорам, как *Carnedgiea* Girty (1907, 1913), весьма близкий к *Chaetetipora* Struve (1898) из типичных каменноугольных *Chaetetida* и отчасти к *Myriopora* Volz (1904), относящемуся к верхнепалеозойским миллепоридам. Сミス (Smith 1932, 1934) отмечал также сходство *Chaetetes* с родом *Labechia*, который сам долгое время находился в составе *Tabulata*. Однако этот автор, так же как и Л. Смирн (L. Smith 1925), оперировал в своих рассуждениях не с типичным *Chaetetes*, а с группой видов (и прежде всего *Ch. etheridgei* Thoms.), характеризующихся меандрическими ячейками и иногда прерывающейся стенкой; явление меандричности они рассматривали как патологическое, связанное с неполным делением в результате недостаточно энергичной секреторной деятельности. В настоящее время можно с уверенностью сказать, что заключение английских палеонтологов ошибочно, так как меандрические хететиды представляют собою не патологическую группу, а вполне самостоятельный род *Chaetetipora*, установленный русским палеонтологом Струве еще в 1898 г. Этот род необычайно широко распространен в карбоне СССР, и многие его виды имеют руководящее значение в стратиграфии. Принимая, таким образом, меандрических хететид, как группу, занимающую совершенно определенное место в филогении *Chaetetida*, мы имеем основание и подмеченное английскими палеонтологами сходство их с *Labechia* рассматривать как нечто большее, чем простую аналогию в общем характере строения скелета.

В числе внешних гидрозойдных черт *Chaetetida* можно назвать следующие (в последовательности возрастающего значения): 1) пластинчатость и слоистость нарастания многих форм *Chaetetella* и *Chaetetipora*, 2) легкое расслаивание полипняков на изгибающиеся пластины по уровням совпадающих горизонтов дниц и линиям перерывов и замедлений роста, напоминающих латилиамны ценостеумов строматопор, 3) значительное утолщение вертикальных скелетных элементов ряда групп видов *Chaetetes* (*Boswellia*), *Chaetetipora* и др., 4) лябехиоидное строение дниц многих *Chaetetipora* и *Fistulimurina*, 5) склонность ячеек к меандрическому, петельчатому строению, приближающемуся к строматопоридному или миллепоридному (ср., например, роды *Chaetetipora* и *Carnedgiea*, с одной стороны, и роды *Stromatopora* и *Myriopora* — с другой), и, наконец, 6) распадение меандрической стенки *Fistulimurina* на вертикальные столбикообразные фрагменты, близкие к таковым у строматопор и, прежде всего, у каменноугольных *Labechiidae*. К этому необходимо также добавить близость в микроскопической структуре скелетных элементов у *Chaetetida* и *Stromatoporoidea*. Весьма любопытно, что черты внешнего сходства

между некоторыми группами видов *Chaetetida* и *Stromatoporoidea* наблюдаются на всем протяжении их геологической истории — во многом очень близкой. Так, в ордовике они могут быть отмечены для *Chaetetes* и *Strophochetus* (Камингс 1908); в девоне для *Chaetetes* (или *Chaetetella*) и *Stromatopora*; в нижнем карбоне для *Chaetetipora* и *Fistulimurina* и *Labechia*; в верхнем палеозое тип *Chaetetipora* и *Carnedgia* и *Myriopora* (близкой к строматопорам); сходные типы сохранились и в мезозое. Для дальнейшей разработки вопроса о систематическом положении *Chaetetida* и, быть может, его решения большой интерес представляет открытие рода *Fistulimurina* (Соколов 1947), позволяющее говорить о сравнении хететид и строматопор уже на основании принципиально близких элементов строения. Этот род характеризуется присутствием своеобразных фистулообразных вздутых меандрической стенки ячеек, нередко обособляющихся в изолированные столбики или пучки столбиков со следами осевого канала. Горизонтальные элементы строения при этом очень часто имеют лябехиоидный характер (расщепленные, пересекающиеся и вздутые днища — пузыри) и сам род кажется занимающим промежуточное положение между *Chaetetipora* и *Labechia*, гидророзидная природа которой была доказана еще Линдстремом (1873, 1876). Особенно близкими к *Fistulimurina* кажутся *Labechia carbonaria* Smith (1932) из карбона Англии и некоторые другие *Labechiidae* верхнего девона и карбона.

Принадлежность *Fistulimurina* к *Chaetetida* не вызывает сомнения, так как этот род имеет тот же тип вегетативного возрастания и ту же структуру меандрических ячеек, что и *Chaetetipora*, и связывается непрерывным рядом промежуточных форм с *Chaetetipora* и далее с *Boswellia* и *Chaetetes*.

В этом ряду правильная полигональная сетка ячеек *Chaetetes* постепенно становится более грубой и утолщенной у подрода *Boswellia* и переходит в меандрическую систему *Chaetetipora*, вначале намечающуюся округлением углов и изгибом стенки (при неполном делении) и затем переходящую в сильно вытянутые петли не замыкающихся ячеек; стенки последних далее приобретают четковидное (и фистулообразное в продольном сечении) очертание у *Fistulimurina* и начинают распадаться на изолированные фрагменты, имеющие облик столбиков *Labechiidae*. Весь ряд этих форм является бесспорно родственным и кажется близким *Hydrozoa*. Он не является филогенетическим в полном смысле этого слова, так как фиксирует разнообразие и изменчивость *Chaetetida* лишь в карбоне, однако, вместе с тем, он отражает то состояние эволюции хететид, которого достигли отдельные ветви этой группы в эпоху ее наибольшего расцвета. Корни *Chaetetida*, видимо, лежат в кембрии, так как уже в среднем и верхнем ордовике мы видим, с одной стороны, типичных *Chaetetes*, описанных Оаклеем (1936) из Сев. Америки и мною из Колымского края, а с другой — таких представителей *Hydrozoa*, как *Strophochetus*, стоящий, как кажется, довольно близко к *Chaetetes*. Силурийская фауна нам почти не известна, но в девоне мы знаем и строматопоронидных *Chaetetella*, и первых представителей группы *Ch. boswelli* Her. (*Boswellia*), и наиболее правильных *Chaetetipora* (Ср. Азия, Урал, Воркута, Динанская мульда, Эйфель). Расцвет *Chaetetes* и *Chaetetipora* падает на нижний карбон, и здесь же появляется впервые родственная первому *Moskovia*, с отчетливо самостоятельной стенкой ячеек, и родственная второму *Fistulimurina*, с тенденцией к распадению меандрической стенки, также имеющей отчетливый шов. К верхнему карбону типичные *Chaetetes* вообще исчезают и остаются *Boswellia* и меандрические *Chaetetida*; из последних интересен род *Carnedgia* из верхнего карбона Сычуани. К лябехи-

оидным Chaetetida карбона кажется близко стоящей предшественница мезозойских миллепорид *Muriopora* из верхнего палеозоя Суматры, у которой, по словам Фольца (1904), столбики соединяются в неправильные и нередко замыкающиеся стенки и между ними отчетливо развиваются днища. Много общего с Chaetetida обнаруживают и мезозойские Stromatoporoidea, описанные главным образом японскими (Yabe and Sugiyama 1930 и др.) и американскими палеонтологами. Бросая общий взгляд на эволюцию хететид, приходится отметить, что развитие основной части этой группы шло по линии прогрессивного возрастания роли неполного деления и изменчивости меандрической стенки, которая при своем распаде обнаружила ряд строматопороидных черт. Вопрос о систематическом положении Chaetetida мы не решаем окончательно, однако приведенные выше факты и сделанный обзор сравнения хететид с водорослями, мшанками и кораллами а priori позволяют думать, что Hydrozoa является едва ли не единственным классом, с которым эта своеобразная группа может быть связана. Она приближается к Hydrozoa и по общей примитивности скелетной организации, и по незначительности размеров индивидов, лишенных, судя по всем данным, типичной для Anthozoa системы радиальных перегородок, и по общему характеру вегетативного возрастания.

Если бы дальнейшие исследования доставили еще дополнительные факты возможного родства Chaetetida и Hydrozoa, то их можно было бы рассматривать как особую группу Hydrozoa, равноценную по своему таксономическому значению группе Stromatoporoidea. Последняя некоторыми палеонтологами повышается в ранге до самостоятельного класса кишечнополостных, родственного Hydrozoa; весьма вероятно, что в будущем это повышение окажется необходимым и для Chaetetida.

В заключение даем следующий новый диагноз Chaetetida: Колониальные полипняки, сложенные полигональными, неправильными или меандрическими ячейками, подразделенными днищами и нарастающие в форме сферических масс или пластин. Никаких следов септ или септальных образований не имеют; наблюдающиеся псевдосептальные выступы несут исключительно функцию размножения. Последнее происходит продольным делением или базальным почкованием; промежуточное почкование у всех представителей Chaetetida полностью отсутствует. Сообщения между зооидами (гидрантами) нет; поры отсутствуют. Стенки соседних ячеек слитные или обособленные. Диаметр нормальных ячеек от 0.15 до 1.2 мм (обычно до 0.75 мм); у меандрических — может значительно увеличиваться в одном направлении за счет неполного деления. Возраст: средний ордовик — мезозой.

О ПОДКЛАССЕ SCHIZOCORALLA

Рассматривая Tabulata как единицу, совершенно лишенную реальной систематической ценности и представляющую собою временное искусственное объединение различных групп кораллов, еще не нашедших своего места в естественной систематике, Окулич (1936) сделал попытку обособить из Tabulata три семейства Heliolitidae, Chaetetidae и Tetradidae в новом подклассе Schizocoralla, придав выделенным семействам значение отрядов.

Имя нескольких предшественников (Верилл 1867—1872; Линдстрем 1873—1876; Никольсон 1879; Бурн 1900 и др.), неудачно пытавшихся ликвидировать Tabulata как самостоятельное подразделение Anthozoa,

Окулич пошел еще дальше, но, как мы увидим, добился лишь создания новой искусственной систематической единицы и совершенно произвольного распределения остальных семейств между *Alcyonaria* и *Tabulata* в его понимании, — т. е. как временного подкласса *Anthozoa*, объединяющего примитивных колониальных кораллов неизвестного происхождения.

До сих пор не появилось достаточно аргументированной критики работы Окулича и, судя по новейшим американским работам, даже таким, как справочное руководство Шаймера и Шрока (Shimer and Shrock 1944), подкласс *Schizocoralla* входит в систематику как подразделение даже более полноценное, чем *Tabulata*. Последние авторы, помимо родов, указанных Окуличем, включают в *Schizocoralla* еще один род — *Fletcheria* (= *Pychnostylus*), резко отличный от всех них, что еще более увеличивает искусственность нового подразделения. Сумбурность современных американских представлений о систематике кораллов достаточно ясно иллюстрируется распределением родов в книге этих авторов.

В качестве характерных черт *Schizocoralla* Окулич указал: незначительность величины кораллитов, отсутствие пор, многочисленность днщ, слитность стенок, присутствие вертикальных пластинок, служащих для разделения полостей кораллитов (размножения), присутствие в ряде случаев столбика и отсутствие настоящих септ типа *Zoantharia*. Из всех этих черт основными приходится считать размножение делением и отсутствие настоящих септ, так как остальные признаки характеризуют и многие другие группы кораллов, что уже отмечалось попутно в работах Вейссермеля (1937) и Лекомта (1939).

В качестве положительного факта исследования Окулича нужно рассматривать хорошо аргументированное обособление от *Tabulata* и *Alcyonaria* родов *Chaetetes* и *Heliolites*, однако в отношении *Tetradium* это сделано недостаточно обоснованно и уже без всяких серьезных обоснований произведено их объединение в новом подклассе, в то время как *Favositidae*, *Syringoporidae* и *Halysitidae* перенесены в *Alcyonaria*.

Это объединение тем более странно, что в работе, вышедшей годом раньше, Окулич (1935) весьма убедительно обосновал различие между *Chaetetidae* и *Tetradidae*, подчеркнув такие важные особенности, как различный способ размножения, различное устройство «септ», нередко полную свободу кораллитов *Tetradium*, приводящую к различного типа кустистым полипнякам, и постоянную слитность стенок кораллитов у *Chaetetes*; присутствие столбика у некоторых *Tetradium*; различия в форме кораллитов (и, следовательно, зооидов); совершенно различное геологическое распространение (ордовик у *Tetradium* и карбон у *Chaetetes*), и сделал вывод, что *Tetradidae* образуют самостоятельную группу в эволюции *Anthozoa* («Protoanthozoengruppe»).

Пересматривая свои взгляды и исходя из того, что эти кораллы не могут быть помещены в *Alcyonaria* или *Rugosa*, в дальнейшем Окулич нашел, что и *Heliolites*, и *Chaetetes*, и *Tetradium* имеют общий способ вегетативного размножения с помощью простого деления. При этом он был вынужден у *Heliolites* в качестве основных кораллитов рассматривать трубки промежуточного скелета, наделяя зооидов аутопор особыми функциями в жизни колонии.

Постулируя это абсолютно недоказуемое положение, Окулич вынужден отрицать совершенно очевидный факт наличия у *Heliolites* настоящих септальных образований и принять эту черту как второй основной признак подкласса *Schizocoralla*. Таким образом, и своеобразный, безупречно истинный, а не ложный, септальный аппарат *Tetradium* ему пришлось наделить только функцией размножения (!), в то время как он сам отмечал

(1935) у *Tetradium* почкование и выделил новый колониальный род в Tetradidae — *Prismostylus* (= *Primatostylus*), совершенно лишенный септ и размножающийся, естественно, только промежуточным почкованием.

Рассмотрение трубок промежуточного скелета *Heliolites* как зооидных заставило Окулича встать на точку зрения диморфизма этих кораллов и, следовательно, резко противопоставить Heliolitidae двум другим группам. Характерно, что при этом он не касается таких родов, как *Propora*, *Plasmoporella*, *Camptolithus* и других, у которых полностью отсутствует трубчатый ретикулум; они бы поставили автора в затруднительное положение и с воскрешенной им теорией диморфизма, и размножением Heliolitidae делением, и якобы отсутствием у них настоящих септ.

Крупные различия между Heliolitidae, Chaetetidae и Tetradidae, ставшие еще более резкими при непосредственном сравнении, заставили автора фиксировать даже такие случайные явления, как тетрагональное очертание трубок *Heliolites* и *Chaetetes* и появление в последнем иногда 4 продольных пластинок.

Таким образом, если выделение этих групп организмов в качестве самостоятельных отрядов Heliolitina, Chaetetina и Tetradina было естественным, то объединение их вместе, безусловно, искусственно и не оправдано ни с точки зрения филогенетической, ни с точки зрения утилитарной систематики, хотя как будто бы Данбар (Dunbar 1945) в последней и видит положительную сторону классификации Окулича.

Группа Heliolitida является несомненным представителем Anthozoa, имея прекрасно развитый септальный аппарат с фиксированным числом септ и размножаясь с помощью своеобразного ретикулярного почкования, тогда как группа Chaetetida занимает совершенно особое место в систематике, действительно размножается делением и не имеет настоящих септ, но вместе с тем характеризуется такими чертами, которые ближе всего ставят ее в связь с Hydrozoa. Что касается возможности объединения этих двух групп, то она исключается потому, что мы не имеем достаточных данных рассматривать Chaetetida как Anthozoa, так как они полностью лишены септального аппарата, и потому, что морфологическое их сходство касается лишь одного элемента строения — ретикулума *Heliolites* и ячеек *Chaetetes*, которые вряд ли являются образованиями гомологичными. Различие между этими группами увеличится еще более, если попытаемся сравнивать не только два рода *Heliolites* и *Chaetetes*, как делал Окулич, а и такие, как *Protaraea*, *Propora*, *Trochiscolithus*, *Plasmopora* и *Chaetetipora*, *Moskovia*, *Fistulimurina*.

Я не разделяю точки зрения Окулича о диморфизме Heliolitidae, но если бы принять и ее, тогда невозможность объединения этих двух групп стала бы еще более очевидной.

В отношении Tetradidae первоначальная точка зрения Окулича представляется более справедливой, так как это действительно особая ветвь в эволюции кораллов — крупного таксономического значения, но безусловно не родоначальная для Rugosa, так как основные стволы последних появляются одновременно с *Tetradium* и имеют своих еще более ранних предшественников. Нам кажется, что Tetradidae должны быть пока оставлены в подклассе Tabulata, так как 1) характеризуются общими внешними признаками этих кораллов, 2) имеют настоящий септальный аппарат, 3) размножаются промежуточным почкованием, частным случаем которого является и септальное деление, и 4) характеризуются такими же типами полипняков, которые характерны и для синхроничных с ними Halysitidae, Lichenariidae и, отчасти, Columnariidae. Промежуточные между Tabulata и Rugosa черты Tetradidae несомненны, но это тем более

отдаляет их от Schizosoralla. Утверждение Окулича, что Tetradiidae не имеют настоящих септ и размножаются делением, я считаю ошибочным и противоречащим его же собственным данным (1935). По этой и указанным выше причинам они не могут быть объединены с Chaetetidae и Heliolitidae, тем более, что обособление этих групп заставило бы сохранить подкласс Schizosoralla только для Tetradiidae. Хронологически Tetradiidae предшествуют Heliolitidae, но, как показывают филогенетические данные, развитие последних связано с семейством Protaraeidae, в то время как Tetradiidae образуют короткую самостоятельную ветвь Anthozoa, вымершую уже в ордовике и не давшую ни одной новой группы кораллов. Хронологический разрыв их с Chaetetidae уже отмечался выше.

Таким образом, мы приходим к убеждению, что подкласс Schizosoralla Окулича является совершенно искусственным построением и не имеет права на существование в естественной систематике кораллов. Если даже, придерживаясь точки зрения Окулича, смотреть на Tabulata как на собрание кораллов неопределенного систематического положения, то создавать еще одну временную систематическую единицу, возводя ее к тому же в ранг подкласса, вряд ли целесообразно. Аргументы, приведенные мною (1939—1947) и Джонсом и Хилл (1940) в пользу самостоятельности и независимости групп Chaetetida и Heliolitida, кажутся достаточно основательными, чтобы отказаться от этого нового, совершенно условного и ненужного подразделения.

ЛИТЕРАТУРА

- Соколов Б. С. 1939. Стратиграфическое значение и типы Chaetetidae карбона СССР. ДАН, 23, № 4.
 — 1947. Новый род *Fistulimurina* из гр. Chaetetida. ДАН, 56, № 9.
 Штукемберг А. А. 1895. Кораллы и мшанки каменноугольных отложений Урала и Тимана. Тр. Геол. ком., 10, № 3.
 Bourne G. C. 1900. The Anthozoa, in Ray Lankester, A Treatise on Zoology, pt. 3.
 Cummings E. R. 1908. The Stratigraphy and Paleontology of the Ordovician Rocks of Indiana. Indianapolis.
 — 1912. Development and Systematic position of Monticuliporidae. Bull. Geol. Soc. America, 23.
 Dunbar C. O. 1945. Amer. Journ. of Science, 243, № 3, p. 166—168.
 Dubowsky V. 1877. Die Chätetiden d. ostbaltischen Silurformation. Verh. Russ. miner. Ges. St.-Petersb.
 Edwards M. and Heim J. 1850—1854. A monograph of the British fossil Corals.
 Eichwald E. 1829. Zoologia specialis... Vilnac.
 — 1860. Lethaea rossica, 1.
 Fischer de Waldheim G. 1830. Oryctographie du Gouvernement de Moscou.
 Girty G. H. 1907. Descriptions of New Species of Upper Paleozoic Fossils from China. Proc. U. S. Nat. Mus., 33.
 Howe M. A. 1932. The geologic importance of the limesecreting Algae... Prof. Pap. U. S. Geol. Surv., No 170.
 Jones O. A. and Hill D. 1940. The Heliolitidae of Australia... Proc. Roy. Soc. Q., 51, No 12.
 Keyserling A. 1836. Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in das Petschora Land.
 Lecompte M. 1939. Les tabules du Devonien moyen et supérieur du bord sud du bassin de Dinant. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique. Mem. 90.
 Lindström G. 1873. Några anteckningar om Anthozoa Tabulata, Kongl. Vetensk. Acad. Förhände, n. 4.
 — 1876. Affinities of the Anthozoa Tabulata. Ann. Mag. Nat. Hist., s. 4, 18.
 Nicholson A. H. 1879. On the Structure and Affinities of the Tabulata Corals of the Paleozoic Period.
 Oakley K. H. 1936. An Ordovician Species of *Chaetetes*. Geol. Mag., 73, No 10.
 Okulitch V. J. 1935. Tetradiidae. A revision of the Genus *Tetradium*. Trans. Roy. Soc. Canada, ser. 4, 29.

- O k u l i t c h V. J. 1936. On the Genera *Heliolites*, *Tetradium* and *Chaetetes*. Amer. Journ. Sci., **32**, No 191.
- P e t e r h a n s E. 1929. Étude du Genre *Chaetetopsis* Neumayr et classification nouvelle des Chaetetides. Ecl. Géol. Helv., **22**, No 1.
- P i a J. 1937. Die wichtigsten Kalkalgen des Jungpaläozoikums und ihre geologische Bedeutung. Deux Congrès de Stratigr. Carbonifère, **2**.
- R o e m e r F. 1880—1897. Lethaea palaeozoica. Stuttgart.
- S h i m e r H. W. and S h r o c k R. W. 1944. Judex Fossils of North America.
- S c h l ü t e r C. 1889. Antozoen des rheinischen Mittel Devon. Abh. Preuss. Geol. Land., **8**, H. 4.
- S m i t h L. B. 1925. On a meandrine form of *Chaetetes*. Geol. Mag., **62**.
- S m i t h St. 1932. *Labechia carbonaria* sp. n. from West Cumberland. Summ. Progr. Geol. Great Britain and Mus. Pract. Geol., 1931, **2**.
- 1934. On an abnormal Specimen of *Chaetetes depressus* (Flem). Ann. Mag. Nat. Hist., **13**, No 75.
- S t r u v e A. 1897. Ein Beitrag zur Kenntniss des festen Gerustes der Steinkorallen.
- V e r i l l A. E. 1872. On the Affinities of the Palaeozoic Corals with Existing Species. Am. Journ. Sci., d. Ser., **3**.
- V o l z W. 1904. Zur Geologie von Sumatra. Geol. Pal. Abh., **6**, H. 2.
- W e i s s e r m e l W. 1899. Sind die Tabulaten die Vorläufer der Alcyonarien? Ztschr. Deut. Geol. Ges., **50**, H. I—IV.
- 1913. Über tertiäre Versteinerungen von d. Bogenfelser Diamantfeldern, II. Tabulaten und Hydrozoen. Beitr. zur Erforsch. deutsch. Schutzgebiet, **5**.
- 1937. Coelenterata (a) Anthozoa, Hydrozoa, Scyphozoa. Fortschr. Palaeont., **1**, p. 84—96.
- Y a b e H. and S u g i y a m a T. 1931. On some spongiomorphoid corals from the Jurassic of Japan. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. 2 ser., **14**, No 2A.

Д. М. РАУЗЕР-ЧЕРНОУСОВА

ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ НЕКОТОРЫХ ПАЛЕОЗОЙСКИХ ФОРАМИНИФЕР

Онтогенезу фораминифер уделялось большое внимание рядом исследователей (Карпенгер, Румблер, Шуберт, Кешман, Галлоуэй и др.), поскольку смена различных типов раковинок в течение развития животного давала основной материал для восстановления генетических взаимоотношений между родами. Эти исследователи полностью принимают для фораминифер закон Мюллера — Геккеля, причем некоторые (Galloway 1933) считают, что рекапитуляция у фораминифер выражена, возможно, даже более четко, чем у других групп животных. Но биогенетический закон этими учеными понимается слишком упрощенно и формально, в результате чего у фораминифер одни и те же явления рекапитуляции толкуются различно и в силу этого теряют свою убедительность.

Палеозойские фораминиферы не являются исключением в этом отношении. Казалось бы, более широкое применение в изучении палеозойских фораминифер прозрачных шлифов, вскрывающих признаки онтогенеза на всех стадиях развития раковинки, должно бы стимулировать более углубленное изучение онтогенеза. Но, к сожалению, за границей до сих пор изучение большинства палеозойских фораминифер, кроме фузулинид, производится устарелым методом, по наружным признакам. Так, например, монография Пальцофа (Paalzof 1935), посвященная нодозаридам цехштейна, в значительной степени обесценена вследствие изучения раковинок только с поверхности.

До сих пор, по существу, отсутствует углубленное изучение онтогенеза даже фузулинид. Хотя автором (1935, 1936) показано большое значение для систематики фузулинид изучения юношеских стадий раковинки, хотя этой стадии в описательных работах уделяется внимание большинством советских исследователей, тем не менее онтогенез фузулинид и советскими учеными до сих пор рассматривался лишь как метод восстановления филогенезов или определения отличительных систематических признаков.

В Америке с 1942 г. Данбаром и Хенбестом (Dunbar and Henbest 1942) в описаниях фузулинид более систематически учитывается строение также и юношеских частей раковинок и подчеркивается значение изучения их онтогенеза. Но даже такой крупный знаток фузулинид, как Данбар (Dunbar 1945; Dunbar and Henbest 1942), предупреждает, что закон рекапитуляции следует применять с большой осторожностью, так как, по его мнению, у фораминифер не всегда онтогенез рекапитулирует филогенез, а у фузулинид это явление наблюдается редко. Приведя несколько общих примеров, Данбар считает, что обычно рекапитулируются только общие признаки родов, и поэтому биогенетический закон имеет небольшое значение для систематики фузулинид. В противоположность Галлоуэю,

признающему только палингенетический ход онтогенеза фораминифер, Данбар считает, что возможны существенные искажения филогенезов (цёногенезы), так как с ранней юности фораминиферы уже подвержены влиянию внешней среды. Но эти высказывания малоубедительны, так как почти не подкрепляются фактами. А поверхностное отношение Данбара к вопросу онтогенетических изменений объясняется в значительной мере механистичностью оценки влияния внешней среды на эволюцию фораминифер и признанием им не только внешних, но и внутренних, «врожденных» сил, направляющих эволюцию.

Из этого краткого обзора следует, что большинство исследователей фораминифер признавало основной биогенетический закон Мюллера—Геккеля только как средство выявления филогенетических взаимоотношений главным образом родов. Общие, некритические высказывания не сопровождались углубленным изучением онтогенеза и определялись больше философскими воззрениями исследователей, а вопросы биологического, формообразующего значения онтогенезов даже и не ставились.

Большой материал по эволюции палеозойских фораминифер, накопившийся за последние два десятилетия, позволяет несколько по-иному подойти к вопросу изучения онтогенезов фораминифер. В этой статье делается первая попытка применения теории филэмбриогенезов А. Н. Северцова (1939) к онтогенезам палеозойских фораминифер, с выяснением на ряде конкретных примеров, когда и как происходят изменения признаков эволюционирующих форм, с целью дальнейшей проверки полученных результатов на других группах палеозойских фораминифер.

Прежде чем перейти к рассмотрению онтогенезов, необходимо уяснить себе, какие жизненные стадии можно различить у фораминифер. Как известно, Северцов различает следующие периоды жизни у многоклеточных животных: период индивидуального развития, или онтогенез, и период половой зрелости. В онтогенезе, в свою очередь, выделяются еще два периода — период морфогенеза и период роста. Своеобразие нашего палеонтологического материала ограничивает возможности опознавания различных периодов жизни у фораминифер в двух направлениях: 1) имея дело только со скелетом животного, т. е. его раковинкой, приходится оставлять без рассмотрения всю раннюю часть жизни, падающую на период после слияния гамет (при микросферической генерации) или дробления клетки (в случае мегасферической генерации) и до образования начальной камеры раковинки; 2) в оценке взрослого состояния не может быть использован момент наступления периода размножения. Все же обычно в раковинах фораминифер можно различить следующие стадии развития: 1) юношескую, отличающуюся по своим признакам от взрослой раковины, признаки которой приобретаются в конце стадии; 2) стадию взрослой раковинки, мало изменчивой на протяжении своего развития, но с продолжающимся часто ростом; иногда еще и 3) старческую, выражающуюся, в частности у фузулинид, в понижении высоты оборотов и ослаблении складчатости и дополнительных отложений, т. е. в ослаблении роста.

Юношескую стадию фораминифер вместе с начальной камерой можно целиком отнести к периоду индивидуального развития, или онтогенеза, принимая расширенное толкование онтогенеза Северцовым с введением в онтогенез и периода молодости. В единичных случаях в онтогенезе фораминифер, как и у многоклеточных животных, удастся выделить период морфогенеза, т. е. очень резкого изменения формы и строения раковинки, и период роста, когда молодое животное, приобретая большинство признаков взрослой формы, продолжает еще слабо изменяться и характеризуется

гармоничным ростом всей раковинки. Последняя стадия не может быть резко отграничена от взрослой в силу вышеуказанных особенностей нашего материала, а именно продолжающегося и во взрослом состоянии роста (что реже наблюдается у многоклеточных животных), а также отсутствия признаков наступления полной зрелости особи. Все же в некоторых случаях вторая часть онтогенеза, т. е. период роста, может отличаться от взрослого состояния сохранением значительной пластичности, способностью к изменениям, хотя и менее резким, чем в первую половину онтогенеза. Для взрослой стадии фораминифер характерен только один из признаков, присущих многоклеточным животным, а именно отсутствие изменений в строении, тогда как рост, как указывалось выше, у фораминифер обычно продолжается и во взрослом состоянии.

Предпослав эти общие замечания, переходим к рассмотрению типов онтогенеза. Основными критериями для их выделения послужили моменты появления новых филогенетических признаков раковинки, а также особенности онтогенетических изменений и влияния хода онтогенеза на филогенез.

Наиболее редко появление новых признаков наблюдается на самых начальных камерах. Последние почти у всех фораминифер обычно сферической формы, указывающей на общность этого признака для всех фораминифер и на его большую древность. Эта стадия развития раковинки, являющаяся по существу завершением эмбрионального развития, обычно очень постоянна и мало изменчива. Для фузулинид можно указать только несколько примеров изменений начальной камеры. Так, у раннего верхнекаменноугольного рода *Quasifusulina*, являющегося боковой и слепой ветвью среднекаменноугольного подсемейства *Fusulininae*, появляются очень крупные и угловатые начальные камеры. Соответственно и высота первых оборотов очень значительна. У рода *Parafusulina*, одного из наиболее поздних в подсемействе *Schwagerininae*, весьма часто наблюдается эндосолениевая трубка у апертуры начальной камеры, т. е. заворачивание краев апертуры внутрь. Для *Sumatrina*, высоко специализованного рода фузулинид, характерно появление ясных пор в стенке начальной камеры.

Во всех этих случаях филогенетические изменения совершаются в эмбриональной стадии скачкообразно, быстро и резко, и оказывают существенное влияние на дальнейший ход онтогенеза, а также на появление и других признаков данной формы. Повидимому, этот способ изменения признаков можно сравнивать с архаиллаксисом высших животных. Так же, как у последних, рекапитуляция признаков при этом способе эволюции отсутствует полностью и, следовательно, отсутствует возможность восстановления филогенеза ряда признаков.

Чаще, но также изредка, резкие изменения хода онтогенеза происходят на ранних юношеских стадиях, по типу девиации. Прекрасным примером скачкообразного формообразования на очень ранних юношеских стадиях является ведекинделлины (рис. 1). Уже в пределах первого-второго оборота раковинка приобретает все признаки взрослого экземпляра, т. е. сильно вытянутую, субцилиндрическую форму и мощный дополнительный эндоскелет, выполняющий почти всю камеру. У фузулинид появление субцилиндрической раковинки с первых оборотов наблюдается очень редко, так как обычно первые обороты имеют очень укороченную, сферическую или веретенообразную форму. Естественно, что резкому удлинению раковинки на самой ранней стадии развития придавалось (Раузер-Черноусова 1935) большое таксономическое значение и удлинение считалось родовым признаком.

Другой пример онтогенеза того же типа можно указать среди «мелких» фораминифер. У *Nodosaria nechajevi* Cherd., появляющейся в швагерининовом горизонте, начальная камера характеризуется большими размерами, а первая камера по своим размерам и форме уже почти тождественна с последующими, так что весь ряд камер обнаруживает лишь очень слабое возрастание в ширину и высоту, т. е. лишь незначительный рост без появления новых признаков (табл. 1, фиг. 1 и рис. 3). Онтогенез *N. nechajevi* этим резко отличается от такового остальных нодозарий, у которых по мере роста камер наблюдается также и изменение ряда их признаков, как-то соотношения высоты и ширины камер, их размеров, толщины стенок, формы апертурной поверхности и апертуры и т. д.

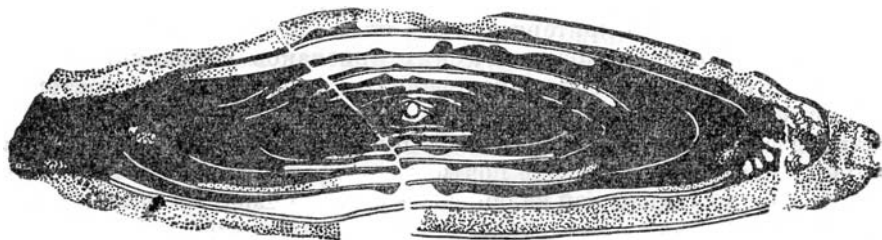


Рис. 1. *Wedekindellina dutkewitchi* Rauser et Beljaev. Аксиальное сечение, $\times 25$ (по Раузер, Беляев и Рейтлингер).

Таким образом, на этих двух примерах мы видим очень ранний морфогенез, появление признаков взрослой формы на очень ранних стадиях развития. Морфогенез проходит очень быстро, и после него в онтогенезе можно выделить еще и период роста, с очень слабым проявлением морфогенеза или даже его отсутствием. Граница между онтогенезом и взрослым состоянием проводится в этом случае совершенно условно.

В обоих случаях систематические признаки появляются резко, скачком, но во втором случае они рассматриваются лишь как признак вида или группы видов, а в первом — как родовой признак. У ведекинделлин ход онтогенеза настолько резко отклонился от обычного, что он вызвал изменения в филогенезе, расцениваемые как изменения родовых признаков. Этот пример свидетельствует об одинаковом ходе онтогенеза при изменении как видовых, так и родовых признаков, и не подтверждает их последовательности во времени. Этим случаем подчеркивается общность этих двух категорий признаков, имеющих обычно лишь количественные отличия, и условность их разделения, часто зависящую от взглядов исследователей. Напомним, что некоторыми исследователями ведекинделлины не отделялись от наиболее близкого рода *Fusulinella*.

При развитии раковинки по способу девиации, как и у многоклеточных животных, рекапитуляция признаков и последующих стадий онтогенеза почти отсутствует или проявляется очень неполно.

Наиболее часто эволюция раковинки у палеозойских фораминифер происходит по способу надставки стадий, или анаболии. По Северцову, наиболее резкие изменения при анаболии наблюдаются в конце периода морфогенеза, перед взрослой стадией. У фораминифер также появление новых признаков в ряде случаев происходит в конце юношеской стадии, путем надставки новой стадии онтогенеза к прежней, характерной для предковой формы. Но, кроме того, наблюдается и более поздняя надставка новой стадии, уже во взрослой стадии. Этот второй тип анаболии, более редкий у многоклеточных животных, но очень распространенный

у фораминифер, повидимому, обусловлен у последних относительно более длительным ростом раковинки во взрослом состоянии. Надо полагать, что этот случай филогенетических изменений взрослой, а не молодой формы — только кажущийся, как это указывается Северцовым (стр. 505), и является поздним завершением морфогенеза одного признака по сравнению с другими, достигшими уже взрослого состояния. Все же, поскольку этот случай широко распространен у фораминифер, мы его выделяем как особую разновидность второго типа — анаболии с запаздыванием, в отличие от первого типа — нормальной анаболии. Примеры эволюции по способу надставки стадий можно найти в различных семействах.

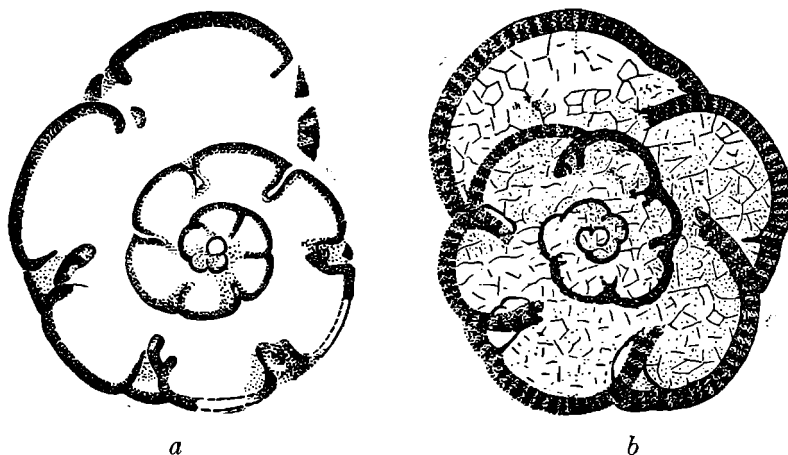


Рис. 2. Онтогенез самарин и брэдиин: *a* — *Samarina operculata* Raus. et Reitl. $\times 30$; *b* — *Bradyina potanini* Ven. $\times 30$.

У брэдиин и самарин, представителей семейства Endothyridae, в первом обороте перегородки простые и раковинка сходна с таковой эндотир (рис. 2). Только с конца первого или со второго оборота появляются дополнительные септальные пластинки и вся система сложно устроенных межсептальных пространств, характерных для этих двух родов. Так как общее число оборотов у этих родов около трех, то момент появления нового родового признака можно рассматривать как конец юношеской стадии. У отдельных видов устройство интерсептального пространства и форма септальных пластинок являются видовыми признаками, но уже при первом их появлении можно различить их отличия у разных видов. Из этого можно сделать интересный и важный для систематики вывод о появлении на той же стадии онтогенеза как родовых, так и видовых признаков и о длительном сохранении этой стадии наибольшей пластичности, способности к формообразованию. Это положение, как увидим, имеет силу и у представителей других семейств. Вследствие этой особенности онтогенез видов этих двух родов сокращенный и указывает лишь на признаки отдаленного предка типа эндотир. Для построения конкретных филогенезов онтогенез брэдиин обычно дает мало материала.

Иную разновидность филогенетических изменений раковинок по способу надставки стадий, а именно надставки новой стадии уже не в конце юношеской стадии, а в середине взрослой (тип анаболии с запаздыванием), представляет собой онтогенез группы нодозарий из артинских и кунгурских отложений (рис. 3). У наиболее древней группы, *Nodosaria necha-*

jevi Cherd., появившейся в швагериновом горизонте, апертурная поверхность всех камер плоская и апертюра образована круглым отверстием в ее центре (табл. 1, фиг. 1). У артинской *N. praecursor* sp. nov. апертюра в ранних камерах устроена по типу *N. nechajevi*, но уже в последних камерах апертурная поверхность становится выпуклой и края апертюры утолщены и слегка выступают (табл. 1, фиг. 2). Следующую стадию можно наблюдать у верхнеартинской *N. procera* sp. nov., у которой только самые начальные камеры имеют плоскую апертурную поверхность (стадия *nechajevi*), средние имеют выпуклую при одновременном утолщении края апертюры (стадия *praecursor*), а в последних камерах апертюра становится выступающей, с сильно утолщенным краем (табл. 1, фиг. 4, 5). Наконец, у кунгурской *N. postprocera* sp. nov., кроме начальных стадий, повторяющих предковые стадии, и хорошо выраженной стадии *procera* в средин-

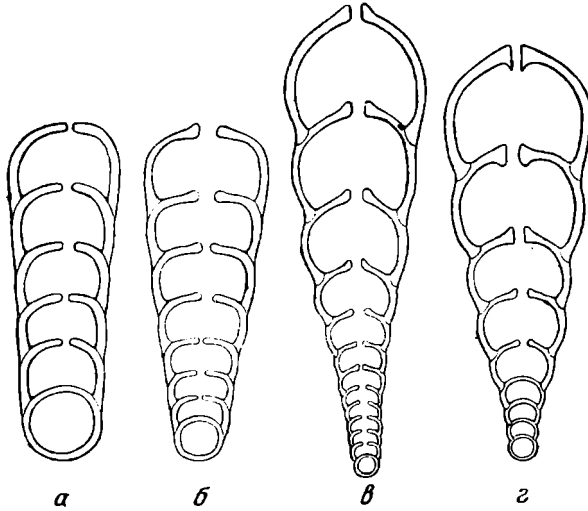


Рис. 3. Онтогенезы в ряду *Nodosaria nechajevi* — *N. postprocera*: а — *N. nechajevi* Cherd.; б — *N. praecursor* sp. nov.; в — *N. procera* sp. nov.; г — *N. postprocera* sp. nov.

ных камерах, наблюдается в последних двух-трех камерах еще новый признак — образование у резко приподнятой апертюры эндосолюсией трубки, т. е. трубчатого выроста вокруг апертюры, обращенного внутрь камер, к проксимальному концу раковинки (табл. 1, фиг. 6, 7).

Этот последовательный ряд изменений апертюр является ярким примером надставки стадий, с появлением новых видовых признаков более или менее на одной стадии, уже у вполне зрелых особей, в последних камерах, и сдвигаания стадий на более ранние стадии онтогенеза. Такого же типа формообразование наблюдается, повидимому, у всех палеотекстуляриид.

Обе разновидности развития раковинки по способу надставки стадий наблюдаются и среди фузулинид. Особенно легко прослеживается филогенез путем изучения онтогенезов у параштаффелл, древнейшего рода фузулинид, отличающегося своей медленной эволюцией. К тому же простота типа раковинки позволяет исследовать у них полностью и внутренние обороты особей.

У визейских параштаффелл появление новых признаков наблюдается

лишь по второму типу способа надставки стадий, т. е. с появлением новых признаков на более поздних стадиях, у взрослых организмов. Исходной формой для визейских параштаффелл является *Parastaffella struvei* (Moell.), появившаяся в самом начале среднего визе. Для этой формы характерны округлая периферия внутренних оборотов и ее слабое приострение в наружном обороте. У выше появляющихся видов изменения формы происходили по способу надставки стадий и проявляются или в приострении еще одного-двух наружных оборотов, или в изменении умбональной области также наружных оборотов в сторону их выпячивания или вдавления.

Но с верхнего намюра и особенно с основания среднего карбона весь ход онтогенеза резко меняется, и новые признаки появляются на более молодых оборотах, в конце юношеской стадии. В редких случаях (*P. bradyi* Moell.) уже с первого оборота наблюдаются приострение периферии и выступающие пупки, что является признаком взрослой формы. Такой случай можно с полным правом считать девиацией. Чаще один-два оборота юношеской стадии остаются наутилоидными с округлой периферией (стадия раннего онтогенеза *P. struvei*), а второй-третий являются чечевицеобразными с угловатой периферией (стадия конца морфогенеза *P. struvei*). Последующие обороты, которые можно отнести к концу юношеской стадии, наиболее пластичны, и все признаки новых видов параштаффелл появляются на этой стадии по способу надставки. Кроме *P. bradyi*, в верхнем намюре появляется еще новая овоидная форма *P. ex gr. moelleri*, характеризующаяся очень большой неустойчивостью внешней формы по всем взрослым оборотам. С основания среднего карбона появляются типичные овоидные и сферические параштаффеллы — *P. moelleri* Ozawa и группа *P. pseudosphaeroidea* Dutk. Для иллюстрации этого процесса изображены на табл. 1, фиг. 11—16 два новых вида группы *P. pseudosphaeroidea* — *P. fraudulenta* sp. nov. и *P. keltmensis* sp. nov. У обеих форм, так же как и у самой *P. pseudosphaeroidea* Dutk., юношеские обороты образуют вполне обособленный ювениум с признаками стадии *P. struvei*, после чего наблюдается переход к признакам взрослой формы, то быстро, на протяжении одного оборота (*P. fraudulenta*), то медленно на двух-двух с половиной оборотах (*P. keltmensis*). У первого вида быстро появляется угловатая, субквадратная форма, у второго — сначала наутилоидная овоидная форма, переходящая постепенно в сферическую. Весьма любопытно, что эта стадия онтогенеза — постепенного перехода от наутилоидной к сферической форме — также замедлена и у древнемосковской формы самой *P. pseudosphaeroidea*, у которой два средних оборота сохраняют еще наутилоидную форму, а лишь один-два наружных оборота становятся сферическими, тогда как у позднемосковских и особенно у верхнекаменноугольных особей той же *P. pseudosphaeroidea* эта стадия онтогенеза уже сокращена, признак сферической формы взрослой особи сдвинут уже на более ранние стадии, и уже два-три наружных оборота являются сферическими, т. е. наблюдается сокращение периода роста в онтогенезе.

Таким образом, у параштаффелл в начале их развития преобладает изменение раковинки по способу надставки в зрелой стадии (тип анаболии с запаздыванием) и лишь на более позднем этапе развития параштаффелл морфогенез наиболее отчетливо происходит в конце юношеской стадии, где закладываются все видовые признаки. В последующем наблюдается лишь сдвигание стадий, некоторое сокращение в онтогенезе периодов морфогенеза и роста.

Как видно из приведенных примеров, рекапитуляция признаков

предков (последних стадий их морфогенеза) происходит очень полно при обоих типах анаболии и является прекрасным средством для установления филогенетических взаимоотношений между видами.

Примерами полного развития по способу анаболии, проходящего стадии близко родственных форм, непосредственно предшествующих изучаемым, могут служить онтогенезы видов псевдоштаффелл каляльского и московского ярусов. Проследим онтогенезы одного из возможных филогенетических рядов — ряда *Pseudostaffella antiqua* var. *grandis* Shlyk. — *Ps. gorskyi* Dutk. — *Ps. sphaeroidea* Ehrenb. (рис. 4).

У верхненаюрских *Ps. antiqua* Dutk. и ее варьета *grandis* Shlyk. первые обороты эндотироидные и хоматы, т. е. дополнительные отложения, наблюдаются по сторонам апертуры в виде полукруглых бугорков (рис. 4, а). В нижнекаляльских отложениях появляется новый вид, *Ps. praegorskyi* sp. nov., у которого внутренние обороты ничем не отличаются

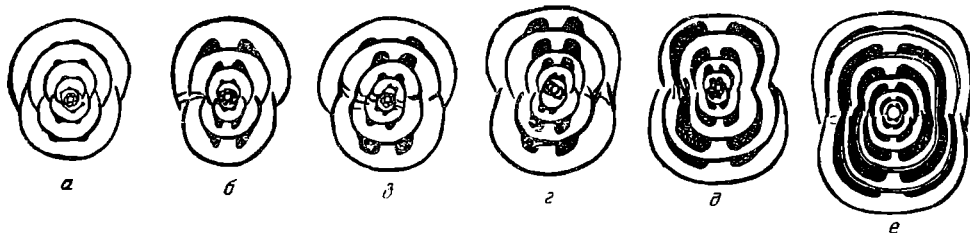


Рис. 4. Онтогенезы в ряду *Pseudostaffella antiqua* — *Ps. sphaeroidea*: а — *Ps. antiqua* var. *grandis* Shlyk.; б — *Ps. praegorskyi* sp. nov. из башкирских слоев; в — то же из подверейского горизонта; г — *Ps. gorskyi* Dutk. из верейского горизонта; д — то же из каширского; е — *Ps. sphaeroidea* Ehrenb.

от *Ps. antiqua* var. *grandis*, но в двух наружных оборотах хоматы становятся более высокими и асимметричными (табл. 1, фиг. 8—10 и рис. 4, б, в). В следующем горизонте, верхнекаляльском, частой становится уже *Ps. gorskyi*, очень сходная с *Ps. praegorskyi*, у которой во внутренних оборотах, нередко эндотироидных, можно еще видеть хоматы типа *antiqua*, в средних — высокие асимметричные типа *praegorskyi*, а в наружных — субквадратные, типичные для *gorskyi* (рис. 4, г). С такими же признаками *Ps. gorskyi* продолжает существовать и в нижней части московского яруса, но в каширском горизонте наблюдаются нередко особи, отличающиеся большими начальными камерами, слабой эндотироидностью, отсутствием стадии хомат *antiqua* и более широкими хоматами (рис. 4, д), т. е. выпадением стадии *antiqua* и сдвижением признаков *Ps. gorskyi* на более ранние стадии онтогенеза. По признаку высоких и широких хомат этой разновидности *Ps. gorskyi* намечается непрерывный ряд к хоматам типа уже другой группы — *Ps. sphaeroidea* (рис. 4, е), сменяющей *Ps. gorskyi* в подольском горизонте. У последнего вида онтогенез сильно сокращен по сравнению с группой *Ps. gorskyi*, и только на начальной камере и в первом обороте иногда можно наблюдать высокие и короткие хоматы типа *gorskyi*; в следующих же оборотах хоматы становятся широкими, заполняющими всю камеру до полюсов.

Повидимому, сокращение онтогенеза у более поздних форм, конечных этапов филогенетических ветвей, является закономерным явлением, так же как и полные онтогенезы у только что появившихся и значительно более быстро эволюционирующих видов начальных этапов развивающихся ветвей. Подтверждают последнее новые псевдоштаффеллы, появляющиеся с верхнекаляльского времени и достигающие численного максимума в кашир-

ское время. Большинство этих видов, несомненно, близко родственны, что доказывается их близким онтогенезом и наличием большого числа переходных форм. Большая амплитуда индивидуальной изменчивости этих псевдоштаффелл, большое число редких и недолговечных, а также локальных форм, свидетельствуют о быстрой эволюции и дивергенции этой группы видов, находящихся еще только на пути к становлению видов на начальном этапе развития крупной ветви псевдоштаффелл. У всех этих форм ход онтогенеза происходит по способу анаболии, наблюдаются очень полные онтогенезы, с повторением нескольких стадий, в том числе непосредственно предшествующих форм, и надставка стадий по типу второй разновидности способа анаболии, т. е. в последних, уже зрелых стадиях развития особей. Таковы виды *Ps. composita* Grozd. et Leb., *Ps. krasnopol'skiyi* Dutk. и его вариант *kyselensis* Grozd. et Leb. и ряд новых видов, описанных нами из разреза скважины Кельтмы. С подольского времени эволюция псевдоштаффелл происходит гораздо медленнее, в результате чего происходит постепенное сдвигание признаков на более ранние стадии онтогенеза и, следовательно, в пределах последнего сокращение периода морфогенеза с выделением периода роста, что мы и наблюдаем у *Ps. sphaeroidea*.

В заключение остановимся еще на одном примере, вносящем мало нового в вышесказанное, но являющемся крайне интересным в отношении систематики фузулинид.

Развитие по способу надставки стадий в конце юношеской стадии наблюдается у двух близких по внешним признакам родов — *Pseudoschwagerina* и *Schwagerina*, причем в этих случаях появляются признаки родового значения. Онтогенезы, как это видно из табл. 1, фиг. 17 и 18, представителей этих двух родов совершенно различны.

У псевдошвагерин юношеские обороты отличаются большой начальной камерой, тесно свернутыми веретенообразными оборотами с интенсивной складчатостью септ, большой толщиной стенки и массивными хоматами. По этим признакам юношеские обороты полностью повторяют тип раковинки рода *Triticites*. С конца юношеской стадии с резким скачком появляются новые признаки, характерные для рода, а именно очень высокие обороты шарообразной формы, значительно более слабая складчатость септ, более тонкая стенка и слабые или отсутствующие хоматы.

У швагерин юношеские обороты отличаются очень маленькой начальной камерой, тесно свернутыми веретенообразными оборотами с тонкой стенкой, слабой складчатостью септ и слабыми хоматами. По этим признакам внутренние обороты несколько напоминают шубертелл, но полного сходства нет. Появление новых признаков, характерных для рода, также наблюдается в конце юношеской стадии, но скачок выражается лишь в резком изменении высоты оборотов и в переходе к шарообразной форме раковинки, тогда как остальные признаки (толщина теки, складчатость септ, хоматы) меняются незначительно.

Вышеуказанные совершенно бесспорные отличия в онтогенезе этих двух групп шарообразных фузулинид без всяких дальнейших пояснений позволяют их внешнее сходство во взрослом состоянии считать только конвергенцией. Добавим к этому, что переходных форм между этими двумя группами пока не обнаружено и ареалы их распространения также не совпадают полностью. И только не критическим отношением к биогенетическому закону, а также игнорированием исключительных по своему значению работ нашего соотечественника В. Меллера, можно объяснить предложение Данбара и Скиннера (Dupbar and Skinner 1937) объединить всех шарообразных фузулинид со слабо складчатыми перегородками в один род с новым наименованием *Pseudoschwagerina*.

Так как у генотипа нового рода, *Pseudoschwagerina uddeni* Beede et Kniker, ювенариум обладает резко выраженным признаком рода *Triticites*, что указывается и авторами, то к этому роду можно отнести лишь формы первой группы.

Шарообразные фузулиниды со слабой складчатостью и с шубертеллообразным ювенариумом должны быть выделены из рода *Pseudoschwagerina*, и я продолжаю настаивать (1936) на сохранении для них наименования *Schwagerina*, предложенного В. Меллером еще в 1877 г., хотя это наименование, благодаря «исследованиям» американских палеонтологов, вызывает разногласия в вопросе его права на существование. Но швагеринины и связанный с ними швагерининовый горизонт настолько укоренились в советской и мировой геологической литературе, что имя *Schwagerina* должно считаться *poten conservandum*. И если Международная комиссия по зоологической номенклатуре не торопится с этим, то все же нам, русским, не следует отказываться от наименования этого рода, сыгравшего такую большую роль в геологических исследованиях не только в СССР, но и далеко за его пределами.

Мы остановились на этом примере несколько подробнее, чтобы показать, что родовые признаки, так же как и видовые, появляются в конце юношеской стадии, а также подчеркнуть значение изучения онтогенезов для систематики и для стратиграфической палеонтологии. Кстати будет вернуться к стратиграфической ценности одного из вышеприведенных примеров, а именно нодозарий ряда *Nodosaria praecursor* — *N. postprocera*. Четкость в рекапитуляции признаков у форм этого ряда безошибочно устанавливает последовательность во времени ряда форм, что является одним из обоснований границы между артинским и кунгурским ярусами в районе Верхне-Чусовских Городков; проведение границы вызывало до сих пор большие затруднения. Таким образом, изучение онтогенеза оказало большую помощь геолого-поисковым работам нефтяных организаций.

Подведем некоторые итоги.

1. Ход онтогенеза раковинок у разных групп палеозойских фораминифер очень различен и может быть сведен к основным типам онтогенезов, наблюдающимся и у многоклеточных животных. Наиболее редко новые систематические признаки раковинки взрослой формы появляются на очень ранних стадиях, соответствующих эмбриональному развитию высших животных, а именно на начальной камере. Чаще наблюдаются резкие отклонения (девиации) на ранних стадиях юношеского периода жизни. Наиболее распространенным является формообразование по способу надставки стадий (анаболии), заключающемуся в том, что в конце периода морфогенеза к конечной стадии развития раковинки, подобной взрослой раковинке предка (вернее, последней стадии морфогенеза предка) и отличающейся лишь размерами, прибавляется новая стадия онтогенеза, новое филогенетическое изменение раковинки.

2. Особенностью фораминифер, по всей вероятности, объясняющейся продолжающимся ростом раковинки и во взрослом состоянии, являются два разных типа филогенетических изменений раковинки по способу анаболии. Первый тип вполне отвечает нормальному ходу способа надставки стадий появлением новой стадии онтогенеза в конце юношеского периода, перед наступлением зрелости особи. Второй тип отличается от первого более поздним появлением новых признаков, уже во взрослом состоянии. Этот тип, повидимому, у фораминифер не менее распространен, чем первый, и должен быть отнесен к редко встречающемуся у высших животных случаю запоздалого морфогенеза одного из признаков на взрослой стадии животного по другим признакам.

3. Все четыре способа формообразования могут наблюдаться в пределах одной группы или сменяют друг друга в филогенетическом развитии групп.

4. Рекапитулируются не только признаки родов, но и видов. Рекапитуляция признаков предков не происходит при развитии по способу архаллаксиса, в очень небольших пределах (только наиболее общих признаков) наблюдается при способе отклонения (девиации) и в полной мере происходит при анаболии. У фораминифер рекапитулируются признаки не только отдаленных предков, но и непосредственно предшествующих. Последнее чаще наблюдается при втором типе анаболии (с запаздыванием морфогенеза на взрослой стадии), а также на начальном этапе эволюции новых филогенетических рядов, у форм с неустановившимися видовыми признаками, причем рекапитулируются видовые признаки и изменения происходят более медленно и постепенно. Рекапитуляция признаков более отдаленных предков, чаще с более резкими отклонениями, имеющими значение как видовых, так и родовых признаков, наблюдается при анаболии первого типа, в конце юношеской стадии и на более поздних этапах развития филогенетических ветвей.

5. При анаболии второго типа период морфогенеза наиболее продолжителен, что хорошо согласуется с быстрым темпом в начале эволюции группы, являющейся по существу удлинением морфогенезов. При анаболии нормального типа период морфогенеза сокращенный, а в онтогенезе иногда выделяется также и период роста, который в дальнейшем также может быть сокращен. Последний способ формообразования чаще наблюдается на конечных этапах эволюции филогенетических ветвей.

6. При всех способах изменения признаков появление их происходит скачками. Более резкие отклонения (родовые признаки) наблюдаются не только при архаллаксисе и девиации, но и при нормальном ходе анаболии. Менее резкие и постепенные изменения видового значения происходят при обоих типах анаболии, а также при девиации. Существенных отличий в ходе онтогенезов, вызывающих появление новых филогенетических признаков различного таксономического значения (родовых и видовых), не обнаружено. Как родовые, так и видовые признаки при всех способах эволюции появляются более или менее на одинаковых стадиях развития, длительно сохраняющих свою пластичность. Хронологическая последовательность в появлении родовых и видовых признаков не подтвердилась.

Приложение

БРАТВОЕ ОПИСАНИЕ НОВЫХ ФОРМ

СЕМ. LAGENIDAE

Род *Nodosaria* Lamarck, 1812

Nodosaria praecursor sp. nov.

Табл. 1, фиг. 2, 3

Раковинка очень мелкая. Камеры низкие и широкие, соприкасающиеся. Апертурная поверхность плоская или слабо выпуклая. Длина — 0.12—0.2 мм, ширина — 0.04—0.09 мм, высота камер — 0.02—0.04 мм. Апертура со слабым утолщением края в виде выступающего вперед валика.

С р а в н е н и е. Настоящая форма очень близка к *N. parva* Lip., но отличается немного большими размерами и, главное, валикообразным утолщением апертурного края.

М е с т о н а х о ж д е н и е: Верхне-Чусовские Городки. Возраст: верхнеартинские отложения.

Г о л о т и п: экз. № 26, хранится в Музее ИГН Акад. Наук СССР.

Nodosaria procera sp. nov.

Табл. 1, фиг. 4, 5

Камеры шарообразные, очень медленно возрастающие в размерах. Швы глубокие. Длина — 0.3—0.45 мм, наибольшая ширина — 0.03—0.12 мм, высота камер — 0.07—0.09 мм. Апертура довольно широкая, с утолщением апертурного края, в последних камерах иногда вытягивающимся в короткую выступающую шейку.

З а м е ч а н и я. Характерные признаки вида: шарообразные камеры, слабое нарастание в размерах и утолщение апертурного края широкой апертуры, иногда несколько оттянутого вперед.

М е с т о н а х о ж д е н и е: Верхне-Чусовские Городки. Возраст: верхнеартинские отложения.

Г о л о т и п: экз. № 27, хранится в Музее ИГН Акад. Наук СССР.

Nodosaria postprocera sp. nov.

Табл. 1, фиг. 6, 7

Камеры шарообразные, размеры первых шести-семи камер довольно быстро возрастают, в последних двух-трех — более или менее постоянны. Длина довольно большая: $L = 0.35—0.5$ мм, наибольшая ширина обычно 0.10 — 0.15 мм, высота камер близка к их ширине. Апертура расположена в центре выпуклой апертурной поверхности, в последних камерах несколько выступающая. Ширина апертуры довольно изменчива. Край апертуры резко утолщен в начальных камерах лишь по наружной части края, так что внутренняя поверхность апертурной стенки камеры остается прямой и ровной, но в последних трех камерах утолщается и внутренний край, так что образованная этим массивным утолщением наружная шейка дополняется еще выростами, обращенными внутрь камеры.

С р а в н е н и е. Наиболее характерными признаками вида являются быстрое нарастание камер в начальной части раковинки и образование апертурной шейки, обращенной назад. По этим признакам вид легко отличается от *N. procera* sp. nov., к которой он близок морфологически и генетически.

М е с т о н а х о ж д е н и е: Верхне-Чусовские Городки. Возраст: кунгурский ярус.

Г о л о т и п: экз. № 33, хранится в Музее ИГН Акад. Наук СССР.

СЕМ. FUSULINIDAE

Род *Parastaffella* Rauser, 1948

Parastaffella fraudulenta sp. nov.

Табл. 1, фиг. 11—13

Раковинка субквадратная в наружных оборотах, в первом — наutilus-лоидная, во втором-третьем — чечевицеобразная с резким переходом

к округло-четыреугольной. $L : D = 0.84 - 0.90$. Размеры средние: $L = 0.64 - 0.81$ мм, $D = 0.72 - 0.94$ мм. Число оборотов — $5 - 5 \frac{1}{2}$. Спираль с очень медленным нарастанием высоты оборотов во взрослой стадии.

Диаметры последовательных оборотов (в мм):

№ экз.	О б о р о т ы					
	1	2	3	4	5	$5 \frac{1}{2}$
218 (голотип) . .	0.15?	0.24	0.36	0.55	0.78	0.89
221	0.11	0.29	0.38	0.56	0.98	—

Стенка с четкой широкой диафанотеккой, толщиной не более 25—30 μ . Септы плоские. Дополнительные отложения очень слабые. Апертура в наружных оборотах довольно широкая и низкая.

С р а в н е н и е. От близкой *P. pseudosphaeroidea* (Dutk.) отличается угловато-уплощенной формой оборотов и меньшим отношением $L : D$.

М е с т о н а х о ж д е н и е: только в разрезе скважины Кельтмы и на р. Кожим. В о з р а с т: подверейский горизонт.

Г о л о т и п: экз. № 248, хранится в Музее ИГН Ак. Наук СССР.

Parastaffella keltmensis sp. nov.

Табл. 1, фиг. 14—16

Раковинка в наружном обороте широко-наутилоидная, с неглубокими, но четкими умбиликусами. Первый оборот узко-наутилоидный, второй и третий (реже и четвертый) чечевицеобразные с острой или округло-приостренной периферией с ясными умбиликусами (стадия *P. struvei*). У последующих оборотов периферия сначала узко-закругленная и лишь в последних — широко-закругленная. Иногда приострение периферии наблюдается до предпоследнего оборота. $L : D = 0.83 - 0.89$, единично до 0.93. Размеры средние: $L = 0.54 - 0.74$ мм, $D = 0.58 - 0.89$ мм. У одного экземпляра с 7 оборотами $L = 1.28$ мм и $D = 1.43$ мм. Число оборотов обычно около 5, у одного экземпляра — 7. Начальная камера замерена у экземпляра с 7 оборотами в 60 μ в диаметре. Спираль быстро развертывается в начальных оборотах и во взрослой стадии — медленно.

Диаметры последовательных оборотов (в мм)

№ экз.	О б о р о т ы					
	1	2	3	4	5	
223 (голотип) . .	0.11	0.20	0.33	0.51	0.78	—
224	0.11	0.22	0.39	0.59	0.89	(6-й и 7-й обороты частично разрушены)

Стенка с широкой диафанотекой, толщина стенки не более 25—30 μ . Септы плоские. Дополнительные отложения слабые, в виде непостоянных бугорков по сторонам апертур. Апертура в наружных оборотах довольно широкая, во внутренних низкая.

С р а в н е н и е. Настоящая форма близка к *P. pseudosphaeroidea* (Dutk.), но отличается присутствием умбиликусов и меньшим отношением $L : D$ и особенно строением внутренних оборотов. У нашей формы переход от чечевицеобразных оборотов к наутилоидным совершается более длительно и постепенно еще во взрослой стадии, без резкого обособления чечевицеобразного ювенариума типа *P. pseudosphaeroidea* и *P. dagmarae*. Иногда приострение наблюдается еще в предпоследнем обороте. От *P. dagmarae* (Dutk.) отличается (кроме указанного строения внутренних оборотов) большим отношением $L : D$ и более глубокими умбиликусами.

Наибольшая изменчивость этой формы наблюдается в подверейском горизонте и выражается, с одной стороны, в появлении экземпляров с большим числом широко-округлых оборотов, по внешней форме близких к *P. pseudosphaeroidea*, но по своим внутренним оборотам тождественных с *P. keltmensis* sp. nov., с другой — в появлении экземпляров, близких к *P. keltmensis* по небольшим размерам, наличию умбиликусов и по строению внутренних оборотов, но отличающихся более сферической раковинкой, с отношением $L : D$ более 0.90. Последние, возможно, подлежат выделению в особый вариант, но пока отсутствуют хорошие сечения.

М е с т о н а х о ж д е н и е: только в скважине Кельтмы. В о з р а с т: подверейский горизонт (довольно редко), реже в верейском.

Г о л о т и п: экз. № 223, хранится в Музее ИГН Акад. Наук СССР.

Род *Pseudostaffella* Thompson, 1942

Pseudostaffella praegorskyi sp. nov.

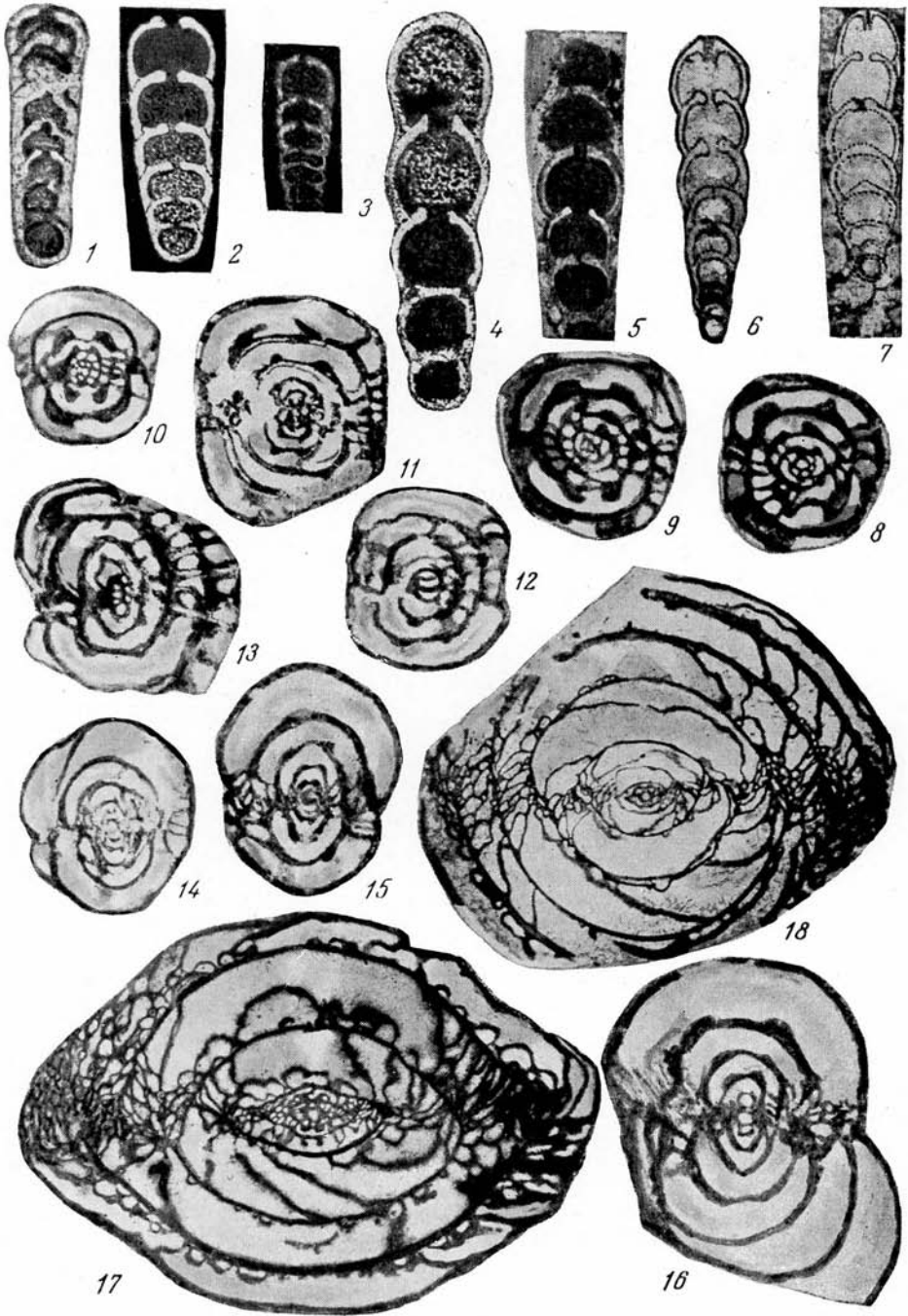
Табл. 1 фиг. 8—10

Раковинка шарообразная, с выпуклой умбональной областью. $L : D = 0.9—1.0$. Размеры небольшие. Диаметры 0.6—0.7 мм, иногда до 1.10 мм. Начальная камера маленькая. Спираль разворачивается медленно и равномерно. Первые один-два оборота с резкой эндотироидностью. Хоматы на первых оборотах в виде небольших бугорков, в срединных оборотах — в виде высоких несимметричных бугорков с прямым внутренним склоном и пологим, быстро выполаживающимся внешним; в двух последних оборотах хоматы становятся угловатыми, высокими и узкими (типа *gorskyi* начальных стадий). Апертура довольно узкая, но снаружи расширяется.

С р а в н е н и е. По типу хомат и эндотироидности первых оборотов настоящая форма сходна с *Ps. composita* Grozd. et Leb. Но шарообразная, без умбиликальных впадин форма раковинки и более высокие и узкие хоматы в последних оборотах заставляют считать ее более близкой к *Ps. gorskyi* Dutk. Все же иное строение внутренних оборотов (резкая эндотироидность и слабые хоматы) требует ее отделения от *Ps. gorskyi*, хотя генетическая связь этих двух форм несомненна.

М е с т о н а х о ж д е н и е: скважина Кельтмы. В о з р а с т: подверейский горизонт; единично, более примитивная форма — в башкирских слоях.

Г о л о т и п: экз. № 118, хранится в Музее ИГН Акад. Наук СССР.



ЛИТЕРАТУРА

- Раузер-Черноусова Д. М. 1935. Заметка о роде *Wedekindellina* и его стратиграфическом значении. Докл. АН СССР, 4 (9), № 1—2.
- 1936. К вопросу стратиграфического значения верхнепалеозойских фораминифер. Изв. АН СССР, сер. геол., № 1.
- 1936. О переименовании родов *Schwagerina* и *Pseudofusulina*, предложенном Данбаром и Скиннером. Изв. АН СССР, сер. геол., № 4.
- Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. Изд. АН СССР.
- Dunbar C. O. 1945. The geologic and biologic significance of the evolution of the Fusulinidae. Trans. New York Acad. Sci., ser. 2, 7, No 8.
- Dunbar C. O. and Henbest L. G. 1942. Pennsylvanian Fusulinidae of Illinois. Bull. State Geol. Surv., No 67.
- Dunbar C. O. and Skinner J. 1936. *Schwagerina* versus *Pseudoschwagerina* and *Paraschwagerina*. Journ. Pal., 10, No 2.
- Galloway J. J. 1933. A manual of foraminifera. Furman Kemp men. ser. publ. No 1.
- Paalзов R. 1935. Foraminiferen im Zechstein des östlichen Thüringen. Jahrb. Preuss. Geolog. Landesanst., 56, H. 1.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦЫ

Фиг. 1. *Nodosaria nechajevi* Cherd. var. *subquadrata* Lip. г. Шак-тау. ×90.

Фиг. 2—3. *Nodosaria praecursor* sp. nov. Фиг. 2. Голотип. В.-Чусовские Городки, верхнеартипские отложения (мергельно-глинистая свита), экз. № 26. ×100. Фиг. 3. Там же, то же, экз. № 25. ×100.

Фиг. 4—5. *Nodosaria procera* sp. nov. Фиг. 4. Голотип, там же, то же, экз. № 27. ×150. Фиг. 5. Там же, то же, экз. № 28. ×100.

Фиг. 6—7. *Nodosaria postprocera* sp. nov. Фиг. 6. Голотип, там же, нижний кунгур, экз. № 33. ×100. Фиг. 7. Там же, то же, экз. № 34. ×100.

Фиг. 8—10. *Pseudostaffella praegorskyi* sp. nov. Фиг. 8. Акс. сеч. голотипа, Кельтменская скв., подверейский горизонт, экз. № 118. ×35. Фиг. 9. Танг. сеч. тип. экз., там же, то же, экз. № 119. ×35. Фиг. 10. Акс. сеч. более примитивного экз., там же башкирские слои, экз. № 117. ×35.

Фиг. 11—13. *Parastaffella fraudulenta* sp. nov. Фиг. 11. Параакс. сеч. голотипа, Кельтменская скв., подверейский горизонт, экз. № 218. ×46. Фиг. 12. Тангенц. сеч. наиболее широкого экз., там же, то же, экз. № 220. ×46. Фиг. 13. Танг. сеч. более плоского экз., там же, то же, экз. № 221. ×46.

Фиг. 14—16. *Parastaffella keltmensis* sp. nov. Фиг. 14. Параакс. сеч. голотипа, Кельтменская скв., верейский горизонт, экз. № 223. ×46. Фиг. 15. Танг. сеч. тип. экз., с пристоением поздних оборотов, там же, подверейский горизонт, экз. № 222. ×46. Фиг. 16. Акс. сеч. наиболее крупного экз. с большим числом оборотов, там же, экз. 224. ×66.

Фиг. 17. *Pseudoschwagerina uddeni* Beede et Klık. Чкаловская обл., швагериновый горизонт. ×10.

Фиг. 18. *Schwagerina moelleri* Raus., р. Белая (Тиман), швагериновый горизонт. ×10.

С. Е. РОЗОВСКАЯ

К ВОПРОСУ ОБ ЭВОЛЮЦИИ СТЕНКИ РАКОВИНКИ СЕМЕЙСТВА FUSULINIDAE

В процессе эволюции семейства фузулинид стенка раковинки обнаруживает определенные изменения, проявляющиеся в постепенно усложняющейся дифференциации отдельных слоев, слагающих стенку, и в укрупнении ее структурных элементов.

На протяжении многих лет изучения фузулинид взгляды исследователей на строение стенки неоднократно менялись, и на сей день различными авторами строение ее толкуется по-разному.

Мёллером в 1877 году было отмечено два типа стенок: первый наблюдается у фузулинелл и состоит из четырех слоев: тектума, диафанотеки, верхнего и нижнего текториумов, второй — у пвагерин и состоит из двух слоев: тонкого тектума и керриотеки. Четырехслойную стенку, вследствие совершенной прозрачности диафанотеки, автор изобразил как стенку с промежуточной полостью между двумя пластинками: тектумом и внутренним текториумом. Автор (1878) пишет, что «стенки скорлупы и перегородки совершенно лишены поровых каналов». О двухслойной же стенке автор там же пишет, что «стенки скорлупы пористы, вследствие заключающихся в них многочисленных и весьма сближенных между собою тонких цилиндрических и нормально направленных к наружной их поверхности каналов». Четырехслойная стенка наблюдается у фузулинид подсемейства *Fusulininae*, двухслойная — у представителей подсемейств *Schwagerininae*, *Verbekininae* и *Neoschwagerininae*.

Кроме того, два более простых типа стенок среди примитивных форм были отмечены Ли (Lee 1933). Стенка недифференцированная, состоящая из собственно тектума, установлена им у шубертелл и трехслойная, состоящая из тектума и наружного и внутреннего текториумов, — у *Fusiella*. Природа стенок четырех- и двухслойного строения явилась предметом споров на протяжении многих лет. Особое внимание исследователей привлекали темные линии, пересекающие керриотеку.

Шельвин (Schellwien 1908) вполне разделяет мнение Мёллера о пористости керриотеки, изобразив на тангенциальном срезе поры как прозрачные пространства в ситообразной структуре раковинного материала, считая таковыми темные линии. Поры автор считает трубчатыми, разветвляющимися у внешней поверхности стенки, где они, по его мнению, становятся по сравнению с порами внутренней поверхности значительно тоньше. Против пористости стенки высказался Гирти (Girty 1904), указывая на плотность поверхностного слоя. Фольц (Volz 1904) дал изображение *Sumatrana*, ясно указывающее на плотную непрободенную стенку. Дувийе (Douvillé 1906) высказал взгляд, что стенка имеет ситообразную структуру, в которой светлые участки — ячейки, а темные линии — перегородки между ними. Верхний слой он считал сплошным, непористым.

Эта мысль появилась у него при изучении *Sumatrina*, у которой стенка оказалась состоящей из тектума с тонким слоем того же темного материала, свисающего с него в виде сетки.

Хейден (Hayden 1909) утверждает, что пористую структуру имеет не только кериотека, но и тектум. Автор считает последний тонко пористым и альвеолы более сжатыми и разветвленными, чем в кериотеке. Он убедился в этом, наблюдая на очень тонком поперечном срезе поры, проходящие полностью через всю стенку.

Штафф (Staff 1910) в категорической форме вновь настаивает на непористости верхней пластинки и подтверждает альвеолярное строение кериотеки. Это утверждение входит в науку на довольно длительное время. Только в 1932 г. Уайт (White 1932) доказывает, что стенка должна быть пористой для осуществления связи с наружной средой. Автор все формы рассматривает как пористые, обладающие волокнами или альвеолами. Тектум всех раковинок и стенки примитивных форм состоят, по его мнению, из волокон (*fibres*). У высших форм альвеолы объединяют группы волокон, соединенных в узлы, свисающих из внутренней поверхности стенки раковинки. Как кажется на первый взгляд, альвеолы включают отдельные трубки в кериотеке. Характер стенки автор считает признаком первостепенного таксономического значения.

Позднее исследователи Хенбест, Данбар и Скиннер (Henbest 1937; Dunbar and Skinner 1937) подтверждают рядом фактов мнение Уайта о пористости всей стенки как тектума, так и кериотеки. Данбар и Скиннер на части стенки тонко отпрепарированного экземпляра *Schwagerina gracilitatis* — формы, характеризующейся грубой кериотеккой, — наблюдали при увеличении в 230 раз, что темные пластинки кериотеки проходят через тектум и что промежуточные расстояния между ними в тектуме не однородны, а пересечены темными и светлыми линиями. Темные линии, пересекающие тектум, по мнению авторов, идентичны по природе с перегородками кериотеки, и обычно две или три такие линии отделяют отрезок между двумя перегородками кериотеки. Это показывает, что поры в тектуме равны $\frac{1}{3}$ или $\frac{1}{2}$ диаметра альвеолы кериотеки. Таким образом, авторы пришли к заключению, что структура как тектума, так и кериотеки, несомненно, пориста; темные линии соответствуют первичной субстанции раковинки, а более прозрачные участки между ними — альвеолам, вторично заполненным прозрачным кальцитом при окаменении.

В отношении четырехслойной стенки *Fusulinella* и *Fusulina*, состоящей из диафанотеки, тектума и двух текториумов, мнения исследователей также расходятся. Линау (Lienau 1898) отверг предположение Мёллера о том, что диафанотека есть открытая полость между двумя пластинками, и считает диафанотеку первичным слоем раковины по отношению к текториумам, являющимся, по его мнению, вторичными. Единственной же структурой в каждом из этих слоев автор считает тонкую гранулярную.

Ли (1933), Данбар и Кондра (1938), Уайт (1932) наблюдали тонкие линии по всей стенке раковины. Хенбест (1934) утверждал, что при искусственном или естественном окрашивании стенки или окремнении ее, при хорошей оптике, наличие тонких линий или пор удается наблюдать у всех представителей *Fusulina* и *Fusulinella*.

Наблюдение подобной структуры у *Fusulina* и *Fusulinella* вносило путаницу в систематику; в частности, на протяжении многих лет неправильно определялось систематическое положение *Fusulina cylindrica*. Мёллер, наблюдая темные линии в стенке последней, пришел к выводу, что *F. cylindrica* имеет такую же структуру стенки, как швагерины, поэтому на зарисовках показывал альвеолярное строение теки. Хенбест,

Данбар и Скиннер, обработав топотипический материал из Мячкова, пришли к выводу, что стенка *F. cylindrica* имеет явную диафанотеку с простыми порами, т. е. не обладает альвеолярным строением. Данбар и Скиннер заключили, что представители *Fusulina* и *Fusulinella* в действительности обладают тонкими трубчатыми порами, но иной природы, чем альвеолы. Поры эти закупорены вторичными отложениями текториумов, поэтому они обычно невидимы, за исключением тех, которые функционировали для соединения камер между собою. Химические изменения после захоронения фузулинид могут сделать поры более заметными. Авторы считают, что в этом случае стенка, как таксономический признак, сохраняет свое значение вследствие имеющих четких различий у разных родов подсемейств *Fusulininae* и *Schwagerininae*. Тектум и диафанотека первых могут быть сравнимы с тектумом и керпитекой вторых.

Поры стенок с диафанотеккой (*Fusulina*, *Fusulinella*) представляют собою простые, очень мелкие трубочки и, в результате специализации у более поздних толстых стенок (*Triticites*, *Pseudofusulina* и *Schwagerina*), увеличиваются в клеткоподобные альвеолы.

Диафанотеку и тектум ряд исследователей, так же как и Линау, считает первичными слоями, текториумы же — вторичными, добавленными уже после образования камер. Подтверждением этих предположений является отсутствие наружного текториума в последнем обороте всех раковин семейства *Fusulinidae*.

Заслуживает внимания суждение Данбара и Хенбеста (1942) о фактическом существовании в четырехслойных стенках только трех элементов; в некоторых случаях в последних камерах хорошо сохранившейся раковинки структура стенки иногда значительно проще, чем во внутренних. Она состоит из двух отчетливых слоев: диафанотеки и тектума, при отсутствии текториума, в то время как несколько более ранние камеры ограничены не только сверху, но и с боков и с основания отложениями, которые образуют текториумы. Эта прокладка камер образует внутренний текториум последнего оборота и наружный — предшествующего. Наружный же текториум, как сказано выше, во всех случаях в последнем обороте отсутствует. Так как последний оборот показывает эти особенности на всех стадиях роста, то очевидно, что диафанотека и тектум составляют первичный элемент стенки, текториумы же являются поверхностным слоем раковинного материала, добавленным позднее. По мнению Данбара и Хенбеста, внутренний текториум принадлежит одному обороту, а внешний — следующему. Таким образом, несмотря на наличие четырех слоев, в действительности только три элемента составляют стенку: тектум, диафанотека и эпитека.

На основании предыдущих исследований и собственных наблюдений я представляю путь филогенетического развития стенки основных родов семейства *Fusulinidae*, в частности ветви родов *Schubertella* — *Pseudofusulina*, в таком виде. Первый этап развития стенки этой ветви относится к началу среднекаменноугольного времени, когда появляются группы мелких эллипсоидальных шубертелл с хрупкой, тонкой нескладчатой раковинкой. Местом обитания этой группы было, очевидно, спокойное глубоководное море, позволившее ей существовать на протяжении продолжительного геологического времени. Стенка у этих форм слабо дифференцирована, достигает толщины от 13 до 30 μ . Обычно она одноцветна, бесструктурна, что создало у ранних исследователей впечатление однослойности и мнение о том, что она состоит из одного тектума (Lee 1933). Эту точку зрения приходится подвергнуть сомнению вследствие того, что тектум у позднейших представителей семейства *Fusulinidae* достигает толщины

лишь в 6—10 μ ; кроме того, изредка у шубертелл наблюдается оконтуривание недифференцированного слоя тонкой узкой пленочкой более темного цвета, который, повидимому, и является первичным слоем — тектумом. По всей вероятности, протоплазма выделяет раковинный материал только с одной стороны, укрепляя лишь потолочную часть камер; основания же камер остаются неукрепленными, так как ни в области хомат, ни в области септ дополнительных отложений нет.

Род *Profusulinella*, появляющийся почти одновременно с *Schubertella*, имеет толстую стенку (30—35 μ), выполненную эпитекальными образованиями с внешней и внутренней стороны при резкой дифференциации тектума и текториумов.

Позднее, во второй половине среднекаменноугольного времени, происходит усиленное видообразование. Новые виды и роды широко расселяются и претерпевают ряд изменений. У них начинается укрепление всей раковинки, в том числе и стенки. Протоплазмой выделяется больше раковинного материала различного химического состава, и, повидимому, одновременно с темным органическим веществом тектума выделяется светлое, почти прозрачное вещество (кальцит?), которое образует второй основной слой — диафанотеку (*Fusulinella*). В эволюции стенки, повидимому, происходит довольно резкий скачок, так как этот признак появляется уже с первого, а иногда со второго оборота. Стенка покрывается эпитекальными отложениями с внешней и внутренней стороны. Таким образом, стенка раковинки *Fusulinella*, при наличии трех элементов — тектума, диафанотеки и эпитеки — становится четырехслойной, достигая толщины в 60—80 μ , при резкой дифференциации окрасок.

В конце среднекаменноугольного времени стенка становится плотнее и толще, и с этим, вероятно, связано образование сквозных тонких пор, как новых путей газообмена и сообщения с внешней средой. Дифференциация различно окрашенных слоев еще сохраняется (род *Protriticites*). В начале верхнекаменноугольного времени, путем постепенного изменения органического состава раковинного материала, грань между различно окрашенными первичным слоем (диафанотеккой) и эпитекой стирается, и стенка покрывается эпитекальными отложениями только с внешней стороны, т. е. становятся укрепленными только основания камер. Наружный текториум и тектум пронизаны порами, которые, заметно усложняясь в части стенки, гомологичной диафанотеке, соединяются в узлы в направлении внутренней части раковинки и дают клеткоподобные альвеолы. Эта часть стенки носит название кериотеки. Альвеолы постепенно укрупняются и вместе с перегородками из темного раковинного материала разрастаются книзу, увеличивая толщину стенки и заменяя диафанотеку и внутренний текториум (подрод *Montiparus* рода *Triticites*). Укрупнение микроструктуры и утолщение стенки делало, очевидно, внутреннее строение столь прочным, что с середины верхнекаменноугольного времени исчезла необходимость дальнейшего отложения дополнительных образований, в связи с чем исчез и наружный текториум. Стенка становится двухслойной, состоящей из тектума и кериотеки (подрод *Triticites*). Дальнейшее развитие стенки идет за счет ее утолщения и укрупнения ее элементов (подроды *Rauserites* и *Jigulites* рода *Triticites* и роды *Pseudofusulina* и *Parafusulina*).

Намеченный путь развития стенки основных групп фузулинид подтверждает выводы Данбара и Скиннера о пористости стенок более примитивных форм фузулинид и позволяет считать заметное появление сквозных пор соответствующим определенной стадии развития стенки, а именно — промежуточному этапу при переходе от стенки четырехслойной к двух-

слоистой. Формы с заметно пористой структурой четырехслойной стенки появляются лишь с средней части среднего карбона, что наблюдалось уже ранее рядом исследователей. У более ранних форм поры, повидимому, или отсутствовали, или были столь мелки, что не доступны наблюдению.

Таким образом, соотношение онто- и филогенеза, положенное в основу изучения стенки раковинки фузулинид, позволило нам свести в стройную систему процесс эволюции стенки основных родов семейства Fusulinidae, в частности ряда *Schubertella* — *Pseudofusulina*, и выделить шесть типов строения стенки, вместо различаемых до сего времени четырех.

Первый тип. Тека двухслойная, состоящая из очень тонкого, слабо заметного тектума и внутреннего текториума (табл. 1, а).

Второй тип. Тека трехслойная, состоящая из тонкого темного тектума и двух более светлых и более широких текториумов, покрывающих тектум снаружи и изнутри (табл. 1, б); в последнем обороте наружный текториум отсутствует.

Третий тип. Тека четырехслойная, состоящая из темного тектума, лежащей под ним почти прозрачной диафанотеки и двух текториумов, покрывающих снаружи тектум, а изнутри — диафанотеку (табл. 1, в); в последнем обороте наружный текториум отсутствует.

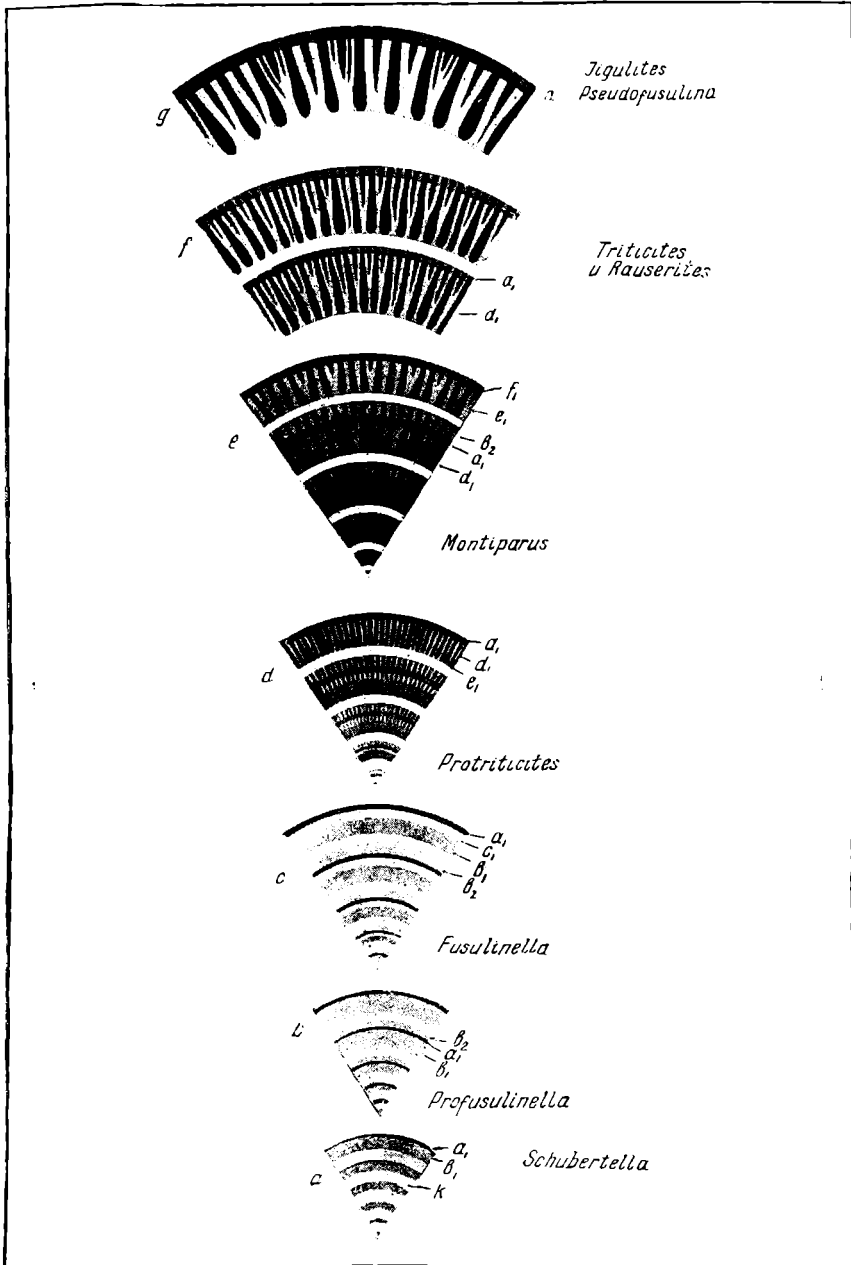
Четвертый тип. Тека четырехслойная, состоящая из тех же слоев, что и в третьем типе; все слои пронизаны тонкими сквозными порами (табл. 1, д); в последнем обороте тека становится двухслойной, состоящей из тектума и кериотеки.

Пятый тип. Тека трехслойная, состоящая из тектума, альвеолярной кериотеки и наружного пористого текториума (табл. 1, е); в последнем обороте текториум отсутствует.

Шестой тип. Тека двухслойная, состоящая из тонкого темного тектума и более светлой и широкой альвеолярной кериотеки (табл. 1, ф, г).

ЛИТЕРАТУРА

- Мёллер В. 1878. Спирально-свернутые форамниферы каменноугольного известняка России. *Мат. геол. России*, 8.
- Douvillé H. 1906. Sur la structure de test dans les Fusulines. *Compt. Rend. Ac. Sc.*, 143, Paris, p. 258—261.
- Dunbar C. O. and Skinner J. W. 1937. Permian Fusulinidae of Texas. *The Geology of Texas*, 3, pt. 2, Univ. Texas. Bull. 3704, p. 597—825.
- Dunbar C. O. and Henbest L. G. 1942. Pennsylvanian Fusulinidae of Illinois. *Illin. State Geol. Survey, Bull.* 67, p. 75—140.
- Girty G. H. 1904. *Triticites*, a new genus of Carboniferous Foraminifera. *Am. Journ. Sci.*, 17 p. 234—240.
- Hayden H. H. 1909. Fusulinides from Afghanistan. *Rec. Geol. Survey India*, 38, pt. 3, p. 244—256.
- Henbest L. 1934. Keriothecal wall structure in *Fusulina*, its significance and resolution by selective stains. *Proc. Geol. Soc. Amer.* 1933, p. 353.
- 1937. Keriothecal wall structure in *Fusulina* and its influence on fusulina classification. *Journ. Paleont.*, 11, p. 212—230, pl. 33—35.
- Lee I. S. 1933. Taxonomic criteria of Fusulinidae with notes on seven new Permian genera. *Mem. Nat. Res. Inst. Geol.*, 14, p. 1—32.
- Lienau D. 1898. *Fusulinella*, ihr Schalenbau und ihre systematische Stellung. *Ztschr. Deut. Geol. Gesell.*, 50, p. 409—419.
- Möller V. 1877. Ueber Fusulinen und ähnliche Foraminiferen-Formen des russischen Kohlenkalkes. *Neues Jahrb.*, p. 138—146.
- Schelwien E. 1908. Monographie der Fusulinen. Teil I. Die Fusulinen des russisch-arktisch. Meeresgebietes. *Paleontogr.*, 55, p. 161—194, pl. XIII—XX.
- Staff H. 1910. Die Anatomie und Physiologie der Fusulinen. *Zoologica*, H. 58, p. 1—93, pl. 1—3.
- Volz W. 1904. Zur Geologie von Sumatra. *Abhan. II. Einige neue Foraminiferen und Korallen, sowie Hydrokorallen aus dem Oberkarbon Sumatras. Geol. Paleont., Abh.* 10, p. 177—194.
- White M. P. 1932. Some Texas Fusulinidae. *Univ. Texas Bull.* 3211, p. 1—105.



Эволюция стенки раковины Fusulinidae (Филогенетическая ветвь)
(пр. *Schubertella* -- *Pseudofusulina*)

a_1 - тектум, b_1 - внутренний текториум, b_2 - наружный текториум, c_1 - диафанотекта, d_1 - кернотекта, a_1 - пора, f_1 - альвеола, l_1 - раковинный материал, k - условное расстояние между оборотами.

О Г Л А В Л Е Н И Е

	Стр.
От редакции	3
Р. Ф. Геккер. Алексей Алексеевич Борисяк	5
Ю. А. Жемчужников. А. А. Борисяк как человек и ученый	20
Ю. А. Орлов. А. А. Борисяк и палеонтология позвоночных	29
Список трудов А. А. Борисяка	45
Ю. А. Орлов. Палеоневрология как один из разделов палеонтологии позвоночных	57
Вера Громова. К вопросу о непосредственном предке лошадей (рода <i>Equus</i>)	67
Е. И. Беляева. О новой находке <i>Stephanoceras</i> в Зайсанской котловине	89
Е. Д. Конжукова. К морфологии <i>Permocynodon</i> и эволюции зубного аппарата <i>Cynodontia</i>	94
И. Г. Данильченко. Род <i>Merluccius</i> в майкопских отложениях Кавказа	130
Дм. Обручев. О происхождении круглоротых	141
О. М. Мартынова. Мезозойские сетчатокрылые (Neuroptera) и их значение для понимания филогении и систематики отряда	150
Е. Э. Беккер-Мягдисова. Новое пермское семейство <i>Boreoscytidae</i> и вопрос о филогении предков <i>Homoptera</i>	171
В. Е. Руженцев. Основные типы эволюционных изменений лопастной линии верхнепалеозойских аммонитов	183
В. Н. Шиманский. О систематическом положении ринхолитов	199
А. Г. Эберзин. О происхождении плиоценовых родов кардийд в Эвксинском бассейне	209
Р. Л. Мерклин. <i>Leda</i> как показатель ископаемой среды	233
Е. А. Иванова. Онтогенез некоторых каменноугольных брахиопод	243
А. Н. Сокольская. Возрастные изменения хонетид и их таксономическое значение	268
Т. Г. Сарычева. О прижизненных повреждениях раковин каменноугольных продуктид	280
М. И. Шульга-Нестеренко. Опыт филогенетического анализа мшанок семейства <i>Fenestellidae</i>	293
Е. Д. Сошкина. Дивергенция и конвергенция в эволюции верхнедевонских рогоз	317
Б. С. Соколов. Систематическое положение группы <i>Chaetetidae</i> и ее отношение к подклассу <i>Schizocoralla</i>	327
Д. М. Раузер-Черноусова. Об онтогенезе некоторых палеозойских фораминифер	339
С. Е. Розовская. К вопросу об эволюции стенки раковинки семейства <i>Fusulinidae</i>	354

Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета Академии Наук СССР

*

Редактор *Т. Г. Сарычева*. Технический редактор *К. М. Шалимова*

РИСО АН СССР № 3245. Издат. № 1894 А-03227 Тип. заказ № 2019. Подп. к печ. 16/III 1949 г. Формат бум. $70 \times 108 \frac{1}{16}$. Печ. л. $22 \frac{1}{2} + 11$ вклеек. Уч.-издат. л. 33. Тираж 1500. Цена в переплете 31 р.

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

Опечатки

Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть
103	Подпись под рис. 2 сн.	Sb —	Sq—
133	9 св.	<i>M. erluccius</i>	<i>Merluccius</i>
182	7 св.	1922	1924
302	Табл., 1 св.	<i>Potypora</i>	<i>Polypora</i>

руды Палеонтологического ин-та, т. XX