

**ТРУДЫ  
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО  
ИНСТИТУТА**

ТОМ XVIII

Т. Г. САРЫЧЕВА

**МОРФОЛОГИЯ,  
ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ПОДМОСКОВНЫХ  
КАМЕННОУГОЛЬНЫХ ПРОДУКТОВ  
(РОДЫ *DICTYOCLOSTUS*, *PUGILIS* и *ANTIQUATONIA*)**





ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР  
Д. В. ОБРУЧЕВ

## ВВЕДЕНИЕ

Настоящая работа является одной из частей обширного труда, посвященного изучению каменноугольной фауны Подмосковского бассейна и выполняемого на протяжении ряда лет группой палеонтологов. Достаточно полное изучение главнейших классов ископаемых животных (брахиоподы, кораллы, мшанки, фораминиферы, иглокожие и т. д.) с учетом особенностей процессов седиментации и геологической истории позволит в дальнейшем подойти к характеристике отдельных фаций бассейна и к вопросам синэкологии его населения в целом.

Из подмосковных продуктид часть крупных родов, приуроченных главным образом к нижнему карбону, уже описана — роды *Gigantella*, *Striatifera*, *Linoproductus*, *Cancrinella* (Сарычева 1928, 1937).

Данная работа представляет собой описание чрезвычайно разнообразных и многочисленных продуктид, относившихся ранее к группе «*Productus semireticulatus*» и объединенных Мур-Вуд (Muir-Wood 1930) в род *Dictyoclostus*. Почти весь описанный материал происходит из нижнего карбона; продуктиды из среднего и верхнего карбона, описанные ранее А. П. Ивановым (1935), привлекаются для сравнения и при общих рассуждениях о ходе эволюции группы.

Некоторой особенностью настоящей работы является детальность описания морфологии изучаемых объектов, что вызвано желанием попытаться лучше понять направление развития этой группы и сделать палеоэкологический анализ ее. Исключительно полная сохранность многих раковин, их значительное количество, четкость стратиграфического положения отдельных видов и их фациальной приуроченности были предпосылками, которые позволили поставить перед собой эти задачи. Такое детальное изучение продуктид представляет тем больший интерес, что они являются одними из лучших руководящих ископаемых верхнего палеозоя. Поэтому любое достижение в познании этого семейства имеет большое практическое значение.

Основной материал был собран лично мною преимущественно в южном крыле Подмосковского бассейна, а также части северо-западного крыла в бассейне рр. Волги, Цны и Мсты. Значительную часть изученной коллекции составляют сборы А. П. Иванова и М. С. Швецова. Кроме того, в нее вошли почти все сборы стемочных и разведочных партий, работавших за последние 10—15 лет на территории Подмосковского бассейна, за исключением его северных частей. При перечислении местонахождений описанных видов в скобках указываются инициалы лиц, которым принадлежат сборы: А. П. Иванов (А. И.), М. С. Швецов (М. Ш.), В. С. Яблоков (В. Я.), А. Н. Сокольская (А. С.), Т. Г. Сарычева (Т. С.); более редко встречающиеся фамилии помещаются полностью. Я приношу здесь свою искреннюю благодарность всем лицам, способствовавшим сосредоточению



в моих руках большой коллекции. Эта работа не могла бы быть выполнена на более скудном и отрывочном материале.

В работе принята форма описания по следующим пунктам: 1) диагноз, 2) общая форма раковины, 3) смычный край и макушка, 4) радиальная ребристость, 5) концентрические морщины, 6) иглы, 7) внутреннее строение, 8) измерения, 9) возрастные изменения и изменчивость, 10) сравнения, 11) распространение, стратиграфическая и фациальная приуроченность.

Измерению подвергались следующие признаки:  $D$  — длина раковины по прямой;  $D_1$  — длина раковины по изгибу брюшной створки от носика до лобного края;  $Ш$  — ширина раковины;  $DK$  — длина кардинального края. Последние два измерения нередко могли быть произведены только для одной половины, тогда цифра измерения ставилась дробью, где числителем является данное измерение, а знаменателем 2, например  $27/2$ ;  $\angle A$  — макушечный угол;  $P$  — ребристость, измеряющаяся количеством ребер на пространстве 10 мм на расстоянии от носика в 10, 20, 30, 40, 50 мм, считая по кривой. У раковин маленького размера ребра считались на расстоянии от носика 5, 10, 15, 20, 25 мм. Кроме того, производились подсчеты отношения  $D_1/D$ , показывающие вздутость раковины, и  $DK/Ш$  — отношение длины кардинального края к ширине раковины.

Раковина называется к р у п н о й, когда ее длина превышает 50 мм; с р е д н е й — 35—50 мм; н е б о л ь ш о й — 25—35 мм; м а л е н ь к о й — менее 25 мм. По выпуклости различаются раковины с и л ь н о в ы п у к л ы е, когда очертания брюшной створки составляют более полушара; с р е д н е в ы п у к л ы е — равные полушару и с л а б о в ы п у к л ы е — меньше полушара. Все измерения даны в миллиметрах.

Никакой новой терминологии в наименовании морфологических признаков не вводится.

Изучение внутреннего строения производилось преимущественно путем препаровки внутренней поверхности створок раковины. В тех случаях, когда твердость вмещающей породы не позволяла сделать этого, применялся метод изготовления серии разрезов или пришлифовок. Однако этот метод, давший очень много при изучении представителей рода *Striatifera* (Сарычева 1937), для описываемого материала не дал такого большого эффекта, так как он не мог охарактеризовать форму кардинального отростка, выступающего за пределы висцерального диска, а не лежащего на нем, как у *Striatifera*. Зато метод сериальных разрезов обеих створок позволил уяснить некоторые закономерности возрастных изменений раковины в местах прикрепления мышц открывателей и закрывателей.

Для изучения формы висцеральной полости, соотношения створок, их толщины и строения пластинчатой зоны широко применялись продольные разрезы раковин.

Определением и описанием видов и родов ископаемых организмов не может ограничиться в настоящее время работа палеонтолога.

По словам А. А. Борисяка (1947, стр. 24), по изученным остаткам следует восстановить живой организм, дать его экологическую характеристику и на этой основе расшифровать его филогенетические отношения.

Это указание заставило меня сделать попытку произвести возможно более углубленный морфолого-экологический анализ каждого признака изученных продуктид с тем, чтобы этот анализ помог понять образ их жизни, их соотношения со средой, уловить по мере возможности приспособительные изменения, отделив их от изменений возрастных.

В огромном большинстве случаев мы находим продуктид не в прижизненном положении в породе, а в самых разнообразных, видимо несколь-

ко перемещенных положениях. Поэтому мне кажется, что анализ морфологических особенностей самой раковины является одним из наиболее надежных способов дать ту экологическую характеристику животного, которая необходима для понимания истории его развития.

Отдельные признаки рассматриваются по возможности всесторонне, с учетом их онтогенетического развития и филогенетического изменения, без чего целый ряд их особенностей остался бы непонятным. Несмотря на это, и сейчас еще остается очень много неясного, особенно в отношении функции таких специфических морфологических особенностей продуктид, как иглы, и даже самой формы раковины с ее коленчатой спинной створкой. Настоящую попытку надо считать только началом подобных работ, которые должны в дальнейшем охватить и остальные группы продуктид. Вероятно, после этой более полной работы многие вопросы, остающиеся неясными, удастся осветить лучше.

Однако и тогда наиболее исчерпывающее понимание экологии изучаемых форм может быть достигнуто только при одновременном тщательном изучении литологии и генезиса осадков, вмещающих ископаемые, и восстановления общей картины геологической истории всего бассейна в течение длительного промежутка времени развития описываемой фауны.

Детальная препаровка материала, благодаря которой удалось наблюдать много до сих пор неизвестных деталей морфологии продуктид, в основном произведена мною лично, но с большой помощью А. А. Ерковой. Все рисунки даны с натуры Н. А. Яньшиновым. Фотографии исполнялись разными лицами (Г. К. Красовской, В. Ф. Братковским, Г. О. Линдквистом, А. В. Скиндером и Лабораторией АН ЛАФОКИ).

Относительно иллюстраций должна сделать следующую оговорку: изучение продуктид привело меня к заключению о прижизненном положении их на грунте вниз брюшной створкой, однако все фотографии и рисунки даны так, как это дается всегда при описании продуктид, т. е. брюшной створкой вверх. Если повернуть изображения на  $180^\circ$ , то их было бы очень трудно сравнивать со всеми остальными монографиями.

Пользуюсь возможностью выразить глубокую признательность и благодарность своим официальным оппонентам по диссертации Д. В. Наливкину, Л. Ш. Давиташвили и Д. М. Федотову, а также Р. Ф. Геккеру, ценные замечания которых были учтены мною при подготовке рукописи к печати.



«... вымершее животное только тогда представляет материал для восстановления его филогенетических отношений, когда оно восстановлено как живой организм, для чего прежде всего должна быть дана по сохранившимся остаткам его экологическая характеристика. Вот почему изучение ископаемых остатков начинается с их экологического (палеоэкологического) анализа».

А. А. Б о р и с я к (1947, стр. 24)

## БИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАКОВИНЫ

Не без некоторого колебания я приступаю к изложению результатов изучения морфологии раковины описанных продуктид с биологической точки зрения. Раковина, конечно, в меньшей степени отражает на себе особенности строения животного и его образа жизни, чем скелет позвоночных, с их большим разнообразием строения, с их конечностями, приспособленными к определенному образу жизни в определенной среде, с зубами, свидетельствующими о характере пищи, и т. д. Трудности составления экологической характеристики именно продуктид тем более велики, что здесь нельзя обратиться к сравнению с современными формами, имеющими сходное строение, как это может сделать палеонтолог, изучающий хотя бы раковины пластинчатожаберных или брюхоногих моллюсков. Напомню, что продуктиды и близкие им формы вымерли в конце палеозоя. Что же касается существующих в современных морях брахиопод, то они представляют собой такие скудные остатки когда-то пышно развивавшегося класса и играют среди современного морского населения настолько ничтожную роль по сравнению с их палеозойскими родичами, что основываться на них в своих заключениях об образе жизни каменноугольных продуктид было бы совершенно неправильно.

«Необходимо учитывать, что образ жизни палеозойских брахиопод значительно отличался от современного. Если современные брахиоподы живут исключительно в морях и главным образом на больших глубинах, то палеозойские брахиоподы жили в тех же условиях, в каких сейчас живут пелециподы и гастроподы. Они населяли все глубины морей, наиболее многочисленны и разнообразны были в мелководье, на глубинах не больше 40—50 м, и нередко легко переносили значительные изменения солености, заселяя сильно опресненные лагуны и заливы» (Наливкин 1947, стр. 63).

Хотя изучение продуктид началось почти 150 лет назад, и в течение всего этого периода они пользовались постоянным вниманием со стороны геологов как одни из основных руководящих ископаемых преимущественно отложений каменноугольного возраста, но и до сих пор они во многих отношениях остаются для палеонтолога загадкой. Большое практическое значение этой группы для целей стратиграфии сосредоточивало изучение ее в руках геологов, а трудности биологического исследования их остатков и невозможность непосредственного сравнения с современным материалом не способствовали привлечению внимания зоологов к этим объектам. Так, Бух (Buch 1842, стр. 2) писал:

«Продуктиды принадлежат к организмам, которые... достойны наибольшего внимания... за ту определенность, с которой они указывают формацию или образование, служащее непосредственным основанием для главной формации каменного угля и отделяющее ее от более древних переходных образований. Поэтому можно было бы думать, что они давно изучены и описаны вместе со всеми своими особенностями. Можно было подумать, что благодаря ревностным исследованиям они собраны со всех частей света и что не осталось сомнений в том, из скольких видов состоит весь род или какие признаки и особенности его существенно отличают от всех сходных родов! Однако ни один зоолог не занялся по-серьезному этими формами, потому что всё еще зоологи отворачиваются от палеонтологии и все еще мы находим обширнейшие и богатейшие собрания окаменелостей не там, где следовало бы их ожидать,— вместе с зоологическими коллекциями, а, в высшей степени противоестественно, как часть минералогии. Все же навряд ли мы осмелимся упрекнуть в подобном невнимании зоологов, когда мы видим, с какой легкостью, с какой беззаботностью и отсутствием критического подхода геологи образуют новый вид и даже род из каждого обломка, напоминающего органическую форму, и полагают, что они достигли большой славы, когда количество вновь названных видов они могут насчитывать сотнями!

Что бы подумали о зоологе, который бы описал лисицу, затем снял бы с нее шкуру и ободранное животное опять описал как новый вид, под новым названием. Затем извлек бы скелет и его опять описал, а именно, переднюю половину, возможно как особый род, а заднюю как другой: так случилось со многими окаменелостями и среди них в особенности с продуктидами, и тем не менее полагают, что знают эти существа».

Мы и до сих пор не знаем точно основных особенностей биологии продуктид: в современной литературе идет горячая дискуссия о том, на какой створке лежала раковина на грунте — на спинной или на брюшной (Muir-Wood 1928; Rakusz 1932; Лихарев 1937).

Пытаясь произвести биологический анализ остатков продуктид, следует прежде всего оговориться, что чрезвычайное разнообразие слагающих это семейство форм не позволяет рассматривать всех продуктид в целом. Нельзя подходить с одной меркой к раковине *Gigantella*, имевшей створки свыше 1 см толщиной, почти лишенные игл, и к *Echinocochus*, с его тончайшей раковинкой, обе створки которой были покрыты множеством тонких и длинных иглочечек.

Я останавлиюсь пока на рассмотрении только описанных ниже семи-ретикулятных продуктид, надеясь продолжить изучение остальных их групп в дальнейшем.

Рассмотрим последовательно все основные их морфологические особенности, как-то: 1) форма раковины, 2) ее наружная скульптура, 3) элементы внутреннего строения.

## 1. ВНЕШНЯЯ ФОРМА РАКОВИНЫ

### 1. Морфологические типы раковин

Как и у всех неподвижных донных животных, форма раковины продуктид теснейшим образом связана с конкретными условиями существования, поэтому она должна быть рассмотрена с возможной тщательностью — мы должны выявить на ней приспособительные признаки в процессе их филогенетического и онтогенетического развития и расшифровать их.

Внешняя форма раковины определяется формой створок и их соотношением, что, в свою очередь, зависит от формы мягкого тела животного, выполнявшего висцеральную полость раковины.

Описанные в настоящей работе продуктиды могут быть подразделены по форме раковины грубо схематично на две большие группы: 1) формы, обладающие сильно выпуклой брюшной створкой и слабо вогнутой, почти плоской спинной, не имеющие шлейфа, и 2) формы, обладающие сильно выпуклой брюшной створкой и коленчатой сильно вогнутой спинной, со шлейфом разной длины.

В соответствии с указанными очертаниями створок для 1-й группы характерно обширное простое висцеральное пространство, тогда как у 2-й висцеральное пространство, также обширное, дифференцируется на собственно висцеральную полость и область шлейфа, где обе створки раковины близко подходят одна к другой, располагаясь на значительном протяжении параллельно друг другу.

Болховитинова (1938, стр. 209), описывая подмосковных *Gigantella* группы *G. tulensis* Bolkh., обладавших длинным шлейфом, возражает против применения термина «шлейф». Считая, что продуктиды лежали на брюшной створке, так что шлейф был поднят кверху, она находит более правильным называть его «передним продолжением», а отогнутый край его (если он имеется) «раструбом» или «жабо», ввиду того, что «понятие «шлейф» подразумевает падающий вниз, волочащийся остаток».

Не возражая против правильности такого толкования понятия «шлейф», я все же применяю его как условный термин, уже давно укоренившийся в палеонтологии. В очень редких случаях мы можем установить истинную длину шлейфа, так как его края обычно бывают очень тонки и обламываются, оставаясь в породе при извлечении из нее раковины. Эти тонкие края шлейфов, несомненно, часто обламывались и при малейшем переносе раковины при ее захоронении, особенно если это имело место в области грубодетритовых осадков. Продольные распилы раковин, заключенных в тонкозернистые породы, нередко показывают, что тончайшие шлейфы обеих створок иногда тянутся значительно дальше, чем это можно наблюдать на раковинах, извлеченных из породы.

Примером раковин первого типа могут служить виды рода *Pugilis* (рис. 1а), второго — *Antiquatonia* (рис. 1с). Представители *Dictyoclostus*, обладающие коротким шлейфом, занимают как бы промежуточное положение (рис. 1б).

Однако не надо забывать, что это подразделение схематично, так как и форма створок и характер висцерального пространства не остаются для каждого вида и даже для каждой особи величинами постоянными — они претерпевают существенные изменения как в процессе филогенеза, так и в онтогенетическом развитии. Эти изменения делают границы между названными морфологическими группами менее отчетливыми, но все же не ступшеывают их полностью, особенно если мы сравниваем взрослые особи. На факт существования у одного вида (*Pr. cancrini* Vern.) разной формы спинной створки указывал еще Милорадович (1935, стр. 66). Но он не пытался связать это с разными возрастными стадиями животного, что единственно позволило бы понять закономерность этого явления.

Менее существенное значение для общей формы раковины, чем форма и величина висцерального пространства и шлейфа, имеют очертание и характер ушек. Среди описанных продуктид встречаются формы с вытянутыми, обширными ушками, как у *A. costata*, наряду с раковинами, обладающими небольшими уплощенными ушками, как у *A. hindi*. У рода

*Antiquatonia* ушки обычно отделены от висцеральной части более или менее резко выраженной складкой, у *Dictyoclostus* они не имеют резко очерченной границы.

В литературе имеется немало указаний на изменчивую форму ушек у продуктид. В частности, Железкова и Конжукова пришли к выводу (1939, стр. 300), что положение и величина ушек у гигантелл относятся

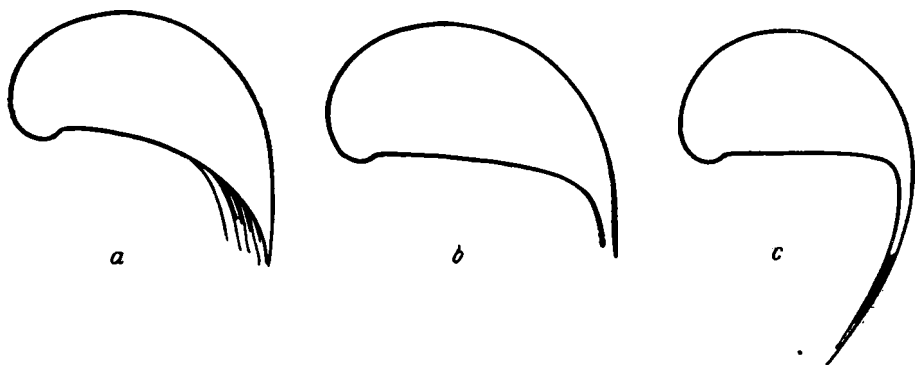


Рис. 1. Схема разных типов формы раковины и соотношения створок у семипродуктидных продуктид.

a — тип *Pugilis*; b — тип *Dictyoclostus*; c — тип *Antiquatonia*.

к категории признаков сильно изменчивых, зависящих от условий обитания животного. Все исследователи единодушно сходятся в том, что удлинение ушек является одним из способов удержать раковину от погружения в ил по принципу расширения ее опорной поверхности (Dacqué 1921, стр. 311).

Не имея никаких новых данных, чтобы как-либо расширить или углубить эту мысль, и во избежание повторения всем известных фактов мы ограничимся в отношении ушек сказанным.

## 2. Изменения формы раковины в онтогенезе

С возрастом раковины происходит не только увеличение ее размера — одновременно с этим наблюдается и существенное изменение ее формы. Известно, что в начальных стадиях образования раковины все брахиоподы, в том числе продуктиды, имеют двояковыпуклую форму раковины, на брюшной створке которой имеется отверстие для выхода ножки. В это время по форме раковины неотличимы даже представители крупных семейств. Эта стадия развития у продуктид в ископаемом состоянии сохраняется крайне редко. В исключительных случаях на очень молодых спинных створках можно наблюдать близ кардинального отростка остаток выпуклой створочки с гладкой поверхностью, 1—1.5 мм размером. На брюшной створке отличить эти юные стадии роста невозможно, так как они сливаются с выпуклой створкой более поздних стадий. Повидимому, следы этих начальных стадий роста стираются на раковине механически еще в течение ее жизни, как это хорошо видно на современных двустворках, всегда имеющих тем более стертые макушки, чем старше животное.

С возрастом брюшная створка становится всё более выпуклой, а висцеральная полость соответственно всё более обширной. Кроме того, как правило, все более молодые раковины имеют ширину, превышающую

длину или равную ей; у экземпляров в старческих стадиях, напротив, длина раковины резко превышает ее ширину.

Сказанное объясняется неравномерным ростом раковины в разных ее частях — брюшная створка растет быстрее спинной, отчего она становится все более и более выпуклой, что неоднократно отмечается при описании фактического материала (рис. 66, 82, 93 и др.). Но и сама брюшная створка нарастает в разных своих частях неодинаково; средняя часть ее лобного края нарастает значительно быстрее, чем боковые части, где в определенном момент рост прекращается даже совсем. Именно этот неравномерный рост брюшной створки и вызывает отмеченный выше факт, что с возрастом относительная длина раковины сильно увеличивается. Особенно наглядно это видно на раковине *Pugilis subscoticus* (табл. 8, фиг. 2b, c, рис. 41).

Таким образом, как указывал Шаймер (Shimer 1906, стр. 121), первые признаки старения, в данном случае в виде прекращения дальнейшего роста, наблюдаются на кардинальных углах раковины и уже отсюда распространяются прогрессивно на передние ее части.

О неравномерности роста створок раковины и зависимости выпуклости раковины от более быстрого роста брюшной створки известно давно. Фредерикс (1915, стр. 13) выражает эту зависимость даже в виде математической формулы:  $\frac{V}{v} = M$ , где  $V$  — скорость роста брюшной створки,  $v$  — скорость роста спинной створки, а  $M$  всегда  $>1$  и является величиной постоянной для раковин определенного вида и определенной возрастной стадии.

На неравномерный рост створок продуктид указывает также Мур-Вуд (1928, стр. 9), которая отмечает, что с возрастом створки поворачиваются по оси замочной линии на угол до  $90^\circ$ .

Процесс поворачивания створок с ростом раковины хорошо изучен у пелеципод (Schneider 1927, стр. 699, рис. 77). У брахиопод, обладающих ножкой для прикрепления, поворачивание макушек створок может привести даже к закрытию ими дельтирального отверстия и к образованию нового путем резорбции части раковины в области носика, как это описывает Шаймер (1906, рис. 10, 11).

Придавая большое значение соотношению створок в связи с ростом раковин, Фредерикс (1915, стр. 9) разделил всех продуктид на две большие группы.

А — раковины с неопредельным ростом в длину висцерального пространства.

В — раковины с предельным ростом в длину висцерального пространства.

По представлению Фредерикса раковины типа В сначала растут так же, как раковины типа А, и в это время они от них неотличимы, затем брюшная створка продолжает нарастать без изменения, а спинная, сделав коленчатый перегиб, замыкает висцеральную полость. После этого начинает образовываться шлейф. Эта схема роста ясно выражена на приведенном им рисунке (стр. 12, рис. 3), где раковина приобретает свою характерную форму со шлейфом только на последних стадиях роста.

Изложенные представления Фредерикса в сущности не являются оригинальными. Еще в первой половине прошлого века Конинк (1842), давая определение «висцерального диска», указал, что именно к этой области раковины приурочено расположение всех жизненно важных органов животного; и только после того как эти органы достигали своего нормального размера, животное изменяло направление роста раковины, т. е. образовывало коленчатый перегиб и шлейф.



Схемы роста, данные Фредериксом, были в дальнейшем неоднократно повторены разными авторами (Chao 1927, стр. 19; Dunbar and Condra 1932, стр. 177 и др.) и в общем не встретили возражений, кроме указаний на невозможность применять эту искусственную группировку продуктид для целей их классификации (Rakusz 1932, стр. 32; Лихарев 1936, стр. 15). Все авторы единодушно сходятся в том, что 1) образование шлейфа и коленчатости спинной створки продуктид происходило только у взрослых форм и 2) к взрослым же стадиям их развития относятся появление на спинной створке всевозможных пластинчатых образований.

Однако наши наблюдения находятся в противоречии с этим. Как уже отмечалось, среди подмосковных семиретикулятных продуктид многие относятся, согласно схеме Фредерикса, к группе форм, обладавших предельным ростом в длину висцерального диска и имевших коленчатую спинную створку. Естественно поэтому, что, занимаясь их изучением и придавая большое значение выяснению их онтогенеза, я с особенной тщательностью старалась собирать раковины в молодых стадиях роста. Несмотря на это, я не могла найти ни одного экземпляра, о котором можно было бы с уверенностью сказать, что он еще не обладает коленчатым перегибом спинной створки, хотя и относится к группе *Producti proboscidei* Фредерикса. Все относительно молодые особи, отличающиеся от взрослых форм своим небольшим размером, тонкостью створок, слабым рельефом мускульных отпечатков и другими признаками, характеризующими молодые стадии роста раковины, обладают неизменно в разной степени выраженной коленчатостью спинной створки.

Этот факт заставил меня более критически отнестись к общепринятому взгляду об образовании коленчатости только в последних стадиях роста раковины и постараться разобрать особенности морфологии коленчатой спинной створки более детально. Выводы из этих наблюдений изложены в отдельной статье (Сарычева 1948), поэтому остановлюсь на них здесь только очень кратко. Коленчатые спинные створки семиретикулятных продуктид обладают некоторыми, только им свойственными особенностями, которых нет у створок неколенчатых, плоских или слабо вогнутых. А именно: 1) скульптура висцерального диска и шлейфа резко различна; плоский висцеральный диск несет интенсивные концентрические морщины, тогда как на лобной половине створки они полностью отсутствуют, здесь имеется исключительно радиальная ребристость; 2) коленчатые спинные створки часто обладают различными пластинчатыми маргинальными образованиями: диафрагмой, маргинальным валиком, пластинчатыми зонами и т. д. Последнее образование встречается также и у створок с сетчатой скульптурой висцерального диска, но не имеющих отчетливой коленчатости.

Из сказанного, однако, не следует, что все коленчатые створки семиретикулятных продуктид обязательно имеют какие-либо пластинчатые образования. Большая группа видов (род *Antiquatonia*), хотя и обладает наиболее резко выраженной коленчатостью спинной створки, но никогда не несет на ней следов пластинчатых образований. Обе створки необычайно тонки на всем протяжении.

Отмеченные морфологические особенности коленчатых створок имеют громадное значение для понимания онтогенеза раковины, но, прежде чем перейти к этому, необходимо более детально рассмотреть строение пластинчатых образований у лобного края раковины.

Осветить строение и функциональное значение пластинчатых образований полностью будет возможно лишь после детального изучения также и *Productus* s. str. и группы *Marginifera*. Однако и те наблюдения, которые

сделаны в настоящее время, представляют интерес и позволяют несколько по-новому осветить характер роста раковины продуктид, относившихся Фредериксом к группе *Producti proboscidei*. Сейчас почти все авторы сходятся во мнении, что пластинчатые образования разного характера, развитые в лобной части спинной створки, близко родственны.

Среди подмосковных семиретикулятных продуктид маргинальными пластинчатыми образованиями обладают только представители рода *Pugilis*. Их пластинчатая зона отличается простотой строения и позволяет считать, что среди форм, подобных *P. subscoticus* sp. n., надо искать корни родов, обладавших специализованными типами пластинчатых зон, характерными для *Marginifera* и близких ей форм.

Строение маргинального валика *Marginifera* подробно описано Хуангом (Huang 1932, стр. 20). Он выделяет 2 типа — 1) маргинальный валик *pusilla*-form, сложенный отдельными пластинками со свободными концами, образующими бахрому, и 2) валик *kuichowensis*-form — более массивный, не имеющий бахромчатого окончания пластин. На рис. 31, 37, 39, 47, 48 приводятся схематизованные зарисовки пластинчатых зон некоторых *Pugilis*, которые ничем не отличаются принципиально от приведенного Хуангом (1932, рис. 2, a, b) рисунка маргинального валика пермской *Marginifera* sp., относящейся к типу *pusilla*.

Значительно большее различие получается при сравнении наших наблюдений с общепринятым пониманием строения диафрагмы, свойственной роду *Productus* s. str. Обычно диафрагма изображается как простая пластинка, отходящая в месте коленчатого перегиба от спинной створки и отгораживающая висцеральную полость раковины от области шлейфа. Схематические рисунки диафрагмы, которые дают Мюр-Вуд (1928, стр. 40, рис. 11), Пекельман (1931, стр. 11, рис. 2) и Лихарев (1936, стр. 17, рис. 3а), по существу являются тождественными.

Диафрагма у *Productus* s. str. изучалась в последнее время Милорадовичем (1945, стр. 490), однако деталей ее строения автору наблюдать не удалось и ему осталось неясным, насколько она тесно связана с образованием пластинчатой зоны, но все же он присоединяется к мнению Лихарева, что генетическая связь между этими образованиями возможна.

В свете всего изложенного большой интерес приобретают наши наблюдения над строением диафрагмы у подмосковных нижнекаменноугольных *Productus* s. str. На продольных разрезах и шлейфах некоторых хорошо сохранившихся раковин *Productus concinnus* Sow. видно, что от обоих концов диафрагмы, т. е. от места прикрепления ее к спинной створке в области коленчатого перегиба последней и от ее дистального конца, подходящего почти вплотную к брюшной створке, отходят тонкие пластинки, идущие параллельно брюшной створке (рис. 2). Иными словами, здесь в общих чертах повторяется схема строения пластинчатой зоны про-

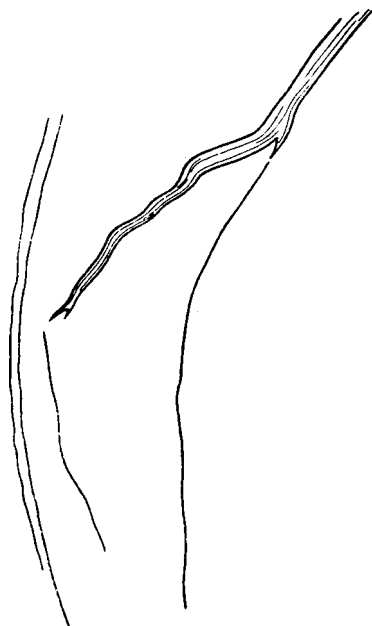


Рис. 2. *Pr. concinnus* Sow. р. Волга, Георгиевский погост,  $C_1^{st}$ , 148/2849 (Т. С.). Продольный разрез диафрагмы.  $\times 8$ .

дуктид вообще и в частности пластинчатой зоны у некоторых представителей *P. subscoticus* (рис. 40). Это сходство увеличивается еще больше тем, что у отдельных экземпляров этого вида и у некоторых других видов рода *Pugilis*, как это отмечено при описании фактического материала (стр. 119, 156), имеется нерезко выраженная узкая плоская площадка, окружающая пояском висцеральный диск спинной створки и сходная с настоящей диафрагмой у *Productus* s. str. Эти наблюдения полностью совпадают с данными Гирти, изложенными им в письме к Мюр-Вуд (Muir-Wood 1928, стр. 22), которые долгое время игнорировались или истолковывались неправильно (Huang 1932, стр. 23).

Таким образом, можно, повидимому, считать точно установленным близкое морфологическое и генетическое родство всех маргинальных пластинчатых образований у продуктид. Среди них следует различать: а) пластинчатую зону, развитую у представителей рода *Pugilis*; она является наиболее простым типом этих образований, б) маргинальные валки разной формы; начальные стадии образования структуры этого типа наблюдаются у *Eomarginifera*, конечные, повидимому, представлены массивным валиком, близким к *kueichowensis*-form Хуанга; в) диафрагму, наблюдающуюся у *Productus* s. str. и его синонима — рода *Diaphragmus*, установленного Гирти.

Наиболее характерным признаком всех рассмотренных пластинчатых маргинальных образований, общих для всех их типов, является присутствие у спинной створки после коленчатого ее перегиба как бы нескольких шлейфов, идущих параллельно брюшной створке, но на разном расстоянии от нее. Это сходство строения естественно наталкивает на мысль, что причина их образования тоже была одинаковой и что она кроется в особенностях роста раковин с коленчатыми спинными створками.

Благодаря деятельности мантии, на висцеральной части раковины откладываются все новые известковые слои, налегающие один на другой без какого-либо промежутка и делающие створки по мере роста животного все более массивными. Но на лобном крае эти слои не прилегают тесно один к другому и разделены промежутками то большей, то меньшей ширины. Однако, если створка во взрослом и геронтическом состоянии (т. е. в момент образования пластинчатой зоны) могла расти, образуя последовательные, как бы чешуйчатые пластины, то можно предположить, что и в более молодом возрасте она росла по такому же принципу.

Мне представляется логичным предположение, что коленчатые створки раковин приобретали постепенно свою характерную форму уже в раннем возрасте, и именно поэтому мы не находим молодых раковин без следов коленчатого перегиба. Брюшная створка, непрерывно нарастая по своему лобному краю и одновременно постепенно отгибаясь по оси замка, становилась все более и более выпуклой, тогда как спинная створка, растущая более медленно, заполняла образовывавшееся между створками зияние путем отложения последовательных, параллельных один другому шлейфов и становилась все более резко коленчатой. Схематический рис. 3 поясняет сказанное. В каждом из этих шлейфов следует различать две части: одну — висцеральную, которая представляет собой непосредственное продолжение в длину висцерального диска, и другую — собственно шлейф, идущую под большим углом к первой параллельно лобной части брюшной створки. По мере появления новых пластин, тонкие пластинки этих последовательных многочисленных шлейфов постоянно обламывались, тогда как висцеральный диск спинной створки постепенно удлинялся и утолщался путем отложения внутри все новых слоев раковинного вещества.

В молодом возрасте животного концентрические морщины на висцеральном диске спинной створки были узкими, затем они становятся все шире. Наконец, когда животное уже достигает свойственного для данного

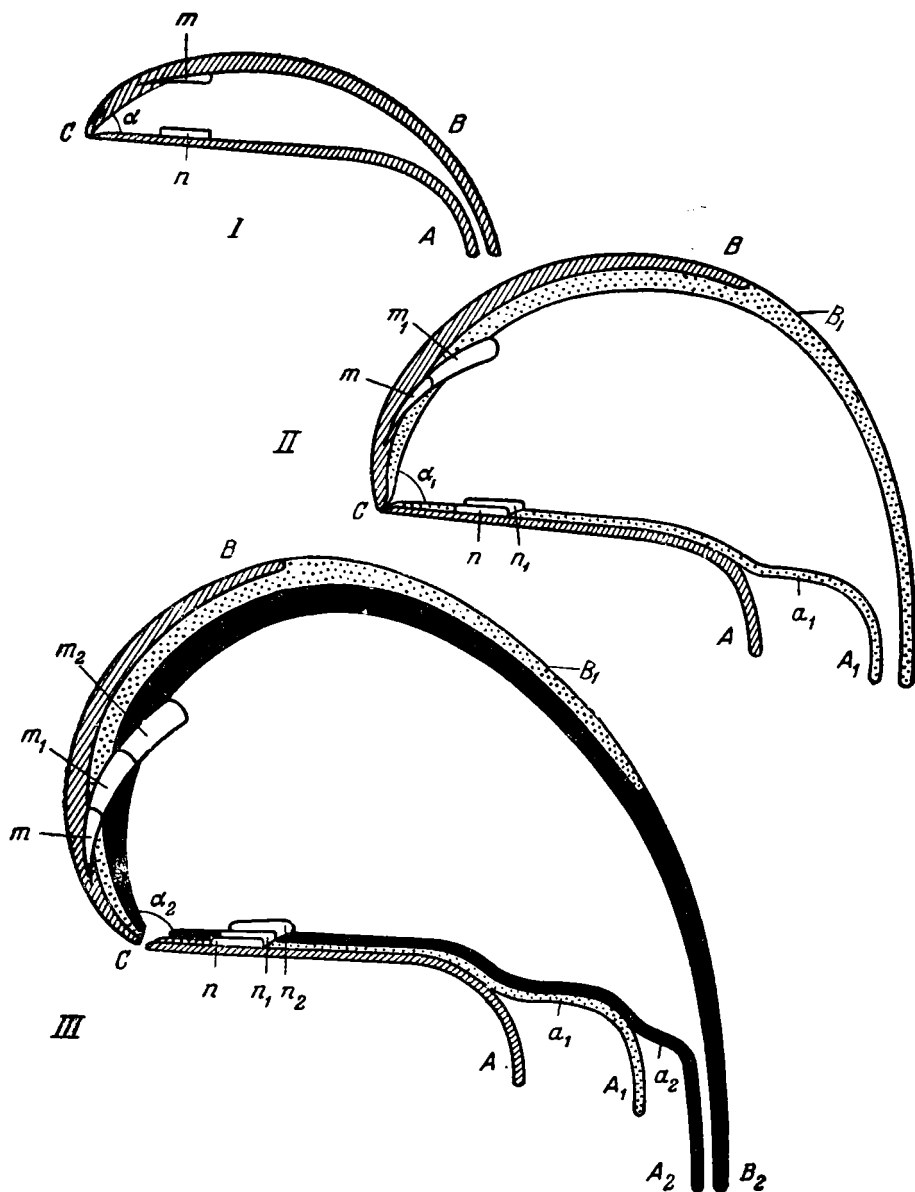


Рис. 3. Схема роста раковины коленчатых продуктид.

I — II — III — последовательные стадии роста;  $\alpha$ ,  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$  — последовательно увеличивающийся угол смыкания створок; A — A<sub>1</sub> — A<sub>2</sub> — последовательные стадии роста спинной створки; B — B<sub>1</sub> — B<sub>2</sub> — то же брюшной створки; a<sub>1</sub> — a<sub>2</sub> — висцеральная часть нарастающих шлейфов; m — m<sub>1</sub> — m<sub>2</sub> — последовательное нарастание и перемещение места прикрепления мускулов на брюшной створке; n — n<sub>1</sub> — n<sub>2</sub> — то же на спинной; с — смычный край.

вида размера и приближается к своей старческой стадии, рост раковины в длину начинает замедляться, висцеральные части отдельных пластин становятся все уже и отдельные шлейфы располагаются все ближе и ближе

один к другому. Наконец, они ложатся друг на друга непосредственно и сохраняются таким образом от обламывания, представляя собой различные маргинальные пластинчатые образования. Лихарев (1936, стр. 17) говорит о «расслаивании створки» в области маргинальных образований, но генетически более правильным было бы назвать это «наслаиванием».

Из сказанного ясно, что и молодые особи должны были иметь более или менее коленчатую спинную створку, если эта форма ее характерна для данного вида, но пластинчатые образования в виде валиков или пластинчатых зон у них были развиты слабо или даже совсем отсутствовали. Однако отнюдь нельзя думать, что эти образования появляются не у всех представителей данного вида и, будучи явлением непостоянным и случайным, не представляют собой ценности для систематика, как неоднократно высказывались многие авторы, начиная от Никитина (1890), возражавшего в свое время Ваагену, предложившему новый род *Marginifera*.

В отличие от этих образований настоящая диафрагма, представляющая собой резко выраженную висцеральную часть последнего шлейфа данной возрастной стадии, присутствует неизменно на раковинах любого индивидуального возраста. Это хорошо иллюстрируется приведенными на табл. 36, фиг. 3, 4, 5, фотографиями нескольких экземпляров *Productus concipnis* Sow. из подмосковного нижнего карбона, которые все обладают отчетливыми диафрагмами, несмотря на разницу в их индивидуальном возрасте.

Не исключена возможность, что и брюшная створка семиретикулятных продуктид, обладающая концентрической скульптурой в висцеральной области, нарастала в ранних стадиях своего роста, так же как и спинная, путем образования последовательной серии шлейфов. Только достигнув определенного размера и кривизны, она переходила к нарастанию по лобному краю, т. е. она росла по той же схеме, как и спинная створка, но более быстрым темпом. О вероятности этого предположения свидетельствует прежде всего тот факт, что, как и на спинной створке, максимальный перегиб (в данном случае выпуклость) у семиретикулятных форм обычно приурочен к месту окончания концентрической скульптуры. Передняя часть створки, несущая только радиальную ребристость, всегда обладает значительно меньшей кривизной. Наиболее сильно коленчатые формы обладают одновременно и наиболее резко выраженной сменой скульптур и, наоборот, формы с более или менее однородной скульптурой на всей створке имеют также и более однородный изгиб раковины. Из этого можно сделать логический вывод, что у последних форм характер роста оставался все время без изменения, тогда как у первых он вначале происходил путем образования последовательных пластин и только позднее, в связи с уменьшением кривизны брюшной створки, он перешел в нарастание по лобному краю.

Мысль о возможности образования на спинной створке целой серии последовательных шлейфов с систематическим обламыванием образовавшихся ранее шлейфов близ места коленчатого перегиба была высказана Козловским (1914, стр. 20) при объяснении им характера пластинчатой зоны у *Pr. caraci* Orb. При этом он указал, что чем старше по возрасту данная особь, тем большее количество обломанных шлейфов слагает пластинчатую зону ее спинной створки. Однако эта простая мысль, полностью основанная на изучении наблюдающихся фактов, встретила резкое возражение со стороны Лихарева (1926, стр. 834). Последний считает обламывание концентрических пластин явлением патологическим и возможным только у представителей вымирающих групп. К тому же, по его мнению, каждая полочка шлейфа должна была бы сейчас же залечиваться животным, а не распространяться на все протяжении шлейфа.

Это возражение было бы справедливым, если бы у раковины имелся только один шлейф, к которому непосредственно прилегла живая ткань мантии, как это имеет место у раковин, обладающих шлейфом без пластинчатых образований, например у представителей рода *Antiquatonia*. Но если на створке имеется несколько параллельно расположенных шлейфов, то мантия прилегает только к одному из них, образованному самым последним, а предыдущие, лишенные непосредственной связи с живой тканью мантии, могут быть обломаны очень легко и без всякого ущерба для животного. Естественно также, что эти повреждения не могут быть «залечены» животным, как оно это делает, если повреждена часть раковины, непосредственно прилегающая к мантии.

Что касается мысли Козловского о возможности судить по интенсивности развития пластинчатой зоны об относительном возрасте животного, то Лихарев считает это невозможным на том основании, что «образование пластинчатой зоны происходит в большинстве случаев на более или менее одинаковом расстоянии от макушки», т. е. у раковин приблизительно одинакового возраста. В данном случае, мне кажется, истина находится в объединении обоих мнений, которые совершенно не противоречат одно другому. Действительно, пластинчатая зона начинает образовываться, как это правильно указывает Лихарев, у раковин определенного, более или менее одинакового для каждого данного вида возраста, и в то же время чем старше особь, тем большее количество пластин будет слагать эту зону, как это справедливо утверждает Козловский.

Мне ни разу не удалось найти среди подмосковного материала экземпляры раковин с полностью сохранившимися всеми последовательными шлейфами (не только в области пластинчатой зоны, но и на всем висцеральном диске), но описанная Степановым *Pseudomarginifera aagardi* Toula-Tschern. (1934, стр. 56), по видимому, является именно раковиной такого типа (табл. 35, фиг. 10 a, b, c).

Образное описание спинной створки *Pr. ussuricus* Frcks., имеющей аналогичное строение, дает Фредерикс: «...створка кажется состоящей из ряда постепенно увеличивающихся в размере створок, вложенных одна в другую. Отпечатки поверхности спинной створки благодаря этому кажутся ступенчатыми» (1924, стр. 8).

Приведенные описания и фотографии на табл. 35, фиг. 10 с большой наглядностью подтверждают правильность предложенной схемы роста колленчатых раковин путем образования серии последовательных шлейфов.

У многих продуктид, обладавших той или иной формой пластинчатой зоны, рост раковины на этом не останавливался. Она продолжала нарастать на лобном крае, наращивая шлейф иногда до очень значительной длины. Не говоря уже о представителях родов *Productus* или *Probosciddella*, даже многие виды *Pugilis* не останавливали своего роста на пластинчатой зоне (представителей *Marginifera* я пока не касаюсь). Среди *P. subscticus* sp. n., *P. moshkovensis* sp. n. и других видов рода *Pugilis* нередки случаи, когда обе створки и после образования интенсивно развитой пластинчатой зоны продолжали расти в длину с образованием настоящего шлейфа, в узком понимании этого термина. Эти образования рассматриваются в «Описательной части» (стр. 120, 155 и рис. 38, 61).

В этой стадии роста раковины очень существенное значение приобретал тот хорошо всем известный факт, что лобная половина брюшной створки всегда имеет значительно меньшую кривизну, чем ее висцеральная половина. При этом кривизна створки тем меньше, чем ближе данное место располагается к лобному краю и чем больше индивидуальный возраст рассматриваемого экземпляра. Именно это уменьшение кривизны брюшной створки вызывало то важное в росте раковины новое явление, что

при продолжающемся, как прежде, поворачивании брюшной створки по оси кардинального края уже не образовывалось такой широкой щели между створками, как это могло иметь место раньше. Шлейф брюшной створки скользил по лежащему рядом шлейфу спинной. А раз не было зияния, то у мантии спинной створки не было стимула к образованию очередной ступени пластинчатой зоны, и она начинала нарастать так же, как и брюшная створка,— по лобному краю (Сарычева 1948 а, стр. 248, рис. 12).

Таким образом, если рассматривать возникновение и рост шлейфа не односторонне, взяв для изучения лишь одну из стадий его развития, а на протяжении всего онтогенеза раковины, то можно примирить и даже сочетать обе точки зрения: 1) высказанную мною ранее (стр. 16) о том, что шлейф, так же как и коленчатость спинной створки, возникал у животного на его достаточно ранних возрастных стадиях, и 2) прежнее, довольно единодушное мнение, что и то и другое развивалось у организмов только во взрослом и даже старческом периоде их жизни и что шлейф нарастал в длину, не увеличивая объема висцеральной полости животного.

В настоящее время, повидимому, можно считать установленным, что строго определенные систематические группы форм имели спинные створки с коленчатым перегибом и шлейфом умеренной длины уже в раннем возрасте. Однако позднее, после достижения раковиной свойственного для данного вида размера, происходило дальнейшее, может быть даже часто не ограниченное нарастание шлейфа в длину. При этом в каждом из этих периодов процесс роста происходил со своими специфическими и закономерными особенностями.

На нашей схеме роста шлейфа в длину (1948а, рис. 12, III) указывается, что обе створки раковины на всем протяжении шлейфа очень близко подходят одна к другой. Но Милорадович (1945, стр. 487), основываясь на изучении представителей *Productus* s. str., утверждает, что раковины, имеющие диафрагму, «все обладают в области шлейфа расходящимися по направлению к лобному краю створками, причем эта часть их иногда принимает вид раструба».

При изучении подмосковных продуктид мне неоднократно приходилось наблюдать разрезы раковин с расходящимися краями шлейфа, но в этих случаях всегда удавалось обнаружить деформацию раковины (главным образом разлом и вдавливание висцерального диска спинной створки в полость раковины), благодаря которой лобные края шлейфа расходились. В других случаях при изготовлении шлифа удавалось обнаружить тонкий шлейф спинной створки, идущий от дистального конца диафрагмы параллельно брюшной створке.

И, наконец, нередко было наблюдать неправильной формы шлейфы, у которых спинная створка повторяла полностью все изгибы брюшной, не оставляя посредине сколько-нибудь значительного промежутка.

Эти наблюдения, так же как все сказанное выше о характере роста раковины в области шлейфа, не позволяют мне согласиться с Милорадовичем в том, что для раковины продуктид при наличии длинного шлейфа было нормальным широкое зияние лобного края и что функция лобного края раковины в отношении изолирования животного от внешней среды в данном случае переносилась на диафрагму. Если это зияние действительно и наблюдается у некоторых экземпляров *Productus*, то более вероятным мне кажется предположение, что оно было вызвано смещением створок одной относительно другой или деформацией раковины при процессе захоронения и фоссилизации или, наконец, ее неполной сохранностью.

Представители рода *Antiquatonia*, обладавшие раковинами с наиболее

резко коленчатыми спинными створками по сравнению с другими семиретикулятными продуктами, никогда не имели на них следов пластинчатых образований. Это казалось мне очень сильным возражением против изложенного выше предположения о способе роста коленчатых форм вообще.

Однако при изучении продольных распилов раковин этой группы в разных возрастных стадиях удалось установить следующее: отчетливая концентрическая скульптура спинной створки, резко сменяющаяся радиальной в месте коленчатого перегиба, свидетельствует о том, что и здесь нарастание висцерального диска происходило по тому же типу, как и у тех коленчатых створок, которые обладали типично развитыми пластинчатыми образованиями. Но к тому моменту, когда висцеральный диск достигал своего нормального для данного вида размера, брюшная створка приобретала кривизну, радиус которой был приблизительно равен длине висцерального диска спинной створки. Поэтому, когда при расширении объема жилой полости происходило увеличение угла отклонения створок и перемещение брюшной створки в направлении, противоположном лобному краю, здесь между створками не образовывалось зияния, точно так же, как этого не происходит при нарастании длинного слабо выпуклого шлейфа. При таком толковании даже сама резкая коленчатость спинной створки, доходящая до того, что плоскость висцерального диска образует с плоскостью шлейфа острый угол, становится понятной — она вызвана изгибанием створок по кривой с указанным радиусом.

После того как шлейф приобрел достаточную длину и продолжавшееся перемещение брюшной створки уже не могло вызывать зияния лобного края раковины, определенная кривизна шлейфа теряла свое жизненно важное значение и в дальнейшем он нарастал, как и у других продуктов, со все уменьшающейся произвольной кривизной (Сарычева 1948 а, рис 13). Подобный тип роста наблюдался, кроме *A. insculpta*, у *A. costata*, *A. khimenkovi* (Jan.), *A. abrami* sp. nov. и др.

У представителей *Antiquatonia* с более массивными створками, как *A. hindi*, раковина имеет короткий шлейф и несколько утолщенную спинную створку. Но и в этом случае брюшная створка взрослых экземпляров, имеющая радиус кривизны приблизительно равный длине висцерального диска спинной створки, скользит по ее внутренней поверхности, не вызывая широкого зияния лобных краев раковины. У этого вида в борьбе за более плотное смыкание створок приобретает большое значение массивное утолщение створок у лобного края изнутри, а также возникновение здесь ряда дополнительных образований, не допускающих зияния раковины при ее росте (Сарычева 1948 а, стр. 250). Я имею в виду особую «ребристость» на внутренней поверхности створок, свидетельствующую об очень плотном прилегании их друг к другу в области шлейфа (стр. 70).

Из всего сказанного можно сделать заключение, что у раковин с коленчатой спинной створкой, так же как и у других продуктов, имеющих плоскую или слабо вогнутую спинную створку, с возрастом происходило постоянное увеличение висцерального пространства путем увеличения угла смыкания створок по оси смычного края и нарастания створок разными способами. Это в частности имело место у всех групп семиретикулятных продуктов, как у тех, которые обладали пластинчатыми маргинальными образованиями, так равно и у лишенных их. Однако разные группы продуктов по-разному боролись против возможного в процессе роста увеличения зияния раковины, причем даже у одной группы в разные периоды онтогенеза имелись защитные образования разного типа.

Таким образом, все разнообразие формы висцеральной полости и шлейфа вместе с его различными маргинальными пластинчатыми и иными образо-



заниями можно рассматривать как различные решения одной биологической задачи — увеличения мягкого тела животного, без допущения зияния лобного края раковины. Решение этой задачи морфологически было различно, что зависело не только от генетической природы данного организма и той узкой ниши, которую он занимал, но и от его возрастной стадии. Из последнего естественно вытекает вывод, что в разных стадиях развития животного его взаимоотношения с внешней средой были неодинаковы. Но на этом более подробно останавливаться в дальнейшем.

О большом значении в жизни животного не допускать зияния раковины имеется много указаний в литературе. Это касается одинаково как брахиопод, так и моллюсков, за исключением тех двустворок, у которых раковина постоянно зияет в месте выхода сифонов. Поэтому естественно, что животные приобретали в процессе эволюции самые разнообразные приспособления для защиты от попадания внутрь раковины посторонних тел. Сама вогнутость или коленчатость створки, расположенной сверху, является приспособлением против попадания внутрь раковины ила, который сползает с почти вертикально торчащего лобного края раковины этих животных (Daqué 1921, стр. 309).

Цейнер (Zeuner 1933, стр. 314) указывает, что устрицы могли выводить попавший внутрь раковины ил путем короткого хлопающего движения створок. Что же касается ила, попадавшего в раковину брахиопод, то Лемон (Lamont 1934, стр. 165) считает, что животное не могло его удалить и должно было иметь различные приспособления, чтобы предотвратить его попадание. У современных брахиопод по краю мантии располагаются для этой цели специальные защитные реснички.

Изучение подмоллюсковых продуктид показало, что попадание ила внутрь раковины при жизни животного было явлением нередким и особенно часто наблюдающимся у раковин с коротким шлейфом, как *A. hindi*, или со слабо вогнутой (не коленчатой) спинной створкой, как *Pugilis serpukhovenssis* sp. nov. Подводя итог всему сказанному о функции шлейфа у продуктид, мне кажется вполне возможным присоединиться к мнению Лихарева, Болховитиновой и Милорадовича (1945, стр. 488) о том, что шлейф служил, повидимому, для: 1) поднятия над дном переднего края раковины в целях предохранения его от засыпания илом и лучшего обеспечения питания и респирации; 2) возможно, для защиты жизненно важных органов животного, путем отдаления от них лобного края раковины; 3) в тех случаях, когда он был расширенным, шлейф поддерживал раковину, предохраняя ее от слишком глубокого погружения в ил, и играл в данном случае такую же роль, как длинные ушки и отчасти иглы. Предположение Лихарева, что шлейф мог быть защитным образованием от нападения хищников, мне кажется сомнительным, так как по моим наблюдениям хищник, нападая на продуктуса, хватал и разламывал его раковину непосредственно в висцеральной области, минуя шлейф (Сарычева 1949, стр. 281). Биологическое значение маргинальных образований продуктид становится совершенно ясным, если мы признаем правильность изложенных выше принципов роста продуктид (стр. 14). В этом случае не нужно допускать никаких случайных попаданий в раковину инородных тел для раздражения мантии и стимулирования ее к образованию диафрагмы или валика. Они возникали совершенно естественно в процессе роста раковины, во время которого брюшная створка нарастала по лобному краю, а спинная, с одной стороны, росла ей навстречу, образуя горизонтальную часть шлейфа, имеющую задачей закрыть образующееся между створками зияние, а с другой — выделяя тонкую пластинку очередного шлейфа, параллельную лобной части брюшной створки. Если для данного вида характерна коленчатая форма спинной

створки, то эти пластинки имели более или менее значительную длину и относительно небольшую горизонтальную часть, если же, как у большинства представителей рода *Pugilis*, спинная створка является только слабо вогнутой, эти пластинки имели развитой преимущественно горизонтальную часть и очень короткую и тонкую пластинку шлейфа. При таком понимании процесса роста раковины образование пластинчатых зон и прочих маргинальных пластинчатых образований является совершенно закономерным следствием определенного типа этого роста. Отсюда естественно следует, что интенсивность развития этих морфологических структур у каждой данной особи не только могла, но и должна быть различной, так как она зависела 1) от принадлежности ее к определенной группе форм, характеризующейся наличием этого признака, и 2) от возрастной стадии этой особи.

### 3. Рудиментарные и архаические морфологические признаки

Заканчивая рассмотрение морфологических особенностей описанных продуктид, связанных с общей формой раковины, остается еще остановиться на таких редких и слабо выраженных структурах, как аррея и площадка прикрепления. Рассмотрение обоих этих образований представляет интерес не только для выяснения морфологии и образа жизни этих животных, но и для выявления путей их филогенетического развития.

Очень многие из изученных видов продуктид, принадлежащих к *Pugilis* и *Antiquatonia*, имеют в своем составе некоторое количество особей, обладающих на брюшной створке арреей. Она находится в равной мере как у представителей тульской фауны (например, *P. subscoticus*), так и стешевской (например, *P. serpukhovensis*, *A. hindi* и др.).

Некоторые формы, обладающие арреей, изображены на таблицах и рисунках (табл. 7, фиг. 7; табл. 9, фиг. 3; табл. 18, фиг. 1, 2, 3 и др. и рис. 43, 74, 96). У изученных продуктид аррея присутствует только на брюшной створке, она имеет линейные очертания, ширину в 1—2 мм и желобчатую форму. Аррея доступна для наблюдения только на изолированных створках: при смыкании створок она не видна. Поэтому Иванов (1937, стр. 54) называет такой тип арреи «скрытой арреей». В центре арреи имеется небольшое дельтириальное отверстие, которое уже на ранних стадиях онтогенеза продуктид оказывается полностью закрытым основанием кардинального отростка спинной створки, так что прохождение через него ножки было полностью исключено. Вхождение основания кардинального отростка в дельтириальное отверстие брюшной створки иллюстрируется фотографиями на табл. 18, фиг. 1b и 3, и схематическим рисунком (Сарычева 1946, стр. 721, рис. 2).

Дельтириальное отверстие бывает закрытым не только у продуктид, обладавших рудиментарной арреей, но и у хонетид, несущих хорошо развитые арреи на обеих створках. Так, по данным Раймонда (Raymond 1905—1906), имевшего возможность изучить из девонских глинистых известняков очень большой материал в различных возрастных стадиях и прекрасной сохранности, среди нескольких тысяч экземпляров различных видов *Chonetes* имеется только один или два экземпляра взрослых *Ch. robustus* Raun., у которых было видно отверстие для ножки (l. c., стр. 119). На остальных же раковинах, даже у очень молодых экземпляров, кардинальный отросток и дельтидиум полностью закрыли отверстие для выхода ножки.

Данбар и Кондра (1932, стр. 183) на основании изучения пенсильванской фауны приходят к выводу, что не во всех случаях присутствие аррей

у продуктид следует рассматривать как примитивный признак, скорее это — признак родового значения.

Вполне соответствует этому мнению их дальнейшее рассуждение о дельтириальном отверстии, которое «является, более вероятно, только выемкой, произведенной давлением кардинального отростка на край брюшной створки, а не следом первоначального дельтириума» (l. с., стр. 184).

Едва ли можно согласиться с этим взглядом на кардинальную арею у продуктид, если рассматривать всех представителей этого семейства в их историческом развитии, а не изолированно только верхнепалеозойские формы с рудиментарной ареей.

Если бросить взгляд на филогенетическое развитие продуктид вообще, начиная с девонских форм, обладавших ареей часто на двух створках, то делается ясным, что значение ареи в строении их раковины постепенно уменьшалось и, наконец, арея исчезла совсем, за исключением отдельных специализованных родов. По ходу редукции ареи и по тому, что она сохраняется у некоторых форм в качестве слабо развитого, рудиментарного образования (скрытая арея у некоторых родов), можно предполагать, что мы имеем здесь дело с явлением редукции по типу рудиментации, которая характерна, по мнению Северцова, для тех случаев, когда «редуцируемый орган предков является ненужным ни в один период существования животного» (Северцов 1945, стр. 515).

Другой архаической чертой в строении раковины продуктид, но наблюдающейся несравненно реже, чем описанная выше арея, является присутствие на макушке брюшной створки маленькой площадки прирастания. У девонских продуктид этот признак распространен очень широко и для многих родов он является даже диагностическим (например, *Chonetipustula*, *Productella* и др.). Геологически более молодые представители продуктид лишены этого образования полностью, за исключением отдельных родов, как *Aulosteges*, *Etheridgina*, *Teguliferina* и др., которые в течение всей своей жизни или долгое время вели прикрепленный образ жизни.

У некоторых экземпляров каменноугольных продуктид, не обладающих обычно площадкой прирастания, этот древний признак может иногда появляться как очень большая редкость. Так, мне пришлось наблюдать (Сарычева 1946, стр. 720) хорошо выраженную площадку прирастания на макушке одной раковины *Prod. concinnus* Sow. из слоев серпуховского возраста (табл. 36, фиг. 1а, б). Е. А. Иванова наблюдала следы прирастания у некоторых *Linoproductus* и *Dictyoclostus* из подмосковного среднего и верхнего карбона (1946, стр. 711). Хотя мне и не удалось видеть на описанных здесь продуктидах этого интересного образования, но, очевидно, не исключена возможность его нахождения в дальнейшем и у этой группы форм.

#### 4. Изменение формы раковины в филогенезе и ее значение для систематики продуктид

Выше были приведены данные и примеры, свидетельствующие об изменении формы раковины в процессе онтогенеза — с возрастом раковина становится крупнее, ее брюшная створка становится более выпуклой, а висцеральная полость более обширной, спинная створка становится более резко коленчатой, шлейф удлиняется, а у некоторых групп появляются разные пластинчатые образования на лобном крае спинной створки.

Можно сказать, что онтогенез почти точно повторяет филогенетическое развитие этой группы продуктид. Особенно наглядно это можно видеть на развитии *Antiquatonia* (стр. 260). Здесь турнейский вид *A. zamen-*

*skiensis* (Liss.) обладал недифференцированной висцеральной полостью и слабо вогнутой спиной створкой. Визейские формы (*A. serenensis* sp. n., *A. prikschiana* (Jan.) и др.) приобретают все более резко выраженный шлейф, а в верхах визе и в намуре уже все представители *Antiquatonia* обладают резко выраженной коленчатостью спиной створки.

Разные авторы неодинаково расценивают значение внешней формы продуктид и соотношения их створок для систематики этого семейства.

Бух (1842, стр. 13) предлагает разделить продуктид прежде всего по внешней форме на *Dorsati* — с выпуклой брюшной створкой и *Lo-bati* — с брюшной створкой, обладающей синусом.

Вернейль (Verneuil 1845, стр. 251) также придает большое значение внешней форме раковины, особенно ее спиной створки, хотя и принужден строить свою классификацию исключительно на признаках наружной скульптуры, более доступных для наблюдения.

После работы Конинка (1847) центр внимания в изучении этого семейства переносится на их скульптуру. Против этого узкого направления резко возражал Чернышев (1902, стр. 245), указавший на важность учитывать одновременно со скульптурой также форму и соотношения створок и предложивший на этой новой основе свое подразделение продуктид на генетические группы. В дальнейшем эту мысль развил более подробно Фредерикс (1915, стр. 9). При этом он пошел дальше Чернышева и придавал значение для систематики не столько форме висцеральной полости и очертанию двух створок, сколько соотношению створок во время роста раковины. Эта схема была в дальнейшем полностью принята Чао (1927), отметившим, что наиболее примитивным типом животного следует рассматривать тот, при котором оно занимает всю длину раковины, и более передовым, если тело животного сосредоточено только в задней части раковины, тогда как передняя образует длинный шлейф. К этой характеристике присоединились также Данбар и Кондра (1932, стр. 186).

Но вся схема Фредерикса, рассмотренная в общих чертах выше, несла в себе столько противоречий и неясностей, что в дальнейшем подверглась резкой критике со стороны некоторых авторов (Huang 1932; Лихарев 1936 и др.) и не может быть принята в настоящее время.

Однако и до сих пор среди палеонтологов нет единства мнений о значении соотношения створок и характера висцеральной полости для систематики продуктид. Иванов (1935, стр. 8) считает эти признаки только видовыми. Еще дальше в отношении их отрицания идет Ракуц (1932, стр. 32). Он возражает Чао, когда тот придает большое значение общей форме раковины и висцеральной полости, и указывает, что «образование формы раковины зависит от различных влияний, от местных условий среды обитания и других частью неизвестных биологических факторов».

Зато совершенно противоположное мнение имеет Сеттон (Sutton 1938, стр. 537), который разделяет продуктид на два подсемейства исключительно на основании формы висцерального пространства.

Проводя последовательно этот взгляд, Сеттон относит раковины с различной формой висцеральной полости к различным генетическим ветвям даже в том случае, если внешняя скульптура этих раковин почти одинакова.

Для того чтобы перестроить систематику продуктид на основании только одного признака, надо доказать с полной убедительностью, что этот признак не подвержен никаким иным изменениям, кроме филогенетических. В отношении формы висцеральной полости, как можно судить на основании всего изложенного выше, это далеко не так.

Изучение подмосковных семиретикулятных продуктид на протяжении их филогенетического и, по возможности, онтогенетического развития

заставляет прийти к выводу, что внешняя форма раковины, обусловленная формой висцерального пространства и соотношением створок в процессе их роста, который может протекать по разным типам, имеет большое значение для построения естественной систематики продуктид и является признаком родового или подродового значения. Однако при использовании этого признака для целей систематики необходимо каждый раз принимать во внимание возрастную стадию каждого рассматриваемого индивидуума и только с учетом возрастных особенностей его делать выводы о его систематическом положении, согласуя это с данными, полученными от изучения других его признаков.

## II. НАРУЖНАЯ СКУЛЬПТУРА РАКОВИНЫ

Наружная скульптура раковины продуктид всегда привлекала большое внимание палеонтологов. С самого начала изучения этой группы наружная скульптура рассматривалась в качестве одного из надежнейших и наиболее легко доступных для наблюдения признаков для классификации продуктид. В дальнейшем, при изучении истории развития наружной скульптуры, начиная с древнейших форм и до момента вымирания группы, наряду с установлением разных стадий ее развития в онтогенезе выявилось ее значение в построении филогенетических рядов и определении истории и направления эволюции отдельных ветвей продуктид. Одновременно проводились работы по выяснению биологического значения наружной скульптуры брахиопод вообще и продуктид в частности.

Изученный фактический материал по семиретикулятным продуктидам не может дать ответа по целому ряду поставленных общих проблем, как, например, о происхождении радиальной ребристости и об этапах ее филогенетического развития, так же как и по аналогичным вопросам, связанным с иглами. Это ограничивает круг рассматриваемых ниже вопросов.

К элементам наружной скульптуры продуктид относят обычно: а) радиальную ребристость и складчатость, б) концентрическую складчатость и в) разнообразные пустулы и иглы, рассеянные в разном количестве на обеих или только на одной брюшной створке.

### А. Радиальная ребристость и складчатость

Многие авторы на разном фактическом материале показывают, что продольные ребра продуктид развиваются из пустул, основания которых, удлиняясь и сливаясь одно с другим, образуют настоящие радиальные ребра (Semper 1912, стр. 143; Thomas 1914, стр. 235; Chao 1927, стр. 38 и др.).

Фредерикс идет еще дальше в этом объединении в морфологическое образование одного типа таких с первого взгляда различных структур, как ребра и иглы. Он пишет (1920, стр. 425): «...струйки есть не что иное, как видоизмененные ворсинки, сохраняющие по всей длине связь с поверхностью створки, а ребра — видоизмененные иглы, следующие по поверхности створки и не отделяющиеся от последней; иными словами — ворсинки и струйки, а также иглы и ребра суть образования гомологичные». В другой своей работе (1915, стр. 19) он высказывает мнение, что все грубые, валикообразные ребра у продуктид возникают в случае недоразвития игл или бугорков.

Совершенно иной точки зрения придерживаются Данбар и Кондра (1932, стр. 181), которые убедительно доказывают, что ребра и иглы являются образованиями самостоятельными.

Изученные подмосковные продуктиды не позволяют судить о правильности этих мнений, так как самые древнейшие наши формы (турней-

ские) уже обладают отчетливой радиальной ребристостью, совершенно не связанной с полыми иглами, рассеянными на поверхности их брюшной створки. Мы можем наблюдать только различную интенсивность проявления ребристости — ее усиление или ослабление, в смысле увеличения или уменьшения ширины и выпуклости ребер и т. д.

Радиальная скульптура раковины продуктид, идущая под прямым углом к лобному ее краю, чисто морфологически обычно рассматривается как гомологичная спиральной скульптуре раковины гастропод и цефалопод. Среди типов радиальной скульптуры различают струйки, ребра, складки, а некоторые авторы (Sutton 1938, стр. 541) относят сюда же синус и седло.

Точные разграничения всех этих терминов (не говоря здесь о синусе и седле, которые едва ли можно рассматривать как элемент радиальной скульптуры раковины — их следует относить к форме раковины) очень трудны — струйка это то же самое, что тонкое ребрышко, а многие складки трудно отличить от крупных ребер. Отличия между этими морфологическими структурами отдельными авторами указываются разные. Так, Фредерикс (1920, стр. 426), отмечая, что широкие ребра легко спутать со складками, характеризует их различия так: «... в поперечной профили складка характеризуется равномерно-изогнутой кривой, ребро же в поперечном сечении имеет нормально не особенно сильно выпуклую верхнюю поверхность и крутые боковые скаты... У широких ребер ширина их всегда больше высоты, у складок же соответственной ширины нормально отношение высоты к ширине бывает больше».

Чао (1928, стр. 36) предлагает различать в радиальной скульптуре «струйки» — тонкие радиальные ребра и «складки» — грубые ребра или складчатость. Едва ли можно считать такие относительные различия, предложенные обоими авторами, достаточно отчетливыми.

При изучении гигантелл мне казалось, что удалось найти точные границы между ребрами и складками, дав им следующее определение (Сарычева 1928, стр. 11): «Ребра, даже самые грубые, захватывают только одну створку, без всякой связи с ребристостью другой. Складки же всегда сминают вместе обе створки, благодаря чему гребень на одной створке соответствует борозде на другой». Однако это было правильно для рода *Gigantella*, имевшего узкое висцеральное пространство, и не годится для семиретикулятных продуктид, имеющих обширную висцеральную полость. Так, у рода *Pugilis* имеются настоящие складки на брюшной створке, которые часто никак не отражаются на скульптуре спинной.

Иванов (1935, стр. 9) предложил среди радиальной скульптуры различать: «1) ребра — радиальные утолщения створки; 2) ребраскладки — мелкие, правильные радиальные складки, сминающие раковину; 3) складки — крупные, более или менее неправильные радиальные изгибы створки».

В своей работе остриатиферах (1937, стр. 20) я уже указывала, что эта классификация неточна — ребраскладки, сминающие створку и отражающиеся, следовательно, на ее внутренней поверхности, с возрастом животного переходят в категорию ребер, так как утолщающаяся створка перестает отражать на своей внутренней поверхности наружную ребристость, и бывшие ребраскладки переходят в «радиальные утолщения створки». Сказанное было иллюстрировано схемой (л. с., рис. 2).

Несмотря на то, что целый ряд предложенных определений радиальных структур оказался неудачным, мне кажется, что некоторые из них следует попытаться уточнить, чтобы данные морфологические понятия сделать определенными терминами.

Я имею в виду необходимость установления различия между понятием «ребро» и «складка». Если разница между «ребрами» и «струйками» является исключительно количественной и может быть выражена только условно величиной их ширины, то отличия между «ребром» и «складкой» являются качественными. Складки следует считать по отношению к ребрам структурами второго порядка: складки образуются на створках, уже покрытых радиальными ребрами. На такой раковине можно найти места, где имеется только ребристость, но нельзя найти мест, где бы была только складчатость. Следовательно, основная разница между ребрами и складками заключается именно в том, что складки существуют обычно вместе с ребрами на одной и той же створке и являются радиальной структурой вторичного порядка, не заменяющей собой ребра. В определение понятия складчатости не должна входить интенсивность ее, а также то обстоятельство, что складчатостью может захватываться и вторая створка. Последнее зависит не столько от особенностей данной радиальной структуры, сколько от формы раковины — от того, насколько близко створки прилегают одна к другой и насколько они массивны.

Таким образом, в радиальной скульптуре продуктид следует выделять: 1) ребристость, в которой совершенно произвольно, в зависимости от их ширины, можно различать ребра и струйки, и 2) продольную складчатость.

1. Радиальная ребристость покрывает обычно обе створки семиретикулятных продуктид, причем, как правило, на спинной створке она бывает выражена менее интенсивно. В течение онтогенеза ребрышки обычно становятся шире и выпуклее, одновременно количество их увеличивается путем раздваивания или вклинивания новых. Увеличение количества ребер приурочено главным образом к местам максимальной выпуклости брюшной створки и к ее крутым боковым склонам. В старческом возрасте ребристость становится у большинства видов более неправильной и на створках, имеющих утолщенный лобный край, как, например, у *A. hindi*, она сильно сглаживается. У *Antiquatonia*, кроме того, ребристость всегда отсутствует в области ушек.

У раковин, обладающих тонкими створками, радиальная ребристость отчетливо отражается на их внутренней поверхности. А у многих видов как, например, *A. costata*, *A. khimenkovi* и др., у которых имеется длинный шлейф, крупные, резкие ребра здесь сминают в виде складок обе створки раковины.

Для многих групп семиретикулятных продуктид характер ребристости имеет большое систематическое значение, а в филогенетическом ряду *A. znamenskensis* — *A. kaschirica* закономерное изменение ребристости подчиняется закону рекапитуляции, позволяя полнее восстановить направление эволюции этой группы и определить места отдельных видов как звеньев этой филогенетической цепи. Развитие ребристости указанного ряда в филогенезе и в онтогенезе отдельных видов подробно описано ниже, при изложении эволюции рода *Antiquatonia* (стр. 262).

При биологическом анализе гигантелл Железкова и Конжукова (1939, стр. 300) придаю ребристости большое значение, относя ее к категории константных признаков, слабо пластичных при изменении внешней среды.

Постоянный и специфический характер ребристости у многих групп продуктид хорошо известен: мы знаем корrugатый тип ребристости (группа *Pr. corrugatus* McCoy), когда вновь вклинившиеся ребра на большом протяжении сохраняют ширину меньшую, чем у окружающих ребер; коровый тип ребристости, давший возможность Чао выделить род *Lipoproductus*, и т. д.

Как происходило образование ребер при жизни животного — не совсем ясно. Мюр-Вуд (1928, стр. 13) переносит на продуктид наблюдения Морзе (Morse 1871, стр. 33 и 1902, стр. 325), изучавшего современных *Terebratulidae*, у которых щетинки, расположенные по наружному краю мантии, вызывают образование соответствующей ребристости створки. Мюр-Вуд ссылается при этом на Вильямса (Williams 1895), который также считает, что возникновение радиальных ребер вызывается краевыми щетинками мантии.

Этой же точки зрения придерживается и Лемон (1934 а, б) в своих двух статьях, посвященных изложению результатов наблюдений о влиянии среды на характер брахиопод в силурийских и ордовичских отложениях *Girvan District*. Но подобным образом легко объяснить только образование тонкой ребристости и струйчатости. Уже ребра, достигающие ширины 1 мм и более (а они встречаются у продуктид особенно часто), трудно объяснить присутствием щетинок, всегда очень тонких и многочисленных. Образование же таких крупных ребер, как у группы *A. costata*, конечно, не может быть связано ни с какими щетинками.

Эти случаи образования крупной ребристости легче понять, если стать на точку зрения Бекмана (Buckman 1907) и Шаймера (1906), считающих, что ребра у брахиопод образуются от складчатости мантии по лобному краю.

Известно, что крупная ребристость на раковинах двустворок также образуется благодаря складыванию мантии в складки. Шаймер (l. c.) приводит наблюдения, свидетельствующие, что складчатость мантии и образование в связи с этим фестончатости ее лобного края вызываются неравномерным ростом ее в отдельных пунктах. Части мантии в углублениях, соответствующих бороздкам между ребрами, растут быстрее, чем на вершинах ребер. Это отчетливо прослеживается, если нанести на бумагу линии нарастания с соблюдением очерчиваемых ими углов. Фестончатость края мантии, по данным Шаймера, сохраняется до некоторой степени даже после сглаживания ребристости в старческом возрасте.

Подобная фестончатость края раковины наблюдалась неоднократно очень отчетливо на нашем материале, особенно на груборебристых *Antiquatonia* с хорошо сохранившимися струйками нарастания. При этом всегда в бороздках струйки нарастания изгибаются вперед, а на ребрах, напротив, отклоняются назад, образуя вогнутую часть фестона (стр. 214, 230). Повидимому, таким же способом образовывались на раковине продуктид и складки.

2. Продольная складчатость распространена среди продуктид значительно меньше, чем ребристость, и соответственно имеет меньшее систематическое и возможно физиологическое значение. Среди семиретикулятных продуктид она встречается у представителей рода *Pugilis*. Здесь возникновение продольных складок приурочено к местам прикрепления игл и ограничивается в большинстве случаев лишь передней половиной брюшной створки. Интенсивность складчатости, как правило, увеличивается с возрастом животного, однако, как и ребристость, в старческих стадиях складки на раковине часто сглаживаются.

Продольная складчатость, имеющая диагностическое значение, распространена среди продуктид редко. Кроме описанных представителей *Pugilis*, характерными складками обладают многие *Gigantella* (группы *G. gigantea* и *G. striato-sulcata*), но здесь складки, выраженные значительно резче, чем у *Pugilis*, совершенно не связаны в своем возникновении с иглами, вообще развитыми у *Gigantella* очень слабо.

Значительно чаще встречаются на раковинах продуктид отдельные неправильные продольные складки случайного характера. Они могут



быть вызваны местным механическим повреждением раковины, когда возникает «шрам», от которого гнется некоторое время продольная складка. Нередко неправильные, обычно пологие складки расплывчатого очертания возникают у форм с длинным шлейфом в старческих стадиях, как это имеет место среди представителей *Productus s. str.*

Даже у тех групп, где складчатость является характерной для вида и развита неизменно, ее интенсивность может быть различной, что, повидимому, связано непосредственно с условиями обитания, как это можно наблюдать на примере *P. subscoticus* sp. n. Представители этого вида, обитавшие в глинистых фациях, обладали всегда более резкой складчатостью, чем жившие в известковистых фациях, где встречаются экземпляры, даже совершенно лишенные складок.

Железкова и Конжукова (1939, стр. 300) относят складчатость у *Gigantella* в отношении количества и глубины складок и их направления также к признакам изменчивым, определяемым микроусловиями их среды обитания.

Каковы же были причины, вызвавшие у брахиопод образование радиальной скульптуры?

На этот вопрос в литературе высказываются самые разнообразные мнения, которые можно разделить на две группы: первая группа утверждает, что ребристость не имеет приспособительного значения и ее появление диктуется внутренними силами; вторая признает зависимость ребристости от внешних условий и объясняет по-разному адаптивный характер этого образования. Надо сказать, что мнения первой группы придерживается значительное меньшинство ученых, из которых упомяну только двух. Так, Вааген (Waagen 1884, стр. 594), касаясь вопроса о возможности происхождения ребристых форм *Derbya* из гладких, отмечает невероятность предположения, что ребристость могла появиться на раковинах, распространенных по всему свету под влиянием внешних условий. По его мнению, «...здесь должен был существовать внутри этих организмов врожденный закон (an innate law), согласно которому они были принуждены принять (were forced to assume) с течением времени, иногда раньше, иногда позднее, радиально складчатую форму при высшей степени различных внешних условиях». Автор не развивает эту мысль более подробно и не останавливается на ней при описании продуктид.

О причинах появления ребристости у последних говорит Чао. Он указывает, что ребра возникают от усиления периферического роста мантии, вызывающего ее складчатость, и заключает это словами (1928, стр. 39): «Но какова бы ни была вызывающая их (ребра. — Т. С.) причина, едва ли можно отрицать, что развитие ребер следует исключительно физиологическим силам и происходит без влияния окружающих условий». Никаких примеров, подтверждающих этот взгляд, автор не приводит, ограничиваясь сказанным.

Однако большинство палеонтологов признает адаптивное значение ребристости, хотя и объясняет ее совершенно различно. Остановимся на некоторых мнениях о значении и функции ребер, которые наиболее близко подходят к рассматриваемым продуктидам.

Кампингс (Cumings 1903) высказывает два предположения, почему ребристость или складчатость выгодна для брахиопод: 1) мантия вместе с брахиальным аппаратом несет функции газообмена; следовательно, всякое увеличение ее площади приносит ее обладателю существенную пользу, 2) при складчатости увеличивается длина лобного края, что позволяет животному меньше открывать раковину и одновременно лучше процеживать от механических примесей поступающую внутрь воду. В качестве доказательства он указывает, что большинство раковин, у ко-

торых не могло быть широкого зияния створок, являются складчатыми, а раковины широко и легко открывающиеся, как, например, *Athyridae*, *Terebratulidae*, *Lingulidae*, — обычно гладкие.

Соображения Камингса, возможно, могут быть приложены в той или иной степени и к нашему материалу. Действительно, как правило, формы, обладающие грубой ребристостью, т. е. складчатым краем раковины, одновременно имеют более дифференцированное висцеральное пространство, снабжены более или менее удлиненным шлейфом и относятся, следовательно, к категории форм, обладающих затрудненным открыванием створок. Правда, можно указать и на исключения: так *A. hindi* и *A. insculpta* (M.-W.), хотя и имеют приспособления для затруднения широкого открывания раковины, но сохраняют тонкую ребристость на всей поверхности раковины.

Из других объяснений адаптивного характера ребристости интересны соображения Лемона (1934 а, б), который на основании изучения некоторых силурийских строфоменид пришел к выводу, что ребристость раковины брахиопод помогла им более устойчиво лежать на грунте. Поэтому он считает, что к обитанию на тонкозернистых осадках приспособлены тонкоробристые формы, а на крупнозернистых — более груборобристые, с таким расчетом, чтобы крупность зерна донного осадка соответствовала размеру бороздок между ребрами.

Если эта точка зрения верна, то одновременно с закономерным увеличением ширины ребер в ряду *A. znamenskiensis*. — *A. khimenkovi* мы должны были бы наблюдать в нашем случае и увеличение крупности зерна пород, вмещающих эти раковины в течение всего окского и серпуховского времени, в верхней части отложений которого грубозернистость осадка должна быть максимальной.

Действительно, осадки, в которых залегают тонкоробристые *A. senepensis*, в тульских и михайловских слоях отличаются своей тонкозернистостью (Сарычева 1940, стр. 132). Более груборобристые *A. khimenkovi*, действительно, находятся в более грубообломочных детритовых известняках и мергелях. Однако отсутствие грубозернистого осадка характерно и для местонахождений протвинских видов — небольших, но относительно груборобристых раковин — *A. kremenskensis* и *A. abrami*.

Таким образом, мы приходим к выводу, что предположение Лемона о непосредственной связи ребристости раковины с характером дна бассейна, в котором данное животное обитало, на нашем материале не всегда подтверждается. Правда, здесь можно предположить, что признак крупной ребристости, приобретенный предками протвинских видов в результате приспособления к грубодетритовым осадкам в стешевское время, в дальнейшем при изменении условий среды обитания стал для них бесполезным или даже вредным и своим присутствием ускорил вымирание этих форм.

Наиболее близким к истине мне кажется предположение, что ребра и складки служат своего рода балками, увеличивающими структурную прочность раковины без большого ее утяжеления. Некоторым доказательством правильности его может служить в нашем материале тот факт, что раковина *A. hindi*, которая, несмотря на свою довольно высокую в других отношениях специализацию, осталась тонкоробристой, обладает более массивной раковиной, чем груборобристые представители описываемого рода. Но нельзя не указать, что *A. insculpta* с такой же, примерно, ребристостью, как и *A. hindi*, и распространенная в том же горизонте, имеет очень тонкую раковину.

Наконец, известно, что крупная радиальная ребристость у двустворок может иметь значение для затруднения бокового смещения створок одной относительно другой. Мне не встретилось в ли-

тературе приложение такого объяснения к ребристости продуктид. Но если дополнительное приспособление, препятствующее боковому смещению створок, имеет большое значение для раковины двустворок, снабженных часто массивным замком, то оно должно иметь еще большее жизненное значение для продуктид, у которых не было замка и створки удерживались в своем сомкнутом положении только мускульными тяжами.

Подводя итог сказанному, отмечу:

1) Ребристость, а также складчатость имеют у продуктид адаптивный характер и важны для их систематики.

2) На примере развития *Antiquatonia* можно думать, что более крупная ребристость являлась более выгодной для животного в определенных условиях.

3) Это объясняется тем, что крупная ребристость и складчатость, вызванные увеличением поверхности мантии: а) улучшают процесс газообмена особенно у раковин с затрудненным открыванием створок, б) увеличивают прочность раковины без ее существенного утяжеления, в) затрудняют боковое смещение створок по отношению одна к другой.

Сказанное подтверждается тем, что относительно крупноребристые формы в филогенетическом ряду *A. znamenskensis*—*A. kaschirica* отличаются обилием экземпляров, обширным географическим и фаціальным распространением, т. е. находятся в состоянии биологического процветания, например *A. khimenkovi*, тогда как формы со слабо развитыми ребрами, как *A. znamenskensis*, или еще не достигли своего кульминационного развития или, как *A. tadenkensis* и *A. kaschirica*, находятся на пути к вымиранию.

## Б. Концентрические морщины

Концентрическая скульптура раковины продуктид обычно рассматривается морфологически как гомолог ребер, расположенных параллельно устью раковины, у гастропод и цефалопод. Как совершенно правильно отмечает Сеттон (1938, стр. 541), в ней надо различать у продуктид линии нарастания, морщины и полосы.

Что представляют собой линии нарастания и как они образуются на раковине — давно известно, и потому эти вопросы мною не рассматриваются. Некоторые особенности расположения линий нарастания в связи с неодинаковой скоростью роста разных частей створок были отмечены выше, при описании роста раковины (стр. 11).

На рассмотрении концентрических полос, являющихся характерной особенностью скульптуры ряда родов, как *Echinoconchus*, *Overtonia* и др., я не могу останавливаться, так как у описанной группы продуктид они совершенно отсутствуют. Укажу только, что эти морфологические образования, покрывающие всю поверхность обеих створок и связанные с особым типом расположения характерных игл, резко отличны от концентрических морщин, свойственных ребристым продуктидам.

Однако не у всех представителей описываемой группы концентрические морщины развиты одинаково интенсивно: у многих видов они проявляются довольно слабо, например у *A. znamenskensis* и у группы протвинских видов *Antiquatonia* (*A. tadenkensis*, *A. abrami*, *A. kremenskensis*). Среди *Dictyoclostus* и *Pugilis* также имеются виды со слабо развитой концентрической скульптурой, например *P. moshkovensis*.

Морщины у всех продуктид развиты обычно более интенсивно на ушках и на кардинальных склонах брюшной створки и, как правило, становятся менее резко выраженными на макушке. Но у представителей *Antiquatonia* морщины совершенно не распространяются на ушки;

они доходят только до кривой складки или ряда игл, ограничивающих ушки. В местах пересечения морщин с радиальными ребрами обычно образуются узловатые вздутия, придающие столь характерный облик сетчатой скульптуре раковины. Интенсивность этих вздутий у разных видов очень различна. На лобную половину брюшной створки концентрические морщины, как правило, не распространяются.

На спинной створке концентрические морщины всегда развиты более интенсивно, чем на брюшной, — они здесь не только более резки, но и количество их обычно бывает больше, чем на противоположной створке. Они занимают весь висцеральный диск створки даже у тех раковин, на брюшной створке которых они развиты только на кардинальных склонах, но так же, как и на брюшной, не переходят на шлейф.

Механизм возникновения концентрических морщин, равно как и функциональное их значение разными авторами объясняются по-разному. Подобно взглядам на радиальную ребристость, здесь имеются сторонники мнения, что образование морщин следует считать адаптивным приспособлением к среде, наряду с авторами, склоняющимися к мысли об их возникновении исключительно под влиянием внутренних импульсов.

Рассмотрим кратко те и другие взгляды.

Томас (1914, стр. 233—234), останавливаясь на вопросе, как образуются на раковине морщины, излагает представления Гребо (Grabau), что морщины вызываются периодическим ослаблением деятельности мантии: «Во время ее роста мантия, вследствие ослабления, вызванного, возможно, расовой дегенерацией, имеет тенденцию терять свою нормальную функцию образования раковины и бывает не в состоянии сохранить свой внешний край в обычном напряжении. Мантия могла поникать (droop) и опять оживлять свою силу, и это чередующееся ослабление и усиление мантии могло в результате образовать морщины как следствие периодического поднятия и падения. Окончательная неспособность мантии к оживлению могла быть содействующей причиной коленчатости и образования шлейфа сбоку и спереди... Более резкое развитие морщин на кардинальных склонах указывает на большее и более раннее ослабление функции мантии в этих частях».

К этой точке зрения полностью присоединяется также Мюр-Вуд (1928, стр. 14), которая дополняет только, что на спинной створке ослабление мантии еще заметнее, чем на брюшной, в результате чего морщин здесь образуется больше и сами они выражены резче. Именно с этим большим ослаблением мантии спинной створки она связывает ее менее быстрый рост по сравнению с брюшной створкой, о чем уже было указано выше.

Чао (1928, стр. 41) считает морщины за особый вид концентрической складчатости, при которой, как и при радиальных складках, возвышение на одной створке соответствует понижению на противоположной. Однако этому мнению противоречит давно известный факт, что у описываемой группы продуктид число морщин на брюшной створке всегда меньше их количества на спинной. Кроме того, последние обычно бывают значительно уже морщин брюшной створки.

Чао не различает концентрические морщины, развитые у семиретикулятных и других ребристых продуктид, и концентрические полосы, сопровождающиеся концентрическим расположением игл, как у *Echinoconchus*, *Overtonia* и др. Это неверное обобщение приводит его неизбежно к двойственному, логически неувязанному выводу.

С одной стороны, он отмечает, что вообще все продуктиды с концентрической скульптурой обладают обширной висцеральной полостью, и делает из этого вывод, прямо противоположный приведенным выше соображениям Гребо. Если последний считал образование морщин проявлением

ослабления жизнедеятельности мантии, то Чао, напротив, указывает, что образование морщин связано с увеличением активности роста мантии, благодаря чему и происходило сильное увеличение всего мягкого тела животного, занимавшего обширную висцеральную полость. С уменьшением этой активности у семиретикулятных продуктид вместе с прекращением образования морщин перестает увеличиваться висцеральная полость, возникает коленчатость и образуется длинный шлейф.

Но с другой стороны, этот автор (1. с., стр. 42), на этот раз в полном согласии с мнением Гребо, говорит: «спорадический и изменчивый характер морщинистости у ребристых продуктид, повидимому, указывает, что морщины, по всей вероятности, были вызваны скорее периодическим одряхлением и омоложением жизненной энергии, чем какой-либо другой причиной, и их присутствие, вероятно, означает больший филогеронтизм этого ствола».

Теория старения видов и появления в течение их эволюции филогеронтических признаков, ведущих к их вымиранию, является целью антидарвиновской. Давиташвили (1948, стр. 334) называет это направление «броккизмом» и подробно разбирает его реакционную сущность.

Если согласно Гребо, Томасу, Мюр-Вуд, Чао и др. концентрическая скульптура семиретикулятных продуктид, так же как и их длинный шлейф, обязаны своим происхождением периодическим ослаблениям жизнедеятельности мантии, то надо думать, что в эти периоды вместе с мантией приходили в угнетенное состояние и другие органы животного. Следовательно, почти половину своей жизни эти организмы находились в состоянии ослабления жизненной активности, что должно было, несомненно, обречь их на быстрое вымирание. Если бы это было так, то такие ослабленные, нежизненные организмы, появившись в основании карбона, должны были быстро сойти с арены борьбы за существование, уступив место более приспособленным группам, сохраняющим активность мантии в течение всей своей жизни.

Однако в действительности этого не наблюдается. Семиретикулятные формы с коленчатой раковиной — *Dictyoclostus*, *Antiquatonia*, *Marginitifera* и др. — не только прекрасно развиты во всем карбоне, но и являются одними из наиболее распространенных во всем мире продуктид в пермских отложениях, неизменно сохраняя большую или меньшую коленчатость раковины и концентрическую скульптуру на висцеральном диске. Это свидетельствует о высокой приспособленности их организма и никак не совместимо с предположением, что половину своей жизни они обладали слабо жизнедеятельной мантией.

Некоторые авторы, в противоположность изложенным выше взглядам, объясняют возникновение морщин исключительно приспособлением к условиям внешней среды. Так, Лемон (1934а, б), рассматривая резко коленчатые и снабженные интенсивными морщинами на висцеральном диске обеих створок — *Leptaena*, *Rafinesquina* и некоторые другие *Strophomenacea* из Girvan District, приходит к выводу, что оба эти признака (коленчатость и морщинистость), так же как и узкое висцеральное пространство, являются приспособлениями к обитанию на глинистом грунте. Автор считает, что концентрическая скульптура брюшной створки способствует более устойчивому положению ее на грунте, а на спинной створке препятствует перемещению илстых частиц к лобному краю.

Едва ли выводы Лемона могут быть применены для объяснения причин появления концентрической скульптуры у подмосковных продуктид. Если морщины могли способствовать более устойчивому положению раковины *Leptaena* с ее плоской висцеральной частью брюшной створки и вдавливаться в илстый мягкий грунт, то вряд ли это могло иметь место

на дне моря, покрытом грубым обломочным материалом из крупных членков криноидей и обломков раковин, размеры которых значительно превышают диаметр морщин.

Наконец, Сеттон (1938, стр. 541), говоря о концентрических морщинах, высказывает сомнение в существовании определенных физиологических причин, которые их вызывают. Что хочет сказать этим автор — непонятно. Если нет никаких физиологических закономерностей, ведущих к образованию морщин, то они, значит, возникают случайно, но мы знаем, что определенные группы форм всегда обладают этим типом скульптуры, независимо от каких-либо случайных обстоятельств.

Для меня совершенно ясно, что причиной возникновения концентрических морщин не могли быть ни периодическое ослабление какой-либо из функций мантии, ни непосредственное влияние условий существования и, в частности, характер дна бассейна, на котором лежали морщинистые раковины. Эта концентрическая скульптура образуется совершенно закономерно при нормальном росте раковины по принципу последовательного образования серии ступенчатых пластин, как это описано выше (стр. 14). Этот принцип роста, устанавливаемый на основании изучения строения раковин семиретикулятных продуктид, имеет, повидимому, большое распространение среди всех брахиопод. Только этим способом роста раковин объясняются постоянное присутствие концентрической скульптуры на висцеральном диске спинной створки и ее отсутствие на шлейфе и значительной части брюшной створки, без привлечения для объяснения этого явления всевозможных «внутренних сил» и «тенденций». Если можно говорить о периодичности возникновения и искать ее причины, то это будет периодичность нормального роста раковины. Рост очень редко происходит непрерывно и равномерно. Всегда имеются периоды более интенсивного роста, которые так же как и периоды размножения животных связаны с наиболее благоприятным для биологии данных форм сезоном. Может быть, по концентрическим морщинам на спинной створке можно сосчитать, сколько лет жила эта раковина, пока не достигла нормального для данного вида размера, а по количеству пластин в пластинчатой зоне — сколько она прожила уже в зрелом возрасте.

Такой метод подсчета лет раковины у пластинчатожаберных моллюсков уже давно применяется. Различная ширина отдельных ступеней нарастания у продуктид, так же как и на раковинах моллюсков, может служить показателем существования отдельных особенно благоприятных и, наоборот, неблагоприятных периодов в жизни животного.

Детальное изучение морфологии раковины какого-либо ископаемого сообщества с параллельным тщательным изучением особенностей литогенеза пород места его захоронения, возможно, даст полную картину того, в чем именно заключались эти неблагоприятные или особенно благоприятные периоды в жизни населения бассейна.

Сказанным выше определяется значение концентрической скульптуры для систематики изученных продуктид: ее характер, область распространения, интенсивность развития имеют существенное значение, в комплексе с другими признаками, для определения видов и значительно менее для систематики родов.

## В. Иглы

Иглы являются одной из наиболее характерных морфологических особенностей раковины продуктид. Они очень хрупки и часто обламываются без следа как при процессах захоронения, так и при извлечении ископаемого из породы. При этом особенно часто уничтожаются иглы, образовавшиеся в молодых стадиях развития животного, как наиболее

мелкие и тонкие, что сильно осложняет и без того нелегкое дело изучения строения наиболее молодых раковинок.

Хотя иглы продуктид привлекают внимание исследователей уже свыше ста лет, но полного описания морфологии этих образований и классификации их особенностей до сих пор не имеется. О механизме возникновения игл имеется правильное представление со времени Вернейля (1845) и Конинка (1847), которые кратко, но отчетливо описывают образование игл путем выделения раковинного вещества вокруг тонких мясистых отростков мантии, отходивших от ее края подобно многочисленным ресничкам, окаймляющим края мантии у многих современных брахиопод. Это представление сохранилось в основных чертах и до сих пор.

Причины, вызывающие возникновение игл, различными авторами понимаются по-разному. Выше, при описании радиальной ребристости, уже указывалось (стр. 24), что некоторые исследователи считают ребра и иглы на раковине продуктид за морфологические образования, очень тесно связанные между собой. При этом шиповатость рассматривается ими как одна из стадий филогенетического развития, которое при прогрессивном или анагенетическом направлении идет от гладких форм → к ребристым → к шиповатым. Здесь достигается кульминационный пункт развития, который уступает место регрессивному или катагенетическому направлению развития, идущему от шиповатых форм → к ребристым → к гладким (Thomas 1914, стр. 230). Несколько по-иному, но в общем с той же идеей, рисует стадии развития наружной скульптуры продуктид Чао (1928, стр. 44). При анагенезе пустулозная стадия (гладкие, или с пустулами) переходит → в ребристую (ребра, иглы). При катагенезе наблюдается обратная последовательность стадий, но вместо пустулозных образуются гладкие формы. Таким образом, здесь опять, как и при объяснении образования концентрической скульптуры привлекается антидарвиновская теория старения видов.

Еще ранее мысль о том, что шиповатость организма является кульминационным пунктом его эволюционного развития, высказывал Бичер (Beecher 1898), которого Давиашвили (1948, стр. 336) метко называет одним из «классиков теории расового цикла». Он прилагал ее не только к брахиоподам, но и ко всем животным и растениям, обладающим любой формой шипов, колючек, рогов и тому подобных выростов поверхности, начиная от радиолярий и кончая рогами оленей или колючками барбариса. Бичер считает шиповатую стадию не только кульминационной точкой, но и тупиком развития, и на многочисленных примерах пытается доказать, что шиповатые формы обречены на вымирание и не дают новых жизнеспособных ветвей. Я не буду останавливаться на изложении этой работы о происхождении и значении шипов, так как сама методика исследования, где на одну доску ставятся растения с редуцированными в виде колючек листьями и рогатые позвоночные, мне кажется неправильной. А неправильный метод работы неизбежно приводит к неправильным выводам и к установлению несуществующих в природе законов развития. Если к этому прибавить, что основными причинами возникновения тех или иных выростов на теле любого организма Бичер считает совокупное действие внутренних сил роста (батмизм Копа) и непосредственное раздражающее действие внешней среды на наиболее выступающие части данного организма, то станет понятным, что значительной ценности для науки эта работа не представляет, несмотря на солидную эрудицию автора и большой объем проработанного им материала.

В противоположность приведенным взглядам на иглистость форм, как на определенный этап их филогенетического развития, Данбар и

Кондра (1932, стр. 181—182) считают, что наблюдения, сделанные Томасом по онтогенезу *Buxtonia*, у которой сначала появляются иглы, а затем ребра, нельзя распространять на всех продуктид. В частности, это не относится к группе семиретикулятных форм. Ребра, действительно, имеют связь с иглами, которые всегда располагаются на их вершинах, но эта связь чисто механическая и не имеет генетического основания.

1. Морфологические особенности и гл. Данбар и Кондра (l. c., стр. 178), а позднее Сеттон (1938, стр. 541) различают у продуктид два типа игл — прямые и косые (*erect* и *oblique*), но этим далеко не исчерпывается все морфологическое разнообразие этих образований. Они могут быть крючкообразно и даже неправильно изогнутыми, охватывающими прилегающие к раковине предметы, как это изображал еще Этеридж (Etheridge 1876, табл. XXIV, фиг. 1—5).

Имеется мнение, что иглы у продуктид бывают разветвленные. Так, Делепин (Delepine 1928, стр. 19—20) описывает динантских *D. aff. semireticulatus* Mart. forma *ramispina*, которая обладает многократно разветвляющимися иглами (l. c., табл. I, фиг. 1, 2), имеющими значительную длину. Автор отмечает очень хорошую сохранность игл у продуктид, тогда как сами раковины на поверхности плиток *Margre poig* обычно деформированы и раздавлены (l. c., табл. II, фиг. 12, 13—18 и особенно табл. III, фиг. 2). Это обстоятельство невольно возбуждает сомнение в правильности вывода о разветвленности игл — ни одна такая игла не была выделена из породы полностью, они остаются лежать на плитках тонкозернистого известняка. Возможно, эта разветвленность только кажущаяся, вызванная тем, что налегающие одна на другую иглы были сильно сдавлены в илистом осадке, так что оказались полностью в одной плоскости, создавая впечатление их разветвления в местах пересечения.

У Давидсона (1880, Suppl. табл. XXX, фиг. 1—2) изображены раковины *Pr. semireticulatus* с иглами, достигающими 5 дюймов в длину, при этом часть игл сломана и перемещена, так что иглы налегают одна на другую совершенно так же, как это изображено на образцах Делепина. Однако Давидсон не приходит к заключению о ветвистости этих игл, как последний автор.

Среди подмосковного материала мне ни разу не приходилось встречать несомненно разветвленных игл.

Толщина игл, так же как и их длина, бывает различной — от тончайших иголок, похожих на тонкий волос, до массивных цилиндрических трубок до 3 мм диаметром. Также неодинакова их длина — наряду с короткими иглами, не превышающими 1 мм в длину, имеются иглы, длина которых в несколько раз превосходит размер несущей их раковины и достигает 10—12 см. Но и в этих случаях концы игл обычно бывают обломанными, и истинная длина их остается неизвестной.

Наконец, следует упомянуть об интересной структуре игл с мелкими иглами внутри их канала «*spines within spines*» по выражению Юнга (Young 1891), наблюдавшего их впервые у *Buxtonia scabricula* (Mart.). Впоследствии этот автор наблюдал такую структуру также у *Eomarginifera longispina* (Sow.) и у *Dictyoclostus semireticulatus* (Mart.) (l. c., стр. 89), но здесь она никогда не была видна так отчетливо, как у *B. scabricula*. Обычно барьер из мелких игл в количестве 12—20 располагается у самого основания иглы и никогда не встречается выше по ее каналу. Из этого автор делает вывод, что он возникал в первый момент образования иглы. В дальнейшем факт существования этой интересной структуры подтверждает Томас (1914, стр. 231), который, однако, отмечает, что максимальное количество иголок внутри полости иглы, которые ему удалось наблюдать при просмотре материала, исследованного в свое время Юнгом,



не превышает 7. Томас цитирует мнение Юнга, считающего, что эти иглочки образовывали барьер, процеживавший воду, поступающую через иглы внутрь раковины, но сам ограничивается указанием, что присутствие этих вторичных игл, несомненно, не является случайным.

Мюр-Вуд (1928, стр. 15) указывает, что часть раковин, определенных Юнгом как *Pr. semireticulatus*, следует относить к *A. hindi*. Кроме того, она наблюдала «иглы внутри игл» на раковинах *P. pugilis*. На подмосковном материале эта структура не наблюдалась.

Расположение игл на раковине тоже очень разнообразно: они могут присутствовать только на одной брюшной створке или на обеих; покрывать их поверхность равномерно, или скопляться определенными группами или концентрическими полосами; приурочиваться к кардинальному краю или к ушкам и т. д.

В тех случаях, когда на брюшной створке имеются крупные иглы, на спинной можно нередко наблюдать отчетливые округлые углубления с довольно мягкими очертаниями. Они соответствуют по расположению иглам брюшной створки и имеют разный размер, отвечающий величине противостоящих им игл. Это явление впервые было отмечено еще Конинком (1847),

который указывал, что спинная створка обычно так точно следует очертанию брюшной, что в местах скульптурных возвышений на последней образует соответствующие углубления.

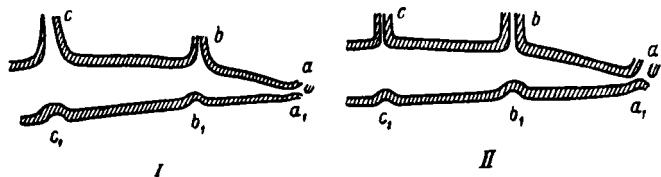


Рис. 4. Схема соотношения игл на брюшной створке продуктид и отвечающих им углублений на спинной.

I — по Фредериксу; II — та же схема, исправленная с учетом увеличения диаметра игл в течение онтогенеза.

Позднее эта тесная связь между поверхностью створок была подробно объяснена Фредериксом (1915, стр. 18). Он пишет, что при возникновении иглы край мантии брюшной створки отклонялся наружу и образовывал выступ, который вызывал соответствующее изгибание мантии противоположной створки, так как в этом месте обе створки тесно соприкасались. Автор поясняет свою мысль схематическим рисунком (l. c., рис. 11, стр. 18), который воспроизведен здесь на рис. 4, I. К такому объяснению Фредерикса присоединились также Данбар и Кондра (1932, стр. 182).

Однако в эту схему следует внести некоторую поправку. На ней видно, что иглы, возникающие на створке позднее, имеют меньший диаметр, чем более молодые, тогда как в действительности это должно быть наоборот, как изображено на нашем рисунке (рис. 4, II).

Среди описанных подмосковных продуктид можно найти очень много примеров спинных створок, с углублениями, соответствующими иглам. Они особенно хорошо видны у *P. serpukhovensis* (табл. 6, фиг. 1d), у *P. pugiliformis* Jan. (табл. 14, фиг. 5), у *A. hindi* (табл. 17, фиг. 1d) и у многих других. Особенно отчетливо видны эти углубления у представителей *Antiquatonia*, где они образуют отчетливые ряды вдоль смычного края и на границе ушек. Иногда углубления на спинной створке в области ушек бывают настолько резко выражены, что они отражаются в виде невысоких бугорков на внутренней поверхности створки (рис. 103 a, 106). Это наблюдалось также Мюр-Вуд (1928, стр. 17), которая предполагает, что эти бугорки помогали сочленению створок.

Как говорилось выше, даже у одной и той же раковины обычно не все иглы одинаковы — они бывают различны в зависимости от различных стадий ее роста и от места расположения их на раковине.

Таким образом, иглы следует изучать: 1) в процессе онтогенеза отдельных особей, 2) в течение филогенетического развития каждой данной группы и 3) в связи с их функциональным значением в приспособлении животного к тем или иным условиям среды. Только при рассмотрении игл со всех этих трех точек зрения можно правильно понять их значение в развитии той или иной ветви продуктид.

Я не могу останавливаться на характеристике всего разнообразия игл у разных ветвей семейства и ограничусь анализом изученной группы семиретикулятных продуктид, привлекая материал из других групп лишь для сравнения. Здесь иглы располагаются исключительно на брюшной створке, на спинной они всегда отсутствуют. По характеру расположения можно различать: 1) кардинальные иглы, расположенные вдоль кардинального края; 2) вентральные иглы, рассеянные изредка более или менее в шахматном порядке по всей брюшной створке; 3) иглы, приуроченные к области ушек, где они могут образовывать ряды под некоторым углом к кардинальному краю, или группироваться тесно в пучок более или менее крупного размера, или, наконец, располагаться длинным косым рядом на границе ушек с висцеральной областью. Рассмотрю каждый из этих типов в отдельности, отметив, что, несмотря на их некоторые морфологические различия, все они в основном построены по одному принципу. Они обязаны своим образованием особым тонким выростам мантии, которые отлагали последовательно концентрические слои известкового вещества, слагавшего полые трубки разной длины и разного диаметра.

2. Кардинальные иглы сохраняются полностью очень редко. Их можно обнаружить только тщательной препаровкой экземпляров хорошей сохранности, залегающих в достаточно мягкой породе. Эти иглы располагаются по смычному краю брюшной створки, выступая за пределы раковины и делая его зубчатым. Кардинальные иглы имеют следующие характерные особенности: а) они несколько крючкообразно изогнуты и заострены (табл. 29, фиг. 7; табл. 30, фиг. 12 и др.), что резко отличает их от обычных полых цилиндрических игл, на протяжении многих сантиметров сохраняющих неизменным свой диаметр и прямолинейное направление; б) длина кардинальных игл незначительна и измеряется у семиретикулятных продуктид немногими миллиметрами (1—3); размер игл зависит от размеров несущих их раковин и от возрастной стадии в момент образования данной иглы; иглочки заметно увеличиваются по мере удаления от макушки к ушкам, т. е. по мере роста раковины; в) иглы не являются полыми до самого конца, а заканчиваются конусообразным заострением, сохраняя полость только у более крупных игл и только близ их основания. Поэтому, когда мелкие кардинальные иглы обламываются, от них остается след на поверхности раковины не в виде окаймленного возвышением круглого отверстия, как от обычных игл, а в виде конусовидного бугорка, свидетельствующего, что игла имеет структуру *cone in cone*.

Кардинальные иглы, кроме описываемых семиретикулятных продуктид (роды *Dictyoclostus*, *Pugilis* и *Antiquatonia*), удалось наблюдать у многих девонских и каменноугольных и отчасти у пермских родов, как то: *Productella*, *Chonopectus*, *Leptalosia*, *Chonetipustula*, *Striatifera*, *Buxtonia*, *Gigantella*, *Cancrinella*, *Plicatifera*, *Productus* s. str., *Eomarginifera*, *Marginifera*, *Strophalosia* и др. (Сарычева 1946).

Как правило, кардинальные иглы были интенсивнее развиты у наиболее древних видов описываемой группы, что особенно отчетливо наблюдается, если рассматривать отдельные генетические ряды, например *Antiquatonia serenensis* → *A. prikschiana* → *A. khimenkovi* → *A. kremenskensis*. Так как все эти виды имеют небольшой размер и их кардинальные иглы

даже в наиболее интенсивном развитии, например, у *A. serenensis* (табл. 29, фиг. 7), на фотографии слабо заметны, приведу пример из другой группы продуктид — *Striatifera spinifera* Раекс. → *S. striata* (Fisch.) → *S. magna* Jan. (Сарычева 1937).

Первый из этих видов с особенно интенсивно развитыми кардинальными иглами типичной изогнутой формы изображен на табл. 36, фиг. 2.

Менее интенсивное развитие кардинальных игл у более молодых членов филогенетических рядов не всегда означает, что данная форма вообще обладает меньшим количеством игл. Очень часто у форм с небольшим количеством кардинальных игл, или совсем без них, иглы образуют ряд вдоль смычного края, но на некотором расстоянии от него. У форм, имеющих зубчатый смычный край, эти иглы обычно бывают более массивны, чем кардинальные (табл. 32, фиг. 12с; табл. 33, фиг. 1с). Повидимому, в процессе филогенеза кардинальные иглы постепенно отступают от края створки и располагаются параллельно ему, становясь одновременно более длинными и массивными. Это явление очень хорошо выражено уже у девонских *Productella*, а в карбоне у *Dictyoclostus*, *Antiquatonia* и др. Иллюстрацией может быть *A. hindi* (табл. 18, фиг. 1).

Имеющиеся наблюдения свидетельствуют, что виды, обладавшие кардинальными иглами по всему смычному краю, начинаясь в девоне, где почти все продуктиды относятся к этой группе, редко поднимаются выше алексинских слоев (середина виле). У большинства каменноугольных продуктид кардинальные иглы неизменно присутствуют в количестве 2—4 пар около самого носика, где они возникали в период наиболее молодых стадий роста раковины.

Естественно напрашивается вывод, что кардинальные иглы являлись у продуктид признаком древним. По мере филогенетического развития они постепенно уступали место более совершенным цилиндрическим, массивным и длинным иглам, сохраняясь в своем прежнем виде только на молодых стадиях развития раковины.

Вполне вероятно, что дальнейшая проработка материала в отношении изучения кардинальных игл у большего количества представителей семейства продуктид позволит выделить среди них более прогрессивные группы, которые в конечных этапах своего филогенетического развития, возможно, совсем не сохранили следов этой стадии, а также группы, медленно изменявшиеся, консервативные, долго сохранявшие в своем онтогенезе без изменения древние филогенетические черты.

Мною (Сарычева 1946, стр. 719) уже были указаны примеры таких быстро развивавшихся групп каменноугольных продуктид (*Gigantella*) и групп, изменявшихся крайне медленно (*Cancrinella*). Среди семиретикулятных продуктид таких разительных примеров консервативных или быстро изменявшихся групп найти не удалось.

3. **В е н т р а л ь н ы е** иглы в большем или меньшем количестве рассеяны на брюшной створке всех семиретикулятных продуктид. Иглы, возникшие в ранних стадиях развития животного, очень тонки, и отчетливые следы их прикрепления удается наблюдать только на раковинах молодого возраста при условии достаточно хорошей сохранности их поверхности, как, например, на брюшной створке *P. serpukhovensis* (табл. 7, фиг. 6а). Значительно чаще места прикрепления мелких игл или совсем незаметны, или от них остается только небольшой бугорок. Это объясняется, повидимому, тем, что еще при жизни животного хрупкие иголки молодых стадий переставали нести свои функции, переходившие постепенно к новым все более крупным иглам, и обламывались. Следы их прикрепления со временем стирались под действием движения воды и ила, так что от них оставались одни слабо выраженные бугорки.

Вероятно, именно это обычно почти полное уничтожение следов игл на молодых стадиях роста раковины семиретикулятных продуктид, обладавших во взрослом состоянии многочисленными крупными иглами, дало повод Томасу (1914, стр. 227) утверждать, что у продуктид группы *semitreticulatus* в области, занятой сетчатой скульптурой, игл не бывает, а имеется только узловатость от пересечения концентрических морщин с радиальными ребрами.

По мере роста раковины иглы на ее поверхности становились все более массивными и длинными, так что диаметр их у основания мог достигать 2 мм.

В расположении игл наблюдается обычно шахматный порядок, но не всегда соблюдающийся точно. Расстояние игл одной от другой у разных видов различно и иногда может служить одним из их характерных видовых признаков (например, многочисленные иглы у *P. serpukhovensis* или у *P. pugiliformis*). При этом в молодых стадиях роста иглы располагаются теснее, а с возрастом расстояния между отдельными рядами игл и между иглами в каждом ряду все увеличиваются. Судя по некоторым богатым иглами раковинам (*P. rossicus*, *P. schwetzeri*, *P. pugiliformis*), можно думать, что число игл в каждом новом возникающем ряду у данной формы остается в течение всей жизни особи более или менее постоянным. Пока трудно сказать, можно ли распространить это заключение на всех представителей указанных видов, а также и на других иглистых продуктид,— это еще нуждается в дальнейшей проверке.

У взрослых раковин иглы, как правило, не доходят до лобного края. Поэтому, наблюдая раковину с иглами на всей поверхности створки до самых ее краев, всегда приходится смотреть, насколько полно сохранилась ее передняя часть, или не является ли данный экземпляр юным. Это пространство у переднего края, лишенное игл, у разных видов различно. Так, у *P. tarussensis* иглы занимают только заднюю половину створки, у *P. schwetzeri* свободной от игл остается передняя четверть раковины, а у *P. pugiliformis* они располагаются еще ближе к лобному краю. У некоторых видов характерное расположение игл в передней части раковины имеет даже систематическое значение. Так, например, у *D. circumspinosus* Раеск. крупные иглы группируются в передней части висцеральной области на границе со шлейфом в несколько тесно расположенных рядов, параллельных лобному краю и образующих широкий пояс, как это видно на табл. 35, фиг. 9.

Если раковина обладает длинным шлейфом, то иглы встречаются и на нем, но они здесь более редки и расположение их обычно отличается своей неправильностью. У некоторых старческих экземпляров могут встречаться также скопления игл около самого лобного края, даже в большем количестве, чем на остальной поверхности створки, как это, например, можно наблюдать у *A. znamenskiensis*, изображенной на табл. 28, фиг. 4.

На старческих стадиях нередко также появление игл более мелкого размера.

Иглы на брюшной створке всегда располагаются на вершинах ребер и никогда не встречаются в бороздках между ними. У представительной рода *Pugilis* у основания игл ребра, несущие их, образуют удлиненные вздутия, которые в передней половине створки переходят в радиальные складки. Но отсюда нельзя делать вывод, что развитие ребер связано с появлением игл, как это имеет место у *Vuxtonia* или *Avonia*. У семиретикулятных продуктид радиальная ребристость развивается совершенно независимо от появления игл.

Вентральные иглы изучаемых продуктид представляют собой полые

трубки, сложенные концентрическими слоями того же раковинного вещества, из которого состоит и остальная раковина (рис. 5). На наружной поверхности игл при ее полной сохранности можно наблюдать такие же тонкие струйки нарастания, как и на всей поверхности раковины, но здесь они располагаются замкнутыми кольцами. Поверхностный слой игл (как и всей раковины) является матовым, фарфоровидным, и указание многих авторов (например Muir-Wood 1928, стр. 15), что иглы имеют блестящую серебристую поверхность, свидетельствует только о том, что они в данном случае лишены поверхностного слоя.

Толщина игл не остается постоянной; она очень постепенно уменьшается по направлению к дистальному концу. Так, одна игла у *P. subscoticus* sp. nov. длиной 45 мм имеет у основания диаметр 0.9 мм, а на противоположном конце (обломанном) только 0.6 мм.

Отчетливую картину образования и развития игл рисуют Данбар и Кондра (1932, стр. 178—9). Их описание настолько ясно, что я позволяю себе привести его полностью:

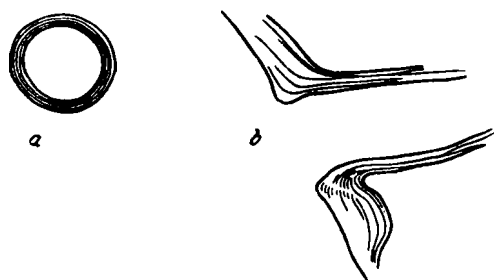


Рис. 5. *P. subscoticus* sp. n. a — поперечный разрез иглы; b — продольный разрез иглы у ее основания.

«Иглы продуктид возникали на краю растущей раковины, каждая образуясь вокруг тонкого отростка, отходившего от края мантии. Полость иглы некоторое время свободно сообщалась с внутренностью раковины, но она постепенно суживалась, благодаря отложению внутри иглы концентрических пластин раковинного вещества. Наконец, мясистый отросток исчезал, а основание иглы закупоривалось и покрывалось внутренними слоями раковины.

В результате основания игл обычно представляют собой отверстия на внутренней стороне раковины близ ее краев, но никогда на более старой ее части.

Вследствие того, что раковина утолщалась путем отложения мантией на внутренней поверхности створок последовательных слоев, по мере этого утолщения основание иглы перемещалось вперед. Это продвижение не было направлено назад, как это обычно предполагается, но вперед. Вертикальные и продольные разрезы через основания игл у различных родов продуктид показали внутри створки этот изгиб полости вперед, являющийся в действительности естественным результатом роста. Игла фиксирована на неподвижной раковине, но мясистый отросток внутри ее был прикреплен к растущему телу, увеличение которого стремилось тянуть отросток вперед. В результате основание отростка было протаскано вперед внутри створки и так как вокруг него выделялись последовательные слои раковинного вещества, то сохранился след от этого роста. Более старые иглы, образованные в то время, когда молодое животное росло более быстро, имеют свои основания протянутыми сильнее вперед, чем те, которые возникли во время более позднего роста. Те же, которые расположены близ краев взрослых раковин, проходят через нее почти прямо» (рис. 6).

Изучение подмосковных семиретикулятных продуктид полностью подтверждает наблюдения американских ученых и позволяет дополнить их некоторыми любопытными деталями, из которых наиболее существенным является следующее. Делая продольные разрезы раковины *P. subscoticus*, я заметила, что горизонтальная часть канала, идущего вперед

от основания иглы внутри створки, не тянется все время в одной плоскости — канал несколько изгибается. Благодаря этому все разрезы, идущие строго по одной прямой, секут канал, не давая полной картины его действительного хода. Применяя кропотливый метод дифференцированной пришлифовки, удалось получить разрез канала иглы на всем его протяжении, причем оказалось, что он открывается в одно из точечных углублений, в изобилии рассеянных на внутренней поверхности створки (рис. 7). Отклонение места выхода канала от его плоскости близ основания иглы достигает почти 1 мм при диаметре иглы в 0.2—0.3 мм и длине самого канала (в его горизонтальной части) в 1.5 мм.

На передней половине брюшной створки, где ее изгиб становится менее заметным, иглы, расположенные здесь перпендикулярно к поверхности створки, имеют все более крупный диаметр, а их каналы пересекают стенку раковины все более прямо (рис. 8). Наиболее крупные иглы имеют широкие зияющие отверстия, окруженные возвышенными валиками, неоднократно описанными при изложении фактического материала (стр. 134 и др.).

Повидимому, решающее значение для того, в какой стадии замыкалась полость иглы, имели два фактора — скорость роста мягкого тела живот-

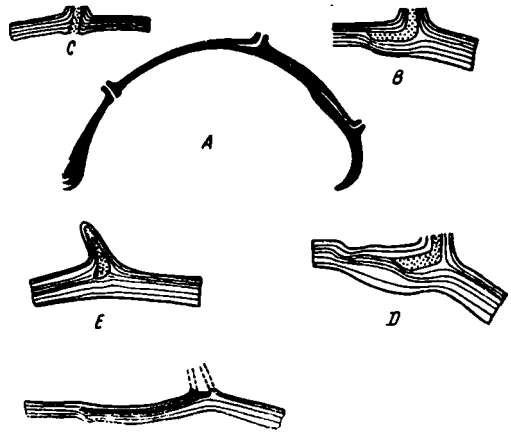


Рис. 6. Разрезы через основания игл у продуктил (по Данбар и Кондра 1932, стр. 180, рис. 11).



Рис. 7. *P. subscoticus* sp. n. Схематический разрез через иглу, расположенную на висцеральной части брюшной створки. Виден канал, проходящий из иглы вперед внутрь стенки створки и открывающийся затем внутрь раковины.

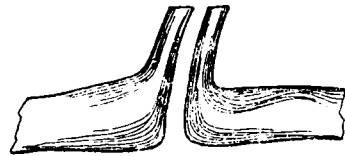


Рис. 8. *P. subscoticus* sp. n. Схематический разрез через иглу на передней половине брюшной створки с каналом, непосредственно открытым в полость раковины.

ного и быстрота отложения новых слоев раковинного вещества. При быстром росте животного и соответственно интенсивном утолщении раковины создавались наиболее благоприятные условия для образования длинного канала, идущего вперед. Однако здесь мог быть и другой случай: если на раковине иглы располагались достаточно часто, тонкие отростки мантии внутри иглы быстро отмирали, уступая место новой серии игл, — тогда мы наблюдаем картину быстрого замыкания полости иглы, как на рис. 9. При медленном росте раковины и мягкого тела животного, как, например,

в области ушек или близ лобного края, где иглы образовывались на раковине, уже достигшей своего нормального размера и нараставшей дальше очень слабо, продольного канала совсем не образовалось, и канал иглы открывался непосредственно в полость раковины (рис. 10). Если



Рис. 9. *P. subscoticus* sp. n. Схематические разрезы через основания игл в молодых стадиях роста раковины, показывающие быстрое замыкание полости иглы.

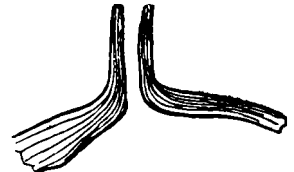


Рис. 10. *P. subscoticus* sp. n. Схематический разрез через основание иглы на ушке — в области медленного роста створки.

рост раковины останавливался и иглы все время сохраняли в своем канале отростки мантии, то в этом месте вокруг основания иглы отлагались концентрические слои раковинного вещества и образовывались кольцевые валики (рис. 42, 49, 97).

Сказанное можно иллюстрировать схематическим рис. 11, составленным по тому же принципу, как и аналогичная схема Данбар и Кондра, но не-

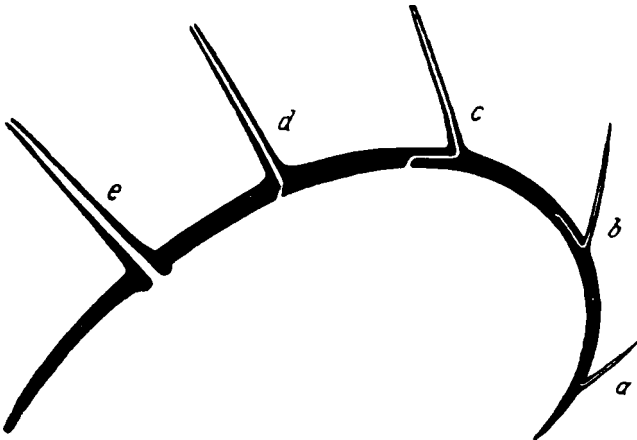


Рис. 11. Схема расположения игл на брюшной створке, показывающая изменение характера их каналов, зависящее от времени возникновения иглы в онтогенезе. Объяснение буквенных обозначений дается в тексте (стр. 42).

сколько более сложным. На нем учитывается разная кривизна створки в различные периоды ее роста, а также большее количество стадий замыкания канала иглы, идущего внутри створки. На первой игле *a* канал замыкается очень быстро; на игле *b* он имеет горизонтальную часть и небольшой изгиб внутрь створки, но все же он полностью замкнут; на игле *c*, расположенной, как и игла *b*, в наиболее выпуклой части створки и образовавшейся в период наиболее интенсивного роста животного, длинный горизонтальный канал имеет очень узкое, но все еще открытое сообщение с полостью раковины; наконец, иглы *d* и *e* имеют широко открытые внутрь каналы, а у последней он даже окружен краевым валиком.

Несмотря на детальность проведенных наблюдений, ни американским ученым, ни на подмосковном материале не удалось установить, какой характер имел отросток мантии, образующий иглы. Был ли он, как и игла, полый внутри, или же представлял собой сплошной мясистый вырост стенки мантии? Решение этого вопроса могло бы иметь большое значение для выяснения в дальнейшем функции игл, которая в обоих этих случаях могла быть различной. Об этом говорит, но также не решает вопроса, Козловский (Kozlowski 1914, стр. 11).

Обратимся теперь к рассмотрению того, каковы были свободные концы игл. В литературе указывается, что иглы всегда являются полыми и на их концах имеется отверстие, однако всегда остается неясным, наблюдается ли действительный свободный конец иглы, или только ее разлом. Очень много, как уже указывалось, в познании строения игл дали Данбар и Кондра, однако и они не могли дать определенного ответа о характере свободного конца игл продуктид.

Подмосковный материал в этом отношении оказался более счастливым: на одной плитке известняка, переполненной иглами и отдельными раковинами *Pr. concinnus* Sow., происходящей из нижнего карбона с р. Мсты,<sup>1</sup> удалось наблюдать два экземпляра игл с замкнутыми свободными концами (табл. 36, фиг. 6 и 7). При этом один из них замкнут округло, другой представляет собой очень тонкое острие, как у самой тонкой швейной иголки.

О постепенном утоньшении игл к их свободному концу уже говорилось. Также отмечалось, что слепыми остриями оканчиваются кардинальные иглы. Естественно предположить, что тот отросток мантии, который находился в игле, постепенно нарастал на конце сам и, одеваясь концентрическими слоями раковинного вещества, наращивал в длину иглу. При этом он постепенно становился все тоньше. Наконец, когда растущее тело животного стало втягивать внутрь этот отросток, он постепенно начал отходить от конца, откладывая непрерывно раковинное вещество и закупоривая таким образом отверстие иглы, бывшее ранее открытым. Повидимому, в дальнейшем отросток мантии пережимался у своего основания все новыми слоями раковины на внутренней поверхности створки, отрывался от мантии и резорбировался, оставив полость иглы полый и замкнутой с обоих концов.

Описанный способ образования игл очень легко позволяет представить себе, как могли получаться иглы изогнутые: вероятно, отросток мантии, создающий иглу, при своем росте встречался с каким-нибудь препятствием и огибал его, создавая изогнутую трубку иглы. Можно предполагать, что «мертвые» иглы, уже не содержащие в себе живой ткани животного, были очень хрупкими и легко обламывались, что, однако, не представляло для животного никакой опасности — открывающиеся отверстия игл были замкнуты у их проксимального конца и не позволяли проникать внутрь раковины воде и илу.

Таким образом, на поставленный выше вопрос, какими были свободные концы игл — открытыми или замкнутыми, можно дать правильный ответ, только учитывая те возрастные изменения, которые претерпевает раковина, несущая иглы. На каждой раковине всегда будут: 1) иглы открытые, еще нарастающие, с живой тканью отростка мантии в их полости, и 2) иглы замкнутые, мертвые, уже не нарастающие, с пустым внутренним каналом (рис. 11).

Это делает понятным и чрезвычайную редкость нахождения целых кончиков иглы: более крупные иглы, сохранявшие внутри канала отро-

<sup>1</sup> Доставлена заведующим Краеведческим музеем г. Боровичи С. Н. Поршняковым, за что пользуюсь случаем выразить ему глубокую благодарность.



сток мантии, и более прочные были открытыми на концах, а иглы, образовавшиеся в более молодых стадиях и имевшие замкнутые кончики, были настолько тонки и хрупки на концах, что могли сохраниться для наблюдения только благодаря счастливой случайности. Обычно они разрушались еще при жизни животного, или при процессах захоронения и фоссилизации, или же, наконец, при извлечении ископаемого из породы.

4. И г л ы н а у ш к а х по своему строению ничем не отличаются от описанных выше вентральных игл. Так же как и последние, они постепенно увеличиваются в размере с возрастом раковины, так же испытывают стадии замыкания своих обоих концов, их основания так же укрепляются кольцевыми валиками у игл, возникших во взрослых стадиях животного. Но в связи с тем, что по кардинальному краю и, следовательно, в области ушек рост раковины происходил медленнее и прекращался раньше, чем в ее висцеральной области, иглы, здесь расположенные, обычно имеют особенно крупные размеры и мощные кольцевые валики у основания.

Говоря об иглах в области ушек, нужно отметить разные типы их расположения на этой части раковины. Здесь можно наблюдать:

а) Ряды игл вдоль смычного края. При описании кардинальных игл указывалось, что последние по мере роста раковины отступают от смычного края. В дальнейшем они, все увеличиваясь в размере, тянутся непрерывным рядом вдоль кардинального края, под небольшим ( $3-5^\circ$ ) углом к нему. Иногда, дойдя до ушек, они отклоняются резко под более крутым углом, тогда как у смычного края появляется новый ряд игл, который через некоторое время в свою очередь отклоняется на ушки. Иногда на ушках таким образом образуется целый пучок, состоящий из 2—3 рядов тесно расположенных игл, последовательно отклоняющихся от кардинального края под углом  $10-20^\circ$ . Такой тип расположения игл является очень распространенным среди *Pugilis*. Его можно наблюдать у *P. subscoiticus* (табл. 8, фиг. 5), *P. schweitzovi* (табл. 12, фиг. 1, 2), *P. serpukhovensis* (табл. 7, фиг. 2, 3а).

б) Иногда на боковом краю ушка образуется большой пучок тесно сидящих крупных игл, не связанных с иглами, расположенными вдоль кардинального края. В таком пучке количество игл доходит до 30—40, причем иногда в нем можно видеть то более, то менее отчетливые косые ряды. Длина и диаметр этих игл бывают значительными. Они все располагаются перпендикулярно к поверхности ушка и далеко выступают за пределы раковины в стороны и несколько назад. Пучки такого типа наблюдаются у *D. pinguis* M.-W. var. *munda* var. nov. (табл. 2, фиг. 1с; табл. 3, фиг. 1с, 3а), *D. multispiniferus* M.-W. (Muir-Wood 1928, табл. 7, фиг. 6с), у которого количество игл в пучке доходит до 100.

в) Наконец, иглы могут образовывать характерный дугообразно изогнутый ряд, опоясывающий основания ушек. Он начинается очень мелкими иглолочками от самого носика створки и тянется почти до бокового лобного края, где иглы достигают значительного размера. Наиболее длинные и массивные иглы в нашем материале принадлежат именно этому типу. На одном экземпляре *A. hindi* их длина превышает 70 мм, а диаметр у основания 2,5—3 мм (табл. 16, фиг. 1 и табл. 21, фиг. 3). На своем протяжении иглы могут изгибаться (см. выше). Количество игл колеблется от 5—6 до 20; размеры их в этом ряду у разных видов также различны. У одних видов иглы в ряду располагаются тесно одна к другой, у других они разделены значительными промежутками. Очень часто такой ряд игл сопровождается образованием более или менее резко выраженной такой же дугообразной складки (например, *A. costata*). Иногда эта складка имеет только одно крыло, приобретая как бы флексуобразный вид (например, *A. insculpta* или *A. kremenskensis*). Более крупные иглы этого ряда всегда имеют

открытое сообщение с полостью раковины, и основание их внутренни<sup>х</sup> отверстий бывает укреплено кольцевыми валиками.

Этот тип расположения игл характерен для всех представителей *Antiquatonia*, хотя изредка может встретиться, но не в типичном развитии, и у некоторых *Dictyoclostus* и *Pugilis*.

Описываемый тип игл, образующих изогнутый ряд на границе ушек, представляет значительный интерес при изучении его в филогенетическом развитии у рода *Antiquatonia*. Более подробно этот вопрос рассматривается ниже, при описании истории развития упомянутого рода (стр. 262). Здесь отмечу лишь, что эти иглы, появившись впервые у турнейского вида *A. znamenskensis*, в дальнейшем развиваются в направлении увеличения количества игл в ряду, увеличения размера самих игл и укрепления их путем образования складок на месте прикрепления игл. Наряду с этим в отдельных филогенетических ветвях наблюдается ослабление развития игл, которое происходит вместе с регрессивным развитием и некоторых других приспособительных признаков, как то: характера ребристости, общей формы раковины и т. д. (*A. tadenkensis*, *A. kaschirica* и др.).

Все изложенное свидетельствует о большом биологическом значении игл для животного.

5. О функциональном значении игл у продуктид имеется обширная литература. Разрешение этого вопроса осложняется тем, что все продуктиды вымерли в конце палеозоя, а все современные брахиоподы совершенно лишены игл, подобных иглам рассматриваемого семейства.

Особенно много разных предположений о функции игл было сделано в середине и во второй половине прошлого века.

Обзор мнений о функции игл, сделанный Этериджем (1876, стр. 459), в сущности, охватывает все основные взгляды по этому вопросу, распространенные и до сих пор. Сводка Этериджа дословно цитировалась Давидсоном (1880, стр. 304) и Томасом (1914, стр. 229), который дал одновременно исчерпывающие дополнения по позднейшей литературе.

Это позволяет мне не останавливаться подробно на литературном обзоре и рассмотреть только наиболее интересные мнения. Но прежде чем перейти к их изложению, мне хочется подчеркнуть, что иглы продуктид как и сами их раковины настолько разнообразны, что, говоря о функции игл, надо говорить не об иглах вообще, а об определенном типе игл у определенных групп продуктид. Тонкие иглы у *Echinoconchus*, покрывающие густым, как бы волосяным, покровом обе створки очень тонкой раковины, вероятно выполняли иные функции, чем массивные, очень длинные и редкие иглы *Dictyoclostus*, которые в свою очередь не могут быть сравнимы с рудиментарными слабыми иголочками на массивной раковине *Gigantella*. Необходимость по-разному рассматривать функцию различных игл у различных продуктид подчеркивал еще Давидсон (1880, стр. 305). Мнения о функции игл сводятся к следующему.

а) Иглы служили для сохранения раковинной ее положения в илистом осадке (Orbigny 1850, стр. 314). Орбини считал, что раковина продуктид лежала на тонком илистом осадке на своей выпуклой брюшной створке и поддерживалась в этом положении иглами. Нечто подобное наблюдается у современных *Spondylus*, раковина которых обладает многочисленными длинными отростками.

К этому мнению присоединяется Давидсон (1880, стр. 305), который, что особенно для нас важно, опирается в своем мнении на пример *Pr. semireticulatus* с их длинными иглами. Некоторые современные авторы также поддерживают это мнение (Daqué 1921, стр. 310 и 656; Лихарев 1936, стр. 18; Сеттон 1938, стр. 541).

Серьезным свидетельством в пользу предположения о такой функции игл именно у рассматриваемой группы продуктид служит их значительная длина, превышающая 10—12 см, а также и характер их расположения на раковине. Наиболее мощными опорами являлись, повидимому, иглы на ушках, где они группировались в пучки (*Dictyoclostus*, *Pugilis*), или образовывали определенно расположенные ряды (*Antiquatonia*). Вентральные иглы, расходящиеся радиусом от поверхности брюшной створки, служили дополнительными опорами. У некоторых видов эти иглы приобретали характер основной опоры, тогда они располагались здесь в значительном количестве и строго закономерно, как это можно видеть на примере *D. circumspinosus* Раеск. (табл. 35, фиг. 9).

Все эти опорные иглы, отходя от раковины под прямым углом (или близким к прямому), располагались на грунте горизонтально, значительно увеличивая таким образом площадь опоры животного. По мере изменения с возрастом формы раковины образовывались и начинали функционировать все новые серии игл, тогда как старые, потерявшие к этому времени связь с живыми тканями мантии, могли обламываться.

б) Все иглы служили для прочного прикрепления раковины к посторонним предметам в течение всей жизни животного. Это мнение было высказано и подробно обосновано Этериджем (1876, стр. 454) на примере небольшой раковинки продуктуса, прикреплявшегося своими изгибающимися и стелющимися по субстрату иглами к стеблям кривоидей и т. д. (*Pr. completens*). Впоследствии эти формы были выделены в отдельный род, названный в честь Этериджа — *Etheridgina*.

В настоящее время этот взгляд распространяется только на небольшую группу мелких специализированных продуктид (*Teguliferina*, *Etheridgina* и др.), которые, возможно, прикреплялись не только иглами, но и частью брюшной створки, тесно примыкающей к субстрату (Иванова 1946, стр. 708).

в) Иглы, расположенные на кардинальном крае, служили у продуктид для неподвижного прикрепления к субстрату. Этот взгляд пользуется также большим и вполне заслуженным распространением.

Первым, кто высказал правильную мысль о прикреплении продуктид иглами на смычном крае, повидимому, был Бух (1831, стр. 53—56), который под родовым названием *Leptaena* описал раковину, похожую на *Productus*, с полыми иглами вдоль кардинального края. Его ошибкой было, однако, то, что он допускал прохождение через каналы игл мышечных тяжей, которые якобы и прикрепляли раковину к субстрату. В дальнейшем (1842, стр. 11) он отказался от этого мнения, так как нашел раковины, обладавшие полыми иглами не только на смычном крае, но и на всей раковине.

Несмотря на свою ошибку в понимании самого механизма прикрепления раковины к субстрату, Бух был совершенно прав, придавая кардинальным иглам большое значение для прикрепления продуктид. Вудвард (Woodward 1854, стр. 234) также придерживался взгляда о прикреплении продуктид при помощи игл на кардинальном крае и на ушках, высказывая соображения, что не все продуктиды были таким образом прикреплены в течение всей жизни, некоторые из них прикреплялись только в юности.

Это уже очень близко соответствует современным взглядам на роль кардинальных игл, о чем было сказано выше и на чем я специально останавливалась в отдельной статье (Сарычева 1946, стр. 716). К этому же типу можно отнести тонкие изгибающиеся иголки, окружающие площадку прирастания.

Повидимому, почти все продуктиды проходили в юности через стадию прикрепления к субстрату кардинальными иглами. Некоторые более филогенетически древние формы могли оставаться на этой стадии до конца жизни, тогда как большинство групп продуктид, у которых сильно увеличивалась выпуклость брюшной створки, переходило к иному образу жизни.

г) Иглы служили для усиления сообщения полости раковины с внешней средой. Это предположение было высказано впервые Вернейлем (1845, стр. 249), который считал, что иглы проводили воду внутрь раковины. В дальнейшем оно неоднократно встречало как поддержку, так и возражения.

О возможности функции игл как средства усиления связи с наружной средой говорят Юнг (1891, стр. 86), Голл и Кларке (Hall and Clarke 1892, стр. 324), Козловский (1914, стр. 11) и др. На это же можно найти указания в некоторых русских работах последних лет — Сарычевой (1937, стр. 22; 1948, стр. 254), Железковой и Конжуковой (1939, стр. 300) и др.

Критика этого взгляда сводится к тому, что если бы иглы имели такую жизненно важную функцию, как обеспечение животного дополнительным притоком пищи и кислорода, то они были бы распределены на раковине более закономерно, чем это наблюдается в действительности. Кроме того, они имели для этой цели слишком узкие каналы.

Как показал Шмидт (Schmidt 1938), связь животного с внешней средой при помощи игл может осуществляться не только так, как это предполагал в свое время Вернейль. Известно, что край мантии не только у брахиопод, но и у моллюсков несет дыхательные функции, и всевозможные способы увеличения поверхности мантии путем образования складок, выступов и пр., несомненно, благоприятствуют усилению этой функции.

Полюе иглы продуктид заключали в своих каналах мясистые отростки мантии, которые путем увеличения площади мантии, способной к кожному дыханию, могли служить для усиления газообмена животного, не требуя для этого проведения воды внутрь полости раковины (I. с., стр. 305). Шмидт подтверждает свои соображения наблюдениями над современной морской фауной, показывающими, что сильно шиповатые формы (не только брахиопод, но и других классов животных) приурочены преимущественно к областям морского дна, плохо снабжаемым воздухом. Следовательно, обитатели этих областей особенно нуждались в приспособлениях, обеспечивающих им максимальную возможность поглощения кислорода по сравнению с жителями дна моря с хорошей его аэрацией.

Подобные же факты указывал ранее Делепин (1928), который наблюдал, что повсюду в карбоне Англо-Бельгийского бассейна продуктиды, особенно богатые иглами, встречаются в определенных фациях. Это обычно тонкие илы, богатые органическим веществом, что их делает похожими на современные сапропелевые илы и образующие в ископаемом состоянии тонкозернистые черные известняки и сланцы. Несомненно, такой характер осадка создавал для населявших этот бассейн донных организмов условия кислородного голодания. Правда, на основании этих наблюдений Делепин приходит к другому мнению о функции игл у продуктид, но об этом будет сказано ниже.

Факты приуроченности сильно шиповатых форм к областям дна моря, бедным кислородом, наблюдаются нередко и в подмосковном карбоне. На это указывается здесь при описании фактического материала (стр. 219), а также излагалось мною ранее (Сарычева 1940, стр. 132).

Если говорить о кожном дыхании через отростки мантии в иглах, то отпадает одно из серьезных возражений против излагаемого выше предположения, а именно — невозможность проникновения внутрь ра-

ковины воды из-за того, что канал внутри игл был слишком узок. При кожном дыхании канал в отростке мантии может и совсем отсутствовать без ущерба для этой функции иглы.

Наконец, Шмидт (1938) указывает, что если допустить существование кожного дыхания такого типа, то становится более понятным серийное появление игл, наблюдающееся в большей или меньшей степени у всех продуктид. В этом случае отпадает также сомнение, неоднократно приходившее мне в голову, о целесообразности существования значительной длины игл, которые для целей проведения воды, конечно, должны были быть максимально короткими.

д) Длинные иглы служили для поддержания животного в толще воды в «парящем» состоянии. При этом животные находили опору в зарослях водорослей, зацепляясь за них своими иглами, и могли даже вместе с последними пассивно плавать, как плавают в Саргассовом море оторвавшиеся от дна современные водоросли вместе со всем комплексом населяющей их фауны.

Таким образом, иглы помогали животному перейти от обычного бентонного образа жизни к эпибентонному или даже псевдопланктонному.

Такое предположение было высказано впервые Вальтером (1908, стр. 289). В дальнейшем оно было поддержано Абелем (1912, стр. 87) и Дакэ (1921, стр. 525). В настоящее время это мнение о жизни продуктид над дном моря является широко распространенным и вошло даже в руководства по палеонтологии (Циттель 1934, стр. 469).

Эти авторы, в том числе и Вальтер, не работали сами над изучением продуктид, а пришли к этому выводу, повидимому, чисто умозрительно, анализируя с биомимической точки зрения материал, морфологию и эволюцию которого изучали другие ученые.

Из палеонтологов, непосредственно изучавших продуктид и поддерживающих гипотезу об их «парении», следует прежде всего назвать Делепина (1928, стр. 11). В работе, посвященной нижнекаменноугольным брахиоподам из Динанта, он очень образно описывает крупных продуктид из группы *D. semireticulatus*, обладавших очень длинными, иногда «многokrратно разветвляющимися» иглами. При помощи этих игл раковины висели в густых зарослях водорослей или «парили» в толще воды целыми колониями, находя взаимную опору и поддержку в иглах соседних особей.

Лихарев (1936, стр. 18) также присоединяется к мнению Вальтера, но указывает, что таким способом держаться в воде могли только мелкие *Marginifera*, обладавшие очень длинными иглами и небольшим размером раковины. Что же касается предположения Делепина о «парящем» образе жизни более крупных продуктид типа *semireticulatus*, то автор относится к нему осторожно, признавая такую возможность только в виде исключения.

В 1940 г. я тоже указывала на комплекс мелких тонкостворчатых продуктид, описанных в настоящей работе под названием *Antiquatonia senenensis* sp. nov., как например продуктид, ведущих «парящий» образ жизни в зарослях водорослей и населявших тиховодные участки мелкого моря (Сарычева 1940, стр. 132, 135). Сокольская (1948), описывая мелких девонских *Productella* и близких к ней родов, также приходит к выводу, что они существовали во взвешенном состоянии в зарослях водорослей. Количество примеров подобных работ, говорящих о «парении» продуктид, можно еще увеличить, но ограничусь сказанным.

Однако внимательное изучение семиретикулятных продуктид заставило меня увидеть целый ряд фактов, находящихся в противоречии с этим распространенным представлением о «парящем» образе жизни продуктид

и заставивших меня пересмотреть свое отношение к этой гипотезе Вальтера.

Во-первых, ни один из авторов, говорящих о жизни продуктид с длинными иглами не на дне бассейна, а над ним, не указывает, в какой онтогенетической стадии они переходили к этому образу жизни. Напомню вкратце последовательность этих стадий. Известно, что продуктиды, как и остальные брахиоподы, имели свободно плавающую в планктоне личинку, которая по достижении определенной стадии своего развития опускалась на дно, прикрепляясь к нему ножкой, и образовывала раковинку совершенно одинаковой у всех брахиопод двояковыпуклой формы (Beescher 1892). Дальнейшее развитие продуктид приобретало свои специфические черты, из которых важно подчеркнуть, что ножка, служащая для прикрепления, как и у всех *Strophomenidae*, у них атрофировалась (Schuchert 1897) и они фиксировались на субстрате кардинальными иглами или площадкой прикрепления. В дальнейшем, когда брюшная створка раковины приобретала значительную выпуклость, животное отрывалось от субстрата и ложилось на брюшную створку свободно, или укрепляясь на дне тем или иным способом (Сарычева 1946).

В какую же из этих стадий животное могло начать свое псевдопланктонное существование? Совершенно естественно предположить, что оно могло прикрепиться к водоросли ножкой с первого момента своего прикрепленного существования. На современных плавающих водорослях хотя и не имеется брахиопод, зато известны многочисленные прикрепленные к ним тем или иным способом моллюски (Ruedemann 1934). Поэтому вполне возможно допустить, что личинка продуктид могла прикрепиться к водоросли и начать здесь свое обычное прикрепленное существование.

Но дальше уже начинают встречаться трудности: так, например, трудно понять, как могли существовать на водорослях, подвергающихся действию движения воды, молодые раковинки продуктид в их «хонетесовой» стадии, когда ножка уже не функционирует. Если длинный смычный край способствовал устойчивости раковины на грунте (Schuchert 1897, стр. 85), то для существования во взвешенном состоянии или при прикреплении животного к водоросли такая форма раковины была неудобной.

Еще труднее понять, в какой стадии онтогенеза продуктиды поднимались для «парения» целыми колониями, как это предполагает Делепин.

Во-вторых, я не вижу, как на продуктидах, которых называют в качестве примера парящих форм, выражен принцип приспособления формы животного к условиям его существования. Так, пассивно плавающие животные должны обязательно удовлетворять определенной формуле плавучести, в которой чрезвычайно существенную роль играют вес животного и его «удельная поверхность», т. е. отношение поверхности тела к его объему (Зернов 1934, стр. 85—6). При этом чем организм меньше, тем его «удельная поверхность» будет больше, тем легче организм будет плавать. Именно этим объясняются громадное преобладание в планктоне микроскопических форм и большая редкость в нем организмов, величина которых измеряется сантиметрами. Такие макропланктонические организмы отличаются особенной легкостью своего строения — это медузы, сальпы, моллюски, которые к тому же обычно обладают специальными гидростатическими аппаратами. Консистенция и прозрачность тела медуз хорошо известны, но и многие моллюски, обитатели планктона, приближаются по плотности тела к медузам.

Даже не планктонные, а просто плавающие в воде животные имеют различные приспособления для облегчения своего веса. Животные, обычно

обладающие раковиной, или ее теряют при переходе к плавающему образу жизни, или имеют ее в виде тонкой полупрозрачной скорлупки, как это наблюдается у многих Heteropoda, Pteropoda и Cephalopoda.

Подходя с этой меркой к продуктидам, мы должны ожидать, что «парящие» формы должны были бы обладать: 1) небольшим размером, 2) очень облегченной раковиной, 3) возможно бóльшим увеличением поверхности и 4) максимальным уменьшением удельного веса.

Как на пример «парящей» формы Вальтер в свое время указал на «*Pr.*» *longispinus*. В подмосковном нижнем карбоне имеется большое количество представителей этого вида; посмотрим, насколько же они удовлетворяют требованиям «формулы плавучести».

1) Р а з м е р р а к о в и н ы — длина и ширина ее примерно одинаковы и колеблются в пределах 2.3—1.3 см, т. е. среди планктонных форм данное животное было бы одним из очень крупных.

2) О б л е г ч е н н о с т ь р а к о в и н ы не наблюдается совершенно. Эта форма обладает для своего размера очень массивной раковиной, сильно утолщающейся с возрастом, особенно в области мускульного поля и лобного края, где образуется обширная пластинчатая зона. В среднем, толщина створки раковины среднего размера имеет в висцеральной части 1.0—1.5 мм, не считая область мускульного поля, где она не менее 2.0 мм, и области пластинчатой зоны спинной створки, где она достигает 1.5—2.0 мм. У более старых экземпляров эти цифры значительно увеличиваются: здесь толщина в области мускульного поля может доходить до 4.0—5.0 мм, а пластинчатой зоны — до 3.0 мм.

Таким образом, в отношении толщины раковины мы должны прийти к выводу, что рассматриваемая раковина относительно массивнее, чем раковина *Gigantella*. Это легко видеть из следующего простого расчета: раковина *Gigantella*, имея толщину брюшной створки свыше 10.0 мм, т. е. в 4—6 раз больше, чем «*Pr.*» *longispinus*, имела в то же время размер 10—20 см, т. е. превышающий нашу форму не менее как в 10 раз. Значит, маленькая раковинка «*Pr.*» *longispinus* была примерно в два раза относительно массивнее крупной раковины *Gigantella*, которая всегда приводится как пример типично бентонной формы. Надо иметь в виду, что *Gigantella* совсем не имела тяжелых пластинчатых образований на лобном крае спинной створки — последняя всегда была значительно тоньше брюшной, так что к выводам, основанным на массивности брюшной створки, следует прибавить, что спинная створка «*Pr.*» *longispinus* была во много раз относительно массивнее спинной створки *Gigantella*.

Как видим, фактический материал показывает, что «*Pr.*» *longispinus* обладал для своего размера очень тяжелой, массивной раковиной, т. е. никаких следов облегчения для приспособления к «парящему» образу жизни не наблюдается.

3) У в е л и ч е н и е п о в е р х н о с т и могло достигаться образованием редких длинных, но массивных игл. Сама форма раковины следов увеличения поверхности не несет — она приближается к шаровидной.

4) У м е н ь ш е н и е у д е л ь н о г о в е с а, возможно, происходило путем образования внутри раковины воздушных или жировых пузырей, но судить об этом по ископаемым остаткам нельзя; во всяком случае на раковине нет никаких следов существования этих образований.

Таким образом, раковина этого животного не имела каких-либо ясно выраженных приспособлений к «парящему» образу жизни. Зато известно, что нередко брюшные створки «*Pr.*» *longispinus* на своей наиболее выпуклой части в области макушки несут отпечатки вдавленных в них обломков криноидей. Это является наглядным свидетельством того, что раковина

лежала на субстрате, сложенном обломками криноидей. На раковине, находившейся во взвешенном состоянии, эти обломки никак не могли бы отпечататься.

Подводя итог сказанному, мы должны прийти к заключению, что «*Pr.*» *longispinus* не может быть примером формы, приспособленной к планктонному или псевдопланктонному образу жизни, несмотря на обладание очень длинными иглами. Это было типичное донное животное, так же как и «*Pr.*» *horridus*, приведенный Вальтером в качестве второго примера «парящих» форм. То же самое, конечно, относится в не меньшей, если не в большей мере и к «*Pr.*» *semireticulatus*, которому Делепин приписывает в высшей степени странный образ жизни — пассивно плавающими тесными колониями.

Вообще, среди всех изученных мною до сих пор продуктид я не могу назвать ни одного вида, который действительно нес бы в морфологии своей раковины какие-то признаки приспособления к пассивному плаванию, зато все они в той или иной степени имеют следы приспособления к бентонному существованию.

е) Возвращаясь опять к изложению отдельных взглядов на назначение игл, из которых остается отметить мнение, высказанное еще Эйхвальдом (Eichwald 1860, стр. 885—6), что иглы продуктид являлись только скульптурным украшением раковины.

В настоящее время никто из авторов не придерживается этой точки зрения. Однако изложенный выше (стр. 34) взгляд Бичера (1898) о том, что иглы представляют собой лишь определенную (филогеронтическую) стадию в процессе филогенетического развития группы, а также сходное с этим мнение Чао (1928, стр. 38), что иглы возникают у продуктид, когда последние в процессе своего филогенеза «достигли стадии образования игл», можно считать очень близкими взгляду Эйхвальда. Эти авторы также рассматривают иглы исключительно как скульптурные образования и лишь подводят под свое мнение теоретическое основание, связывая образование игл с процессом филогенетического развития скульптуры раковины.

Даке (1921), рассматривая всевозможные типы игл и шипов у морских беспозвоночных, кроме уже указанных выше функций, отмечает значение игл: для защиты особи, для укрепления раковины, а также ходульные иглы и, наконец, шипы как один из половых признаков.

Ни одно из этих значений шипов не прилагалось никем к иглам продуктид, хотя для некоторых групп не исключена возможность их роли в качестве защитного образования. Но это предположение не касается рассматриваемых здесь семиретикулятных продуктид и нуждается еще в дальнейшем исследовании материала.

Из всего сказанного о функции игл у продуктид можно сделать вывод, что эти образования имели для животного жизненно-важное значение, а не являлись его внешней скульптурой, не имеющей определенного назначения.

Тип игл и характер их расположения не меньше, чем форма раковины, помогают понять образ жизни животного, определить его экологический тип. Я не сомневаюсь, что когда детальный анализ всех доступных для наблюдения признаков будет сделан для всех групп продуктид, то именно характер игл и форма раковины будут теми ведущими признаками, которые в комбинации со всеми другими восстановят для нас облик различных биоценозов продуктид, процветавших в палеозойских морях.

У семиретикулятных продуктид, включая в это понятие не только описанные ниже роды, но и *Productus* s. str. и группу *Marginifera*, иглы имели, повидимому, следующие назначения: 1) неподвижно прикреплять



раковину к субстрату в юных стадиях развития (кардинальные иглы), 2) поддерживать раковину в нужном положении на грунте (вентральные иглы и иглы на ушках); 3) усиливать связь животного с внешней средой, в частности, путем увеличения поверхности кожного дыхания (все иглы).

При этом здесь, несомненно, имело место совмещение функций, и иглы, являясь в основном опорными образованиями, одновременно служили усилению связи с внешней средой.

6. Систематическое значение игл. Такое важное значение игл в жизни животного неизбежно отражается и на значении их для систематики продуктид. Напомню, что само присутствие игл на брюшной, а иногда и на спинной створке продуктид считается одной из наиболее характерных черт этого семейства.

Внутри семейства Productidae характер игл и их расположение часто бывают основными признаками, характеризующими роды, как, например: *Echinocochus*, *Waagenocochus*, *Eomarginifera*, *Antiquatonia*, *Pustula* и др. В этом отношении можно полностью согласиться с мнением Иванова (1935, стр. 7), который при перечислении признаков, характеризующих роды, на одном из первых мест ставит тип расположения игл.

Интенсивность развития игл при их одинаковом типе расположения нередко является основой для выделения видов и более мелких таксономических единиц. В качестве примера можно привести *P. pugiliformis* *P. tarussensis*, *D. circumspinosus* и др.

### III. ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ РАКОВИНЫ

Изучение деталей внутреннего строения раковины продуктид далеко не пользуется среди палеонтологов таким вниманием, как их внешняя скульптура.

Так, если в работах прошлого века мы находим подробные описания внутреннего строения родов продуктид и даже иногда их отдельных видов, с попытками дать объяснения функции тех или иных морфологических структур, то в работах двадцатого столетия нередко можно встретить указания, подобные тем, которые делают Чао и Хуанг, что «во всех родовых группах Producti внутреннее строение показывает замечательное единообразие» (Huang 1932, стр. 8).

Если в прошлом веке могла вестись оживленная дискуссия между такими крупнейшими учеными, как Неймайр, Вааген, Давидсон и др. о том, как следует понимать «почковидные» отпечатки на спинной створке и не могут ли они быть отпечатками брахиального аппарата, то в современной литературе, если и рассматриваются вопросы внутреннего строения, то преимущественно с точки зрения значения того или иного признака для систематики. Такими особенно часто обсуждаемыми морфологическими элементами являются главным образом маргинальные образования спинной створки и ее кардинальный отросток.

Несомненно, такое отношение к изучению внутреннего строения продуктид имеет одним из своих оснований чрезвычайную трудность его наблюдения.

Для других семейств брахиопод, как Spiriferidae, Rhynchonellidae и др., обладавших обизвествленным брахиальным аппаратом и сложной системой его поддержек, выработана методика изготовления серии разрезов, без чего в настоящее время многие роды не могут быть точно диагностированы. Благодаря получению при таком методе изучения массового материала по внутреннему строению отдельных форм, удалось установить, что иногда при очень большом внешнем сходстве внутреннее строение

бывает совершенно различно и рассматриваемые виды следует относить к разным родам. Подобных примеров можно привести очень много, ограничимся только одной ссылкой на Данбар и Кондра (1932, стр. 387). Они указывают, что совершенно сходные по внешнему виду представители *Camarotoechidae* должны быть отнесены на основании внутреннего строения к родам: *Camarotoechia*, *Wilsonia*, *Leiorhynchus*, *Paraphorhynchus*, *Pugnoides* и *Hemiplethorhynchus*.

Элементы внутреннего строения продуктид оставили на раковине слишком слабо рельефные отпечатки, чтобы их можно было легко различать у близких групп на разрезах. Моя попытка изготовления сериальных пришлифовок или шлифов дала хорошие результаты пока только для *Striatifera* (Сарычева 1937), так как внутреннее строение этого рода представляется резко отличным от всех остальных продуктид, благодаря его сильно специализованному кардинальному отростку и срединной септе.

Применение этого метода для *Linoproductus*, *Canocrinella*, *Gigantella*, *Dictyoclostus*, *Antiquatonia* не могло дать отчетливой характеристики внутреннего строения этих родов.

На важность изучения деталей строения раковины и, в частности, ее микроскопической структуры совершенно правильно указывал Иванов (1935, стр. 7).

При детальном изучении внутреннего строения продуктид до сих пор очень мало учитывались возрастные стадии рассматриваемых раковин, хотя онтогенетические изменения захватывают все элементы их внутреннего строения, их форму, соотношение отдельных структур и интенсивность их развития. Поэтому для изучения внутреннего строения данного вида необходимо иметь достаточно большой материал, который должен происходить по возможности из одного или близких местонахождений, чтобы исключить возможность влияния на результаты наблюдения фациальных и географических факторов, а также изменений филогенетического характера.

По моим данным, последние имеют особенно большое значение, так что представители одного рода, а иногда даже и вида, если он существует длительное время, на разных ступенях их филогенетического развития могут иметь несколько различное внутреннее строение. Однако это касается не качественных различий морфологии отдельных элементов, но различной интенсивности их развития.

Таким образом, для правильного представления о внутреннем строении продуктид надо изучать его, как и элементы внешней скульптуры: 1) в процессе онтогенеза и 2) в течение филогенетического развития каждой данной группы, при условии устранения влияния изменяющихся факторов внешней среды.

На раковине продуктид можно наблюдать следующие морфологические элементы, отражающие внутреннюю организацию животного: 1) следы прикрепления системы мускулов, служащих для открывания и закрывания створок, располагающиеся на обеих створках; 2) следы прикрепления брахиального аппарата, располагающиеся на спинной створке. Названные элементы внутреннего строения особенно часто наблюдаются и наиболее отчетливо выражены на раковине. Не оставляет также сомнений функция этих систем органов.

Кроме них, на внутренней поверхности створок имеется ряд морфологических образований, биологическое значение которых не столь ясно. Эти образования приурочены все к спинной створке: 1) срединная септа и 2) разнообразные валики — кардинальные, латеральные, маргинальные, а также прочие пластинчатые образования по лобному краю, 3) наконец,

представляет интерес изучение самой внутренней поверхности створок, которая у отдельных групп форм несет свои специфические особенности.

## 1. Мускульная система

Еще Бух (1842, стр. 10) указывал на чрезвычайную важность для продуктид развития мускульной системы. Судя по выпуклым отпечаткам прикрепления мускулов, он понял «...как сильно заботилось животное о том, чтобы препятствовать открыванию створок и их крепко смыкать одну с другой...»

Раковина каменноугольных продуктид лишена зубов, зубных ямок или еще каких-либо механических средств сочленения створок, которые соединялись, повидному, только мощными мускульными тяжами.

Правда, Мюр-Вуд (1928, стр. 17) указывает, что помощь в сочленении створок оказывали, возможно, бугорки, располагавшиеся вдоль смычного края и представлявшие собой отражение на внутренней поверхности тех углублений, которые образовывались на спинной створке в месте прикрепления крупных игл (стр. 36). Однако эти бугорки, хотя они и входят в основание отверстий игл, но настолько слабо выпуклы, что они вряд ли могут оказать влияние на прочность сочленения створок.

Отпечатки прикрепления мускулов на обеих створках свидетельствуют о существовании у описываемых продуктид 1 пары мускулов — открывателей (дидукторов или диварикаторов) и 1—2 пар мускулов — закрывателей (аддукторов). Первые на брюшной створке имеют отчетливые продольно-штриховатые следы, расположенные обычно в овальных углублениях; на спинной створке они прикреплялись к кардинальному отростку. Схема расположения этих мускулов и принцип их действия в виде рычага I рода известны еще со времени Конинка (1847) и никогда не вызывали у палеонтологов каких-либо разногласий (рис. 12, А).

Следы прикрепления мускулов-закрывателей имеют удлинненно-овальную неправильно ветвистую форму и были правильно поняты только Давидсоном (1858—1863, стр. 137). До этого они считались обычно за отпечатки ветвистой печени (Конинк 1847 и др.), реже — генитальных органов (Keyserling 1846) или за следы прикрепления брахиального аппарата (M'Coу 1844).

Сокращение аддукторов закрывало открытую раковину, действуя по принципу рычага II рода (рис. 12, В).

Нет нужды останавливаться детально на описании формы и месторасположения мускульных отпечатков — это сделано достаточно подробно ниже при описании фактического материала. Здесь интересно проследить закономерности онтогенетического и филогенетического развития мускульной системы продуктид и тесной связи изменений ее с происходившим одновременно изменением формы раковины.

Мускульная система семиретикулятных продуктид в основных чертах одинакова у разных систематических групп и отличается только в деталях. Онтогенетическое развитие ее также происходило у них одинаково. Все дальнейшие данные об их онтогенезе основаны на целом ряде различных видов семиретикулятных продуктид, относящихся к разным родам, а именно: к *Dictyoclostus* (*D. pinguis*), *Pugilis* (*P. serpukhovensis*) и *Antiquatonia* (*A. hindi*).

Рассмотренные виды относятся к стешевскому горизонту нижнего карбона, происходят из южного крыла Подмосковного бассейна и приурочены не только к сходным фациям (криноидных известняков и мергелей), но часто даже к одним и тем же местонахождениям.

Этим подчеркивается, что онтогенетические изменения в строении

раковин изучались, так сказать, «в чистом виде», и при наблюдениях были исключены влияния филогенетических изменений и изменения среды.

Начну с рассмотрения онтогенетических изменений более простой системы мускулов-закрывателей, аддукторов. На брюшной створке молодой особи отпечатки прикрепления аддукторов располагаются на некотором расстоянии от конца макушки; они слабо ветвисты, почти невыпуклы и имеют сильно удлинненную форму. Иногда оба отпечатка разделены продольной бороздкой, но последняя часто отсутствует и отпечатки почти сливаются.

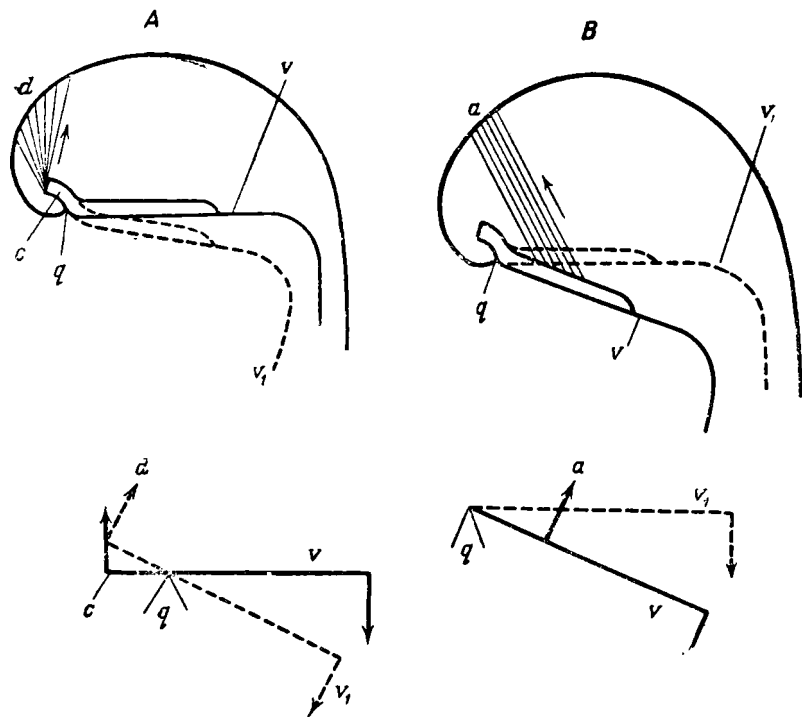


Рис. 12. Схема действия мускулов продуктид.

А — открыватели; В — закрыватели; а — аддукторы; d — дидукторы; с — кардинальный отросток — короткое плечо рычага 1-го рода; q — смычковый край раковины — неподвижная точка опоры рычага; v — спинная створка — длинное плечо рычага; v<sub>1</sub> — то же в перемещенном положении.

У взрослой особи эти отпечатки сильно разрастаются вперед и становятся одновременно более обширными, массивными и выпуклыми. Место бывшего прикрепления мускула закрывается слоистым раковинным веществом и доступно для наблюдения только в продольных разрезах раковины или при протравливании ее наружной поверхности кислотой. Это подробно описано в отдельной статье (Сарычева 1940, стр. 117).

На спинной створке ветвистые отпечатки прикрепления аддукторов выражены более отчетливо, чем на брюшной. Они здесь располагаются по обе стороны срединной сетты в задней половине висцерального диска, имеют сильно ветвистую форму и округленно треугольные очертания. Задняя часть отпечатков обычно имеет меньшую выпуклость, чем передняя, которая часто возвышается над плоскостью висцерального диска.

Иногда на отпечатке прикрепления можно заметить отчетливо след не одного мускула, а двух, несколько различных по характеру ветвистости. Но это не нарушает общих очертаний отпечатка и его рельефа.

С возрастом происходит некоторое изменение места прикрепления

мускула, который, последовательно передвигаясь вперед, переходит иногда даже на область, занятую ранее брахиальным отпечатком (рис. 27). Однако это перемещение даже у крупных форм не превышает нескольких (2—4) миллиметров и всегда несравнимо менее соответствующего перемещения отпечатков на брюшной створке. На спинной створке возрастные изменения отражаются главным образом на увеличении общей массивности и рельефа отпечатков, что приурочено преимущественно к их передней части.

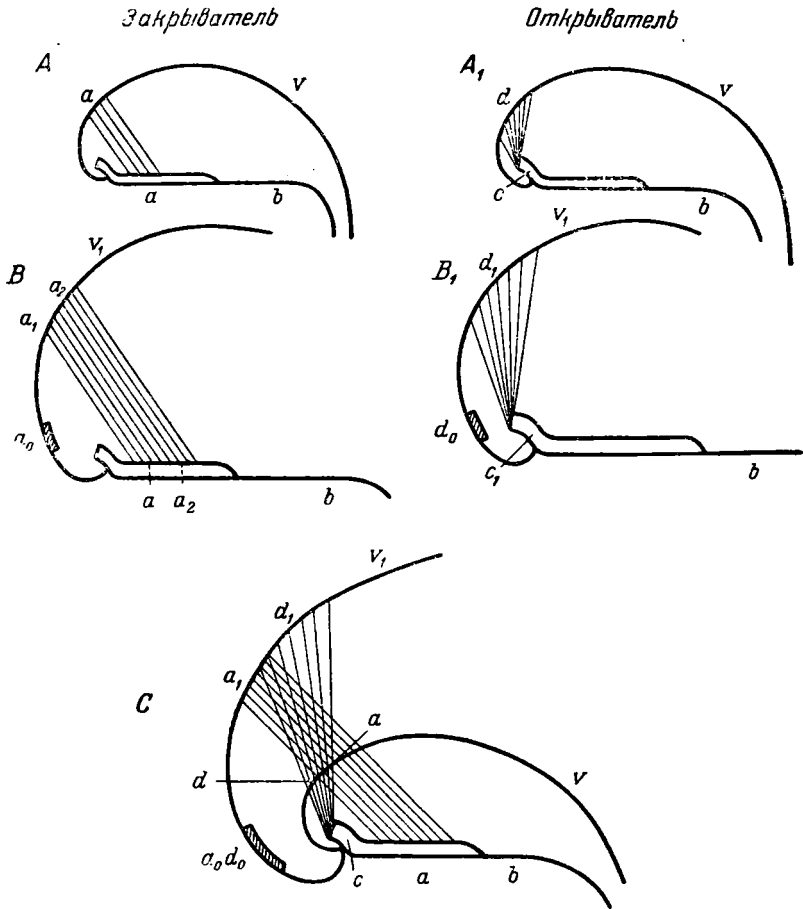


Рис. 13. Схема изменения мест прикрепления мускулов с возрастом. А, А<sub>1</sub> — молодая раковина; В, В<sub>1</sub> — взрослая раковина; С — схема, совмещающая молодую и взрослую стадии; а, а<sub>1</sub>, а<sub>2</sub> — места прикрепления аддукторов на разных возрастных стадиях; d, d<sub>1</sub> — то же дидукторов; а<sub>0с</sub> — бывшее место прикрепления аддукторов, оставленное ими с возрастом; d<sub>0</sub> — то же дидукторов; b — спинная створка; v, v<sub>1</sub> — брюшные створки, последовательно заменяющие свое положение; с, с<sub>1</sub> — кардинальные отростки.

Чем обусловлено это различие в возрастных изменениях отпечатков прикрепления одного и того же мускула на разных створках? И почему вообще происходит перемещение места прикрепления, а не только простое разрастание и усиление мускула?

Выше было подробно описано, как по мере роста животного происходит постепенное расширение висцеральной полости путем увеличения угла смыкания створок у кардинального края, удлинения висцерального диска и увеличения выпуклости брюшной створки, вызванного более быстрым ростом этой створки по сравнению с противоположной (стр. 14).

Именно это изменение формы раковины и оказывает решающее влияние на изменение формы мускульных отпечатков и их месторасположения на створках. Поясню свою мысль простой схемой (рис. 13). Под буквой *A* на ней изображена юная стадия роста раковины со створками *b* и *v*, на которых прикреплен аддуктор *aa*. По мере увеличения объема висцеральной полости и удаления створок одной от другой место прикрепления мускула неизбежно должно последовательно перемещаться, чтобы обеспечить животному возможность производить соответствующие движения плеча рычага для закрывания створок. На схеме *B* показано перемещение места прикрепления аддуктора в точку  $a_1$ , находящуюся по отношению к месту прикрепления мускула на спинной створке под тем же углом, как и ранее. В связи с тем, что все животное стало крупнее, увеличился и объем мускула-закрывателя, что изображено на схеме дополнительными штрихами  $a_2a_2$ . Первоначальная область прикрепления мускула на юной стадии развития осталась на раковине в месте, обозначенном  $a_0$ . Здесь уже нет функционирующего мускула, и эта часть створки закрыта слоистым раковинным веществом, как это изображено на рис. 21 и 23.

На схеме ясно видно, почему на брюшной створке место прикрепления мускула передвигается на значительно большее расстояние, чем на спинной, где его небольшое перемещение происходит главным образом за счет увеличения самого объема мускула. За это время вся брюшная створка увеличила свою длину значительно больше, чем спинная.

Аналогичную картину мы наблюдаем при изучении онтогенеза мускулов-открывателей, дидукторов. На схеме рис. 13  $A_1, B_1$  дается объяснение механики передвижения мускула дидуктора. Здесь схема осложняется тем, что одновременно с ростом раковины происходит удлинение кардинального отростка, являющегося коротким плечом рычага и местом приложения силы, открывающей раковину. За исключением этой особенности, связанной с ростом кардинального отростка, схема перемещения мускула остается такой же, как и для мускула-закрывателя. Из-за увеличения угла смыкания створок, место прикрепления мускула перемещается в такое положение по отношению к кардинальному отростку, что сокращение мускула не может уже как ранее вызывать открывание створки. Для того чтобы эту способность сохранить, место прикрепления мускула по мере расхождения створок постепенно перемещается впереди.

Одновременно с изменением места прикрепления дидукторов изменяется и форма их, а также происходит сильное увеличение размера отпечатка и его резкости. Если на молодой раковине отпечатки имели округленно треугольную форму, с вершиной, обращенной к макушке, то на взрослой раковине они становятся поперечно вытянутыми, овальными. Это подробно описывается и изображается в главе о фактическом материале для целого ряда видов (стр. 96 и 113, табл. 4, фиг. 2, 3 и табл. 7, фиг. 4—6, рис. 20, 21 и 32—35).

На рис. 21, изображающем внутреннее строение брюшной створки взрослого экземпляра *D. pinguis* var. *tunda*, видно, что следы перемещения дидукторов значительно длиннее, чем перемещения аддукторов. Вначале дидукторы были расположены, повидимому, ближе к кардинальному краю створки, чем аддукторы, а затем они оказались несколько дальше них. Подобное же явление наблюдается на рис. 77, изображающем старческий экземпляр раковины *A. hindi*, и на некоторых других.

Механика этого явления очень просто объясняется схематическим рисунком 13, *C*, на котором показаны перемещения обоих мускулов. Здесь на юной стадии (на створке *v*), действительно, место прикрепления дидуктора располагается несколько ближе к кардинальному краю, чем у аддуктора, во взрослой же стадии (на створке  $v_1$ ), наоборот, — аддуктор

располагается ближе, а дидуктор дальше от смычного края. Следовательно, дидуктор проходил более длинный путь при своем перемещении, чем мускул-закрыватель. На приведенной схеме допущены упрощения — кардинальный отросток остается без изменения размера во взрослой стадии, и не показано увеличение размера аддуктора. Но эта схематизация рисунка не меняет существа дела.

Рассмотрим более подробно место прикрепления мускулов-открывателей на спинной створке — кардинальный или замочный отросток. В литературе оба эти названия употребляются одинаково часто. В учебнике Цитгеля он называется только «замочным отростком» (1934, стр. 472). Однако он не имеет никакого отношения к замыканию створок или к их более плотному сочленению, как это наблюдается у зубов двустворок. Он служит для открывания створок, поэтому мне кажется более логичным называть его «кардинальным отростком», указывая этим на расположение его на кардинальном крае.

Кардинальный отросток у описываемых продуктид представляет собой более или менее массивный выступ в средней части смычного края спинной створки, выходящий за ее пределы на расстоянии 1—5 мм. Форма кардинального отростка описывается и изображается ниже при изложении фактического материала.

Напомню, что его вентральная поверхность является гладкой, дорзальная разделена обычно на 3 лопасти — центральную, наиболее крупную, и 2 боковые. С задней стороны отростка, перпендикулярной к двум другим, изгиб лопастей отростка имеет W-образную форму с округленными, сглаженными углами, обращенную основанием к вентральной стороне. Лопасты несут обычно штрихи или тонкие насечки. На срединной лопасти эти насечки поперечные или угловато-поперечные, повторяющие край лопасти, на боковых — продольно-косые.

За последнее время многие исследователи используют форму отростка для целей классификации продуктид (Sutton and Summerson 1943, Милорадович 1945) или даже для установления этапов филогенетического развития отдельных видов (Железкова и Конжукова 1939).

Однако никто до сих пор не останавливался на изучении онтогенетических изменений, претерпеваемых кардинальным отростком в течение роста раковины. Мюр-Вуд (1928, стр. 16) отмечает только, что «у различных видов наблюдалась слабая изменчивость в форме и размере кардинального отростка».

Сеттон и Саммерсон в статье, посвященной специально рассмотрению кардинального отростка у продуктид, ни одним словом не упоминают о его изменении с возрастом. Однако они отмечают во многих случаях отклонения от среднего типа в очертаниях и размере отростка, рассматриваемые мною здесь как возрастные. Так, ими указывается у *Dictyoclostus*, *Echinoconchus*, *Juresania* различная степень развития боковых лопастей отростка и различные углы отклонения их от центральной лопасти, но это объясняется целиком индивидуальной изменчивостью, закономерности которой еще не установлены.

Лихарев (1938, стр. 289), подвергающий сомнению систематическое значение кардинального отростка и указывающий на непостоянство его формы у некоторых родов, даже не ставит вопроса о возможности изменений формы его в процессе онтогенеза.

Милорадович (1945, стр. 494), давая новую классификацию кардинальных отростков по месту прикрепления мускулов к их поверхности, упоминает вскользь, что молодые раковины *Marginifera* имеют иную форму отростка, чем взрослые, но это никак не отражается на построенной им классификации.

Даже Железкова и Конжукова (1939, стр. 301, 302), которые отмечают изменения формы кардинального отростка у различных видов *Gigantella*, связывая эти изменения с различной выпуклостью брюшной створки, приходят к выводу о зависимости этих изменений отростка от соответствующего этапа филогенетического развития данного вида и не упоминают о возможности его онтогенетического изменения.

Об изменении кардинального отростка с возрастом больше всего данных у Козловского (1914, стр. 13—14). Автор признает возможность определять по форме отростка отдельные даже мелкие систематические единицы, однако указывает, что последнее крайне затруднено возрастными изменениями кардинального отростка.

Изучение подмосковных продуктид подтверждает представления Козловского о характере роста кардинального отростка, а также позволяет сделать существенные дополнения к ним. Оказывается, кардинальный отросток с возрастом не только становится более длинным и массивным, но и изменяет форму своих лопастей.

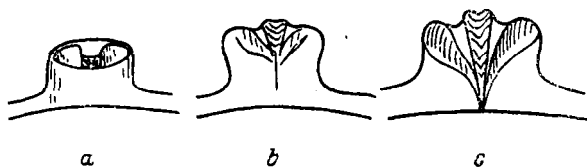


Рис. 14. Схема возрастных изменений кардинального отростка семиретикулятных продуктид.

Представим себе кардинальный отросток в виде полой трубки с вмятой в середине ее средней частью вентральной стороны. С дорзальной стороны эта трубка совершенно ровная, гладкая, но несколько меньшей высоты, так что позволяет немного видеть среднюю часть противоположной стороны отростка (схема *a*, рис. 14). С возрастом срединный гребень, увеличиваясь, как бы разрывает трубку у ее свободного конца, но оставляет ее целой у места прикрепления отростка (схема *b*). Наконец, в совершенно взрослой стадии трубка кардинального отростка разрывается до конца. Он становится массивным и более длинным, чем раньше, и его боковые лопасти отгибаются все больше в стороны, образуя форму отростка, обычно называемую трехлопастной (схема *c*).

На всех лопастях или гребнях отростка видны отчетливые штрихи-насечки — поперечные или угловатые «елочкой» на срединной лопасти и продольные косые на боковых. Эти штрихи одними авторами принимаются за линии нарастания (Козловский, Сетон и Саммерсон и др.), другими — за следы прикрепления мускулов (Давидсон, Циттель, Железкова и Конжукова, Милорадович и др.).

Повидимому, обе точки зрения являются справедливыми: эти штрихи были, с одной стороны, местом прикрепления мускулов, а с другой, постепенное наслаивание новых слоев раковинного вещества, происходившее периодически, увеличивало число этих рубцов прикрепления. Угловатый рисунок этих штрихов на срединной лопасти также можно объяснить как неровный очертанием внешнего края этого гребня, имеющего посредине углубление, так и прикреплением к этому более крупному гребню не одного мускульного тяжа, а двух. Последнее предположение мне представляется особенно вероятным, так как иначе надо предполагать, что мускульный тяж, идущий от среднего гребня, разделялся на два где-то на своем протяжении. Известно, что на брюшной створке имеются только 2 отпечатка прикрепления аддукторов, а не 3, как это должно было иметь место,



если бы мускулы шли от каждой лопасти кардинального отростка самостоятельно.

По мнению Милорадовича (1945, стр. 493), расположение этих штрихов настолько характерно для разных групп продуктид, что он предлагает положить этот признак в основу классификации кардинальных отростков. Он различает следы прикрепления мускулов не только на гребнях отростка, но и в желобках, разделяющих эти гребни, и выделяет в зависимости от этого 4 типа отростков.

На шлифовках и шлифах через отпечатки прикрепления мускулов можно отчетливо видеть разницу в строении раковинного вещества на валиках, где прикреплялись мускульные волокна, и в промежутках между ними. Там, где прикреплялись мускулы, на шлифе видно очень тонкослоистое плотное вещество, тогда как в промежутках это вещество более толстослоисто и менее уплотнено (табл. 2, фиг. 3 *a, b* и рис. 23 *b, c*). Если бы в кардинальном отростке прикрепление мускулов было приурочено к одной какой-либо его части — к гребню, как у *Linoproductus*, по схеме Милорадовича, или только к желобкам, как у *Productella*, то это должно было отразиться и на микроскопической структуре отростка. Однако все разрезы через кардинальный отросток показывают его однородное строение как в желобках, так и на гребнях, что не позволяет присоединиться к мнению этого автора.

Повидимому, мускульные волокна прикреплялись на всей дорзальной поверхности кардинального отростка. Правда, не все отростки имеют желобки; действительно, *Linoproductus* и *Striatifera* этих желобков не имеют; естественно, что у них мускулы прикреплялись только к гребням. Но такие отростки, как у *Dictyoclostus*, *Marginifera*, *Buxtonia* и т. д., имеющие выступающую за пределы створки форму с гребнями и желобками между ними, имели прикрепления мускулов как на гребнях, так и в желобках.

Непосредственно наблюдать следы прикрепления мускулов в желобках удается только тогда, когда они неглубоки, т. е. преимущественно на более молодых стадиях онтогенеза, или у более древних и примитивных групп. Замочный отросток *Dictyoclostus* s. lato Милорадович относит к линопродуктусовому типу, т. е. к такому, у которого места прикрепления мускулов ограничиваются только гребнями. Но *Marginifera*, отросток которой по форме почти неотличим от такового у *Dictyoclostus*, в молодых стадиях имеет, согласно Милорадовичу, следы прикрепления мускулов только в желобках, а во взрослом состоянии, кроме того, и на срединном гребне. Изложенные выше соображения не позволяют мне присоединиться к этому мнению.

Рассматривая форму кардинального отростка и место прикрепления дидукторов на брюшной створке, можно прийти к выводу, что кроме гребней мускульные пучки выходили и из желобков, направляясь отсюда под прямым углом к плоскости висцерального диска спинной створки, к месту их прикрепления на брюшной. Именно при таком направлении мускульных тяжей они наиболее эффективно могли действовать на плечо рычага — кардинальный отросток, вызывая своим сокращением открытие раковины. Такое расположение мускулов позволяет легко понять, почему с возрастом свободные края отростка становятся особенно массивными и укрепляются путем образования особых валиков, как это можно видеть на всех кардинальных отростках взрослых особей.

Если бы из желобков кардинального отростка *Dictyoclostus* мускульные тяжи не выходили, как предполагает это Милорадович, то их свободные края не имели бы дополнительного укрепления, как не имеют его отростки *Gigantella* и *Linoproductus*. У этих родов укрепление отростков, так

же как и все развитие их формы, пошло по совершенно другому направлению, чем у *Diclyoclostus*. Это обусловлено, мне кажется, иной формой висцерального пространства и иным соотношением створок раковины.

Возрастные изменения кардинальных отростков происходят параллельно с изменением размера и формы всей раковины, с изменением мощности мускульного тяжа и изменением места прикрепления его противоположного конца. Несомненно, имелась совершенно закономерная механическая связь между мускулатурой животного, производившей открывание и закрывание створок, и формой этих створок.

Об этой связи свидетельствует также то обстоятельство, что у всех родов продуктид, обладавших обширной висцеральной полостью, сравнительно плоской спинной створкой и сильно выпуклой брюшной, кардинальные отростки сильно выступают за смычный край, так же как и у рассмотренной выше группы семиретикулятных продуктид. Это наблюдается у *Echinoconchus*, *Buxtonia*, *Pustula*, *Juresania* и др. При этом, по видимому, у этих родов имеется тенденция к все большему увеличению длины отростка как в онтогенезе, так и в филогенезе. Механически это можно выразить как увеличение длины плеча рычага I рода и облегчение этим открывания все увеличивающейся раковины.

Продуктиды с узкой висцеральной полостью, как *Gigantella* и *Striatifera*, напротив, обладали кардинальными отростками лежащими, совершенно не выступавшими за смычный край и имевшими тенденцию в онтогенезе, равно как и в филогенезе, к удлинению отростка кпереди, т. е. в сторону, противоположную указанной для предыдущей группы продуктид. Это особенно отчетливо видно в филогенетическом ряду *Striatifera coraesimilis* Sar. → *Str. spinifera* (Paeck.) → *Str. striata* (Fisch.) → *Str. magna* Jan. (Сарычева 1937, стр. 21). Лежащий кардинальный отросток типа *Striatifera* механически можно рассматривать как короткое плечо рычага II рода. Следовательно, удлинение отростка кпереди будет также вести к удлинению этого плеча и облегчению открывания раковины. как и в случае резко выступающего назад кардинального отростка у продуктид с обширной висцеральной полостью.

Таким образом, различные морфологические структуры решают одну и ту же механическую задачу по-разному, но с одинаковым конечным результатом.

Обращаясь к изучению развития мускульной системы продуктид в процессе их филогенеза, видим ту же основную схему, что и при их онтогенезе. Выше указывалось, что виды, образующие начальные филогенетические ветви, обладают слабо дифференцированной висцеральной полостью и менее выпуклой брюшной створкой, чем их потомки (стр. 22). Совершенно ясно, что эти виды должны были обладать всегда значительно более миниатюрным кардинальным отростком, приближающимся по форме к юной возрастной стадии более прогрессивных видов. А отпечатки прикрепления мускулов на брюшной створке должны быть соответственно слабее и расположены ближе к смычному краю. Именно эти особенности строения наблюдаются у более древних видов.

К каким же выводам в свете всего сказанного можно прийти в отношении систематического значения кардинального отростка?

Строение кардинального отростка у большинства подмосковных продуктид имеет свои характерные особенности, связанные очень тесно с общей формой раковины. Однако при использовании этого признака в целях систематики необходимо учитывать существование больших изменений его в процессе онтогенеза особи и при филогенетическом развитии данной группы. Нельзя, следуя Лихареву (1938, стр. 292), считать, что строение отростков внутри отдельных родов или подродов продуктид

слишком неоднородно, чтобы иметь систематическое значение. Но нельзя одновременно и переоценивать это значение, как делают Железкова и Конжукова (1939, стр. 303), которые даже внутри одного вида устанавливают на основании формы кардинального отростка разные этапы его филогенетического развития, не учитывая одновременно возможности его онтогенетического изменения.

Этот признак не может быть использован для целей систематики изолированно от других и особенно вне связи с формой раковины, как это правильно отмечают Сеттон и Саммерсон (1943, стр. 324), и без учета возрастных изменений отростка.

## 2. Брахиальные отпечатки

Следующим по важности элементом внутреннего строения раковины продуктид после мускульной системы являются отпечатки прикрепления спиральных рук животного.

Они видны только на спинной створке и представляют собой резко выделяющиеся гладкие пространства, вытянутые в поперечном направлении параллельно смычному краю и берущие начало от срединной септы непосредственно впереди от мускульных отпечатков. Они окаймлены выпуклым валиком, который или образует замкнутую петлю с почковидным расширением в латеральной части, или же располагается только на задней и боковой частях отпечатков, оставляя их переднюю часть открытой. Поэтому палеонтологи прошлого века дали им название «почковидные отпечатки».

У некоторых видов остается слабее развитой вся горизонтальная часть валика, особенно близ основания отпечатков, как это хорошо видно у представителей *P. subscoticus*. Вообще, как правило, наиболее интенсивно валик бывает развит в его боковых частях, где он хорошо прослеживается даже у таких родов, как *Linoproductus*, обладавшего очень слабо развитыми брахиальными отпечатками. Разные типы брахиальных отпечатков описаны и изображены многократно при описании отдельных видов (например: стр. 174 и 211; табл. 19, фиг. 2 а; рис. 68 и 94).

Мнения о назначении брахиальных отпечатков были неодинаковы. Так, Бух (1842, стр. 10) впервые выражает предположение, что они служили в качестве поддержки брахиального аппарата. Мак-Кой (1844) считает их отпечатками прикрепления мускулов, а Кюник (1847) называет их «почковидными утолщениями», назначение которых тем более трудно определить, что они наблюдаются не у всех видов продуктид. Только Неймайр (Neumaier 1883) в статье, посвященной специально этому вопросу, окончательно обосновал мнение Буха, что «почковидные отпечатки» являются местом прикрепления основания спиральных рук продуктид. Он же указал, что на брахиальных отпечатках могут быть встречены следы мелких ресничек, расположенных по краям мясистых спиральных рук.

В дальнейшем палеонтологи мало останавливались на рассмотрении этих образований, хотя форма их вместе с другими признаками внутреннего и внешнего строения раковины, несомненно, может служить для систематики продуктид.

Изученный материал не позволяет добавить к известным данным что-либо существенно новое. Отмечу только, что на шлифах видна структура валика, окружающего отпечатки, резко отличная от прилегающих тканей и показывающая сходство его строения со строением мускульных отпечатков в месте прикрепления самих мускульных волокон. Повидимому, прикрепление основания мягкого брахиального аппарата к створке происходило именно в области этого краевого валика.

С возрастом брахиальные отпечатки становятся все массивнее и резче. Если у молодых особей они бывают иногда слабо заметны, то у взрослых они выражены резко; валик, окружающий их, выступает отчетливо, особенно в его задней и боковой частях; пространство, окруженное им, покрывается многочисленными слоями раковинного вещества, не только сглаживающими следы наружной скульптуры раковины, но и образующими несколько возвышенные над остальной поверхностью гладкие площадки. На это явление указывала также Мюр-Вуд (1928, стр. 20).

При перемещении с возрастом места прикрепления аддукторов впереди последние переходят частично на область, ранее занятую основанием брахиальных отпечатков (рис. 27, табл. 4, фиг. 3а), которые оказываются несколько оттесненными вперед. Область переместившихся брахиальных отпечатков имеет обычную для этих образований сглаженную поверхность, но она не окаймлена спереди валиком и обладает расплывчатым очертанием. Остальные части брахиальных петель с возрастом животного, повидимому, не перемещались.

Мои наблюдения об изменении формы брахиальных отпечатков в их филогенетическом развитии очень скудны. Однако при сравнении турнейского вида *A. znamenskiensis* с его визейскими и намюрскими потомками, можно заметить, что у турнейского вида горизонтальная часть отпечатков не идет параллельно смычному краю створки, как у более поздних видов, а располагается наклонно вперед (рис. 94), напоминая этим девонских представителей продуктид. Какое это имело значение для животного — неясно, но, видимо, для продуктид являются более прогрессивными брахиальные отпечатки с резко выраженной их горизонтальной частью и расширенными колбовидно латеральными окончаниями.

Кроме брахиальных петель, ни на спинной, ни на брюшной створках не имеется никаких отпечатков мягких частей брахиального аппарата. Повидимому, это объясняется наличием обширной висцеральной полости, которая позволяла лофофору не входить в тесное соприкосновение с брюшной створкой, как это имело место, например, у *Gigantella*. У последних висцеральная полость была так узка, что прижимала спиральные руки к брюшной створке, на которой часто можно наблюдать в соответствующем месте глубокие конусовидные углубления со следами спиралей.

Функцией спиральных рук, как это установлено наблюдениями над современными брахиоподами (Orton 1914), являлось создание в полости раковины постоянного тока воды, приносящего пищевые частицы и кислород. Реснички, в большом количестве расположенные на спиралах, своим непрерывным мерцательным движением направляли уловленные пищевые частицы по особым желобкам к ротовому отверстию. Более крупные частицы, которые попадали в раковину и которые не могли быть подхвачены ресничками, падали вниз на мантию брюшной створки и выводились животным обратно при помощи соответствующего движения ресничек мантии и быстрого захлопывания створок (там же, стр. 295).

О том, что и у описываемых продуктид могло происходить нечто подобное, свидетельствует тот факт, что на внутренней поверхности брюшной створки нередко можно наблюдать отпечатки обломков члеников криноидей или даже сами эти обломки, включенные в раковину и обросшие раковинным веществом, как это видно на табл. 20, фиг. 5 и на рис. 79. Повидимому, эти обломки оказались слишком крупными и не могли быть своевременно удалены животным указанным выше способом. Они своими острыми краями прободали нежную ткань мантии, попадали на створку и здесь постепенно замуровывались в ее толщу благодаря последовательному отложению мантией раковинного вещества.

Ортон считает присутствие у брахиопод парного спирального

лофофора свидетельством того, что у них имеется физиологическое разделение полости тела, в целях упорядочения направления токов воды. При этом у некоторых групп, к которым относились и продуктиды, это разделение было выражено и морфологически, благодаря существованию срединной септы.

### 3. Срединная септа

Непосредственно впереди от основания кардинального отростка на спинной створке располагается срединная септа. Она разделяет пополам висцеральный диск и протягивается далеко вперед, достигая иногда  $\frac{3}{4}$  его длины. Вначале она представлена массивным валиком, то резко очерченным, то с расплывающимися очертаниями и иногда с неясным продольным желобком посередине. В области мускульного поля она суживается, и в тех случаях, когда мускульные отпечатки сильно выпуклы, септа между ними почти незаметна. На молодых экземплярах с менее выпуклыми отпечатками аддукторов она обычно прослеживается более отчетливо.

При выходе из области мускульного поля септа становится очень резко выраженной — это узкий ланцетовидный гребень, высоко поднимающийся над плоскостью висцерального диска. При препаровке обычно тонкая верхняя часть септы бывает обломана, но при удачных продольных разрезах раковин с висцеральной полостью, выполненной породой, или в случаях нахождения раковин с полостью, оставшейся незаполненной осадком, можно наблюдать, что передний конец септы подходит очень близко к брюшной створке, в месте коленчатого перегиба створок, где они приближаются одна к другой.

В таких случаях действительно наблюдается морфологическое разделение полости раковины, которое было, повидимому, еще более полным при жизни животного, так как от септы, вероятно, протягивались к брюшной створке еще дополнительные перегородки типа мембраны из мягких тканей животного, не сохранившихся в ископаемом состоянии.

Ортон (стр. 308—9) описывает, что у современной *Crania* входящие потоки направляютя внутрь раковины с боков, а выходящие — посередине. Однако, по его мнению, у родов, имеющих раковину вытянутой в ширину формы, как у *Spirifer*, *Gigantella* и др., могло существовать и обратное направление потоков — входной мог располагаться посередине, а выходные по бокам, используя в виде своеобразных «сифонов» оттянутые ушки.

Многие из описываемых видов продуктид, как, например, *A. costata*, *A. nerutchensis* и др., имеют также сильно вытянутую в ширину раковину с обширными ушками. Но я не думаю, чтобы у них могло существовать такое же направление потоков, как у *Gigantella*. У наших форм на границе ушек с висцеральным диском обычно располагаются косые складки, очень резко выраженные также и на внутренней поверхности створок, которые, несомненно, должны были сильно препятствовать свободному прохождению токов воды. У представителей *Dictyoclostus* также нередко в области ушек наблюдаются валики и подобные им образования, которые неизбежно создали бы препятствие этим потокам, если бы они действительно проходили через ушки. Как известно, ни у *Spirifer*, ни у *Gigantella*, на которых указывает Ортон, никаких структур этого рода в области ушек не имеется.

Онтогенетические изменения септы выражены очень резко в увеличении ее массивности. Особенно увеличивается массивность основания септы, которое часто покрывается многослойным утолщением одновременно с утолщением кардинального отростка. Сильно утолщается также и

передняя часть септы, которая на некоторых старческих экземплярах имеет вид не ланцетовидного гребня, а массивного образования (*A. hinda*, табл. 19, фиг. 3а, б; рис. 15а).

Изменения срединной септы в филогенезе проследить не удалось.

#### 4. Кардинальные и латеральные валики

На спинной створке всех изученных продуктид располагаются утолщения в виде валиков, приуроченные к кардинальному краю и реже к боковым частям раковины. Все они гладкие и не несут резкой зазубренности, характерной для некоторых других родов (*Marginifera* и др.).

Кардинальные валики находятся на самом краю спинной створки. Они начинаются от кардинального отростка, с которым они тесно сливаются, как бы поддерживая и укрепляя его основание, и протягиваются, постепенно утоньшаясь, к области ушек. У разных видов протяженность и интенсивность развития кардинальных валиков неодинаковы. У одних, как, например, у большинства видов *Pugilis*, они занимают весь кардинальный край створки, тогда как у других (например, у представителей *Antiquatonia*) они сглаживаются или отступают от смычного края, не достигнув области ушек.

Интенсивность развития кардинальных валиков зависит также от онтогенетической стадии данной особи — у молодых экземпляров валики слабо выпуклы и быстро сглаживаются, у старческих они значительно выпуклее и имеют большую протяженность.

На поперечном разрезе кардинального валика (рис. 67) видно, что он имеет асимметричную форму. Его сторона, обращенная впереди, имеет округлое очертание, тогда как задняя представляет собой вертикальный уступ, у основания которого располагается узкая, слегка желобчатая площадка. Она тянется вдоль всего кардинального валика и служит, по видимому, для более плотного смыкания створок — на эту площадку опирался смычный край брюшной створки.

Основным назначением кардинального валика на смычном крае спинной створки, вероятно, было его укрепление. Кардинальные валики, подобные описанному, выраженные то более, то менее интенсивно, неизменно присутствуют и у других родов, также обладавших обширной висцеральной полостью. Они наблюдаются у *Pustula*, *Echinoconchus*, *Vixtonia*, *Overtonia*, *Marginifera* и т. д. В остальных отношениях эти роды совершенно различны как по внутренним, так и по внешним признакам. Сходным является только сильное увеличение с возрастом висцеральной полости и связанное с этим постепенное увеличение угла смыкания створок путем поворачивания их по оси смычного края. Возможно, что именно это обстоятельство и требовало особенно прочного сочленения створок, для чего животному было необходимо иметь укрепленный смычный край.

Отсутствие, как правило, каких-либо валиков на спинных створках продуктид с узким висцеральным пространством, как *Striatifera* или *Gigantella*, подтверждает это предположение. У представителей этих родов с возрастом створки не поворачивались значительно по оси кардинального края и высота висцеральной полости сильно не увеличивалась, поэтому массивная раковина *Gigantella* лишена кардинального валика, а тонкая раковинка *Echinoconchus* имеет его на всей линии смыкания створок.

Как уже указывалось выше, у некоторых описанных видов кардинальный валик отклоняется от смычного края и переходит на боковые области раковины. Это происходит у разных групп по-разному. У представителей рода *Pugilis*, например *P. moshkovensis* (табл. 15, фиг. 1 б, 4; рис. 62), валик отклоняется резко от смычного края недалеко от его окончания

и тянется дальше почти под прямым углом к своему первоначальному направлению. Он окаймляет, таким образом, с боков не только непосредственно висцеральный диск, но частично и область ушек, не отделяющихся здесь резко от остальной раковины. Это типичное развитие бокового валика. Он выражен с боков более резко, чем на кардинальном крае, и имеет иногда вид узкого и довольно высокого гребня. Боковой валик может продолжаться дальше, переходя на передний край висцерального диска в очень сильно смягченной, расплывчатой форме и сливаясь здесь с валиком, образуемым пластинчатой зоной. Этот тип латерального валика является чисто внутренним образованием и никак не отражается на внешней поверхности раковины.

Повидимому, латеральные валики у *Pugilis* имеют очень близкое сходство с соответствующими образованиями у *Eomarginifera* и *Marginifera*, где они выражены особенно резко, так же как и маргинальные валики, опоясывающие висцеральный диск спереди. Однако, в отличие от группы *Marginifera*, латеральный валик у *Pugilis*, как уже отмечалось выше, никогда не бывает зазубренным.

Нечто совершенно иное наблюдается у представителей рода *Antiquatonia* (табл. 19, фиг. 2а; табл. 27, фиг. 5; рис. 68 и 90). Здесь кардинальный валик отклоняется от смычного края уже на границе ушек, переходя то в слабо заметный валик, то в резко выраженный гребень. Интенсивность этого образования зависит от интенсивности развития у данной формы косой складки, идущей у основания ушек. Внутренний валик, или гребень, является здесь отражением внешней морфологической структуры раковины, захватывающей обе ее створки.

Это образование описал Гирти (Girty 1935) в небольшой статье, посвященной рассмотрению характерной околоушной складки и всех морфологических структур, с ней связанных, у некоторых продуктид, позднее выделенных в новый род *Antiquatonia*. Он сравнивает этот боковой валик с боковыми валиками у *Marginifera* и одновременно отмечает его своеобразие.

Описываемые гребни на внутренней поверхности спинной створки никогда не опоясывают висцеральный диск спереди, как это наблюдается на латеральных валиках у представителей *Pugilis*.

Сказанное заставляет резко отличать эти структуры от латеральных валиков и называть их боковыми складками, наружными или внутренними.

Хотя латеральные валики и боковые внутренние складки представляли собой различные образования, но функции их, повидимому, были сходными. Они служили, вероятно: 1) для укрепления раковины в области ушек на которых располагались длинные иглы, поддерживавшие животное в нужном ему положении на грунте, и 2) для более плотного смыкания створок и предотвращения их бокового смещения одной относительно другой. Об этом свидетельствует присутствие на брюшных створках соответствующих гребней, тесно примыкающих к гребням на спинной створке и напоминающих иногда по форме зубы на смычном крае двустворок (рис. 98).

Гирти (1935, стр. 7), останавливаясь на вопросе о функции замеченного им валика, приходит к выводу, что он не мог служить для отделения ушек, от остальной части раковины, как это предполагается у *Marginifera*, а помогал сочленению створок, что полностью подтверждается и на подмосковном материале.

У некоторых *Dictyoclostus* имеются образования, подобные боковым складкам у *Antiquatonia*. Это — очень резкие концентрические морщины, идущие перпендикулярно к кардинальному краю и располагающиеся около

самого их бокового окончания — там, где обе створки уже близко смыкают одна к другой. Они особенно хорошо бывают выражены у крупных взрослых раковин *D. pinguis* var. *munda*.

Присутствие или отсутствие валиков на внутренней поверхности спинной створки, их форма и даже степень развития давно привлекали внимание палеонтологов и служили иногда основанием для выделения самостоятельных родов (например, *Marginifera*, Waagen 1884).

Изученный подмосковский материал подтверждает биологическую, а также и систематическую важность этого признака. Однако, как и в других случаях, им надо пользоваться с тщательным учетом возрастных стадий рассматриваемой формы. Хорошим примером может служить выделение рода *Marginifera*, которое было сделано без должного изучения возрастных изменений основного родового признака — маргинального валика. Эта неточность описания вызвала в дальнейшем длительную дискуссию о целесообразности выделения этого рода, не закончившуюся по существу до сих пор.

Большое значение имеют также и филогенетические изменения. Валики, являющиеся, несомненно, морфологическими структурами, явно приспособленными к условиям внешней среды, испытывали прогрессивное развитие в течение филогенетического развития обладавшей ими ветви продуктид. На нашем материале это особенно хорошо видно в ряду *A. znamenskiensis* → *A. serenensis* → *A. prikschiana* → *A. khimenkovi*. Если у первого члена этого ряда даже взрослые экземпляры обладали слабо развитым кардинальным валиком и только намеком на образование внутренней боковой складки, то его потомки имеют эти структуры во все более интенсивном развитии. Однако это не дает права относить *A. znamenskiensis* к группе форм, для которых развитие валиков не характерно, а указывает только на ее место в филогенетическом ряду.

## 5. Внутренняя поверхность створок

Внутренняя поверхность обеих створок описанных продуктид имеет сложный орнамент, не одинаковый не только на разных створках, но даже и на разных местах одной и той же створки. Кроме того, он сильно подвержен возрастным изменениям, часто коренным образом меняющим характер внутренней поверхности створок раковины. Но прежде чем переходить к его рассмотрению, следует отметить, что области створок, занятые отпечатками прикрепления мускулов, брахиальными пеглями, септой и разными валиками, исключаются из общей площади створок, несущих специфическую скульптуру.

Этот орнамент слагается из следующих элементов: а) отражение наружной скульптуры створок (радиальная ребристость, концентрическая складчатость, иглы); б) мелкие точечные углубления; в) мелкие туберкулы и более крупные сосочки; г) внутренняя радиальная «ребристость», не имеющая связи с наружной радиальной скульптурой.

Перечисленные элементы скульптуры могут присутствовать все на изучаемой створке или соединяться в тех или иных комбинациях. При этом сложность комбинаций увеличивается тем, что все эти элементы претерпевают существенные изменения онтогенетического порядка. Рассмотрим каждый из элементов в отдельности.

а) Отражение наружной скульптуры может быть очень интенсивным и может отсутствовать полностью. Это зависит, с одной стороны, от резкости этой скульптуры, а с другой — от толщины створок раковины, что в свою очередь связано с возрастной стадией особи. Однако в большинстве случаев брюшная створка бывает массивнее спинной, поэтому следы наружной



скульптуры особенно отчетливо наблюдаются на последней. Как правило, висцеральный диск несет следы и концентрической и радиальной скульптуры. На старческих стадиях следов наружной радиальной и концентрической скульптуры ни на брюшной, ни на спинной створках нет. В области шлейфа следы наружной скульптуры сохраняются или на таких грубо-ребристых раковинах, как *A. costata* или *A. khimenkovi*, сохраняющих незначительную толщину створок на всем их протяжении, или на раковинах достаточно молодых возрастных стадий, когда створки не увеличили здесь своей толщины образованием пластинчатой зоны или иным путем.

Места прикрепления игл, укрепленных кольцевым валиком, естественно, видны только на брюшной створке. Следы более мелких иголок, уже потерявших связь с полостью раковины, обычно незаметны совсем. На спинной створке иногда можно видеть вдоль смычного края и на ушках бугорки, соответствующие углублениям на наружной поверхности, связанным с местами прикрепления игл. Это наблюдается преимущественно у представителей *Antiquatonia*.

б) Мелкие точечные углубления в громадном количестве густо усеивают всю внутреннюю поверхность брюшной створки и большую часть спинной. На брюшной створке они отсутствуют только в области мускульного поля, а на спинной, кроме того, их нет на брахиальных отпечатках, на валиках и в области шлейфа, особенно если на нем развиты пластинчатые образования.

Размер и форма точечных углублений различны в зависимости от размера и возрастной стадии раковины, от ее массивности и месторасположения точек на самой створке. Если на небольших тонких спинных створках в области их висцерального диска углубления очень мелки и напоминают округлые следы от укола тонкой булавкой, то на массивных брюшных створках крупных раковин, сильно утолщенных с возрастом, эти углубления имеют более неправильную форму и иногда придают всей поверхности изрытый, «шагреновый» вид. На спинной створке в месте ее коленчатого перегиба углубления постепенно сменяются бугорками и сосочками, о которых более подробно говорится ниже.

Происхождение и функцию описываемых образований, повидимому, можно объяснить следующим образом: они являются производными от мельчайших тонких ворсинок мантии, которые внедрялись несколько в раковину, обеспечивая более тесную связь между ней и мантией (Милорадович 1945, стр. 486, рис. 3). Эти углубления никогда не пронизывают всю створку, они быстро заканчиваются слепо в ее толще и не делают раковину пористой.

Такая точечная внутренняя поверхность наблюдалась у всех представителей *Dictyoclostus*, *Pugilis* и *Antiquatonia*. В значительно более слабом развитии точечные углубления имеются на внутренней поверхности *Eomarginifera* и *Marginifera*. Очень резко они развиты у *Gigantella*. Однако у некоторых родов продуктид эта структура, повидимому, отсутствует; так, я не обнаружила ее у некоторых видов *Echinoconchus*, *Buxtonia*, *Linoproductus* и *Striatifera*.

в) Мелкие бугорки, туберкулы и сосочки появляются на спинной створке близ ее переднего края. Они сначала редкие и мелкие, затем быстро их количество и размеры увеличиваются, и они полностью вытесняют собой точечную структуру. У конца висцерального диска, в месте коленчатого перегиба, эти конусовидные заостренные сосочки у некоторых форм достигают размера до 1 мм и располагаются резко наклонно вперед, представляя собой очень характерное образование, описанное еще Бухом (1842, стр. 10).

Развитие этих наклоненных вперед сосочков, образующих у некоторых

видов целый щетинистый пояс, происходит в течение существования протодуктид с нарастающей силой. Так, у турнейских форм они выражены очень слабо, у визейских сильнее, но наиболее сильное их развитие наблюдается у представителей *Dictyoclostus* в среднем и верхнем карбоне. Отдельные роды отличаются особенно интенсивным их развитием. Так, у *Eomarginifera* уменьшается количество сосочков, но резко увеличиваются их размеры, которые у *Marginifera* иногда имеют такую длину, что упираются в противоположную створку.

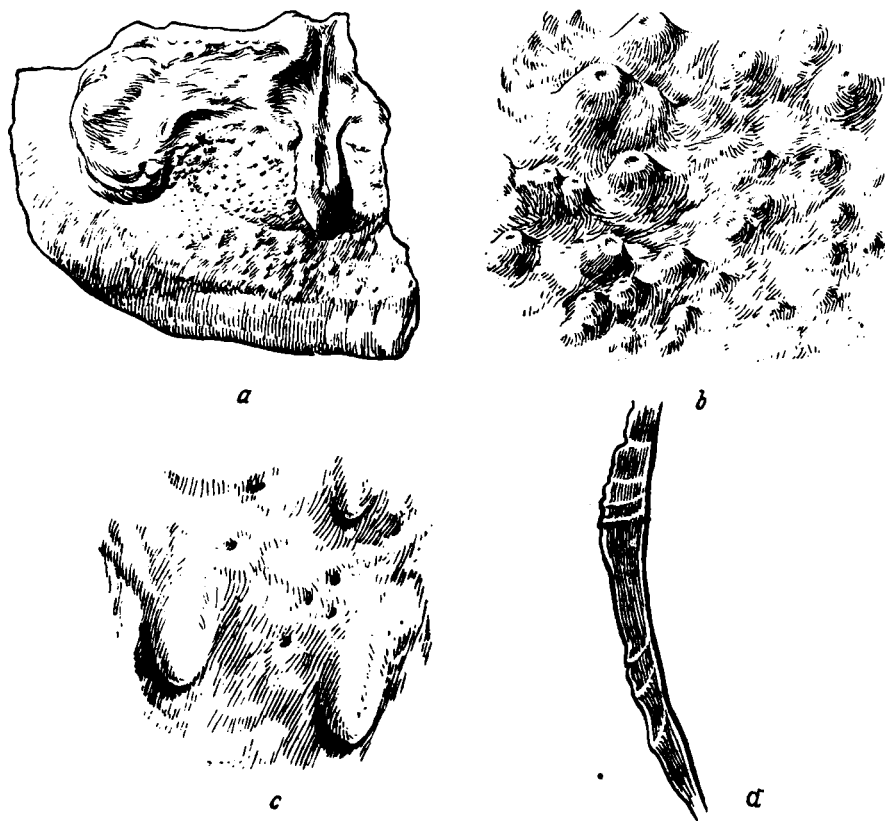


Рис. 15. *A. hindi* (М.-В.). Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2258, (А. И.). Внутреннее строение спинной створки, фрагмент старческого экземпляра.

a — общий вид бугорчатой скульптуры между брахиальной петлей и септой;  $\times 1,5$ ; b — бугорки;  $\times 10$ ; c — обычные носые туберкулы лобной части створки;  $\times 10$ ; d — продольный разрез области конусовидных бугорков и обычных косых туберкул;  $\times 3$ .

Функция этих заостренных массивных сосочков для меня пока неясна.

Говоря о бугорках на висцеральном диске спинной створки, надо упомянуть еще об одном образовании, наблюдавшемся мною только на единственном неполном старческом экземпляре спинной створки *A. hindi* (М.-В.) и, по видимому, еще не описанном в литературе (табл. 19, фиг. 3a, b и рис. 15).

Пространство между передним концом септы и брахиальными петлями около 60—70 кв. мм с каждой стороны густо покрыто своеобразными конусовидными бугорками с диаметром у основания 0.2—0.4 мм. В отличие от обычных туберкул, в изобилии покрывающих внутреннюю поверхность

створки в области коленчатого перегиба, описываемые конусовидные бугорки торчат вертикально и имеют усеченные вершины с углублением в них. Область, занятая бугорками, имеет сильно утолщенную стенку раковины, и бугорки являются погруженными в это мозолистое утолщение. Утолщение развито наиболее интенсивно в области, примыкающей к горизонтальной части брахиальных петель, где бугорки едва видны и тонут в мозолистом образовании. Последнее постепенно становится тоньше по направлению к лобному краю. В этой его части расположены наиболее мелкие бугорки. Получается впечатление, что с возрастом бугорки увеличиваются в размере и в количестве, расширяя занятое ими пространство; однако одновременно происходит отмирание старых бугорков и перекрытие их слоями мозолистого утолщения, как это наблюдается при передвижении мускульного поля и перекрытии мозолистым утолщением его нефункционирующих частей.

В продольном разрезе можно видеть типичную картину тонкослоистой структуры раковины. Углубления в центре бугорков переходят в каналы, пересекающие вертикально всю толщину створки. Они выполнены зернистым веществом, резко выделяющимся на основной слоистой массе, и чрезвычайно похожи на аналогичные каналы, тянущиеся от основания наклонных туберкул. Но, в отличие от первых, последние пересекают створку наклонно в направлении, продолжающем наклон туберкул на внутренней поверхности створки.

Что представляет собой эта структура, которая, судя по месту ее расположения, как-то связана с брахиальным аппаратом животного, мне совершенно не ясно. В литературе я также не могла найти описания чего-либо хотя отдаленно напоминающего такое образование на внутренней поверхности раковины у брахиопод или двустворок.

г) На расстоянии 8—9 мм от лобного края спинной створки, т. е. в области, непосредственно примыкающей спереди к полукольцу (по терминологии Лихарева), сосочки и точечные углубления, равно как и следы внешней скульптуры раковины, исчезают, сменяясь своеобразной продольной «ребристостью», совершенно отличной от следов внешней радиальной скульптуры. В месте изменения скульптуры на створке наблюдается образование неясного уступа. Продольная «ребристость» внутренней поверхности спинной створки близ лобного края отличается следующими, только ей свойственными особенностями: 1) «ребра» имеют очень различную ширину и высоту; 2) они часто то сливаются одно с другим, то вклиниваются вновь; 3) поверхность «ребер» не гладкая и не округлая, как у ребер на внешней стороне створки, а неправильно угловатая и «занозистая», с продольными штрихами и зазубринами, которые все имеют обрывистый, резкий задний край; 4) местами здесь сохранились неясные следы точечных углублений и сосочков, но они все имеют как бы стертую, сглаженную поверхность (табл. 19, фиг. 2b, c и рис. 72). Такой характер продольной «ребристости» очень напоминает штриховку в породах при их стилолитизации и не позволяет считать ее отражением внешней скульптуры раковины. Последнее тем более невозможно, что на внешней поверхности створок у лобного края радиальная ребристость почти всегда становится слабо заметной, а утолщенность здесь стенки створки делает ее к тому же и неспособной отражать внешнюю скульптуру так, как это наблюдается на всяком другом, менее утолщенном ее участке. Кроме того, в большинстве случаев ширина «ребер» на внутренней поверхности створки бывает меньше ширины внешних ребер, так что на пространстве, занятом одним внешним ребром, располагаются два и более внутренних. На рис. 73 и на табл. 20, фиг. 1b, c отчетливо видно это несоответствие внешней и внутренней скульптуры.

Подобная скульптура на лобной части внутренней поверхности спин-

ной створки наблюдалась у многих видов *Antiquatonia*, например *A. hindi*, *A. costata*, *A. insculpta* и др. (табл. 27, фиг. 4a, b). Однако вследствие тонкости створок последних видов и отсутствия утолщения их у лобного края, здесь отчетливо отражается наружная скульптура в виде грубых ребер-складок. Поэтому описываемая «стилолитообразная» скульптура является здесь «ребристостью» второго порядка и накладывается на грубую отраженную ребристость, прослеживающуюся на всей спинной створке.

Обратившись к внутренней поверхности брюшной створки *A. hindi*, заметим, что в передней половине на ней появляется радиальная ребристость, сначала мало заметная, затем все более явственная (табл. 18, фиг. 8a, b и рис. 74). Ребра угловатые, с узкими промежутками между ними. Они сохраняют на всем своем протяжении первоначальную ширину и прямолинейное направление, а близ лобного края постепенно исчезают. Эти ребра, так же как и описанная выше «ребристость» на спинной створке, не являются отражением наружной радиальной скульптуры. Вместе с появлением радиальной ребристости внутри створки появляются мелкие косо сидящие туберкулы, направленные своими заостренными концами к лобному краю. Они располагаются почти исключительно на вершинах ребер, что придает последним характерные угловатые очертания. Близ лобного края, где раковина утолщена, эта скульптура сглаживается — от нее остаются только слабые следы.

Сопоставляя между собой эти особенности скульптуры внутренней поверхности обеих створок и места их расположения на раковине, можно прийти к заключению, что радиальная скульптура лобной части внутренней поверхности спинной створки тесно связана с ребристостью внутренней поверхности брюшной створки.

После того как висцеральный диск спинной створки достиг своего предельного размера, свойственного данному виду, брюшная створка стала нарастать, приобретая кривизну с радиусом, примерно равным длине висцерального диска спинной створки. В процессе увеличения висцеральной полости она продолжала поворачиваться по оси смычного края и при этом как бы скользила вдоль лобной части спинной створки, которая нарастала в длину значительно медленнее. Угловатая ребристость внутренней поверхности брюшной створки, подчеркивая еще туберкулами, сидящими на вершинах ребер, и покрытая соответствующей, сильно складчатой мантией, могла вызвать образование радиальных складок и у мантии противоположной, близко прилегающей к ней створки. Именно это и повело к образованию неправильной «ребристости» внутренней поверхности спинной створки в области ее короткого шлейфа. Вероятно, створки при перемещении одна относительно другой могли слегка смещаться в стороны, благодаря чему медленно нарастающая мантия спинной створки, находясь под влиянием скользящей вдоль нее брюшной створки, неоднократно должна была менять расположение своих складок. Именно поэтому на ней образовывались неровные ребрышки разной ширины, которые выклинивались или появлялись вновь без какой-либо закономерности.

При таком толковании происхождения этой «ребристости» становится понятным также ее «стилолитообразный» характер, выражающийся в резком обрывании мелких «ребрышек» по направлению к висцеральной части, создающих впечатление «занозистой» скульптуры.

Как только тесное соприкосновение створок в области шлейфа при переходе его в обширное висцеральное пространство прекращалось, устранялась и причина, вызывавшая складчатость мантии спинной створки, и образование «ребер» сейчас же прекращалось.

д) На внутренней поверхности обеих створок многих относительно массивных раковин (*D. pinguis*, *P. pugilis*, *A. hindi* и др.) наблюдаются

включения обломков члеников криноидей или их отпечатки. Обломки диаметром до 4 мм инкрустированы беспорядочно и встречаются даже в области мускульного поля и кардинального края (табл. 20, фиг. 2—5, рис. 78, 79).

Но особенно часты включения на утолщенном лобном крае брюшной створки, где вся раковина часто испещрена этими обломками, наблюдающимися и на поверхности створки и на ее поперечном разрезе (табл. 20, фиг. 2). Включение обломков не влечет за собой каких-либо ненормальностей в очертаниях и скульптуре раковины на противоположной поверхности створки. На одном экземпляре мускульные отпечатки оггибают обломок криноидей, но и это не вызывает никаких уродств раковины (рис. 79), за исключением искаженного очертания мускульного отпечатка.

Если отпечатки криноидей на наружной поверхности раковины можно рассматривать как отпечатки субстрата, на котором она лежала, то отпечатки их на внутренней поверхности говорят о попадании обломков внутрь раковины при жизни животного.

Повидимому, эти обломки попадали в зияющее отверстие раковины, как-то прободали нежную мантию, и последняя, отлагая последовательные известковые слои, постепенно нивелировала возникшие неровности, которые никак не отражались на жизнедеятельности животного.

Чтобы закончить описание внутренней поверхности раковины, остается сказать, что в старческом возрасте у представителей *Pugilis* обычно настолько интенсивно развивается пластинчатая зона или утолщение лобного края, что они нарушают прежнюю скульптуру раковины (рис. 53, табл. 13, фиг. 4).

## 6. Систематическое значение признаков внутреннего строения

Не останавливаясь на освещении мнения разных авторов о значении признаков внутреннего строения для систематики продуктид, подведу итог наблюдениям в этом направлении.

Недостаточное внимание к признакам внутреннего строения при классификации рассматриваемого семейства вызвано двумя основными причинами: 1) трудностью непосредственного наблюдения внутреннего строения и отсутствием пока более легкой методики его изучения, как это разработано для других групп брахиопод; 2) чрезвычайно большим влиянием на изменение элементов внутреннего строения возрастных стадий каждой рассматриваемой особи, а также филогенетической ступени развития данного вида внутри родовой ветви.

Именно эти причины создают у палеонтологов впечатление крайнего сходства внутреннего строения у разных групп продуктид и в то же время его большой изменчивости внутри одной группы. Скудость материала и обрывочный характер наблюдений не позволяют обычно уловить закономерности этой изменчивости и найти те более важные признаки, которые характеризуют отдельные группы видов, несмотря на кажущееся сходство в их строении.

Для целей систематики важны все признаки внутреннего строения: места прикрепления мускулов, в том числе особенно кардинальный отросток; присутствие и характер различных валиков и пластинчатых образований на лобном крае; очертание брахиальных отпечатков и даже характер внутренней поверхности створок.

Однако признаки внутреннего строения у продуктид имеют большее значение для классификации крупных систематических единиц, как семейство, род. Для установления видов они не являются решающими.

Такая оценка систематического значения признаков внутреннего строения раковины продуктид полностью совпадает с мнением Иванова (1935, стр. 7), который писал: «Изучив имеющийся у нас материал, мы считаем следующие признаки для Productinae родовыми, т. е. выдерживаемися у целого ряда форм (видов):

1. Наружная и внутренняя скульптура створки, а также ее структура. Тип расположения игл.

2. Внутреннее строение спинной створки, причем особо важное значение имеют форма зубного отростка, краевого валика, форма мускульных отпечатков, септа.

3. Внутреннее строение брюшной створки. Комплекс всех этих признаков должен быть учтен при описании рода. Роды отличаются друг от друга качественным изменением указанных выше признаков; различные виды одного рода различаются количественным изменением этих признаков, т. е. большей или меньшей интенсивностью их развития».

## ОБРАЗ ЖИЗНИ

Вопрос об образе жизни продуктид интересовал почти всех палеонтологов, занимавшихся этой группой брахиопод еще на заре ее изучения — в начале и середине прошлого века. Поэтому уже в 1876 г. Этеридж (стр. 459) составил сводку мнений разных исследователей по данному вопросу. В связи с тем, что раковина продуктид не похожа на раковины современных брахиопод, нельзя было составить себе представления об образе жизни вымерших представителей этой группы по аналогии с современной фауной. А недостаточно полная изученность их в отношении морфологии, развития (онтогенетического, равно как и филогенетического), фациальной приуроченности и ряда других данных, которыми обладает современный палеонтолог, допускала возможность высказывания всевозможных, часто взаимоисключающих друг друга предположений об их образе жизни.

Мнения отдельных авторов сведены Этериджем в семь групп:

1. Продуктиды были свободными животными (Fleming 1835; Dechaumes 1831—1832; Verneuil 1845; Chenu 1862).

2. Раковины лежали на грунте вентральной или выпуклой створкой книзу (Sedgwick u. Murchison 1835; Keyserling 1846; d'Orbigny 1850; Davidson 1853).

3. Раковины были прикреплены сухожильными нитями, проходившими через полые иглы, расположенные вдоль смычной линии (Buch 1831, впоследствии (1841) отказавшийся от этой мысли).

4. Животное прикреплялось посредством ножки, проходившей через треугольное дельтириальное отверстие (Bouchard-Chantreaux 1842).

5. Прикрепление осуществлялось нитями, проходившими между лобными краями створок (Koninck 1844—1847; Geinitz 1848, Eichwald 1860).

6. Животное прикреплялось только в молодых стадиях, постоянным же прикреплением обладали только немногие формы (Woodward 1854).

7. Формы, близкие роду *Strophalosia*, прикреплялись иглами (King 1850; Koninck 1847; Davidson 1857).

Этеридж не высказывает своей точки зрения на образ жизни продуктид вообще и ограничивается описанием маленькой раковинки *Pr. complectens*, плотно охватывающей своими изогнутыми иглами стебли криноидей.

Позднее Давидсон (1882, стр. 305) присоединяется к мнению Этериджа об этиологии *Pr. complectens* и близких к нему форм, но по отношению к большинству продуктид предполагает, что они, по всей вероятности, лежали на илстом дне на своих больших или брюшных створках, причем длинные иглы, возможно, помогали им укрепиться на мягком дне более устойчиво.

В работах позднейших палеонтологов, особенно изучавших продуктид уже в нашем столетии, вопрос об образе их жизни обычно не затрагивался. Однако за это время были высказаны новые точки зрения

по рассматриваемому вопросу, существенно отличающиеся от изложенных выше.

Богатый фактический материал по британским брахиоподам, описанный Давидсоном, позволил Вальтеру (1908, стр. 289) сделать заключение, что продуктиды, обладавшие подобно «*Pr.*» *longispinus* длинными иглами, могли существовать во взвешенном состоянии в зарослях водорослей или свободно плавать в планктоне, находя взаимную поддержку в сцеплении своими иглами.

Наконец, Мюр-Вуд (1928) высказала предположение, что продуктиды лежали на дне на своей спинной створке, а длинный шлейф, опущенный в грунт, служил им в виде якоря для большей устойчивости.

Этот взгляд полностью разделяется Ракушем, который развивает его дальше (1932, стр. 37—39) и описывает, как раковина, лежавшая на дне и удерживаемая в нужном ей положении иглами, по мере роста и увеличения размеров не могла держаться хрупкими иглами, и приобретала новую форму прикрепления при помощи шлейфа. «Брюшная створка, развивавшаяся до сих пор с нормальным изгибом, начинает сразу расти прямо вниз и погружается в ил для того, чтобы таким путем найти прикрепление и поддержку».

Лихарев (1936, стр. 16) дает справедливую критику этих представлений, указывая, что, когда лобный край раковины погружен в ил, животное лишено возможности получать питание. К этому надо добавить, что организм, запертый таким образом в раковине, был бы лишен не только пищи, но и обречен на смерть без притока кислорода для дыхания. Неподвижные донные организмы, наоборот, стремятся по возможности поднять свои органы, обеспечивающие питание и дыхание, как можно выше над дном в слое воды, более богатые кислородом, особенно на илистом грунте, где недостаток кислорода ощущается животными сильнее, чем в других областях моря (Hesse, Allee, Schmidt 1937, стр. 190). Все животные, погруженные в той или иной степени в донный осадок, всегда обладают приспособлениями разного рода (в виде длинных сифонов, как у многих пластинчатожабрных моллюсков, или специальных мерцательных ресничек или вибрирующих игл, создающих ток воды, как у *Echinocardium* и пр.) для обеспечения себя притоком воды с пищей и кислородом (там же, стр. 192).

Так же категорически возражает против приписывания шлейфу роли якоря, опущенного в грунт и поддерживающего раковину, лежащую на спинной створке, Болховитинова (1938, стр. 208—209). Она указывает, что вся форма раковины гигантелл, обладавших длинным шлейфом, свидетельствует о том, что они лежали на грунте на брюшной створке, отчасти погруженные в ил, и что длинный шлейф «образовался в процессе борьбы животного с условиями, которые грозили ему быть занесенным илом», и был направлен кверху, поднимаясь над осадком.

Изученный подмосковный материал дает новые, неопровержимые доказательства того, что раковина продуктид при жизни лежала на брюшной створке. Имеется очень большое количество раковин, брюшные створки которых несут отпечатки обломков члеников криноидей, или сами эти обломки, включенные в толщу стенки раковины. Отпечатки и включения особенно многочисленны на поверхности макушки, как наиболее выпуклой части брюшной створки, хотя могут встречаться и в других местах, причем максимальное их количество наблюдается на наиболее массивных раковинах *Dictyoclostus*, *Pugilis* и *Antiquatonia*. Здесь отпечатки располагаются настолько часто, что иногда даже маскируют собой нормальную внешнюю скульптуру раковины (табл. 6, фиг. 3; табл. 20, фиг. 3, 4 и др.).



Совершенно такое же явление наблюдала Т. А. Добролюбова на одиночных кораллах, встречающихся вместе с описываемыми продуктами. На основании расположения этих отпечатков на эпитеке коралла она определяет положение животного на грунте и устанавливает неоднократные перемены этого положения, когда под влиянием движения воды кораллы, повидимому, перекатывались по дну. На спинной створке продуктид таких отпечатков и включений не наблюдалось.

Говоря об образе жизни продуктид, я должна подчеркнуть еще раз, что касаюсь в своих рассуждениях только изученной группы, так как продуктиды были настолько разнообразны по форме раковины, по характеру и расположению игл и т. д., что несомненно занимали в бассейне различные экологические ниши.

Кроме того, нельзя рассматривать вопрос об образе жизни этих животных, не говоря о конкретной возрастной стадии их, даже если не касаться их планктонных личинок и ограничиться наблюдением жизни животного с первого момента возникновения раковины. Форма раковины, ее скульптура и т. д. чрезвычайно сильно изменяются с возрастом, что, конечно, связано с изменением отношения животного со средой, переменной его образа жизни.

Рассмотрим последовательно с этой точки зрения по возможности все стадии развития продуктид, насколько позволяют об этом судить результаты изучения раковины в ее онтогенетическом и филогенетическом развитии, изложенные выше.

1) Свободно плавающая личинка продуктид садилась на дно, прикрепляясь слабой, короткой ножкой и образуя очень тонкую раковину, у которой обе створки были выпуклыми. В этой стадии не только нельзя различить род продуктид, но даже нельзя увидеть и признаки семейства; вероятно, в это время все брахиоподы имели одинаковую раковинку. Наблюдать следы этой стадии удастся в исключительно редких случаях, при безукоризненной сохранности материала. В литературе такие случаи описаны, например, Раймондом (Raymond 1905—1906) или Болховитиновой и Марковым (1926). В нашем материале только на редких молодых экземплярах раковин очень хорошей сохранности, на их спинной створке удавалось видеть маленькую, около 1 мм, выпуклую створочку; на брюшной створке следы этой стадии не наблюдались ни разу.

2) В следующей стадии развития спинная створка становилась плоской или даже слегка вогнутой, повторяющей изгиб брюшной. Повидимому, в это время обе створки обладали арями, обеспечивавшими существование дельтириального отверстия для выхода ножки. Но слабая ножка, что характерно для продуктид, не могла обеспечить животному надежное прикрепление, тем более, что развивавшийся на спинной створке кардинальный отросток постепенно закрывал дельтириальное отверстие, что еще более ослабляло ножку. Так как она была очень короткой, то для укрепления положения раковины на грунте ее смычный край постепенно становился все более длинным (Schuchert 1897, стр. 85). Он непосредственно соприкасался с грунтом, а возникшие на нем кардинальные иглы создавали дополнительный способ укрепления раковины в нужном положении.

Эту стадию развития продуктид можно назвать хонетесовой, так как в это время раковинка *Productus* s. l. и по внешним очертаниям и по образу жизни, определяемому способом прикрепления, не отличалась от *Chonetes*. До этого момента развитие *Productus* и *Chonetes* шло одинаково, но дальнейшие пути их эволюции расходятся. Хонетиды до конца своего филогенетического развития остались в основном на этой стадии. Они дали много боковых ветвей, но основное направление эволюции с удивительным

постоянством от силура до перми сохранило все главнейшие признаки этой стадии развития — общую форму раковины со слабо выпуклой брюшной створкой, небольшой размер, кардинальные иглы вдоль всего смычного края, арею на обеих створках, очень слабо изменяющиеся признаки внутреннего строения.

Продуктиды, напротив, после своей хонетесовой стадии претерпели новые крупные изменения. Прежде всего у них стали изменяться форма и размер раковины. Одновременно с увеличением общего размера животного брюшная створка стала особенно интенсивно нарастать в длину, отчего раковина приобрела значительную выпуклость. Раковина такой формы уже не могла сохранить необходимое ей жизненное положение, будучи фиксирована на грунте только кардинальными иглами, тем более, что, повидимому, к этому времени ножка уже перестала функционировать. И действительно, мы видим, что у продуктид вырабатывается ряд новых способов фиксации раковины, сыгравших затем в истории развития этой группы огромную роль и обусловивших в значительной степени все ее характерные особенности.

3) Одним из ранних способов дополнительного прикрепления, отличным от хонетид, было прирастание к субстрату непосредственно макушкой брюшной створки. Однако этот способ оказался недостаточно эффективным для относительно крупных и сильно выпуклых раковин. Отчетливые рубцы прирастания наблюдаются преимущественно у древних — девонских групп продуктид, тогда как у подавляющего большинства более молодых геологически групп они встречаются очень редко и только на достаточно ранних стадиях онтогенеза. Рубец прирастания у каменноугольных и пермских форм встречается постоянно только у некоторых специализированных родов (например *Strophalosia*, *Aulosteges*, *Teguliferina*).

У отдельных представителей девонских продуктид площадка прирастания развита далеко не одинаково. У родов, отличающихся наибольшим сходством по форме раковины с *Chonetes*, например у елецкой *Chonetipustula membranacea* (Wen.), площадки прирастания, встречающиеся без исключения на всех раковинах, всегда имеют более или менее постоянный размер и образуют во всех возрастных стадиях почти одинаковый угол со спинной створкой (Сокольская 1948).

У представителей рода *Productella*, значительно дальше ушедших в своем развитии от *Chonetes*-подобного предка по всем признакам, в том числе и по форме раковины, многие экземпляры уже лишены рубца прирастания; те же экземпляры, которые имеют площадку прирастания, видимо, прикреплялись макушкой только на молодых стадиях роста (Сарычева 1946, рис. 3).

Повидимому, этот способ фиксации не удовлетворял потребности животного в достаточно надежной опоре и потому еще в девоне у продуктид вырабатываются новые приспособления для укрепления раковины на грунте, но эта стадия в дальнейшем, вероятно, благодаря акселерации могла выпасть из филогенеза подавляющего большинства их представителей.

Другим приспособлением для дополнительной фиксации раковины было образование разнообразных и различно расположенных опорных игл, возникавших по всей поверхности брюшной, а у некоторых продуктид и спинной створки. Судя по тому, что эти образования в дальнейшей истории развития продуктид играют очень большую роль, можно думать, что иглы очень хорошо служили своему назначению и были одной из причин, способствовавших пышному расцвету этой группы брахиопод в карбоне.

Повидимому, одними из первых появились ряды игл близ смычного края, непосредственно помогавшие коротким кардинальным иглам.

Они наблюдаются на брюшных створках громадного большинства (а может быть и всех) продуктид и отличаются от остальных игл, возникающих позднее, тем, что они резко изгибаются назад, т. е. имеют такое же расположение на раковине, как и кардинальные иглы древних форм, делающие зубчатым их смычный край. Характер игл и место их расположения на раковине в дальнейшей эволюции продуктид претерпели ряд существенных приспособительных изменений (вплоть до атрофии их у отдельных групп), связанных, вероятно, с различной формой и размером раковины, а также с характером окружающей среды. В результате в течение карбона было выработано такое разнообразие типов игл и их расположения на раковине, которое могло обеспечить всем различным формам продуктид укрепление на дне моря, соответствующее их строению и образу жизни.

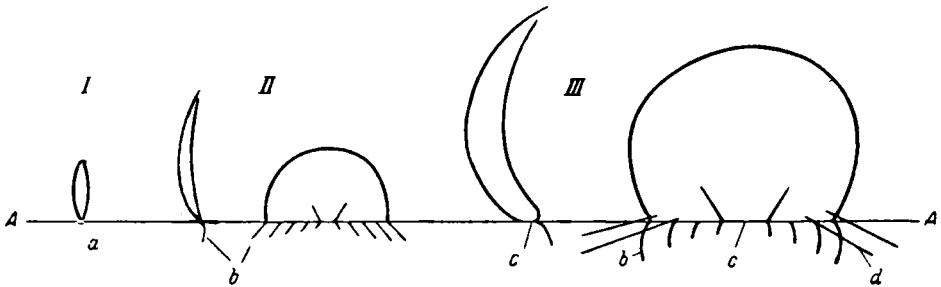


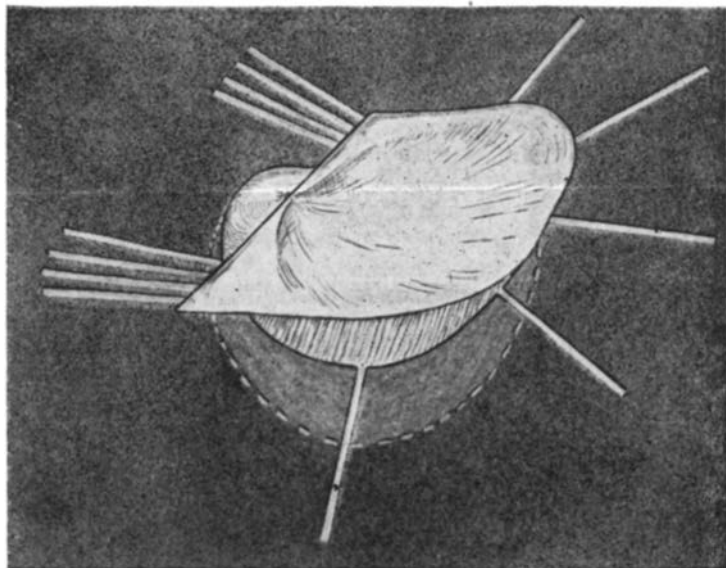
Рис. 16. Схема расположения на грунте раковины продуктид на ранних стадиях онтогенеза.

A — A — уровень дна моря; I — стадия прикрепления короткой ножкой; II — хонетесовая стадия, прикрепление кардинальными иглами (b); III — стадия дополнительной фиксации площадкой прирастания (c) и опорными иглами вдоль кардинального края (d).

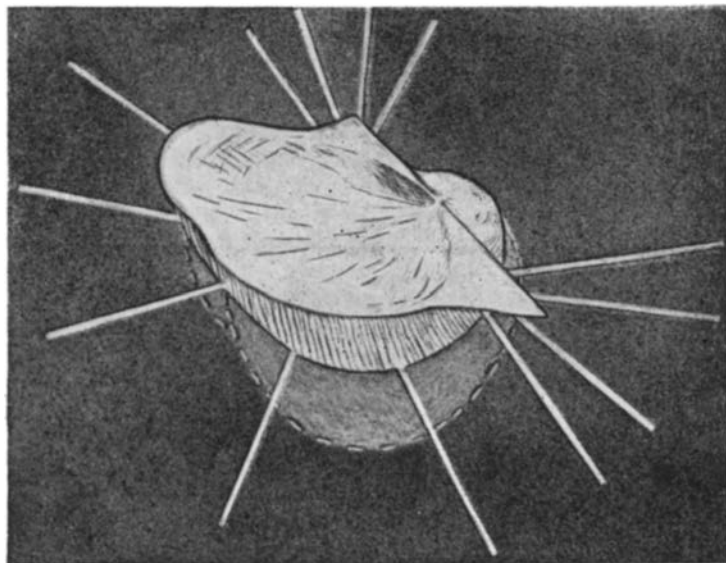
Таким образом, совершенно отчетливо вырисовывается следующий ход развития продуктид, во время которого они несколько раз меняли свой образ жизни, переходя от одного экологического типа к другому (рис. 16). Начав свое развитие в качестве планктонных организмов, они переходили затем в группу неподвижного бентоса, будучи укреплены на грунте сначала ножкой, а затем кардинальными и дополнительными опорными иглами или, кроме того, площадкой прирастания. Наконец, когда размеры и выпуклость раковины увеличивались настолько, что эти способы фиксации уже не могли удерживать животное, его кардинальный край и макушка отрывались от субстрата, и оно ложилось свободно на брюшную створку, занимая в основном положение, которое определялось его центром тяжести. Как на пример такой свободно лежащей раковины, не фиксируемой на грунте никакими иными средствами кроме силы тяжести, можно указать на представителей рода *Gigantella*.

Положение на грунте семиретикулятных продуктид определялось не только их центром тяжести, но, кроме того, несколько регулировалось и дополнительно укреплялось длинными иглами, расположенными на ушках и рассеянными на всей поверхности брюшной створки. У представителей *Dictyoclostus* основными опорными иглами у взрослых животных были массивные, длинные иглы на ушках, а также передние 1—2 ряда вентральных игл. Эти иглы простирались далеко за пределы раковины и этим поддерживали ее на вязком грунте, подобно тому как длинные лыжи позволяют человеку держаться на поверхности рыхлого снега. Может быть, по расположению переднего ряда вентральных игл можно судить, насколько глубоко данная раковина была погружена в ил, — по видимому, этот передний ряд всегда находился близ его поверхности.

Сказанное иллюстрируется рис. 16 и 17, представляющими схематическое изображение перечисленных основных этапов образа жизни протруктид.



A



B

Рис. 17. Схема положения на грунте взрослых раковин:  
A — *Dictyoclostus*, B — *Antiquatonia*.

Повидимому, еще более глубоко были погружены в донный осадок *Antiquatonia*, особенно те ее представители, которые подобно *A. insculpta* или *A. costata* имели длинный шлейф и тонкую раковину. У этого рода главными опорными иглами, кроме передних рядов вентральных, служили иглы, образующие изогнутый ряд на границе ушек, как это изображено

на рис. 17, В. Эти иглы в прижизненном положении животного простирались веерообразно по поверхности дна. По мере того как с возрастом появлялись новые иглы, прежние отступали на задний план и, вероятно, частично засыпались осадком, что особенно резко проявлялось на вентральных иглах, время функционирования которых было, благодаря быстрому нарастанию брюшной створки в длину, значительно более коротким, чем время функционирования игл на ушках. Это объясняется тем неоднократно отмечавшимся выше фактом, что рост раковины в ширину прекратился значительно раньше, чем ее нарастание в длину. Поэтому на взрослой раковине образования новых игл на ушках, вероятно, не происходило. Это подтверждается многочисленными наблюдениями, свидетельствующими, что иглы на ушках постоянно являются наиболее длинными, массивными и прочно укрепленными у их основания, по сравнению с иглами на других частях раковины.

У массивных раковин *Dictyoclostus*, как, например, у *D. pinguis*, передний ряд вентральных игл находится значительно дальше от лобного края, чем у тонкостворчатых *Antiquatonia* типа *A. costata* или *A. khimenkovi*, не говоря уже о *A. serenensis*, у которой многочисленные иглы покрывают брюшную створку до самого края. Повидимому, это свидетельство того, что массивные *Dictyoclostus* были менее глубоко погружены в ил, чем тонкостворчатые *Antiquatonia*. Это согласуется одновременно и с тем, что *D. pinguis* приурочен, как правило, к грубообломочным криноидным известнякам, которые в момент осадкообразования представляли собой более плотный грунт, чем глинистые или мергелистые илы, в отложениях которых особенно часто встречаются тонкостворчатые *Antiquatonia*.

Повидимому, семиретикулятные продуктиды и среди них особенно *Antiquatonia* обитали в таких областях морского дна, где отлагались рыхлые известковые или глинистые илы и где было очень богатое донное население, как животное, так и растительное. Эти области дна отличались слабым движением воды, что благоприятствовало развитию в иле, наряду с погруженными в него раковинами продуктид, также и многочисленных роющих организмов. Следами жизнедеятельности последних особенно богаты отложения серпуховского возраста. Очень возможно, что движения воды не достигали дна и не взмучивали отлагающийся илистый осадок, потому что здесь существовали заросли разнообразной растительности. Такие условия совершенно бесспорно были в михайловское время — имеется целый ряд обнажений, где слои, переполненные *A. serenensis* и следами роющих животных, налегают непосредственно на породы с автохтонными стигмариями и сами несут следы углистых прослоек (Сарычева 1940, стр. 132). Такое представление об образе жизни семиретикулятных продуктид соответствует всем особенностям их строения, описанным подробно выше. Оно подтверждается также фациальной приуроченностью этих форм к определенным областям каменноугольного бассейна, о чем будет сказано ниже. Однако остается одно наблюдение, которое серьезно противоречит этому предположению и не позволяет считать этот вопрос окончательно разрешенным.

Я имею в виду многочисленные наблюдения над залеганием раковин в породе. Казалось бы, что если раковины были погружены в осадок, то они обязательно должны сохраниться до наших дней в их прижизненном положении. Однако это далеко не так. В большинстве случаев, когда видно залегание фауны непосредственно в слое, раковины оказываются расположенными самым различным образом, даже тогда, когда они сохранили неразделенными обе створки и имеют хорошую сохранность, не неся на себе признаков разрушительного действия переноса на другое место

(табл. 33, фиг. 4 а, b, где группы раковин *A. gracilis*, имеющих очень хорошую сохранность, ориентированы совершенно по-разному). Как можно согласовать это со всем сказанным выше? До последнего времени этот вопрос не стоял передо мной так остро, как сейчас. Когда я собирала этот материал и отмечала неправильную ориентировку раковин, мне казалось это совершенно естественным, так как, следуя широко распространенному мнению ряда авторитетнейших палеонтологов, я считала, что продуктиды с длинными иглами могли существовать во взвешенном состоянии в зарослей водорослей и после смерти падали на дно, где и располагались без определенной ориентировки.

Выше были подробно изложены соображения, заставившие меня решительно отказаться от этого представления (стр. 48). Напомню, что важнейшими из них являются: 1) относительная большая массивность этих раковин; 2) отсутствие каких-либо приспособлений к взвешенному образу жизни, кроме длинных игл, которые также мало пригодны для этой цели; 3) прижизненные отпечатки на брюшных створках субстрата, на котором они лежали, и 4) установление обязательного прохождения в онтогенезе стадии прикрепления не только ножкой, но и иглами.

Разрешение указанного противоречия мне кажется можно будет найти только при дополнительном детальном изучении залегания интересующих нас продуктид в породе при условии отказа от неверного представления о возможности их «парения» над дном бассейна. В качестве рабочей гипотезы можно высказать следующее: семиретикулятные продуктиды, особенно мелкие, как правило, встречаются отдельными тонкими прослойками или гнездами, вместе с другой мелкой фауной брахиопод, в отличие от *Gigantella*, встречающихся очень часто единичными экземплярами среди мощной толщи известняков окского возраста. Не исключена возможность, что интересующая нас группа продуктид была достаточно стенофациальной в отношении какого-либо из внешних факторов среды обитания. Поэтому, поселившись в одном месте, они не могли существовать здесь продолжительное время — малейшее отклонение режима бассейна от их жизненного оптимума приводило к вымиранию данной популяции на этом месте и к перемещению животных на другой участок дна. Возможно, что этим неблагоприятным фактором было усиление по тем или иным причинам силы движения воды. Если это было так, то нетрудно представить, что тонкий слой мелкозернистого осадка, в котором находились погруженные раковинки, легко мог быть размыт и сами раковинки несколько перемещены из своего прижизненного положения. Животные не могли вынести этих условий и данная популяция их погибала, причем отдельные ее члены оказались захороненными не в прижизненном положении, хотя они и не подвергались разрушительному действию переноса на значительное расстояние. Сказанное особенно легко могло иметь место потому, что осадок, в котором находились раковины, был еще незатвердевшим и свободно перемещавшимся при малейшем изменении движения воды.

Нечто подобное наблюдается в жизни колоний современных устриц. В экологической географии животных (Hesse, Allee und Schmidt 1937, стр. 207) приводятся примеры того, как часто большие штормы, поднимающие донный осадок, оказывают губительными для целых больших колоний устриц, хотя другая сопровождающая их фауна от этого не страдает. Устрицы нуждаются в движении воды только определенной силы и очень чувствительны к малейшему уменьшению или увеличению ее.

Продуктиды, лежавшие неподвижно на дне, могли быть, так же как и устрицы, очень чувствительны к малейшему изменению режима движения воды, поэтому выдвинутое предположение должно заслуживать внимания и дальнейшей проверки путем специальных полевых наблюдений.

## СХЕМА СТРАТИГРАФИИ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ФАЦИЙ

Стратиграфические схемы подмосковного карбона (Швецов 1932, 1938) нуждаются в некоторых дополнениях и уточнениях. Но не отставиваясь на изложении принятых изменений, привожу кратко стратиграфическую схему и данные о фациях нижнего карбона, которые положены в основание дальнейшего изложения. Специальная корреляция с Западной Европой не производилась — она взята в основном из работ Ротая (1938) и Либровича (1946, 1947), с учетом собственных данных.

Так как семиретикулятные продуктиды встречаются только начиная с чернышинских слоев, то более низкие горизонты не введены в схему. (табл. 1, стр. 83).

**Чернышинский горизонт ( $C_1^{tsch}$ ).** Самые нижние горизонты карбона являются осадками моря, непосредственно связанного с девонским морем центрального девонского поля. После отложения упиных слоев некоторое время был континентальный перерыв, во время которого отлагалась угленосная агеевская толща. Возвратившееся море оставило известняковые осадки чернышинского возраста с обильной и разнообразной фауной. Условия существования донной жизни, очевидно, были благоприятны и не лишены специфических особенностей. Приспосабливаясь к ним, мигрировавшая сюда фауна брахиопод претерпевала существенные изменения — здесь создался целый ряд местных видов *Spirifer*, *Chonetes*, продуктид и т. д., здесь появился первый представитель широко распространенного выше рода *Antiquatonia* — *A. znamenskensis* (Liss.). Как далеко простиралось чернышинское море и какие в нем существовали фацциальные области, неизвестно — его осадки сохранились только в виде узкой полосы в юго-западной части Подмосковной синеклизы. Они залегают в области тектонического опускания и уничтожены во время последующего континентального перерыва на большей площади своего бывшего распространения.

**Продуктивная свита ( $C_1^h$ ),** сложенная мощной угленосной толщей, с несколькими циклами угленакпления, является свидетелем длительности этого континентального перерыва.

**Тулльский горизонт ( $C_1^{tl}$ ).** К одному из последних периодов седиментации этой континентальной толщи приурочивается нижняя граница тульского горизонта, который выражен выше чередованием песчано-глинистых и известняковых слоев, мощностью до 40 м. Глины и известняки отличаются, как правило, своей темной окраской и содержат богатую фауну, преимущественно брахиопод. Скопления фауны гнездами в известняках или прослоями в глинах представляют собой типичные танатоценозы, в которых среди массы раковинного детрита встречаются отдельные экземпляры раковин достаточно полной сохранности — с двумя створками, а продуктиды иногда даже с длинными иглами.

Отделы	Ярусы	Подмосковный бассейн	Зап. Европа
		Горизонты	Зоны
$C_{1-2}$	?	Высоновская толща $C_{1-2}$ <sup>vs</sup>	?
Нижний карбон (Динантский отдел $C_1$ )	Намюрский $C_1^n$ (часть)	Перерыв	R H E
		Протвинский $C_1^{p\psi}$	
	Вязьский $C_1^v$	Стешевский $C_1^{st}$	$D_3$
		Тарусский $C_1^{tr}$	
		Веневский $C_1^{vn}$	$D_2$
		Михайловский $C_1^m$	
		Алексинский $C_1^{al}$	
		Тульский $C_1^{tl}$	$D_1$ $S_2$
	Продуктивная свита $C_1^h$	$S_1$ $C_2$	
	Турнейский $C_1^t$ (часть)	Перерыв	$C_1$ $Z_2$
		Чернышинский $C_1^{tsch}$	

Количество прослоев известняка в юго-западной части синеклизы уменьшается параллельно с увеличением мощности песчаной части толщи. Наблюдаются иногда перерывы, сопровождающиеся некоторым размыванием ранее отложенных слоёв.

Из описанных семиреткулятных продуктид в тульских слоях встречаются два рода — *Pugilis* и *Antiquatonia*. Представителей последнего можно рассматривать как уже далеко продвинувшихся в эволюции потомков *A. znamenskiensis*, образовавших две ветви, развивавшихся в дальнейшем на протяжении всего визе. Это крупные формы типа *A. hindi* и мелкие типа *A. serenensis*. Кроме того, как в известняковой, так и в глинистой фации встречается большое количество *P. subscoticus* и изредка *P. ninte*.



Алексинский горизонт ( $C_1^{al}$ ). Углубление бассейна продолжалось и в алексинское время. Для горизонта характерна сплошная толща массивных известняков, мощностью 11—14 м. Это более или менее однородные светлосерые органогенные, мелкодетритовые известняки, выдерживающиеся на большом протяжении без существенных изменений. Однако в нижней части толщи повсюду наблюдаются более мелководные образования: в известняках встречаются прослой ракушечника; местами развиты типичные ризоидные известняки; нередко в основании толщи залегают кварцевые пески по 1—2 м мощности. Эти мелководные отложения наблюдаются преимущественно в областях, приближающихся к границам алексинского моря (вдоль южной окраины синеклизы и к западу от Калуги), а также в области Окско-Цнинского вала, уже испытавшего к этому времени первые фазы поднятия.

Как мною отмечалось (1940, стр. 130), алексинские слои к западу от Калуги вообще отличаются большей мелководностью. Прослой песка и глины встречаются здесь во всей толще нижнего карбона так же, как отпечатки ризоидов стигмарий и следы ползания червей (*Taonurus*). Песчано-глинистые прослой присутствуют в алексинском горизонте также и на северо-западном крыле синеклизы.

Михайловский горизонт ( $C_1^{m}$ ). После относительно однородных условий неглубокого открытого алексинского моря наступило многократное чередование то большего, то меньшего мелководья, доходившего временами почти до полного осушения отдельных частей бассейна. Осадки михайловского горизонта, имеющего в среднем мощность 11—12 м, представляют чередование ризоидных («стигмариевых») известняков с грубо обломочными, органогенными (Швецов 1932, 1938; Швецов и Бирина 1935; Бирина 1938). Известняки в областях, близких к окраине бассейна — к западу от Калуги, а также на северо-западном крыле синеклизы, временами замещаются песчано-глинистыми породами и несут следы размывания, доходящего местами до полного уничтожения отдельных пачек. Углистые прослой встречаются местами в горизонте почти на всей территории его развития и особенно на юго-западе.

Такие мелководные условия были особенно благоприятны для процветания богатой донной жизни, причем семиретикулятные продуктиды были приурочены к областям отложения известняковых осадков, обогащенных глинистым материалом. Здесь продолжает повсюду встречаться в большом количестве *Antiquatonia serenensis*, не поднимающаяся выше; пышный расцвет испытывает *Pugilis schwetzovi*, нередок *P. rossicus*, встречаются единичные экземпляры *Dictyoclostus pinguis* var. *minor*.

Веневский горизонт ( $C_1^{vn}$ ). В веневское время бассейн испытывает опять некоторое углубление, которое сейчас же сказывается на уменьшении количества семиретикулятных продуктид. Сплошная известняковая толща, достигающая на востоке бассейна мощности 20 м, согласно Швецову и Бириной (Бирина 1938, стр. 73), по петрографическому составу напоминает алексинские слои. Однако наиболее характерными породами здесь являются пятнистые известняки, которые «представляют разновидность внутрислоевой (сингенетической) брекчи, получившейся в результате попеременного отложения двух осадков, из которых один обладал способностью чрезвычайно быстрого затвердевания. Необходимым условием их образования были сильные движения морской воды» (Швецов и Бирина 1935, стр. 66). В таких условиях донная фауна не могла найти для себя благоприятных условий — веневские слои очень бедны продуктидами вообще и семиретикулятными — в частности. Как и в алексинское время, эти формы обитали преимущественно в окраинных частях бассейна, особенно на северо-западном крыле, которое известно

нам лучше других его прибрежных областей. Здесь и в веневском горизонте наблюдается чередование известняков с песчано-глинистыми породами. Довольно широко распространены мелкие раковинки *Antiquatonia prikschiana*, пришедших на смену *A. serenensis*, появляются своеобразные формы — *Pugilis pugiliformis*. В более южных частях изредка встречаются последние представители *P. schwetzerovi*.

Тарусский горизонт ( $C_1^{tr}$ ). Граница между окскими и серпуховскими слоями не везде одинакова. В более западных районах эта граница сопровождается размывом веневских известняков и появлением небольшой толщи песка; далее на восток (в районе Алексина) она выражена отчетливо слоем стигмариевого известняка, также свидетельствующим об обмелении бассейна; еще далее на восток (в районе Михайлова) ясной границы не наблюдается — ее можно наметить часто только условно. Здесь же отмечается и наибольшая мощность веневских известняков.

Тарусский горизонт сложен сплошной толщей известняков 8—10 м мощности. Это органогенные мелкодетритовые, плотные известняки, местами переполненные следами роющих организмов. Микроскопически (Швецов и Бириня 1935, стр. 55) тарусские породы являются органогенными детритовыми известняками, отличающимися от окских тем, что обрывки организмов здесь имеют причудливую форму и большей частью совершенно неразличимы. Кроме того, обычно отсутствуют сифонниковые водоросли и крупные фораминиферы, являющиеся постоянной составной частью окских известняков, зато часто встречаются членики криноидей, скопляющиеся местами в большом количестве.

Тарусские известняки местами содержат богатую и разнообразную фауну, преимущественно мелких брахиопод, среди которой значительную роль играют семиретикулятные продуктиды. В основном его непосредственные потомки *Pugilis* и *Antiquatonia* нижележащих горизонтов, а именно: *A. khimenkovi*, *A. kotlukovi*, *P. pugiliformis*, *P. moshkovensis*, *P. serpuhovensis*, *P. luzhkiensis*; появляются: *Dictyoclostus semireticulatus*, *A. insculpta*, *A. costata*, *A. nerutshensis*. Фауна обычно имеет прекрасную сохранность, раковины продуктид сохраняют часто не только обе створки, но и длинные шлейфы и хрупкие тонкие иглы значительной длины. В отличие от окских слоев, в тарусских отсутствуют крупные толстостенные *Gigantella*, а также *Striatifera*.

Прибрежные фации неизвестны. Повидимому, это осадки мелкого открытого моря, отличающегося от окского тем, что в нем существовали области с достаточно спокойной водой, где на дне поселялась богатая донная фауна с многочисленными роющими организмами, брахиоподами, криноидеями, сетчатыми мшанками и т. д. В отличие от михайловского времени, эти зоны тихой воды не были такими мелководными лагунами, где могла поселяться прибрежная древесная растительность (типа мангровых зарослей), о существовании которой говорят автохтонные стигмариоидных слоев.

Стешевский горизонт ( $C_1^{st}$ ) отличается наиболее изменчивым литологическим составом. Осадки этого горизонта быстро меняются как в горизонтальном, так и в вертикальном направлении. Однако можно отметить некоторые закономерности изменений в пространстве и во времени. Так, повсюду нижняя часть стешевских пород выражена известняками разного характера: то более, то менее глинистыми, имеющими в разных районах различную мощность. В верхней части преобладают глинистые породы, также неодинаковые в разных областях по характеру и мощности. В горизонтальном распространении характерно, говоря в грубых чертах, преобладание известняков в восточной части, глин на

юго-западе и доломитовых мергелей и доломитов на северо-западе, в области Ржевского Поволжья.

Среди осадков известняковых фаций встречаются самые разнообразные типы пород, из которых особенно характерны: 1) известняковые плитняки, переполненные ходами червей; 2) криноидные известняки и мергели; 3) коралловые прослои; все эти фации могут переслаиваться или сменять одна другую даже на протяжении одного обнажения. С криноидными породами тесно связана фация 4) черных и красных глин, переполненных мелкими брахиоподами, часто образующими целые прослойки ракушечно-го известняка. Наконец, очень распространенной фацией на южном крыле бассейна являются 5) серые сланцеватые глины, образующие однородную толщу, достигающую на р. Шане мощности свыше 20 м. В глинах встречаются прослои, переполненные брахиоподами, мшанками и т. д. В соответствии с литологическим разнообразием мощность горизонта также сильно колеблется — от 12 до 30 м.

Разнообразие мелководных фаций и их быстрая смена во времени и в пространных создавали благоприятные условия для быстрой и разно-сторонней эволюции фауны. К горизонту приурочено наибольшее количество видов семиретикулятных продуктид, многие из которых встречаются в очень большом количестве: *Dictyoclostus pinguis*, *Pugilis pugiliformis*, *P. luzhkiensis*, *P. serpukhovensis*, *P. aff. pugilis*, *Antiquatonia gracilis*, *A. gracilis* var. *bordukovensis*, *A. khimenkovi*, *A. insculpta*, *A. sulcata*, *A. costata*, *A. hindi*. Не все эти формы встречаются вместе и во всех слоях — большинство из них приурочены к определенным фациям и даже там встречаются нередко только спорадически, что еще больше подчеркивает все разнообразие условий в стешевском море.

Стешевское море представляет непосредственное продолжение тарусского, претерпевшего обмеление, главным образом в его юго-западной области. Это обмеление происходило неравномерно, что зависело, по-видимому, как от неодинаковой интенсивности поднятия дна в разных областях, так и от неровностей самого дна, которые довольно отчетливо выявлялись даже и в более глубоком тарусском море. Одной из особенностей бассейна было поступление в него большого количества глинистого материала из юго-западных областей. Очертить береговую линию стешевского моря, так же как и рассмотренных ранее, не удастся из-за последующего размыва нижнекаменноугольных пород по краевым частям синеклизы.

Протвинский горизонт ( $C_1^{pr}$ ) характеризуется однородностью литологического состава — он сложен повсюду белыми перекрысталлизованными известняками. Лишь в нижней части наблюдаются небольшие прослойки цветных глин, встречаются слои криноидного или микрослоистого строматолитового известняка, нередко тонкослойные известняки, пронизанные во всех направлениях ходами червей, описанные мною ранее (1940, стр. 136; табл. IV, фиг. 1, 2) как «образование мелководного бассейна со спокойной водой». К нижней же части толщи приурочено появление после перерыва в тарусское и стешевское время крупных толстостенных *Gigantella* и *Striatifera*, правда, в несколько ином видовом составе. Вторичное появление этой крупной донной фауны наблюдается в самых верхних частях протвинского горизонта, сохранившихся от домосковской эрозии главным образом в северо-западных частях синеклизы и носящих здесь название у г л о в с к и х с л о е в.

Семиретикулятные продуктиды встречаются преимущественно в нижней части протвинской толщи и представляют собой или редкие остатки стешевских видов, или новые виды, непосредственно генетически связан-

ные со стешевскими, испытывающие здесь быструю эволюцию и вымирающие, не переходя в средний карбон: *Dictyoclostus pinguis*, *Pugilis moshkovensis*, *P. pugiliformis*, *P. pugiloides*, *Antiquatonia tadenkensis*, *A. kremenskensis*, *A. abrami*, *A. costata*.

В протвинское время, после кратковременного обмеления и может быть частичного осушения стешевского моря, вновь происходит углубление, захватывающее весь бассейн. Под конец протвинского времени опять началось обмеление, приведшее к полному осушению большой территории, которая подверглась длительной континентальной эрозии, после чего море возвратилось уже в среднем карбоне.

Следы континентального выветривания сохранились местами в виде элювиальной толщи, 1—2 м мощностью, каолинистых цветных глин с включениями неправильных изъеденных кусков нижележащих пород, получившей название в.ы.с.о.к.о.в.с.к.о.й т.о.л.ц.и ( $C_{1-2}^{vs}$ ) (Швецов 1937, стр. 46). Точный возраст ее неясен, так как она могла образоваться за время по крайней мере от половины намюра до начала среднего карбона.

Средне- и верхнекаменноугольные семиретикулятные продуктиды, детально изученные Ивановым (1935), за редким исключением, не имеют непосредственной генетической связи с описанными ниже нижнекаменноугольными и мигрировали сюда вместе с вновь пришедшим морем из других областей. Поэтому здесь не приводится подробного стратиграфического разреза среднего и верхнего карбона, а дается только краткая табличка, составленная Ивановой:

Таблица 2

Отделы карбона	Горизонты
Верхний, уральский $C_3$	Гжельский (омфалотроховый) $C_3^{gl}$
Средний, московский $C_2$	Касимовский (тегулиферинный) $C_2^{ks}$
	Мячковский $C_2^{m}$
	Подольский $C_2^{pd}$
	Каширский $C_2^{k}$
	Верейский $C_2^{vr}$

## ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Род *Dictyoclostus* Muir-Wood 1930, nov. emend.

Типичный вид: *Anomites semireticulatus* Martin 1809

Диагноз. «Раковина удлиненного или квадратного очертания. Замочный край умеренной ширины; педальная створка равномерно выпуклая или переходит в короткий изогнутый шлейф, брахпальная вогнутая или коленчатая. Ребристая во всех стадиях роста, ребра часто выпуклые, несущие многочисленные иглы. Иглы также расположены рядами на ушках и кардинальных склонах. Концентрические морщины на висцеральном диске многочисленны, образующие сетчатый орнамент благодаря расширению в точках пересечения с ребрами. Диафрагма отсутствует. Маргинальные валики выпуклые, простирающиеся вдоль замочного края. Замочные зубы, ямки и кардинальная арка развиты» (Muir-Wood 1930).

При более узком понимании рода к диагнозу следует добавить следующее.

Крупные иглы возрастающего к лобному краю диаметра рассеяны на всей брюшной створке, вдоль смычного края и на ушках, где они образуют 2—3 ряда или целый пучок. На висцеральной части обеих створок многочисленные концентрические морщины, особенно резко выраженные на ушках и макушечных склонах. Всякие пластинчатые образования — диафрагма, а также пластинчатая зона на лобном крае отсутствуют. Мускульные отпечатки на спинной створке ветвистые, вторая пара видна неясно. Брахиальные отпечатки отчетливые, в виде валиков, очерчивающих петлю, иногда незамкнутую.

История изучения группы *Dictyoclostus semireticulatus* (Mart.) изложена Мюр-Вуд (1928); после этого специальных исследований, посвященных семиретикулятным продуктидам, не было. В 1930 г. Мюр-Вуд подытожила и углубила начавшееся раздробление сборного рода *Productus*. Ее выводы опирались на критическую ревизию ранее описанных материалов (Thomas 1914; Weller 1914; Chao 1927 и 1928; Фредерикс 1928; Сарычева 1928) и на исследования, произведенные самим автором. Из рода *Productus* ею было выделено несколько новых родов и в том числе род *Dictyoclostus*, обнимающий группу *Pr. semireticulatus* Mart.

Большинство палеонтологов приняло это выделение, но одни относили *Dictyoclostus* к категории подрода (Paeckelman 1931; Huang 1932; Степанов 1934 и мн. др.), а другие придавали ему значение рода (Dunbar and Condra 1932; Иванов 1935; Sutton 1938 и др.).

Наряду с этим некоторые авторы не признают целесообразности выделения группы *Pr. semireticulatus* в самостоятельную систематическую единицу (Наливкин, Лихарев и др.).

Для целей определения фауны и грубой корреляции разрезов важно устанавливать сходство форм, но для установления хода эволюции данной группы равно как для детального сопоставления разрезов, особенно выраженных различными фациями, не менее, если не более важно отличать и малейшие морфологические отличия изучаемых видов. Поэтому целесообразнее придерживаться узкого понимания систематического единич. В соответствии с этим я не только присоединяюсь к мнению Милорадовича (1945, стр. 496), выделившего из рода *Dictyoclostus* самостоятельный род *Antiquatonia* (группа *D. antiquatus* Sow.), но и считаю возможным пойти еще дальше, предложив выделить в отдельный род *Pugilis* g. n. группу видов, родственных *D. pugilis* (Phill.).

К роду *Dictyoclostus* s. str. относится несколько десятков видов, распространенных повсюду, где имеются морские отложения верхнего палеозоя с брахиоподами от основания карбона до верхов перми.

Непосредственных предков *Dictyoclostus* установить с несомненностью не удается. Наиболее древний представитель рода, описанный из формации Fern Glen (слои Kinderhook) в США (Weller 1909, стр. 299, табл. 12, фиг. 14—17) и встречающийся в кассинских (нижнетурнейских) слоях в Казахстане — *D. fernglenensis* (Well.) (Наливкин 1937, стр. 65, табл. VII, фиг. 6), имеет сравнительно крупную раковину с отчетливыми и типично развитыми внешними признаками рода. Она имеет правильную радиальную ребристость, пересекающуюся в висцеральной части довольно резкими концентрическими морщинами. Правда, другой нижнетурнейский вид, *D. vaughani* M.-W. (1928, стр. 65, табл. II, фиг. 12—13) из подзоны  $Z_1$  британского карбона несет более примитивную скульптуру — очень тонкую радиальную ребристость и едва заметные концентрические морщины.

Пекельман (1931, стр. 51) рисует на филогенетической схеме, что *Dictyoclostus* произошел от одного ствола с *Linoproductus* и связывает их общего предка непосредственно с *Productella*. Такую же схему дает Милорадович (1945, стр. 497). Иванов (1935, стр. 56), рассматривая внутреннее строение *Dictyoclostus*, находит, что этот род является «промежуточным звеном между *Buxtonia* и *Linoproductus*», однако резко отличается и от того и от другого своими внешними признаками. Лихарев (1937, стр. 27) считает *Linoproductus* и группу семиретикулятных продуктид настолько близко родственными, что включает их в один подрод *Productus* s. str.

Однако такое мнение о близком родстве *Linoproductus* и *Dictyoclostus* далеко не общепринято. Чао (1928, стр. 50) соединяет *Linoproductus* с ветвью *Productus* только со знаком вопроса; Хуанг (1932, стр. 18) помещает *Productus* и его подрод *Dictyoclostus* в группу *Orthoproducti* (группа *Semireticulati*), а *Linoproductus* в группу *Metaproducti* (группа *Lineati*). Одновременно он указывает (стр. 14), что эти группы и в частности роды *Productus* и *Linoproductus* отнюдь не родственны, так что «достаточно бросить один взгляд на образец, чтобы различить, *Linoproductus* ли это, или *Productus*».

Наливкин (1937, стр. 49) идет еще дальше и считает, что *Linoproductus* — самостоятельная группа, обособляющаяся от *Strophomenidae* уже в среднем девоне и не родственная семиретикулятным продуктидам. Последние по его мнению происходят от *Productella*, но промежуточным звеном между ними служит группа форм, близких к *Avonia niger* Goss. О некоторой филогенетической близости *Dictyoclostus* и *Avonia* говорит и Пекельман (1931, стр. 183), но он считает, что эти роды связываются

промежуточным родом *Thomasina* и указывает, что один из турнейских видов — *D. fliegeli* Раеск. имеет *Thomasina*-образный облик (стр. 282). Взгляд Наливкина кажется мне наиболее убедительным. Мнения о близости *Linoproductus* и *Dictyoclostus* высказываются преимущественно авторами, изучавшими каменноугольных и пермских продуктид, где, повидимому, явление конвергентного развития в одинаковых условиях этих двух групп приводит часто к некоторому внешнему сходству и затрудняет выявление истинных родственных отношений. Для палеонтологов же, подобно Наливину, хорошо знающих девонский материал, ясно видно коренное различие в происхождении этих двух групп. Разрешение вопроса о возникновении и развитии семиретикулятных продуктид невозможно без одновременного изучения как девонской, так и каменноугольной фаун, развивавшихся непрерывно в одном бассейне. Особенный интерес в этом отношении представляет изучение продуктид северо-восточного Казахстана, описанных пока только очень кратко (Наливкин 1937; Болховитинова и Золкина 1938).

Родами, наиболее близкими к *Dictyoclostus* и, повидимому, отделившимися от их общего ствола в течение карбона, являются: *Productus* s. str., *Eomarginifera* и *Marginifera*, *Antiquatonia*, *Pugilis* и, возможно, *Sinuatella*.

Отличие от рода *Productus* (Мюр-Вуд 1930, стр. 102): «*Dictyoclostus* отличается от *Productus* отсутствием диафрагмы, широким замочным краем, менее вытянутым шлейфом, более выпуклыми и менее изгибающимися ребрами». Следует добавить только, что по строению диафрагмы, представляющей собой особый тип пластинчатой зоны шлейфа спинной створки, *Productus* ближе всего стоит к роду *Pugilis*, поэтому их отличия будут рассмотрены при описании последнего.

От *Eomarginifera* и очень близкого рода *Marginifera* *Dictyoclostus* отличается отсутствием каких-либо маргинальных валиков на створках, а от *Eomarginifera* также отсутствием симметрично расположенных шести крупных игл. Маргинальные образования, свойственные названным двум родам, сближают их больше с родом *Pugilis*, отличия от которого будут также рассмотрены ниже.

*Antiquatonia* отличается от *Dictyoclostus* характерным расположением игл в виде изогнутого ряда, ограничивающего ушки, и присутствием здесь своеобразной складки на раковине. Однако у ряда видов *Dictyoclostus* наблюдается также иногда подобный ряд, но он всегда отличается невыдержанностью, небольшим количеством игл и их сравнительно небольшими размерами. Если у некоторых *Dictyoclostus* и имеются иглы на границе ушек, то они никогда не сопровождаются в этом месте складкой. Надежным отличительным признаком является расположение концентрических морщин — у *Antiquatonia* они никогда не распространяются на ушки и затухают около ряда игл, тогда как у *Dictyoclostus* этот ряд, если он и имеется, не оказывает на распространение складок никакого влияния и даже, напротив, они бывают особенно интенсивно развиты именно на ушках.

Из признаков внутреннего строения *Antiquatonia*, отличной от *Dictyoclostus*, является треугольная форма мускульных отпечатков спинной створки с отчетливо выраженными двумя парами аддукторов, из которых передний имеет часто гладкую поверхность, сходную с таковой у *Marginifera*. Полное отсутствие каких-либо маргинальных образований у лобного края спинной створки *Antiquatonia* сближает этот род с *Dictyoclostus*.

*Pugilis* легко отличается от *Dictyoclostus* своеобразной радиальной скульптурой — кроме обычной ребристости раковины, на ее передней

половине имеются продольные складки, возникающие на брюшной створке у основания крупных игл. Другим существенным отличием является присутствие на лобном крае то более, то менее интенсивно развитой пластинчатой зоны, всегда отсутствующей у *Dictyoclostus*. Наконец, для *Pugilis* характерна тенденция к переходу кардинальных валиков на бока спинной створки, что никогда не наблюдается у *Dictyoclostus*.

*Sinuatella* обладает внешней скульптурой, очень сходной с *Dictyoclostus*, но отличается отчетливо сильно коленчатой формой раковины и глубоким синусом, а также постоянным присутствием кардинальной ареи с треугольным дельтириальным отверстием, закрытым дельтидиумом. Это позволяет Пекельману (1931, стр. 317) ставить вопрос, нельзя ли рассматривать семиретикулятную скульптуру *Sinuatella* только как конвергенцию и относить этот род к *Chonetes* и, в частности, к *Plicochonetes*. Внутреннее строение *Sinuatella* с ее очень маленьким кардинальным отростком и мускульным полем, расположенным на обеих створках, очень близко к кардинальному краю, существенно отлично от *Dictyoclostus*.

Первый представитель *Dictyoclostus* в подмосковном карбоне появляется только в верхах виле — в михайловских слоях. Описанный Лисицыным (1909, стр. 106, табл. III, рис. 12—14) *Pr. semireticulatus* var. *antiquissimus* из турнейских чернышинских слоев относится, повидимому, к *Buxtonia*, так как при его изучении обнаружена на обеих створках характерная для последнего рода скульптура, состоящая из многочисленных туберкул, снабженных мелкими иглами. На этом же основании мне кажется неправильным отнесение к *Dictyoclostus Pr. scaberculoides* Paeck. (Paeckelmann 1931, стр. 283).

*Dictyoclostus* распространен преимущественно в серпуховских слоях. Ниже описаны следующие виды: 1) *D. semireticulatus* (Mart.); 2) *D. pinguis* M.-W. var. *munda* var. n.; 3) *D. pinguis* M.-W. var. *minor* var. n. Все они приурочены к наиболее мелководным образованиям различного возраста и в максимальном количестве встречаются в глинистых криноидных известняках стешевского горизонта.

В среднем и верхнем карбоне представители *Dictyoclostus* более обильны, чем в нижнем, как по разнообразию видов, так и количественно, но все они не имеют непосредственной генетической связи с нашими нижнекаменноугольными видами и мигрировали сюда с трансгрессией среднекаменноугольного моря. Ивановым (1935, стр. 54—70) описаны следующие виды: 1) *D. moelleri* (Stuck.); 2) *D. aff. transversalis* (Tsch.); 3) *D. boliviensis* (Orb.); 4) *D. inflatiformis* Ivan.; 5) *D. grünewaldti* (Krot.); 6) *D. cf. uralicus* (Tsch.); 7) *D. obraszovensis* Ivan.

### *Dictyoclostus semireticulatus* (Mart.) emend. Muir-Wood

Табл. 1, фиг. 1, 2; рис. 18

*Productus semireticulatus* Muir-Wood 1928, стр. 94; табл. IV, фиг. 1, 2. Там же синонимика. Delepine 1928 (pars), стр. 19; табл. II, фиг. 19. Paeckelmann 1931, стр. 276; табл. 33, фиг. 6.

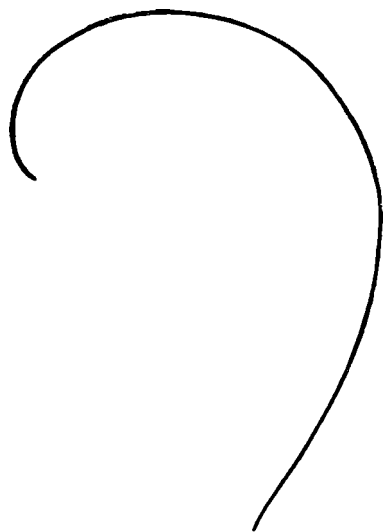
Имеются только две брюшные створки неполной сохранности.

Д и а г н о з. «Раковина большая, около 72 мм высоты, 77 мм ширины и 42 мм толщины, или 1 : 1.07 : 0.6; квадратного очертания, с наибольшей шириной близ переднего края. Брюшная створка равномерно выпуклая, не коленчатая; бока крутые; висцеральная часть широкая и уплощенная, или с широким неглубоким синусом в задней части раковины; макушечный



угол 90°. Спинная створка слегка вогнутая. Ребра умеренно грубые, около 10 на 10 мм на расстоянии 20 мм от макушки, округлые и неодинаковой ширины. Концентрические морщины многочисленные, развитые на всей раковине и прослеживающиеся от замочного края до переднего края висцерального диска. Основания игл многочисленные, рассеянные неправильно на передней части раковины и боковых склонах» (Muir-Wood 1928, стр. 94).

Общая форма раковины и макушка. Довольно крупная раковина, с выпуклой висцеральной частью, на которой видны



едва заметные следы синуса. Резко очерченная макушка круто спускается к уплощенным ушкам. Макушечный угол 90°.

Радиальная скульптура в виде отчетливых ребер округлого сечения, в средней части раковины 8—10 на 10 мм. Новые ребра, появляющиеся почти исключительно путем интеркаляции, быстро достигают ширины первоначальных и не влияют на правильность ребристости. Бороздки между ребрами имеют равную с ними ширину.

Концентрические морщины более резко выражены в области, примыкающей к кардинальному краю, и становятся все более неясными по направлению к лобному краю. Особенно резкие морщинки располагаются на ушках и кардинальных склонах макушки.

Иглы рассеяны изредка на всей висцеральной части. Они имеют обычно диаметр меньший, чем ширина несущего их ребра, и не отражаются на правильности ребристости. Характер игл и их расположение на смычном крае, ушках и на передней части раковины наблюдать не удалось.

Рис. 18. *D. semireticulatus* (Mart.). Р. Ока, г. Алексин, С<sub>1</sub><sup>тр</sup>, 148/2413, (Т. С.). Продольный профиль брюшной створки; нат. вел.

Внутреннее строение не отличается от описанного подробно для *D. pinguis* var. *tunda*.

Измерения раковины являются далеко не полными и показывают следующее:

Таблица 3

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р		Примечание
								30	40	
148/2413	56	95	1.69	58	—	—	90°	10	9	Табл. 1, Фиг. 1

Изменчивость не наблюдалась.

Сравнения. Я не буду останавливаться здесь подробно на разборе обширной литературы, посвященной этому виду во всех странах мира, так как обзор ее, данный Мюр-Вуд (1928, стр. 96—101), делает это совершенно излишним. Укажу только на главнейшие этапы в познании *D. semireticulatus*, пройденные при изучении русского материала и не освещенные ею.

Согласно Траутшольду (1874, стр. 56), этот вид был известен еще Фишеру Вальдгейму (Fischer de Waldheim 1809, стр. 31 и 1837, стр. 143), но был назван им в одном месте *Terebratula reticularis*, в другом *Lepetaena martini*. Первое подробное описание *Pr. semireticulatus* из русского карбона дано Вернейлем (1845, стр. 262, т. XVI, фиг. 1 и т. XVIII фиг. 10, а, b), который называет его «одним из наиболее характерных для каменноугольной системы ископаемых, распространенном, повидимому, во всех частях земного шара» [Мюр-Вуд указывает, что раковины, описанные Вернейлем, «не принадлежат к группе *semireticulatus*» (1928, стр. 100)]. Грюнвальдт (Grünewaldt 1860, стр. 119, табл. III, фиг. 1, а, b, и 2а, b, c) описывает с Урала наряду с «настоящим *Pr. semireticulatus*» «крупный вариант» его с глубоким синусом. (Мюр-Вуд считает экземпляры, изображенные Грюнвальдтом, за *D. pinguis* и *D. hindi*, тогда как А. П. Иванов в 1935 г. ставит фиг. 1 в синонимику *D. cf. uralicus* Tsch.). Траутшольд (1874, стр. 56, табл. V, фиг. 3) изображает «*Pr. semireticulatus*» из с. Мячкова и говорит, что «это широко распространенное руководящее ископаемое горного известняка очень часто встречается в Мячкове и находится в средней России почти всегда вместе со *Sp. mosquensis*». Оригинал, изображенной им раковины утерян, но, судя по изображению его, «*Pr. semireticulatus*» ближе всего напоминает *D. grünewaldti* (Krot.). Романовский (1878, табл. XIX, фиг. 2 а, b) изображает «*Pr. semireticulatus*» из Туркестана; Мюр-Вуд считает это изображение более сходным с *D. pinguis*. Кротов (1888) и Штукенберг (1898), изучая уральскую каменноугольную фауну, начали суживать понятие «*Pr. semireticulatus*», выделив из этой сборной группы ряд новых видов и разновидностей (*Pr. moelleri*, *Pr. irginae*, *Pr. grünewaldti* и др.).

В ряде последующих работ — Янишевского (1910, стр. 48 и 1918, стр. 31), Лисицына (1909, стр. 106), Толмачева (1924, стр. 226—27) подчеркивается изменчивость *D. semireticulatus* и выделяются отдельные его разновидности.

Необходимо отметить работу Делепина, который совершенно независимо от исследования Мюр-Вуд в том же 1928 г., дал правильное понимание объема вида *D. semireticulatus*, относя к нему крупные раковины, лишённые синуса. Однако из приводимых им изображений этого вида только одна форма, повидимому, может быть отнесена к нему в его узком понимании (табл. II, фиг. 19).

Пекельман (1931, стр. 276) целиком принимает характеристику *D. semireticulatus*, данную Мюр-Вуд, и приводит изображение формы из германского нижнего карбона, вполне отвечающей этой характеристике (табл. 33, фиг. 6 а — с).

Описываемые подмосковные экземпляры не отличаются от типичных английских и германских представителей этого вида, насколько можно об этом судить, сравнивая наши неполные раковины с изображениями и описаниями Мюр-Вуд и Пекельмана, а также с экземпляром из ирландского карбона зоны  $C_1$ — $C_2$  (колл. ПИН).

От *D. pinguis* var. *munda* *D. semireticulatus* отличается более узкой и выпуклой макушкой. Других отличий, особенно в расположении игл, на нашем материале наблюдать не удается.

Распространение и стратиграфическая и фацальная приуроченность. Прежние авторы считали «*Productus semireticulatus*» космополитическим видом, имеющим обширное вертикальное распространение. Но постепенно, вместе с уточнением видовой характеристики, все более уточняется и его стратиграфическое положение. В 1902 г. Чернышев исключил «*Pr. semireticulatus*» из списка верхнекаменноугольных и нижнепермских ископаемых Урала. Мюр-Вуд (1928, стр. 96) уста-

новила, что *D. semireticulatus* распространен в Великобритании от зоны Z во зоны D включительно, т. е. проходит через весь визе и верхнюю половину турне. По Делепину (1928, стр. 19), в Бельгии типичные крупные представители вида обычны в верхней части турне. В известняках же *Marbre noir* основания визе встречаются, как правило, формы меньшего размера.

В нижнем карбоне Германии и Силезии по Пекельману (1931, стр. 277) *D. semireticulatus* встречается крайне редко и приурочен к визе.

В Донецком бассейне эта форма по Ротаю (1931 и 1941) отсутствует; она не упоминается также в списках фауны воронежского карбона (Тихий 1934 и 1941).

В подмосковном карбоне детальное изучение продуктид также крайне сузило вертикальные границы распространения этого вида. Иванов (1935, стр. 56) указывает, что *D. semireticulatus* emend. Muir-Wood в среднем и верхнем карбоне отсутствует, а за этот вид ранее принимались другие виды *Dictyoclostus*, «типичный *Pr. semireticulatus* большим развитием пользуется, однако, в серпуховском ярусе нижнего карбона Московской и смежных областей». Однако это заключение базировалось на неправильном определении раковин из с. Лужков, которые в действительности являются типичными *Antiquatonia hindi*. В действительности *D. semireticulatus* в подмосковном нижнем карбоне крайне редок.

Один из наших экземпляров происходит из известняков в основании тарусской толщи —  $C_1^{tr}$ , г. Алексин, левый берег Оки (Т. С.). У другого утеряна точная этикетка, он найден Швецовым в южном крыле бассейна (северо-западная четверть 58 листа 10-верстной карты), повидимому в основании серпуховской свиты.

Голотип *D. semireticulatus*, происходивший из Дербишира (Англия) утерян.

### *Dictyoclostus pinguis* Muir-Wood var. *munda*<sup>1</sup> var. nov.

Табл. 2, фиг. 1—3; табл. 3, фиг. 1—3; табл. 4, фиг. 1—3; рис. 19—29

Д и а г н о з. Крупная раковина, около 75 мм в ширину и 65 мм в длину, округлого очертания. Брюшная створка сильно выпуклая, неясно-колецчатая с крутыми боками и умеренно развитыми треугольными ушками. Макушка широкая, плоская, с широким синусом. Макушечный угол 105—110°. Спинная створка коленчатая. Радиальные ребра правильные, в среднем 9—10 на 10 мм. Концентрические морщины на висцеральной части отчетливые, более резкие на макушечных склонах и ушках. Редкие иглы рассеяны по всей брюшной створке и в количестве 40—50 сгруппированы в тесный пучок на конце ушек.

Общая форма раковины округлая. Наибольшая ширина близ смычного края. Максимальная выпуклость брюшной створки в средней части раковины. Висцеральная часть пересекается широким, неглубоким синусом, начинающимся на макушке и сглаживающимся в области шлейфа. Боковые склоны раковины крутые, кардинальные—более пологие.

Спинная створка отчетливо коленчатая, ее висцеральная часть и шлейф почти плоские. Имеется слабая срединная складка, соответствующая синусу противоположной створки и исчезающая на шлейфе. Висцеральное пространство обширное, дифференцированное (рис. 19). Имеется умеренно развитый шлейф.

Толщина створок, в особенности брюшной, сильно варьирует в зависимости от возраста экземпляра. Вообще брюшные створки довольно мас-

<sup>1</sup> *munda* (лат.) — красивая, опрятная.

сивны и даже в самых тонких местах имеют толщину до 1 мм, в местах же максимального утолщения, в области мускульного поля—до 8—9 мм. Толщина спинной створки значительно меньше. Утолщения лобного края и образования здесь в старческих стадиях пластинчатой зоны не наблюдается.

Раковины часто несут в области макушки следы прижизненных повреждений в виде «шрамов» и «рубцов», то более, то менее сильно влияющих на правильность формы раковины (Сарычева, 1949). Незначительные повреждения отражаются только местным нарушением правильности ребристости. Более крупные—вызывают изменение формы раковины, появление асимметричности и даже уродливого ее роста.

Многие раковины, особенно брюшные створки в макушечной области, включают обломки криноидей. Изредка последние включены и на внутренней поверхности брюшной створки. Никаких нарушений скульптуры, за исключением самого места включения обломков, при этом не происходит (табл. 2, фиг. 1а).

Смычный край и макушка. Нет ни одной раковины с полным замочным краем. Повидимому, его длина несколько менее наибольшей ширины раковины. На двух брюшных створках, отпрепарированных с внутренней стороны, видна узкая, 1.0—1.5 мм шириной, линейная арка (табл. 4, фиг. 1с). Это плоская площадка по смычному краю, с шириной, соответствующей толщине створки в этом месте. Она полностью закрывается спинной створкой при смыкании створок.

Макушка широкая, плоская с широким и неглубоким, но отчетливым синусом, едва выступающая за смычный край. Макушечный угол 105—110°.

Хорошо выраженные, уплощенные треугольные ушки отчетливо отделяются от висцеральной области, хотя в месте их соединения не имеется ни складки, ни бороздки. На спинной створке ушки отделяются менее отчетливо.

Радиальная скульптура выражена правильными ребрышками. Ребра выпуклые, округлого сечения, в висцеральной части около 1 мм ширины. Они разделяются глубокими бороздками, ширина которых обычно несколько менее ширины ребер. Увеличение количества ребер происходит путем интеркаляции и бифуркации на всей висцеральной части без определенного порядка. Вновь возникшие ребра быстро приобретают ширину первоначальных, так что правильность ребристости не нарушается. В области шлейфа новые ребра появляются целыми сериями на одном уровне, что вызывает уменьшение толщины всех ребер в этой части (табл. 2, фиг. 1, b, c).

Ребристость спинной створки отличается меньшей выпуклостью ребер и несколько большей шириной бороздок.

Концентрическая скульптура. Отчетливые морщины

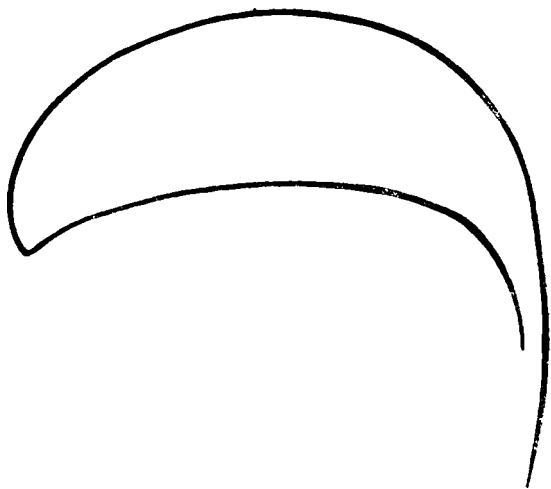


Рис. 19. *D. pinguis* M.-W. var. *munda*. Схематический продольный разрез раковины.

в количестве около 30 пересекают висцеральную область обеих створок. Особенно резко они выражены на кардинальных склонах и ушках, где количество их сокращается до 12—15. В местах пересечения морщин с ребрами последние несколько вздуваются, образуя характерный сетчатый орнамент, занимающий всю заднюю половину раковины до места ее крутого перегиба.

На спинной створке интенсивность развития морщин на ушках почти не отличается от таковой на висцеральной части.

На раковинах с хорошо сохранившейся поверхностью наблюдаются тонкие концентрические струйки нарастания.

Иглы рассеяны изредка на всей поверхности брюшной створки. Диаметр их постепенно увеличивается по направлению к лобному краю и может достигать 1 мм. Иглы на висцеральной части можно видеть только при хорошей сохранности поверхности. Они расположены здесь наклонно в сторону лобного края, тогда как на шлейфе сидят перпендикулярно к поверхности створки. Правильность ребристости обычно иглами не нарушается, хотя у их основания нередко происходит бифуркация ребер.

Иглы несколько иного типа располагаются на краю ушек в месте их резкого перегиба. Это крупные вертикально стоящие полые трубчатые

иглы, до 1.5 мм диаметром, сидящие тесным, резко очерченным пучком. Количество игл в пучке достигает 40—50, а в их расположении в пучке намечается иногда несколько неясных рядов. Длина этих игл, повидимому, была значительна, так как имеются экземпляры с иглами до 28 мм длины. На внут-

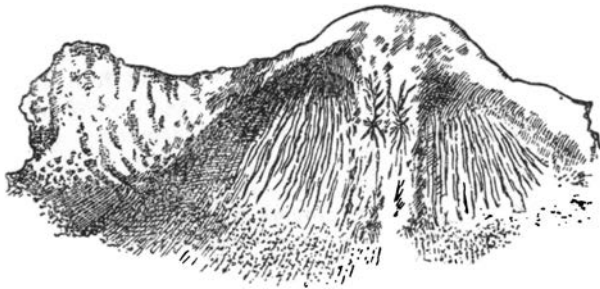


Рис. 20. *D. pinguis* M.-W. var. *munda*. Внутреннее строение брюшной створки, немного увеличено. Р. Скнига, пог. Пятница, С, 1<sup>st</sup>, 198/1003, (Т. С.); молодой экземпляр.

ренней поверхности раковины следы прикрепления игл не наблюдались.

**Внутреннее строение.** На брюшной створке отчетливо видны следы прикрепления двух пар мускулов — удлинненно-овальные неправильно ветвистые отпечатки аддукторов, тесно примыкающие один к другому, и радиально ребристые следы диварикаторов, располагающиеся по внешним сторонам аддукторов.

Форма и месторасположение мускульных отпечатков изменяются с возрастом. У молодых особей (табл. 3, фиг. 3 *b* и рис. 20) мускульное поле начинается на расстоянии не свыше 6—8 мм от конца носика; аддукторы имеют обычную длину 14—15 мм и ширину 3—4 мм, но они очень слабо выпуклы, так что толщина раковины в этом месте не превышает 3 мм. Дидукторы представляют собой места пониженного рельефа. Они округленно-треугольные с вершиной, обращенной к носику створки, и несут грубую радиальную скульптуру, по направлению совпадающую с внешней ребристостью раковины.

С увеличением возраста (табл. 4, фиг. 1 *c*; рис. 21) мускульные отпечатки отодвигаются к лобному краю, а области, ранее занятые мускульным полем, покрываются тонкослоистыми напластованиями, образующими своеобразное мозолистое утолщение. Одновременно отпечатки аддукторов становятся очень выпуклыми, а ветвистые следы прикрепления мускулов — сильно рельефными. Таким образом, толщина раковины

здесь может достигать 9—10 мм. Однако, несмотря на сильное изменение рельефа, форма аддукторов и их относительные размеры сохраняются более или менее без изменения. В противоположность этому отпечатки диварикаторов, оставаясь попрежнему в углублениях раковины, но становясь более резко ребристыми, меняют свою форму из округленно-треугольной в поперечно-вытянутую, овальную (рис. 21, 22).

Нередко грубая радиальная скульптура отпечатков дидукторов прослеживается в смягченной форме в виде широких радиальных складок на той части мускульных отпечатков, которые погребены под тонкослоистыми напластованиями (табл. 2, фиг. 1с, и Muir-Wood 1928, табл. VI, фиг. 1).

Описанное передвижение мускульного поля не идет далее 35—40 мм от конца макушки. Последующие возрастные изменения раковины сводятся к ее утолщению как в области самого мускульного поля, так и в частях, непосредственно к нему примыкающих. Прежде всего утолщается часть, непосредственно примыкающая к аддукторам, и область, лежащая с внешней стороны дидукторов, в месте перехода центральной части раковины в ушки.

В отличие от тонкослоистого вещества, покрывающего нефункционирующую часть мускульного поля, известковое вещество, утолщающее внешние края мускульного поля, имеет неправильно бугристое, узловатое строение. Дальше утолщение распространяется на область ушек и синуса, так что наиболее тонкой частью створки остаются области спереди от места прикрепления диварикаторов, где, судя по внутреннему строению спинной створки, располагался брахиальный аппарат. Относительно тонкой остается также область носика брюшной створки.

Вся внутренняя поверхность брюшной створки, не занятая мускульным полем с примыкающими к нему утолщениями, покрыта точечными и более крупными углублениями, проникающими довольно глубоко внутрь стенки,

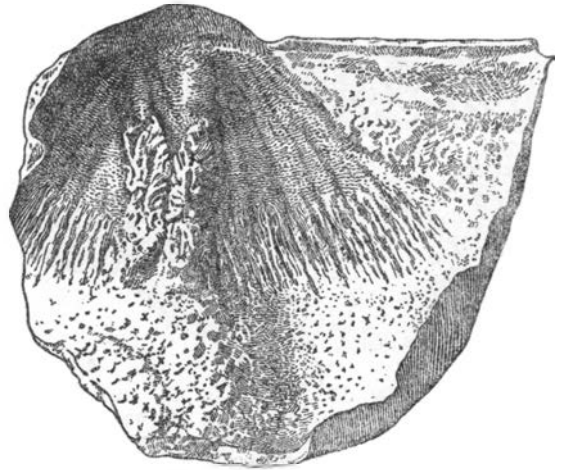


Рис. 21. *D. pinguis* M.-W. var. *munda*. Р. Ока, с. Глазечня, С1<sup>st</sup>, 148/2463, (А. И.); взрослый экземпляр.

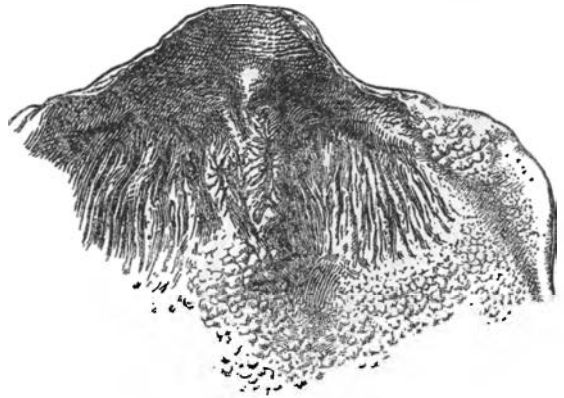


Рис. 22. *D. pinguis* M.-W. var. *munda*. Р. Ока, с. Лужки, 148/2929, (А. И.); старческий экземпляр, несколько реставрировано.

но не отражающимися на внешней поверхности. Не захватывается точечным строением область носика, остающаяся совершенно гладкой.

Все описанные особенности строения брюшной створки хорошо видны также и на разрезах через створку (табл. 2, фиг. 3 *a, b*; рис. 23*a, b, c*).

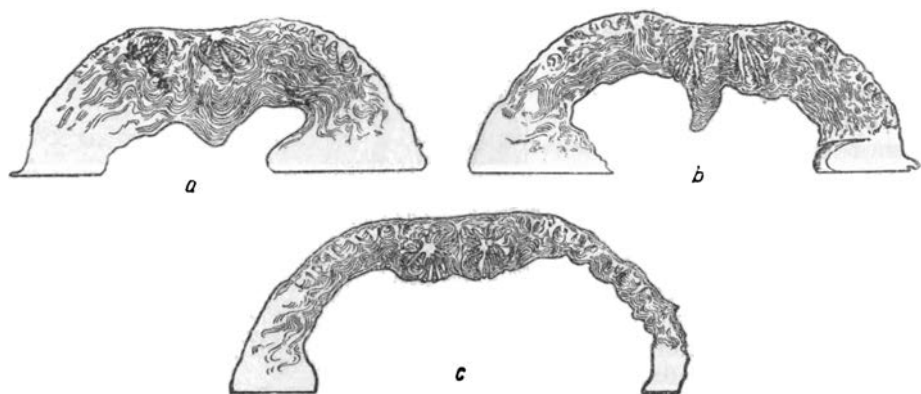


Рис. 23. *D. pinguis* M.-W. var. *munda*. С. Бараново, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2259, (М. Ш.). Поперечные разрезы брюшной створки, показывающие погружение следов прикрепления мускулов под тонкослойное вещество вторичного утолщения.

*a* — мускульное поле молодой стадии, закрытое толстым покровом вторичного утолщения; *b* — то же, в более поздней стадии; *c* — то же, в еще более поздней стадии — разрез проходит на границе с функционирующей частью мускульного поля;  $\times 1.5$ .

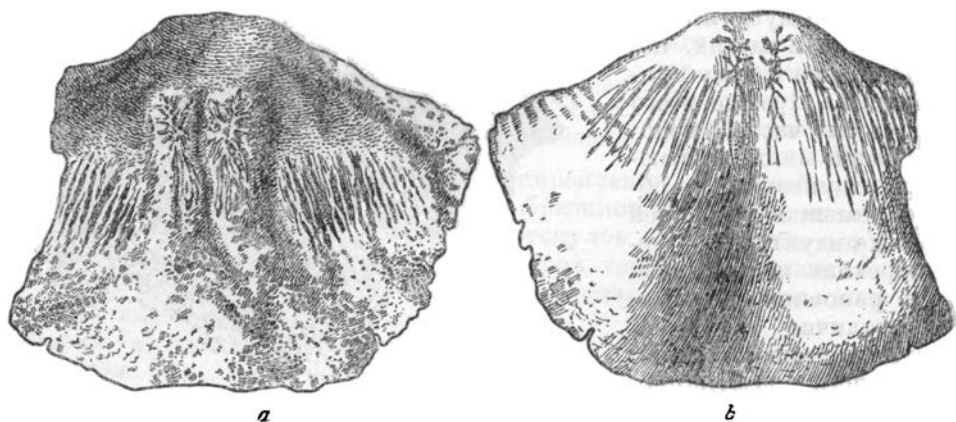


Рис. 24. *D. pinguis* M.-W. var. *munda*. С. Глазечня, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2256, (А. И.).

*a* — внутреннее строение брюшной створки. Видно мускульное поле, закрытое всего задней, нефункционирующей части тонкослойным веществом; *b* — внешняя поверхность той же створки. Наружные слои удалены растворением. Видны следы прикрепления мускулов в области, закрытой на внутренней поверхности вторичным утолщением. Несколько увеличено.

К тому же выводу о перемещении мускульного поля с возрастом приводят наблюдения над наружной поверхностью раковины, с которой удалены поверхностные слои путем растворения слабой соляной кислоты. Соляная кислота, легко растворяя слоистое вещество и поверхностные слои раковины, рельефно обнажила места прикрепления мускулов, более плотные и не так легко растворимые.

Проявленное таким образом на внешней поверхности мускульное поле существенно отличается от наблюдаемого на внутренней поверхности (рис. 24 *a*, *b*). Аддукторы и дидукторы, видимые сейчас с внешней стороны раковины, имеют большую длину, чем на внутренней стороне за счет приближения отпечатков к смычному краю, в область, которая внутри раковины занята мощным мозолистым утолщением. Чем ближе к лобному краю продвигаются мускульные отпечатки, тем более толстый слой раковины придется растворять, чтобы их обнаружить. Благодаря этому не удалось проявить их передние части — они погружены слишком глубоко. Длина отпечатков аддукторов на внутренней стороне равна 15,5 мм, на внешней 18 мм, и отпечатков дидукторов соответственно 14 и 20 мм. Расстояние между началом мускульных отпечатков внутри и снаружи и кардинальным краем (в данном случае обломанным): для аддукторов 3 и 8 мм, для дидукторов 8 и 15 мм.



Рис. 25. *D. pinguis* M.-W. var. *munda*. Р. Беспуга, д. Харина, С1, 198/1000, (Т. С.). Внутреннее строение спинной створки, молодой экземпляр, все отпечатки слабо рельефны; нат. вел.

Внутреннее строение спинной створки несет все характерные для *Diptyoclostus* признаки. Вдоль смычного края располагается округлый валик. Его задняя стенка довольно плоская, имеет высоту 2—3 мм и заканчивается несколько выступающим краем, на который опирается брюшная створка.

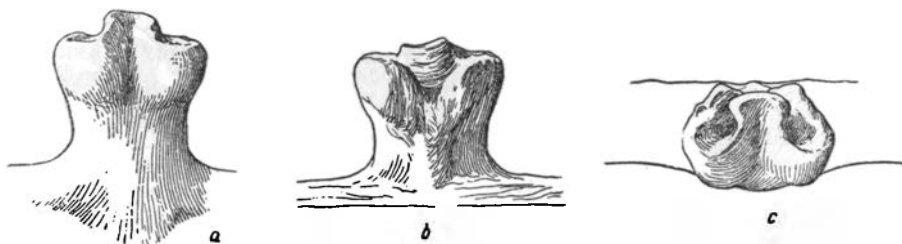


Рис. 26. То же. Кардинальный отросток;  $\times 4.5$ .  
*a* — вентральный вид; *b* — дорзальный вид; *c* — вид сзади. Лопастки отростка слабо развернуты.

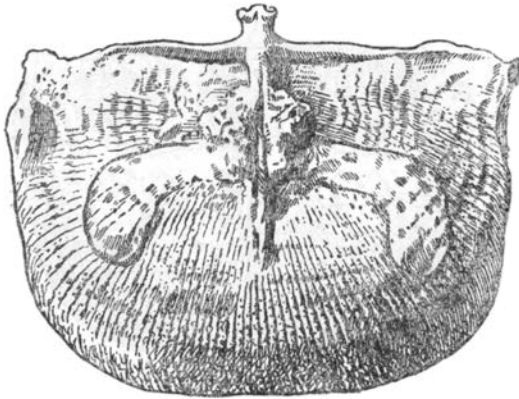
ка. Валик постепенно уменьшается по направлению к ушкам. У молодых экземпляров он совсем не достигает области ушек, у взрослых — доходит до нее, но выражен здесь слабо.

В центре кардинального края располагается мощный кардинальный отросток — массивный выступ, перпендикулярный к смычному краю и далеко заходящий в выпуклый носик брюшной створки.

С возрастом раковины размеры отростка обычно несколько увеличиваются; так, на измеренных экземплярах его длина равна 3,4 и 4,5 мм. По своей форме отросток у молодых особей напоминает полу трубку со вмятой в середине средней частью (рис. 26*a*). С дорзальной стороны видно, что эта средняя часть как бы (рис. 26*b*) разрывает трубку у сво-



бодного конца, но оставляет ее целой у места прикрепления отростка к кардинальному краю. У раковин более взрослых (рис. 28a, b, c) трубка разрывается до конца; разорванные концы несколько расходятся и



обнажают срединную часть отростка, скрытую внутри трубки в более молодой стадии. Все это придает дорзальной стороне отростка трехлопастной вид. Одновременно отросток становится массивнее. Рубцы от прикрепления мускулов отчетливо видны на центральной лопасти, где они образуют штрихи, слегка изгибающиеся в центре «елочкой» и несколько менее резкие на боковых лопастях, на которых они выражены простыми косыми рубчиками. Возможно, что рубцы прикрепления занимают всю внутреннюю поверхность полого внутри кардинального отростка, но проследить это более отчетливо не удалось.

Рис. 27. *D. pinguis* M.-W. var. *munda*.  
Р. Беспуга, д. Харино, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1001, (Т. С.).  
Внутреннее строение спинной створки, взрослый экземпляр; нат. вел.

Непосредственно от кардинального отростка отходит срединная септа. Она имеет длину 25—30 мм и занимает  $\frac{3}{5}$  длины висцерального диска. У кардинального края септа довольно массивная, имеет ширину до 2.5—

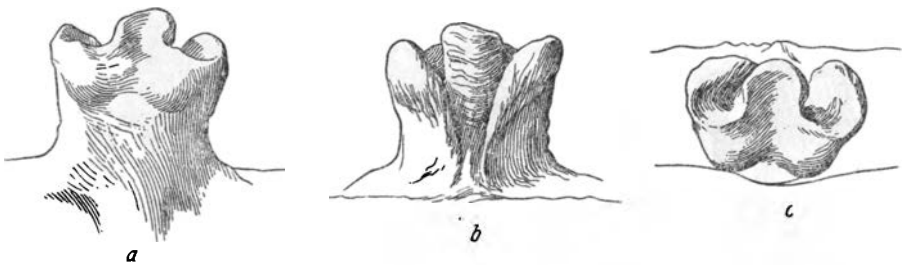


Рис. 28. То же, кардинальный отросток;  $\times 4$ .  
a — вентральный вид; b — дорзальный вид; c — вид сбоку. Лопасты отростка развернуты более широко.

3 мм, ближе к лобному краю она делается уже и, наконец, в своей передней трети переходит в узкий и высокий ланцетовидный гребень.

По обе стороны септы, на расстоянии около 3 мм от кардинального края, располагаются отпечатки прикрепления аддукторов, имеющие у молодых экземпляров форму широких равнобедренных треугольников с широким до 12—14 мм основанием, обращенным к септе, и 6—8 мм высотой (перпендикулярно к септе). У более взрослых особей мускульные отпечатки вытянуты в длину. Сами рубцы прикрепления мускулов выпуклые, неправильно-ветвистые; у экземпляров относительно молодых они довольно плоски (табл. 4, фиг. 2; рис. 25), у более старых имеют высокий рельеф, особенно в части, обращенной к лобному краю, где они

возвышаются над остальной поверхностью створки не менее как на 3 мм (табл. 4, фиг. 3а; рис. 27).

Так же как и на брюшной створке, здесь можно заметить некоторое перемещение отпечатков аддукторов к лобному краю по мере роста раковины. Так, у молодого экземпляра мускульные отпечатки лишь немного надвинуты на брахиальные отпечатки, тогда как у более старого (рис. 27) массивные отпечатки аддукторов пересекают брахиальные отпечатки полностью. Однако линейное протяжение смещения на спинной створке всегда менее, чем на брюшной, что объясняется тем, что брюшная створка росла быстрее, чем спинная.

Септа, выступающая между мускульными отпечатками на молодых экземплярах в виде гребня, на раковинах с высоким рельефом отпечатков проходит в углублении между ними и даже отчасти перекрывается ими. На поперечных разрезах спинной створки видны следы прикрепления

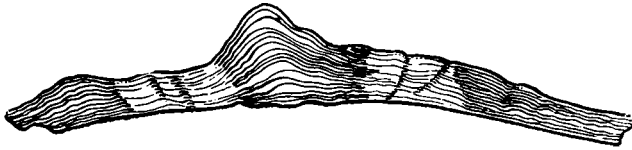


Рис. 29. *D. pinguis* M.-W. var. *munda*. С. Бараново, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2259, (М. Ш.). Поперечный разрез через спинную створку в области мускульного поля;  $\times 3$ .

мускулов, сложенные плотным веществом, отчетливо выделяющимся на фоне тонкослоистой структуры остальных частей раковины (рис. 29).

От передней трети мускульных отпечатков отходят брахиальные петли, выделяющиеся на внутренней поверхности створки довольно неясно. Они очерчены узким валиком, около 0.5 мм шириной, почти не возвышающимся над поверхностью, но имеющим более темную окраску. Видимому, структура этого валика соответствует структуре мускульных отпечатков, которые также выделяются на общем фоне своим цветом. Продолжая дальше эту аналогию, можно думать, что именно в области этих валиков были прикреплены к раковине основания брахиальных петель.

Очертания брахиальных петель видны отчетливо со стороны, обращенной к кардинальному краю и к бокам; виден ясно также их почковидный изгиб, но граница их становится расплывчатой, едва уловимой в части, примыкающей к септе и обращенной к лобному краю.

На внутренней поверхности висцерального диска спинной створки отчетливо отражаются радиальная ребристость и концентрическая складчатость ее наружной поверхности. Только в области, непосредственно примыкающей к мускульному полю, ребристость почти не видна.

Вся площадь висцерального диска, за исключением брахиальных и мускульных отпечатков, густо покрыта неправильно рассеянными мелкими точечными углублениями (табл. 4, фиг. 3 d, c), сменяющимися в области коленчатого перегиба мелкими удлиненными туберкулами, направленными своими заостренными концами к лобному краю. На шлейфе туберкулы переходят в удлиненные невысокие гребешки, совершенно ступенькавые следы радиальной ребристости (табл. 4, фиг. 3d). Точечные углубления на шлейфе отсутствуют.

Измерения наиболее полно сохранившихся экземпляров показывают следующее (табл. 4, стр. 102).

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р										Приме- чание
								10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	
148/2462	66	115	1.74	76	—	—	110°	—	10	10	10	9	8	10	12	12	14	Голотип, табл. 2, фиг. 1 Табл. 4, фиг. 1
148/2463	—	—	—	39/2	37/2	0.95	110°	—	10	9	9	10	8	8	—	—	—	

**Изменчивость.** Имеющийся материал не позволяет достаточно полно осветить характер индивидуальной изменчивости описываемого вида. Повидимому, его следует относить к категории видов, обладающих устойчивыми признаками.

**Возрастные изменения,** сводящиеся к увеличению выпуклости и толщины раковины, к изменению мест прикрепления мускулов и т. д., описаны выше.

**Сравнения.** Подмосковные представители в основных чертах сходны с английскими *Pr. pinguis* (Muir-Wood 1928, стр. 104, табл. V, фиг. 1, 2 а — d, 3; табл. VI, фиг. 1). Сходны как общая округлая форма раковины с широкой макушкой и слабо выраженным синусом, так и характер радиальной и концентрической скульптуры.

Наряду с этим подмосковные формы обладают целым рядом существенных отличий: 1) иглы на ушках располагаются не тремя рядами, а простым пучком; 2) два ряда игл на кардинальных склонах, отходящих у английских форм под небольшим углом от смычного края, отсутствуют совершенно; 3) утолщение ребер у лобного края не наблюдается, более того — они становятся здесь обычно несколько тоньше. Все эти отличия совершенно достаточны, чтобы выделить подмосковные формы в отдельную разновидность, обладавшую своим географическим ареалом распространения.

О сходстве наших форм с *D. pinguis* из Германии (Raesckelmann 1931, стр. 278, табл. 34, фиг. 2 а — d) судить трудно, так как неполная сохранность германских образцов не позволяет видеть, как выражена у них ребристость у лобного края и как располагаются иглы на ушках.

Среди подмосковных продуктид новый сорт более всего сходен с *D. semireticulatus*, но отличается более выпуклой формой брюшной створки и обилием крупных игл на ушках, группирующихся здесь в большой пучок.

В русской литературе представители описываемого вида относились к *Pr. semireticulatus* (Швецов 1932) или к какому-либо другому родственному виду. Так, эта форма упоминается Ивановым в списке фауны С<sub>1</sub><sup>3</sup> (серпуховской) Московской области (1928, стр. 16) под названием *Pr. aff. transversalis* Tsch. — Janich., «у которого имеется толстый пучок игл на конце каждого ушка, что не указывается ни Чернышевым, ни Янишевским». Однако упоминаемое Ивановым изображение *Pr. aff. transversalis* Tsch., данное Янишевским, отличается от нашего вида, кроме игл, и значительно более грубой ребристостью.

**Распространение, стратиграфическая и фацальная приуроченность.** *D. pinguis* в Англии приурочен к подзоне D<sub>2</sub>, соответствующей нашим алексинским, михайловским и

веневским слоям, вместе взятым. Он является формой довольно распространенной, преимущественно в известняках, иногда рифовых. В нижнем карбоне Германии этот вид (Пекельман 1931) сравнительно редок и находится в известняковой фации кульма (визе).

В подмосковном нижнем карбоне *D. pinguis* var. *tunda* встречается только в криноидных известняках, преимущественно чистых, но иногда с большей или меньшей примесью глинистого материала. Криноидные фации были особенно распространены в стешевское время; именно в отложениях этого возраста собрана основная масса раковин, что позволяет считать вариант до известной степени характерным ископаемым стешевского горизонта. Значительно реже он встречается в протвинском, что может быть связано с тем, что распространение и мощность протвинских криноидных известняков значительно менее стешевских.

Раковины обычно встречаются в линзах или прослоях, образуемых скоплениями фауны, преимущественно продуктид, и носящих характер типичных танатоценозов — створки часто разрознены, вдвинуты одна в другую и т. д. Совместно с ними в стешевских породах встречаются: *D. serpukhovensis* sp. nov., *Gigantella latissima* (Sow.) var. *giganteiformis* Liss., *Buxtonia scabricula* (Mart.), *Avonia youngiana* (Dav.), *Eomarginifera longispina* (Sow.), *E. praecursor* M.-W., *E. setosa* (Phill.), *Schizophoria resupinata* (Mart.), *Streptorhynchus crenistria* (Phill.), *Athyris ambigua* Sow., *Spirifer grüberi* Schw., *Pugnax* sp., мшанки, одиночные и колониальные кораллы.

В криноидных известняках протвинского возраста характер танатоценоза остается тем же, но несколько отличается видовым составом и обилием крупных: *Gigantella superba* Sar., *G. edelburgensis* (Phill.), *G. latissima* (Sow.) var. *typica* Sar. и присутствием крупных *Striatifera magna* Jan.

Из других областей развития карбона в СССР *D. pinguis* до сих пор неизвестен, хотя не исключена возможность, что он включался старыми авторами в понятие *Pr. semireticulatus*.

Однако и в более новых работах по Донецкому бассейну (Ротай), Воронежской области (Тихий), Уралу (Эйно), Казахстану (Наливкин), вышедших из печати уже после того, как этот вид был установлен, он не упоминается.

Имеется 41 экземпляр из южного крыла Подмосковного бассейна:

C<sub>1</sub><sup>pr</sup> — д. Токмаково — 1 экз. (М. Ш.); д. Мосолово — 1 экз. (Т. С.); р. Нечайка — 2 экз. (М. Ш.) и 1 экз. (Т. С.); г. Малоярославец — 1 экз. (Д. Н. Утехин).

C<sub>1</sub><sup>st</sup> — ст. Ревякино — 1 экз. (М. Ш.); д. Бараново — 4 экз. (М. Ш.); пог. Пятница — 2 экз. (Т. С.); р. Ока, с. Глазечня — 10 экз. (А. И.); с. Бехова — 3 экз. (М. Ш.); с. Лужки — 1 экз. (А. И.) и 1 экз. (Т. С.); р. Беспута, с. Торопово — 3 экз. (Т. С.) и д. Харино — 9 экз. (Т. С.).

Из с. Бехова 2 экз. имеют плохую сохранность (conformis), 1 экз. из криноидного известняка протвинского возраста не имеет точного указания на местонахождение.

Голотип № 148/2462, C<sub>1</sub><sup>st</sup>, д. Бараново (табл. 2, фиг. 1).

*Dictyoclostus pinguis* M.-W. var. *minor* var. nov.

Табл. 1., фиг. 3

Д и а г н о з. Крупная форма, весьма сходная с описанной выше *D. pinguis* var. *tunda*, но имеющая размер около 50 мм в длину, правильную радиальную ребристость, в среднем 8 ребер на 10 мм, и пучок игл на ушках, состоящий из трех коротких рядов.

[ Имеется один экземпляр брюшной створки довольно полной сохранности, из михайловских слоев г. Воротынска на р. Выссе.

Это крупная раковина, отличающаяся от *D. pinguis* var. *munda*: 1) несколько меньшим размером, 2) расположением игл на ушках в виде трех правильных коротких рядов, образующих один общий пучок, и 3) более однородной шириной ребер на всем их протяжении.

Последние два признака сближают описываемую разновидность с *D. pinguis* из британского карбона, но значительно меньший размер подмозговой формы и отсутствие двух рядов игл, отходящих от кардинального края, не позволяют полностью отождествлять нашу раковину с формами, описанными Мюр-Вуд.

Измерения показывают следующее:

Т а б л и ц а 5

№ инв.	д	д <sub>1</sub>	д <sub>1</sub> /д	ш	дк	дк/ш	∠α	Р								Примечание
								20	30	40	50	60	70	80		
148/2464	53	102	1.92	30/2	29/2	0.97	100°	9	8	8	8	7	9	9	Голотип, табл. 1, фиг. 3	

Описываемая разновидность найдена в михайловском горизонте, т. е. в слоях, более древних, чем те, к которым приурочена var. *munda* того же вида.

Михайловская разновидность встречается не в криноидных известняках, как серпуховские формы этого вида, но также в весьма мелководной фации — глинистом известняке, пронизанном ризоидами стигмарий с богатой фауной крупных *Gigantella*, одиночных кораллов и т. д.

По геологическому возрасту и морфологическим признакам эта разновидность ближе, чем var. *munda*, соответствует британскому виду, который также встречается в слоях с *Gigantella gigantea* подзоны D<sub>2</sub> (Muir-Wood 1928, стр. 105).

### Род *Pugilis* gen. nov.

Типичный вид: *Productus pugilis* Phillips 1836

**Д и а г н о з.** Раковина среднего размера, округленно-квадратного очертания. Брюшная створка равномерно выпуклая, иногда слегка колочатая. Спинная слабо вогнутая, или колочатая. Висцеральная полость обширная. Радиальная ребристость во всех стадиях роста. На взрослых раковинах она сопровождается продольными складками, возникающими у основания крупных игл. Концентрические морщины на висцеральной части обеих створок; наиболее интенсивны на макушечных склонах и ушках. Иглы увеличивающегося с возрастом диаметра на всей брюшной створке и образуют на ушках 2—3 ряда или целый пучок. На лобном крае спинной створки имеется пластинчатая зона. Диафрагма отсутствует. Кардинальные валики имеют тенденцию переходить на бока спинной створки.

Типичные представители рода *Pugilis* обладают следующими морфологическими особенностями.

**О б щ а я ф о р м а.** Раковина среднего размера. Брюшная створка с максимальной выпуклостью в висцеральной части. Спинная — с плоским висцеральным диском и, как правило, коротким шлейфом или совсем без него. Имеется интенсивно развитая пластинчатая зона, после

образования которой может нарастать длинный шлейф, очень редко сохраняющийся. Висцеральная полость обширная.

Смычный край — место наибольшей ширины раковины (при условии полной сохранности ушек).

Макушка сильно выпуклая, слегка выступающая за смычный край. Крутые макушечные склоны отчетливо отделяют хорошо развитые ушки, которые при полной сохранности состоят из двух частей: 1) плоской, примыкающей к макушке, на которой располагаются грубые концентрические морщины, и 2) цилиндрически свернутой, отделенной резко от первой, и несущей ряды или пучки крупных игл.

Радиальная скульптура сложная и состоит из: 1) обычной для всех семиретикулятных продуктид отчетливой ребристости и 2) продольных складок, отходящих от основания крупных игл преимущественно на передней половине брюшной створки.

Концентрические морщины пересекают висцеральную часть обеих створок, создавая при пересечении с ребрами типичный сетчатый орнамент. Наиболее интенсивно морщины развиты на макушечных склонах и плоской части ушек.

Иглы в значительном количестве рассеяны на брюшной створке, располагаются вдоль кардинального края и образуют несколько рядов или компактный пучок на ушках, особенно на их цилиндрически свернутой части.

На спинной створке часто наблюдаются отчетливые углубления, соответствующие местам расположения игл на противоположной створке.

Внутреннее строение в отношении мускульных и брахиальных отпечатков не отличается от такового у *Dictyoclostus*. Кардинальные валики у *Pugilis* обычно развиты очень интенсивно и часто переходят на бока спинной створки, создавая структуру, очень сходную с латеральными валиками у *Marginifera* и др. Наконец, характерной особенностью *Pugilis*, отражающейся и на внутреннем строении, является образование пластинчатых зон разной формы, о чем подробнее говорится ниже.

Сравнения. Наиболее близкими к *Pugilis* являются следующие роды: *Dictyoclostus*, *Productus* s. str., *Eomarginifera* и *Marginifera*.

Особенно близко к описываемому роду как по внешним, так и по внутренним признакам стоит *Dictyoclostus*, но их сходства и отличия были рассмотрены выше (стр. 90).

Все остальные роды отчетливо отличаются по своим внешним признакам и отдельным элементам внутреннего строения, но объединяются наличием пластинчатых образований на спинной створке.

Наиболее простым типом пластинчатых образований является пластинчатая зона, как она развита у видов, входящих в род *Pugilis*. Она представляет собой серию близко прилегающих один к другому шлейфов спинной створки. Число шлейфов чрезвычайно различно — у *P. rossicus* оно достигает 15 (рис. 52), тогда как у *P. pugiliformis* оно не более 3—4 (рис. 56), что уже приближается к строению пластинчатых образований у *Productus* s. str. Так же различна и длина отдельных шлейфов, причем всегда у форм, обладающих коленчатой спинной створкой, подобной *P. subscoticus* (рис. 39), они бываюТ длиннее, чем у видов, имеющих слабо вогнутую спинную створку, как, например, у *P. serpukhovensis* (рис. 31) или *P. luzhkiensis*.

Несмотря на близкое сходство в характере пластинчатых образований, *Productus* s. str. существенно отличается от *Pugilis* постоянным типом строения диафрагмы, сложенной 2 шлейфами и плоским пояском, окружающими висцеральный диск, и внешними признаками: очень тонкими

створками, сильно вытянутой в длину раковиной с длинным шлейфом, отсутствием продольных складок, приуроченных к основанию игл. Остальные элементы внутреннего строения — кардинальный отросток, септа, мускульные и брахиальные отпечатки — также имеют свои особенности.

Пластинчатые образования, известные под названием маргинального валика у *Marginifera* и особенно у *Eomarginifera*, чрезвычайно сходны по типу с пластинчатой зоной *P. rossicus* и других представителей *Pugilis*, обладающих короткими, но многочисленными шлейфами (например рис. 48).

У некоторых *Pugilis*, например *P. schwetzerovi*, кардинальный валик несколько отклоняется от смычного края и переходит на бока раковины, как у *Eomarginifera*, но не бывает зазубренным, как у последней, и не переходит в маргинальный валик, как у *Marginifera*. Наблюдаются и другие особенности внутреннего строения, сближающие эту группу *Pugilis* с *Marginifera*. Так, у некоторых *Pugilis*, например у *P. pugiliformis*, мускульные отпечатки на спинной створке являются почти гладкими, очень сходными с отпечатками аддукторов у *Marginifera*.

Все сказанное заставляет говорить о несомненном близком родстве этих групп продуктид. Однако различия между ними выступают достаточно отчетливо, что дает возможность легко отличать их друг от друга. Прежде всего они различны с внешней стороны — ни *Eomarginifera*, ни *Marginifera* не имеют характерной для *Pugilis* скульптуры из продольных складок, приуроченных к основанию игл. Неодинаково и распределение игл. У *Pugilis* нет характерных шести игл, расположенных на определенных местах брюшной створки, как у *Eomarginifera*. И наоборот, ни *Eomarginifera*, ни *Marginifera* не обладают пучками игл на ушках, как у *Pugilis*. Различны также размеры этих раковин — представители *Marginifera* и *Eomarginifera* никогда не достигают такого крупного размера, как *Pugilis*.

Наиболее древним представителем *Pugilis*, повидимому, является *P. bristolensis* M.-W. из турнейских слоев Великобритании (подзоны Z<sub>2</sub>). Он обладает характерной скульптурой, но складки, отходящие от основания игл, слабо выпуклы, и количество игл на брюшной створке незначительно. Залегающий выше (начиная с подзоны D) *P. scoticus* также характеризуется слабо выпуклой, радиальной скульптурой, которая становится более резко выраженной только у *P. pugilis*, распространенного главным образом в верхней части визе.

По-видимому, к роду *Pugilis* относится *D. muir-woodae* Raesck. из нижнего визе Вестфалии, описанный Пекельманом (1931, стр. 309) и обладающий спинной створкой, висцеральный диск которой окаймлен пояском (табл. 40, фиг. 1), очень сходным с таковым у *P. subscticus*.

Первые несомненные представители *Pugilis* в подмосковном карбоне появились в нижнем визе — в тульском горизонте. Это *P. subscticus*, очень близко родственник британскому виду *P. scoticus*.

Среди подмосковных *Pugilis* можно различить две группы, развивающиеся более или менее параллельно. Первая — это уже упомянутая выше группа *P. scoticus* и вторая — группа *P. pugilis*, первые представители которой появились здесь только в верхневизейское время. Развитие этих групп в подмосковном карбоне шло неодинаково и будет рассмотрено более подробно ниже (стр. 163). Здесь отмечу только, что ни один из видов *Pugilis* не переходит в средний карбон.

Род *Pugilis* распространен в нижнем карбоне Англо-Бельгийского бассейна и в визе Германии.

В СССР, кроме подмосковного карбона, виды *Pugilis* указываются Тихим из верхов визе Воронежской области (1941, 1941а) и Ротаем (1931,

1941) из верхнего визе и нижнего намюра Донбасса. На Урале и в Средней Азии виды, относящиеся к этому роду, не описаны, так же как неизвестны они в Сев. Америке и Китае. Однако не исключена возможность, что более внимательное изучение таких видов, как *D. crawfordvillensis* Well., обладающего грубой скульптурой, у которых иногда появляются неясные продольные складочки, выявит у них присутствие пластинчатой зоны и покажет их принадлежность к этому роду, область распространения которого тогда сильно расширится.

В подмосковном карбоне к роду *Pugilis* принадлежат следующие виды, описанные ниже: 1) *P. pugilis* (Phill.); 2) *P. aff. pugilis* (Phill.); 3) *P. serpuhovensis* sp. nov.; 4) *P. pugiloides* sp. nov.; 5) *P. subscticus* sp. nov.; 6) *P. ninae* sp. nov.; 7) *P. schwetzovi* sp. nov.; 8) *P. rossicus* sp. nov.; 9) *P. luzhkiensis* sp. nov.; 10) *P. tarussensis* sp. nov.; 11) *P. moshkovensis* sp. nov.; 12) *P. pugiliformis* (Jan.); 13) *P. sp.*

Возможно, что к этому же роду относится турнейский вид *P. (?) annae* sp. nov., обладающий очень слабо развитыми непостоянными продольными складками. Невозможность изучить спинную створку этого вида и установить на ней присутствие пластинчатой зоны не позволяет включить этот вид в описываемый род — он относится при описании к нему только условно, со знаком вопроса.

### *Pugilis pugilis* (Phill.) emend. Muir-Wood

Табл. 5, фиг. 1—2

*Productus pugilis* Muir-Wood 1928, стр. 133; табл. IX, фиг. 1 а — б. Там же синонимика.

*Productus (Dictyoclostus) pugilis* Demanet 1938, стр. 70; табл. VI, фиг. 21—23.

Имеется только два экземпляра неполной сохранности, несомненно, относящихся к виду Филлиппа, поэтому его диагноз дается по Мюр-Вуд.

**Д и а г н о з.** «Раковина около 60 мм высоты, 47 мм ширины и 34 мм толщины или 1 : 0.8 : 0.6 от квадратного до удлинненного очертания, с наибольшей шириной вдоль замка. Педальная створка с выпуклым висцеральным диском, коленчатая, образующая длинный, слегка изогнутый шлейф; бока крутые, субпараллельные; вентральная часть широкая, уплощенная или с синусом; умбональный угол 100°; ушки обширные, суживающиеся к кардинальным окончаниям. Брахиальная створка вогнутая. Ребра 14 на 10 мм на расстоянии 15 мм от умбо, становящиеся неправильными и изгибающимися на шлейфе. Концентрические морщины прослеживаются через весь висцеральный диск. На шлейфе иглы большого диаметра, ниже которых развиваются выпуклые продольные складки, вызывающие бороздчатость (fluting) шлейфа. Два ряда игл на ушках».

**Общая форма.** Раковина среднего размера, с длиной свыше 42 мм и шириной около 50 см. Брюшная створка сильно выпуклая, с максимальным изгибом в висцеральной части и более пологим в передней ее половине. Имеется слабо выраженный неглубокий синус, протягивающийся через всю створку от макушки до лобного края. Бока крутые, несколько расходящиеся. Спинная створка не наблюдалась.

**Смычный край** полностью не сохранился, но, по видимому, его длина несколько менее максимальной ширины раковины или равна ей.

**Макушка** сильно выпуклая, несколько выступающая за смычный край. Макушечный угол 100°. Макушечные склоны крутые, отчетливо отделяют висцеральную часть от хорошо развитых, несколько уплощенных треугольных ушек.



Радиальная ребристость неодинакова на всей брюшной створке. В задней части ребрышки тонкие, правильные, умеренно выпуклые, в количестве 16—17 на 10 мм, но на середине висцеральной области они становятся более грубыми, так что на этом пространстве насчитывается всего 10—11 ребер. Однако, начиная с места максимального перегиба створки, общий характер ребристости меняется. Ребра становятся тонкими — на 10 мм 16—18 ребер — и в то же время очень слабо выпуклыми, чем они резко отличаются от более рельефной ребристости на молодых стадиях роста раковины. Вместе с тонкой ребристостью на передней половине брюшной створки появляются то более, то менее резкие продольные складки, отходящие от основания игл. Эти складки наиболее резки у места своего возникновения и по направлению к лобному краю несколько сглаживаются. Складки, появившиеся первыми, расплываются, не достигнув лобного края.

Концентрические морщины в количестве около 20 пересекают висцеральную часть раковины, но особенно отчетливо выражены на макушечных склонах. Самые передние 4—5 морщин располагаются только на ушках и не переходят даже на макушечные склоны. В местах пересечения морщин с ребрами последние слегка вздуваются, что особенно заметно в области наиболее грубой ребристости.

Иглы возрастающего по направлению к лобному краю диаметра в довольно большом количестве рассеяны по всей брюшной створке, располагаясь в более или менее правильном шахматном порядке. Обычно у основания игл происходит бифуркация ребер, а на лобной половине створки и образование выпуклых продольных складок. Передние иглы, обладающие особенно большим диаметром — до 1.5 мм, имеют отверстия в полость раковины, окруженные на внутренней стороне створки возвышенным валиком. Иногда эти валики приобретают характер массивных трубок, возвышающихся над поверхностью более 1.0 мм (табл. 5, фиг. 2с). Иглы образуют, кроме того, ряд вдоль кардинального края, а 10—12 крупных игл группируются в пучок на ушках.

Внутреннее строение не наблюдалось.

Измерения имеющихся неполных экземпляров дают следующее:

Таблица 6

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р							Примечание
								10	20	30	40	50	60	70	
198/1171	ок. 40	67	—	24/2	—	—	100°	—	11	9	12	—	—	—	Табл. 5, фиг. 2
198/1112	ок. 42	78	—	28/2	26/2	—	100°	16	13	11	11	17	18	18	Табл. 5, фиг. 1

Изменчивость не могла быть изучена.

Сравнения. Описываемые экземпляры раковин довольно точно соответствуют описанию *P. pugilis* (Phill.), которое дает Мюр-Вуд. Экземпляр из Bolland, Yorkshire, хранящийся в коллекциях ПИН, отличается от подмосковных раковин только несколько менее отчетливыми концентрическими морщинами. Об отличиях этого вида от близких ему видов подробно говорится в работе Мюр-Вуд.

Распространение, стратиграфическая и фацальная приуроченность. *P. pugilis* довольно широко

распространен в нижнекаменноугольных морях, но, повидимому, он был подвержен очень сильной географической изменчивости, так что представители этого вида, описанные из разных районов, весьма отличаются один от другого. Так, в Германии Пекельманом (1931) выделена целая серия видов *P. aff. pugilis*, но среди них нет ни одного настоящего, полностью отвечающего диагнозу Мюр-Вуд.

По Мюр-Вуд (1928, стр. 136), *P. pugilis* встречается в подзоне D<sub>2</sub> и Jordanian. Однако Гарвуд и Гудир (Garwood and Goodyear 1924, стр. 205), описывая стратиграфию нижнего карбона в области Settle, приходят к выводу, что *P. pugilis* можно считать важным руководящим ископаемым только верхней части D<sub>2</sub>. Бём (Böhm 1935, стр. 162) указывает *P. pugilis* для верхней части визе Черных Гор, а Деманэ (Demagnet 1938, стр. 70) — из верхов визе района г. Динанта.

В СССР описываемый вид указывается из верхней части визе и нижней намюра Донбасса Ротаем и в верхах визе Воронежской области Тихим (1941, стр. 151).

Таким образом, *P. pugilis* встречается наиболее часто в верхневизейских отложениях. Описываемые подмосковные формы найдены в криноидном мергеле стешевского возраста, с. Лужки на р. Оке. Имеющийся у нас английский экземпляр также заключен в глинисто-мергелистую породу с крупными криноидеями.

Голотип вида, изображенный Филлипсом, повидимому, утерян; то-тип, весьма сходный с оригиналом, — экземпляр из коллекции проф. Гарвуда (Muir-Wood 1928, табл. IX, фиг. 2).

### *Pugilis aff. pugilis* (Phill.) emend. Muir-Wood

Табл. 5, фиг. 3

Измерения имеющегося единственного экземпляра показывают следующее:

Таблица 7

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠ А	Р						Примечание
								10	20	30	40	50	60	
148/2955	50	86	1.72	49	—	—	—	17	16	15	15	14	13	Табл. 5, фиг. 3

С р а в н е н и я. Описываемый экземпляр раковины довольно точно соответствует тому пониманию вида Филлипса, которое принимает Мюр-Вуд. Он отличается только несколько более тонкой ребристостью. На макушке в среднем на 10 мм 15—16 ребер, на лобной части их число колеблется от 11 до 16. Это обстоятельство, а также то, что из-за неполной сохранности нашего экземпляра на нем не удалось наблюдать расположение игл вдоль кардинального края и на ушках, заставляет отнести к идентификации его с британским видом с некоторой осторожностью и считать его только близким (affinis) *P. pugilis*.

Из подмосковных форм наиболее близок к описываемому *P. serpu-khovensis*, общей формой раковины и характером тонкой ребристости. Однако *P. aff. pugilis* отличается значительно меньшим количеством игл на всей брюшной створке, а также отсутствием вздутия ребер у основания игл на висцеральной части створки, столь характерных для *P. serpu-khovensis*.

Распространение, стратиграфическая и фациальная приуроченность. Имеющийся в изучаемой коллекции единственный экземпляр *P. aff. pugilis* происходит из штабелей окских известняков около с. Кондрова на р. Шане и найден Н. В. Кулясовой. В одном куске с ним обнаружена мшанка, определенная М. И. Шульга-Нестеренко как новый вид *Fenestella kondrovensis* Sch.-Nest. и как всякий новый вид не дающая определения возраста. Коралл, сохранившийся в этом же куске, определен Т. А. Добролюбовой как *Lithostrotion junceum* Flem. mut.  $\beta$ , который в подмосковном карбоне характеризует веневский горизонт.

*Pugilis serpukhovensis*<sup>1</sup> sp. nov.

Табл. 6, фиг. 1—4; табл. 7, фиг. 1—7; рис. 30—36

**Д и а г н о з.** Довольно крупная раковина 42—48 мм в длину и 45—50 мм в ширину, с сильно выпуклой брюшной и слабо вогнутой спинной створками. Тонкие радиальные ребра сохраняют ширину и направление до лобного края и раздваиваются и вздуваются у основания многочисленных игл. На передней половине раковины продольные складки. Концентрические морщины, резкие на висцеральных склонах, сглаживаются на макушечной части. На ушках иглы образуют пучок. На лобном крае спинной створки — пластинчатая зона. Висцеральная полость обширная, недифференцированная.

**О б щ а я ф о р м а.** Раковина с длиной, почти равной наибольшей ширине, которая приурочена к смычному краю. Брюшная створка с максимальной выпуклостью в висцеральной части. Широкий и неглубокий синус, начинается в 10—15 мм от конца макушки и прослеживается то более, то менее отчетливо до лобного края. Иногда синус почти отсутствует, заменяясь уплощенностью всей средней части створки. Бока раковины крутые на всем протяжении.

Спинная створка слабо вогнутая. Шлейф отсутствует (рис. 30).

Обе створки имеют умеренную толщину, которая увеличивается в области мускульных полей. Сколько-нибудь значительного утолщения створок у лобного края не наблюдалось, хотя на спинной створке интенсивно развита пластинчатая зона (рис. 31 и табл. 7, фиг. 1 b, c). Висцеральная полость обширная, постепенно суживающаяся к переднему краю.

**С м ы ч н ы й к р а й** равен наибольшей ширине раковины. На одном экземпляре брюшной створки с хорошо сохранившимся кардинальным краем наблюдается узкая, около 1 мм, желобчатая арча, которая не видна при сомкнутых створках (табл. 7, фиг. 7).

**М а к у ш к а** выпуклая, резко очерченная, узкая, слегка выступает за смычный край. Макушечный угол 90°, реже 80°. Кардинальные и макушечные склоны крутые, резко отделяющие макушку от отчетливо очерченных небольших ушек, у которых при полной сохранности отчетливо различаются плоская часть, занятая резкими морщинами, и цилиндрически свернутая, на которой располагается пучок игл.

**Р а д и а л ь н а я р е б р и с т о с т ь** довольно правильная, тонкая на всем протяжении раковины. На висцеральной части на 10 мм насчитывается 15—18 ребрышек. К лобному краю ребристость иногда становится более неправильной, а ребра либо сохраняют свою ширину (не более 12 ребер на 10 мм), либо делаются более тонкими. Ребра в попереч-

<sup>1</sup> Название дано по району (Серпуховский), откуда происходит большая часть представителей этого вида.

ном сечении округлые, умеренно выпуклые, с промежутками равной с ними ширины или несколько более узкими (на висцеральной части).

Количество ребер увеличивается преимущественно путем деления ребер на 2 и более около оснований игл. Ребра, возникшие здесь, обычно несколько вздуваются, образуя продольные складочки, особенно интенсивно развитые в передней половине раковины. У большинства раковин на макушке брюшной створки наблюдаются глубокие отпечатки обломков члеников криноидей, фрагменты которых иногда остаются включенными в раковину. Некоторые брюшные створки настолько испещрены этими отпечатками субстрата, на котором они лежали, что это даже затушевывает их обычную наружную скульптуру (табл. 6, фиг. 3).

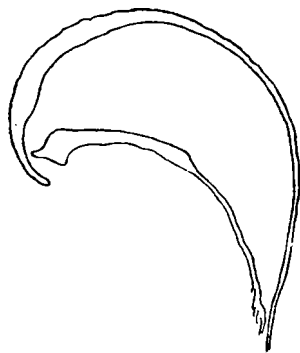


Рис. 30. *P. serpuchoensis* sp. n. Р. Беспуга, д. Харинские выселки, С<sup>1</sup><sup>st</sup>, 198/1114, (Т. С.). Продольный разрез через раковину; нат. вел.

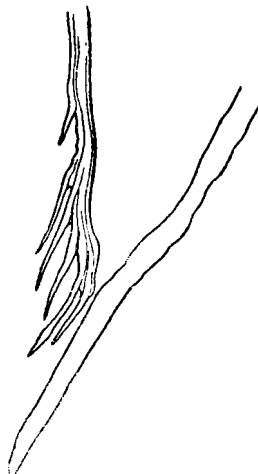


Рис. 31. То же, что и на рис. 30, пластинчатая зона на лобном крае спинной створки;  $\times 5$ .

Концентрические морщины начинаются от кардинального края в количестве около 10, отчетливо выражены на висцеральных склонах, где они раздваиваются. При переходе на макушку становятся неясными и образуют на ней слабо выраженный сетчатый орнамент. Передняя половина брюшной створки совершенно лишена концентрических морщин.

При хорошей сохранности поверхности раковины на ней можно наблюдать очень тонкие струйки нарастания, делающиеся в старческих стадиях очень неправильными. На спинной створке отчетливые, но нерезкие концентрические морщины пересекают всю поверхность, сменяясь у лобного края пластинчатой зоной. Здесь радиальная скульптура совершенно отсутствует, а концентрическая выражена налегающими черепичато одна на другую тонкими пластинками, хорошо видными как с поверхности раковины (табл. 6, фиг. 1 d), так и на продольном разрезе (табл. 7, фиг. 1 b, c; рис. 31). Совершенно аналогичная картина описана и изображена на табл. IX, фиг. 6 с Мюр-Вуддля *P. pugilis* mut. *senilis* M.-W.

Иглы разного размера в большом количестве рассеяны на брюшной створке, в более или менее правильном шахматном порядке. Диаметр игл постепенно увеличивается по направлению к лобному краю, причем следы

прикрепления даже самых маленьких иголок, располагающихся на макушке, видны отчетливо, благодаря сопровождающим иглы вздутым ребрам. Эта скульптура придает описываемому виду весьма характерный облик.

Ряд игл располагается вдоль смычного края. Насчитывается до 10 игл, увеличивающихся в диаметре по направлению к ушкам. Крупные иглы диаметром около 1 мм наблюдаются на цилиндрически свернутых концах ушек, где они образуют пучки, сложенные из трех тесно соприкасающихся рядов игл, отходящих от смычного края под углом около  $10^\circ$ . Длина этих игл, повидимому, была очень значительной — имеются экземпляры с иглами до 48 мм длиной (табл. 7, фиг. 2).



Рис. 32. 148/2952. Молодая раковина. мускульные отпечатки развиты очень слабо.



Рис. 33. 148/2963. Более взрослый экземпляр.

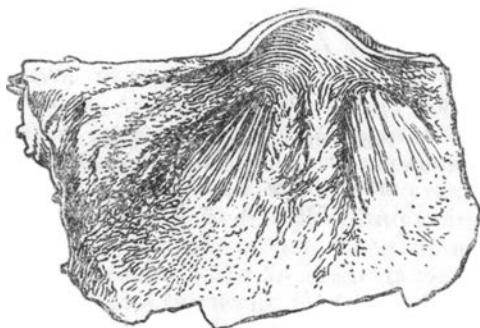


Рис. 34. 198/1118. Взрослый экземпляр с резко рельефным мускульным полем.



Рис. 35. 148/2950. Старческий экземпляр, мускульные отпечатки очень массивны.

Рис. 32—35. *P. serpukhovensis* sp. n. Р. Ока, с. Глазечня  $S_1^{st}$ , (А. И.);  $\times 1.5$   
Внутреннее строение брюшных створок разных возрастных стадий.

Наконец, на некоторых раковинах иглы образуют короткий, но отчетливый ряд, располагающийся в месте перехода висцеральной области в ушки, подобно тому, как это наблюдается у представителей *Antiquatonia*. В отличие от последних, ряд игл не сопровождается здесь образованием складки или резкой бороздки. Иногда этот короткий ряд бывает развит только на одной стороне створки, полностью отсутствуя на другой (обр. 198/1118).

На спинной створке следов прикрепления игл не имеется, но на всей ее поверхности рассеяны в шахматном порядке небольшие углубления, напоминающие по своему расположению иглы брюшной створки (табл. 6, фиг. 1d).

Внутреннее строение. На брюшной створке сильно развитое мускульное поле из неправильно бугорчатых, сильно выпуклых, вытянутых в длину аддукторов и треугольно-округлых продольно-штриховатых дидукторов. На молодых раковинах мускульные отпечатки слабо заметны и едва выступают на внутренней поверхности створки. Размеры аддукторов у более старых раковин достигают 21 мм в длину, 10 мм в ширину (оба отпечатка) и 3—4 мм в высоту. С возрастом происходит разрастание мускульного поля к лобному краю перекрытие его нефункционирующих частей мозолистым образованием тонкоструйчатого строения (рис. 32—35, табл. 7, фиг. 4, 5, 6).

На спинной створке кардинальный отросток располагается на резко выраженном довольно высоком кардинальном валике, протяжение которого до конца смычного края наблюдать не удалось. Кардинальный отросток имеет обычную как для *Dictyoclostus*, так и для *Pugilis* форму

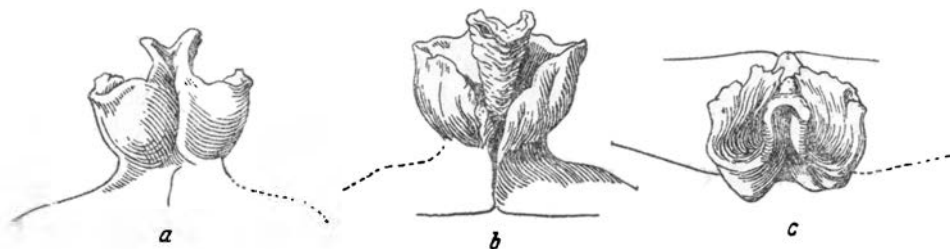


Рис. 36. *P. serpukhovensis* sp. n. Р. Ока, д. Пасхаловка,  $C_1^{st}$ , 148/2963, (А. И.). Кардинальный отросток;  $\times 7$ .  
а — вентральный вид; б — дорзальный вид; с — вид сзади.

(табл. 7, фиг. 3 б, с, д, рис. 36) — это массивный выступ, выходящий на 3 мм за смычный край спинной створки и имеющий 3 мм ширины. На вентральной его части имеются два резко выраженных вздутия, разделенных глубоким и узким желобком, входящим в центральную часть отростка. С дорзальной стороны — это типичный трехлопастной кардинальный отросток с резко выраженными штрихами от прикрепления мускулов на лопастях. На боковых лопастях штрихи косые, на центральной образуют рисунок «елочкой».

Срединная септа, у основания кардинального отростка широкая и невысокая, затем суживается, приобретает ланцетовидную форму и достигает в таком виде приблизительно середины спинной створки.

Мускульные отпечатки приблизительно треугольной формы с широким основанием треугольника, примыкающим к септе, очень напоминающие по очертаниям мускульные отпечатки *Antiquatonia*. На возвышенном поле отпечатков наблюдаются очень рельефные дендритовидные углубления — места прикрепления мускулов. Брахиальные отпечатки и характер внутренней поверхности спинной створки не наблюдались.

Измерения наиболее полно сохранившихся экземпляров показывают следующее (табл. 8, стр. 114).

Последний экземпляр является несколько уклоняющейся формой — он имеет более грубую ребристость в средней части раковины.

Возрастные изменения и изменчивость. Возрастные изменения следующие: 1) увеличение длины раковины и образование на спинной створке пластинчатой зоны; 2) увеличение выпуклости брюшной створки и расширение висцерального пространства;

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р						Примечание
								10	20	30	40	50	60	
198/1113	48	80	1.67	48	48	1	90°	14	16	15	14	8	13	Голотип, табл. 6, фиг. 1
198/1086	42	75	1.78	45	45	1	90°	—	17	14	16	13	14	Табл. 6, фиг. 3
198/1087	43	90	2.09	44	—	—	90°	18	16	18	16	16	14	
148/2265	48	88	1.83	48	—	—	80°	18	15	15	14	15	—	Табл. 6, фиг. 4
198/1112	41	83	—	50	—	—	90°	18	15	11	11	15	16	

3) увеличение общей толщины створок и всех структурных элементов внутреннего строения; 4) увеличение диаметра всех игл по направлению к лобному краю и стирание мелких игл в макушечной части; 5) образование все более интенсивных продольных складок на висцеральной части брюшной створки.

Описываемый вид отличается сравнительно небольшой изменчивостью, проявляющейся в изменениях следующих признаков: 1) размер раковины колеблется от 42 до 50 мм; 2) количество ребер в средней части раковины — от 11 до 18 на 10 мм; 3) количество и интенсивность продольных складок; 4) интенсивность развития синуса; 5) присутствие короткого ряда игл, ограничивающего ушки; 6) величина макушечного угла.

**С р а в н е н и я.** *P. serpukhovensis* очень сходен с *P. pugilis* (Мюр-Вуд 1928, стр. 133—139, табл. IX, фиг. 1, 2—5).

Особенно сходными являются: общие размеры и форма раковины; характер и распределение игл на висцеральной части брюшной створки и их связь с продольными складками в передней половине створки; образование пластинчатой зоны на лобном крае спинной створки. Однако следующие отличия не позволяют полностью отождествить подмосковные формы с английскими: 1) у подмосковных раковин иглы образуют, кроме ряда вдоль кардинального края, ясные три короткие ряда на ушках и группируются здесь в пучки, тогда как у британского вида отмечается присутствие только двух рядов крупных игл, отходящих от смычного края под небольшими углами и не образующих, повидимому, пучка; 2) на спинной створке подмосковных форм располагаются многочисленные отчетливые углубления, соответствующие местам расположения игл на брюшной створке, чего не отмечается у британских представителей *P. pugilis*; 3) количество игл на брюшной створке у подмосковной разновидности больше и расположение их более правильно, чем у британского вида; 4) у подмосковных форм ребристость более тонкая и правильная на всем протяжении раковины, тогда как у британского вида ребристость на передней части раковины становится весьма неправильной (I. c., табл. IX, фиг. 1). По ширине ребер к виду Филлипса подходят ближе только наши отдельные уклоняющиеся экземпляры. Правда,

«экземпляры *Pr. pugilis* из Joredalian series Иоркшира имеют, как правило, более квадратный висцеральный диск и более тонкую ребристость, чем это нормально для этого вида» (Мюр-Вуд 1928, стр. 139). Возможно, что эти уклоняющиеся британские формы *P. pugilis* наиболее близки к описываемому виду, как морфологически, так и по времени их распространения.

Сказанное полностью относится также к *P. pugilis* из области Динанта, описанному и изображенному Деманэ (1938, стр. 70, табл. VI, фиг. 21—23) и не отличающемуся, по данным этого автора, от типичных английских представителей этого вида.

Пебельман (1931) описывает под отдельными цифровыми обозначениями 4 вида *Dictyoclostus* aff. *pugilis* из нижнего карбона Германии, но ни одна из этих уклоняющихся форм не имеет сходства с описываемым видом.

Непосредственное сравнение наших раковин с *P. pugilis* из намюра Донецкого бассейна (колл. № 5533 Ротая в Центр. геол. музее им. Чернышева в Ленинграде) показало, что два донецких экземпляра имеют неполную сохранность и не похожи один на другой. Экземпляр, происходящий из Запал-Тюбе, очень близко сходен с описываемым видом по характеру игл и связанных с ними складок, но отличается несколько более грубой ребристостью. Второй экземпляр совершенно отличен от подмосковных форм по скульптуре и по очертанию цилиндрически свернутых ушек, придающих раковине вытянутую в ширину форму.

Из подмосковных продуктид наиболее близким к описываемому виду является *P. aff. pugilis*, который сходен с ним как общей формой раковины, так и тонкостью радиальной ребристости. Однако большое количество игл у *P. serpukhovensis*, так же как и характерные вздутия ребер у их основания, делают скульптуру этого вида настолько специфической, что она легко отличается от всех близких форм. Несколько сходным является также *P. rossicus* sp. n., происходящий из слоев михайловского возраста. Более детальное сравнение их приводится при описании последнего вида (стр. 143).

Распространение, стратиграфическая и фациальная приуроченность. Все *P. serpukhovensis* происходят из стешевской толщи и при этом преимущественно из ее криноидной или криноидно-мергелистой фации. Имеется только один неполный экземпляр из стешевских глин, один экземпляр из известняка, не чисто криноидного, а с большой примесью колониальных кораллов (*Lithostrotion*) и мшанок, и, наконец, три экземпляра из мергелей, отчасти доломитовых из района развития серпуховских пород в Ржевском Поволжье. Последние три формы имеют неполную сохранность и я отношу их к этому виду с некоторой долей сомнения.

В толстослойстых криноидных известняках близ д. Харинские выселки на р. Беспуте, где было собрано значительное число экземпляров описываемой формы, наблюдается скопление фауны отдельными крупными гнездами с весьма разнообразным видовым составом. Раковины располагаются в гнезде в полном беспорядке, но все отличаются прекрасной сохранностью: большинство продуктид сохранило обе створки и длинные иглы, протягивающиеся во все стороны на большое расстояние. Наряду с этим нередко встречаются и разрозненные створки, но также имеющие прекрасную сохранность всех элементов своей внешней и внутренней скульптуры. Размеры раковин, толщина их створок не имеют сколько-нибудь заметного влияния на концентрацию фауны в разных слоях — в одном гнезде имеются и крупные и мелкие формы.



В качестве примера можно привести состав одного такого гнезда фауны в чистом светлосером криноидном известняке: *Gigantella latissima* (Sow.) var. *giganteiformis* Liss.— 6 экз. и много обломков; *Dictyoclostus pinguis* M.-W. var. *munda* nov.— 10 экз.; *Pugilis serpukhovensis* sp. nov.— 8 экз.; *Buxtonia scabricula* (Mart.)— 2 экз.; *Avonia youngiana* (Dav.)— 5 экз.; *Eomarginifera praecursor* M.-W.— 1 экз.; *E. longispina* (Sow.)— 1 экз.; *Productus* sp.— 3 экз.; *Spirifer gröberi* Schw.— 5 экз.; *Strephorhynchus* sp.— 4 экз. и много обломков; *Athyris ambigua* Sow.— 1 экз.; мшанки; *Lithostrotion*.

Приведенный состав не исчерпывает собой состава всего гнезда фауны, а только его части, привезенной для камеральной работы и отпрепарованной. Повидимому, мы имеем здесь танатоценоз, но составляющие его остатки животных не подвергались дальнему переносу и находились при жизни где-то совсем рядом.

Из сказанного видно, что *P. serpukhovensis* относится к группе стенофациальных видов, приуроченных к мелководным криноидным и мергелистым фациям.

Имеется 46 экземпляров, происходящих из следующих мест Подмосковного бассейна:

C<sub>1</sub><sup>st</sup>— р. Ока, с. Лужки, криноидные мергеля — 7 экз. (А. И.), 3 экз. (Т. С.) и 1 экз. (Т. А. Добролюбова); с. Глазечня, криноидные мергеля — 4 экз. (А. И.) и 1 экз. (М. Ш.); д. Ланьшино — 1 экз. (Т. С.); д. Пасхаловка, серые глины — 1 экз. (А. И.); р. Беспута, с. Торопово, криноидный мергелистый известняк — 13 экз. (Т. С.); д. Харинские выселки, криноидный известняк — 6 экз. (Т. С.); р. Скнига, пог. Пятницы, криноидный известняк — 2 экз. (Т. А. Добролюбова), 1 экз. (Т. С.); р. Сулома; у д. Анофриевки, криноидный известняк — 3 экз. (Т. С.); с. Никольское, криноидный известняк — 1 экз. (И. В. Кузнецов); р. Железинка к северу от с. Богородицкого, криноидный известняк — 2 экз. (Т. С.); с. Вашана, д. Заикино, мергель — 1 экз. (Т. А. Добролюбова).

C<sub>1</sub><sup>sup</sup> р. Волга, д. Тетюева, мергель — 2 экз. (А. И.); Бенский порог, доломитовый мергель — 1 экз. (А. И.).

Голотип № 198/1113, C<sub>1</sub><sup>st</sup>, с. Лужки (табл. 6, фиг. 1).

### *Pugilis pugiloides*<sup>1</sup> sp. nov.

Табл. 5, фиг. 4

*Productus (Dictyoclostus)* sp. 1 aff. *pugilis* Raeskelmann 1931, стр. 288; табл. 35, фиг. 4а — d.

Д и а г н о з. Раковина удлиненно-овального очертания, около 40 мм длины. Брюшная створка сильно выпуклая, со слабо развитым синусом, ребристость тонкая, отчетливая, несколько утолщающаяся в средней части створки и очень тонкая, слабо выпуклая на лобной половине. Концентрические морщины отчетливые на всем протяжении. На передней половине брюшной створки интенсивные продольные складки, отходящие от основания крупных игл. Иглы в умеренном количестве по всей брюшной створке, вдоль смычного края, и образуют небольшой пучок на ушках. Спинная створка с плоским висцеральным диском. Висцеральная полость обширная.

<sup>1</sup> Названием подчеркивается сходство с *P. pugilis*.

Общая форма раковины несколько вытянута в длину, овальная. Брюшная створка сильно выпуклая в висцеральной части и более полого изогнутая в передней половине, с крутыми боками и неглубоким более или менее отчетливо выраженным синусом, расплывающимся к лобному краю.

Спинная створка полностью не наблюдалась. Ее висцеральный диск совершенно плоский. Висцеральная полость обширная.

Смычный край имеет длину немного менее наибольшей ширины раковины, которая приурочена к ее передней части.

Макушка сильно выпуклая, несколько нависающая над смычным краем. Макушечный угол  $100^\circ$ . Макушечные склоны крутые, резко отделяющие висцеральную часть от небольших треугольных уплощенных ушек.

Радиальная ребристость отчетливая, особенно в висцеральной части, в передней половине она делается более тонкой и менее выпуклой. Близ носика на 10 мм насчитывается 16 ребер, на висцеральной части 10—12 ребер, а ближе к лобному краю на этом пространстве их располагается до 16—18. О таком утончении ребристости в лобной половине раковины Пекельман в описании не упоминает, но она отчетливо видна при сравнении его изображений на табл. 35, фиг. 4а и 4б.

Ребристость на висцеральном диске спинной створки соответствует таковой на брюшной.

В лобной половине брюшной створки резкая продольная складчатость, интенсивно сминающая всю створку до лобного края. Складки возникают у основания игл и, не сглаживаясь, сохраняются выпуклыми на всем своем протяжении.

Концентрические морщины особенно отчетливы на ушках и макушечных склонах, где они почти все раздваиваются и, расширяясь и несколько сглаживаясь, переходят на висцеральную область брюшной створки в количестве около 20. При пересечении с ребрами последние слегка вздуваются, образуя характерный сетчатый орнамент. В области развития продольных складок концентрические морщины отсутствуют. На спинной створке морщины занимают весь висцеральный диск.

Иглы в небольшом количестве рассеяны по всей брюшной створке. Их диаметр заметно возрастает по направлению к лобному краю. Иглы располагаются, кроме того, вдоль смычного края и группируются в небольшой пучок на ушках.

Внутреннее строение не наблюдалось.

Измерения очень неполны, вследствие неполной сохранности имеющихся раковин.

Таблица 9

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	Д/Ш	∠ А	Р					Примечание
								10	20	30	40	50	
148/2956	ок. 40	70	—	ок. 42	—	—	$100^\circ$	16	13	—	14	18	Голотип, раковина несколько деформирована; табл. 5, фиг. 4

Изменчивость не могла быть изучена.

**С р а в н е н и я.** Описываемая форма соответствует описанию и изображениям, данным Пекельманом для *D. sp. 1 aff. pugilis*. Особенно сходными являются тонкая ребристость раковины и ее интенсивная складчатость на всей передней половине брюшной створки. Плохая сохранность поверхности раковины не позволила, однако, наблюдать здесь поперечный ряд игл, являющихся по свидетельству Пекельмана одной из характерных особенностей этой группы форм.

Указанные особенности скульптуры надежно отличают описываемый вид от всех остальных подмосковных представителей *Pugilis*. От особенно близкого по ребристости вида *P. serpukhovensis* он отличается своим меньшим размером и значительно меньшим количеством игл, особенно на висцеральной части раковины, равно как и не таким правильным их расположением.

Хотя в изучаемой коллекции имеется только 3 экземпляра описываемой формы, но то обстоятельство, что тождественные раковины были описаны Пекельманом из Силезии, говорит о постоянстве их отличительных морфологических признаков и о возможности поэтому выделения их в самостоятельный вид, близко родственный *P. pugilis*.

**Р а с п р о с т р а н е н и е, ф а ц и а л ь н а я и с т р а т и г р а ф и ч е с к а я п р и у р о ч е н н о с т ь.** *D. pugiloides* встречается в подмосковном карбоне очень редко и приурочен к основанию протвинских слоев. Повидимому, это была форма, обитавшая в мелководных условиях, так как она залегает в грубо криноидном известняке вместе с крупными *Gigantella superba* Sar., *G. edelburgensis* (Phill.) и другими крупными продуктидами.

В Силезии формы, соответствующие описываемому виду, залегают в линзах известняка верхней части кульма и также редки.

Имеется 3 экземпляра из следующих мест южного крыла Подмосковного бассейна:

С<sub>1</sub><sup>р</sup> — р. Лужа, Пироговский овраг — 1 экз. (Т. С.); р. Нечайка — 2 экз. (Т. С.).

Голотип № 148/2956, С<sub>1</sub><sup>р</sup>, р. Нечайка (табл. 5, фиг. 4)

### *Pugilis subscoticus*<sup>1</sup> sp. nov.

Табл. 8, фиг. 1—5; табл. 9, фиг. 1—7; табл. 10, фиг. 1—5; рис. 37—46

**Д и а г н о з.** Раковина с длиной и шириной около 35—40 мм. Брюшная створка средневыпуклая. Отчетливый неглубокий синус на всей створке или только в области макушки. Ушки из двух частей: 1) плоской, примыкающей к макушечным склонам, и 2) цилиндрически скрученной на концах. Спинная створка с плоским висцеральным диском, пластинчатой зоной и редко сохраняющимся длинным шлейфом. Радиальная ребристость правильная, в среднем, на висцеральной части на 10 мм 11—14 ребер. Концентрические морщины, резкие на макушечных склонах и ушках, сглаживаются на макушке. Иглы, в умеренном количестве на всей брюшной створке, образуют ряд вдоль кардинального края и два ряда на цилиндрической части ушек. В лобной части створки от игл отходят слабые продольные складки.

**О б щ а я ф о р м а.** Раковины среднего размера с очень изменчивой общей формой. Типичны экземпляры округленно-квадратного очертания, с длиной приблизительно равной ширине — около 35—40 мм. Брюшная створка равномерно изогнутая, с максимальной выпуклостью в передней

<sup>1</sup> Название подчеркивает близость к *P. scoticus* (Sow.).

части висцеральной области, где иногда даже намечается неявно выраженная коленчатость. На расстоянии около 10 мм от кардинального края на макушке возникает широкий и неглубокий синус, прослеживающийся отчетливо до лобного края или сменяющийся здесь некоторой уплощенностью створки. Нередки экземпляры, у которых синус развит только в области макушки или отсутствует полностью. Бока раковины крутые и выпуклые на всем их протяжении.

Некоторые раковины более полно сохранили шлейф, от присутствия которого форма раковины становится сильно вытянутой в длину (табл. 8, фиг. 3). В то же время бока раковины у лобного края расширяются (табл. 9, фиг. 1 a, b).

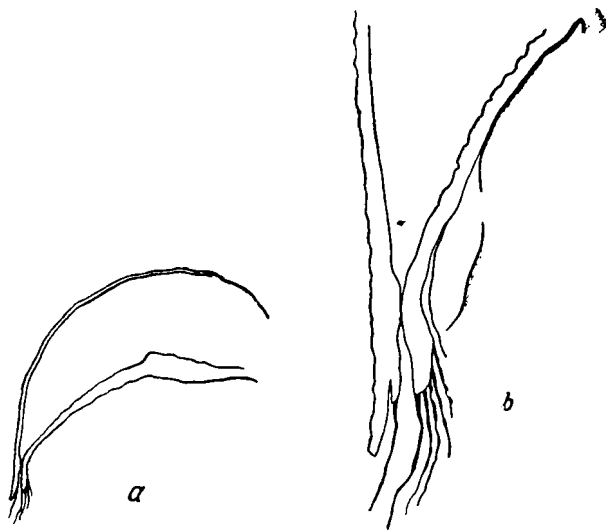


Рис. 37. *P. subscoticus* sp. nov. Р. Жиздра, с. Усты, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2866, (Т. С.).

а—продольный разрез раковины; немного увеличено; б—то же, область пластинчатой зоны;  $\times 6$ .

Спинная створка в висцеральной части почти плоская, но образует довольно резкий коленчатый перегиб при переходе в область шлейфа. Имеется слабо выраженное срединное седло, соответствующее синусу брюшной створки. Висцеральная полость обширная, дифференцированная.

Обе створки тонкие, с заметным утолщением только в области расположения мускульного поля и пластинчатой зоны на спинной створке.

Все доступные для наблюдения спинные створки снабжены у лобного конца висцерального диска пластинчатой зоной, развитой то более, то менее интенсивно и хорошо видной невооруженным глазом как с внешней стороны створки (табл. 9, фиг. 5a), так и в продольном разрезе (табл. 9, фиг. 6; рис. 37, 39). Однако на ряде продольных распилов раковин с неотпрепарованным из породы лобным краем можно видеть, что после пластинчатой зоны обе створки продолжают нарастать по лобному краю и образуют длинный шлейф (рис. 38, 40), обычно обламывающийся при извлечении ископаемого из породы. На некоторых раковинах в месте образования пластинчатой зоны возникает коленчатый уступ, особенно интенсивно развитый в центральной части створки и уменьшающийся к ее

бокам (табл. 10, фиг. 4). Этот уступ в виде пояска окаймляет висцеральный диск спинной створки и весьма напоминает по виду типичный поясок диафрагмы у представителей рода *Productus*. Иногда этот переход к шлейфу заметен очень резко на наружной поверхности брюшной створки в виде более или менее отчетливого пояска, окаймляющего висцеральную область и особенно выделяющегося на несколько облученных раковинах (табл. 8, фиг. 3 а, с).

Однако в большинстве случаев пластинчатая зона не образует на внутренней поверхности створки резко выраженного уступа (табл. 10, фиг. 5b). Повидимому, этот признак находился у описываемого вида в стадии интенсивной изменчивости.

Длина смычного края обычно равна наибольшей ширине раковины, но у форм с хорошо сохранившимся шлейфом последняя при-

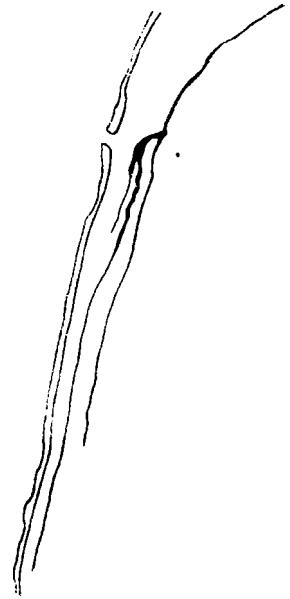
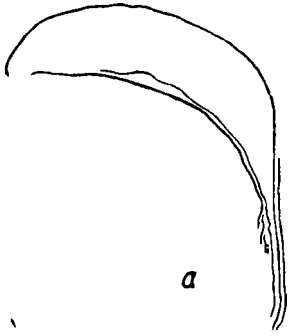


Рис. 38. *P. subscoticus* sp. nov. Г. Тула, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/3020, (А. И.).

а — продольный разрез раковины; немного увеличено; б — то же, область пластинчатой зоны;  $\times 6$ .

Рис. 39. *P. subscoticus* sp. nov. Р. Жиздра, с. Усты, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/3021, (Т. С.).

Продольный разрез области пластинчатой зоны;  $\times 6$ .

Рис. 40. То же, 148/2867.

урочена к передней части раковины. При хорошей сохранности кардинального края брюшной створки на ней можно наблюдать узкую желобчатую арею с почти параллельными краями, протягивающуюся вдоль всей смычной линии. Ширина ее в самом широком месте близ треугольного дельти-

риального отверстия едва достигает 0.7 мм и уменьшается до 0.5 мм в области ушек (табл. 9, фиг. 3 d, рис. 43). На поверхности ареи видна тонкая продольная параллельная штриховатость. При смыкании створок арея полностью закрывается спинной створкой.

Макушка выпуклая и слегка выступает за смычный край. Макушечный угол 90—100°. Крутые, выпуклые макушечные склоны отчетливо отделяют макушку от хорошо развитых ушек.

Последние имеют сложную форму и редко сохраняются полностью. Их часть, примыкающая к макушке, плоская, треугольная, занята глубокими концентрическими морщинами; часть ушек, примыкающая к концам кардинального края, также имеет треугольную форму, но вытянутую в длину перпендикулярно к смычному краю. Она несколько цилиндрически свернута, отделена от первой части почти отвесным уступом боковых краев раковины и связана с первой плоской частью только узкой, около 2 мм, площадкой вдоль смычного края. У большинства раковин эта цилиндрически свернутая часть ушек бывает обломана. Хорошо сохранившиеся ушки видны на табл. 8, фиг. 1 a, с и фиг. 5, где как раз на цилиндрически свернутой части ушек располагаются длинные иглы.

Радиальная скульптура состоит из умеренно выпуклых, довольно правильных ребер. Количество ребер на 10 мм колеблется от 10 до 18 в зависимости от места, где произведено измерение и от некоторой индивидуальной изменчивости. Ребра округлые в поперечном сечении, разделены довольно глубокими бороздками, которые бывают обычно уже ребер, но могут достигать и одинаковой с ними ширины. Это происходит преимущественно перед появлением серии новых ребер, которые заполняют ставшие слишком широкими промежутки. Увеличение количества ребер происходит главным образом путем бифуркации, интеркаляция наблюдается реже и бывает приурочена к боковым частям раковины. Вновь появившиеся ребра быстро приобретают ширину первоначальных.

Кпереди от игл, на лобной половине створки, ребра почти всегда раздваиваются и вздуваются, образуя продольные складки; тонкие шипики на висцеральной части раковины не оказывают никакого влияния на ребристость. У многих форм, отклоняющихся от типа, вздутые ребер у основания игл на лобной части створки сопровождаются образованием здесь целого пучка ребер и интенсивно выраженных продольных складок, сходных с таковыми у *P. pugilis* (табл. 9, фиг. 3 c).

В лобной части раковины ребристость становится неправильной, особенно на длинном шлейфе.

Радиальная скульптура спинной створки отличается несколько меньшей выпуклостью ребер и более широкими бороздками между ними. Так как обе створки тонкие, то ребристость ясно отражается на их внутренней поверхности.

Концентрическая скульптура выражена отчетливо только в умбональной части брюшной створки, на макушечных склонах и на плоской части ушек, где морщины подходят к самому смычному краю. На цилиндрически свернутую часть ушек морщины не заходят. На висцеральной части морщины прослеживаются с трудом и неодинаково у отдельных экземпляров, однако вздутые ребер в местах пересечения их морщинами создает отчетливый сетчатый орнамент. Количество более или менее ясно видимых морщин колеблется в пределах 15—20.

На спинной створке концентрическая скульптура выражена более отчетливо.

При хорошей сохранности поверхностного слоя раковины на ней видны тонкие линии нарастания, покрывающие равномерно всю раковину. Вблизи лобного края брюшной створки они сменяются иногда концентрическими

неправильными уступами, ограничивающими ступенчатые выходящие один из-под другого слои нарастания. По этим уступам очень хорошо видно, что брюшная створка в этих стадиях нарастала главным образом в своей средней части и совершенно не росла по смычному краю (табл. 8, фиг. 2 b, c, рис. 41).

На спинной створке интенсивно развита пластинчатая зона, в которой пластины нарастания располагаются тем теснее одна к другой, чем ближе к лобному краю они лежат. Нормальная скульптура раковины здесь совершенно отсутствует (табл. 9, фиг. 5 a). Так же как и брюшная створка, спинная нарастала в этих стадиях преимущественно в своей средней части, поэтому на боковых частях раковины пластинчатая зона обычно не образуется.

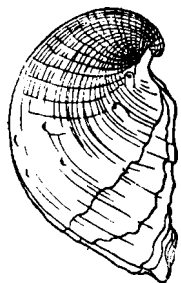


Рис. 41. *P. subscoticus* sp. nov. Р. Шать, с. Урусово, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2376, (Т. С.). Брюшная створка с резкими ступенями нарастания, показывающими неравномерный рост — более интенсивный в средней части раковины и уменьшающийся к кардинальному краю. Немного увеличено.

Иглы в довольно значительном количестве на всей поверхности брюшной створки. Но на висцеральной части они очень тонки и наблюдаются на раковине только при благоприятных условиях сохранности. Это очень тонкие шипики, выходящие из вершины ребер слегка наклонно к поверхности раковины. По мере приближения к лобному краю диаметр игл сильно увеличивается и у самого переднего ряда достигает 1 мм, реже 1.5 мм. Одновременно с увеличением диаметра увеличивается и количество игл, сохранившихся на раковине, а их расположение на поверхности створки все более приближается к перпендикулярному.

Как уже упоминалось, впереди от оснований игл в передней части раковины отходят слабые продольные складки.

Кроме вентральных игл, имеется ряд игл вдоль смычного края. Появляясь на некотором расстоянии от носика и постепенно увеличиваясь в диаметре, иглы достигают ушек в их цилиндрически свернутой части. Здесь этот ряд отклоняется от смычной линии под углом около 10° и переходит на ушки уже в виде довольно крупных (0.5—1 мм диаметром) игл, сохраняющих и здесь свое линейное расположение. В месте отклонения от смычного края первого ряда игл возникает второй ряд, переходящий на ушки параллельно

первому. Каждый ряд на ушках имеет 4—5 игл; вдоль кардинального края от носика до ушек насчитывается 6—8 игл.

Независимо от описанных рядов игл на ушках, у некоторых раковин наблюдается ряд то более, то менее крупных игл на границе ушек с макушечными склонами. Этот ряд состоит из 3—4 далеко отстоящих друг от друга игл, возникающих на некотором расстоянии от кардинального края и редко достигающих сколько-нибудь значительного диаметра.

Длина игл как на ушках, так и на всей поверхности раковины была значительной, однако почти всегда иглы обламываются при извлечении раковины из породы. Наиболее длинная игла, которую удалось отпрепаровать, на ушке имеет длину 45 мм, причем конец ее явно обломан. На всех длинных иглах наблюдается их постепенное утоньшение по направлению к свободному концу. Так, упомянутая сорокапятимиллиметровая игла имеет ширину у основания 0.9 мм, а у конца только 0.6 мм.

Все более или менее крупные иглы имеют отчетливые отверстия на внутренней поверхности раковины, причем нередко вокруг этого отверстия образуются валики (рис. 42). На спинной створке игл не обнаружено, так же как и точечных углублений, встречающихся часто у представи-

телей рода *Pugilis* и соответствующих по своему расположению местам нахождения игл на брюшной створке.

Внутреннее строение. На брюшной створке, на расстоянии 5—6 мм от носика, располагается мускульное поле. В центре его находятся удлиненные узкие аддукторы, тесно соприкасающиеся один с дру-

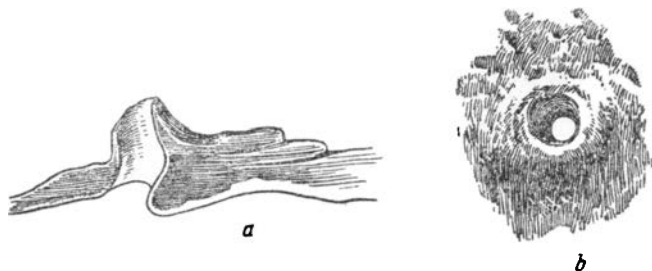


Рис. 42. *P. subscoticus* sp. nov. Г. Тула, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2349, (А. И.).

а;— продольный разрез через основание крупной иглы в лобной части брюшной створки;  $\times 8$ ; б — основание иглы, окруженное на внутренней стороне створки кольцевым валиком;  $\times 8$ .

гим. Их длина 10—12 мм, ширина каждого отпечатка 2—2.5 мм. Следы прикрепления мускулов выпуклые, неправильно ветвистые. У молодых раковин они слабо выпуклы, тогда как у более старых становятся очень рельефными и возвышаются над поверхностью прилегающих к ним отпечатков дидукторов на 1.5—2 мм (табл. 10, фиг. 1б, рис. 43).

По обеим сторонам отпечатков аддукторов, тесно к ним примыкая, располагаются радиально-штриховатые следы прикрепления дидукторов округленно треугольной формы с вершиной, обращенной к смычному краю. Их длина около 10 мм и ширина в наиболее широкой передней части 8—9 мм. На некоторых раковинах видно образование мозолистого утолщения, занимающего вершины треугольников дидукторов.

Вся внутренняя поверхность створки, не занятая мускульным полем, усеяна мелкими точечными углублениями и несет следы внешней радиальной ребристости, за исключением области носика, которая вплоть до мускульного поля имеет совершенно гладкую неточечную поверхность.

На спинной створке (рис. 44—46) вдоль кардинального края располагается резко выраженный валик. Он слегка изгибается назад в месте прикрепления кардинального отростка, а подходя к ушкам, отступает от смычного края и несколько сглаживается. Отсюда валик переходит на бока створки и постепенно исчезает, не достигнув переднего края висцеральной области. Максимальная ширина валика 1—1.4 мм и приурочена к его части, примыкающей к кардинальному отростку.

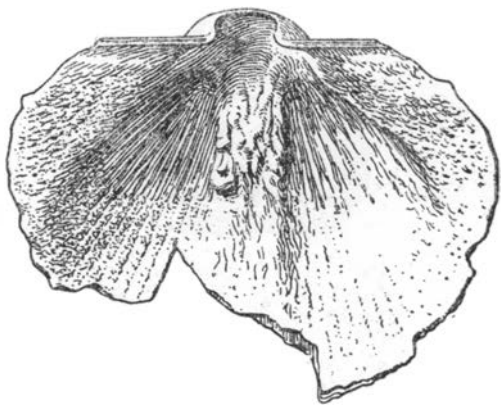


Рис. 43. *P. subscoticus* sp. nov. Г. Тула, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2379, (А. И.). Внутреннее строение брюшной створки. Видны area и мускульное поле;  $\times 1.5$  (несколько реставрировано).



Кардинальный отросток взрослых раковин с дорзальной стороны трехлопастной, с двойной центральной лопастью, с вентральной стороны массивный, с квадратными очертаниями, очень сходный с рисунками кардинального отростка *Pr. semireticulatus* Mart. var. *inca* d'Orb. у Козловского (1914, стр. 13, рис. 5). Кардинальный отросток выступает за линию смычного края на 2.5—3 мм (табл. 10, фиг. 2 б, 5 б).

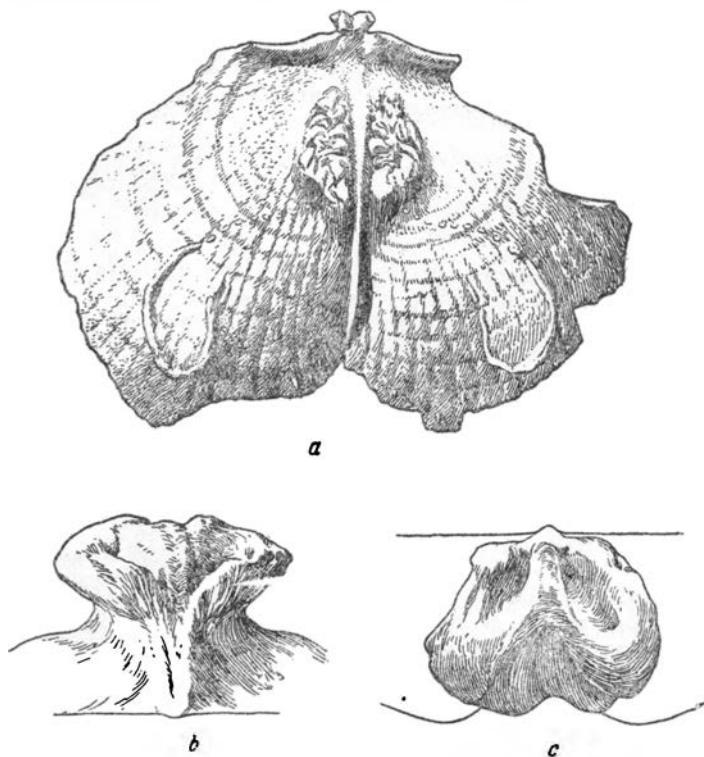


Рис. 44. *P. subscoticus* sp. nov. Р. Шать, с. Урусово, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2360, (Т. С.). Юный экземпляр с тонкой раковиной, резко отражающей внешнюю скульптуру, и слабо развернутыми лопастями кардинального отростка.

а — внутреннее строение спинной створки;  $\times 2.5$ ; б — кардинальный отросток, дорзальный вид;  $\times 15$ ; в — то же, вид свадн.

У более молодых экземпляров кардинальный отросток имеет не только более миниатюрные размеры, но и несколько иную форму. С вентральной стороны он отчетливо разделен на две части и имеет у своего основания 1.5 мм ширины. С дорзальной стороны все три лопасти являются недоразвитыми и весь отросток кажется как бы неразвернутым (рис. 44).

Срединная септа имеет у основания ширину 1—1.5 мм и незначительную высоту; иногда она рассечена неглубокой продольной бороздой. После выхода из области мускульного поля септа становится узкой и высокой, гребневидной, заканчиваясь резко возвышенным участком, напоминающим по форме руль у лодки и достигающим высоты 3 мм. У молодых экземпляров септа значительно тоньше, чем у старых.

На расстоянии 1.5—3 мм от кардинального валика по обе стороны септы располагаются ветвистые мускульные отпечатки. Они имеют овальные очертания и варьируют в размерах от 7 до 9 мм в длину и от 3 до 4 мм в ширину. Рисунок ветвистости и выпуклость отпечатков бывают различ-

ны, и если последняя закономерно увеличивается с возрастом раковины, то первый изменяется без какой-либо видимой причины, и часто на одной и той же раковине ветвистость двух отпечатков бывает различной. Несмотря на это, у всех раковин передняя лопасть отпечатков, примыкающая к сетке, бывает несколько длиннее других.

Брахиальные отпечатки, как правило, не имеют ясно выраженного валика, параллельного кардинальному краю, — он прослеживается в виде неясного ряда бугорков только на более молодых экземплярах раковин (рис. 44а), у остальных же имеются лишь отчетливо очерченные брахиальные петли.

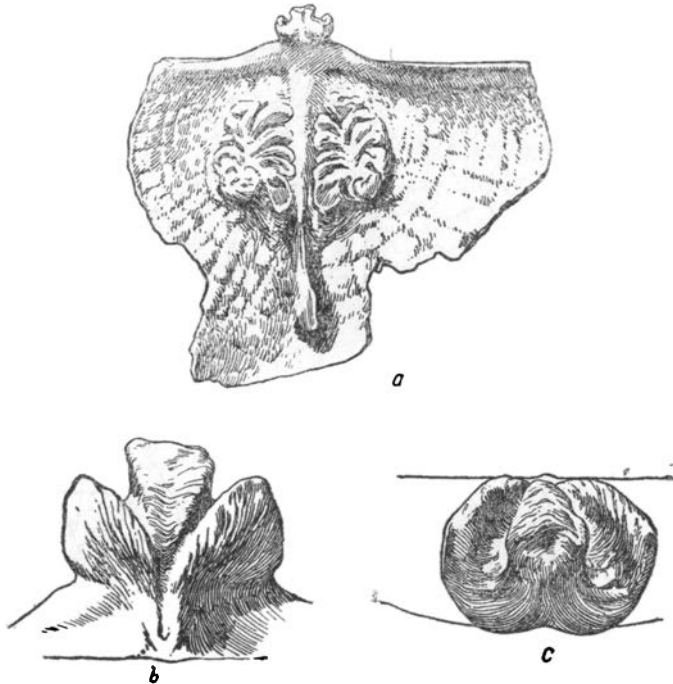


Рис. 45. *P. subscoticus* sp. nov. 148/2376, взрослый экземпляр с массивными, сильно развернутыми лопастями кардинального отростка.

а — внутреннее строение спинной створки;  $\times 2.5$ ; б — кардинальный отросток с дорзальной стороны;  $\times 10$ ; в — то же, вид сзади.

Внутренняя поверхность спинной створки за исключением области, примыкающей к кардинальному краю, мускульных отпечатков и иногда брахиальных петель, отражает наружную скульптуру и усеяна мелкими точечными углублениями. Последние, по мере приближения к переднему краю висцеральной области, постепенно сменяются острыми, наклонно вперед расположенными, удлиненными туберкулами, с заостренными шиповидными концами, и идущими вплоть до лобного края створки (табл. 9, фиг. 5 б).

**Измерения.** Имеющийся материал происходит в значительной мере из глинистых пород, поэтому тонкостворчатые раковины с обширной висцеральной полостью находятся обычно в раздавленном виде и лишь немногие экземпляры могли быть измерены (табл. 10, стр. 127).

**Возрастные изменения и изменчивость.** *P. subscoticus* один из наиболее изменчивых видов среди подмосковных *Pugilis*.

Это объясняется, повидимому, распространением этого вида в очень разнообразных фациальных условиях тульского бассейна, отличавшегося крайне неустойчивым режимом, вызывавшим неоднократную смену осадков — от чистых известняков до кварцевых песков с остатками стигмарий. Возможно, имело значение и то, что тульское море пришло в нашу область на смену континентальному режиму угленосного времени, так что морская фауна, пришедшая сюда, несомненно оказалась в условиях, отличных от тех, где она развивалась до этого времени. Это не могло не вызвать у нее вспышки изменчивости в самых различных направлениях.

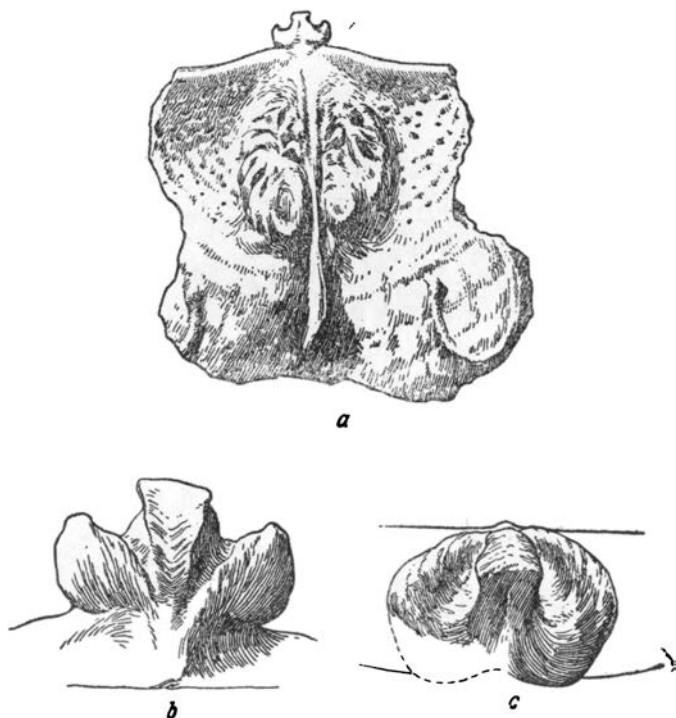


Рис. 46. *P. subscoticus* sp. nov. Р. Шать, с. Урусово,  $C_1^{t1}$ , 148/2373, (Т. С.). Взрослый экземпляр — створка утолщена, кардинальный отросток массивный, с развернутыми широко лопастями.

а — внутреннее строение спинной створки;  $\times 2.5$ ; б — кардинальный отросток с дорзальной стороны;  $\times 12.5$ ; в — то же, вид вадви.

Прежде чем перейти к рассмотрению типов индивидуальной изменчивости, присущих описываемому виду, кратко отмечу характер возрастных изменений. Они затрагивают: 1) все признаки внутреннего строения (очертание и размер кардинального отростка, выпуклость и форма мускульных и брахиальных отпечатков, характер внутренней поверхности створки и отражение на ней наружной скульптуры и т. д.); 2) интенсивность развития пластинчатой зоны и шлейфа; 3) диаметр игл; 4) выпуклость брюшной створки.

Индивидуальная изменчивость проявляется на следующих морфологических признаках:

1) Размеры раковины — длина колеблется между 30 и 43, а ширина от 32 до 50 мм. Большинство более мелких экземпляров происходит из известняков, а большая часть крупных из глинистых или мергелистых

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠ А	Р						Примечание
								10	20	30	40	50	60	
148/2968	ок. 43	ок. 78	—	ок. 50	—	—	—	18	15	13	14	13	13	
148/3001	42	62	1.47	ок. 36	—	—	90°	16	11	11	12	—	—	Табл. 8, фиг. 3
148/2378	ок. 38	ок. 57	—	ок. 21/2	—	—	ок. 90°	16	11	11	11	11	—	
148/2375	37	62	1.67	41	41	1	100°	18	14	12	12	10	—	Голотип, табл. 8 фиг. 1
148/2376	37	66	1.78	36	—	—	90°	13	12	10	10	13	12	Табл. 8, фиг. 2
198/1122	35	57	1.63	ок. 35	—	—	90°	—	11	12	13	14	—	
148/2969	34	62	1.82	ок. 36	—	—	90°	12	11	10	11	—	—	
148/2970	34	54	1.59	ок. 21/2	—	—	100°	12	11	13	12	11	—	
148/2989	33	56	1.69	ок. 16,2	—	—	100°	15	11	12	13	12	—	
148/2982	30	50	1.67	ок. 35	—	—	90°	14	11	—	13	—	—	

пород. Однако имеется целая группа крупных раковин, отличающаяся по ряду других признаков, которые происходят из известняков.

2) Ребристость варьирует по ширине и по выпуклости ребер. Весь имеющийся материал можно разделить на три группы: а) вся раковина несет более или менее грубые ребра (экз. № 148/2969, 148/2970 на таблице измерений); б) ребристость в умбональной части тонкая, но на всей остальной поверхности относительно грубая (экз. № 148/2378, 148/3001); в) относительно тонкая ребристость наблюдается на всей раковине (экз. № 148/2968).

Первый тип раковин встречается преимущественно в известняках, причем в большинстве случаев это — формы небольшого размера. Вторая группа особенно многочисленна и приурочена главным образом к глинистым осадкам и, наконец, к третьей группе, самой малочисленной, относятся крупные раковины, залегающие исключительно в известняках.

3) Присутствие и интенсивность развития продольных складок, по видимому, также в какой-то степени связаны с условиями среды обитания. Большая группа раковин совершенно лишена вторичной складчатости на лобной половине брюшной створки, причем это почти исключительно формы, залегающие в известняках (табл. 8, фиг. 3, 4). Из глинистых отложений к этой группе относятся единичные редкие экземпляры. Наиболее распространены формы со слабой складчатостью, встречающиеся одинаково и в глинах и в известняках. Наконец, особенно грубо склад-

чатые редкие раковины находятся всегда в глинистых осадках (табл. 9, фиг. 3).

4) Присутствие и интенсивность развития игл в ряду у основания ушек — признак очень изменчивый. У многих раковин этот ряд совсем отсутствует, у большинства выражен слабо и только у отдельных форм наблюдается в интенсивном развитии (табл. 8, фиг. 4).

5) Интенсивность развития синуса, как и у других видов *Pugilis*, подвержена сильной изменчивости. Наряду с формами, обладающими резко очерченным синусом на всем протяжении брюшной створки, встречаются экземпляры, имеющие слабый синус только в области макушки или полностью лишенные его.

Несомненно, что признаки внутреннего строения также подвергались индивидуальной изменчивости, но имеющийся материал не всегда позволяет пока отделить от нее возрастные изменения. Одним из наиболее интересных признаков этого порядка являются характер, интенсивность и место расположения пластинчатой зоны и ее соотношения со шлейфом.

С р а в н е н и я. *P. subscoticus* очень сходен с описанным из британского нижнего карбона *P. scoticus* (Sow.) и *P. howratensis* M.-W. Это сходство основывается прежде всего на общей форме раковины с неглубоким синусом, сглаживающимся к лобному краю, с равномерным изгибом брюшной створки и сильной коленчатостью спинной, на присутствии слабой продольной складчатости у основания игл в лобной части, на характере и распределении игл на брюшной створке. С *P. scoticus* подмосковные формы сближаются также по частому присутствию уступа, ограничивающего висцеральную область на спинной створке (Muir-Wood 1928, табл. VIII, фиг. 6).

*P. subscoticus* отличается от *P. scoticus* более грубой ребристостью, и этим более сходен с *P. howratensis*. На висцеральной части створки у *P. scoticus* количество ребер на 10 мм колеблется от 13 до 19, у *P. howratensis* от 10 до 14. У подмосковного вида наиболее распространены формы с 11—14 ребрами. Но самым существенным отличием подмосковного вида от обоих британских является характер ушек. У последних они маленькие, плоские, заостренные по направлению к концам кардинального края, тогда как у подмосковных форм они имеют кроме плоской части, сходной с таковой у *P. scoticus*, еще цилиндрически свернутую.

Наконец, от обоих указанных британских видов *P. subscoticus* отличается частым присутствием ряда игл на границе между ушками и висцеральной частью раковины, что придает ему некоторое сходство с группой *A. hindi*. Однако это сходство, повидимому, является только конвергентным, тем более, что в отличие от группы *A. hindi* этот ряд игл никогда не сопровождается образованием резкой складки.

Отличия между *P. scoticus* и *P. howratensis* настолько незначительны, что я затрудняюсь сказать, к какому из этих видов более близок описываемый вид. *P. scoticus*, изображенный Деманэ (табл. 109, фиг. 1—3, 1939), резко отличается от нашего вида своей тонкой ребристостью.

Другим близким видом является *Pr. (Dictyoclostus) sp. 3 aff. pugilis* Phill., описанный и изображенный Пекельманом (1931, стр. 291, табл. 36, фиг. 5 а — d), причем этот вид особенно сходен с теми экземплярами *P. subscoticus*, которые происходят из известняков и лишены почти полностью продольных складок (табл. 8, фиг. 4). *Pr. Dictyoclostus sp. 2 aff. pugilis* Phill., описанный тем же автором, также несомненно близок описываемому виду, но отличается заметно, кроме отсутствия продольных складок, более тонкой ребристостью.

Описанные Пекельманом раковины указанных двух видов происходят, так же как и сходные с ними подмосковные формы, из известняковых

фаций. Автор ничего не говорит в описании последнего вида о его внутреннем строении, но, судя по рис. 3а на табл. 36, можно думать, что он несет на брюшной створке характерную поперечную полосу, вероятно вызванную, как и у подмосковных форм, образованием коленчатого уступа в области развития пластинчатой зоны.

Возможно, что все эти британские, германские и русские формы представляют собой одну близко родственную нижневизейскую группу (большой вид?), обитавшую в различных фациальных условиях и потому очень сильно изменчивую и образовавшую целый ряд местных разновидностей или рас.

Из подмосковных представителей группы *P. pugilis* описываемый вид наиболее тесно связан с *P. schwetzeri*, который, по видимому, произошел непосредственно от *P. subscoticus*. На табл. 11, фиг. 4 изображена раковина, связывающая упомянутый вид с описываемым. Она обладает характерным для *P. schwetzeri* sp. nov. очертанием, лишена синуса, имеет более или менее интенсивные продольные складки, но количество игл на ней значительно меньше, расположены они ближе к лобному краю, чем это характерно для этого вида и что сближает данную форму с *P. subscoticus*.

От *P. pugilis* описываемый вид отличается более грубой ребристостью, менее интенсивно развитыми продольными складками, более тонкой раковиной и частым присутствием ряда игл на границе ушек. Отличия от *P. ninae* и *P. rossicus* указаны при описании этих видов.

Распространение, стратиграфическая и фациальная приуроченность. *P. subscoticus* встречается исключительно в тульском горизонте. В центральных частях южного крыла Подмосковного бассейна он залегает почти всегда в глинах, или мергелях, богатых брахиоподовой фауной, и очень редко в известняках, переслаивающихся с глинами, тогда как в юго-западной части бассейна он приурочен преимущественно к известнякам.

Выше указывалось, что формы, приуроченные к разным фациям, имеют некоторые морфологические различия, отражающиеся на их размере, общих очертаниях, ребристости и т. д.

Всего имеется более 180 экземпляров,<sup>1</sup> происходящих из следующих мест:

$C_1^{tl}$  (глины) — р. Шать, д. Урусово — 26 экз. (Т. С.); д. Огарева — 3 экз. (Т. С.); д. Черныши — 1 экз. (А. И.); р. Дон, д. Клин — 3 экз. (Т. С.); ст. Угольная — 1 экз. (Т. С.); г. Тула — 6 экз. (А. И.).

$C_1^{tl}$  (известняки) — р. Жиздра, с. Усты — 18 экз. (Т. С.) и 17 экз. (Н. С. Ильина); д. Дубровка — 3 экз. (А. И.); с. Быковка — 1 экз. (Т. С.); р. Шать, д. Огарево — 1 экз. (Т. С.).

Голотип № 148/2375,  $C_1^{tl}$ , д. Урусово (табл. 8, фиг. 1).

### *Pugilis ninae*<sup>2</sup> sp. nov.

Табл. 11, фиг. 1—3; рис. 47

Д и а г н о з. Довольно крупная, умеренно выпуклая раковина. Ребра выпуклые и относительно тонкие; на висцеральной части на 10 мм 15—18 ребер. Концентрические морщины развиты слабо. Иглы многочислен-

<sup>1</sup> Точная цифра не может быть указана, так как кроме перечисленных более или менее полных экземпляров имеется много обломков, происходящих из глин.

<sup>2</sup> В честь геолога Нины Сергеевны Ильиной, собравшей большую часть экземпляров этого вида.

ные, шахматно расположенные; кроме того, иглы образуют ряд вдоль смычного края, 3 ряда на ушках в виде тесного пучка.

**Общая форма.** Раковина около 40—50 мм длины и такой же ширины, умеренно выпуклая, со слабым синусом и хорошо развитым шлейфом. Спинная створка в висцеральной части слабо вогнутая, образует коленчатый изгиб при переходе в шлейф. Данные о форме раковины приблизительные, так как все имеющиеся экземпляры сильно деформированы.

Висцеральная полость обширная; обе створки раковины тонкие.

**Смычный край** ни на одном экземпляре полностью не сохранился.

**Макрушка** умеренно выпуклая, слегка выступающая за смычный край. Пологие макушечные склоны совершенно постепенно переходят в довольно обширные уплощенные ушки, несколько цилиндрически свернутые у своего окончания.

**Радиальная ребристость** тонкая, правильная. Ребра умеренно выпуклые, разделены промежутками равной с ними или меньшей ширины. В умбональной области ребра особенно тонки: на 10 мм 18—22 ребра, но они быстро достигают своей нормальной ширины 15—16 ребер на 10 мм и сохраняют ее до лобного края. Эта правильность нарушается местами появлением серии новых ребер, что вызывает в этом месте ненормально тонкую ребристость, на коротком расстоянии снова возвращающуюся к норме. Количество ребер увеличивается путем бифуркации и интеркаляции. У оснований игл ребра часто раздваиваются, что вызывает в передней половине раковины образование пологих продольных складок.

**Концентрические морщины** на брюшной створке развиты слабо даже на ушках и макушечных склонах и почти совсем не прослеживаются на висцеральной области. Имеется только один экземпляр раковины, на котором морщины отчетливо пересекают макушку.

При хорошей сохранности поверхностного слоя на нем видны тонкие струйки нарастания.

На висцеральном диске спинной створки концентрические морщины отчетливые.

**Иглы** в большом количестве более или менее в шахматном порядке на всей брюшной створке. Диаметр игл переднего ряда достигает 1.8 мм; более мелкие располагаются на одном ребре и не вызывают нарушения правильности ребристости, более крупные захватывают 2—3 ребра.

Ряд игл постепенно увеличивающегося по направлению к краям размера располагается вдоль кардинального края, на расстоянии около 1 мм одна от другой и на 1 мм от кромки смычной линии. Дойдя до ушек, этот ряд отклоняется под углом 25—30° и переходит на ушки; на его месте на смычном крае возникают и отклоняются параллельно первому еще 2 ряда игл, образуя на ушке целый пучок тесно сидящих игл. Кроме них иногда можно наблюдать не всегда одинаково ясно выраженный ряд из 4—5 игл на границе между ушками и макушечными склонами.

**Внутреннее строение** не удалось наблюдать сколько-нибудь полно. Внутренняя поверхность спинной створки во всех деталях отражает наружную скульптуру и усеяна мелкими точечными углублениями, которые у края висцерального диска сменяются заостренными, направленными вперед, нерезко выраженными туберкулами. Брахиальные отпечатки очень слабо заметны — они окружены узкими, едва возвышающимися валиками, которые не образуют замкнутых петель. Пространство внутри этих петель также резко, как и остальная внутренняя поверхность створки, отражает внешнюю скульптуру раковины, но является

более гладким и не несет ни точечных углублений, ни туберкул (табл. 11, фиг. 3), а потому отчетливо выделяется на общем фоне. Висцеральный диск окаймляется пластинчатой зоной (рис. 47), за которой следует довольно длинный шлейф.

**Измерения.** Обычно принятые измерения не могли быть сделаны, так как почти все раковины деформированы или имеют неполную сохранность. Можно привести только некоторые цифровые данные по ребристости.

Таблица 11

№ инв.	P						Примечание
	10	20	30	40	50	60	
148/2977	22	18	18	15	21	17	Голотип, табл. 11, фиг. 1
148/2979	18	16	15	14	16	—	Табл. 11, фиг. 2

**Изменчивость.** Имеющийся скудный материал позволяет говорить только о некоторой изменчивости в ширине ребер. Количество их на 10 мм на висцеральной части колеблется у отдельных экземпляров от 14 до 20.

**Сравнения.** Несмотря на незначительное количество и неполную сохранность раковин описываемого вида, они имеют настолько характерный облик, что я решаюсь выделить их в самостоятельный вид.

*P. ninae* по характеру пластинчатой зоны, окаймляющей висцеральный диск спинной створки в месте перехода ее в шлейф, чрезвычайно близок *P. subscoticus*, особенно к его наиболее тонкорестистым отклонениям. Однако он совершенно отчетливо от него отличается: 1) своим крупным размером, 2) большим количеством игл, почти не влияющих на характер ребристости, и расположением их в виде трехрядного пучка на ушках, которые 3) не отделяются резко от макушечной части раковины. Эти же признаки в разных комбинациях один с другим отличают описываемый вид от всех других представителей группы *P. pugilis*.

Присутствие пластинчатой зоны на шлейфе спинной створки, а также образование слабо развитых продольных складок, приуроченных к местам прикрепления игл на передней половине брюшной створки, свидетельствует о принадлежности этого вида к роду *Pugilis*.

**Распространение, стратиграфическая и фациальная приуроченность.** *P. ninae* встречен исключительно в тульских известняках, частью мергелистых.

Имеется 7 экземпляров из следующих пунктов южного крыла Подмосковского бассейна:

C<sub>1</sub><sup>tl</sup> — р. Жиздра, с. Усты — 4 экз. (Н. С. Ильина) и 1 экз. (Т. С.); р. Ока, г. Калуга, Васильев-



Рис. 47. *P. ninae* sp. nov. P. Жиздра, с. Усты, C<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2979. (Н. С. Ильина). Пластинчатая зона; ×4.



ский овраг — 1 экз. (Т. С.); д. Быковки, Тульской обл. — 1 экз. (Т. С.).

Голотип № 148/2977,  $C_1^{11}$ , с. Усты (табл. 11, фиг. 1).

*Pugilis schwetzerovi*<sup>1</sup> sp. nov.

Табл. 11, фиг. 4, 5; табл. 12, фиг. 1—5; рис. 43—50

**Д и а г н о з.** Раковина размером 36—40 мм, с сильно выпуклой брюшной и слабо вогнутой спинной створкой. Синус отсутствует. Тонкие радиальные ребра вздуваются и раздваиваются у основания игл, образуя на передней половине раковины продольные складки. Концентрические морщины, отчетливые на ушках, неясные на макушке. Многочисленные иглы располагаются на задних  $\frac{2}{3}$  раковины и резко увеличивают свой диаметр к лобному краю. Ряд игл вдоль смычного края и три короткие ряда, в виде пучка, на ушках. На спинной створке хорошо выраженная пластинчатая зона. Висцеральная полость обширная, слабо дифференцированная.

**Общая форма.** Раковина среднего размера, более или менее квадратного очертания. У полно сохранившихся экземпляров длина равна их максимальной ширине, которая обычно приурочена к замочному краю. Брюшная створка сильно шаровидно выпуклая в висцеральной части, без коленообразного перегиба, постепенно переходит в слабо выпуклую переднюю часть. Синус отсутствует. Бока створки крутые на всем их протяжении.

**Спинная створка** слабо вогнутая. Обе створки имеют умеренную толщину, которая увеличивается в области мускульных полей и лобного края, благодаря интенсивному развитию здесь пластинчатой зоны (рис. 48).

**Смычный край** — место наибольшей ширины раковины. На одном экземпляре брюшной створки наблюдались следы узкой — менее 1 мм, слабо желобчатой ареи, которая при смыкании створок полностью скрывается под краем спинной створки.

**Макушковый край** выпуклая, резко очерченная, несколько выступающая за смычный край. Макушечный угол 90°.

**Ушки** небольшие, такой же характерной формы, как и у других представителей *Pugilis*. Они разделяются отчетливо на две части — плоскую с резкими концентрическими морщинами и боковую, цилиндрически свернутую, с гладкой поверхностью и с пучком игл на ней, редко сохраняющуюся полностью.

**Радиальная ребристость** довольно неправильная, тонкая. На висцеральной части на 10 мм 14—16 ребер. К лобному краю ребрышки несколько расширяются. Поперечное сечение ребер округлое, они умеренно выпуклы, с промежутками приблизительно равной с ними ширины или немного более узкими.

Увеличение количества ребер происходит преимущественно путем их разделения около основания крупных игл. При этом чем крупнее игла и чем ближе она располагается к лобному краю, тем на большее количество ребер разделяется ребро, несущее эту иглу. Так, у передних рядов игл образуются целые пучки в 3—5 ребер, которые несколько вздуваются и образуют пологие продольные складки. На макушке, где иглы мелкие, они не влияют на ребристость и количество ребер увеличивается путем

<sup>1</sup> В честь проф. М. С. Швелова, одного из лучших знатоков подмосковного карбона.

интеркаляции. Наряду с этим на всей поверхности раковины можно наблюдать выклинивание ребер или их слияние.

Ребристость спинной створки отличается меньшей выпуклостью, отчего даже при незначительных повреждениях поверхности створки последняя становится почти гладкой. В области пластинчатой зоны ребристость отсутствует.

Концентрические морщины выражены резко только на плоских примакушечных частях ушек и на макушечных склонах. Висцеральную часть пересекают лишь отдельные наиболее крупные мор-

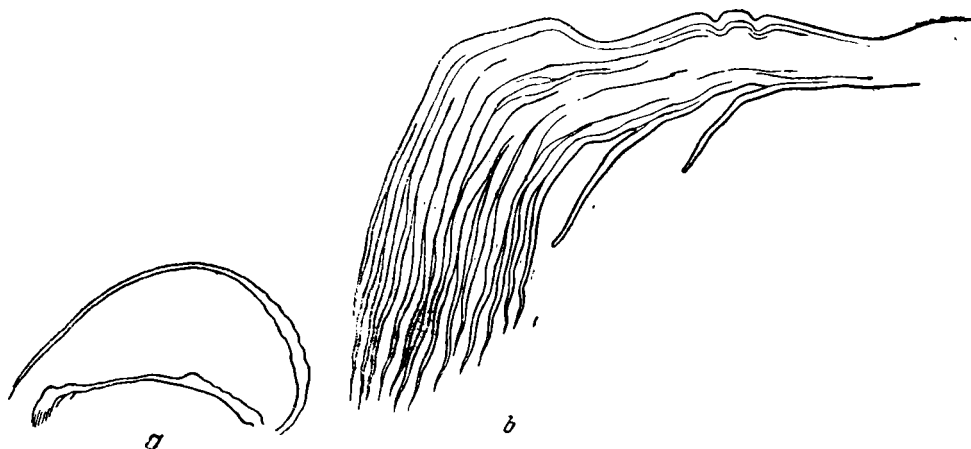


Рис. 48. *P. schweztovi* sp. nov. Г. Калуга, р. Киевка, С<sub>1</sub><sup>м</sup>, 148/2321, (Т. С.).

a — продольный разрез раковины; нат. вел.; b — пластинчатая зона спинной створки;  $\times 8$ .

щины. Однако наряду с этим имеются образцы, на которых почти все морщины с ушек переходят на висцеральную область совершенно отчетливо. В месте пересечения морщин с ребрами последние не вздуваются сильно, так что сетчатая скульптура никогда не бывает интенсивной.

На спинной створке слабо выпуклые концентрические морщины покрывают почти всю ее поверхность до области развития пластинчатой зоны.

При хорошей сохранности поверхностных слоев на всей раковине наблюдаются тонкие неправильные концентрические линии нарастания.

И г л ы в большом количестве рассеяны на брюшной створке в более или менее правильном шахматном порядке, занимая задние  $\frac{2}{3}$  раковины. Передняя  $\frac{1}{3}$  свободна от игл; их диаметр постепенно увеличивается по направлению к лобному краю, начинаясь от едва заметных тоненьких иглолочек, наблюдающихся отчетливо только при хорошей сохранности поверхности раковины, до крупных игл диаметром 1—1.5 мм у переднего края висцеральной области. В молодых стадиях иглы располагаются довольно часто и несколько наклонно к поверхности, но по мере их укрупнения и приближения к лобному краю они становятся более редкими и прямо стоящими. Крупные иглы одного-двух передних последних рядов открываются широкими отверстиями внутрь створки.

К местам прикрепления более крупных игл приурочены вздутия и бифуркация ребер и образование продольных складок.

Кроме вентральных игл, имеются иглы на ушках и вдоль смычного края. Они начинаются здесь на некотором расстоянии от носика и сначала очень мелки. Постепенно увеличиваясь в диаметре по направлению к бокам раковины, они образуют вдоль смычного края ряд, который, дойдя до области ушек, отклоняется от края сначала под углом  $5^\circ$ , а затем  $10^\circ$ . На его место на смычном крае появляется второй ряд игл, который, подобно предыдущему, уступает место третьему ряду. На ушках иглы имеют значительную длину и диаметр до 1 мм. Они образуют целый пучок из

трех тесно расположенных рядов, из которых каждый состоит из 4—6 игл.

На спинной створке следов прикрепления игл нет.

Внутреннее строение. На брюшной створке мускульное поле начинается в 6—8 мм от смычного края. Сильно выпуклые неясно ветвистые следы прикрепления аддукторов вытянуты в длину и тесно примыкают один к другому, разделяясь ясно выраженной бороздкой. На одной раковине их длина достигает 11—12 мм, тогда как ширина обоих отпечатков вместе только 4.5 мм. Следы прикрепления дидукторов

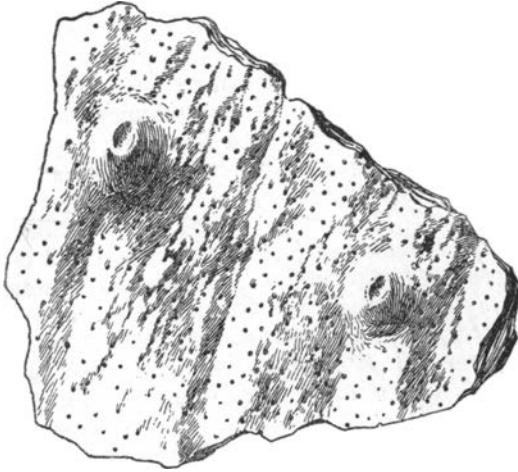


Рис. 49. *P. schwetzeri* sp. nov. Д. Матюково,  $C_1^{al}$ , 148/2336. (М. М. Москвин). Фрагмент брюшной створки с внутренней стороны, видна точечная скульптура и валики, окружающие основания игл;  $\times 5$ .

ров имеют овально-треугольную форму — они суживаются к смычному краю и постепенно расширяются с ростом раковины. Они покрыты довольно резкой радиальной штриховкой, направление которой в точности соответствует направлению внешней ребристости.

Овальные отверстия крупных полых игл окружены резко возвышающимися валиками, как у *P. subscoticus* и *P. sp. 1* aff. *pugilis* (Paeskelmann 1931, табл. 35, рис. 4 d). Поверхность этих валиков, так же как и прилегающей к ним створки, покрыты многочисленными точечными углублениями (рис. 49).

Внутреннее строение спинной створки (рис. 50) наблюдалось только на одном не полностью сохранившемся экземпляре. Вдоль кардинального края тянется валик, отчетливо выраженный, высокий в центральной части и постепенно расплывающийся уже на расстоянии 7 мм от кардинального отростка. На расстоянии от 10 до 14 мм от отростка валик совершенно отсутствует. Однако в области перехода ушек в их боковую часть на спинной створке возникает резко выраженный валик, который тянется под углом к кардинальному краю и параллельно боковому краю раковины на протяжении около 12 мм. Затем он переходит в пологую широкую складку, опоясывающую весь висцеральный диск спинной створки, совершенно так же, как это описано для *P. moshkovensis* sp. nov.

Кардинальный валик в своей средней части несколько вздувается и поддерживает кардинальный отросток, который на 2 мм выступает за

пределы створки. С дорзальной стороны отросток является глубоко трехраздельным, сильно развернутым (рис. 50 *c*), а с вентральной разделен глубокой продольной бороздой на две части, из которых каждая несет по глубокой выемке (рис. 50 *b*). Рубцы прикрепления мускулов не ограничиваются только поверхностью трех лопастей, но опоясывают и бороздки между ними.

Срединная септа имеет у основания неясные очертания, так как эта область покрыта тонкослоистым мозолистым образованием.

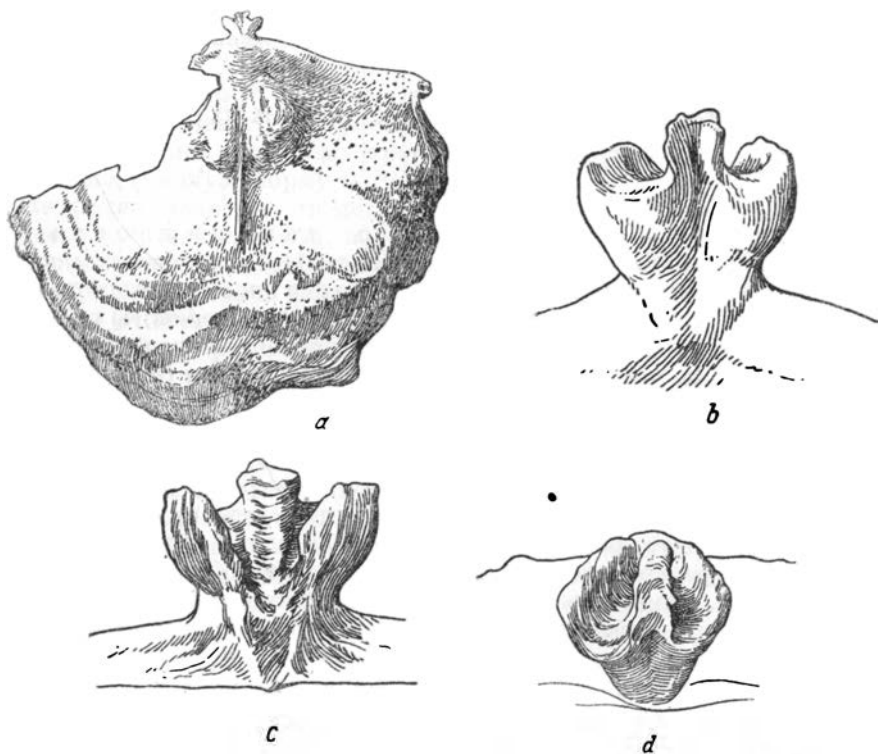


Рис. 50. *P. schwetzeri* sp. nov. Р. Калужка, г. Калуга,  $C_1^{al-m}$ , 148/2458, (М. Ш.).

*a*—внутреннее строение спинной створки;  $\times 1.5$ ; *b* — кардинальный отросток, вентральный вид;  $\times 10$ ; *c* — то же, дорзальный вид; *d* — то же вид сзади.

На расстоянии около 2 мм от кардинального валика по обе стороны септы располагаются сильно выпуклые неясно ветвистые следы прикрепления аддукторов, имеющие округленно треугольные очертания с наиболее длинной стороной треугольника, обращенной к септе.

Брахиальные отпечатки на описываемом экземпляре почти не видны. Вся поверхность створки, за исключением структурных элементов, густо усеяна крупными точечными углублениями, легко наблюдаемыми невооруженным глазом.

В лобной части раковины, в области образования пластинчатой зоны, точечная скульптура сменяется неясными наклоненными вперед туберкулами, которые в свою очередь быстро пропадают.

Измерения наиболее полных экземпляров дают следующее (табл. 12, стр. 136).

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠ А	Р					Примечание
								10	20	30	40	50	
148/2458	36	65	1.80	39	—	—	90°	20	16	15	11	11	Табл. 12, фиг. 5
148/2327	37	68	1.84	38	38	1	90°	16	13	14	13	13	Голотип, табл. 12, фиг. 1
148/2337	39	74	1.89	36	—	—	90°	16	16	15	11	12	Табл. 12, фиг. 3
148/2331	42	77	1.83	40	—	—	100°	20	15	14	14	13	

**Возрастные изменения и изменчивость.** Возрастные изменения выражаются в следующем: 1) увеличение длины и выпуклости брюшной створки; 2) увеличение объема висцерального пространства; 3) образование на спинной створке пластинчатой зоны; 4) увеличение общей толщины створок и всех структурных элементов внутреннего строения; 5) увеличение диаметра игл и образование кпереди от них все более крупных продольных складок.

Индивидуальная изменчивость проявляется в следующем: 1) варьирует количество и интенсивность продольных складок; 2) выпуклость и ширина ребер в средней части раковины колеблется в пределах от 13 до 16 на 10 мм; 3) изменчивы количество и интенсивность концентрических морщин, часто совершенно отсутствующих на висцеральной части брюшной створки; 4) непостоянно расстояние переднего ряда игл от лобного края.

Видимому, изменение характера ребристости связано с обитанием в различных фациальных условиях. Более грубо ребристые формы приурочены преимущественно к мергелистым известнякам, тогда как экземпляры, происходящие из чистого известняка, стливаются более тонкой, слабо рельефной и в то же время максимально неправильной ребристостью. Но это заключение сделано на основании наблюдения небольшого материала и нуждается в проверке его на большем количестве объектов.

**С р а в н е н и я.** Характерное образование продольных складок у основания игл, соотношение створок и присутствие пластинчатой зоны у лобного края спинной створки свидетельствуют о принадлежности *P. schwetzeri* к роду *Pugilis*.

Описываемый вид ближе всего подходит к описанию *Pr. (Dictyoclostus) sp. 1 aff. pugilis* Phill. (Paeckelmann 1931, стр. 288—9, табл. 35, фиг. 4 а—d). Несколько отлжно у германского вида расположение игл двух рядков — тонких, рассеянных беспорядочно, и более массивных, образующих один поперечный ряд в средней части шлейфа, тогда как у подмосковных форм наблюдается постепенное увеличение размера игл от макушки к лобному краю. Возможно, это различие только кажущееся и зависит от недостаточно полной сохранности германских образцов. Отличным является также и присутствие у последних слабо развитого синуса, полностью отсутствующего, как правило, у представителей описываемого вида.

Из подмосковных *Pugilis* описываемый вид ближе всего сходен с тульским *P. subscoticus* и серпуховским *P. pugilis*. Несомненно между этими

видами существует самое тесное родство и *P. schwetzovi* является связующим звеном между ними. Среди сильно изменчивых по форме раковин *P. subscoticus* встречаются экземпляры, по общим очертаниям очень близкие описываемому виду. Однако характерное большое количество игл, густо усеивающих задние  $\frac{2}{3}$  брюшной створки *P. schwetzovi*, и более интенсивное развитие у него продольных складок позволяют различать эти виды достаточно отчетливо.

От подмосковных *P. pugilis*, так же как и от британских (Muir-Wood 1928, стр. 133, табл. IX, фиг. 1—5), *P. schwetzovi* легко отличается своим значительно меньшим размером, отсутствием синуса, характерным расположением игл преимущественно на задних  $\frac{2}{3}$  раковины и их значительным количеством, более вытянутой в длину формой и меньшим макушечным углом.

Один экземпляр *P. schwetzovi* наряду с типичными признаками своего вида обладает некоторой уплощенностью брюшной створки и далеко продвинувшимися к лобному краю иглами. Это заставляет рассматривать его как переходную форму к *P. pugilis* (табл. 12, фиг. 4).

Из более молодых представителей *Pugilis* описываемый вид имеет сходство с *P. tarussensis* sp. nov. Локализация игл только в задних частях раковины у этого вида зашла еще далее, чем у *P. schwetzovi*: иглы не распространяются у него далее  $\frac{1}{2}$  длины брюшной створки, что наиболее отчетливо отличает тарусский вид от описываемого.

Распространение, стратиграфическая и фациальная приуроченность *P. schwetzovi* распространены преимущественно в южном крыле Подмосковного бассейна и приурочены здесь главным образом к михайловским слоям, особенно когда они выражены осадками мелководной мергелистой фации. Мягкий мергелистый известняк, часто пронизанный корнями автохтонных стигмарий, залегающий в основании михайловских слоев в районе г. Калуги, особенно часто содержит представителей этого вида. Реже он встречается в чистых известняках михайловского возраста, причем и здесь он находится в их наиболее мелководных разностях, богатых кораллами и брахиоподами.

Одиночные экземпляры, несколько отличные от типичных особой описываемого вида, найдены в алексинских и веневских известняках. При этом алексинские формы отличаются своим относительно крупным размером и менее интенсивно развитыми складками в лобной половине брюшной створки.

Повидимому некоторое углубление бассейна, наступившее в веневское время, не было благоприятно для развития описанного вида и он мигрировал в более мелководные окраинные части бассейна — на северо-западное его крыло. В коллекции имеется 1 экземпляр, происходящий из толщи «в» с р. Ретеша, относимой к слоям, переходным от  $C_1^{vn}$  к  $C_1^{tr}$ . Он отличается от типичных форм своей несколько более грубой ребристостью и меньшим количеством игл на висцеральной части.

Имеется 17 экземпляров, происходящих из следующих мест:

$C_1^{vn-tr}$  — толща «в», р. Ретеша — 1 экз. (Р. Ф. Геккер).

$C_1^{vn}$  — р. Ока, с. Алексин — 1 экз. (М. Ш.); р. Альжанка — 1 экз. (Д. Н. Утехин).

$C_1^m$  — р. Высса, левый приток р. Оки, г. Воротыньск — 1 экз. (Т. С.); р. Ока, речка Киевка — 3 экз. (Т. С.); д. Квань — 1 экз. (Т. С.); с. Герасимово — 1 экз. (А. И.); р. Упа, с. Барсуки — 1 экз. (Т. С.); р. Соболевка, д. Бумаково — 1 экз. (И. Н. Леоненко).

$C_1^{al-m}$  — р. Ока, г. Калуга, р. Калужка — 1 экз. (М. Ш.); с. Авчурино — 1 экз. (М. Ш.).

$C_1^{al}$  — р. Черепеть, с. Матюково — 1 экз. (М. М. Москвин);

д. Огарево — 2 экз. в мергелистом известняке (Т. С.); р. Упа,  
с. Обидимо — 1 экз. (Т. С.).

Голотип в № 148/2327, С<sub>1</sub><sup>м</sup>, г. Воротынский (табл. 12, фиг. 1).

*Pugilis rossicus*<sup>1</sup> sp. nov.

Табл. 13, фиг. 1—4, рис. 51—53

**Д и а г н о з.** Раковина размером 40—42 мм с длиной, равной ширине или несколько превышающей ее. Брюшная створка сильно выпуклая, обычно с отчетливым синусом. Радиальная скульптура из тонких ребер 14—15 в 10 мм на висцеральной части брюшной створки и продольных складок, отходящих от основания игл в передней половине раковины. Концентрические морщины неясны. На брюшной створке многочисленны шахматно расположенные иглы. Ряд игл вдоль кардинального края и 2—3 коротких ряда в виде пучка на ушках.

Спинная створка слабо вогнутая, с интенсивно развитой пластинчатой зоной. Висцеральная полость обширная, недифференцированная.

**О б щ а я ф о р м а.** Раковина среднего размера, округленно-квадратного очертания, с длиной приблизительно равной ширине, которая обычно приурочена к смычному краю. Брюшная створка сильно и равномерно выпуклая в висцеральной области, переходит постепенно без коленчатого перегиба в слабо выпуклую переднюю часть. С возрастом продольный профиль раковины становится более коленчатым.

Имеется отчетливо выраженный неглубокий синус с расплывчатым очертанием, пересекающий всю брюшную створку от макушки до лобного края. Бока створки крутые, параллельные. Спинная створка слабо вогнутая (табл. 13, фиг. 3b, рис. 51).

Обе створки умеренной толщины, которая увеличивается с возрастом, особенно в области мускульных полей и вдоль лобного края. На спинной створке во взрослых и старческих стадиях образуется мощная пластинчатая зона. У одного экземпляра (рис. 52) толщина пластинчатой зоны достигает 7 мм. Висцеральная полость обширная, увеличивающаяся с возрастом животного.

**С м ы ч н ы й к р а й** представляет собой наибольшую ширину раковины. На брюшной створке узкая, менее 1 мм шириной, арея, которая полностью закрывается краем спинной створки при смыкании створок.

**М а к у ш к а** выпуклая, довольно резко очерченная, несколько выступающая за смычный край. Макушечный угол 100°. Довольно крутые макушечные склоны отчетливо отделяют висцеральную область от треугольных ушек, хотя в месте их соприкосновения нет никаких рельефных образований в виде складки или бороздки.

Ушки треугольной формы и ясно разделяются на две части: 1) плоскую, граничащую с висцеральной областью и несущую на себе резкие концентрические морщины, и 2) боковую, примыкающую к окончанию кардинального края и несколько цилиндрически скрученную.

**Р а д и а л ь н а я р е б р и с т о ь** тонкая, более или менее правильная. На висцеральной части на 10 мм насчитывается 13—16 ребер, причем на задних частях макушки ребра заметно тоньше, а к лобному краю становятся шире; ребрышки в поперечном сечении округлые, умеренно выпуклые, разделенные бороздками равной с ними ширины. Количество ребер увеличивается путем интеркаляции и бифуркации на всей поверхности створки. Наряду с этим иногда происходит и выклинивание ребер.

<sup>1</sup> rossicus (лат.) — русский.

Вновь возникающие ребра быстро приобретают ширину первоначальных и не отражаются на правильности ребристости.

Близ лобного края ребристость обычно становится неправильной, очень слабо выпуклой и в старческих стадиях исчезает.

Мелкие иглы, располагающиеся на висцеральной части брюшной створки, не отражаются на правильности ребристости, но у основания крупных игл ребра раздваиваются, а у передних рядов даже разделяются на 3—5 ребер. При этом возникшие здесь ребра несколько вздуваются и расширяются, образуя продольные складки. Чем крупнее игла, около которой образовалась складка, тем эта складка интенсивнее выражена и тем дальше к переднему краю она протягивается. Складки, образовав-

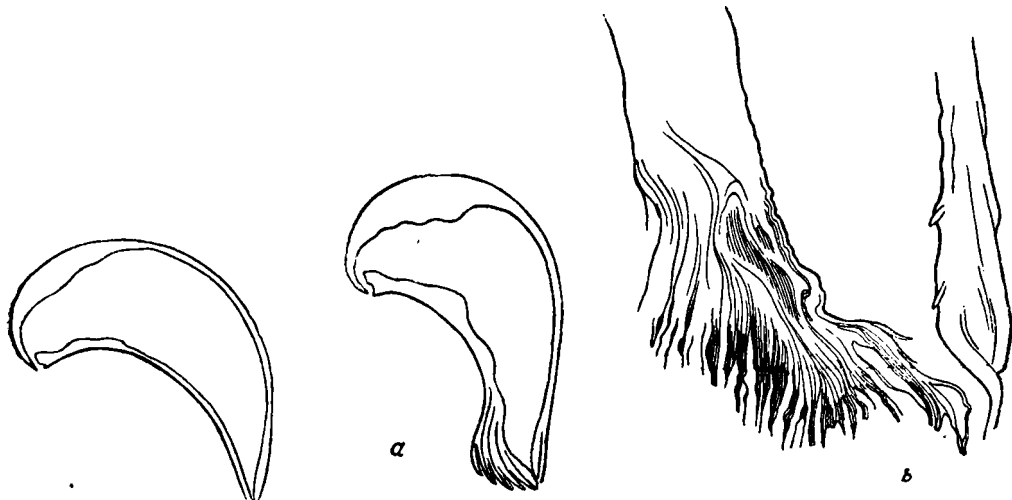


Рис. 51. *P. rossicus* sp. nov. Р. Высса, г. Воронтыск, С<sub>1</sub><sup>м</sup>, 148/2885, (Т. С.). Продольный разрез раковины; нат. вел.

Рис. 52. То же, С<sub>1</sub><sup>м</sup>, 148/2322, (Т. С.), старческий экземпляр.

а — продольный разрез раковины; нат. вел. б — пластинчатая волна; × 5.

шиеся у последнего ряда игл, достигают лобного края, тогда как образовавшиеся в более ранних стадиях роста раковины часто расплываются, не достигнув его.

Ребристость спинной створки отличается слабой выпуклостью, так что при малейших повреждениях поверхности раковина становится здесь почти гладкой.

Продольные складки на спинной створке отсутствуют.

Концентрические морщины выражены отчетливо только на макушечных склонах и на прилегающей к ним части ушек. Они начинаются около смычного края, в количестве 10—15, на макушечных склонах они становятся более широкими, одновременно несколько увеличиваясь в количестве. При переходе на висцеральную часть раковины морщины сглаживаются, местами прерываются и прослеживаются с трудом, создавая на макушке неясный тонкий сетчатый орнамент. Передняя половина брюшной створки совершенно лишена концентрических морщин. В области ушек, занятой иглами, они также отсутствуют.

Тонкие концентрические струйки нарастания покрывают равномерно всю брюшную створку, располагаясь в количестве 5—6 на 1 мм (в сред-



нем). У старческих экземпляров близ лобного края линии нарастания теряют свою правильность, они располагаются часто уступами, нередко имеющими фестончатое очертание.

На спинной створке концентрическая скульптура также выражена слабо.

И г л ы в значительном количестве рассеяны в более или менее правильном шахматном порядке на всей поверхности брюшной створки, за исключением области, прилегающей к лобному краю. Их диаметр постепенно увеличивается по мере роста раковины, начинаясь от едва заметных тоненьких иголочек в области макушки, наблюдающихся отчетливо только при хорошей сохранности поверхности раковины, до крупных игл диаметром 1—1.5 мм у переднего края висцеральной области. Тонкие иголки сидят несколько наклонно к поверхности створки, но по мере их укрупнения и приближения к лобному краю они становятся все более прямо стоящими. К основанию игл приурочено возникновение продольных складок.

Кроме вентральных игл имеются иглы на ушках и ряд вдоль смычного края, причем их диаметр здесь также увеличивается при приближении к краям раковины. Дойдя до боковой части ушек, кардинальный ряд игл отклоняется под углом около 15°. Под таким же углом отходят от кардинального края еще один или два ряда, которые, тесно примыкая к первому, образуют на ушках целый пучок длинных игл, имеющих диаметр около 1 мм.

На некоторых экземплярах имеется еще один неясный ряд в месте соединения ушек с висцеральной частью раковины.

На спинной створке иглы отсутствуют.

**Внутреннее строение.** На спинной створке (рис. 53) вдоль кардинального края располагается отчетливый валик, изгибающийся в сторону кардинального отростка и постепенно утоньшающийся по направлению к ушкам. Проследить его до конца не удалось. Кардинальный отросток наблюдался только на продольном разрезе — это обычный для *Pugilis* массивный отросток, выступающий на 2—3 мм за смычный край. Средина септа слабо развита и почти незаметна между мускульными отпечатками. Она делается более высокой сейчас же после выхода ее из области мускульного поля. Установить ее длину не удалось.

Мускульные отпечатки располагаются очень близко к кардинальному краю. Каждый из них имеет округленно треугольную форму с широким основанием, обращенным к септе, образуя таким образом округло-ромбические очертания всего мускульного поля, достигающего 10.5 мм в длину и ширину (считая оба отпечатка вместе).

Мускульные отпечатки несколько возвышаются над остальной поверхностью створки. Они мелко и неправильно ветвисты (рис. 53 б), причем в их части, обращенной к кардинальному краю, преобладают короткие веточки причудливой формы, тогда как передняя их часть сложена из удлиненных ветвей. Повидимому, здесь наблюдаются тесно соприкасающиеся следы прикрепления двух пар мускулов — передней, давшей отпечатки удлиненной формы, и задней, имевшей более неправильный рисунок прикрепления мышц.

Между мускульным полем и кардинальными валиками заметно образование мозолистого утолщения с характерной мелко струйчатой поверхностью. На переднем конце оба мускульные отпечатка образуют вздутые бугорки, которые лежат уже в области брахиальных отпечатков.

Последние имеют обычную для *Pugilis* форму и отличаются тем, что ограничивающий их валик хотя и слабо возвышается над остальной поверхностью створки, но прослеживается очень отчетливо. Валик опи-

сывает почти полную петлю, но при приближении его передней части к септе он теряет свои отчетливые очертания. Поверхность брахиальных петель гладкая и резко выделяется на фоне остальной грубо точечной поверхности створки.

Ближе к лобному краю (рис. 53,с) точечная скульптура постепенно сменяется мелкими, наклонными вперед туберкулами, которые в области

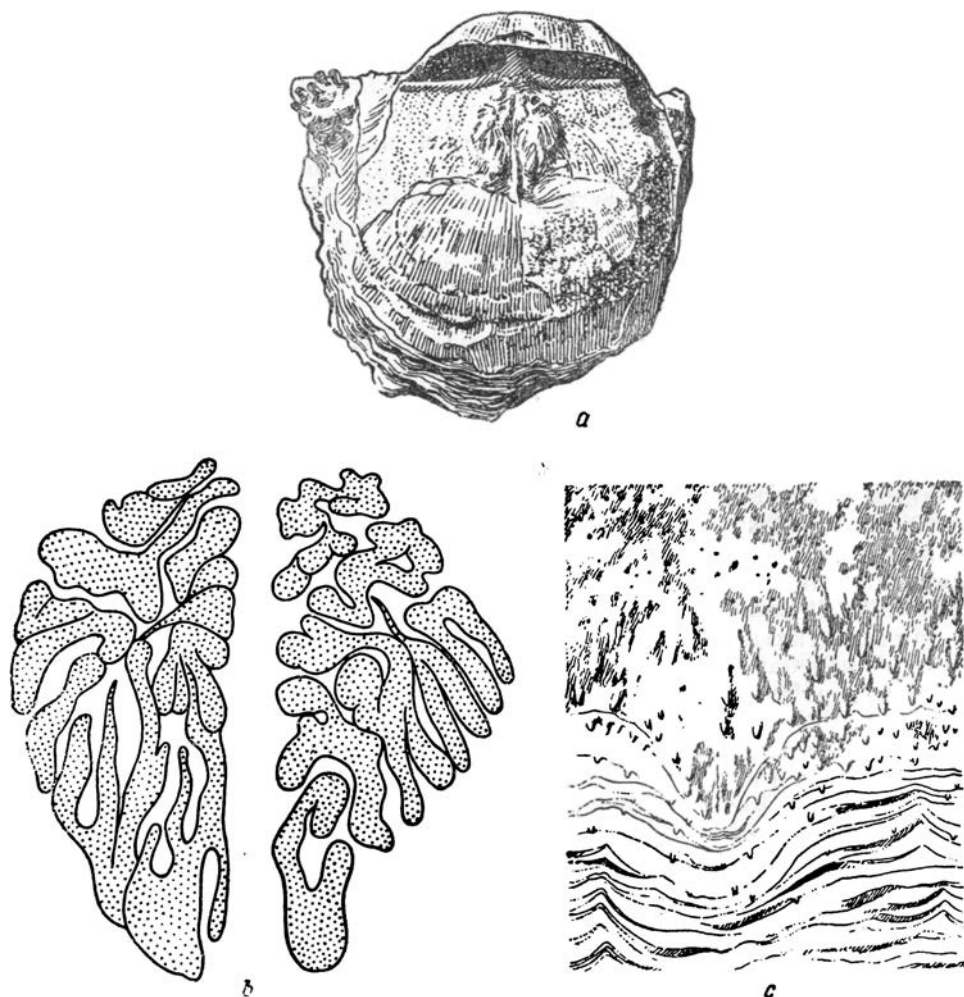


Рис. 53. *P. rossicus* sp. nov. Р. Ока, г. Калуга, 148/2325, (Т. С.).

а — внутреннее строение спинной створки; немного увеличено; б — форма мускульных отпечатков; схематизировано;  $\times 6$ ; с — скульптура створки в лобной части;  $\times 5$ . Точечная скульптура сменяется удлинёнными туберкулами, уступающими место концентрическим следам нарастания.

развития пластинчатой зоны уступают в свою очередь место концентрическим пластинкам нарастания. Следов внешней скульптуры на внутренней поверхности спинной створки не наблюдалось.

Внутреннее строение брюшной створки наблюдалось только путем растворения внешних слоев раковины соляной кислотой. Проявленные таким образом очертания мускульного поля имеют характерную для всех представителей рода *Pugilis* форму — очень узкие вытянутые в длину и тесно прилегающие один к другому ветвистые отпечатки

аддукторов и примыкающие к ним округленно-треугольные, вытянутые в длину радиально-штриховатые следы прикрепления дидукторов.

Измерения наиболее полных экземпляров показывают следующее.

Таблица 13

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠ А	Р					Примечание
								10	20	30	40	50	
148/2332	43	80	1.85	42	22:2	—	100°	16	14	13	13	—	Голотип, табл. 13, фиг. 1
148/2885	41	74	1.80	42	—	—	100°	16	15	13	13	—	Табл. 13, фиг. 3
148/2326	38	68	1.79	42	42	1	103°	20	16	13	13	12	Табл. 13, фиг. 2
148/2314	36	62	1.72	35	18/2	—	—	18	16	14	14	13	

Возрастные изменения и изменчивость. Из возрастных изменений наблюдались: 1) увеличение относительной длины раковины; 2) увеличение выпуклости брюшной створки; 3) нарушение правильности ребристости или ее полное исчезновение на старческих стадиях роста; 4) увеличение с возрастом толщины створок и образование пластинчатой зоны на лобном крае.

Индивидуальная изменчивость проявляется: 1) в размерах раковины, которые колеблются от 38 до 44 мм в ширину (для сравнения бралась ширина, а не длина раковины, так как последняя более изменяется с возрастом раковины, чем первая); 2) в интенсивности развития продольных складок; 3) в интенсивности развития синуса.

С р а в н е н и я. Отличия *P. rossicus* sp. n. от *P. pugilis* следующие: 1) меньшие размеры подмосковных форм — типичная длина британского вида 60 мм, ширина 47 мм, у подмосковного же вида соответственно только 40 мм и 42 мм; 2) более тонкая ребристость — у британских форм на 10 мм насчитывается 14 ребер, у подмосковных на этом же расстоянии от кардинального края не менее 16; к тому же у *P. pugilis* ребристость у лобного края и на боках раковины становится тоньше, тогда как у подмосковного вида, напротив, ребра при приближении к переднему краю створки становятся шире; 3) существенно отличается размер игл — у *P. pugilis* иглы как на переднем крае створки, так и на ушках достигают диаметра 2.5—3 мм, тогда как у наших форм они лишь в виде исключения превышают 1 мм. Приотсутствие этих отличий у всех без исключения экземпляров изучаемой коллекции дает основание считать их принадлежащими к самостоятельному виду рода *Pugilis*, очень близкому к *P. pugilis*, но не тождественному ему.

Мюр-Вуд упоминает (1928, стр. 139) о нахождении раковины *P. aff. pugilis* (Phill.), отличающейся своим небольшим размером в слоях D<sub>1</sub>. Она рассматривает эту раковину как раннюю мутацию этого вида. К сожалению, изображения этой интересной формы не имеется, и можно только предполагать, что эта более древняя, уклоняющаяся от типичной форма и является наиболее близкой подмосковному *P. rossicus*.

Описанные Пекельманом (1931) чегыре вида *P. aff. pugilis* все отличны от описываемых форм, главным образом меньшим количеством игл на брюшной створке и более слабым развитием продольных складок.

Из подмосковных представителей рода *Pugilis* описываемый вид сходен и несомненно родственен *P. subscoticus*, *P. schwetzovi*, *P. serpukhovensis*.

С *P. subscoticus* данный вид сближают сходные размеры и форма раковины, что особенно заметно на экземплярах *P. subscoticus*, имеющих хорошо развитый синус. Однако более тонкая ребристость описываемого вида, вместе с более резкими продольными складками, большим количеством игл на висцеральной части и пучком игл на ушках, позволяет более или менее легко отличать эти виды.

С *P. schwetzovi*, находящимся в михайловских слоях вместе с *P. rossicus*, последний связан целым рядом общих черт. Сходны: 1) радиальная скульптура (ребристость и продольная складчатость), 2) характер игл на висцеральной части брюшной створки и их связь с продольными складками, 3) расположение игл вдоль смычного края и на ушках. Типичные представители обоих видов легко различаются: 1) разной формой и размером раковины — *P. schwetzovi* лишен синуса и имеет меньшую величину; 2) расположением игл у *P. rossicus* на всей брюшной створке, а не только на ее задних  $\frac{2}{3}$ , как у *P. schwetzovi*. Однако уклоняющиеся формы этих видов различаются с трудом (табл. 13, фиг. 2 а—с или на табл. 12, фиг. 4).

От распространенного подмосковного вида *P. serpukhovensis* описываемый вид отличается отчетливо: 1) своим меньшим размером, 2) более широкой макушкой, 3) более грубой ребристостью, 4) менее интенсивно выраженными вздутиями ребер у основания игл на всей висцеральной части, 5) отсутствием шахматно расположенных углублений на спинной створке.

Распространение, стратиграфическая и фациальная приуроченность. *P. rossicus* — один из немногих представителей семиретикулятных продуктид, характерных для михайловского горизонта. Он встречается исключительно в отложениях одной из наиболее мелководных фаций этого возраста — мергелистых известняках нижней части горизонта, переполненных фауной брахиопод и пронизанных ризоидами автохтонных стигмарий. Вместе с ним здесь особенно часто встречаются *Pr. semiplanus* Schw. и разнообразные *Gigantellae* (из группы *G. gigantea, striato-sulcata, moderata*).

Повидимому, такой специфической фациальной приуроченностью можно объяснить и географическое распространение описываемого вида. Он известен преимущественно из юго-западной части Подмосковного бассейна, т. е. из той именно области, где михайловские слои выражены особенно мелководными и частично терригенными осадками. Экземпляры *P. rossicus* из северо-западной части бассейна происходят из известняка а<sub>4</sub>, также представляющего собой мергелистую породу, переполненную *Gigantella*, пронизанную корнями стигмарий и местами почти неотличимую от михайловских слоев южного крыла бассейна.

Имеется 13 экземпляров из следующих мест:

С<sub>1</sub><sup>м</sup> — р. Ока, г. Калуга, Васильевский овраг — 2 экз. (Т. С.); р. Высса, г. Воротыньск — 8 экз. (Т. С.); р. Мста, порог Добрыня, известняк а<sub>4</sub> — 1 экз. (Т. С.) и 1 экз. (Р. Ф. Геккер); р. Дыма, д. Кучино — 1 экз. (К. Ю. Волков).

Голотип № 148/2332, С<sub>1</sub><sup>м</sup>, Васильевский овраг, г. Калуга (табл. 13, фиг. 1).

**Д и а г н о з.** Раковина 38 мм длиной, равной ее ширине. Брюшная створка сильно выпуклая. Радиальная ребристость нерельефная. Мелкие концентрические морщины отчетливые и вызывают узловатые вздутия ребер в местах их пересечения. В области, занятой концентрической скульптурой, многочисленные шахматно расположенные иглы, отсутствующие на передней половине створки. От основания игл переднего ряда отходят слабые продольные складки.

**О б щ а я ф о р м а.** Раковина среднего размера, округло-квадратного очертания.

Брюшная створка довольно сильно выпуклая в висцеральной области и слабо выпуклая впереди. Однако ясная коленчатость отсутствует (рис. 54). Бока брюшной створки крутые, субпараллельные. Имеется слабо выраженный неглубокий синус, пересекающий всю брюшную створку

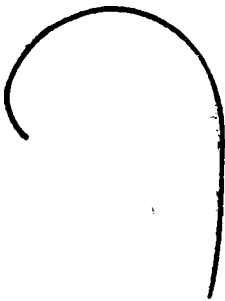
Спинальная створка неизвестна.

**С м ы ч н ы й к р а й** прямой, равный по длине максимальной ширине раковины.

**М а к у ш к а** умеренно вздутая, слегка выступающая за смычный край. Макушечный угол 100°. Макушечные склоны крутые, отчетливо отделяющие висцеральную область от больших, но ясно выраженных ушек. Они имеют треугольную форму, уплощены и у своих окончаний слегка скручены.

**Р а д и а л ь н а я р е б р и с т о с т ь** умеренно выпуклая на висцеральной части раковины делается слабо выпуклой на ее передней половине и почти совсем пропадает близ лобного края. Количество ребер на 10 мм колеблется лишь в небольших пределах 10—12.

Рис. 54. *P. tarussensis* sp. nov. Продольный профиль брюшной створки; нат. вел.



Ребра разделены промежутками равной с ними ширины на висцеральной части и несколько более широкими в передней части раковины. Количество ребер увеличивается путем раздвоения их у основания игл. К переднему ряду игл приурочено образование очень слабых расплывающихся продольных складок.

**К о н ц е н т р и ч е с к и е м о р щ и н ы** в количестве свыше 15 пересекают отчетливо висцеральную область брюшной створки. Они имеют незначительную ширину: на средней части створки на 10 мм насчитывается 6 морщин. Морщины особенно резки на макушечных склонах, где происходит раздваивание или вклинивание новых.

На висцеральной части при пересечении морщин с ребрами образуются узловатые вздутия, что придает морщинам четковидный характер. Концентрическая скульптура резко заканчивается посередине длины раковины. Близ лобного края видны неясные, неправильные концентрические линии нарастания.

**И г л ы** в большом количестве на висцеральной части раковины, занятой концентрической скульптурой, и совершенно отсутствуют в передней ее половине. Все иглы довольно крупные, хотя увеличение диаметра их с ростом раковины, как и на других представителях *Pugilis*, прослежи-

<sup>1</sup> Названием подчеркивается приуроченность к тарусскому горизонту.

ваются отчетливо. Кроме того, имеется ряд игл вдоль смычного края и небольшой пучок их на концах ушек.

Внутреннее строение не наблюдалось.

Измерения наиболее полно сохранившегося экземпляра дают следующие цифры:

Таблица 14

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р					Примечание
								10	20	30	40	50	
148/2899	38	64	1.68	38	3	1	100°	12	11	10	11	—	Голотип, табл. 13, фиг. 5

Изменчивость не могла быть изучена.

Сравнения. Общая форма раковины и ее скульптура: расположение игл вдоль смычного края и на ушках, приуроченность к их основанию на висцеральной части продольных складок согласно свидетельствуют о принадлежности описываемой формы к роду *Pugilis*. Однако характер ребристости, сглаживающейся на передней половине брюшной створки, и приуроченность игл только к части раковины, занятой сетчатой скульптурой, в противоположность большинству других видов этого рода, у которых иглы особенно интенсивно развиваются именно за пределами этой области, очень отчетливо выделяют описываемую форму среди остальных представителей рода *Pugilis*. Правда, среди *P. schwetzovi* имеется один несколько уклоняющийся экземпляр (табл. 12, фиг. 5), у которого иглы также заканчиваются резко в средней части раковины и не распространяются на переднюю ее половину. Но у него иглы не связаны с областью развития концентрической скульптуры и радиальная ребристость выражена на всей поверхности брюшной створки одинаково отчетливо.

Описанные морфологические особенности *P. tarussensis* настолько характерны, что несмотря на скудость имеющегося материала вполне возможно выделить эту своеобразную форму в самостоятельный вид.

Распространение, стратиграфическая и фациальная приуроченность. Имеющиеся три экземпляра происходят из детритовых известняков тарусского возраста.

C<sub>1</sub><sup>tr</sup> — р. Ока, г. Алексин — 1 экз. (Т. С.); с. Ланьшино — 1 экз. (М. Ш.); р. Таруса, д. Лопатино — 1 экз. (М. И. Грайзер).

Голотип № 148/2899, C<sub>1</sub><sup>tr</sup>, г. Алексин (табл. 13, фиг. 5).

### *Pugilis pugiliformis* (Jan.)

Табл. 14, фиг. 1—7; рис. 55—59

*Productus pugiliformis* Янишевский 1935а, стр. 9.

Диагноз. Небольшая раковина около 30 мм длины и ширины. Брюшная створка сильно и равномерно выпуклая, спинная слабо вогнутая, с нерезким коленчатым перегибом. Имеется шлейф умеренной длины. Радиальная ребристость тонкая, в 10 мм 16—17 ребер. На брюшной створке многочисленные иглы.

У их основания ребра вздуваются, образуя удлиненные туберкулы, а в лобной части вместо них продольные складки. Ряд игл вдоль смычного края и два ряда из 4—5 игл на ушках. Концентрические морщины резкие

на ушках и макушечных склонах. Висцеральная полость обширная, слабо дифференцированная. Пластинчатая зона развита слабо.

**Общая форма.** Раковина небольшого размера, общее очертание округлое, максимальная ширина близ смычного края. Брюшная створка сильно и равномерно выпуклая, без коленчатого перегиба (рис. 55). На некоторых экземплярах имеется отчетливо выраженный синус, однако большинство раковин почти полностью лишено его. Боковые склоны довольно крутые на всем протяжении.



Рис. 55. *P. pugiliformis* (Яп.). Р. Волга, с. Хотушино, С<sup>1</sup><sup>vn</sup>, 148/3031, (Т. С.).

a — продольный профиль брюшной створки; нат. вел.;  
b — то же, поперечный разрез в области макушки.

Рис. 56. *P. pugiliformis* (Яп.). Д. Очеп, толща «с», 148/3025 (Р. Ф. Геккер).

a — продольный разрез раковины; нат. вел.; b — поперечный разрез брюшной створки — уклоняющийся экземпляр, обладающий синусом; нат. вел.; c — пластинчатая зона, × 5.

Спинная створка слабо вогнутая, образует неясный коленчатый перегиб в месте перехода в шлейф (рис. 56). Обе створки тонкие, брюшная у взрослых экземпляров вдоль лобного края несколько утолщается, спинная образует здесь умеренно развитую пластинчатую зону. Висцеральная полость обширная, слабо дифференцированная.

Смычный край является местом наибольшей ширины раковины.

Макушка выпуклая, не всегда одинаково резко очерченная. Молодые экземпляры имеют довольно пологие макушечные склоны, постепенно переходящие в небольшие ушки. Более старые особи, имеющие вздутую макушечную область, отличаются более крутыми макушечными склонами, отчетливо отделяющимися от области ушек. Макушечный угол  $90^\circ$ . Ушки небольшие, треугольные, на своих концах слегка цилиндрически свернутые.

Радиальная ребристость и иглы. Радиальная скульптура состоит из тонких, умеренно выпуклых ребрышек, округлых в поперечном сечении и разделенных узкими промежутками. На всем протяжении брюшной створки, где можно наблюдать отчетливо не измененную у мест прикрепления игл ребристость, ширина ребер сохраняется постоянной — на 10 мм их располагается 16—17.

Иглы, увеличивающегося по направлению к лобному краю диаметра, в большом количестве усеивают брюшную створку, располагаясь в более или менее правильном шахматном порядке. Ребра, несущие иглы, в висцеральной части створки несколько вздуваются не только впереди от иглы, но и сзади нее, образуя своеобразные удлиненные вздутия с основанием иглы в их центре. Ближе к лобному краю вздутия ребер сзади игл постепенно уменьшаются, но впереди от них, напротив, усиливаются и переходят в продольные складки, захватывающие несколько ребер и характерные для всего рода *Pugilis*. При образовании складок обычно происходит увеличение количества ребер, но их ширина остается без изменения. В области шлейфа, где иглы имеют диаметр до 1 мм, они располагаются несколько реже, чем в висцеральной области, и в старческих стадиях близ лобного края отсутствуют.

На кардинальном крае и ушках ряд тонких игл. Начинаясь очень мелкими изогнутыми крючкообразно иголочками, располагающимися на смычном крае раковины и выступающими за него, они постепенно становятся все более крупными и, оставаясь изогнутыми, постепенно отступают от края створки. Наконец, в области ушек они отклоняются под углом около  $10^\circ$  и образуют ряд из 4—5 крупных игл, несколько наклоненных назад. На некоторых экземплярах видно, что вдоль смычного края на месте отклонившегося ряда игл возникает новый ряд, который вскоре также в свою очередь переходит на ушки.

На спинной створке радиальная ребристость еще более тонкая, чем на брюшной, — на 10 мм насчитывается 20—22 ребрышка. Следов прикрепления игл здесь нет, но вместо них поверхность испещрена глубокими точечными углублениями, расположенными в шахматном порядке. Из-за тонкости раковины спинную створку удается наблюдать довольно редко (табл. 14, фиг. 5), гораздо чаще в породе находятся ядра спинных створок, дающие негативный отпечаток их наружной скульптуры, с резко очерченными туберкулами в местах точечных углублений (табл. 14, фиг. 6).

На шлейфе спинной створки имеются продольные складки, аналогичные таковым на брюшной, но являющиеся их негативным отражением.

Концентрические морщины в количестве 10—12 хорошо видны только близ кардинального края, на ушках и на макушечных склонах. На висцеральной области они расплываются. Концентрические морщины на спинной створке более резкие.

Кроме того, вся раковина покрыта тонкими концентрическими струйками нарастания. В месте прикрепления игл эти струйки обычно слегка изгибаются. В передней половине брюшной створки струйки нарастания



идут неправильно, иногда сильно сближаются, образуя то более, то менее резкие уступы.

И г л ы см. выше.

Внутреннее строение. На спинной створке (табл. 14, фиг. 7, рис. 57) вдоль кардинального края располагаются высокие, очень резко очерченные валики, возвышающиеся на 1.5 мм над створкой, которая имеет здесь толщину всего 0.3 мм. Продолжаются валики до боков створки или нет, не установлено. В центре кардинального края валики сильно изги-

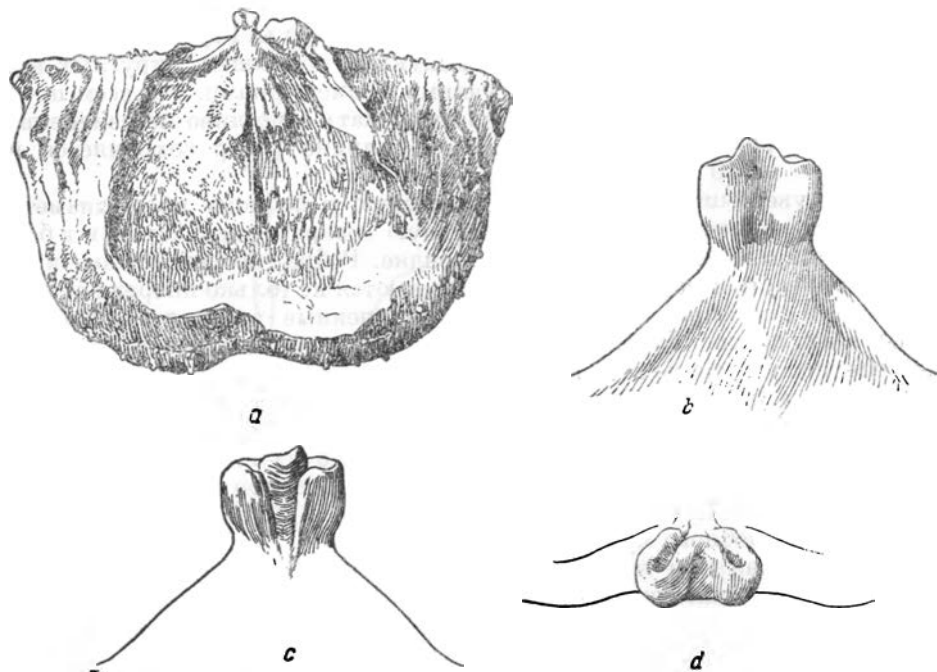


Рис. 57. *P. pugiliformis* (Jan.). Р. Мста, с. Ровное, 303/15, С<sub>1</sub><sup>vn-tr</sup> (Р. Ф. Геккер).  
 a — внутреннее строение спинной створки; × 2; b — кардинальный отросток с вентральной стороны; × 11; c — то же, с дорзальной стороны; d — то же, вид сзади.

баются назад и сходятся один с другим под углом, близким к прямому, поддерживая здесь кардинальный отросток.

Строение последнего несет некоторые черты, отличающие его от кардинальных отростков других *Pugilis*. На его морфологии отражается то, что он поддерживается валиками, изгибающимися у его основания. При рассмотрении отростка молодых раковин с вентральной стороны получается впечатление, что эти валики непосредственно переходят в отросток, являющийся здесь резко двураздельным (рис. 58a). У более взрослых экземпляров эта двураздельность заметна не так резко благодаря тому, что отросток становится здесь более массивным — покрывается дополнительными мозолистыми утолщениями (рис. 59a) особенно по краям. С дорзальной стороны отросток в разных возрастных стадиях выглядит по-разному, как это вообще типично для продуктид. У наиболее молодого экземпляра он «не развернут», и его центральная лопасть (рис. 58b) открыта только немного. У взрослой формы он полностью «раскрыт», и центральная лопасть его видна полностью (рис. 59b). Однако в отличие от других *Pugilis* этот отросток очень слабо выступает вперед и имеет слабо развитые гребни, без каких-либо следов прикрепления к ним мускулов. Со-

дается впечатление, что мускулы прикреплялись не к гребням, а в широких бороздках, их разделяющих. Такой тип отростка, сильно двураздельный с внутренней стороны и слабо выступающий, обладающий неразвитыми гребнями с внешней, характерен обычно для древних продуктид рода *Productella* и близких ему девонских форм.

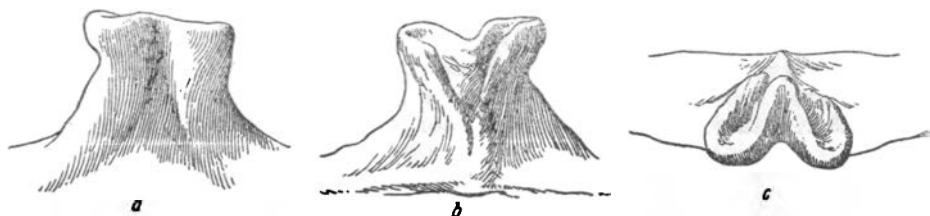


Рис. 58. *P. pugiliformis* (Jan.). Р. Волга, с. Хотошино, С<sub>1</sub><sup>vn</sup>, 148/3030, молодой экземпляр.

a — кардинальный отросток, вентральный вид; × 10; b — то же, дорзальный вид; c — то же, вид сбоку.

Однако наряду с описанными кардинальными отростками, имеются 2 экземпляра отростков, не обладающие столь резко выраженными примитивными чертами строения. Они принадлежат также достаточно взрослым особям и располагаются подобно описанным выше на сильно изогнутых кардинальных валиках. Но в отличие от первых они сильно вы-

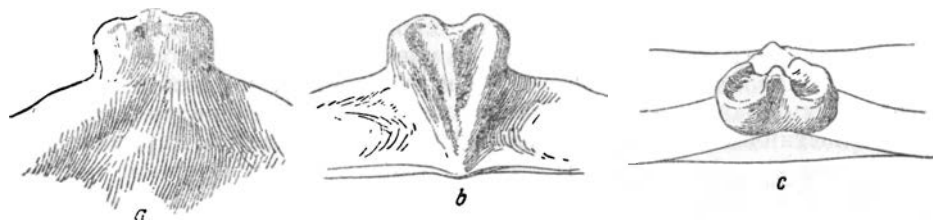


Рис. 59. *P. pugiliformis* (Jan.). Д. Очеп, толщина „с“, 148/3025 (Р. Ф. Геккер). Значения букв см. рис. 58.

ступают за кардинальный край и с внутренней стороны несут довольно сильно развитые утолщения, обычные для всех семиретикулятных продуктид (рис. 57b, c, d).

Срединная септа становится высоким гребнем только после выхода ее из области мускульного поля. Септа тянется на протяжении  $\frac{2}{3}$  длины висцерального диска спинной створки.

Отпечатки прикрепления мускулов имеют удлиненную, треугольно-овальную форму, обращенную суженной вершиной к кардинальному краю. Выпуклость отпечатков резко возрастает к их передней части, где они подразделяются надвое продольной бороздой. Поверхность отпечатков почти гладкая — ветвистый рисунок следов прикрепления мускулов едва заметен. Таким образом, и форма мускульных отпечатков описываемого вида отличается существенно от обычной для *Pugilis* и *Dictyoclostus*.

Отчетливых следов брахиальных петель не обнаружено. Вся внутренняя поверхность спинной створки в области, примыкающей к кардинальному краю, усеяна многочисленными точечными углублениями, к которым впереди присоединяются косые туберкулы с заостренными концами, наклоненными к лобному краю.

Внутреннее строение брюшной створки не наблюдалось.

Измерения наиболее полно сохранившихся экземпляров показывают следующее.

Таблица 15

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р				Примечание
								10	20	30	40	
148/3025	32	55	1.72	26	—	—	—	17	17	16	16	Табл. 14, фиг. 4
148/3031	30	48	1.60	25	25	—	90°	17	16	16	16	Табл. 14, фиг. 1
251/166	28	46	1.64	29	29	1	—	16	13	16	13	Табл. 14, фиг. 3
302/1	22	36	—	25	25	1	90°	17	17	—	—	
198/1177	31	55	—	35	—	—	90°	18	16	—	—	Табл. 14, фиг. 2

**Возрастные изменения и изменчивость.** Возрастные изменения описываемого вида сводятся к: 1) увеличению длины раковины за счет развития шлейфа; 2) увеличению выпуклости брюшной створки; 3) увеличению диаметра игл и интенсивности связанных с ними продольных складок; 4) образованию на спинной створке умеренно развитой пластинчатой зоны; 5) развертыванию лопастей кардинального отростка.

Индивидуальная изменчивость затрагивает признаки как внешней формы, так и внутреннего строения.

К первой категории относятся прежде всего колебания в больших пределах размера раковины. Это особенно заметно, если сравнивать ее ширину, которая почти не изменяется после достижения животным взрослого состояния, в противоположность длине раковины, определяющейся преимущественно возрастной стадией данного экземпляра. Наряду с небольшими раковинками с шириной менее 25 мм встречаются экземпляры, обладающие шириной свыше 35 мм. Размер раковины, повидимому, совершенно не связан с фациями обитания, так как и мелкие и крупные формы найдены в одинаковых детритовых известняках.

Другим изменчивым признаком внешней формы является присутствие и степень развития синуса. Большинство представителей описанного вида лишены синуса, редкие экземпляры (табл. 14, фиг. 2) имеют хорошо развитый синус. Более часто встречаются формы с неясным синусом, или некоторой уплотненностью брюшной створки.

Наиболее характерный внешний признак — своеобразная сложная скульптура — у всех изученных раковин сохраняется неизменным, если не считать то большую, то несколько меньшую интенсивность развития продольных складок и густоты расположения игл.

Наиболее интересная изменчивость наблюдается в признаках внутреннего строения — в частности в форме кардинального отростка, что описано подробно выше. Раковины, обладающие разными кардинальными отростками, не отличаются друг от друга по внешней форме или по

приуроченности к определенным фациям. Из имеющихся 4 экземпляров раковин, на которых изучались кардинальные отростки, — 3 происходят из известняков и один из песчаника толщи «с» из разных мест северо-западного крыла Подмосковного бассейна. Экземпляр, происходящий из песчаника, очень близок по форме другой раковине, происходящей из известняка, и оба они резко отличны от двух других экземпляров, найденных в известняке такого же типа.

**С р а в н е н и я.** Описания *P. pugiliformis* (Jan.) до сих пор в печати не имеется, хотя это название упоминается автором вида в списках руководящих форм нижнего карбона Ленинградской области еще в 1935 г. и прочно вошло в практику геолого-стратиграфических работ. По мнению автора, *P. pugiliformis*, с одной стороны, близок *P. pugilis*, а с другой — *Buxtonia scabricula* (Mart.). С первым его связывают: 1) наружная скульптура из тонких радиальных ребер, игл и приуроченных к ним продольных складок, и 2) соотношение створок с образованием пластинчатой зоны на лобном крае спинной створки.

С *B. scabricula* его сближает внешний облик скульптуры. Однако это сходство чисто поверхностное — при более внимательном рассмотрении резко выступает коренное отличие в скульптуре этих двух видов, принадлежащих к разным родам. Обе створки *B. scabricula* усеяны продольными рядами многочисленных удлиненных туберкул, несущих иглы. Там, где туберкулы расположены часто, они сливаются своими основаниями, образуя грубые узловатые радиальные ребра; там же, где они сидят более редко, ребристость отсутствует. В противоположность этому *P. pugiliformis* имеет очень тонкую ребристость, независимую от туберкул и особенно отчетливо развитую именно в тех местах раковины, где отсутствуют туберкулы. К тому же здесь иглы и туберкулы располагаются только на брюшной створке, полностью отсутствуя на спинной.

Из подмосковных представителей рода *Pugilis* описываемый вид ближе всего стоит к *P. schwetzeri* и особенно к тем его формам, которые отличаются присутствием большого количества игл (табл. 12, фиг. 5). Но своеобразная скульптура *P. pugiliformis* с ее удлиненными вздутыми ребер у основания игл на всей брюшной створке позволяет узнавать этот вид даже в мелких обломках.

Можно предположить, что мелководная окская форма — *P. schwetzeri* в момент некоторого углубления бассейна на юге в веневское время мигрировала в более мелководные области моря на северо-западном крыле, там приобрела характерные вздутые ребер в виде удлиненных туберкул у основания игл и несколько уменьшилась в размере. Отмечу, что наиболее крупный экземпляр описываемого вида является в то же время единственным его представителем, найденным на южном крыле, а последний представитель *P. schwetzeri* найден в слоях «толщи б» на северо-западном крыле подмосковного бассейна, указывая как бы направление миграции этого вида на северо-запад.

Из других подмосковных продуктид *P. pugiliformis* несколько напоминает по характеру скульптуры *P. serpukhovensis*, который также обладает большим количеством игл на брюшной створке и углублений на спинной. Однако описываемый вид легко отличается своим значительно меньшим размером, присутствием у основания игл ясно выраженных удлиненных туберкул и расположением игл на ушках в виде двух рядов, а не тесного пучка, как у стешевского вида.

**Р а с п р о с т р а н е н и е, с т р а т и г р а ф и ч е с к а я и ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь.** *P. pugiliformis* встречается почти исключительно в северо-западном крыле Подмосковного бассейна, где он приурочен к известнякам веневского и тарусского возрастов или

толщам «b» и «с», по терминологии ленинградских геологов. Повидимому, отдельные экземпляры этого вида заходят и в более высокие горизонты нижнего карбона этой области. Так, среди сборов М. М. Москвина из бассейна р. Цны Калининской области имеется один экземпляр, найденный в самых верхних слоях протвинского горизонта, носящих здесь название угловских. Из южного крыла бассейна в коллекции имеется только один экземпляр. Его точное стратиграфическое положение не может быть установлено, так как он найден в штабелях известняка, в которых были сложены вместе куски нижнесерпуховских и верхневеневских пород.

В литературе имеется указание на нахождение *P. aff. pugiliformis* в воронежском карбоне, в горизонте  $V_{5-6}$ , соответствующем по возрасту веневским, тарусским и стешевским слоям Подмосковского бассейна, вместе взятым (Тихий, 1941, стр. 151).

Весь изученный материал происходит из известняковых фаций, за исключением одного экземпляра, найденного Р. Ф. Геккером на р. Мсте в песчанике.

Имеется 24 экземпляра из следующих мест:

$C_1^{pr}$  — бассейн р. Цны, Калининск. обл. — 1 экз. (М. М. Москвин).

$C_1^{tr-st}$  — (толща «с») р. Мста выше рч. Панередки — 3 экз. (Р. Ф. Геккер); р. Тутока — 1 экз. (Р. Ф. Геккер); д. Очеп — 2 экз. (Р. Ф. Геккер); р. Мста — 1 экз. (Васильев).

$C_1^{tr-vn}$  — (толща «b») — р. Мста, с. Ровное — 6 экз. (Р. Ф. Геккер) и 1 экз. (Т. С.); р. Беспута, с. Вознесенское — 1 экз. (Т. С.).

$C_1^{vn}$  — р. Волга, с. Хотошино — 5 экз. (Т. С.); 2 экз. (С. В. Семяхатова); с. Баранья Гора — 1 экз. (Т. С.).

Голотип хранится в музее Палеонтологического кабинета Ленинградского университета.

*Pugilis luzhkiensis*<sup>1</sup> sp. nov.

Табл. 14, фиг. 8, 9 и 10; фиг. 60

**Д и а г н о з.** Небольшая раковина округлого очертания, длиной 28 мм, шириной ок. 30 мм с умеренно выпуклой брюшной и слабо вогнутой спинной створками. Радиальная ребристость не рельефная, 9—11 ребер на 10 мм в висцеральной части. Концентрические морщины ясно выраженные.

Иглы образуют вдоль кардинального края ряд, отклоняющийся на ушки, и рассеяны изредка на остальной поверхности брюшной створки. На передней половине створки от их оснований отходят продольные складочки. Имеется интенсивно развитая пластинчатая зона. Висцеральная полость обширная, недифференцированная.

**Общая форма** раковины округлая с длиной, равной ширине или немного более ее. Умеренно выпуклая брюшная створка имеет равномерный изгиб на всем протяжении с максимумом выпуклости на макушке. Никаких следов коленчатости не наблюдается. Неглубокий синус имеет расплывчатые очертания и протягивается через всю брюшную створку до лобного края.

Спинная створка слабо вогнутая, неколенчатая (рис. 60). Висцеральная полость обширная, недифференцированная. Вдоль лобного края спинной створки взрослых экземпляров пластинчатая зона, хорошо заметная не только на разрезе, но и на внешней поверхности створки (табл. 14, фиг. 9b).

<sup>1</sup> Название от с. Лужки на р. Оке, откуда происходит большинство раковин этого вида.

Смычный край равен по длине общей ширине раковины и не выходит за ее очертания.

Макушка умеренно выпуклая, едва выступает за смычную линию. Макушечный угол выражен неясно и имеет около  $110^\circ$ . Боковые и макушечные склоны пологие, не отделяющиеся резко от небольших уплощенных ушек.

На спинной створке висцеральная часть особенно незаметно сливается с областью ушек, выделяющихся от остальной раковины только своей уплощенностью.

Радиальная ребристость на обеих створках отчетливая, правильная. Умеренно выпуклые ребра разделены узкими неглубокими бороздками. Ширина ребер постепенно увеличивается к лобному краю, но на взрослых раковинах она здесь внезапно резко уменьшается. Так, в средней части брюшной створки на пространстве 10 мм располагается 10—11 ребер, а у лобного края — 16.

Возникновение новых ребер происходит преимущественно путем бифуркации, но местами наблюдается и вклинивание их. Вновь возникшие ребра быстро приобретают ширину первоначальных. Кпереди от основания игл, располагающихся на передней половине брюшной створки, ребра разделяются на целые пучки из 3—4 ребер, которые образуют выпуклые складки.

На спинной створке радиальная ребристость отличается несколько меньшей выпуклостью, чем на брюшной, и совершенно отсутствует близ лобного края в области развития пластинчатой зоны. Продольные складки на спинной створке отсутствуют.

Концентрические морщины покрывают всю заднюю половину брюшной створки и более резко выражены на макушечных склонах и на ушках. Морщины местами раздваиваются или, напротив, — выклиниваются, при этом они изгибаются, что придает концентрической скульптуре несколько беспорядочный характер.

При пересечении морщин с радиальными ребрышками последние слегка вздуваются, образуя сетчатый орнамент.

На спинной створке поперечные морщины развиты более интенсивно, чем на брюшной, занимая полностью всю створку. Лишь около лобного края они уступают место черепичатым образованиям пластинчатой зоны.

Иглы редкие, прямо сидящие, рассеяны на всей брюшной створке приблизительно в шахматном порядке. Диаметр их заметно увеличивается по мере приближения к лобному краю. Близ лобного края правильность расположения игл нарушается.

Вдоль кардинального края тянется ряд игл возрастающего диаметра по мере удаления от макушки. Подойдя к ушкам, этот ряд отклоняется от смычного края под углом около  $10^\circ$  и переходит на ушки.

На спинной створке следов прикрепления игл не наблюдалось. Однако здесь располагаются неясные точечные углубления, рассеянные более или менее в шахматном порядке и, повидимому, связанные с образованием игл на брюшной створке.

Внутреннее строение изучать не удалось.

Измерения голотипа дают следующие цифры (табл. 16, стр. 154).

Изменчивость изучить подробно не удалось. Этот вид обладал, повидимому, большой изменчивостью в отношении характера ребристости. Наряду с типичными формами в том же местонахождении можно встретить



Рис. 60. *P. luzhkiensis* sp. nov. P. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2754, (А. И.). Схема продольного разреза раковины; нат. вел.

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р				Примечание
								10	20	30	40	
148/2754	28	48	1.71	31	30	1	100°	—	11	10	16	Голотип, табл. 14, фиг. 9

экземпляры со значительно более резкими и выпуклыми или широкими ребрами, количество которых на разных местах раковины колеблется от 6 до 13 (табл. 14, фиг. 10). Несколько изменчивым является также размер раковин.

**С р а в н е н и я.** Характер скульптуры, расположение игл на поверхности брюшной створки и приуроченность к их основанию продольных складок, так же как интенсивное развитие пластинчатой зоны на спинной створке, свидетельствуют о принадлежности описываемого вида к роду *Pugilis*. Однако небольшие размеры раковины, ее слабая выпуклость вместе с относительно грубой ребристостью придают рассматриваемой группе форм настолько специфический облик, что отнесение их к одному из уже описанных видов не представляется возможным.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Имеется 9 экземпляров из следующих мест:

$C_1^{st}$  — р. Ока, с. Лужки — 7 экз. (А. И. и Т. С.) и р. Скнига, пог. Пятница — 1 экз. (Т. С.), в обоих местах из криноидных мергелей.

$C_1^{st-tr}$  — р. Беспуга между Мошковским и Тороповским оврагами в остатках штабелей детритусового мягкого известняка — 1 экз. (Т. С.).

Голотип № 148/2754,  $C_1^{st}$ , с. Лужки (табл. 14, фиг. 9).

*Pugilis moshkovensis*<sup>1</sup> sp. nov.

Табл. 15, фиг. 1—4; рис. 61—62

**Д и а г н о з.** Раковина среднего размера, округленно квадратного очертания. Брюшная створка умеренно выпуклая, со слабо выраженным синусом. Ушки небольшие плоские, у окончания слегка скрученные. Спинная створка слабо вогнутая, с хорошо развитой пластинчатой зоной. Радиальная ребристость неправильная, тонкая, слабо выпуклая. В средней части раковины на 10 мм 13—14 ребер. Концентрические морщины особенно отчетливы на макушечных склонах. Иглы вдоль смычного края и редко рассеяны на брюшной створке. От передних игл отходят очень слабые продольные складки. Висцеральная полость обширная, слабо дифференцированная.

**О б щ а я ф о р м а.** Длина раковины приблизительно равна ширине и колеблется в пределах 40—44 мм. Брюшная створка умеренно выпуклая, с максимальным изгибом у передней половины висцеральной области, где намечается даже неясная коленчатость. Передняя половина створки и шлейф, если он имеется, изгибаются очень слабо. Слабо выраженный неглубокий синус пересекает всю створку до лобного края, иногда вместо него наблюдается только отчетливое уплощение срединной части створки. Бока раковины крутые, выпуклые.

<sup>1</sup> Название по д. Мошково на р. Прогве, откуда происходит голотип этого вида.

Спинальная створка со слабо вогнутым висцеральным диском. По его переднему краю всегда имеется более или менее интенсивно развитая пластинчатая зона, кпереди от которой на некоторых экземплярах виден шлейф умеренной длины (рис. 61).

Смычный край по длине равен максимальной ширине раковины.

Макушка умеренно выпуклая, несколько выступающая за смычный край. Макушечный угол около  $100^\circ$ . Довольно крутые, выпуклые макушечные склоны постепенно переходят в небольшие уплощенные ушки, слегка скрученные у их окончания.

Радиальная ребристость тонкая, слабо выпуклая, так что она легко пропадает при малейшем повреждении поверхности раковины, которая становится в этих случаях почти гладкой. Количество ребер на 10 мм в умбональной области 16—18, кпереди на 10 мм их 13—14. На передней половине раковины ребристость опять становится более тонкой — на 10 мм 17—19 ребер. Ребра не всегда имеют одинаковую ширину, что придает ребристости несколько неправильный характер. Увеличение количества ребер происходит как путем вклинивания, так и бифуркацией. У основания игл возникают пучки из 3—5 новых ребер, которые образуют слабые продольные складочки, часто сглаживающиеся, не достигнув лобного края.

Ребристость спинной створки не отличается от таковой брюшной.

Концентрические морщины в количестве 16—20 пересекают отчетливо висцеральную часть обеих створок. Они наиболее резко выражены на макушечных склонах, где при переходе на макушку их количество увеличивается путем раздваивания имеющихся, или вклинивания новых морщин. На висцеральной области не все морщины выражены одинаково интенсивно и часто слегка волнисты. При пересечении морщин с радиальными ребрами последние несколько вздуваются, образуя довольно неправильную сетчатую скульптуру.

На спинной створке ясно выраженные концентрические морщины, по-

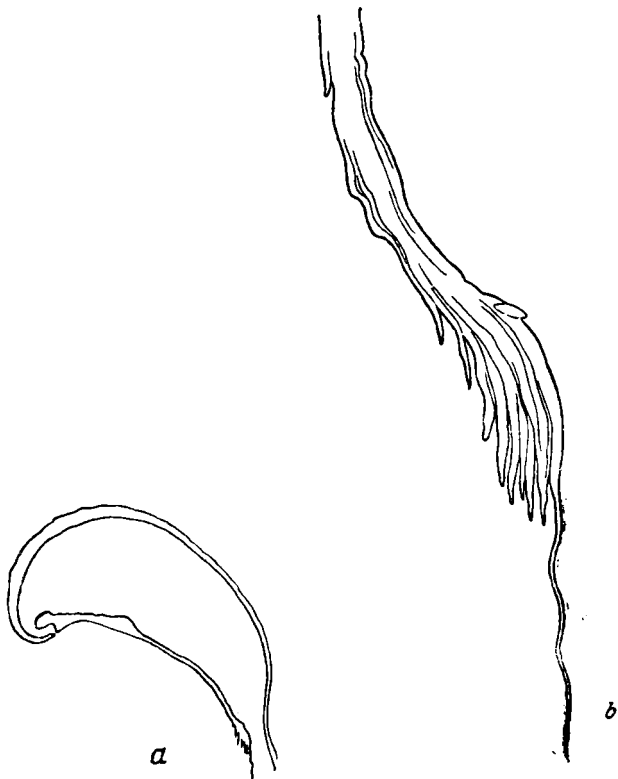


Рис. 61. *P. moshkovensis* sp. nov. Р. Таденка, С<sub>1</sub><sup>ГР</sup>, 148/2851, (А. И.).

а — продольный разрез раковины, нат. вел.; б — пластинчатая зона спинной створки;  $\times 9$ .



видимому, покрывают весь висцеральный диск, вплоть до области развития пластинчатой зоны.

И г л ы сохранились очень плохо. Вдоль смычного края располагается ряд игл, увеличивающихся в размере по мере удаления от макушки, но как они расположены на ушках, отчетливо наблюдать не удалось. Кроме того, редкие иглы рассеяны по всей поверхности брюшной створки, где в лобной половине с ними связано образование пологих продольных складок.

Внутреннее строение брюшной створки наблюдалось только в области мускульного поля. Отпечатки аддукторов сильно выпуклые

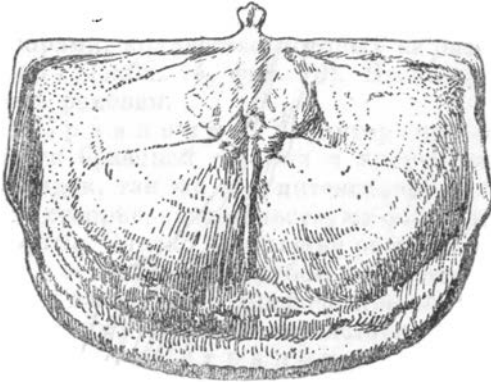


Рис. 62. *P. moshkovensis* sp. nov. Р. Лужа, с. Кременское, С<sub>1</sub><sup>Р</sup>, 198/1100, (Т. С.). Внутреннее строение спинной створки;  $\times 1.5$ .

и имеют вытянутую в длину, узкую овальную форму — 12 мм длиной, 4 мм шириной (оба отпечатка) и 2.5 мм высотой. По бокам к ним тесно примыкают линейно-штриховатые дидукторы, имеющие округленно-треугольную форму. Части мускульного поля, обращенные к кардинальному краю, закрыты мозолистым утолщением.

На спинной створке (рис. 62) вдоль кардинального края располагается резко выраженный округлый валик, имеющий высоту около 1.5 мм в центральной части и несколько сглаживающийся на краях. На боках створки он отходит от кардинального края и, достигнув ушек, поворачивает под прямым углом кпереди,

очерчивая таким образом боковые границы висцеральной полости. Общее очертание этого валика очень сходно с валиком, изображенным на рисунке внутреннего строения *P. pugilis* (Muir-Wood 1928, стр. 23, рис. 8). В отличие от этого рисунка боковые валики не расплываются полностью на боках — они переходят в очень пологую, мягко очерченную широкую складку, которая опоясывает висцеральную область с передней стороны.

На продольных разрезах спинных створок видно, что эта складка, иногда сложенная из 2—3 ступеней, является местом развития пластинчатой зоны, весьма сходной с таковой у *P. subscoticus*. Так же как у последнего вида, на некоторых спинных створках наблюдается образование кпереди от пластинчатой зоны более или менее длинного шлейфа.

Кардинальный валик слегка изгибается в сторону небольшого кардинального отростка. Последний на 2—2.5 мм выступает за край створки. Его края утолщены, а обычный изгиб их образует с вентральной стороны двураздельную фигуру, с дорзальной — трехлопастную.

Срединная септа обладает несколько расширенным, не имеющим отчетливых очертаний основанием. Проходя через мускульное поле, септа остается ясно различимым невысоким валиком, но по выходе из этой области она становится выше и тоньше и заканчивается близ границы висцерального диска, в виде высокого ланцетовидного гребня.

Мускульные отпечатки имеют треугольную форму с широким основанием, обращенным к септе. Их передняя часть несколько заходит в область, занятую брахиальными отпечатками.

Брахиальные петли очерчены очень отчетливо невысокими узкими валиками, отходящими от передней части мускульных отпечатков в стороны параллельно кардинальному краю. На расстоянии 13—14 мм от септы они резко изгибаются вперед, затем к центру и назад, описывая характерные незамкнутые петли. Площадь, очерченная брахиальными петлями, имеет гладкую поверхность, выстланную тонким слоем мозолистого утолщения, и отчетливо выделяется на общем фоне створки.

Вся внутренняя поверхность спинной створки, за исключением структурных элементов, усеяна многочисленными точечными углублениями.

В области складок, ограничивающих висцеральный диск, они сменяются удлинненными, наклоненными вперед, заостренными туберкулами.

Измерения весьма неполны.

Таблица 17

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р				Примечание
								10	20	30	40	
198/1095	44	70	1.59	ок. 40	21/2	—	—	—	12	13	13	Голотип, табл. 15, фиг. 1
198/1117	—	—	—	38	38	1	100°	16	14	14	13	
198/1101	41	63	1.53	46	—	—	100°	16	13	19	17	
198/1099	41	63	1.53	43	—	—	100°	—	14	—	—	
198/1000	40	70	—	46	—	—	—	18	14	13	17	

**Изменчивость.** Описываемый вид отличается значительным постоянством признаков.

Несколько изменчивыми являются: 1) ребристость, но неправильность ребристости становится здесь даже устойчивым видовым признаком, отличающим этот вид от других видов этой группы; 2) интенсивность развития синуса; 3) степень развития концентрических морщин в висцеральной части и 4) продольных складок на передней половине раковины.

Среди описываемого материала имеется одна раковина неполной сохранности, существенно отличающаяся от остальных (табл. 15, фиг. 3), — она имеет удлиненную форму без синуса и с макушечным углом только 80°, ребристость, тонкая на макушке и в лобной части раковины, в висцеральной области створки отличается грубостью и неправильностью; здесь на 10 мм насчитывается только 9—10 ребер. Если бы таких форм было несколько, то несомненно они заслуживали бы выделения хотя бы в разновидность описываемого вида. Но недостаточность материала заставляет меня ограничиться определением этой раковины как *P. aff. moshkovensis*.

Под таким же определением выделяется мною другой экземпляр описываемого вида, происходящий из более низких слоев серпуховской свиты, чем все остальные раковины *P. moshkovensis*. Он отличается более

правильной и грубой ребристостью и несколько более резко выраженными продольными складками (табл. 15, фиг. 2), что придает ему облик, приближающийся к некоторым экземплярам *P. rossicus*.

**С р а в н е н и я.** *P. moshkovensis* обладает рядом основных, характерных для рода *Pugilis* признаков, начиная от общей формы раковины и распределения на ней игл, с приуроченными к ним слабыми продольными складками, и кончая особенностями образования пластинчатой зоны.

Описываемый вид легко отличается от всех остальных представителей *Pugilis* слабым развитием наружной скульптуры. Это относится одинаково к тонкой, слабовыпуклой и неправильной ребристости, к незначительному развитию продольных складок и немногочисленным иглам на брюшной створке.

**Р а с п р о с т р а н е н и е,** стратиграфическая и фациальная приуроченность. *P. moshkovensis* является наиболее молодым членом рода *Pugilis* в подмосковном карбоне. Он приурочен к протвинским сахаровидным известнякам, и только 1 экземпляр, несколько отличающийся морфологически от типичных форм, найден в сером плотном тарусском известняке. Кроме того, одна раковина найдена в крупном криноидном известняке основания протвинского горизонта.

Имеется 25 экземпляров из следующих мест:

$C_1^{pr}$  — р. Протва, Мошковской овраг — 3 экз. (1 aff.) (Т. С.); р. Лужа, с. Кременское — 6 экз. (Т. С.); д. Пирогово — 3 экз. (Т. С.); с. Мосолово — 2 экз. (Т. С.); д. Токмаково — 2 экз. (Т. С.); д. Романово — 1 экз. (М. Ш.); р. Таденка — 3 экз. (А. И.); р. Нечайка — 3 экз. (Т. С.); г. Сычевка — 1 экз. (В. Н. Козлова).

$C_1^{tr}$  — р. Вашана, д. Лукино — 1 экз. (Т. С.) (aff.).

Голотип № 198/1095,  $C_1^{pr}$ , д. Мошково (табл. 15, фиг. 1).

### *Pugilis* sp.

Табл. 15, фиг. 5

**Общая форма.** Раковина среднего размера, с сильно и неравномерно выпуклой брюшной створкой (рис. 63). Имеется отчетливый синус, прослеживающийся начиная от макушки и до лобного края. Бока брюшной створки крутые, почти параллельные; судя по их очертанию, раковина была вытянута в длину. Ушки обломаны. Спинная створка отсутствует.

Смычный край сохранился только частично.

Макушка сильно выпуклая, выступающая за смычный край. Макушечный угол  $100^\circ$ . Крутые макушечные склоны резко отделяют от висцеральной области небольшие уплощенные ушки, не сохранившиеся полностью.

Радиальная ребристость на висцеральной части брюшной створки грубая. Ребра постепенно увеличивают свою ширину, начиная от умбо, где на 10 мм их 16, к середине створки, где на этом пространстве всего 8 ребер. На висцеральной части ребра округлые в поперечном сечении, сильно выпуклые, разделенные промежутками равной с ними ширины. Кпереди ребра постепенно сглаживаются, и на расстоянии 40 мм от смычного края они почти совсем расплываются.

Концентрические морщины в количестве свыше 12 отчетливо пересекают висцеральную часть брюшной створки. Они особенно резки близ кардинального края и на макушечных склонах. При пересече-

чении морщин с ребрами последние сильно вздуваются, что придает морщинам узловатый вид, а радиальные ребра делает четковидными.

Иглы многочисленны и составляют один из наиболее характерных признаков скульптуры описываемого вида. Они образуют ряд вдоль смычного края, группируются в пучок на ушках и располагаются в шахматном порядке на всей поверхности створки до лобного края. В передней половине раковины от их основания отходят слабо выраженные продольные складочки.

Диаметр игл постепенно увеличивается с ростом раковины, и в переднем ряду он достигает 1.5 мм. Наряду с этим расстояние между иглами в отдельных рядах остается почти без изменения и колеблется в пределах 5—6 мм.

Внутреннее строение брюшной створки несет все характерные черты строения *Pugilis*. Имеются резко выраженные сильно выпуклые, вытянутые в длину аддукторы и примыкающие к ним с внешней стороны, расположенные в углублениях, грубо радиально штриховатые округленно-треугольные дидукторы. Вершины треугольников заняты мозолистым утолщением концентрически-струйчатого строения. Самая вершина умбо на пространстве 5—6 мм отчетливо отделяется от мускульного поля, образуя гладкое углубление. Вся остальная внутренняя поверхность брюшной створки усеяна многочисленными неправильными углублениями, придающими ей шагреневый вид.

Измерения единственного неполного экземпляра показывают следующее.

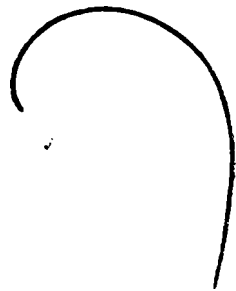


Рис. 63. *Pugilis* sp.  
Продольный разрез створки; нат. вел.

Таблица 17

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р				Примечание
								10	20	30	40	
148/2411	30	70	2.33	—	—	—	100°	15	11	8	8	Табл. 15, фиг. 5.

Изменчивость не могла быть изучена.

Сравнения. Общая форма раковины, ее скульптура — характер расположения игл, присутствие продольных складок свидетельствуют о принадлежности описываемой оригинальной формы к роду *Pugilis*. Грубая ребристость напоминает таковую у *P. luzhkiensis* (груборебристый уклоняющийся экземпляр), но там эта ребристость остается резкой до лобного края, тогда как у описываемого вида она расплывается, и на передней половине раковины преобладающим элементом скульптуры являются многочисленные крупные иглы, что придает ей необычайно своеобразный облик, отличающий ее от всех других представителей этой группы. Недостаток материала не позволяет выделить эту своеобразную раковину в новый вид.

Распространение, стратиграфическая и фацциальная приуроченность. Имеющийся единственный экземпляр найден А. П. Ивановым в криноидных мергелях стешевского возраста в с. Лужках на р. Оке.

*Pugilis* (?) *anna*<sup>1</sup> sp. nov.

Табл. 15, фиг. 6—7; рис. 64

**Д и а г н о з.** Небольшая раковина квадратно-округлого очертания. Брюшная створка равномерно выпуклая, с неясно выраженным синусом. Ушки небольшие, нерезко очерченные. Спинная створка с плоским висцеральным диском. Радиальная ребристость тонкая, отчетливая, на 10 мм 16—20 ребер. Тонкие иглы по всей брюшной створке образуют ряд вдоль смычного края и другой на ушках. В передней половине раковины ребра у основания игл вздуваются, а близ лобного края образуют слабые продольные складочки. Концентрические морщины развиты слабо. Висцеральная полость обширная.

**О б щ а я ф о р м а.** Небольшая раковина, около 25 мм длины и приблизительно такой же ширины. Общее очертание квадратно-округлое с максимальной шириной в средней части раковины. Брюшная створка сильно и равномерно выпуклая, без коленчатости. Висцеральная часть створки несколько уплощена, иногда наблюдается даже слабый синус. Боковые склоны довольно крутые.

Спинная створка в висцеральной части плоская. Шлейф ни на одном из имеющихся экземпляров не сохранился.

Висцеральная полость обширная. Обе створки раковины относительно тонки.

**С м ы ч н ы й к р а й** несколько меньше максимальной ширины раковины.

**М а к у ш к а** выпуклая, слегка выступающая за смычную линию. Макушечный угол 100°. Ушки маленькие, уплощенные, нерезко очерченные.

**Р а д и а л ь н а я р е б р и с т ь** тонкая, отчетливая, выпуклая в средней части, на 10 мм 16—20 ребер. Ширина ребер несколько увеличивается по направлению к лобному краю, где выпуклость ребер уменьшается. Промежутки между ребрами всегда значительно уже их ширины.

В местах прикрепления игл, в передней половине брюшной створки, ребра несколько вздуваются, а близ лобного края образуют слабые, короткие продольные складочки. В этом случае у основания иглы обычно наблюдается раздвигание ребер. Ребристость спинной створки менее выпукла.

**К о н ц е н т р и ч е с к и е м о р щ и н ы** заметны отчетливо только на макушечных склонах, где их можно насчитать около 10, а также на макушке не далее 8—10 мм от смычного края. На более поздних стадиях роста раковины они на висцеральной части почти незаметны.

На спинной створке концентрические морщины более резки и занимают весь висцеральный диск.

Там, где на раковине сохранились ее поверхностные слои, хорошо видны тонкие концентрические струйки нарастания.

**И г л ы** в довольно значительном количестве рассеяны на всей брюшной створке. Их диаметр обычно не превышает ширины несущего их ребра,

<sup>1</sup> Название в честь Анны Николаевны Сокольской, собравшей весь материал по этому виду.

так что они отражаются на правильности ребристости только там, где ребра у их основания вздуваются.

Иглы, постепенно увеличивающегося по мере роста раковины диаметра, располагаются вдоль смычного края, а также образуют ряд из 4—6 игл на ушках. Этот ряд отходит от смычного края под углом 10—15° около самой макушки и тянется до конца ушек.

На взрослых стадиях роста основания игл расположены перпендикулярно к поверхности раковины, на более молодых они несколько наклонены вперед.

Внутреннее строение не наблюдалось. Только на одном экземпляре удалось отпрепаровать кардинальный отросток (рис. 64). Он имеет обычную для *Pugilis* форму — сильно выступает за смычный

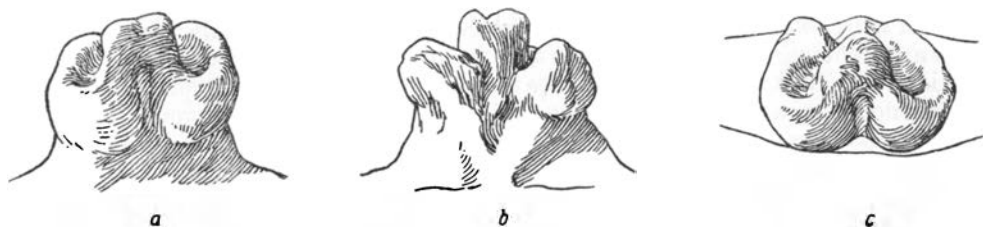


Рис. 64. *P. annae*. sp. nov. Р. Песочня, с. Знаменское, С<sub>1</sub><sup>tsch</sup>, (А. С.). Кардинальный отросток; ×17.

a — с вентральной стороны; b — с дорзальной; c — сзади.

край и отличается своей резкой двураздельностью с вентральной стороны, что вообще, повидимому, характерно для всех более древних форм семи-ретикулятных продуктид.

Измерения из-за неполной сохранности имеющегося материала очень неполны.

Таблица 18

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р			Примечание
								10	20	30	
201/578	24	32	1.33	15/2	10/2	—	100°	20	17	—	Табл. 15, фиг. 6
201/527	—	—	—	14/2	10/2	—	100°	18	16	15	Голотип, табл. 15, фиг. 7

Возрастные изменения. У лобного края взрослых форм наблюдаются сглаживание ребристости и возникновение у них слабых продольных складочек у места прикрепления игл в передней трети брюшной створки.

Обычное у всех *Pugilis* увеличение диаметра игл с возрастом у описываемого вида наблюдается, но не в резкой форме, — даже самые крупные иглы имеют диаметр не более 0.5 мм.

Сравнения. *Pugilis* (?) *annae* sp. n. — очень своеобразная форма, не связанная тесно ни с одним из подмосковных видов продуктид. По характеру ребристости с узкими бороздками между выпуклыми ребрами

и по сравнительно короткому смычному краю этот вид несколько напоминает представителей рода *Productus* s. str. Однако сглаживание ребер у лобного края, образование на них вздутостей или слабых радиальных складок у места прикрепления игл сразу же резко отличают эти формы, не говоря уже об отсутствии у описываемого вида диафрагмы. Общие округлые очертания раковины описываемой формы также совершенно не свойственны видам *Productus* s. str., всегда обладающим удлинненным шлейфом.

Возможно, что к описываемому виду относится спинная створка с семиретикулятной скульптурой *Productus* sp. (Лисицын 1909, табл. III, фиг. 57) из тех же чернышинских слоев подмосковного карбона, откуда происходит наш материал.

Из видов, известных за пределами Подмосковного бассейна, наиболее близок к *P. annae*, повидимому, *D. vaughani* M.-W. из турне Великобритании, особенно если судить только по описанию этой формы автором (Muir-Wood 1928, стр. 66), а не по ее изображению на табл. II, фиг. 12 а — с. Согласно описанию, ребра у *D. vaughani* тонкие, по направлению к лобному краю сглаживаются. На середине раковины на 10 мм насчитывается 18—23 ребра. Промежутки между ребрами всегда уже ширины самих ребер. На боках от основания игл отходят слабые продольные складки. Все это очень близко напоминает характер ребристости *P. annae*. В описании говорится, что раковина часто бывает облуплена, и тогда ее поверхность делается почти гладкой. Повидимому, изображен именно такой несколько облупленный экземпляр с едва заметной ребристостью, что очень резко отличает его от подмосковного вида. Очень сходны также общая форма раковины, характер висцерального пространства и отсутствие диафрагмы. Однако иглы у британского вида имеют в среднем диаметр 1.0 мм, и они образуют на ушках ряд под углом 30° к смычному краю, тогда как у подмосковных они не толще 0.5 мм, и ряд их на ушках располагается под углом 10—15°. Повидимому, этот вид Мюр-Вуд также можно отнести к нашему роду *Pugilis*.

Однако отождествить эти виды нельзя, хотя, несомненно, они очень близки.

Образование у основания ребер в передней половине брюшной створки слабых продольных складок дает возможность предполагать, что описываемый вид относится к одним из первых представителей рода *Pugilis*, развитие которого протекало в основном в виле. Однако осталось неизвестным, присутствует ли на лобном крае спинной створки пластинчатая зона, которая всегда наблюдается у этого рода. Поэтому родовое название поставлено здесь предположительно со знаком вопроса.

Распространение, стратиграфическая и фацциальная приуроченность. Этот вид происходит из чернышинских известняков и является одним из первых представителей семиретикулятных продуктид в подмосковном карбоне. Описанные Лисицыным (1909, стр. 105—107) из чернышинских слоев виды, которые он относит к группе *Pr. semireticulatus* Mart., при ближайшем рассмотрении оказались не принадлежащими ни к роду *Pugilis*, ни к *Dictyoclostus*. Как и некоторые другие турнейские виды продуктид, *P. annae* еще не обладает резким развитием всех отличий своего рода — семиретикулятная скульптура его очень неотчетлива, иглы недостаточно крупные по сравнению с более поздними типичными видами *Pugilis*.

Имеется 5 экземпляров из следующих мест:

С<sub>1</sub><sup>tsh</sup> — р. Черепеть, с. Чернышино — 4 экз. (А. С.); р. Песочня, с. Знаменское — 1 экз. (А. С.).

Голотип № 201/527, С<sub>1</sub><sup>tsh</sup>, с. Знаменское (табл. 15, фиг. 6).

## Эволюция представителей родов *Dictyoclostus* и *Pugilis*

Изученный материал не позволяет осветить эволюцию всех рассмотренных групп с одинаковой полнотой; особенно скудны данные об эволюции рода *Dictyoclostus*. Подмосковные представители этого рода являются только случайными, отдельными звеньями в истории развития этой крупной ветви протруктид и не только не дают сколько-нибудь полного представления о характере эволюции всего рода, но даже не образуют региональных самостоятельных генетических линий, имеющих узко местное значение, как это выявилось при изучении *Antiquatonia* и *Pugilis*.

Для нижнего карбона особенно ясно видно, что в появлении и распространении отдельных представителей *Dictyoclostus* имеет исключительно важное значение миграция из соседних бассейнов, в моменты, когда условия существования в Подмосковной области были для них благоприятны. Средне- и верхнекаменноугольные виды также мигрировали в Подмосковный бассейн из других, повидимому восточных областей и не имеют непосредственной родственной связи с подмосковными нижнекаменноугольными формами.

Попытки дополнить неполный фактический материал литературными данными и попробовать дать более или менее полную картину истории развития *Dictyoclostus* не увенчались успехом. Во всех монографиях, даже в тех, где признается самостоятельность рода *Dictyoclostus*, он понимается более широко, чем это принято в настоящей работе. Выделение же из серии описанных видов тех, которые относятся к *Dictyoclostus* s. str. в принятом здесь объеме, только на основании литературных данных, без просмотра самого материала, едва ли могло дать достаточно точные результаты.

Поэтому приходится ограничиться лишь несколькими словами по поводу характера развития этого рода и говорить только о внешних признаках, так как внутреннее строение описано далеко не для всех видов.

В течение длительного существования рода от основания карбона до конца перми изменения происходили в следующих направлениях: 1) форма и размер раковины; 2) характер ребристости; 3) интенсивность развития концентрических морщин и 4) тип расположения и размер игл. Некоторый средний тип, характеризующийся более или менее сильно выпуклой раковинной среднего размера, с отчетливой и даже довольно грубой радиальной ребристостью и отчетливыми концентрическими морщинами, с иглами, рассеянными по всей поверхности брюшной створки и образующими 1—2 ряда вдоль кардинального края, проходит почти без изменения через весь верхний палеозой. Это турнейский *D. fernglenensis* (Well.), визейский *D. crawfordvillensis* (Well.), *D. moelleri* (Stuck.) из среднего и верхнего карбона, пермский *D. arcticus* Whitfield и ряд других.

Наряду с этим средним типом существовали всевозможные отклонения в отношении всех групп признаков. Наиболее грубая внешняя скульптура характерна для пермских видов, таких, как, например, *D. spiralis* (Waag.) или *D. uralicus* (Tsch.). Расположение игл у этих форм, повидимому, не имеет своих особенностей — они рассеяны по всей брюшной створке и вдоль смычного края.

Зато у нижнекаменноугольных видов именно расположение игл особенно часто подвергается изменению. Здесь, наряду с обычным их расположением вдоль смычного края, они образуют пучки из 30—40 игл на ушках, как у *D. pinguis*, или группируются на боках в количестве до 100, как это наблюдается у *D. multispiniferus* M.-W., или опоясывают широкой лентой из нескольких рядов игл висцеральный диск брюшной створки, как у *D. circumspinosus* Paesc.



Характер и направление эволюции рода *Pugilis* удается проследить на нашем материале более основательно. Все многочисленные виды подмосковных *Pugilis* разделяются на две неравные группы. Одна из них представляет собой виды, тесно связанные один с другим генетически и образующие особую филогенетическую веточку; их эволюция протекала в основном на территории Подмосковского бассейна. Другая группа обнимает виды, основное развитие которых происходило за пределами изученной нами площади; их родственные связи часто остаются для нас неясными.

Родоначальником первой группы *Pugilis* явился британский вид *P. scoticus*, мигрировавший в Подмосковский бассейн в начале визе, во время тульской трансгрессии моря. Этот вид, существовавший почти без изменений в течение всего визе в Великобритании, появившись в Подмосковном бассейне, претерпел здесь за это же время ряд эволюционных изменений и как такой у нас неизвестен. Повидимому, подмосковский *P. subscoticus* явился непосредственным потомком британского вида. Он распространился на большой территории тульского моря и обитал в разных его фациях — в областях отложения глинистых осадков и известковых детритовых илов.

Такое процветание группы, видимо, способствовало появлению интенсивной изменчивости, наблюдающейся на самых разнообразных признаках, — таких, как величина и форма раковины, ее ребристость, интенсивность развития продольных складок, количество и расположение игл. У некоторых форм уклонения от типа оказались настолько велики, что уже в тульское время от *P. subscoticus* обособился новый вид — *P. ninae*, отличающийся от первого своим более крупным размером, более тонкой ребристостью и большим количеством игл, имеющих несколько иное расположение.

Некоторое углубление бассейна в алексинское время вызвало ограничение области распространения этой группы — она оказалась приуроченной только к наиболее мелководным прибрежным фациям, которые для алексинского времени нам известны очень плохо. Эволюция *P. subscoticus* в направлении увеличения интенсивности продольных складок и увеличения количества игл привела к смене этого вида, начиная с алексинского времени, новым видом *P. schwetzovi*.

Этот вид, встречающийся в алексинское время спорадически в наиболее мелких областях моря, в михайловское время, характеризующееся значительным обмелением, широко расселился по всему бассейну, включая и его северо-западное крыло. И опять, как и в тульское время, к моменту широкого распространения вида приурочено отклонение от него новых видов. Так, в основании михайловских слоев появляется *P. rossicus*, а в их верхней части своеобразная форма, приуроченная преимущественно к веневским слоям северо-западного крыла бассейна — *P. pugiliformis*. По Тихому (1941, стр. 151) форма, определенная им как *D. aff. pugiliformis*, обнаружена в воронежском карбоне, в слоях, соответствующих по возрасту веневским, тарусским и стешевским слоям, вместе взятым.

Если *P. schwetzovi* отличался от своего предка более интенсивным развитием игл и связанных с ними продольных складок, то *P. pugiliformis* продвинулся в этом направлении еще дальше. Количество игл, рассеянных по брюшной створке, настолько велико, а вздутая ребер у их основания и продольные складки настолько интенсивно развиты, что образовалась весьма характерная скульптура, напоминающая, по словам автора вида, таковую у *Buxtonia scabricula* (Mart.). Еще дальше в этом направлении эволюция не пошла, и *P. pugiliformis*, просуществовавший в подмосковном карбоне без изменений от начала веневского времени до конца нижнего карбона, вымер, не оставив потомков.

Веневское море с его известковыми осадками, несущими следы сильных донных движений воды, не было благоприятно для развития *Pugilis*, за исключением северо-западного крыла, где господствовали иные условия. Поэтому представители описываемой группы встречаются в веневском горизонте редко.

В конце существования *P. schwetzovi* от него ответвляются две ветви, просуществовавшие очень недолго и обладавшие некоторым упрощением скульптуры раковины. На протяжении всего визе, начиная от *P. scoticus*, наблюдалось последовательное увеличение количества игл и интенсивности связанных с ними продольных складок. Здесь же у *P. tarussensis* имеет место не только уменьшение и того и другого, но и сглаживание в передней половине раковины радиальной ребристости, выраженной обычно у более древних видов очень отчетливо.

У потомка *P. tarussensis* — *P. moshkovensis* количество игл еще меньше, продольные складки очень неясны, а ребристость отличается своей слабой выпуклостью и неровностью. И тот и другой вид довольно редки, первый встречается только в тарусских слоях, а второй хотя и продолжает свое существование до конца нижнего карбона, но широким распространением не пользуется и вымирает, не оставив потомков.

Другая короткая филогенетическая веточка, которой заканчивается в подмосковном карбоне развитие *P. schwetzovi*, представлена довольно редким видом — *P. luzhkiensis*, обладающим слабо выпуклой раковиной с неправильной ребристостью и слабо выраженными продольными складками. К нему очень близко примыкает своеобразная и очень редкая форма *Pugilis* sp., у которой грубая ребристость висцеральной части раковины совершенно исчезает на ее лобной половине.

Все это создает впечатление, что *P. schwetzovi* представляет пример распада вида на многочисленные формы перед полным вымиранием данной филогенетической ветви.

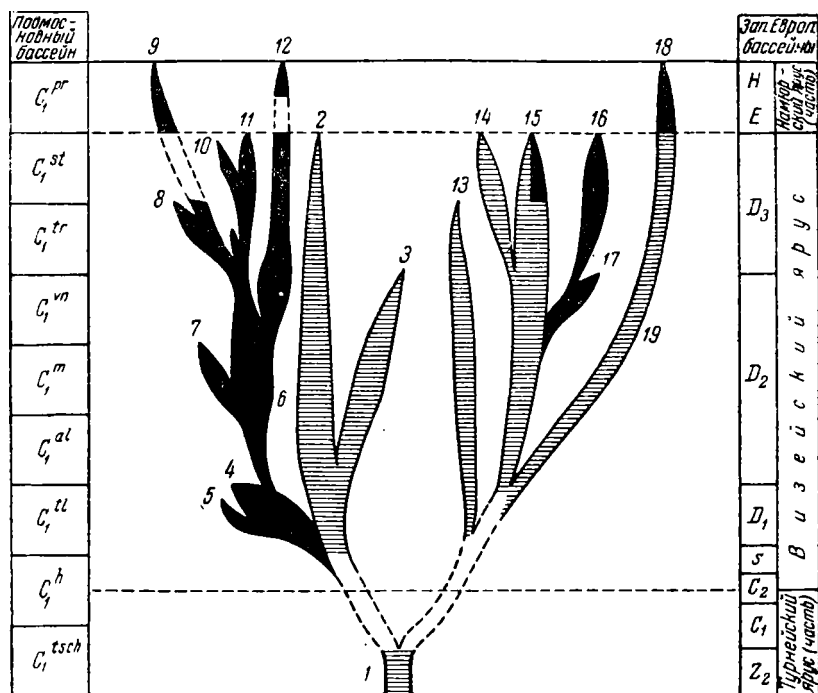
Описанная группа видов, тесно связанных один с другим определенным направлением развития и ареалом распространения, может рассматриваться как местная,\* локализованная географически, ветвь рода *Pugilis*. Представители ее образовали целую серию видов, связанных иногда переходными формами, имели обширное горизонтальное распространение, часто на всей территории бассейна, если это позволяли его фациальные условия.

Сказанное иллюстрируется схемой развития рода, как оно рисуется на основании изученного материала (рис. 65) и сопоставления с Западной Европой. Эта филогенетическая схема составлялась с учетом района распространения той или иной формы в данный отрезок времени, так что соответствующая часть филогенетической ветви закрашивалась для каждой из двух областей отдельным цветом. Благодаря этому, схема приобрела необычно пестрый вид, но зато она не только рисует родственные связи отдельных видов, но и показывает, где эти виды возникали, развивались и когда они расселялись на более обширные территории. Конечно, такого рода схема была бы значительно полнее и интереснее, если бы к ее составлению можно было привлечь материал и по другим областям распространения описываемого рода, особенно по Уралу, Тянь-Шаню и т. д. Но данные по другим районам носят такой отрывочный характер, что они могли бы не столько дополнить, сколько исказить истинные соотношения форм.

Вторая группа *Pugilis*, которая слагается видами, близкими к типичному виду рода *P. pugilis*, развивалась иначе — ее эволюция протекала в основном за пределами нашей территории, повидимому, в бассейнах Западной Европы. Представители этой группы редко обладают у нас ши-

роким распространением или большим количеством особей; их следует рассматривать как случайных пришельцев из соседних бассейнов, не нашедших здесь для себя благоприятных условий существования и потому быстро исчезающих, часто бесследно.

*P. pugilis*, появившийся в Англо-Бельгийском бассейне в визе (в подзоне  $D_2$ ), приходит в Подмосковный бассейн только в стешевское время



■ Подмосковный бассейн

▨ Западная Европа

(по Muir-Wood и Paechelmann)

Фиг. 65. Филогенетическая схема видов рода *Pugilis* в нижнем карбоне Зап. Европы и Подмосковного бассейна.

1 — *P. bristolensis* (M.-W.); 2 — *P. scoticus* (Sow.); 3 — *P. howratensis* (M.-W.); 4 — *S. subcoticus* sp. n.; 5 — *P. ninae* sp. n.; 6 — *P. schwetzi* sp. n.; 7 — *P. rossicus* sp. n.; 8 — *P. tarussensis* sp. n.; 9 — *P. moskoviensis* sp. n.; 10 — *P. sp.*; 11 — *P. luzhkiensis* sp. n.; 12 — *P. pugilliformis* (Jan.); 13 — *P. muir-woodi* (Paeck.); 14 — *P. pugilis* (Phill.) var. *senilis* M.-W.; 15 — *P. pugilis* (Phill.); 16 — *P. serpukhovensis* sp. n.; 17 — *P. aff. pugilis* (Phill.); 18 — *P. pugiloides* sp. n.; 19 — *P. sp.* 1 Paeck. aff. *pugilis* (Phill.).

(верхи визе) и здесь же вымирает. Однако в веневское время от основного ствола *P. pugilis* отделились несколько уклоняющиеся формы, проливающие в Подмосковье и описанные выше под названием *P. aff. pugilis*.

Они изменялись в направлении увеличения количества игл и интенсивности развития продольных складок, дав в вышележащих — тарусском и особенно стешевском — горизонтах многочисленные крупные раковины, обладавшие своеобразной скульптурой и описанные под названием *P. serpukhovensis*. Существование их было непродолжительным, и после расцвета в стешевское время они вымерли, не переходя в слои вышележащего горизонта.

Наконец, последним представителем этой группы, существовавшим в течение протвинского времени, является *P. pugiloides*. Он проник сюда из Вестфалии, где в течение всего визе существовала форма, описанная Пекельманом (1931, стр. 288) как *D. sp. 1 aff. pugilis* (Phill.) и являющаяся несомненно идентичной нашей протвинской.

Ни один из видов *Pugilis* не переходит в средний карбон.

В заключение следует еще раз отметить, что все представители описываемого рода, так же как и *Dictyoclostus* и *Antiquatonia*, приурочены к наиболее мелководным фациям карбона, и при изменении условий на более глубоководный режим они обычно мигрируют в окраинные части бассейна, где мелководные условия сохраняются. Поэтому наиболее обильно описываемые фауны представлены в тульских, михайловских и стешевских слоях, и именно в это время происходит их наиболее интенсивное развитие и появление новых видов.

### Род *Antiquatonia* Miloradovich 1945 nov. emend.

Типичный вид: *Productus antiquatus* Sowerby 1823

**Д и а г н о з.** Раковина от небольшого до крупного размера, с сильно выпуклой брюшной и коленчатой спинной створками. Висцеральная полость обширная, обычно дифференцированная. Хорошо развитые ушки резко отделены от висцеральной части косыми складками с рядом крупных игл на них. Иглы, кроме того, образуют 1—2 ряда вдоль смычного края и рассеяны по всей брюшной створке. Ребристость отчетливая и характерная для отдельных видов. Концентрические морщины хорошо развиты, но ни ребра, ни морщины не переходят на ушки, где располагаются только иглы. Внутреннее строение обычное для всех семиретикулятных продуктид; характерно наличие у многих видов на спинной створке двух пар аддукторов, из которых передние имеют более слабо ветвистый или гладкий рельеф. Какие-либо пластинчатые маргинальные образования отсутствуют.

Типичные представители рода *Antiquatonia* обладают следующими морфологическими особенностями.

**Общая форма.** Раковины разного размера, с сильно выпуклой в висцеральной области брюшной створкой и коленчатой, с плоским висцеральным диском, спинной. Имеется то более, то менее длинный шлейф. Висцеральная полость обширная, дифференцированная у разных видов в разной степени.

**Смычный край** обычно является местом наибольшей ширины раковины.

**Макушка** сильно выпуклая, слегка выступающая за смычный край. Ушки хорошо развиты, плоские или слегка цилиндрически свернутые. У большинства видов ушки резко отделены от висцеральной области то более, то менее интенсивно развитыми складками (околоушные гребни, по терминологии Милорадовича), начинающимися на некотором расстоянии от смычного и сглаживающимися около лобного края.

**Ребристость** всегда отчетливо выражена, но у отдельных видов она различна как по грубости ребер, так и по правильности их расположения. Поэтому характер ребристости часто служит одним из важных диагностических признаков для различения видов (например: *A. costata*, *A. sulcata* и др.). На область ушек ребристость не распространяется.

**Концентрическая скульптура** на висцеральной части раковины обычно отчетливая, и ясный сетчатый орнамент наблюдается почти у всех видов.

Морщины, пересекающие макушку и особенно резко выраженные на макушечных склонах, не доходят до кардинального края, заканчиваясь около ряда игл или складки, ограничивающей ушки. Таким образом поверхность ушек остается гладкой и несет только иглы и струйки нарастания.

**И г л ы.** Все виды, входящие в описываемый род, неизменно обладают изогнутым рядом крупных игл, расположенным на границе ушек с висцеральной частью. Если в этом месте на раковине имеется упомянутая выше складка, то иглы располагаются на ее возвышенной части или на склоне, обращенном к висцеральной области.

Размер игл увеличивается по мере удаления от кардинального края и может достигать значительной величины (у *A. hindi* длина игл до 77 мм, а диаметр у их основания доходит до 2,5 мм). Если складка на границе ушек у некоторых видов может отсутствовать, то ряд игл в этом месте имеется всегда неизменно; варьирует только количество игл в ряду и их размер.

Кроме этого характерного ряда, иглы образуют один или два ряда вдоль кардинального края. В молодых стадиях роста они располагаются по самому краю раковины и в виде мелких изогнутых крючков выступают за ее пределы. По мере роста животного иглы делаются все крупнее и отступают от кардинального края, переходя под небольшим углом к нему на ушки. Здесь могут образовываться еще дополнительные один, реже два ряда игл, также отходящих под углом 5—10° от кардинального края. Наконец, более мелкие иглы рассеяны по всей поверхности брюшной створки, располагаясь на вершинах ребер довольно правильно в шахматном порядке. Количество этих игл различно у разных видов. Однако крупные виды типа *A. hindi* или *A. costata* характеризуются редкими относительно крупными иглами, тогда как небольшие виды типа *A. khimenkovi* обычно обладают большим количеством мелких игл на всей поверхности брюшной створки.

На спинной створке следов прикрепления игл не имеется.

**Внутреннее строение.** Для спинной створки *Antiquatonia* характерна прежде всего форма мускульных отпечатков — аддукторы выпуклые, ветвистые, часто в них можно отчетливо различить отпечатки двух пар мускулов — передний и задний. Передняя пара отпечатков представляет собой плоские возвышенные площадки со слабо ветвистым рельефом или гладкие, как мускульные отпечатки у *Marginifera* (рис. 103). Обе пары аддукторов и передние и задние вместе имеют общее треугольное очертание, приближающееся по форме к равнобедренному треугольнику с широким основанием, обращенным к септе.

Кардинальный отросток массивный, выступающий за смычный край, с дорзальной стороны с тремя гребнями, и изменяющий свои очертания с возрастом животного, как это описано для представителей *Dictyoclostus* (Сарычева 1940). Отчетливо развитые кардинальные валики отклоняются от смычного края на границе ушек и сливаются здесь со складками, ограничивающими ушки.

Брахиальные отпечатки у разных видов имеют несколько различные очертания, но у большинства форм они обладают хорошо развитой горизонтальной частью, параллельной смычному краю, и резко очерченными ретортообразными петлями.

Внутреннее строение брюшной створки не отличается от такового у других семиретикулятных продуктид.

Крупные иглы, особенно располагающиеся на складке у основания ушек, имеют отверстия в полость раковины и укреплены кольцевым валиком.

Никаких пластинчатых маргинальных образований ни на спинной, ни на брюшной створках не наблюдалось. Однако к области шлейфа приурочены чрезвычайно характерные для рассматриваемого рода образования, не описанные до сих пор у каких-либо других продуктид и служащие, повидимому, для затруднения попадания в полость раковины муты и ила путем более тесного смыкания створок вдоль лобного края. Это достигается двумя способами:

1) У видов с коротким шлейфом, как *A. hindi*, в области шлейфа створки тесно примыкают одна к другой, благодаря образованию специфической резкой, угловатой продольной ребристости, совершенно отличной от таковой на наружной поверхности створок.

2) У видов с длинным шлейфом, резко коленчатой спинной створкой и очень тонкой раковинкой, как *A. insculpta*, диаметр плоской, висцеральной части спинной створки соответствует радиусу кривизны шлейфа, так что створки при открывании раковины скользят одна по другой, не образуя широко зияющей щели вдоль лобного края.

Эти приспособления были описаны выше (стр. 19 и 70).

**С р а в н е н и я.** Характеристика нового рода *Antiquatonia* дана автором (Милорадович 1945, стр. 496) очень краткая, оставляющая неосвещенным целый ряд вопросов морфологического порядка, объема вновь выделенного рода и родственных взаимоотношений с другими родами.

Не уточняет понимания этого рода и филогенетическое древо, которое в конце статьи приводит Милорадович. На нем *Linoproductus*, *Dictyoclostus*, *Antiquatonia* и *Marginifera* изображены в виде параллельных ветвей, возникших одновременно от одного общего ствола и отличающихся только шириной этих ветвей на границе перми. Ветвь *Linoproductus* сохраняется здесь неизменной, как и в течение всего карбона, ветвь *Dictyoclostus* немного сокращается в ширину, а ветви *Antiquatonia* и *Marginifera* сильно увеличиваются. Однако в список видов, входящих в новый род, автор включает только каменноугольные формы, причем половина из них, во главе с типичным видом, являются даже нижнекаменноугольными видами. Какие были у автора данные рисовать расширение ветви *Antiquatonia* на границе перми, когда ее наиболее типичные представители находились уже в нижнем карбоне,— трудно понять из его крайне сжатой характеристики этого рода.

Сказанное заставляет обратиться за разъяснением, как надо понимать этот род, прежде всего к анализу признаков типичного вида, а затем к данным Гирти (Girty 1935); который высказывался за необходимость выделения в самостоятельную систематическую единицу своеобразную и резко очерченную группу форм типа *Pr. hermosanus* Girty. Основным признаком, объединяющим эту группу и обособляющим ее от остальных семиретикулятных продуктид, Гирти считает присутствие складок, ограничивающих ушки и сопровождающихся на брюшной створке изогнутым рядом игл. Иногда эти складки сопровождаются на внутренней стороне спинной створки высокими гребнями, напоминающими боковые валики *Marginifera*.

Изучение подмосковных продуктид, обладающих этими характерными признаками, не только полностью подтвердило мнение Гирти, но и выявило ряд других морфологических отличий, свойственных этой группе. Поэтому, присоединяясь к мнению Милорадовича о необходимости выделения данной группы в самостоятельный род и принимая предложенное родовое название, я должна была привести подробную характеристику и диагноз этого рода, тем более, что автор его не успел сделать этого до своей смерти. К сожалению, выбор типичного вида (*Pr. antiquatus*) сделан Милорадовичем не совсем удачно, так как этот вид не имеет

резко выраженной околоушной складки, присутствию которой он сам придавал такое большое значение. Более постоянным диагностическим признаком является неизменное присутствие ряда игл у основания ушек у всех представителей нового рода.

Среди других продуктид, несомненно, самым близким родом и, повидимому, родоначальником *Antiquatonia* является *Dictyoclostus*, разнообразные представители которого широко известны в турнейских отложениях всего мира. Их сближают, прежде всего, общая форма раковины с сильно выпуклой брюшной створкой и слабо вогнутой или колечатой спинной, семиретикулятная скульптура, тип кардинального отростка и других элементов внутреннего строения. Но у *Dictyoclostus* только изредка бывают развиты ряды игл на границе ушек и никогда не наблюдаются сопровождающие их складки. Эти же признаки отличают описанный род от родов *Marginifera* и *Eomarginifera*, которые резко отличаются, кроме того, интенсивным развитием пластинчатых образований на спинной створке.

С другой стороны, именно ряд игл и складки на границе ушек сближают *Antiquatonia* с родом *Horridonia*, выделенным Чао в 1927 г. и имеющим гладкую раковину. Некоторые признаки внутреннего строения также указывают на близость этих родов. Так, сходные с описанными двойные мускульные отпечатки аддукторов на спинной створке были изображены Давидсоном для *Pr. horridus* (1851—1855, табл. IX, рис. 219). Повидимому, *Horridonia* следует рассматривать как особую ветвь *Antiquatonia*, представители которой потеряли свою наружную скульптуру, но сохранили полностью характер расположения игл. На близкую генетическую связь этих родов указывает также и Милорадович (1945).

Характерным и отличительным признаком *Antiquatonia* является отсутствие концентрической скульптуры на ушках, тогда как у остальных семиретикулятных продуктид она именно здесь развита наиболее интенсивно.

Пекельман относит «группу *Pr. muricatus* Sow.», т. е. представителя мелких видов *Antiquatonia*, — к *Dictyoclostus* с большим сомнением и одновременно высказывает предположение (1931, стр. 274), что «*Dictyoclostus* является полифилетическим и включает в себе также формы, которые обладают семиретикулятным обликом только благодаря конвергенции». Выделение нового рода подтверждает правильность мнения Пекельмана о неоднородности *Dictyoclostus*. Повидимому, проявлением конвергенции следует считать также внешнее сходство *Antiquatonia* с родом *Alexenia* (Иванов 1935), который, хотя и обладает околоушными складками с рядом игл на них, но отличается весьма своеобразным внутренним строением, отличным от описываемого рода.

*Antiquatonia* сравнительно крупный род, широко распространенный в горизонтальном и в вертикальном направлениях. Представители его известны во всех областях развития верхнепалеозойских отложений. В подмосковном карбоне имеется 15 видов этого рода и 4 разновидности: 1) *A. znamenskiensis* (Liss.); 2) *A. hindi* (M.-W.); 3) *A. hindi* (M.-W.) var. *ustyensis* var. nov.; 4) *A. hindi* (M.-W.) var. *aspera* var. nov.; 5) *A. nerutshensis* sp. nov.; 6) *A. costata* (Sow.); 7) *A. sulcata* (Sow.); 8) *A. insculpta* (M.-W.); 9) *A. serenensis* sp. nov.; 10) *A. prikschiana* (Jan.); 11) *A. kotlukovi* sp. nov.; 12) *A. khimenkovi* (Jan.); 13) *A. gracilis* (Jan.); 14) *A. gracilis* (Jan.) var. *bordukovensis* var. nov.; 15) *A. tadenkensis* sp. nov.; 16) *A. kremenskensis* Sar.; 17) *A. abrami* sp. nov.; 18) *A. abrami* sp. nov. var. *protvensis* var. nov.; 19) *A. kaschirica* (Ivan.).

*Antiquatonia hindi* (Muir-Wood)

Табл. 16, фиг. 1—4; табл. 17, фиг. 1—5; табл. 18, фиг. 1—8; табл. 19, фиг. 1—3; табл. 20, фиг. 1—5; рис. 66—79

*Productus hindi* Muir-Wood 1928, стр. 108; табл. VI, фиг. 3, 4 а—с, 5, 6; рис. 1—5, 21.

**Д и а г н о з.** Раковина около 45 мм в длину и 60 мм в ширину, шлейф короткий. Брюшная створка сильно выпуклая, с крутыми боками и ушками, обычно ограниченными складкой с иглами на ней. Имеется отчетливый синус. Спинная створка коленчатая. Радиальные ребра правильные, в среднем 12 на 10 мм. Концентрические морщины на висцеральной части отчетливые, узкие.

**О б щ а я ф о р м а.** Раковина среднего размера, более или менее квадратного очертания с наибольшей шириной у смычного края. Брюшная створка сильно выпуклая, с неясной коленчатостью при переходе висцеральной части в слабо изогнутый, короткий шлейф. Бока крутые на всем протяжении створки. На экземплярах с хорошо сохранившимися лобным краем наблюдается, что шлейф расширяется на боках и сливается с расширением ушек, что и вызывает превышение ширины раковины над ее длиной (табл. 17, фиг. 2 а, b). Но в большинстве случаев как ушки, так и примыкающие к ним боковые части шлейфа обломаны, и тогда ширина раковины бывает меньше длины. Отчетливый, но неглубокий синус, ограниченный параллельными краями, проходит, не расширяясь, через всю брюшную створку до лобного края. Однако встречаются случаи слабого развития синуса или даже полного его отсутствия.

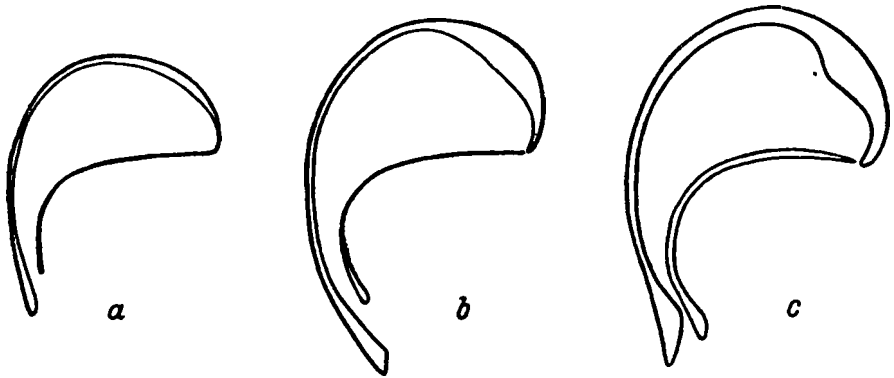


Рис. 66. *Antiquatonia hindi* (M.-W.). С. Лужки, на р. Оке, С<sub>1</sub><sup>st</sup>. Продольные разрезы раковин разных возрастных стадий; немного увеличено.

а — молодой экземпляр, 148/2275; б — более взрослый, 148/2272; с — старческий экземпляр, 198/1079.

Спинная створка, плоская в висцеральной части, при переходе в шлейф образует резкий коленчатый перегиб. Имеется отчетливая, но невысокая срединная складка, соответствующая синусу противоположной створки.

Висцеральное пространство обширное, дифференцированное — у раковин среднего размера оно имеет около 15 мм высоты, у более крупных до 20 мм. Объем и форма висцерального пространства сильно изменяются с возрастом животного (табл. 18, фиг. 4 и 5, рис. 66).

Обе створки сравнительно массивны — толщина их в среднем около 1 мм. В области мускульного поля толщина значительно увеличивается



и у отдельных экземпляров старческого возраста достигает 5 мм (табл. 18, фиг. 6). У хорошо сохранившихся особенно крупных раковин можно наблюдать увеличение толщины створок, преимущественно брюшной, у лобного края, где она иногда достигает толщины до 3 мм (табл. 18, фиг. 4).

Среди особей описываемого вида нередко экземпляры несимметричной формы. Это связано всегда с механическим повреждением раковины в области макушки — поврежденная сторона отстает в росте. Иногда повреждение средней части раковины служит причиной частичного или полного отсутствия синуса (табл. 17, фиг. 3, 4), реже наблюдается обратное — когда повреждение вызывает ненормально интенсивное развитие синуса (табл. 17, фиг. 1а). Шрамы на раковинах имеют обычно рваные края и производят впечатление следов проломов створки. У всех поврежденных раковин, обладающих двумя створками, эти повреждения наблюдаются и на спинной створке в месте, точно отвечающем травмированной части противоположной створки. Однако на спинной створке эти повреждения всегда бывают менее резкими (табл. 17, фиг. 1д). Получается впечатление, что раковина как будто была сжата острыми зубцами, проломившими одновременно обе створки (Сарычева 1949).

**Смычный край и макушка.** Длина смычного края лишь немного менее наибольшей ширины раковины или равна ей. Смычный край брюшной створки несет отчетливую желобчатую арею (табл. 18, фиг. 1—3), которая при смыкании створок бывает скрыта. Арея имеет ширину, равную толщине брюшной створки, — около 1 мм. Она ограничена параллельными краями и несет следы продольной штриховки. В небольшое треугольное дельтириальное отверстие входит основание кардинального отростка, полностью его закрывая.

**Макушка широкая, сильно выпуклая, несколько выступающая за смычный край.** Она обладает неглубоким, но отчетливым синусом и имеет в поперечном сечении квадратное очертание. Макушечный угол 100—110°. Крутые бока раковины резко отделяют макушку от ушек, что еще более подчеркивается присутствием довольно резкой складки, располагающейся обычно на месте их соединения. На экземплярах с хорошо сохранившимся лобным краем видно, что складка, подходя к переднему краю раковины, постепенно расплывается и, наконец, совершенно исчезает. На спинной створке этой складке соответствует глубокая резко очерченная борозда.

Присутствие складки, ограничивающей ушки, Мюр-Вуд (1928, стр. 112) считает важным диагностическим признаком для описываемого вида. Однако, судя по подмосковному материалу, этот признак является изменчивым. Имеется целый ряд экземпляров, у которых складка выражена очень слабо, хотя в остальном эти раковины неотличимы от типичных представителей *A. hindi*. У *A. hindi* из Камберленда (Англия), любезно переданного мне доктором Чарльзом Эдмонсом, эта складка также развита довольно слабо (табл. 16, фиг. 2). Ушки обширные, несколько скрученные вдоль замочного края и расширяющиеся на боках.

**Радиальная скульптура.** Обе створки покрыты правильными радиальными ребрышками, сохраняющими свою ширину почти без изменения на всем протяжении, в среднем 12 на 10 мм. Ребрышки в поперечном сечении округлые, слабо выпуклые, разделенные промежутками, значительно меньшей по сравнению с ними ширины. Увеличение количества ребер происходит путем бифуркации, которая наблюдается обычно впереди от основания игл или вклинивания в области максимальной выпуклости раковины. Вновь возникшие ребра быстро приобретают

нормальную ширину и не нарушают общей правильности ребристости. Ребристость не распространяется на область ушек и почти сглаживается близ лобного края.

Радиальная скульптура спинной створки вполне соответствует таковой на брюшной.

**К о н ц е н т р и ч е с к а я с к у л ь п т у р а.** Отчетливые концентрические морщины располагаются на макушечной части брюшной створки вплоть до места ее резкого перегиба. Первые морщины начинаются от смычного края, но с места возникновения складок, ограничивающих ушки, морщины начинаются от складок. На макушечных склонах они раздваиваются, и их количество на макушке достигает 30—32. Пересечение морщин с радиальными ребрами создает отчетливую сетчатую скульптуру.

На спинной створке концентрические морщины более резки, чем на брюшной. Они занимают здесь весь плоский висцеральный диск и затушают в бороздке, отделяющей ушки.

При хорошей сохранности поверхности раковины на брюшной створке наблюдаются тонкие концентрические линии нарастания в количестве около 5 на 1 мм. Они равномерно покрывают всю раковину, но сохраняются преимущественно на боках раковины. У лобного края линии становятся неправильными, часто сгруживаются и образуют уступы, хорошо видимые невооруженным глазом.

**И г л ы.** На брюшной створке располагаются в более или менее правильном шахматном порядке редкие полые иглы. Их диаметр постепенно увеличивается по мере приближения к лобному краю и достигает здесь 1 мм. В старческих стадиях роста раковины, наряду с исчезновением радиальной скульптуры, расположение игл становится беспорядочным — они то тесно сжаты в одном месте, то почти совершенно отсутствуют. Диаметр их при этом также становится изменчивым. Иглы в молодых стадиях роста раковины располагаются на ее поверхности несколько наклонно вперед; с возрастом они постепенно приобретают все более перпендикулярное положение.

Кроме ventральных игл имеются иглы, сгруппированные в ряды на ушках и вдоль кардинального края.

Первый ряд начинается очень мелкими иглами, расположенными по самому смычному краю. По мере удаления от макушки иглы становятся крупнее и, отступая от края раковины, переходят на ушки, образуя ряд под углом около  $5^\circ$  к кардинальному краю (табл. 18, фиг. 1а, б). Второй ряд состоит из игл более крупного размера и располагается под углом около  $10^\circ$  к смычному краю. Наконец, ряд наиболее крупных и длинных игл виден на складке, ограничивающей ушки и протягивающейся в виде изогнутой дуги до самого бокового лобного края, отходя от кардинального края под углом около  $20^\circ$ . Этот ряд игл неизменно присутствует у всех представителей описываемого вида, независимо от интенсивности развития складки на границе ушек. Диаметр наиболее крупных игл достигает здесь 2.5 мм, а их длина 77 мм, но ни в одном случае не удалось наблюдать естественного окончания иглы, они всегда бывают обломаны.



Рис. 67. *A. hindi* (M.-W.). Схематический поперечный разрез через кардинальный валик.

На спинной створке присутствие этих рядов крупных игл отражается в виде соответствующих рядов углублений (табл. 17, фиг. 1 d).

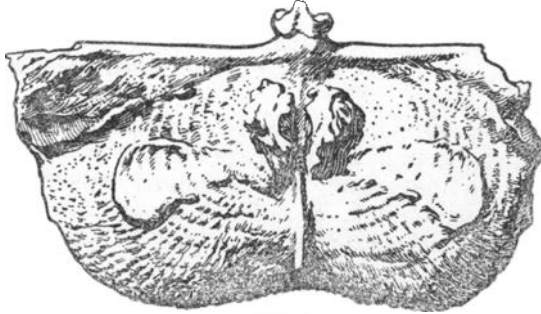
Как редкость можно наблюдать отдельные случайные иглы и на спинной створке. Они имеют обычно небольшой диаметр и располагаются

перпендикулярно к поверхности створки на вершинах ребер, не влияя на их правильность.

**Внутреннее строение.** Спинная створка. Вдоль кардинального края спинной створки тянется валик. Близ кардинального отростка он достигает высоты (считая по внешнему краю створки) 3 мм и ширины 2 мм; по направлению к ушкам он постепенно делается более плоским и, наконец, совсем сглаживается (рис. 67—68).

Внутренняя сторона валика, обращенная к висцеральной полости, округлая, внешняя плоская. На хорошо сохранившихся экземплярах, кроме того, по самому краю виден неглубокий желобок, обеспечивавший наиболее плотное смыкание створок. В центральной части валик сли-

вается с кардинальным отростком и со срединной септой. Типично развитый кардинальный отросток взрослого животного резко выступает за смычный край, достигая длины 3—4 мм и ширины 4—5 мм. С вентральной стороны он представляет собой массивный выступ с широким основанием и расширяющимся свободным концом с двумя выемками, окаймленными мозолистым утолщением (рис. 68). С дорзальной стороны он имеет трехлопастную форму, с лопастями равного размера. Все лопасти несут на своей поверхности штрихи — следы прикрепления мускулов, причем срединная лоп-



а



б



с

Рис. 68. *A. hindi* (M.-W.). Р. Ока, с. Лужки,  $C_1^{st}$ , 198/1005, (Т. С.).

а — внутреннее строение спинной створки взрослого экземпляра;  $\times 4,5$ ; б — кардинальный отросток с дорзальной стороны;  $\times 5$ ; в — то же, вид сзади.

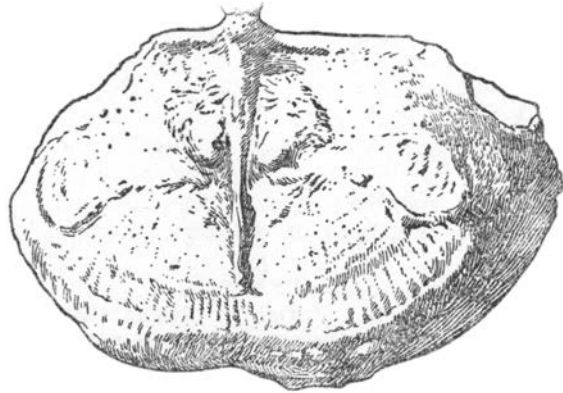
пасть хотя и не отличается резко своим размером от боковых, но несет штриховку не прямолинейную, а угловатую. Возможно, это объясняется следами прикрепления двух пучков мускулов, и эта лопасть является таким образом двойной.

У более молодых экземпляров кардинальные отростки не так массивны — их ширина не превышает 3,5 мм, но главное отличие заключается в меньшей развернутости лопастей отростка (рис. 69), т. е. в меньшей площади прикрепления мускулов.

У старческих экземпляров отросток очень массивный, его высота остается той же, но ширина достигает 7 мм. Его лопасти широко расходятся одна от другой, и трубка, образующая отросток, является как-бы разорванной до самого основания, представляя максимальную площадь для прикрепления мускулов.

Непосредственно кпереди от кардинального отростка, сливаясь с его основанием, располагается срединная септа, доходящая почти до края висцерального диска. Около кардинального края септа массивная, широкая (2,5—3 мм), но невысокая. Подойдя к мускульным отпечаткам, она сильно суживается и иногда почти незаметна между ними. Выйдя из области мускульного поля, септа приобретает характер узкого и высокого гребня, заканчивающегося ланцетовидным расширением высотой иногда более 4 мм. С возрастом животного этот гребень покрывается дополнительными слоями мозолистой ткани и делается массивным, достигая до 4 мм толщины (табл. 19, фиг. 3 а, б). Общая длина септы колеблется в зависимости от размера раковины от 21 до 24 мм.

По обе стороны септы в задней половине створки располагаются ветвистые мускульные отпечатки аддукторов. У молодых раковин они почти не возвышаются над поверхностью створки, но с возрастом рельеф их делается все более высоким. Характер ветвистости отпечатков неправильный и даже на одной раковине он на разных отпечатках может быть несколько различен (рис. 70). Общее очертание мускульного отпечатка треугольное с широким основанием треугольника, обращенным к септе и вершиной в сторону ушек. Почти всегда можно различить отпечатки двух мускулов—зад-



а



б



с

Рис. 69. *A. hindi* (M.-W.). Р. Ока, с. Лужки, 148/2292, (А. И.).

а — внутреннее строение спинной створки молодого экземпляра; × 1,5; б — кардинальный отросток, дорсальный вид; × 7; с — то же, вид сзади.

ний сложен причудливо извилистыми рубцами прикрепления в виде «паучка», имеющего более или менее округлую форму; передний, всегда более рельефный, в виде овального массивного тела, в котором отдельные веточки различаются с трудом. Эта часть мускульных отпечатков непосредственно примыкает или даже налегает на основание брахиальных отпечатков.

На продольном разрезе через мускульный отпечаток (рис. 71) ясно различается участок, сложенный уплотненной волокнистой тканью, характерной для места прикрепления мускулов, и налегающий в своем переднем конце на утолщение, которое представляет собой основание брахиальных отпечатков. На одном из сделанных разрезов, кроме того, можно было видеть перемещение мускульного отпечатка к лобному краю и зарастание нефункционирующей его части слоями мозолистого утолщения,

подобно описанному подробно у *D. pinguis*. Однако, в связи с более медленным ростом спинной створки по сравнению с ростом брюшной, здесь эти изменения места прикрепления мускулов не так наглядны, как на последней.

Общая длина мускульных отпечатков (основание треугольника) 9—10 мм; ширина (высота треугольника) 5—6 мм; высота их над общей поверхностью створки может достигать 2 мм, но обычно не превышает 1—1.5 мм.

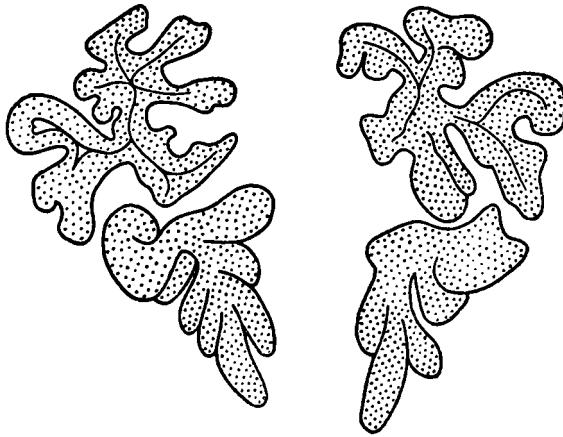


Рис. 70. *A. hindi* (M.-W.). Р. Ока, с. Лужки,  $C_1^{st}$ , 148/2412, (А. И.). Схематический рисунок следов прикрепления аддукторов на спинной створке;  $\times 6$ .

От передней части мускульных отпечатков и слившихся с ними мозолистых возвышений отходят замкнутые петли брахиальных отпечатков. Они начинаются от септы, идут перпендикулярно к ней на протяжении 15—18 мм параллельно кардинальному краю и на своих боковых концах образуют почковидные расширения, вытянутые к лобному краю (рис. 68—69). Пространство, очерченное петлями, имеет сглаженную поверхность и оконтурено по краям округлыми валиками около 1 мм диаметром, несколько возвышающимися над остальной поверхностью створки. У молодых раковин в области брахиальных петель отчетливо проступает сет-

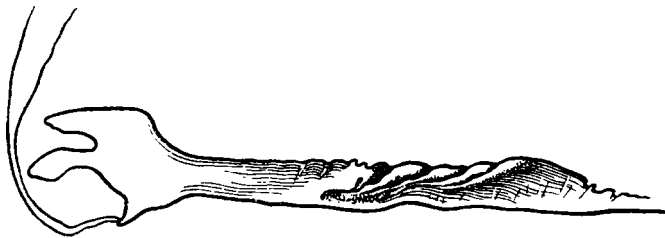


Рис. 71. *A. hindi* (M.-W.). Р. Ока, с. Лужки,  $C_1^{st}$ , 184/2275, (А. И.);  $\times 6$ . Продольный разрез через место прикрепления аддуктора на спинной створке; видно налегание мускульного отпечатка в его передней части на более утолщенную створку, чем в задней.

чатая внешняя скульптура створки, а брахиальные валики видны особенно отчетливо (табл. 19, фиг. 2 а). С возрастом на брахиальных отпечатках нарастают мозолистые слои, скрывая собой как следы внешней скульптуры, так и вальки, и делая брахиальные отпечатки очень рельефными, значительно возвышающимися над общей поверхностью створки (табл. 19, фиг. 1). Но около септы передняя граница брахиальных отпечатков становится довольно расплывчатой, мозолистые отложения распространяются несколько вперед и не имеют отчетливого очертания. Это, вероятно, является следствием некоторого сдвигания вперед места прикрепления основания брахиальных петель, происходящего одновременно с соответствующим изменением места расположения мускульного

поля, надвигающегося на область, ранее занятую брахиальными отпечатками.

Ширина брахиальных отпечатков в части, параллельной кардинальному краю, 4—6 мм, в области почковидного расширения 7—10 мм.

Вся внутренняя поверхность висцерального диска спинной створки, за исключением описанных образований, густо усеяна точечными углублениями, хорошо различаемыми невооруженным глазом. Иногда эта точечность распространяется даже на основание кардинального отростка и септы. В месте коленчатого перегиба створки к этой скульптуре прибавляются довольно крупные заостренные туберкулы, резко наклоненные вперед и достигающие 1 мм длины. Точечные углубления покрывают также и туберкулы.

На относительно молодых экземплярах, у которых спинная створка еще не очень сильно утолщена, на всем пространстве висцерального диска, за исключением области мускульного поля, прослеживаются то более, то менее отчетливо следы наружной скульптуры, имеющие сглаженный по сравнению с наружным рельефом.

На расстоянии 8—9 мм от лобного края туберкулы и точечные углубления,

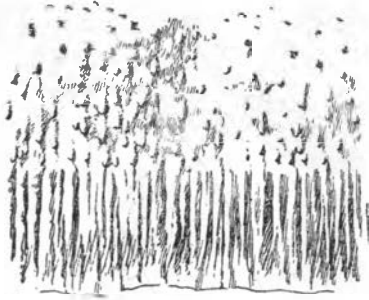


Рис. 72. *A. hindi* (M.-W.). Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1005, (Т. С.); × 2. Скульптура внутренней поверхности спинной створки близ лобного края — туберкулы сменяются резкой радиальной «ребристостью».

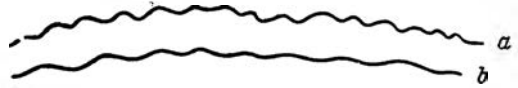


Рис. 73. *A. hindi* (M.-W.). Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1060, (Т. С.). Поперечный разрез спинной створки близ лобного края; видно несоответствие внутренней «ребристости» (а) со скульптурой наружной поверхности створки (b). × 6.

равно как и следы внешней скульптуры раковины, исчезают, сменяясь своеобразной резкой продольной «ребристостью» (табл. 19, фиг. 2b, c, рис. 72), не соответствующей наружной ребристости (рис. 73). В месте изменения скульптуры на створке наблюдается образование неясного уступа. Подобная структура отмечена у ряда видов *Antiquatonia*; она имеет, по видимому, большое биологическое значение и была описана подробно выше (стр. 70).

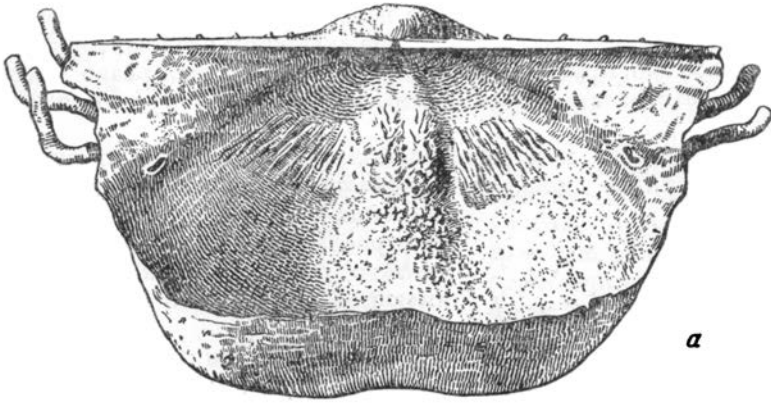
**Б р у ш н а я с т в о р к а.** Внутренняя поверхность брюшной створки имеет строение, характерное для всех *Antiquatonia* (табл. 18, фиг. 6, 7, рис. 74). Мускульное поле располагается на некотором расстоянии от кончика макушки (8—10 мм). Это промежуточное пространство обычно бывает лишено мозолистого утолщения и даже у старческих экземпляров остается сравнительно тонкостенным, отчетливо выделяющимся углублением.

Мускульные отпечатки имеют обычную форму и расположение — посредине пара ветвистых овальных отпечатков аддукторов, по бокам к ним примыкают радиально штриховатые следы дидукторов.

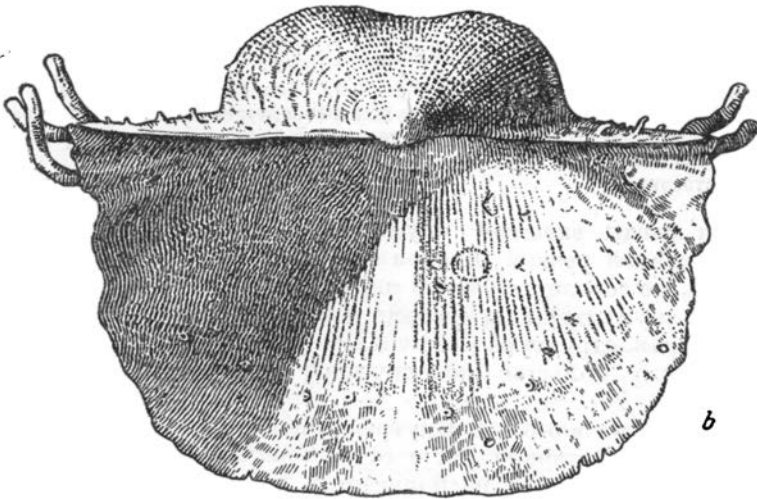
Отпечатки аддукторов имеют длину 12—14 мм и ширину 3—5 мм каждый. На некоторых более молодых экземплярах в каждом отпечатке легко различить 2 части — отпечатки передних и задних аддукторов. У заднего аддуктора рубцы прикрепления мускулов образуют неправильный узор из тонколопастных длинных веточек, имеющих тенденцию сходиться

в центре в одну точку (рис. 75—76). У переднего аддуктора отпечаток имеет более массивное строение, его рубцы короткие и широкие, имеют удлиненный центральный стержень или сливаются вместе в одно массивное целое.

Передние отпечатки всегда бывают выше задних и поднимаются над областью дидукторов на 2—3 мм и более.



a



b

Рис. 74. *A. hindi* (M.-W.). Р. Ока, с. Лужи. С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1023, (Т. С.).  
Внутреннее строение брюшной створки;  $\times 1.5$ .

a — задняя половина створки, область мускульного поля, место прикрепления околочного ряда крупных игл (видны открытые каналы их), линейная арка; b — лобная половина створки; видна радиальная скульптура, места прикрепления полых игл, включения обломков члеников криноидей; несколько реставрировано.

Отпечатки прикрепления дидукторов располагаются в углублениях и несут грубую неправильную радиальную штриховатость. Они имеют вытянутую в ширину неправильную овальную форму с шириной 15—19 мм и длиной 9—11 мм.

Брюшная створка *A. hindi* несет явственные следы передвижения мускульного поля, подробно описанного на представителях *D. pinguis*.

Здесь также интенсивно развито волокнистое мозолистое образование, закрывающее функционировавшую ранее часть мускульного поля (табл. 18, фиг. 6 и рис. 77) и изменяющее постепенно форму отпечатков.

Вся внутренняя поверхность висцеральной части брюшной створки, за исключением области мускульного поля, густо усеяна точечными углублениями, аналогичными таковым на спинной створке.

При переходе створки в область шлейфа на ней появляется радиальная ребристость, сначала слабо заметная, затем все более явственная. Ребра в поперечном сечении угловатые, с рядами заостренных наклоненных вперед туберкул на их вершинах. Они сохраняют на всем своем протя-

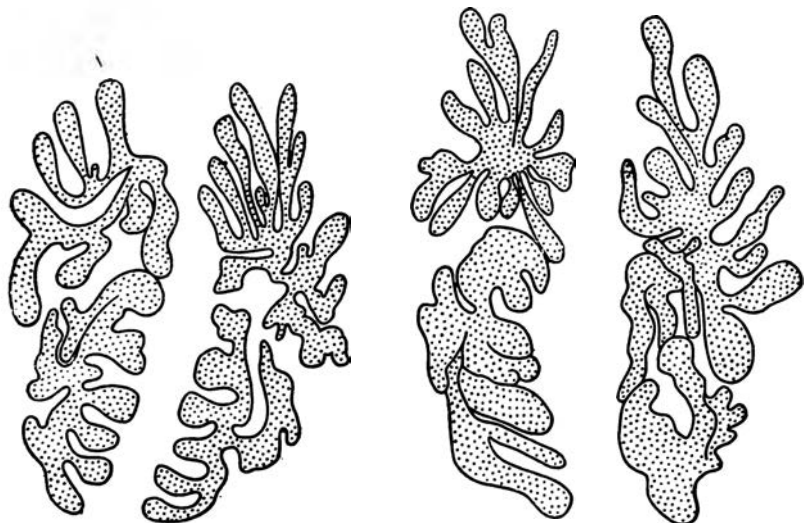


Рис. 75. *A. hindi* (M.-W.). Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2282, (А. И.). Схематический рисунок следов прикрепления аддукторов на брюшной створке; ×6.

Рис. 76. То же, 148/2286.

жении первоначальную ширину и прямолинейное направление, не дихотомируют и не сливаются одно с другим. В 10 мм их насчитывается 11—12. Близ лобного края они так же постепенно исчезают, как и возникли. Они явно не являются отражением наружной ребристости, которая в соответствующем месте створки — на шлейфе становится неправильной и местами слабо заметной. Ширина полосы, занятой этой своеобразной ребристостью, достигает 20—26 мм. Остальная часть створки вдоль лобного края шириной 6—9 мм почти гладкая. О функции этой скульптуры говорилось выше (стр. 71).

На внутренней поверхности брюшной створки в ее лобной части наблюдаются отверстия каналов полых игл. Места расположения этих отверстий всегда несколько смещены назад и иногда в сторону от места прикрепления соответствующей иглы на наружной поверхности. Диаметр отверстия приблизительно соответствует диаметру отверстия в игле. Иглы, расположенные около лобного края, имеют отверстия непосредственно под самой иглой. Из крупных игл, располагающихся на складке у основания ушек, отверстие в полость раковины имеют только передние 1—2, остальные все замкнуты. Некоторые иглы на ушках также имеют отверстия. Иглы, рассеянные на поверхности висцеральной части брюш-



ной створки, не связаны с полостью раковины, их внутренние отверстия закрыты и не видны на внутренней стороне створки.

На большом количестве экземпляров с их внутренней и наружной поверхности видны беспорядочные включения или отпечатки члеников криноидей диаметром до 4 мм (табл. 20, фиг. 2—5, рис. 78—79). Инкрустированные обломки криноидей наблюдаются главным образом на



Рис. 77. *A. hindi* (M.-W.). Р. Беспута, с. Торопово, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1115, (Т. С.). Мускульное поле брюшной створки старческого экземпляра;  $\times 1.7$ .

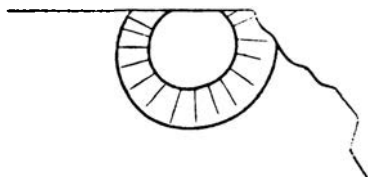


Рис. 78. *A. hindi* (M.-W.). Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1005, (Т. С.). Схематическая зарисовка членика криноидей, отпечатавшегося на внутренней поверхности спинной створки у кардинального края;  $\times 6$ .

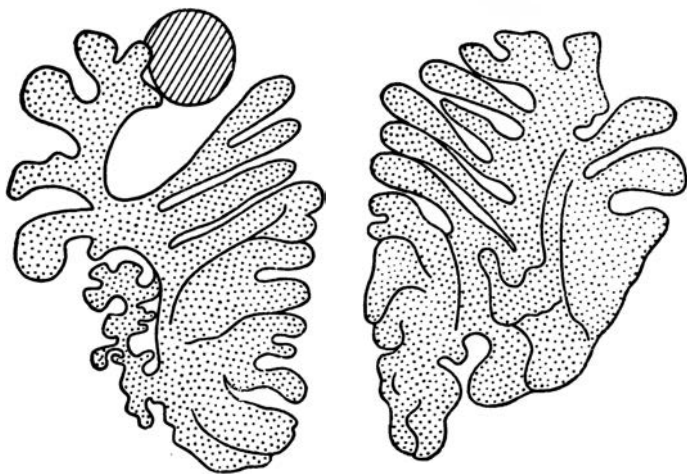


Рис. 79. *A. hindi* (M.-W.). Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/2287, (А. И.). Отпечатки прикрепления аддукторов на спинной створке. Прижизненное попадание членика криноидей в область мускульного поля вызвало неправильное развитие левого отпечатка;  $\times 6$ .

брюшной створке и не влекут за собой каких-либо ненормальностей в форме или скульптуре раковины, хотя, несомненно, они попали внутрь раковины при жизни животного.

Измерения показывают следующее (табл. 19, стр. 181).

Измерения двух последних экземпляров, происходящих из Англии, приведены для сравнения с подмосковными. Экземпляр № 149/99 из Камберленда (коллекция ПИН), № 44/3549 из Дербишира (коллекция Центр. геол. муз. им. Чернышева, Ленинград).

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р							Примечание
								10	20	30	40	50	60	70	
198/1047	40	70	1.75	52	—	—	100°	10	13	13	—	—	—	—	
148/2467	41	78	1.90	ок. 52	—	—	100°	13	11	10	9	10	11	11	Табл. 16, фиг. 3
198/1036	43	78	1.81	53	—	—	110°	—	—	—	—	—	—	—	
198/1008	44	84	1.91	62	ок. 60	—	100°	15	12	—	13	11	12	—	
148/2468	47	88	1.87	62	60	—	100°	12	11	11	11	15	16	—	
198/1006	48	95	1.98	61	56	—	100°	—	11	11	11	12	12	11	Табл. 16, фиг. 1
198/1096	49	92	1.88	59	—	—	100°	14	13	13	13	—	—	—	Табл. 20, фиг. 3
149/99	41	82	2.00	50	—	—	105°	14	12	11	11	11	—	—	Табл. 16, фиг. 2
44/3549	44	—	—	55	—	—	—	14	12	12	12	11	13	—	

Возрастные изменения и изменчивость. Возрастные изменения раковины *A. hindi*, как и у других семиретикулятных продуктид, выражаются в следующем: 1) увеличение длины шлейфа, в данном случае очень умеренное; 2) увеличение выпуклости висцеральной части раковины и расширение ее висцерального пространства за счет более быстрого роста брюшной створки; 3) значительное увеличение общей толщины створок и в особенности области лобного края и всех структурных элементов их внутреннего строения (мускульные и брахиальные отпечатки и т. д.); 4) изменение формы кардинального отростка, увеличение его ширины, массивности и расхождение его лопастей 5) удаление мускульного поля брюшной створки от кардинального края и изменение формы отпечатков дидукторов — увеличение вытянутости их в ширину; 6) увеличение диаметра игл как на ушках, так и на всей поверхности брюшной створки, и нарушение правильности их расположения на лобном крае; 7) нарушение правильности радиальной ребристости и, наконец, ее полное исчезновение на лобном крае; 8) появление концентрических уступов, параллельных лобному краю и свидетельствующих о задержках в росте раковины.

Наиболее изменчивыми признаками этого вида являются: 1) присутствие и интенсивность развития синуса; 2) интенсивность развития складки, отделяющей область ушек от висцеральной части раковины; 3) присутствие и интенсивность вздутий ребер у основания игл 4) количество ребер на 10 мм в пределах 9—15 (на всем протяжении створки).

В приведенном перечне изменчивых признаков, конечно, не принимались во внимание изменения отдельных признаков, возникших в результате прижизненного механического повреждения раковины, которые являются особенно часто причиной неправильной ребристости или отсутствия синуса.

**С р а в н е н и я.** Подмосковные продуктиды, отнесенные здесь к *A. hindi*, по всем признакам весьма близко подходят к описанию и изображениям этого вида автором. Несколько отлична, повидимому, более грубая ребристость подмосковных форм. У английских представителей этого вида в среднем 14 ребер на 10 мм на расстоянии 20 мм от носика, тогда как у подмосковных только 11—13. Однако непосредственное сравнение подмосковного материала с раковинами *A. hindi* из английского карбона показало их полное тождество, что можно видеть и по приведенной здесь табличке измерений. Наиболее близкими видами являются *A. antiquata* (Sow.) и *A. sulcata* (Sow.). Об отличиях от этих видов, имеющих более грубую ребристость, говорит Мюр-Вуд (1928, стр. 112).

Повидимому, к описываемому виду следует отнести экземпляр *Pr. semireticulatus*, описанный и изображенный Вернейлем (1845, стр. 265, табл. 16, фиг. 1). Кроме общего сходства по очертанию раковины, он обладает характерными длинными иглами на ушках и происходит к тому же из с. Лужков на р. Оке, где этот вид встречается в изобилии.

**Р а с п р о с т р а н е н и е, с т р а т и г р а ф и ч е с к а я и ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь.** В британском нижнем карбоне *A. hindi* имеет широкое горизонтальное и вертикальное распространение, будучи приурочена к верхним его частям, начиная от подзоны  $D_2$ , что соответствует всей серпуховской свите и верхней половине окской. По Мюр-Вуд (1928, стр. 111—2), она встречается преимущественно в известняках, но иногда и в сланцах. Сведений о нахождении этого вида в других областях распространения нижнего карбона за рубежом (Бельгия, Германия, США, Китай и др.) не имеется.

По данным Ротая, *A. hindi* встречается в средней части визейских отложений Донецкого бассейна — зонах  $C_7e$  и  $C_7f$ , соответствующих почти всей нашей окской свите, начиная от тульских слоев. Таким образом, первые представители этого вида появились сначала в Донбассе, затем мигрировали в Англию, откуда уже в стешевское время на короткий период пришли в Подмосковный бассейн.

Здесь они, повидимому, не нашли достаточно благоприятных условий существования, так как представители этого вида имеют крайне ограниченное горизонтальное, вертикальное и фаціальное распространение. Они известны в подмосковном карбоне только в фации криноидных мергелей и известняков стешевского возраста (экземпляр *A. hindi* из Камберленда, ПИН, № 149/99, также происходит из крупнокриноидного известняка). Но даже и в указанной фации стешевских слоев *A. hindi* имеет только локальное распространение — 97% имеющегося материала происходит из одного местонахождения (с. Лужки на р. Оке), остальные же несколько экземпляров найдены в двух местах, территориально довольно близких к основному местонахождению. Повидимому, единственно благоприятными условиями существования в Подмосковном каменноугольном бассейне были мелководные его области, с довольно сильным движением воды и богатейшим донным населением, среди которого, кроме продуктид (преимущественно с длинными и многочисленными иглами) и брахиопод, прикреплявшихся ножкой, было много кораллов, морских лилий и мшанок.

Ни один из имеющихся в моем распоряжении экземпляров не был найден в прижизненном положении.

Имеется 148 экземпляров, которые происходят из следующих мест:

C<sub>1</sub><sup>st</sup> — р. Ока, с. Лужки — 144 экз.: 67 экз. (А. И.), 62 экз. (Т. С.) и 15 экз. (Т. А. Добролюбова); с. Глазечня — 2 экз. (А. И.); р. Беспута, с. Торопово — 2 экз. (Т. С.).

Голотип хранится в Британском музее в Лондоне.

*Antiquatonia hindi* (Muir-Wood) var. *ustyensis*<sup>1</sup> var. nov.

Табл. 22, фиг. 1—2; рис. 80—81

**Д и а г н о з.** Раковина среднего размера, весьма вытянутая в ширину, с сильно выпуклой, но не коленчатой висцеральной частью. Ушки обширные, ограниченные отчетливой складкой с рядом игл на ней. Скульптура из умеренно выпуклых правильных радиальных ребер в количестве 10—12 на 10 мм, пересеченных в висцеральной части отчетливыми концентрическими морщинами.

**Общая форма раковины.** Раковина около 40 мм длины и 62 мм ширины. Очертания овальные, но сильно выпуклая округленно квадратная макушка резко возвышается и нарушает правильность овала с задней стороны. Вытянутость раковины в ширину вызвана интенсивным развитием ушек, поэтому максимальная ее ширина приурочена к области, примыкающей к смычному краю. Брюшная створка в макушечной области сильно и равномерно выпуклая, с наибольшей кривизной в висцеральной части. Коленчатого перегиба нет. Бока раковины, крутые в висцеральной области, становятся более пологими в передней ее части. Слабый синус, возникающий на расстоянии около 10 мм от кончика макушки, быстро становится слабо заметным или исчезает совершенно. Толщина створки сравнительно незначительная.

Спинная створка не наблюдалась.

**Смычный край и макушка.** Смычный край не наблюдался полностью. Повидимому, его длина равна наибольшей ширине раковины. На брюшной створке имеется узкая (0.8 мм шириной) аррея, с небольшим треугольным дельтириальным отверстием. Макушка сильно выпуклая, резко отграниченная от ушек крутыми склонами, придающими ей в поперечном разрезе четырехугольное очертание. Макушечный угол 105—110°. На границе ушек отчетливая складка, сглаживающаяся по направлению к лобному краю.

Ушки обширные, слегка скрученные в своей прикардинальной части, плоские, расширяющиеся и неясно сливающиеся с остальной створкой, в лобной половине.

**Радиальная скульптура** сходна с таковой у основного вида. Количество ребер на 10 мм на расстоянии 20—30 мм от конца макушки 10—12. У лобного края 14—15. На ушках радиальная ребристость отсутствует.

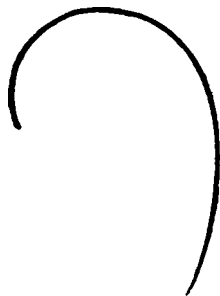


Рис. 80. *A. hindi* (M.-W.) var. *ustyensis* var. n. Р. Жиздра, с. Усты, C<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2470, (Н. С. Ильина). Продольный профиль брюшной створки, nat. вел.

<sup>1</sup> Название от с. Усты на р. Жиздре, откуда происходит голотип.

Концентрическая скульптура также соответствует таковой у основного вида. На область ушек она не распространяется.

Иглы по своему характеру и расположению сходны с иглами *A. hindi*, однако вентральные иглы никогда не достигают такого крупного размера, как у последнего вида, и даже у лобного края диаметр их не превышает 1 мм. Крупные (до 2.4 мм в диаметре) иглы, располагающиеся рядами на ушках и на складке, ограничивающей ушки, не отличаются от соответствующих игл у типичного вида.

Внутреннее строение наблюдалось лишь на одном экземпляре спинной створки, где оказалось, что, несмотря на крупный размер раковины, ее кардинальный отросток отличается миниатюрностью (рис. 81). Он обладает типичной для *Antiquatonia* формой: с вентральной

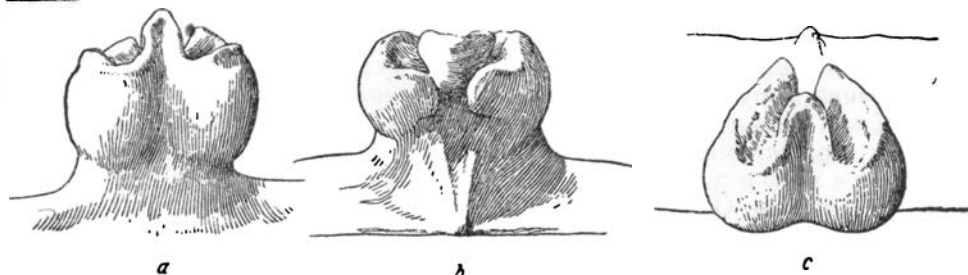


Рис. 81. *A. hindi* (M.-W.) var. *ustyensis* P. Шиворонь, C<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2305, (А.И.). Кардинальный отросток; ×11.

а — вентральный вид; б — дорзальный вид; с — вид сзади.

стороны имеет вид двух сложенных боченковидных трубок с утолщенными выпуклыми стенками, сидящих широким основанием на смычном крае, укрепленном кардинальным валиком. С дорзальной стороны он сидит на возвышении кардинального валика, выступая за его плоскость на 1.4 мм, имеет тонкую «ножку» и почти неразвернутые края, как это бывает характерно для кардинальных отростков молодых особей типичного вида.

Измерения показывают следующее:

Т а б л и ц а 20

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р						Примечание
								10	20	30	40	50	60	
148/2470	40	73	1.82	62	—	—	105°	14	10	10	13	13	—	Голотип, табл. 22 фиг. 1
148/2469	42	80	1.90	62	—	—	110°	17	11	12	12	12	12	Табл. 22, фиг. 2

Изменчивость. К числу изменчивых признаков относится слабо развитый синус. Повидимому, с изменчивостью же связана большая или меньшая ширина висцеральной части брюшной створки.

Сравнения. Представители описываемой разновидности, появившейся в подмосковном карбоне задолго до появления основного вида, отчетливо отличаются от него своей формой — очень сильно вытянутой в ширину, благодаря интенсивному развитию ушек. Однако экземпляр №148/2469 (табл. 22, фиг. 2) не имеет этого резкого отличия и является как бы

переходной формой к типичной *A. hindi*. Характерная форма раковины с обширными ушками чрезвычайно сходна с *A. nerutchensis* sp. n., которая отличается, однако, от описываемой разновидности *A. hindi* более грубой радиальной ребристостью и меньшим размером раковины.

Такое промежуточное положение *A. hindi* var. *ustyensis* представляет значительный интерес во всей истории развития этого рода в подмосковном карбоне и рассмотрено более подробно ниже (стр. 268).

Распространение, стратиграфическая и фацциальная приуроченность. Описываемая разновидность встречается редко. Имеется 3 экземпляра, происходящие из двух далеко удаленных одно от другого мест южного крыла Подмосковного бассейна. Они найдены в известняках тульского возраста вместе с многочисленной другой фауной брахиопод.

C<sub>1</sub><sup>11</sup> — р. Жиздра, с. Усты — 2 экз. (Н. С. Ильина); р. Шиворонь, обн. № 1802—1 экз. (А. И.).

Голотип, № 148/2470, C<sub>1</sub><sup>11</sup>, с. Усты (табл. 22, фиг. 1).

### *Antiquatonia hindi* (Muir-Wood) var. *aspera*<sup>1</sup> var. nov.

Табл. 21, фиг. 1—3

Диагноз. Раковина среднего размера, квадратного очертания, с максимальной шириной, приуроченной к области смычного края. Брюшная створка сильно выпуклая, как правило, без синуса. Ушки ограничены отчетливой складкой с рядом игл на ней.

Ребристость правильная, грубая. Концентрические морщины резкие. Вентральные иглы крупные, многочисленные.

Общая форма раковины сходна с типичной *A. hindi*, но синус на брюшной створке или отсутствует или ограничивается висцеральной частью. Отчетливый синус на всем протяжении брюшной створки наблюдается только у одного экземпляра, являющегося переходным к типичному виду (табл. 21, фиг. 2).

Смычный край, макушка и ушки подобны описанным у типичной *A. hindi*, за исключением отмеченного выше отсутствия синуса и несколько меньшего макушечного угла, который здесь равен 90°.

Радиальная ребристость правильная, очень резкая; на пространстве 10 мм 8—11 ребер. Ребра очень выпуклые, промежутки между ними узкие.

Концентрическая скульптура. На боковых склонах морщины редкие, крупные. В месте возникновения их насчитывается 8—10, но при переходе к макушке их количество увеличивается. На макушке грубая сетчатая скульптура.

Иглы по своему характеру и расположению на ушках соответствуют таковым у типичных *A. hindi*, но количество вентральных игл значительно больше, чем у основного вида. Хорошо выраженные иглы встречаются здесь даже в области носика.

Внутреннее строение неизвестно.

Измерения показывают следующее (табл. 21, стр. 186).

Изменчивость. Скудное количество материала не позволяет говорить об изменчивости. Существует экземпляр, переходный к основному виду, который обладает отчетливым синусом и умеренно резкой ребристостью (табл. 21, фиг. 2).

Сравнения. *A. hindi* var. *aspera* отличается от основного вида своей более грубой скульптурой, большим количеством игл на брюшной

<sup>1</sup> *aspera* (лат.) — шершавый.

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р							Примечание
								10	20	30	40	50	60	70	
148/2472	37	72	1.94	ок. 52	—	—	90°	12	11	10	10	10	11	—	Голотип, табл. 21, фиг. 1
148/2471	40	72	2.40	52	45	0.86	90°	10	10	10	10	9	10	—	Табл. 21, фиг. 2
198/1052	—	—	—	—	—	—	—	10	10	9	7	9	8	8	Табл. 21, фиг. 3

створке и ее меньшим макушечным углом. Однако описываемая разновидность связывается с типичными *A. hindi* целым рядом промежуточных форм, и если крайние представители являются резко различными, то существует ряд экземпляров, обладающих смешанными признаками, точное определение которых довольно затруднительно. Грубая ребристость приближает эту разновидность к *A. antiquata* (Sow.) и *A. sulcata* (Sow.).

*A. hindi* var. *aspera* встречается исключительно в криноидных известняках и мергелях стешевского возраста, там, где типичная *A. hindi* не найдена или встречается редко.

Имеется 7 экземпляров из следующих мест:

$C_1^{st}$  — р. Ока, с. Глазечня — 3 экз. (М. Ш. и А. И.); р. Беспута, д. Торопово — 1 экз. (Т. С.); р. Скнига, пог. Пятница — 1 экз. (Т. С.) и р. Изверя, д. Даманово — 2 экз. (Т. С.).

Голотип № 148/2472,  $C_1^{st}$ , с. Глазечня (табл. 21, фиг. 1).

### *Antiquatonia sulcata* (Sow.)

Табл. 22, фиг. 3

*Productus sulcatus* Sowerby 1822, стр. 17; табл. 319, фиг. 2; Muir-Wood (pars), 1928, стр. 147; табл. X, фиг. 7 а, б, с.

**Д и а г н о з.** Раковина среднего размера, квадратного очертания, с наибольшей шириной вдоль смычного края. Брюшная створка сильно выпуклая в висцеральной части и очень слабо изогнутая в области длинного шлейфа. Бока крутые, параллельные. Ушки обширные, ограниченные отчетливой складкой с рядом игл на ней. Синус слабо выраженный. Ребристость грубая — 6—8 ребер на 10 мм на всем протяжении створки начиная от максимальной выпуклости.

**Общая форма.** Вентральная часть раковины четырехугольного очертания, благодаря ограничивающим ее крутым параллельным бокам раковины. Отчетливый неглубокий синус с параллельными склонами начинается на макушке и достигает лобного края. Брюшная створка без коленчатого перегиба, но сильно изогнута в висцеральной части и почти совершенно лишена изгиба в передне-заднем направлении в области шлейфа.

Спинная створка не наблюдалась.

Макушка отделяется крутыми склонами от ушек, на границе с которыми располагается отчетливая складка. Макушечный угол 110°. Ушки не видны.

Радialьные ребра грубые, прямолинейные, более выпуклые в висцеральной части и уплощенные в лобной половине. Ширина ребер

от носика до максимальной выпуклости брюшной створки постепенно увеличивается, так что на 10 мм здесь насчитывается только 6—8 ребер. Это количество остается приблизительно одинаковым на всей передней половине раковины вплоть до лобного края, близ которого ребра опять становятся несколько тоньше. Направление ребер правильное, прямолinéйное, но ширина отдельных ребер бывает различна. Ребра, несущие иглы, несколько выделяются своей большей шириной и выпуклостью. Увеличение количества ребер происходит путем раздваивания их преимущественно в области максимальной выпуклости и на висцеральных склонах.

К о н ц е н т р и ч е с к а я с к у л ь п т у р а в виде неясных морщин числом около 15.

И г л ы, увеличивающиеся в диаметре по направлению к лобному краю, рассеяны в небольшом количестве на всей брюшной створке. Кроме того, крупные иглы располагаются в виде 2 рядов — на складке, ограничивающей ушки, и вдоль смычного края.

В н у т р е н н е е с т р о е н и е неизвестно.

И з м е р е н и я показывают следующее:

Т а б л и ц а 22

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р					Примечание
								10	20	30	40	50	
148/2902	44	85	1,93	—	—	—	110°	13	8	7	6	5	Табл. 22, фиг. 3

И з м е н ч и в о с т ь не изучалась за отсутствием материала.

С р а в н е н и я. Описываемый вид обладает таким резко выраженным характерным признаком *Antiquatonia*, как околоушная складка с рядом крупных игл на ней, что принадлежность его к этому роду не вызывает никаких сомнений. *A. sulcata* была одним из первых продуктусов, получивших свое видовое название. В течение истекшего столетия в это название вкладывались самые различные понимания этого вида. Подробный разбор всей имеющейся литературы приведен в работе Мюр-Вуд (1928, стр. 147). Не повторяя сказанного ею, отмечу только, что путаница в понимании этого вида существует и до настоящего времени. Согласно ее диагнозу *A. sulcata*, брюшная створка несет синус или уплощена. Однако она включает в синонимы этого вида *Pr. sulcatus*, изображенный Воганом (1911, стр. 559, табл. ХLI, фиг. 1 а, б), который лишен каких-либо следов синуса. Говоря об отличиях описываемого вида от *A. costata*, Мюр-Вуд отмечает, что *A. sulcata* обладает более длинным шлейфом, более узкими и менее выпуклыми ребрами и менее глубоким синусом. Но изображенные ею как *A. sulcata* (табл. X, фиг. 5 и 6) раковины несут глубокий, узкий синус, а одна из них, кроме того, обладает грубыми, широкими и выпуклыми ребрами, не отличимыми от таковых у *A. costata*.

Таким образом, к описанию Мюр-Вуд подходит только ее экземпляр, изображенный на табл. X, фиг. 7 и отвечающий изображению и описанию этого вида у Соверби. Непосредственное изучение раковины, определенной Мюр-Вуд как *A. sulcata*, происходящей из D<sub>2</sub> Стаффордшира (Центр. геол. муз. им. Чернышева в Ленинграде, № 26/3549), показало, что этот экземпляр также сходен только с фиг. 7, табл. X Мюр-Вуд и существенно отличается от фиг. 5 и 6.



Сказанное заставляет меня понимать объем описываемого вида более узко, чем Мюр-Вуд, и относить к нему только формы, имеющие характерные четырехугольные очертания вентральной части раковины, снабженной отчетливым, но не резким синусом, с правильной, не расширяющейся у лобного края радиальной ребристостью и с характерным расположением игл на складках, ограничивающих ушки, и на смычном крае.

В таком понимании этот вид сходен с *A. antiquata* (Sow.), от которого он отличается более грубой ребристостью и присутствием складки, ограничивающей ушки, тогда как у *A. antiquata* в этом месте имеется только отчетливая угловатая борозда.

О существенном отличии *A. sulcata* и *A. costata* и о большом сходстве с *A. antiquata* говорит Воган (1911, стр. 560), указывающий, что *A. costata* является иной генетической ветвью, развивающейся параллельно линии *A. antiquata* — *A. sulcata*. К аналогичному выводу приводит изучение и подмосковного материала.

Таким образом очерчивается группа близко родственных видов — *A. sulcata*, *A. antiquata* и *A. hindi*, которые отличаются один от другого в основном различной шириной ребер. Эта группа является самостоятельной и не связана непосредственным родством с видами, группирующимися вокруг *A. costata*.

*A. sulcata* описана Пекельманом из нижнего карбона Германии (1931, стр. 298, табл. 37, фиг. 8—9). Но изображенные им формы отличаются, кроме своего небольшого размера, слишком глубоким синусом, более тонкой ребристостью и иным очертанием вентральной части раковины. Этим они ближе подходят к подмосковному виду *A. nerutshensis*.

Деманэ описал *Pr. (Dictyoclostus) cf. sulcatus* из слоев переходных между визе и намюром Бельгии (1938, стр. 70, табл. VII, фиг. 1—3). Однако это небольшие раковины, хотя и грубо ребристые, но сильно отличающиеся от *A. sulcata*, даже в более широком его понимании. Повидимому, на них даже отсутствуют ограничивающие ушки складки с рядом игл.

В русской литературе *A. sulcata* описывалась неоднократно. Янишевский (1918, стр. 36, табл. V, фиг. 6, 7) изображает из нижнего карбона Ферганы экземпляр этого вида, отличающийся от типичных *A. sulcata* своим небольшим размером и слишком тонкой ребристостью и сходный скорее с *A. insculpta* (M.-W.). Эйно́р (1936, стр. 34, табл. III, фиг. 3 a, b, c) описывает *A. aff. sulcata* из визейских известняков  $C_1^{2A-IV}$  Кизеловского района на Урале, отличающиеся почти полным отсутствием синуса и имеющие округленно-удлиненную форму.

Среди подмосковной каменноугольной фауны, где отсутствует *A. antiquata*, наиболее близка к описываемому виду *A. hindi* и особенно ее более грубо ребристая разновидность *var. aspera*, среди раковин которой встречаются формы со слабым синусом, напоминающие *A. antiquata*.

Распространение, стратиграфическая и фацальная приуроченность. *A. sulcata* в подмосковном карбоне форма очень редкая — имеется только один экземпляр неполной сохранности из с. Глазечни из криноидных мергелей стешевского возраста, где он встречается вместе с *A. hindi*.

В Донском бассейне, по Ротаю, *A. sulcata* встречается очень редко в зонах  $C_1^{\gamma}$  —  $C_1^{\delta}$ . На западном склоне среднего Урала, по Эйно́ру (1946, стр. 138), *A. sulcata* также встречается редко, но исключительно в горизонте  $C_1^{2A-III+IV}$ , сопоставляемом автором с подзоной  $D_2$  английского карбона.

В Англии *A. sulcata* приурочена к подзоне  $D_2$  и Yoredalian. Голотип хранится в Британском музее в Лондоне.

*Antiquatonia costata* (Sow.)

Табл. 23, фиг. 1—6; табл. 24, фиг. 1—4; рис. 82—83

*Producta costata* Sowerby 1827, стр. 115; табл. 560, фиг. 1

*Productus costatus* Veneuil 1845, стр. 268; табл. XV, фиг. 13 a—b; Копинск (pars), 1847, стр. 92; табл. X, фиг. 3 a, b, c, d; Davidson (pars), 1861, стр. 152; табл. XXXII, фиг. 2; Muir-Wood 1928, стр. 143; табл. X, фиг. 1 a — c, 2, 3.

*Productus costatus* Sow. var. *depressus* Trautschold 1869, стр. 62; табл. VI, фиг. 17 a — c.

**Д и а г н о з.** Раковина небольшого размера, вытянутая в ширину по смычному краю. Брюшная створка сильно выпуклая, спинная резко коленчатая; шлейф хорошо выраженный. Ушки обширные, отделены от круто падающих боковых склонов отчетливой складкой с рядом крупных игл на ней. Синус глубокий, в нем обычно выклиниваются 1—2 ребра. Ребра выпуклые, грубые, расширяющиеся к лобному краю — в 20 мм от кардинального края 6—9 ребер на 10 мм, у лобного края 3—4. Концентрические морщины на висцеральной области отчетливые, крупные.

**О б щ а я ф о р м а.** Раковина 25—30 мм в длину и 35—45 мм в ширину. Последняя приурочена к области смычного края. Брюшная створка сильно и равномерно выпуклая, с максимальной выпуклостью в средней части висцеральной области. Коленчатого перегиба нет (рис. 82). Бока раковины крутые почти на всем ее протяжении, но у лобного края более пологие. Имеется отчетливый, часто резко очерченный синус, пересекающий всю створку.

Спинная створка резко коленчатая, так что угол между ее висцеральным диском и шлейфом менее 90°. Висцеральная часть створки совершенно плоская, но в области шлейфа она тесно соприкасается с брюшной и повторяет ее очертания. Здесь на спинной створке наблюдается отчетливая срединная складка, соответствующая синусу противоположной створки и расплывающаяся на висцеральном диске. Висцеральное пространство обширное, дифференцированное. Обе створки раковины очень тонки и никогда не имеют в области лобного края никаких утолщений или пластинчатых образований.

**С м ы ч н ы й к р а й** является местом наибольшей ширины раковины. Арея не наблюдалась.

**М а к у ш к а** сильно выпуклая, резко очерченная крутыми склонами, несколько выступающая за смычный край. Макушечный угол 100°. Хорошо развитые ушки слегка цилиндрически свернуты параллельно смычному краю и отделены от остальной раковины выпуклой, широкой складкой, не всегда резко выраженной. Складка начинается на расстоянии 3—5 мм от смычного края, быстро становится выпуклой и, постепенно расширяясь, достигает лобного края.

На спинной створке плоский висцеральный диск отделяется от вогнутых ушек бороздой, соответствующей складке противоположной створки.

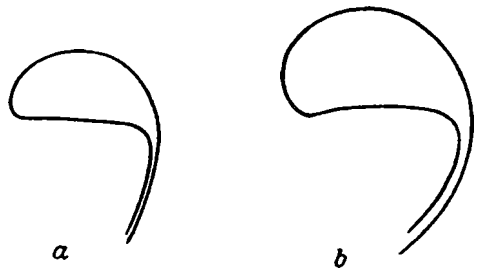


Рис. 82. *A. costata* (Sow.). Схематические продольные разрезы через раковины разных возрастных стадий; немного увеличено.

а — молодой экземпляр; б — взрослый экземпляр.

**Радиальная скульптура** в виде грубых округлых в поперечном сечении ребер, быстро расширяющихся по направлению к лобному краю. Так, на расстоянии 10 мм от кардинального края на 10 мм 13—15 ребер; на расстоянии 20 мм 6—9 ребер и, наконец, у лобного края только 3—4. Наиболее резкое расширение ребер происходит там, где кончается концентрическая скульптура и где находится максимальная выпуклость брюшной створки.

Ребра разделяются глубокими бороздками меньшей ширины, чем ребра. На нескольких экземплярах из протвинских слоев, с достаточно полно сохранившимся лобным краем, наблюдается уменьшение выпуклости ребер (табл. 23, фиг. 4а, 5). Вследствие сильного расширения ребер с возрастом раковины, почти не наблюдается увеличения их количества, и если оно иногда имеет место, то приурочено исключительно к бокам брюшной створки. Наряду с этим в синусе происходит выклинивание 1—2 ребер (табл. 23, фиг. 1, 2, 4, 6 и др.). Иногда ребра, несущие иглы, несколько выделяются своей большей шириной. На ушках ребра отсутствуют.

Так как обе створки раковины очень тонки, то в области шлейфа крупные ребра сминают одновременно обе створки. Таким образом, ребристость на шлейфе спинной створки представляет зеркальное отражение таковой на брюшной, и промежутки между ребрами здесь обычно шире самих ребер. Это придает ребристости шлейфа спинной створки большую резкость по сравнению с брюшной. Быстрое расширение ребер, так же как и на противоположной створке, приурочено к месту окончания концентрической скульптуры. Но благодаря тому, что изгиб створки здесь более резкий, коленчатый, и смена ребер из более или менее тонких в грубые происходит резче, тем более, что в этом месте часто наблюдается выклинивание ребер. В противоположность области шлейфа ребрышки на висцеральной части спинной створки отличаются от таковых на брюшной своей меньшей выпуклостью.

**Концентрическая скульптура** в виде отчетливых морщин, пересекающих висцеральную часть обеих створок. На брюшной они доходят до места максимальной выпуклости створки, на спинной занимают весь висцеральный диск до коленчатого перегиба. Количество морщин 15—20; они постепенно расширяются по мере роста раковины. На крутых висцеральных склонах брюшной створки морщины часто выклиниваются или сливаются по две, а близ кардинального края делаются все более узкими и сглаживаются. Передние, наиболее крупные, морщины не доходят до смычной линии, затухая на складке, ограничивающей ушки.

В поперечном разрезе морщины имеют несимметричную форму — задний их склон образует резкий уступ, передний спускается в сторону лобного края полого. В местах пересечения морщинами радиальных ребер последние вздуваются, образуя грубую сетчатую скульптуру. Передние  $\frac{2}{3}$  створки, а также ушки полностью лишены концентрических морщин. При хорошей сохранности поверхностного слоя раковины на поверхности створок наблюдаются тонкие концентрические линии нарастания.

На спинной створке сетчатая скульптура более тонкая.

**Иглы**, постепенно увеличивающиеся в диаметре по направлению к лобному краю, в незначительном количестве рассеяны по всей поверхности брюшной створки. Они располагаются в более или менее правильном шахматном порядке на вершинах ребер перпендикулярно к поверхности раковины. Следы тонких иголок, расположенных обычно наклонно назад, можно наблюдать также вдоль смычного края брюшной створки. Кроме того, имеются характерные для всех представителей

*Antiquatonia* ряды из 4—5 крупных игл на складках, ограничивающих ушки, и вдоль смычного края. Все иглы этих рядов быстро увеличиваются в диаметре по мере удаления от макушки.

Все крупные иглы достигают значительной длины. Имеются раковины с иглами свыше 10 мм длиной, а изолированные иглы в породе, окружающей гнездо раковин этого вида, достигают 33 мм длины. Иглы на всем протяжении полые и имеют цилиндрическую форму. Сужения игл по направлению к их внешнему концу не наблюдалось, за исключением мелких изогнутых игл по смычному краю.

На спинной створке в месте соответствующих прикреплению крупных игл на складках и на ушках брюшной створки наблюдаются отчетливые округлые углубления, размер которых увеличивается с увеличением диаметра соответствующих им игл (табл. 23, фиг. 2d).

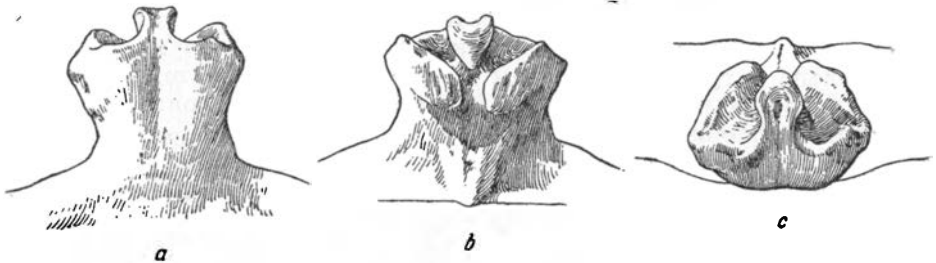


Рис. 83. *A. costata* (Sow.). Р. Вашана, д. Опасово,  $C_1^{st}$ , 311/6, (Т. С.).  
 а — кардинальный отросток, вентральный вид; б — то же, дорзальный вид; в — то же, вид  
 сзади;  $\times 10$ .

Внутреннее строение наблюдалось только на спинной створке. Оно очень сходно с таковым у других представителей этого рода (табл. 24, фиг. 3). На изображенном экземпляре, повидимому, довольно молодой возрастной стадии вдоль кардинального края располагается валик, резко выраженный в средней части створки и распадающийся к бокам. Проследить его полностью не удалось. Кардинальный отросток небольшой, имеет ширину 2 мм и высоту 1.6 мм. На вентральной поверхности он разделен отчетливой довольно глубокой бороздкой, по обе стороны от которой у основания отростка развиты округлые утолщения. Эти утолщения сливаются с утолщенными внешними краями отростка. При рассмотрении отростка в плоскости, перпендикулярной к висцеральному диску, видно характерное расположение боковых гребней, огibaющих срединную вдавленную часть и несколько разошедшихся на концах. С дорзальной стороны отросток имеет слабо расходящиеся боковые гребни и узкую щель, доходящую до его основания. Эта щель еще не раздвинута, и центрального гребня через нее не видно (рис. 83).

На другом экземпляре спинной створки кардинальный валик, так же как и кардинальный отросток — более массивен; его гребни разошлись более широко, что объясняется возрастным изменением. Это хорошо согласуется с большей массивностью у этого экземпляра и других элементов внутреннего строения (септа, брахиальные и кардинальные валики).

Срединная септа начинается с довольно широкой нерезко очерченной прикардинальной части. Выйдя из области мускульного поля, септа суживается и в виде узкого высокого гребня доходит почти до конца висцерального диска створки.

На расстоянии 1.3 мм от кардинального валика по обе стороны септы располагаются ветвистые довольно выпуклые мускульные отпечатки.

Они имеют треугольную форму с широкими основаниями треугольников, обращенными к септе.

Брахиальные петли незамкнутые. Они очерчены слабо возвышающимся валиком только на своем переднем конце. Здесь же имеется умеренное мозолистое утолщение, несколько сглаживающее следы внешней скульптуры.

Вся внутренняя поверхность спинной створки, за исключением мускульного поля, несет явственные следы внешней скульптуры. Кроме того, поверхность висцерального диска усеяна точечными углублениями, сменяющимися в области шлейфа тонкими удлиненными, очень слабо выраженными пустулами, заканчивающимися заостренными, направленными вперед шипами.

Внутреннее строение брюшной створки изучалось на серии поперечных разрезов. На них видно, что в центральной части висцеральной области этой створки располагаются возвышенные, сильно вытянутые в длину, слившиеся в одно целое отпечатки прикрепления двух аддукторов. Параллельно штриховатые следы прикрепления дидукторов располагаются в несколько пониженных участках по обе стороны аддукторов в их задней половине. Эти мускульные отпечатки на разрезах не имеют отчетливых границ и сливаются незаметно с остальной створкой.

Измерения наиболее полных экземпляров показывают следующее.

Таблица 23

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р					Примечание
								10	20	30	40	50	
311/7	30	50	1.66	45	45	1	100°	15	9	6	5	5	
148/2398	27	47	1.78	39	—	—	100°	13	7	6	6	—	Табл. 24, фиг. 1
148/2399	27	50	1.85	ок. 20/2	ок. 20/2	—	90°	9	6	5	4	—	Табл. 23, фиг. 1
148/2397	26	47	1.81	17/2	17/2	1	100°	13	6	4	4	—	
311/1	27	47	1.74	ок. 34	—	—	100°	15	7	4	4	—	Табл. 23, фиг. 2
311/3	24	45	1.87	—	—	—	100°	13	9	6	5	—	
198/1186	ок. 32	55	—	45	45	1	100°	16	—	5	4	3—4	Табл. 23, фиг. 6
198/1180	30	57	—	22/2	22/2	1	100°	—	7	5	4	4	
198/1179	27	59	—	21/2	—	—	100°	15	9	5	4	3	

Возрастные изменения и изменчивость. *A. costata* не относится к категории сильно изменчивых видов, однако, кроме типичных экземпляров, имеется целый ряд отклоняющихся от нормы. Прежде всего это касается молодых раковин — они отличаются от взро-

слых, кроме общего меньшего размера: 1) слабым развитием ушек (табл. 23, фиг. 2); 2) меньшей выпуклостью брюшной створки (рис. 82) и, следовательно, меньшим объемом висцеральной полости; 3) более слабым развитием складки, ограничивающей ушки. Последний признак подвержен не только изменению с возрастом, но также и индивидуальной изменчивости.

Признаками изменчивыми независимо от возраста животного являются: 1) интенсивность развития синуса; как правило, он бывает резко очерченным, угловатым, но иногда приобретает более мягкие очертания, а у одного экземпляра синус в передней половине брюшной створки почти совсем сглаживается (табл. 24, фиг. 1а); 2) характер ребристости; как показывают измерения, ширина ребер колеблется в незначительных пределах, но все наиболее грубо ребристые экземпляры, имеющие в передней части раковины на 10 мм только 3 ребра, происходят из протвинских слоев.

В протвинское же время появляются особи, несущие следы качественного изменения ребристости в новом для этого вида направлении. Ребра в лобной половине становятся более или менее уплощенными, чего не наблюдается ни на одной из раковин из более древних слоев.

Дальнейшую эволюцию описываемой группы в этом направлении проследить не удастся, так как *A. costata* в подмосковном карбоне не доходит даже до верхов протвинских слоев, исчезая где-то в средней их части.

**С р а в н е н и я.** Подмосковные представители *A. costata* очень сходны с британскими раковинами в понимании автора, затем уточненного Мюр-Вуд. В диагнозе Соверби имеется указание, что ребра бывают в передней части уплощенными. Однако этот признак, повидимому, присущ не всем раковинам этого вида, так как у позднейших авторов, даже Давидсона (1858—1862, стр. 152) и Мюр-Вуд (1928, стр. 143), изучавших британский материал, упоминание об уплощении ребер отсутствует. Наличие в подмосковной коллекции целого ряда экземпляров с уплощенными ребрами, наряду с имеющими сильно выпуклые ребра, еще более подчеркивает сходство их с видом Соверби.

Об отличиях *A. costata* от описаний многочисленных авторов, прилагавших это название к самым разнообразным формам, подробно говорит Мюр-Вуд (1928, стр. 146—147). К сказанному ею следует добавить, что Конинком (1847, стр. 92, табл. X, фиг. 3 e, f, g) под названием *Pr. costatus* изображены раковины из с. Бочарова на р. Волге, которые следует относить к *A. khimenkovi* (Jan.) У Толмачева имеется указание (1924, стр. 230), что автор относит изображение *Pr. costatus*, даваемое Конинком (1844, табл. VIII bis, фиг. 3), к новому виду *Pr. robustus*. Отсутствие в указанной работе Толмачева изображения этого нового вида заставило Мюр-Вуд оставить вопрос о соотношении его с типичным *A. costata* открытым.

Во второй части работы Толмачева (1931, табл. 14, фиг. 1—2) изображен *Pr. robustus* Tolm. Это крупная, вытянутая в длину раковина, с относительно тонкой ребристостью, совершенно лишенная синуса и не имеющая, так же как и изображение, даваемое Конинком (1844, табл. VIII bis, фиг. 3), никакого сходства с типичной *A. costata*.

В русской литературе *A. costata* упоминается редко, хотя раковины этого вида из России изображались неоднократно (Вернейль 1845; Конинк 1847). Описанная в 1879 г. Траутшольдом спинная створка *Pr. costatus* var. *depressa* несомненно относится к типичной *A. costata*. По его указанию этот экземпляр «является окремнелым и найден в элювиальных отложениях» (подмосковная морена очень часто содержит валуны окремнелых пород с нижнекаменноугольной фауной).

*Pr. costatus* упоминается Кротовым (1888, стр. 410) из верхнего карбона р. Пудьвы (Урал), но судя по тому, что автором не приводится в спонимике изображение голотипа, а среди многочисленных рисунков из Конинка (1847, табл. X) приводятся только фиг. 3 e—h, т. е. формы, особенно уклоняющиеся от типичной, можно думать, что автором был принят за *Pr. costatus* какой-то другой вид.

*Pr. costatus* из нижнего карбона Урала был описан Янишевским с Шартымки (1900, стр. 120) и из Хабарового (1910, стр. 52). Однако изображений автор не прилагает, так что судить о тождестве этих форм с подмосковными трудно. *Pr. costatus* из Ферганы (Янишевский, 1918, стр. 35, табл. I, фиг. 7 a—b и табл. II, фиг. 12) представляют собой обломки раковин, не несущих всех характерных признаков этого вида.

*Pr. costatus* указывается Ротаем (1931, стр. 56) из нижнего карбона Донбасса, однако фотография этого вида, а также просмотр коллекции из Донбасса показали, что образцы, определенные как *Pr. costatus*, представляют собой обломки раковин плохой сохранности, принадлежащих, повидимому, к одному из видов *Pugilis*.

*D. costatus* var. *minor*, описанный Ивановым (1935, стр. 68) из основания среднего карбона Подмосковского бассейна, сильно отличается от типичных *A. costata* и, возможно, относится к группе видов, родственных *A. khimenkovi*.

Среди подмосковных семиретикулятных продуктид наиболее близка описываемому виду *A. nerutshensis*. Некоторые экземпляры *A. costata* из с. Рождественского (основание стешевских слоев), уклоняющиеся несколько от типичных форм своей более тонкой ребристостью, особенно тесно примыкают к груборебристым вариациям *A. nerutshensis*. Однако подавляющее большинство раковин *A. costata* легко отличается от названного подмосковного вида своей более грубой ребристостью. Более подробно об отличиях этих двух видов говорится при описании *A. nerutshensis*.

От *A. sulcata* описываемый вид отличается очень резко своей вытянутой в ширину раковиной, ребрами, расширяющимися на всем протяжении раковины до самого лобного края, а также глубоким узким синусом брюшной створки, которая не имеет таких крутых параллельных боковых склонов, как *A. sulcata*.

Распространение, стратиграфическая и фацальная приуроченность. *A. costata* довольно широко распространена в южном крыле Подмосковского бассейна и приурочена исключительно к серпуховским слоям. В связи с этим возникает вопрос, каким образом этот типично верхневизейский вид мог попасть в с. Слободу, откуда он указывается Вернейлем и Конинком, т. е. в место, где в настоящее время известны только тульские слои. Не исключена возможность, что Оливьери, передавший в свое время этот материал обоим ученым, или понимал под названием «Слобода» слишком большой район ее окрестностей, или собрал эту фауну из валунов. В пользу последнего предположения говорит очень убедительно тот факт, что изображенные Вернейлем и Конинком формы являются окремнелыми ядрами раковин этого вида.

*A. costata* появляется в небольшом количестве в тарусское время, широко распространяется на территории южного крыла Подмосковского бассейна в стешевское и переходит в начало протвинского. В других областях развития карбона в Союзе *A. costata* в ее типичном развитии почти не встречается.

В Германии (Raesckelmann 1931), Сев. Америке (Weller 1914) и Китае (Chao 1927—1928) представителей этого вида также не найдено.

В британском карбоне *A. costata* довольно редка (Мюр-Вуд 1928, стр. 145—146), она встречается в типичном развитии только в Шотландии, где приурочена к длительному промежутку времени от подзоны D<sub>2</sub> до Millstone Grit. В Англии же встречаются уклоняющиеся формы с более тонкой ребристостью и менее отчетливым синусом. Не исключена возможность, что эти формы окажутся идентичными с *A. nerutshensis* (стр. 268). Если бы это было так, то мы имели бы возможность проследить историю развития *A. costata* от момента ее возникновения от груборебристых форм *A. nerutshensis* через период расцвета в стешевском море и, наконец, исчезновения в протвинское время.

В связи с этим представляет большой интерес рассмотрение деталей фациального распределения *A. costata*. В тарусском горизонте найдены два экземпляра этого вида в двух местонахождениях. В обоих они приурочены к серым мелкозернистым известнякам.

В стешевском горизонте *A. costata* встречается в разнообразных фациях — в темных глинах (г. Таруса), в чистых криноидных известняках (с. Лужки), в криноидных мергелях (сс. Лужки, Богородицкое, Даманово), в тонкозернистом глинистом мергеле (с. Опасово), в криноидно-детритовом известняке с ходами червей (сс. Богородицкое, Лукино). При этом обитание в различных фациях не отражалось сколько-нибудь заметно на морфологических особенностях раковины.

Наконец, в протвинском горизонте *A. costata* приурочена исключительно к чистым, слегка криноидным известнякам. Она встречена в многих местонахождениях, но в большом количестве в каждом из них. Вымирание вида в подмосковном карбоне начинается с сокращения географического распространения; в протвинской толще имеется немного местонахождений с большим количеством в них особей, причем некоторые из них уже несут следы качественно новых отклонений, меняющих основные видовые признаки (сглаживание ребер у лобного края). Самый последний этап эволюции вида, когда сокращается количество особей в местонахождениях, в подмосковном карбоне неизвестен.

Имеется 43 экземпляра из следующих мест:

C<sub>1</sub><sup>tr</sup> — д. Выползово, мелкозернистый известняк — 1 экз. (В. Я.); с. Сороков, мелкодетритовый известняк — 1 экз. (М. Ш.).

C<sub>1</sub><sup>st</sup> — р. Ока, г. Таруса, темные глины — 1 экз. (А. И.); с. Лужки, криноидные мергели — 5 экз. (А. И.) и криноидный известняк — 1 экз. (Т. С.); р. Вашана, с. Богородицкое, криноидный мергель — 1 экз. (Т. С.); криноидно-детритовый известняк с ходами червей — 5 экз. (Т. С.); д. Опасово, глинистый мергель — 1 экз. (Т. С.); с. Лукино, детритовый мелкозернистый известняк с ходами червей — 2 экз. (Т. С.); р. Изверя, с. Даманово, криноидный мергель — 1 экз. (Т. С.).

C<sub>1</sub><sup>pr</sup> — р. Таруса, д. Залужье, мелкодетритовый, перекристаллизованный известняк — 16 экз. (Т. С.); р. Лужа, с. Кременское, мелкозернистый известняк — 7 экз. (Т. С.); р. Беспута, д. Борисовка, сахаровидный известняк — 1 экз. (Т. С.).

Голотип хранится в Британском музее в Лондоне.

### *Antiquatonia nerutshensis*<sup>1</sup> sp. nov.

Табл. 24, фиг. 5—6; табл. 25, фиг. 1—6; табл. 26, фиг. 1—2; рис. 84—87

Д и а г н о з. Раковина небольшого или среднего размера, овального очертания благодаря обширным ушкам. Вентральная часть раковины

<sup>1</sup> Название по р. Неручь, притоку р. Жиздры, где собран особенно обильный материал по этому виду.



сильно выпуклая, но без коленчатого перегиба. Имеется развитый шлейф. Бока крутые, почти параллельные. Отчетливая складка, ограничивающая ушки, с рядом длинных крупных игл. Ребра прямолинейные, выпуклые, постепенно расширяющиеся — на расстоянии 20 мм от умбо их 11—12 на 10 мм, в 30 мм 7—8. Концентрические морщины, резкие на всем протяжении. Спинная створка резко коленчатая.

**Общая форма.** Раковина около 30 мм длиной и около 45 мм шириной. Типично очертание раковины при полной ее сохранности — овальное с сильно выступающей, круто изогнутой висцеральной частью брюшной створки. Максимальная ширина приурочена к прикардинальной области, так как зависит от интенсивного развития ушек. Брюшная створка сильно, но равномерно, без коленчатого перегиба изогнута; наибольшая выпуклость располагается на середине висцеральной части раковины (рис. 84). Боковые склоны крутые, почти параллельные, делающиеся пологими по мере приближения к лобному краю. Отчетливый, но нерезко очерченный синус начинается на макушке и протягивается до лобного края, где он имеет распычатые очертания, а в старческих стадиях совсем сглаживается.



Рис. 84. *A. nerutshensis* sp. nov. Р. Неручь, д. Воляя, С<sub>1</sub><sup>тр</sup>, 198/1161, (Т. С.). Продольный разрез раковины; нат. вел.

Спинная створка резко коленчатая — ее плоский висцеральный диск образует со слабо изогнутым шлейфом угол не более 90°. Недалеко от носика начинается слабая, но отчетливо заметная срединная складка, соответствующая синусу противоположной створки и прослеживающаяся до лобного края.

Висцеральное пространство обширное, на взрослых экземплярах высотой около 10 мм, на старческих до 12—13 мм. Шлейф хорошо выражен. Обе створки раковины тонкие — каких-либо пластинчатых образований даже в старческих стадиях не наблюдается.

**Смычный край** равен по длине максимальной ширине раковины. На брюшной створке узкая, около 0.6 мм шириной, желобчатая арка, закрывающаяся при смыкании створок. Имеется небольшое треугольное дельтириальное отверстие, закрытое основанием кардинального отростка.

**Макушка** сильно выпуклая, резко очерченная крутыми склонами, несколько выступающая за смычный край. Макушечный угол 100—105°. На границе с ушками резкая, выпуклая складка, которая возникает на расстоянии 1—1.5 мм от смычного края и сглаживается, расширяясь близ лобного края. Внешний склон этой складки обычно более крутой, а иногда даже угловатый. Внутренний склон или отделен от висцеральной части неглубокой бороздкой или соединяется с ней без резкой границы.

Ушки обширные, закругленные, слегка цилиндрически свернутые. На спинной створке ушки соответственно имеют вогнутую форму, а на месте ограничивающей их складки располагается глубокая, резко очерченная борозда, начинающаяся близ носика и достигающая, постепенно расширяясь, лобного края.

**Радиальная скульптура** выражена крупными, правильными умеренно выпуклыми ребрами, постепенно расширяющимися по мере роста раковины, но на всем протяжении сохраняющими прямолинейное направление. На расстоянии 10 мм от кардинального края на 10 мм в среднем 18—20 ребер, на 20 мм их 11—13, на 30 мм 7—9, а еще через 20 мм на 10 мм остается только 5—7 ребер. Ребра разделены более узкими бороздками. Вследствие сильного расширения ребер с ростом

раковины, количество их не увеличивается сколько-нибудь значительно. Новые ребра появляются исключительно на крутых боковых склонах раковины близ ее максимальной выпуклости. Значительно более распространено выклинивание ребер, которое приурочено особенно часто к области синуса в месте максимального перегиба брюшной створки. Выклинивающиеся ребра становятся сначала более тонкими, затем на протяжении 6—10 мм вытесняются расширившимися за их счет соседними ребрами. Иногда ребра утоньшаются, но не выклиниваются и достигают лобного края.

Ребристость спинной створки отличается меньшей правильностью. На висцеральном диске ребра довольно тонкие в количестве 12—15 на 10 мм. В месте коленчатого перегиба многие ребра сливаются попарно или выклиниваются, так что в области шлейфа ребристость сразу делается грубой: на 10 мм 7—8 ребер.

Ни на брюшной, ни на спинной створке ребристость описанного типа не распространяется на ушки. При полной сохранности поверхности здесь заметны тонкие, слабо рельефные ребрышки в количестве 9 на 5 мм поверхности. Такие же мелкие ребрышки покрывают переднюю расплывающуюся часть складки, ограничивающей ушки, у голотипа.

К о н ц е н т р и ч е с к а я с к у л ь п т у р а в виде 20—25 отчетливых морщин, пересекающих область макушки до места максимального перегиба брюшной створки и постепенно расширяющихся по мере удаления от носика. При хорошей сохранности поверхности на многих раковинах видно, что морщины имеют несимметричное строение — их задний склон образует резкий уступ, тогда как передний спускается более отлого. Морщины, образовавшиеся в более молодых стадиях, отличаются своей правильностью, а также тем, что достигают кардинального края. Более поздние морщины, спускающиеся к ушкам там, где образовалась ограничивающая их складка, не переходят через эту складку и на ушках отсутствуют. На боковых склонах они нередко выклиниваются или соединяются попарно. На вершинах морщин ребра, ими пересекаемые, несколько вздуваются, образуя сетчатый орнамент.

Передние  $\frac{2}{3}$  брюшной створки полностью лишены концентрических морщин. В этой области отчетливо выступают только тонкие струйки нарастания, которые в количестве 5—10 на 1 мм покрывают всю поверхность раковины, включая как ушки, так и область развития концентрической скульптуры.

На спинной створке концентрические морщины занимают весь висцеральный диск и отличаются от таковых на брюшной створке меньшей шириной и более слабой выпуклостью. Они все достигают кардинального края, пересекая бороздку, соответствующую складке, ограничивающей ушки на брюшной створке.

И г л ы, увеличивающиеся в диаметре по направлению к лобному краю, рассеяны изредка по всей брюшной створке. Они располагаются на вершинах ребер, причем на выклинивающихся ребрах игл никогда не бывает. Тонкие иглы, возникающие на молодых стадиях роста, обычно сидят несколько наклонно вперед; более крупные иглы передней половины створки располагаются перпендикулярно к ее поверхности.

Иглы, в количестве около 6, кроме того, образуют ряд на складке, ограничивающей ушки. Их диаметр постепенно увеличивается по мере удаления от носика и достигает 1.6 мм. Этот ряд не доходит до лобного края створки на 10—13 мм, будучи приурочен только к наиболее резко выраженной части складки.

Второй ряд из 4—6 игл начинается на кардинальном крае близ носика; подойдя к области ушек, он несколько отклоняется от края раковины

и переходит на ушки. Диаметр игл, как обычно, возрастает по мере роста раковины. Все иглы этого ряда направлены назад и нависают над смычным краем.

На спинной створке иглы отсутствуют, но на бороздке, ограничивающей ушки, а также вдоль смычного края наблюдаются округлые углубления, соответствующие местам прикрепления рядов игл на брюшной створке.

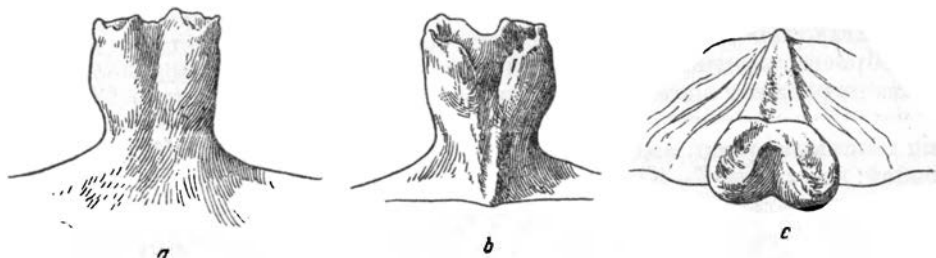


Рис. 85. *A. nerutshensis* sp. nov. Р. Скижка, д. Выдумки,  $C_1^{tr}$ , 198/1169, (Т. С.). Кардинальный отросток;  $\times 15$ .

а — вентральный вид; б — то же, дорзальный вид; с — вид сбоку.

**Внутреннее строение.** На спинной створке вдоль кардинального края располагается валик, имеющий в центральной части ширину и высоту около 1 мм. По направлению к ушкам валик постепенно понижается, на расстоянии 5—6 мм от основания кардинального отростка делается расплывчатым и отклоняется вдоль борозды, ограничивающей ушки.

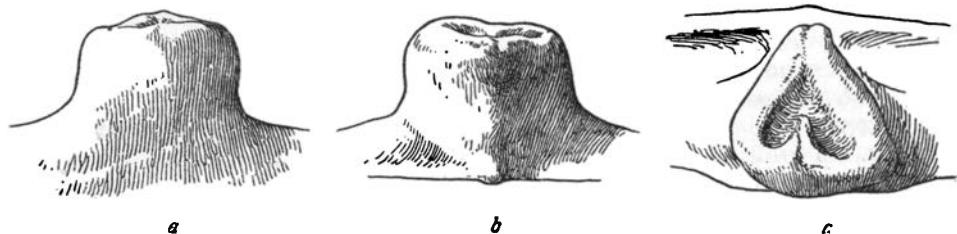


Рис. 86. *A. nerutshensis* sp. nov. Овр. Любавец,  $C_1^{tr}$ , 148/2410, (М. Ш.). Кардинальный отросток молодого экземпляра;  $\times 14$ .

а — вентральный вид; б — дорзальный вид; с — вид сбоку.

Кардинальный отросток отличается своей миниатюрностью по сравнению с *A. costata* или *A. insculpta*. Имеется 3 экземпляра, на которых можно видеть кардинальные отростки в различных возрастных стадиях. У одной из крупных раковин (рис. 85) отросток длиной 1.2 мм и шириной 1.5 мм с вентральной стороны имеет форму двух соединенных трубок с глубокой срединной бороздкой. С дорзальной стороны срединный гребень далеко выдается вперед, но не разрывает всю трубку кардинального отростка до основания; боковые гребни развиты умеренно. Повидимому, несмотря на большой размер раковины мы наблюдаем недостаточно зрелую особь. Следы прикрепления мускулов не наблюдались. У более молодого экземпляра (рис. 86) отросток выступает за смычный край только на 0.9 мм, имея ширину 1.6 мм. С вентральной стороны он почти квадратный, не выпуклый, со слабой срединной бороздкой. Со стороны, перпендикулярной к висцеральному диску, он имеет почти сердцевидную форму

со слабо вдавленной срединной частью и смыкающимися с концами боковых гребней. С дорзальной стороны, где форма отростка обычно трехлопастная, не заметно ни центральной лопасти, ни ножки отростка.

Срединная септа у своего основания имеет ширину около 1.5 мм, но по мере удаления от лобного края постепенно суживается, делаясь одновременно все более высокой. При выходе из мускульного поля она имеет

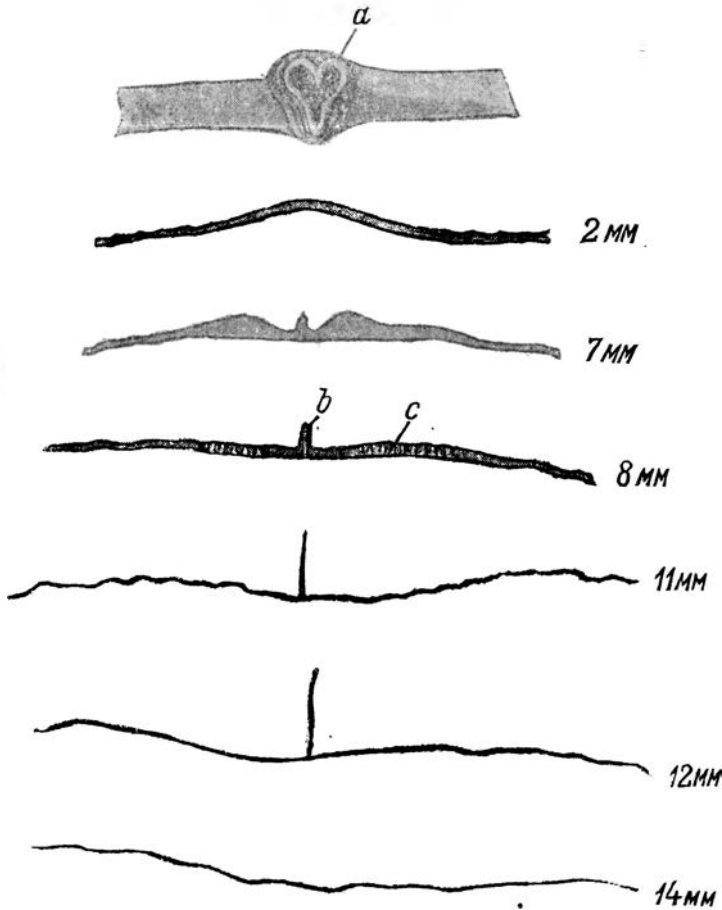


Рис. 87. *A. nerutshensis* sp. nov. Р. Ока, овр. Любавец,  $S_1^{tr}$ , 148/2410, (М. Ш.). Серия поперечных разрезов через спинную створку. Цифры показывают расстояние разреза от кардинального края;  $\times 5$ .

a — кардинальный отросток; b — септа; c — следы прикрепления мускулов.

вид узкого высокого гребня, резко заканчивающегося близ конца висцерального диска ланцетовидным расширением. Септа наблюдалась на серии поперечных разрезов через спинную створку раковины (рис. 87).

Форма мускульных отпечатков, повидимому, округленно треугольная с широкой стороной, обращенной к септе.

Брахиальные отпечатки имеют ретортообразную форму и окружены рельефно выступающим валиком, не достигающим до мускульных отпечатков и оставляющим брахиальные отпечатки незамкнутыми.

Внутренняя поверхность спинной створки несет отчетливые следы внешней скульптуры, которая прослеживается даже в области брахиальных петель. Висцеральный диск густо усеян точечными углублениями, почти совсем исчезающими только в очерченных валиками частях брахиальных петель. В области шлейфа точечные углубления сменяются вытянутыми в длину пустулами, переходящими иногда в острые направленные вперед шипы. По мере приближения к лобному краю пустулы делаются все более мелкими и частыми.

Измерения показывают следующее:

Таблица 24

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р						Примечание
								10	20	30	40	50	60	
198/1172	37	67	1.81	54	—	—	100°	22	13	8	7	5	5	Табл. 24, фиг. 6
198/1158	34	60	1.76	46	21/2	—	100°	21	11	7	6	6	6	Голотип, табл. 25, фиг. 1
198/1155	32	58	1.81	45	—	—	105°	18	12	8	6	5	—	
148/2405	ок. 33	62	—	25/2	—	—	—	19	12	7	6	5	—	
198/1133	26	45	1.73	41	41	1	100°	15	12	8	8	—	—	
198/1145	30	54	1.80	46	22/2	—	95°	14	11	8	7	7	—	
148/2403	27	52	1.93	40	—	—	100°	18	12	7	7	7	—	Табл. 25, фиг. 5
198/1134	29	44	1.52	37	37	1	105°	20	11	10	8	—	—	Табл. 25, фиг. 3

Возрастные изменения и изменчивость. *A. perutshensis* является видом очень изменчивым. Изменения возрастного порядка отражаются на: 1) форме раковины — молодые экземпляры всегда имеют более короткие ушки; типичные обширные ушки, придающие раковине характерное овальное очертание, наблюдаются только на взрослых раковинах; макушка с возрастом становится все более выпуклой; 2) увеличении размера и 3) расширении ребер, но величина этого утолщения, так же как и ширина ребер вообще — являются признаками индивидуально изменчивыми. Фациальные условия, повидимому, не оказывали влияния на изменчивость этого признака — ребристость раковин, даже происходящих из одного местонахождения и одного слоя, может быть сильно различной. Так, на р. Неручь в одной глыбе известняка присутствуют раковины, у которых расширение ребер с возрастом проявляется слабо и происходит очень постепенно на протяжении всей брюшной створки (табл. 25, фиг. 3) (эту форму по ее ребристости можно считать переходной к *A. insculpta*); и здесь же находится экземпляр (табл. 25, фиг. 4),

ребристость которого у лобного края уже приближается к таковой у *A. costata*.

Изменчивым признаком является также степень развития синуса. Наряду с большинством раковин, обладающих хорошо развитым синусом, встречаются изредка экземпляры (табл. 25, фиг. 5), у которых он развит отчетливо только в висцеральной области и по направлению к лобному краю постепенно сглаживается. Наконец, колеблется интенсивность развития складки, ограничивающей ушки, хотя вообще складка присутствует у всех раковин этого вида неизменно.

В с. Богородицком (табл. 26, фиг. 2) в одном куске породы с двумя другими нормальными экземплярами этого вида найден экземпляр, отличающийся очень небольшим размером и более крутыми, параллельными боковыми склонами. Если бы этот экземпляр был найден изолированно от типичных представителей *A. nerutshensis* или в большем количестве, он вполне мог быть выделен в отдельную разновидность или даже в самостоятельный вид. Возможно, что появление этой ненормальной формы связано с процессами, сопровождающими вымирание *A. nerutshensis*, — данное местонахождение является единственной точкой в слоях стешевского возраста, где найден этот характерный для тарусской толщи вид.

С р а в н е н и я. *A. nerutshensis* занимает определенное место в эволюционном развитии группы *A. costata*. Она, несомненно, близко родственна *A. hindi* var. *ustyensis*, но так как эти виды разделены большой эпохой, равной всему окскому времени, непосредственных переходных форм между ними неизвестно. Особенно сходна характерная овальная форма раковины с обширными ушками, но небольшие размеры описываемого вида, а также его более грубая ребристость легко отличают его от тульского вида.

Тонкоробристые формы *A. nerutshensis* близко напоминают *A. insculpta*, особенно ее уклоняющиеся, более крупноробристые формы. Но последний вид никогда не обладает такими обширными ушками даже в старческих стадиях, когда в противоположность описываемому виду у него развивается длинный шлейф. Таким образом, взрослые раковины этих двух родственных видов всегда легко различимы, тогда как определение их в молодых стадиях, особенно в случаях не типично развитой ребристости, может представить затруднение.

*A. costata* особенно тесно связана с *A. nerutshensis*. Их соединяет целая гамма переходных форм. Однако описываемый вид отчетливо отделяется от *A. costata* своей более тонкой ребристостью. Особенно характерной является постепенность, с которой расширяются ребра у *A. nerutshensis* по сравнению с резким расширением ребер на первых же 10—20 мм от носика у *A. costata*. У последнего вида на расстоянии 20 мм от носика количество ребер никогда не превышает 9 на 10 мм, тогда как у *A. nerutshensis* оно колеблется в пределах 11—13. Это позволяет без труда отличить эти два вида даже в том случае, если у лобного края ширина ребер их одинакова. Кроме того, складка, ограничивающая ушки у вида Соверби, всегда более резкая.

По Мюр-Вуд, *A. costata* в ее типичном развитии встречается преимущественно в Шотландии, в Англии же (1928, стр. 145) в Northumberland имеются формы, отличающиеся менее развитым синусом и менее выпуклыми ребрами. К сожалению, она не дала изображений этих отклоняющихся от типа раковин. Не исключена возможность, что они являются сходными с *A. nerutshensis*. Если это так, то описываемый вид имеет в Англии, по видимому, более широкое вертикальное распространение (*A. costata* встречается там от  $D_2$  до Milstone Grit), чем в Подмосковном бассейне,

и может быть более тесно связан как с *A. hindi* var. *ustyensis*, так и с *A. insculpta*.

*A. nerutshensis* очень сходна с *Pr. (Dictyoclostus) sulcatus* из нижнего карбона Германии (Raeckelmann 1931, стр. 298, табл. 37, фиг. 8—9). Особенно близок нашему виду экземпляр из Ратингена (l. c., табл. 37, фиг. 8 а — б), имеющий сходные с подмосковным видом ребристость, а также очертание и размеры вентральной части раковины. Отличен более глубокий синус германской формы.

Распространение, стратиграфическая и фацциальная приуроченность. *A. nerutshensis* довольно широко распространена на территории южного крыла Подмосковного бассейна, встречаясь почти исключительно в мелкодетритовых или несколько криноидных известняках тарусского возраста (имеется только одно местонахождение в криноидном стешевском известняке). В большинстве случаев она находится в известняке, богатом другой брахиоподовой фауной. Раковины часто сохраняют длинные иглы и обе створки с длинным шлейфом, но располагаются в породе без всякой ориентировки. Так как створки в лобной части очень тесно примыкают одна к другой, то ил с трудом проникает в висцеральную полость после смерти животного, и она часто остается пустой или выполненной породой только наполовину.

Следов переноса раковин не наблюдается. В глинистых породах *A. nerutshensis* не найдена.

Имеется 38 экземпляров, происходящих из следующих мест:

C<sub>1</sub><sup>tr</sup> — р. Ока, г. Алексин — 6 экз. (Т. С.) и 1 экз. (А. И.); овраг Любавец — 2 экз. (М. Ш.); с. Ланьшино — 1 экз. (М. Ш.); с. Заборье — 1 экз. (Т. С.); р. Вашана, д. Казначеево — 1 экз. (Т. С.); д. Шепотьево — 5 экз. (Т. С.); р. Мышига, д. Рындина — 1 экз. (Д. Н. Утехин); р. Неручь, д. Воля — 14 экз. (Т. С.); р. Спиченка, приток р. Серены — 1 экз. (Т. С.); р. Скнижка, д. Выдумки — 2 экз. (Т. С.).

C<sub>1</sub><sup>st</sup> — р. Вашана, с. Богородицкое — 3 экз. (Т. С.).

Голотип № 198/1158, C<sub>1</sub><sup>tr</sup>, д. Воля (табл. 25, фиг. 1).

### *Antiquatonia insculpta* (Muir-Wood)

Табл. 26, фиг. 3—6; табл. 27, фиг. 1—8; рис. 88—92

*Productus insculptus* Muir-Wood 1928, стр. 89; табл. III, фиг. 10 а — б, 11 а — с, 12

Диагноз. Небольшая раковина квадратного очертания. Брюшная створка сильно выпуклая в висцеральной части, с синусом до лобного края. Спинная — резко коленчатая. Имеется хорошо развитый шлейф. Ушки большие, цилиндрически свернутые, отделены отчетливой складкой с рядом игл на ней. Ребристость правильная, умеренно выпуклая, на расстоянии 20 мм от кардинального края в 10 мм 15 ребер. Концентрические морщины на висцеральной части нерезкие.

Общая форма. Раковина небольшого размера, с длиной, почти равной ширине, которая зависит от степени сохранности ушек: если ушки сохранились полностью, то ширина раковины превышает ее длину, если же они, как это чаще всего бывает, обломаны, то раковина кажется сильно вытянутой в длину. У средних экземпляров длина равна 30 мм, ширина 35 мм.

Брюшная створка сильно и неравномерно выпуклая с максимальной выпуклостью в средней части висцеральной области. Имеется отчетливый синус с параллельными склонами, протягивающийся до лобного края, но встречаются раковины, почти лишенные его (табл. 26, фиг. 5).

Эти крайние формы связываются целым рядом постепенных переходов с типичными и встречаются нередко рядом в одном слое. Иногда отсутствие синуса связано с прижизненными повреждениями раковины в ее висцеральной части.

Бока брюшной створки крутые на всем их протяжении, параллельные.

Спинная створка резко коленчатая с плоским висцеральным диском и слабо вогнутым шлейфом. У взрослых раковин шлейф достигает значительной длины; створки на протяжении 15—17 мм располагаются параллельно одна другой (рис. 88, табл. 27, фиг. 3).

Обе створки раковины очень тонки на всем их протяжении. Утолщения имеются только в области мускульных полей. Однако на спинной створке одного экземпляра (рис. 88) впереди от коленчатого перегиба наблюдалось слабое утолщение расплывчатого очертания. В этом же месте и брюш-

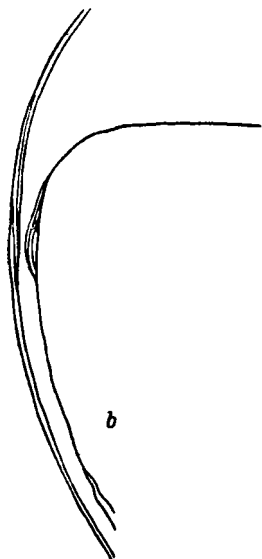


Рис. 88. *A. insculpta* (M.-W.). Р. Ока, г. Таруса, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2420, (А. И.).

а — продольный разрез раковины, нат. вел.;  
б — то же, область шлейфа с утолщением створок;  $\times 5$ .



Рис. 89. *A. insculpta* (M.-W.). Р. Скнижка, д. Выдумки, С<sub>1</sub><sup>tr</sup>, 148/2416, (М. Ш.). Продольный разрез раковины взрослого экземпляра с хорошо сохранившимся шлейфом; нат. вел.

ная створка слегка утолщена, так что расстояние между створками здесь уменьшается более чем вдвое по сравнению с остальной областью шлейфа. На лобном крае спинной створки на этом же экземпляре наблюдалась зачаточная пластинчатая зона — одна очень тонкая отщепившаяся пластинка (рис. 88b).

О толщине раковины дает представление один взрослый экземпляр (198/2416, д. Выдумки) длиной свыше 33 мм и имеющий шлейф длиной в 20 мм, толщина раковины которого на протяжении всего шлейфа только 0.5 мм (рис. 89). В эту цифру входит толщина обеих створок и разделяющего их пространства, занятого при жизни мантией.

Висцеральная полость раковины резко дифференцированная, обширная, расширяющаяся с возрастом.



На некоторых экземплярах наблюдаются неясные следы включения в наружную стенку брюшной створки обломков криноидей.

**Смычный край** совпадает с наибольшей шириной раковины. Имеется узкая, слегка желобчатая арча с параллельными краями. Ее ширина не превышает 0.5 мм и сохраняется постоянной на всем ее протяжении (табл. 27, фиг. 6a, b). В небольшое треугольное дельтириальное отверстие входит основание кардинального отростка. При сомкнутом положении спинная створка вплотную примыкает к арче и ее закрывает.

**Макушка** сильно выпуклая, резко очерченная, едва выступающая за смычный край. Макушечный угол около 100°. Крутые кардинальные склоны на границе с ушками образуют невысокие угловатые несимметричные складки. Они переходят в сторону ушек в более или менее глубокие бороздки и образуют резкий уступ, отчетливо ограничивающий ушки, которые располагаются на более низком уровне, чем основание склонов. Как складки, так и бороздки возникают на расстоянии около 2—3 мм от смычного края и прослеживаются отчетливо до боковых краев раковины, где они имеют более расплывчатые очертания.

На спинной створке боковым складкам соответствуют узкие, глубокие, угловатые борозды, отделяющие вогнутые ушки от плоской висцеральной части.

**Ушки** обширные, треугольные, несколько цилиндрически свернутые. Очень часто они обламываются по ограничивающей их борозде при извлечении раковины из породы.

**Радialная скульптура** выражена правильными прямолинейными ребрышками, тонкими на умбональной части и постепенно расширяющимися до места максимальной выпуклости брюшной створки. Здесь они имеют ширину, которая сохраняется дальше почти без изменения до лобного края. На расстоянии 20 мм от кардинального края на 10 мм в среднем 12—14 ребер. Однако ширина ребер является признаком, очень сильно варьирующим.

Ребра умеренно выпуклые, в поперечном сечении округлые. Они разделены промежутками равной с ними или несколько меньшей ширины. Появление новых ребер наблюдается редко, оно приурочено преимущественно к бокам раковины и происходит путем интеркаляции или раздваивания. Однако чаще наблюдается обратное явление — выклинивание ребер по направлению к лобному краю. Благодаря этому, на некоторых раковинах ребра в лобной половине приобретают неравную ширину.

На ушках ребра отсутствуют.

Спинная створка отличается более тонкими и еще менее выпуклыми ребрами, чем на брюшной створке.

**Концентрические морщины** в количестве 12—15 отчетливо выражены на кардинальных склонах, но становятся более расплывчатыми при переходе на висцеральную область. На ушках, как правило, морщины отсутствуют.

В местах пересечения с ребрами, последние несколько вздуваются, образуя характерный сетчатый орнамент.

Концентрические морщины на спинной створке отчетливые, отличаются меньшей шириной и занимают весь плоский висцеральный диск; на шлейфе и на ушках они отсутствуют.

При хорошей сохранности поверхности раковины наблюдается тонкая концентрическая струйчатость нарастания.

**Иглы** постепенно возрастающего размера располагаются в один ряд вдоль смычного края. Соответственно увеличивается также расстояние между иглами от 1 мм около носика до 3 мм у края ушек. Изогнутый ряд игл, также увеличивающихся в диаметре по мере удаления от кардиналь-

ного края, располагается вдоль внутреннего края боковой складки, отделяющей ушки. Этот характерный ряд игл присутствует на всех без исключения раковинах, даже в том случае, если боковая складка выражена недостаточно интенсивно. Он состоит из 4—6 игл, которые располагаются на расстоянии 1—2 мм одна от другой и не переходят, как правило, на область шлейфа. Крупные иглы, диаметр которых достигает 2 мм, открываются в висцеральную полость раковины широкими отверстиями.

Кроме игл, образующих ряды, на всей поверхности брюшной створки изредка рассеяны без определенного порядка иглы, более крупные в лобной части и мелкие, редко сохраняющиеся, в висцеральной (эти мелкие иглопочки сохранились особенно хорошо на экземпляре из мергелистой породы; табл. 27, фиг. 1). Как правило, прикрепление игл не отра-

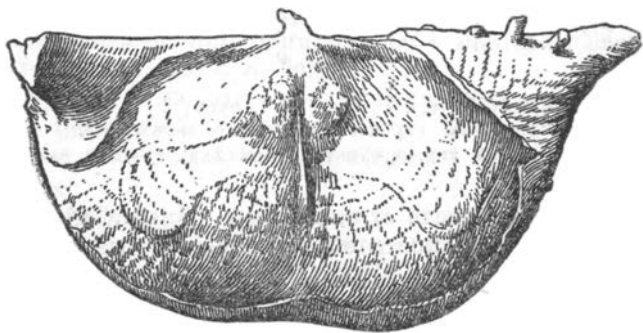


Рис. 90. *A. insculpta* (M.-W.). Р. Ока, г. Таруса, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2421, (А. И.). Внутреннее строение спинной створки; ×2.5.

жается на правильности ребристости, но иногда здесь сходятся 2—3 ребра или одно ребро разделяется. В некоторых случаях ребра, на которых располагаются крупные иглы, несколько вздуваются или расширяются впереди от иглы.

**Внутреннее строение.** На небольшом расстоянии от носика брюшной створки располагаются узкие и длинные слабо выпуклые ветвистые отпечатки аддукторов, тесно прилегающие один к другому и имеющие оба вместе ширину менее 3 мм. На одном с ними уровне по обе их стороны видны слабо вогнутые радиально штриховатые следы прикрепления дидукторов, неясно треугольной формы с вершиной, обращенной к смычному краю. Спереди они не имеют отчетливых границ. Внутренняя поверхность брюшной створки, не занятая мускульным полем, отражает внешнюю скульптуру.

На спинной створке (рис. 90, табл. 27, фиг. 5, 7) кардинальный валик тянется близ края на протяжении 4 мм от кардинального отростка, а затем, постепенно отклоняясь от края, переходит в резкую складку, отделяющую ушки от висцеральной области. Эта складка имеет угловатые очертания в области висцерального диска, но, переходя на шлейф, быстро сглаживается и на расстоянии нескольких миллиметров от лобного края уже совершенно отсутствует. Таким образом, ушки изолированы от висцеральной области.

Кардинальный отросток располагается на широком мозолистом утолщении основания септы. Внешние края его окружены выпуклым пояском, заходящим в срединную лопасть и тем придающим отростку с его вентральной стороны двухраздельный вид. С дорзальной стороны у отростка более молодой раковины концы этого выпуклого пояска почти сомкнуты

и скрывают собой центральную лопасть отростка, которая проступает только у основания отростка в виде тонкой ножки (рис. 91, табл. 27, фиг. 8). На более взрослом экземпляре (рис. 92, табл. 27, фиг. 7) весь отросток более массивен, а с дорзальной стороны боковые гребни расходятся, открывая центральную часть отростка, имеющего здесь типичную «трехлопастную» форму.

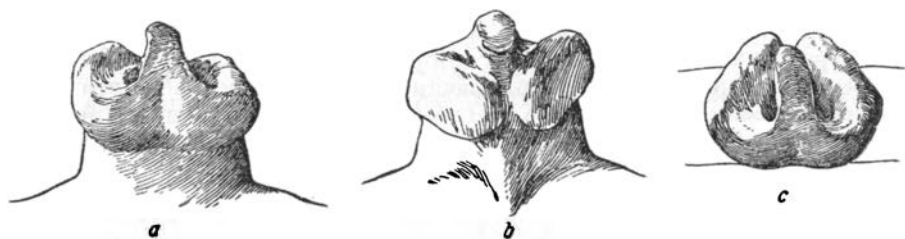


Рис. 91. *A. insculpta* (M.-W.). Р. Ока, г. Таруса, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2422, (А. И.).  
Кардинальный отросток молодого экземпляра; ×13.  
а — вентральный вид; б — дорзальный вид; с — вид сзади.

Невысокая срединная септа суживается в области мускульного поля до узкого гребня, затем постепенно делается все выше и наконец заканчивается резким уступом. Длина септы достигает 12 мм. Она пересекает весь висцеральный диск, оканчиваясь около коленчатого перегиба створки.

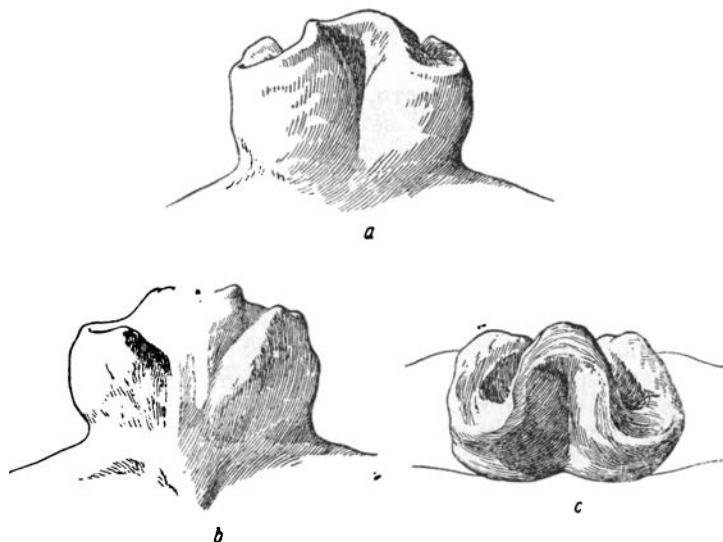


Рис. 92. *A. insculpta* (M.-W.). Р. Сухая Мышига, д. Тихоновка, С<sub>1</sub><sup>tr</sup>, 148/2460, (Д. Н. Утехин). Кардинальный отросток взрослого экземпляра; ×13.  
а — вентральный вид; б — дорзальный вид; с — вид сзади.

Ветвистые мускульные отпечатки размером 4 мм в длину и 2 мм в ширину имеют характерную треугольную форму с широкими основаниями треугольников, примыкающими к септе. Они сильно выпуклы и резко возвышаются на гладкой внутренней поверхности створки.

От мускульных отпечатков в обе стороны отходят брахиальные петли, начинающиеся от середины мускульного отпечатка. Валик, очерчивающий брахиальную петлю, возвышается отчетливо только в месте почковидного расширения петли.

Внутренняя поверхность висцерального диска спинной створки несет следы внешней скульптуры раковины, но в сильно смягченном виде. Кроме того, она покрыта мелкими точечными углублениями, которые в месте коленчатого перегиба постепенно сменяются мелкими, заостренными, наклоненными вперед короткими шипиками или удлиненными турберкулами.

В области шлейфа эта скульптура уступает место неправильным, довольно угловатым «ребрам», которые тянутся на створке до ее лобного края. Описанная скульптура является точной копией скульптуры спинной створки, описанной подробно у *A. hindi*, но отличается своими более миниатюрными масштабами, пропорционально с меньшим размером описываемого вида по сравнению с *A. hindi*.

На некоторых экземплярах наблюдаются включения в стенки раковины обломков криноидей.

Измерения показывают следующее:

Таблица 25

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р				Примечание
								10	20	30	40	
148/2450	33	52	1.57	32	—	—	100°	18	15	10	10	Табл. 27, фиг. 1
148/2432	33	54	1.64	36	36	1	100°	22	15	11	—	
148/2418	30	58	1.93	ок. 33	—	—	100°	20	12	12	10	Табл. 26, фиг. 3
148/2419	29	50	1.72	35	35	1	100°	14	10	11	13	Табл. 26, фиг. 5
148/2433	29	50	1.72	34	34	1	100°	—	13	11	—	Табл. 27, фиг. 2
148/2430	25	45	1.80	31	31	1	100°	—	14	11	—	
148/2439	25	45	1.80	31	ок. 31	1	100°	22	16	14	—	мелкорослая раса
148/2456	25	44	1.76	—	—	—	100°	20	18	14	—	

Последние три экземпляра являются представителями широко распространенного отклонения от типа — мелкорослых форм. Несмотря на их небольшой размер, эти раковины, несомненно, принадлежат взрослым особям, как о том согласно свидетельствуют изгиб макушки, значительная длина шлейфа и пр.

Возрастные изменения и изменчивость. Описываемый вид обладает характерными постоянными и хорошо очерченными признаками. Однако приблизительно половина имеющихся экземпляров принадлежит к мелкорослой расе, связанной очень постепенным переходом с типичными формами и несущей значительно более тонкую;

чем у типа, ребристость. Эти отличия хорошо отражены в таблице измерений и отчетливо видны на фотографии (табл. 27, фиг. 2). Длина взрослых раковин изменяется в пределах 35—25 мм, ширина 41—30 мм, количество ребер на 10 мм в 20 мм от умбо 18—10. Все остальные признаки описываемого вида, как то: общая форма створок, характер и расположение игл и т. д., полностью отвечают таковым у типичных представителей вида. То обстоятельство, что мелкорослые формы не ограничены каким-либо узким географическим ареалом, а встречаются повсюду вместе с нормальными, не позволяет считать их локальной расой, связанной пока переходными формами с типом. Едва ли можно предполагать здесь существование сезонного или полового диморфизма, поскольку эти явления не отмечаются на других видах и группах брахиопод.

Самым вероятным в данном случае мне кажется предположение о существовании в какой-то форме биологической изоляции, при которой могут происходить дивергенция и обособление новой систематической группы при одновременном сосуществовании в одном месте и исходной и уклоняющейся формы.

Индивидуальная изменчивость обеих групп (если не считать изменения размера и толщины ребер) сводится только к интенсивности развития 1) синуса и 2) складки у основания ушек.

Возрастные изменения, как обычно у продуктид, выражаются в увеличении: 1) длины шлейфа, 2) выпуклости брюшной створки и расширении в связи с этим висцерального пространства, 3) диаметра игл и 4) массивности кардинального отростка и других элементов внутреннего строения. В старческих стадиях наблюдаются нарушение правильности ребристости и изредка образование концентрических уступов у лобного края в связи с задержкой роста раковины.

**С р а в н е н и я.** Типичные подмосковные представители *A. insculpta* ничем существенно не отличаются от британских форм.

Из подмосковных продуктид наиболее близка *A. nerutshensis*, которая отличается от описываемого вида более крупными размерами, а также более интенсивным развитием ушек и значительно более грубой ребристостью.

Типичные экземпляры этих видов различаются очень легко, но раковины *A. nerutshensis* с более тонкой ребристостью и обломанными ушками легко могут быть приняты за более груборебристые, крупные формы описываемого вида. Повидимому, между этими видами существует очень близкое родство, и возможно, что формы, подобные *A. nerutshensis*, дали начало, с одной стороны, более груборебристому виду — *A. costata*, а с другой — более тонкоребристому — *A. insculpta*. В подмосковном карбоне эти виды наблюдаются только в серпуховское время, тогда как корни их находятся в зоне D<sub>2</sub> британского карбона, соответствующей по возрасту нашей окской свите.

**Р а с п р о с т р а н е н и е, с т р а т и г р а ф и ч е с к а я и ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь.** *A. insculpta* имеет обширное распространение в различных областях развития нижнего карбона. Мюр-Вуд (1928, стр. 92) указывает на ее присутствие в D<sub>2</sub> Англии и Шотландии, причем она здесь особенно характерна и наиболее распространена в известняках Blackbуга. Пекельман (1931, стр. 307) упоминает о присутствии *A. sp. aff. insculpta* в верхней части нижнего карбона Glätzig-Falkenberg.

В карбоне Союза этот вид также не редок. Довольно типичные формы *A. insculpta* присутствуют в визейских отложениях Тянь-Шаня (сборы Швецова) и в верхневизейских слоях Ю. Урала (Абзелитовский район Башкирии, коллекция О. А. Нестояновой). В Донецком бассейне Ротаем

описывается целая серия видов, близких *A. insculpta* из визейских и на-мюрских слоев.

В подмосковном карбоне *A. insculpta* довольно широко распространена на территории южного крыла, причем она приурочена, главным образом, к стешевским слоям в их криноидной фации, но отдельные экземпляры встречаются и в тарусских слоях. Залегая в криноидном грубо обломочном известняке, переполненном кроме криноидей массой обрывков мшанок, обломками игл продуктид, раковины этого вида часто сохраняются, несмотря на необычную их тонкость, в неповрежденном виде с обеими створками, длинным шлейфом и длинными иглами. Раковины лежат в породе преимущественно вниз брюшными створками, но с самыми различными наклонами.

Имеется 47 экземпляров *A. insculpta* из криноидных пород стешевского возраста и деритовых известняков тарусского из следующих мест:

$C_1^{st}$  — р. Ока, г. Таруса — 18 экз. (А. И.); с. Лужки — 15 экз. (А. И. и Т. С.); с. Глазечня — 1 экз. (А. И.); р. Таруса, д. Залужье — 1 экз. (Т. С.); р. Тулица, д. Баранова — 2 экз. (Т. С.); р. Беспута, с. Торопово — 2 экз. (Т. С.); д. Харинские выселки — 1 экз. (Т. С.); р. Вашана, с. Богородицкое — 1 экз. (Т. С.); р. Ока, с. Бехово — 3 экз. (М. Ш.).

$C_1^{tr}$  — р. Мышега, д. Тихоновка — 1 экз. (Д. Н. Утехин); р. Скнижка, д. Выдумки — 2 экз. (М. Ш.).

Голотип хранится в Британском музее в Лондоне.

#### *Antiquatonia znamenskiensis* (Liss.)

Табл. 28, фиг. 1—4; рис. 93 — 94

*Productus znamenskiensis* Л и с и ц ы н 1909, стр. 105; табл. III, рис. 24, 25, 26.

**Д и а г н о з.** Небольшая раковина почти шаровидной формы, с небольшими плоскими ушками, не отделенными резко от висцеральной области, но очерченными рядом игл. Спинная створка слабо вогнутая, шлейф отсутствует. Висцеральное пространство недифференцированное, обширное. Скульптура неотчетливая — радиальные ребрышки расплывающиеся, концентрические морщины слабо заметны. Иглы в умеренном количестве.

**О б щ а я ф о р м а.** Раковина округлого очертания с длиной и шириной около 25 мм. Максимальная ширина в средней части раковины. Брюшная створка сильно и равномерно выпуклая, шаровидная. Боковые склоны крутые, но нерезко очерченные, округлые. Вентральная область без синуса, но на двух экземплярах заметны его слабые следы. Спинная створка округло-вогнутая, без коленчатого перегиба. Висцеральная полость обширная, недифференцированная. Обе створки тонкие, никаких следов пластинчатых образований на лобном крае не наблюдается (рис. 93).

**С м ы ч н ы й к р а й** несколько меньше наибольшей ширины раковины; ароя не наблюдалась.

**М а к у ш к а** выпуклая, нерезко очерченная, несколько выступающая за смычный край. Макушечный угол 100—110°. Кардинальные склоны имеют мягкие, округлые очертания. Ушки очень маленькие, слегка цилиндрически свернутые. На спинной створке они вогнутые, треугольные.

**Р а д и а л ь н а я с к у л ь п т у р а** в виде слабо выпуклых ребер, в количестве 9—10 на 10 мм в висцеральной области и слегка расширяющихся по направлению к лобному краю. Неглубокие бороздки, разделяющие ребра, имеют равную с ними или несколько меньшую ширину. Количество ребер увеличивается раздваиванием или вклиниванием преимущественно на висцеральной части створок и на боках. Вновь вклини-

шие ребра на протяжении 5—6 мм имеют несколько меньшую ширину, чем остальные, в противоположность ребрам, появившимся в результате бифуркации, которые почти сразу становятся по ширине равными первоначальным. В старческих стадиях роста раковины ребра делаются все менее выпуклыми и, наконец, почти совсем расплываются (табл. 28, фиг. 2 и 4). В местах прикрепления игл ребра несколько вздуваются, что делает ребристость неправильной, а вздутия ребер придают ей облик, несколько напоминающий *Vuxtonia*.

Ребристость спинной створки отличается еще меньшей выпуклостью.

Концентрическая скульптура развита слабо. 12—15 неясных концентрических морщин прослеживаются в задней части висцеральной области. Они бывают более отчетливыми в тех случаях, когда их



Рис. 93. *A. znamenskiensis* (Liss.). Р. Черепетка, д. Зябровские выселки, С<sub>1</sub><sup>tsch</sup>, (А. С.) Продольные разрезы раковин; нат. вел.

а — молодой экземпляр; 201/496;  
б — взрослый экземпляр, 201/497.

передний, более крутой склон подчеркивается тесным сучиванием концентрических струек нарастания (табл. 28, фиг. 1). При более равномерном распределении следов нарастания, концентрические морщины слабо заметны. Вздутия ребер при пересечении их морщинами не наблюдается. На старческих стадиях, когда радиальная скульптура сглаживается, концентрические линии нарастания прослеживаются особенно отчетливо. На спинной створке слабые

морщинки, расширяющиеся к лобному краю, занимают весь висцеральный диск.

Иглы, слегка увеличивающиеся в диаметре в передней части раковины, рассеяны на брюшной створке в умеренном количестве. Они располагаются в более или менее правильном шахматном порядке на вершинах ребер, перпендикулярно к поверхности створки. Но близ лобного края иглы рассеяны беспорядочно, а почти сгладившиеся ребра, их несущие, не обнаруживают следов какого-либо вздутия. 5—8 игл, имеющих резко увеличивающийся диаметр, по мере удаления от смычного края образуют характерные ряды, огибающие область ушек.

В противоположность большинству других видов данного рода, никакой складки в области расположения этих игл не наблюдается. Небольшие изогнутые назад иглы в количестве 2—3 с каждой стороны располагаются вдоль смычного края.

На спинной створке в местах, соответствующих точкам прикрепления крупного ряда игл у основания ушек на брюшной створке, наблюдаются округлые углубления.

Внутреннее строение. Вдоль кардинального края спинной створки тянется резко выраженный кардинальный валик, несколько понижающийся по направлению к бокам раковины, но прослеживающийся все же отчетливо до конца смычного края и не отгибающийся от него на границе с ушками, как это имеет место у большинства других видов этого рода. Кардинальный отросток небольшой, цилиндрический, выступает за смычный край на 1.5 мм и имеет ширину 2.0 мм. На вентральной поверхности он разделен отчетливой, довольно глубокой бороздой, исчезающей у основания отростка. Внешние края отростка утолщены на всем их протяжении. При рассмотрении отростка сзади — в плоскости, перпендикулярной к висцеральному диску, виден характерный изгиб боковых гребней отростка, охватывающих его срединный гребень (рис. 94).

Срединная септа, быстро суживаясь до очень тонкого гребня, достигает передней части висцерального диска. Мускульные отпечатки полностью не наблюдались. На одной из имеющихся спинных створок видно (рис. 94, *a*), что передний конец мускульного отпечатка является сильно выпуклым. На некотором расстоянии от его переднего окончания от него отходит слабо выпуклый валик брахиального отпечатка, который заканчивается, образовав незамкнутую петлю. Форма этой петли несколько необычна для представителей *Antiquatonia*: ее задний отрезок распола-

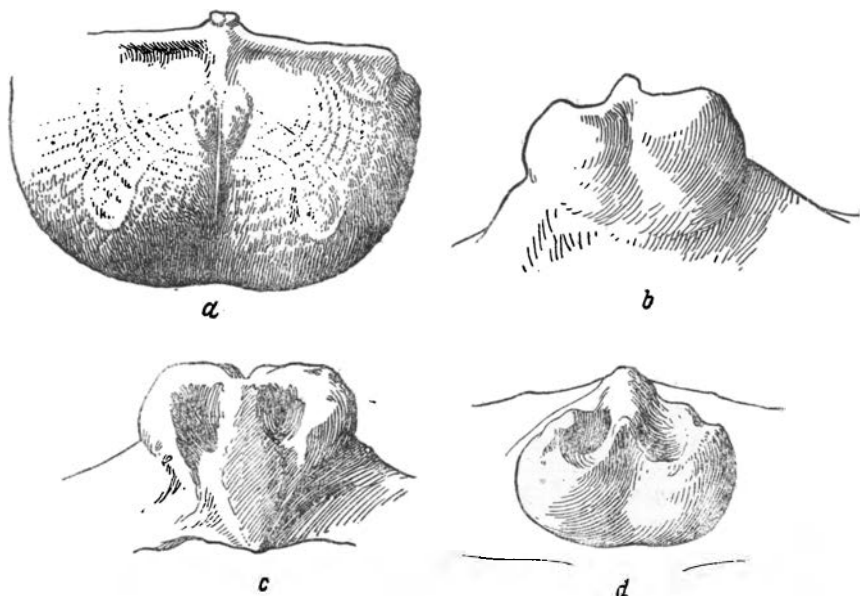


Рис. 94. *A. znamenskiensis* (Liss.). Р. Черепеть, с. Чернышино,  $C_1^{tsch}$ , 201/836, (А. С.).

*a* — внутреннее строение спинной створки;  $\times 2.5$ ; *b* — кардинальный отросток, вентральный вид;  $\times 19$ ; *c* — то же, дорзальный вид; *d* — то же, вид сзади.

гается не параллельно замочному краю, как это наблюдается почти у всех остальных видов этого рода, а наклонен вперед под значительным углом.

Описанная форма брахиальных валиков сходна с таковой у более древних, девонских продуктид (например, *Productella*).

Внутренняя поверхность спинной створки несет явственные следы наружной скульптуры и усеяна частыми и очень мелкими округлыми бугорками, к которым в передней части створки присоединяются более крупные удлинённые туберкулы с заостренными, наклоненными вперед концами.

Измерения показывают следующее (табл. 26, стр. 212).

Возрастные изменения и изменчивость. Возрастные изменения выступают очень отчетливо и выражаются, кроме обычного для всех семиретикулятных продуктид увеличения выпуклости брюшной створки и соответственного увеличения объема висцеральной полости, следующими признаками: 1) уменьшением выпуклости ребер вплоть до их почти полного исчезновения; 2) увеличением диаметра игл и их беспорядочным распределением на лобной части брюшной створки.

Признаками, подверженными индивидуальной изменчивости, являются: 1) интенсивность концентрической скульптуры; 2) количество игл в ряду, ограничивающем ушки; 3) интенсивность вздутия ребер у основания игл и 4) присутствие слабо выраженного синуса.



№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р						Примечание
								10	20	30	40	50	60	
201/496	26	50	1.92	25	11/2	—	100°	9	10	—	—	—	—	Табл. 28, фиг. 2
201/497	23	44	1.91	22	—	—	100°	10	9	8	8	—	—	Табл. 28, фиг. 1
201/441	22	40	1.82	12/2	10/2	—	110°	10	9	—	—	—	—	Табл. 28, фиг. 3

**С р а в н е н и я.** Описываемые раковины *A. znamenskiensis* ничем не отличаются от экземпляров этого вида Лисицына (см. синонимiku), тем более, что они являются топотипами оригиналов автора. Из видов наиболее близких Лисицын называет: *Pr. arcuatus* Hall., *Pr. muricatus* Phill. и *Pr. cooperensis* Swall.; последний даже поставлен автором в синонимiku описываемого вида.

Подмосковные формы, действительно, очень сходны по общему облику раковины и по типу скульптуры с турнейскими видами *Pr. arcuatus* и *Pr. cooperensis*, однако ни тот, ни другой не обладают характерными изогнутыми рядами игл у основания ушек. *Pr. muricatus*, отнесенный мною к роду *Antiquatonia* и обладающий характерным расположением игл, отчетливо отличается от *A. znamenskiensis* своей более грубой радиальной ребристостью, несколько меньшим размером и большей вытянутостью раковины в длину, благодаря присутствию шлейфа и дифференцированного висцерального пространства.

*A. znamenskiensis* является наиболее древним известным представителем *Antiquatonia*; вероятно поэтому у нее еще не развиты некоторые признаки, свойственные типичным видам этого рода в момент его наибольшего расцвета. Эти признаки следующие: 1) скульптура и радиальная и концентрическая у описываемого вида выражена слабо; 2) складки на границе ушек с висцеральной частью, столь резко развитые у большинства визейских видов, здесь еще отсутствуют; 3) отсутствие шлейфа и недифференцированная висцеральная полость отличают этот турнейский вид от более поздних, так же как и 4) своеобразное очертание брахиальных петель и очень миниатюрный кардинальный отросток. Все перечисленные морфологические особенности *A. znamenskiensis* сближают этот вид с турнейскими продуктидами, но неизменное присутствие характерного ряда игл, ограничивающего ушки, является тем прогрессивным признаком, развитие которого при дальнейшей эволюции этой группы придает ей специфические отличительные черты и позволяет выделять ее отчетливо среди остальных продуктид. Именно это впервые наблюдающееся расположение игл заставляет считать *A. znamenskiensis* родоначальным видом *Antiquatonia*.

**Р а с п р о с т р а н е н и е, с т р а т и г р а ф и ч е с к а я и ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь.** *A. znamenskiensis* известна только из чернышинских известняков южного крыла Подмосковного бассейна. Имеется 19 экземпляров, из которых 7 представлены только спинными створками.

$C_1^{tsch}$  — р. Черепеть, с. Чернышино — 3 экз. (А. С.); с. Знаменское — 3 экз. (А. С.); р. Черепетка, д. Зябровские выселки — 13 экз. (А. С.).

Голотип автора утерян.

Весь описываемый здесь материал является топотипами оригиналов Лисицына, и экземпляр № 201/496, C<sub>1</sub><sup>tisch</sup>; д. Зябровские выселки (табл. 28, фиг. 2), как наиболее полно сохранившийся, избран мною в качестве лектотипа.

*Antiquatonia serenensis*<sup>1</sup> sp. nov.

Табл. 28, фиг. 5—8; табл. 29, фиг. 1—4; рис. 95—99

**Д и а г н о з.** Маленькая раковина округлого очертания, с сильно выпуклой брюшной и нерезко коленчатой спинной створками. Имеется слабо выраженный шлейф. Ушки небольшие, отделяются от висцеральной части створки резким уступом, с изогнутым рядом игл на нем. Тонкие иглы в значительном количестве рассеяны на брюшной створке. Радиальная ребристость отчетливая, правильная, тонкая, почти не изменяющаяся на всем протяжении раковины — в среднем 14—18 ребер на 10 мм. Концентрические морщины развиты слабо.

**О б щ а я ф о р м а.** Раковинка размером 15—18 мм, округлого очертания с длиной, почти равной ширине, которая приурочена к средней части раковины. Брюшная створка сильно и равномерно выпуклая с максимальной кривизной близ ее середины. Висцеральная часть выпуклая или слегка уплощенная, синус, как правило, отсутствует, хотя имеется несколько экземпляров со слабо выраженным синусом. Боковые склоны крутые, слегка расходящиеся к лобному краю.

Спинная створка слабо вогнутая на висцеральном диске, образует сильный, но нерезко очерченный перегиб при переходе в шлейф, который никогда не бывает длинным. Висцеральная полость обширная, слабо дифференцированная. Обе створки тонкие на всем их протяжении и никаких пластинчатых образований не несут (рис. 95).

**С м ы ч н ы й к р а й** несколько короче наибольшей ширины раковины. Иногда наблюдается узкая, 0.4 мм шириной, желобчатая арка, с ясно выраженной продольной штриховатостью на ней и широким треугольным дельтириальным отверстием. При смыкании створок арка полностью закрывается кардинальным краем спинной створки (рис. 96).

**М а к у ш к а** сильно выпуклая, резко очерченная, несколько выступающая за смычный край. Макушечный угол 100—110°. Кардинальные склоны довольно крутые и отчетливо отделяются от ушек, на границе с которыми наблюдаются ступенчатый уступ и узкая бороздка, не всегда одинаково резко выраженные. Ушки небольшие, примыкающие к макушечным склонам почти под прямым углом. Они слегка цилиндрически скручены параллельно смычному краю.

**Р а д и а л ь н а я с к у л ь п т у р а** в виде тонких, но отчетливых правильных ребрышек, покрывающих равномерно всю раковину. Ширина ребер остается почти неизменной на всем их протяжении; в среднем на висцеральной части на 10 мм 14—18 ребер, на лобном крае 12—16 ребер. У некоторых редких экземпляров у лобного края появляются отдельные более грубые ребрышки. Ребрышки в поперечном сечении округлые, тесно прилегающие одно к другому, так что промежутки между ними всегда имеют меньшую по сравнению с ребрами ширину. Увеличение количества ребер происходит почти исключительно путем их раздваивания, приуроченного преимущественно к местам прикрепления игл.

<sup>1</sup> Название дано по р. Серене, притоку р. Жиздры, где собраны многие типичные представители этого вида.

Вновь появившиеся ребра быстро приобретают ширину первоначальных и не нарушают правильности ребристости. Иглы, расположенные на вершинах ребер, как правило, не влияют на их ширину, но изредка встречаются экземпляры, на которых у основания игл наблюдается некоторое вздутие несущих их ребер или быстро исчезающее или сохраняющееся на всем дальнейшем протяжении данного ребра.

Ребристость спинной створки отличается меньшей выпуклостью.

Концентрическая скульптура на брюшной створке развита очень слабо. Концентрические морщинки в количестве 10—12 развиты более или менее отчетливо только в области макушечных склонов; при переходе на висцеральную часть брюшной створки они сглаживаются, так что остаются заметными только некоторые наиболее резкие складочки. Слабой видимости их на средних частях раковины способствует также то, что ребра при пересечении их морщинами не вздуваются, как у большинства семиретикулятных продуктид.



Рис. 95. *A. serenensis* sp. n. Г. Калуга, р. Киевка, С<sub>1</sub><sup>m</sup>, (Т. С.) Продольный разрез раковин разных возрастных стадий; нат. вел.

а — молодой экземпляр, 148/2860; б — взрослый экземпляр, 148/3039.



Рис. 96. *A. serenensis* sp. n. Р. Шать, д. Огарево, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/3132, (Т. С.) Брюшная створка с кардинальной ареей; ×5.

На спинной створке концентрическая скульптура выражена более резко и занимает весь висцеральный диск.

При хорошей сохранности поверхностных слоев раковины на обеих створках видны тонкие струйки нарастания. Они располагаются в количестве 10—12 на 1 мм и покрывают равномерно всю поверхность. Местами они скопляются более густо — в этих местах образуются различимые простым глазом «линии роста», а на висцеральной части — морщины. Обычно на этих морщинах задний склон пологий, линии нарастания на нем редки, передний же склон образует более резкий уступ, на котором линии нарастания сближены очень тесно. В местах прикрепления игл иногда линии нарастания сходятся вместе, образуя как бы «узлы». Близ лобного края особенно отчетливо видно, как линии нарастания изгибаются вперед в местах промежутков между ребрами и, наоборот, отклоняются назад на вершинах ребер. Повидимому, раковина при жизни имела зубчатый лобный край.

Иглы тонкие, но слегка увеличивающиеся в диаметре по направлению к лобному краю, в большом количестве усеивают брюшную створку, располагаясь более или менее правильно в шахматном порядке. Эти иглолки настолько тонки, что полностью сохраняются только при благоприятных условиях и там, где они могут быть легко отпрепарованы из мягкой породы (табл. 29, фиг. 4). В более плотных известняках они остаются в породе и не всегда оставляют следы на раковине. Лучше сохраняются иглы (повидимому, более крупные), у основания которых происходит раздваивание ребер или их расширение. Иглы сидят на вершинах ребер, перпендикулярно к их поверхности на лобной половине створки

и несколько наклонно вперед в висцеральной области и примыкающих к ней частях. В передней половине створки иглы открываются во внутреннюю полость отверстиями все увеличивающегося кпереди диаметра. На одном экземпляре (148/3132) брюшной створки, происходящем из глинтуйского возраста, наблюдается, что самый передний ряд игл открывается внутрь крупными овальными отверстиями, расположенными в углублениях; следующий ряд отверстий отличается не только своим значительно меньшим диаметром, но и образованием вокруг них слабо возвышающихся валиков. Эти валики делают очень отчетливыми у следующего ряда игл и, наконец, у четвертого от края ряда они образуют короткие косые трубки, наклоненные сильно вперед. Наконеч иглы,

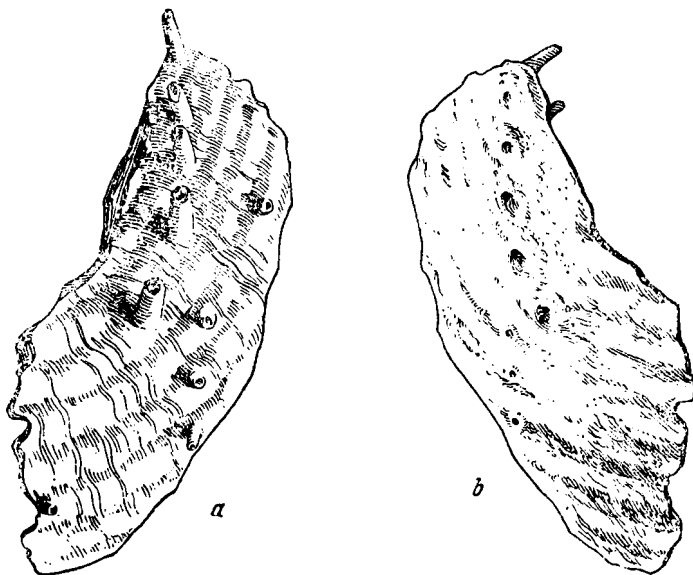


Рис. 97. *A. serenensis* sp. n. Р. Шать, д. Огарево,  $S_1^{tl}$ , 148/3132, (Т. С.). Фрагмент брюшной створки с рядом крупных игл, расположенных на границе ушка;  $\times 7$ .

*a* — внешний вид; *b* — внутренняя поверхность створки, видны отверстия крупных игл.

расположенные еще дальше от лобного края, уже совсем не имеют отверстий в полость раковины. На продольном разрезе видно, что только у иглы из переднего ряда канал пересекает створку перпендикулярно, во всех остальных случаях он после короткой перпендикулярной части идет несколько наклонно вперед. Получается впечатление, что край мантии, постепенно нарастая и вытягиваясь вперед, как бы тянет за собой некоторое время щетинки, расположенные в иглах, уже отошедших от переднего края, т. е. повторяется та же схема, что была в свое время изображена Данбар и Кондра (1932, стр. 180), а также наблюдалась на подмосковном материале у *P. subscoticus* (стр. 41).

Кроме вентральных игл, ряд из 5—9 более крупных игл в виде изогнутой дуги располагается на границе между висцеральной частью и ушкамп. Если имеется хорошо развитый уступ, отделяющий ушки, то этот ряд игл находится на краю возвышенной примыкающей части. Ряд начинается от смычного края и заканчивается не дойдя 2—3 мм до лобного конца раковины. Диаметр игл быстро возрастает по мере удаления от

кардинального края. Длина их была, повидимому, значительной, так как имеются экземпляры с неполно сохранившимися иглами до 10 мм длины. Крупные иглы имеют на внутренней поверхности створки отверстия, окруженные валиками (рис. 97). Отверстия задних игл обычно полностью закрыты.

Еще один ряд крючкообразно изогнутых назад, заостренных игл, увеличивающихся в размере по мере удаления от носика, наблюдается вдоль смычного края. Первые иглы располагаются по самому краю створки, но последующие постепенно от него удаляются на расстояние 1—1.5 мм.

На спинной створке имеются иногда редкие беспорядочно расположенные тонкие иголки. В местах, соответствующих ряду игл около ушек и вдоль кардинального края наблюдаются отчетливые округлые углубления.

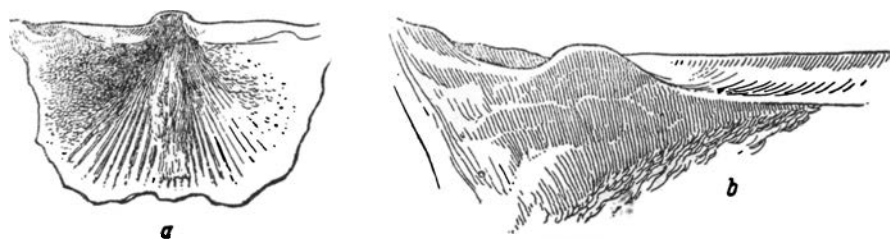


Рис. 98. *A. serenensis* sp. n. Р. Мста, порог. Витца,  $C_1^{al}$ , 251/170, (Т. С.).  
 а — внутреннее строение брюшной створки;  $\times 3$ ; б — то же, гребень на границе ушек;  $\times 13$ .

Внутреннее строение благодаря тонкости раковины полностью не наблюдалось. На брюшной створке экземпляра (251/170), несущего ряд старческих признаков, в области носика находится гладкое углубление, служившее, очевидно, для вмещения кардинального отростка вместе с пучком подходящих к нему мускулов. Это пространство ограничено с боков уступом, очерчивающим отпечатки прикрепления мускулов дидукторов. Отпечатки прикрепления дидукторов резко штриховатые, причем ширина продольных штрихов соответствует ширине наружных ребер, которые отчетливо отражаются на внутренней поверхности створки. Между отпечатками дидукторов располагаются сильно выпуклые, ветвистые следы прикрепления аддукторов, слившиеся вместе и постепенно возвышающиеся кпереди.

Вдоль кардинального края тянется резко выраженный валик, отклоняющийся от края на границе ушек и переходящий здесь в высокий гребень с резкими очертаниями (рис. 98). Он соответствует бороздке, отделяющей ушки на внешней стороне раковины. Около его внутренней границы располагаются следы отверстий от ряда игл, из которых более мелкие незаметны под толстым слоем мозолистой массы, слагающей описываемый гребень. Вся остальная внутренняя поверхность створки в висцеральной области покрыта сравнительно сильно развитым вторичным утолщением с мелкобугорчатой поверхностью. Передняя половина створки с внутренней стороны усеяна мелкими частыми удлиненными туберкулами и несет следы наружной ребристости.

Описание внутреннего строения спинной створки составлено по нескольким раковинам.

Вдоль смычного края располагается невысокий кардинальный валик, сглаживающийся, по направлению к ушкам. Он поддерживает

в центре небольшой кардинальный отросток, слабо выступающий за смычный край (рис. 99). Отросток имеет форму, свойственную всем *Antiquatonia*, но отличается тонкостью строения и миниатюрностью, что вполне соответствует небольшому размеру раковины и тонкости ее створок. Разные возрастные стадии кардинального отростка выражаются, как обычно, в том, что более молодой отросток имеет еще недостаточно раскрывшиеся боковые гребни, почти полностью закрывающие собой центральную часть отростка. Срединная септа имеет у основания ширину, равную ширине отростка. Затем она быстро суживается и в виде узкого гребня тянется на  $\frac{2}{3}$  висцерального диска спинной створки, где под конец имеет высоту 0.7 мм.

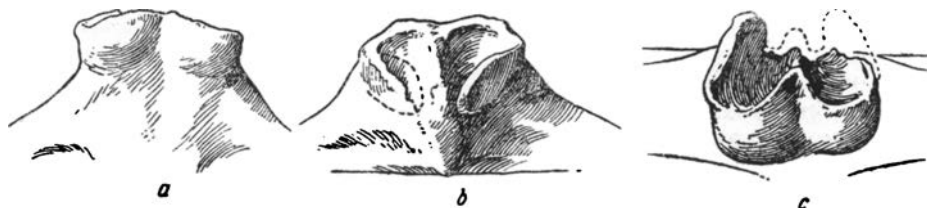


Рис. 99. *A. serenensis* sp. n. Р. Шать, д. Огарево, С<sub>1</sub><sup>11</sup>, 148/3133, (Т. С.).  
Кардинальный отросток взрослого экземпляра;  $\times 16$ .  
а — вентральный вид; б — дорзальный вид; с — вид сзади.

Форма мускульных и брахиальных отпечатков не наблюдалась. На поперечных разрезах мускульные отпечатки имеют высокий рельеф, особенно в их передней части. Внутренняя поверхность спинной створки несет следы наружной скульптуры и, кроме того, густо усеяна мельчайшими бугорочками, среди которых в передней части рассеяны более крупные удлинённые туберкулы, направленные заостренным концом вперед.

Измерения показывают следующее:

Таблица 27

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р				Примечание
								10	15	20	25	
148/3047	18	32	1.77	ок. 20	—	—	110°	24	20	18	14	Табл. 28, фиг. 6
148/3066	17	31	1.82	17	7/2	—	100°	16	14	18	14	Табл. 29, фиг. 1
148/3051	16	27	1.69	—	—	—	—	24	22	18	16	
251/169	15	28	1.87	17	8/2	—	100°	20	18	18	14	Голотип, табл. 28, фиг. 5
148/3040	15	27	1.80	16	7/2	—	100°	18	16	14	14	Табл. 28, фиг. 7
148/3041	14	25	1.79	15	7/2	—	100°	20	16	18	—	Табл. 29, фиг. 2
148/3069	14	28	2.00	8/2	—	—	—	12	14	16	16	Табл. 28, фиг. 8

Возрастные изменения и изменчивость. *A. serenensis* относится к числу хорошо очерченных и довольно мало изменчивых видов. Возрастные изменения здесь сводятся к увеличению выпуклости брюшной створки и увеличению в связи с этим объема висцеральной полости, а также к некоторому увеличению по мере роста раковины диаметра игл и ширины ребер.

Индивидуальная изменчивость проявляется: 1) в колебании размеров раковины, которые не могут быть объяснены различным возрастом особей;

наблюдаются случаи, когда раковина с явно выраженными старческими признаками по размеру бывает меньше раковины относительно более молодой возрастной стадии; 2) в присутствии иногда синуса; 3) в колебании количества игл на створке. При этом никакой связи между количеством вентральных игл и количеством их в ряду около ушек не существует. У некоторых особей игл первого типа относительно немного, а в ряду насчитывается до 9 игл. Несомненно, количество наблюдаемых игл очень сильно зависит от сохранности поверхности раковины, что необходимо учитывать в своих выводах.

Формы, наиболее богатые иглами, происходят из более древних слоев, чем большинство остальных, но недостаточное количество материала из тульских слоев не позволяет дать более определенное заключение о филогенетическом значении этого признака. Не удалось заметить также какой-либо закономерности в изменчивости этого признака в зависимости от среды обитания. 4) Наконец, последним изменчивым признаком, который имел большое значение для дальнейшей эволюции этой группы, является ширина ребер и особенно расширение некоторых ребер близ лобного края раковины (табл. 29, фиг. 1 и табл. 28, фиг. 8). Как правило, ребристость у описываемого вида отличается своей ровностью, поэтому экземпляры, у которых некоторые ребра немного шире других, заметно выделяются среди основной массы типичных форм. Обычно, но не всегда, начало расширения ребер приурочено к месту прикрепления иглы (табл. 29, фиг. 1).

С р а в н е н и я. *A. serenensis* является потомком турнейской *A. znanenskensis*. Однако переходных форм между этими видами не имеется — они отличаются один от другого очень резко. Может быть это вызвано тем, что в подмосковном карбоне нет непрерывного разреза морских отложений верхов турне и низов визе. Первые после континентального перерыва морские тульские слои содержат многочисленных *A. serenensis*, уже существенно отличных от предкового вида. Эти отличия следующие: визейский вид имеет значительно меньший размер и более отчетливую и правильную тонкую ребристость, а также несколько коленчатую спинную створку, сопровождающуюся образованием шлейфа. Одинаково расположение игл в изогнутые ряды на границе ушек, но в отличие от турнейского вида у *A. serenensis* этот ряд часто сопровождается резким уступом или бороздкой.

Наиболее близким потомком описываемого вида следует считать *A. prikschiana* (Jan.) из веневских слоев, которая отличается от него в основном более грубой ребристостью. Если у *A. serenensis* отдельные утолщенные ребра близ лобного края встречаются у довольно редких экземпляров, то у *A. prikschiana* все раковины обладают в лобной половине грубо утолщенными ребрами.

Из видов, близких к описываемому, за пределами Подмосковного бассейна следует отметить *Pr. parvus* Meek et Worth., из верхней части Mississippian — слоев St. Geneviève и Shester Group (США). Сходными признаками этих видов являются: небольшой размер и общая форма раковины, тонкая правильная ребристость, мелкие иглы на всей брюшной створке и, наконец, характерный изогнутый ряд игл на границе ушек. Повидимому, этот американский вид следует относить также к роду *Antiquatonia*.

По общим очертаниям и характеру ребристости описываемый вид напоминает близко виды группы *Productus carbonarius* Kon. и отчасти даже группы *Eomarginifera longispina* (Sow.), однако он легко отличается от них своими рядами игл, ограничивающими ушки. По внутренним признакам он отличается от обоих упомянутых видов своими выпуклыми ветвистыми мускульными отпечатками треугольного очертания на спинной

створке и отсутствием каких-либо пластинчатых образований, как диафрагма, маргинальные валики или пластинчатые зоны, столь характерные для родов *Productus* и *Eomarginifera*.

Распространение, стратиграфическая и фациальная приуроченность. *A. serenensis* — вид, довольно распространенный в подмосковном карбоне. Он появился впервые в тульском горизонте, встречается в алексинском и максимально распространен в михайловском. В веневских слоях этот вид уже отсутствует, сменяясь близко родственной формой — *A. prikschiana*.

Представляет большой интерес фациальная приуроченность этого вида и вытекающее отсюда его географическое распространение.

В тульских слоях, характеризующихся чередованием известняков и глин, *A. serenensis* встречена в обеих фациях, причем в одном местонахождении (д. Огарева) и в известняках и в глинах она находится в значительном количестве. В глинах сопутствующими ей формами являются: *Schizophoria*, *Streptorhynchus*, *Rhynchonella*, *Crinoidea*, а в известняках — *Pugilis subscoticus*, много *Pecten*, *Gastropoda*, изредка тонкостворчатые *Gigantella*. В тульское время этот вид был распространен на значительной территории южного крыла бассейна от Сталиногорского района на востоке до бассейна р. Серены на западе.

В алексинское время *A. serenensis* ограничена в своем распространении областью к западу от г. Калуги, т. е. наиболее мелководными отложениями этого времени (Шведов 1938, стр. 82). Во всех обнажениях, где был встречен этот вид, развита не сплошная толща известняков, как это характерно для более восточных областей развития алексинских отложений, а чередование известняков с глинами. При этом известняки часто имеют темную окраску, нередко пронизаны ризоидами стигмарий, иногда с песчанистой примесью (р. Серена). Из форм, сопутствующих в алексинских слоях описываемому виду, можно отметить банки *Striatifera spinifera* (Paeck.), *Str. striata* (Fisch.), *Gigantella* типа *maxima* M'Coу и *G. striato-sulcata* Schw., *Pr. semiplanus* Schw., реже мелкие брахиоподы, прикреплявшиеся ножкой, — *Rhynchonella*, *Athyris* и *Ambocoelia*, а также *Streptorhynchus*, *Chonetes*, одиночные и колониальные кораллы. В этой же толще нередко встречаются спиральные следы *Taonurus*. В конце алексинского века представители описываемого вида проникли и в северо-западное крыло бассейна, где на р. Мсте в слоях известняков «а<sub>1</sub>» и «а<sub>2</sub>» найдены были несколько хорошо сохранившихся экземпляров этого вида (табл. 28, фиг. 5).

В михайловское время, характеризующееся общим обмелением подмосковного каменноугольного моря, мелкие тонкостворчатые раковинки *A. serenensis* опять распространяются более широко на востоке и известны даже из района Окско-Цнинского вала, однако основная их масса все же сосредоточена в западной части южного крыла, где отлагались детритовые известняки, часто пронизанные ризоидами стигмарий, чередующиеся с глинами, а местами даже и песками. Среди богатой фауны здесь преобладают разнообразные *Gigantellae* (*moderata*, *striato-sulcata* и др.), *Pr. semiplanus* Schw. и *Str. striata* (Fisch.), встречаются колониальные кораллы *Rugosa* и *Tabulata*. Создается определенное впечатление, что описываемый вид предпочитал прибрежные области, не боясь мутной воды и осадков с примесью терригенного материала, и избегал, напротив, областей более открытого моря. Особенно благоприятно для существования было илистое дно, с темным, пропитанным органическим веществом тонким осадком, переполненным роющими организмами и часто пронизанным ризоидами стигмарий.

Обычно раковинки *A. serenensis* залегают целыми прослойками или гнездами, располагаясь в них в различном положении, но преимуще-



ственно брюшной створкой книзу. В глинистых породах тонкие раковинки почти всегда раздавлены, иглы обломаны.

С углублением моря и отодвиганием береговой линии на юго-запад в веневское время *A. serenensis* исчезает из разрезов карбона южного крыла, не оставляя здесь своих непосредственных потомков. Она мигрировала на северо-запад и север, где было в это время более мелкое море, и здесь дала начало новому виду, очень близко сходному с ней — *A. prik-schiana*.

*Pr. parvus* Meek et Worth., особенно сходный с описываемым видом, встречается в США также в чрезвычайно мелководных отложениях St. Geneviève и Chester. Первые, по данным Уеллера (1914, стр. 21—29), включают характерные косослоистые песчанистые известняки, оолитовые известняки и песчаники; вторые сложены чередованием песчаников, глинистых сланцев и известняков (частью оолитовых), среди которых иногда встречаются кварциты и конгломераты.

Нигде в других местах развития нижнего карбона (Зап. Европа, Китай и др.) виды, сходные с описываемым, не отмечались.

Имеется свыше 150 экземпляров<sup>1</sup> описываемого вида, происходящих из следующих мест Подмосковского бассейна:

$C_1^{tl}$  — д. Огарева (в верховьях р. Дона) — свыше 7 экз. (глина) и свыше 3 экз. (известняк) (Т. С.); р. Черепеть, д. Агеева — 2 экз. (известняк) (А. И.); р. Лютимка, приток Черепети, д. Б. Лютимка — 7 экз. (глинистый известняк) (А. С.); р. Серена, д. Антипова — 7 экз. (песчанистый известняк) (Т. С.); р. Жиздра, с. Усты — 1 экз. (известняк) (Т. С.).

$C_1^{al}$  — р. Ока, в 0,5 км выше устья р. Вырки — 2 экз. (ракушечник) (Д. Н. Утехин); р. Калуга под Загородным садом — 2 экз. (известняк) (М. Ш.); д. Верховая — 4 экз. (известняк) (М. Ш.); р. Калужка — 1 экз. (известняк) (М. Ш.); р. Высса, д. Крамино — 5 экз. (известняк) (Т. С.); р. Серена, д. Плюсково — 3 экз. (известняк, частью песчанистый) (Т. С.); д. Антипово — 8 экз. (известняк) (Т. С.); д. Концово — 1 экз. (И. Н. Леоненко); р. Угра, д. Звизжи — 4 экз. (И. Н. Леоненко); с. Берды — ок. 20 экз. (песчанистый известняк-ракушечник) (С. А. Добров); с. Шипулино, Богородицкий район — 2 экз. (известняк-ракушечник) (Т. С.); р. Мста, порог Витца, сл.  $a_1$  — 2 экз. (известняк) (Т. С.).

$C_1^m$  — р. Ока, г. Калуга, Васильевский овраг — 5 экз. (грубо детритовый известняк) (Т. С.); там же — 5 экз. (А. И.); д. Квань — 2 экз. (глинистый известняк) (Т. С.); г. Калуга, р. Киевка — 14 экз. (известняк) (Т. С.); с. Явленное — 1 экз. (А. И.); ст. Азаровка — 1 экз. (Т. С.); у дачи Вахтерова — 3 экз. (А. И.); р. Шаня, с. Кондрово — 1 экз. (известняк) (Т. С.); с. Обухово — 1 экз. (Н. В. Кулясова); р. Серена, д. Антипово — 3 экз. (известняк со стигмариями) (Т. С.); овраг против д. Збегни — 2 экз. (известняк со стигмариями) (Т. С.); р. Жиздра, д. Петрищенки — 3 экз. (И. Н. Леоненко); р. Вашана, д. Казначеево (ракушечник в глинистом известняке) (Т. С.); р. Упа, ст. Обидимо — 1 экз. (известняк) (Т. С.); р. Веневка, приток р. Осетра, д. Свиридовка — 1 экз. (известняк) (Т. С.); там же — 1 экз. (А. И.); д. Бяково — 1 экз. (известняк) (Т. С.); р. Цна, Шацкий район, д. Сборная, — 1 экз. (известняк) (Т. С.).

$C_1^{al-m}$  — р. Свободь, с. Игнатовское — 3 экз. (Н. В. Сусальникова); р. Рагуша, сл.  $a_6$  — 1 экз. (Р. Ф. Геккер).

<sup>1</sup> Здесь употребляется «свыше», так как подсчитать точно количество экземпляров разломанных раковин из ракушечников или прослоек детритуса из глины не представляется возможным.

Кроме того, два экземпляра этого вида найдены Ивановым в большом отторженце нижнекаменноугольных пород на р. Москве, около д. Тихоновой.

Голотип № 251/169,  $C_1^{al}$ , р. Мста, порог Витца (табл. 28, фиг. 5)

*Antiquatonia prikschiana* (Jan.)

Табл. 29, фиг. 5—9; рис. 100

*Productus carbonarius* Verneuil 1845, стр. 271; табл. XVI, фиг. 2 а, б.

*Productus prikschianus* Янишевский 1935а, стр. 5.

**Д и а г н о з.** Маленькая раковинка, округлого очертания, с сильно выпуклой брюшной и коленчатой спинной створками. Шлейф умеренно развитый. Небольшие, но отчетливо развитые ушки отделяются от висцеральной части раковины изогнутым рядом некрупных игл в количестве 5—8. Ребра, тонкие на висцеральной части раковины (13—15 на 10 мм) и более грубые на ее передней половине — на 10 мм 7—8 ребер. Концентрические морщины нерезкие.

**О б щ а я ф о р м а.** Раковина округлая, размером 15—18 мм, с длинной, равной или несколько меньшей, чем ширина, которая приурочена к смычному краю. Брюшная створка сильно и равномерно выпуклая с максимальным изгибом в передней части висцеральной области. Боковые склоны крутые. У некоторых экземпляров в передней половине раковины слабая уплощенность брюшной створки. Синус, как правило, отсутствует. Спинная створка отчетливо, но не резко коленчатая, с плоским висцеральным диском. Имеется шлейф умеренной длины. Висцеральная полость обширная, дифференцированная. Створки на всем протяжении тонкие без каких-либо пластинчатых образований на переднем крае.

**С м ы ч н ы й к р а й** является местом максимальной ширины раковины.

**М а к у ш к а** сильно выпуклая, несколько выступает за смычную линию и резким перегибом отчетливо отделяется от небольших треугольных ушек, которые слегка цилиндрически скручены параллельно кардинальному краю. У некоторых экземпляров граница ушек подчеркивается присутствием неглубокой бороздки, сглаживающейся по направлению к лобной части створки. Макушечный угол  $110^\circ$ , реже  $100^\circ$ .

**Р а д и а л ь н а я с к у л ь п т у р а** характерна. Обе створки покрыты отчетливыми ребрышками округлого поперечного сечения, но неодинаковой ширины на всем их протяжении. В макушечной части ребристость тонкая, правильная, на расстоянии 10 мм от кардинального края, на 10 мм 13—15 ребер. В средней части брюшной створки ребра становятся более грубыми, но не все они расширяются одновременно, отчего ребристость кажется неправильной. На расстоянии 20 мм от кардинального края, на 10 мм в среднем 9—10 ребер. Наконец, вблизи лобного края все ребра становятся грубыми, так что по краю раковины на 10 мм в среднем насчитывается только 7 ребер.

Увеличение количества ребер происходит редко. Чаще можно видеть выклинивание ребер, которое наблюдается начиная от области максимального изгиба створок и до переднего края. Реже происходит слияние двух ребер; в этом случае новое ребро обычно имеет большую толщину, чем первоначальные.

На спинной створке висцеральный диск несет тонкую ребристость, которая после коленчатого перегиба сменяется более грубой, соответствующей ребрам на шлейфе брюшной створки.

На ушках радиальная скульптура отсутствует.

Концентрические морщины нерезкие, в количестве 10—13 пересекают висцеральную область. Они особенно отчетливо видны на макушечных склонах и совершенно исчезают на ушках. Отдельные морщины развиты неодинаково интенсивно, поэтому правильного сетчатого орнамента не наблюдается. На спинной створке концентрические морщины занимают весь висцеральный диск, они более правильны, но также нерезки.

Иглы тонкие, несколько увеличивающегося по направлению к лобному краю диаметра, в значительном количестве рассеяны на всей поверхности брюшной створки. Они наблюдаются, однако, только тогда, когда раковина залегает в мягкой породе. При извлечении ископаемого из более твердой породы все иглы обламываются, почти не оставляя следов на поверхности створки.

Имеется характерный изогнутый ряд из 5—8 игл на границе ушек. Однако у описываемого вида этот ряд выражен довольно слабо — иглы относительно мелкие и расположены на расстоянии 1.5—2.0 мм одна от другой. Ряд слегка изогнутых назад игл тянется вдоль смычного края (табл. 29, фиг. 7, 10с). На одном экземпляре обнаружено скопление нескольких игл на ушке.

Внутреннее строение. На брюшной створке видны выпуклые ветвистые аддукторы, сильно вытянутые в длину. В отличие от других видов, где оба отпечатка сливаются вместе, здесь они отчетливо разделены глубокой бороздкой. По обе стороны к ним примыкают продольные штриховатые отпечатки дидукторов, имеющие округленно-треугольную форму с несколько суженным задним концом. Их штриховатость спереди сливается с ребристостью раковины, резко отражающейся на внутренней поверхности створки.

В месте прикрепления крупных игл, ограничивающих ушки, на внутренней поверхности створки наблюдаются округлые отверстия.

На спинной створке вдоль смычного края располагается возвышенный кардинальный валик, поддерживающий в центре миниатюрный кардинальный отросток. С вентральной стороны отросток имеет вид двухлопастного образования, но с дорзальной он представляет собой типичный отросток, сложенный тремя гребнями, из которых два крайних скрывают собой средний (рис. 100).

Ни на одном из имеющихся взрослых экземпляров не удалось наблюдать полного развертывания гребней кардинального отростка, как это наблюдается у других *Antiquatonia* с более массивными раковинами.

На границе ушек маргинальные валики отклоняются от смычного края впереди, образуя отчетливые боковые складки в виде довольно резких, но постепенно расплывающихся гребней.

Срединная септа достигает  $\frac{2}{3}$  длины висцерального диска. По обе ее стороны располагаются ветвистые сильно выпуклые следы прикрепления аддукторов, состоящие из двух пар отпечатков — передних и задних. Они имеют общее треугольное очертание с широким основанием, обращенным к септе.

От середины мускульных отпечатков отходят брахиальные валики, образующие незамкнутые петли с хорошо развитой горизонтальной частью, параллельной смычному краю. Площадь, очерченная брахиальными петлями, заметно выделяется своей гладкой поверхностью.

Остальная внутренняя поверхность створки покрыта точечными углублениями и мелкими бугорками, переходящими в области шлейфа в удлиненные, наклоненные вперед заостренные туберкулы.

Вся внутренняя поверхность створки, за исключением мускульного поля, отчетливо отражает наружную скульптуру.

Измерения показывают следующее:

Таблица 28

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р					Примечание
								5	10	20	30	40	
303/1	15	30	2.0	18	18	1	110°	—	14	10	7	—	Табл. 29, фиг. 5
303/2	16	31	1.92	9/2	9/2	—	110°	22	15	9	7	—	Табл. 29, фиг. 6
303/3	15	29	1.93	10/2	10/2	—	110°	—	—	9	7	—	
303/4	15	27	1.80	20	—	—	110°	—	11	11	—	—	
303/5	15	29	1.93	—	—	—	—	—	14	10	8	—	
303/6	14	24	1.71	17	—	—	100°	—	14	8	—	—	
303/7	16	30	1.88	18	18	1	100°	—	13	10	7	—	

Изменчивость описываемого вида наблюдается в трех направлениях: 1) размер раковины; 2) грубость ребристости и 3) количество игл на брюшной створке.

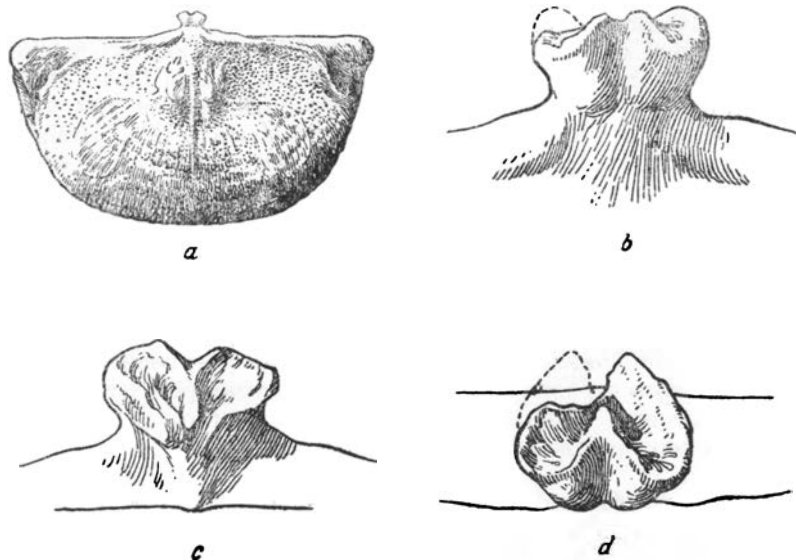


Рис. 100. *A. prikschiana* (Jan). Р. Тутуз, С<sub>1</sub><sup>vn-tr</sup>, 303/9, (Р. Ф. Геккер).  
 а — внутреннее строение спинной створки; × 2.3; б — кардинальный отросток, вентральный вид; × 20; с — то же, дорсальный вид; д — то же, вид сзади.

Размер раковины колеблется в довольно значительных пределах — от 13 до 18 мм в длину и соответственно в ширину и не всегда может быть объяснен возрастными отличиями. Выделить среди имеющегося материала мелкорослую расу, связанную с какими-либо особенностями географического или фациального распространения, не удастся: особи разного размера находятся обычно в одном местонахождении и связаны целой гаммой переходных форм.

В характере ребристости изменчивыми являются относительная ширина ребер и время появления на раковине грубых ребер. У типичных экземпляров тонкие ребра занимают заднюю половину раковины и, начиная с места максимального перегиба, они постепенно сменяются более грубыми. Однако имеется целый ряд экземпляров (табл. 29, фиг. 8а), находящихся вместе с типичными формами, у которых тонкая ребристость сохраняется на  $\frac{3}{4}$  поверхности раковины и сменяется более грубой только в лобной части раковины. Такие экземпляры при изолированном их нахождении вполне могут быть отнесены по характеру радиальной скульптуры к наиболее грубо ребристым отклонениям *A. serenensis*. Наряду с этим встречаются экземпляры, у которых грубые ребра появляются уже на макушке. Изменчивость этого признака представляет большой интерес, так как позволяет связывать более тесно родственные виды, представляющие собой последовательные звенья одного филогенетического ряда *A. serenensis* → *A. prikschiana* → *A. khimenkovi*.

К изменчивости количества игл на брюшной створке надо подходить с осторожностью, так как нередко отсутствие игл на раковине зависит от ее неполной сохранности. Особенно изменчиво число вентральных игл. Наряду с сильно иглистыми формами, у которых иглы расположены по всей створке равномерно в шахматном порядке, имеются экземпляры, очень бедные иглами, или с иглами, сконцентрированными в какой-либо одной части створки — висцеральной или лобной.

Изменчиво также количество игл в ряду на границе ушек. Рядом с типичными формами, обладающими до 8 хорошо развитых игл, встречаются изредка экземпляры, у которых редкие мелкие иглы образуют короткий, слабо заметный ряд из 5 или даже 4 игл. Наконец, у единичных особей иглы располагаются в области ушек без особого порядка.

**С р а в н е н и я.** *A. prikschiana* получила свое название от р. Прикши в Ленинградской области. Благодаря любезности М. Э. Янишевского, у меня были для сравнения определенные им экземпляры этого вида, а также рукопись монографии с описанием его, так что для меня этот вид не был «*nomen nudum*», как можно подумать, судя по синонимике.

*A. prikschiana* является одним из звеньев филогенетического ряда форм, развившихся в нижнем карбоне на территории Подмосковского бассейна, и тесно связана со своим непосредственным предком — *A. serenensis* и потомком *A. khimenkovi*. С первым видом ее сближают одинаковая форма и небольшой размер раковины, характер расположения игл, одинаковое внутреннее строение. Отлична более грубая ребристость передней половины раковины. Спинная створка описываемого вида более резко коленчатая, а соответственно висцеральная полость более отчетливо дифференцирована.

Учитывая всю филогенетическую историю развития данной ветви продуктид, упомянутые изменения следует считать прогрессивными; у дальнейших членов этой ветви они развиваются еще дальше в тех же направлениях.

Наряду с этим *A. prikschiana* обладает некоторыми признаками, отличающимися от *A. serenensis* более примитивным характером. Это относится к развитию игл в изогнутом ряду на границе ушек. *A. serenensis* обладает более интенсивно развитыми иглами, чем описываемый вид. Возможно, что именно благодаря слабому развитию этих игл у некоторых экземпляров *A. prikschiana* возникли на ушках дополнительные иглы (см. выше).

От *A. khimenkovi* наш вид отличается меньшим размером, общей формой, лишенной синуса, менее интенсивно развитыми иглами в ряду на границе ушек и менее грубой ребристостью висцеральной области.

Вернейль изобразил под названием *Pr. carbonarius* Коп. именно *A. prikschiana* из типичного места ее развития — с р. Прикши. Об отличии этого экземпляра от *Pr. carbonarius* говорит также Мюр-Вуд (1928, стр. 60), которая указывает, что экземпляр с р. Прикши имеет меньший размер, более выпуклые ребра и меньшее количество игл, чем бельгийский вид, который обладает целым пучком игл на ушках. Кроме того, *Pr. carbonarius* обладает хорошо развитой диафрагмой.

Распространение, стратиграфическая и фацциальная приуроченность. В Подмосковном бассейне *A. prikschiana* встречается до сих пор только на северо-западном крыле, где она приурочена к слоям толщи «b», соответствующим по возрасту веневскому и тарусскому горизонтам южного крыла. Кроме того, описываемый вид упоминается Тихим (1941, стр. 151) в карбоне Воронежской области. Здесь он приурочен к горизонту  $C_1^{5-6v}$ , который сопоставляется автором с веневскими, тарусскими и стешевскими слоями Подмосковского бассейна, вместе взятыми. Повидимому, эта толща была довольно мелководной, так как Тихий указывает, что в ней встречаются единичные прослой темных, местами углистых глин, не превышающие 1 м мощности и переходящие в углистые сланцы с прослоями угля, а также «несколько горизонтов желтовато-серых микрозернистых стигмариевых известняков, местами обогащенных фюзенизированными растительными остатками».

В подмосковном карбоне *A. prikschiana* встречается обычно гнездами в органогенно-обломочных известняках и сопровождается богатой фауной брахиопод, кораллов, моллюсков, мшанок и пр. Многочисленные мелкие раковинки *A. prikschiana* располагаются в породе в самых разнообразных положениях, многие из них сохраняют две створки, а висцеральная полость часто остается невыполненной породой, как это характерно для раковин с длинным шлейфом, у которых широкое раскрытие створок затруднено.

Имеется 97 экземпляров, происходящих из следующих мест северо-западного крыла Подмосковского бассейна:

$C_1^{vn-tr}$  — (толща «b»), р. Мста, р. Ровное — 3 экз. (Р. Ф. Геккер), 4 экз. (Васильев); карьер «Малая Горка» — 2 экз. (Р. Ф. Геккер); р. Быстрица — 1 экз. (Васильев); р. Волга, д. Селище — 2 экз. (С. В. Семяхтова); Бенский порог — 1 экз. (Т. С.); с. Хотошино — 3 экз. (Т. С.); р. Тутока — 67 экз. (Р. Ф. Геккер); с. Микульское — 5 экз. (Г. И. Ершова); р. Медведица, д. Слезиха — 10 экз. (Р. Ф. Геккер).

Голотип хранится в музее Палеонтологического кабинета Ленинградского университета.

### *Antiquatonia kotlukovi*<sup>1</sup> sp. nov.

Табл. 29, фиг. 10—11; табл. 32, фиг. 1—2; рис. 101

**Д и а г н о з.** Маленькая раковина, несколько вытянутая в ширину. Брюшная створка с максимальной выпуклостью в передней части висцеральной области, с умеренно выпуклой макушкой и уплощенной лобной частью. Ушки небольшие, треугольные, отделенные от висцеральной части резким перегибом, сопровождающимся узкой бороздкой и изогнутым рядом игл. Спинная створка коленчатая, имеется умеренно развитый шлейф. Ребристость тонкая. На 10 мм в висцеральной части створки 15—16 ребер, у лобного края 12—14. Концентрические морщины нерезкие.

**Общая форма.** Раковина размером 16—20 мм, округлого очертания, с длиной несколько меньшей, чем ширина, которая приурочена

<sup>1</sup> В честь геолога В. А. Котлукова, собравшего материал по этому виду.

к смычному краю. Брюшная створка довольно сильно выпуклая, причем максимальная выпуклость наблюдается в передней части висцеральной области. Боковые склоны крутые. В передней половине раковины заметна уплощенность, переходящая у некоторых экземпляров в слабо выраженный синус. Спинная створка резко коленчатая, с совершенно плоским висцеральным диском и коротким шлейфом. Висцеральная полость обширная, увеличивающаяся с возрастом, дифференцированная (рис. 101). Обе створки на всем протяжении тонкие, без следов пластинчатых образований в лобной части.

Смычный край является местом наибольшей ширины раковины.

Макушка умеренно вздутая, слегка выступает за смычный край. Ушки небольшие, треугольные, плоские, отделяются от макушечной области перегибом, подчеркнутым узкой бороздкой. Макушечный угол 100—110°.

Радиальная скульптура. Тонкие, умеренно выпуклые ребрышки покрывают всю раковину, только очень немного расширяясь в лобной половине. В месте максимальной выпуклости брюшной створки наблюдается вклинивание новых ребер или раздваивание старых. Ближе к лобному краю ребристость делается несколько неровной, происходит выклинивание ребрышек и их неправильное изгибание, однако и здесь ребристость не становится грубой. На висцеральной части брюшной створки на 10 мм 15—16 ребер, близ лобного края — 12—14. Только у редких экземпляров наблюдаются более грубые ребра, превышающие в ширину 1 мм.

Ребристость спинной створки не отличается от таковой на брюшной.

На ушках радиальной ребристости не наблюдается.

Рис. 101. *A. kotlukovi* sp. n. Схематический продольный разрез раковины; нат. вел.



Концентрические морщины выражены отчетливо только на макушечных склонах, на висцеральной части брюшной створки они прослеживаются неясно. Таких слабо заметных морщин можно наблюдать здесь 10—12. На область ушек морщины не переходят.

На висцеральном диске спинной створки концентрическая скульптура несколько более отчетлива.

При хорошей сохранности поверхностных слоев раковины наблюдаются тонкие концентрические струйки нарастания.

Иглы тонкие, несколько увеличивающегося с возрастом диаметра, в значительном количестве располагаются на брюшной створке. Как и у всех *Antiquatonia*, здесь можно различить:

1) Ряд игл вдоль смычного края. Они имеют крючкообразно изогнутую форму с заостренными концами и выступают за смычный край раковины. Иглы постепенно увеличиваются по мере роста раковины и на ушках имеют длину до 2 мм. В отличие от других видов *Antiquatonia*, кардинальные иглы у описываемого вида не отстают с возрастом от смычного края и даже в области ушек располагаются почти по самому кардинальному краю.

2) Ряд из 4—5 небольших игл на границе ушек, вдоль возвышенного края бороздки, ограничивающей висцеральную часть.

3) Многочисленные мелкие иглы рассеяны по всей брюшной створке, располагаясь более густо на ее висцеральной части. В лобной половине иглы встречаются реже. Они не влияют на ширину и прямолинейное направление ребер и при извлечении раковины из твердой породы обламываются, почти не оставляя следа.

На спинной створке в пунктах, соответствующих месту прикрепления игл на противоположной створке, наблюдаются отчетливые округлые углубления.

Внутреннее строение наблюдать не удалось.

Измерения показывают следующее:

Т а б л и ц а 29

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠А	Р				Примечание
								5	10	20	30	
148/2958	18	33	1.83	ок. 24	ок. 12/2	—	110°	—	15	12	10	Голотип, табл. 29, фиг. 11
148/2959	16	25	1.56	20	10/2	—	100°	—	16	14	—	Табл. 29, фиг. 10
148/2960	16	29	1.81	ок. 21	—	—	100°	20	17	12	—	Табл. 32, фиг. 1

**Изменчивость.** У некоторых экземпляров наблюдается несколько более грубая ребристость у лобного края, что подтверждает близкое родство описываемого вида с *A. prikschiana*. Несколько варьирует также, повидимому, размер раковины.

**Сравнения.** *A. kotlukovi* — форма очень близкая широко распространенному на северо-западном крыле Подмосковного бассейна виду — *A. prikschiana*. Отличается от последнего очень отчетливо своей вытянутой в ширину формой, несколько более крупным размером, значительно более тонкой и правильной ребристостью, более интенсивно развитыми кардинальными иглами, располагающимися очень близко к смычному краю брюшной створки, и, наконец, резко коленчатой формой спинной створки. Изучение подмосковных *Antiqatonia* показало, что для группы мелких видов этого рода прогрессивными признаками, ведущими к биологическому процветанию вида, являются грубая ребристость, усиление ряда игл на границе ушек и дифференциация висцеральной полости. За исключением этого последнего признака, все остальные отличительные черты описываемого вида свидетельствуют о примитивности его строения по сравнению с одновременно существовавшим процветающим видом — *A. prikschiana*. Повидимому, *A. kotlukovi* — узко местный вид, обособившийся благодаря каким-то особенностям среды от основного ствола *A. prikschiana*, пошедший в своем развитии по неадаптивному пути и быстро вымерший поэтому, не оставив потомков. Интересно, что именно в этом же направлении пошло развитие одного из потомков *A. khimenkovi* — *A. tadenkensis* sp. nov., который также, обладая рядом примитивных черт, быстро вымер.

**Распространение, стратиграфическая и фац и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь.** Все экземпляры описываемого вида в количестве 31 происходят из одного местонахождения — д. Селище, в месте выхода р. Волги из озера Волго, из слоев толщи «b», имеющей здесь, повидимому, веневский возраст. Они приурочены к светлому детритовому известняку, сопровождаются многочисленной мелкой брахиоподовой фауной: *Echinoconchus elegans* (M'Coу), *Buxtonia scabricula* (Mart.), *Eomarginifera*, *Martinia* и пр., и покрываются слоями с банками *Gigantella gigantea* (Mart.).

Голотип № 148/2958, С<sub>1</sub><sup>vn</sup>, д. Селище (табл. 29, фиг. 11).



Табл. 30, фиг. 1—13; табл. 31, фиг. 1—11; рис. 102—104

*Productus costatus* К о н и н с к 1847, стр. 92; табл. X, фиг. 3 e, f, g.

*Productus muricatus* Т r a u t s c h o l d 1876, стр. 62; табл. XXXII, фиг. 6.

*Productus crassicostatus* Я н и ш е в с к и й 1935 б, стр. 82; табл. II, фиг. 1—14, 18, 19; табл. IV, фиг. 18.

Относимые к этому виду раковины отличаются необычайной изменчивостью почти всех своих признаков. Это заставляет в основном описании касаться наиболее распространенных средних форм, оставляя более развернутую характеристику уклоняющихся типов до раздела, посвященного изменчивости.

**Д и а г н о з.** Небольшая раковина с длиной, почти равной ширине. Брюшная створка сильно выпуклая, обычно с отчетливым синусом, спинная коленчатая; имеется умеренно развитый шлейф. Ушки округленно-треугольные, резко отделяются от висцеральной части отчетливой бороздкой, с рядом игл вдоль нее.

Ребра резкие выпуклые, тонкие в задней  $\frac{1}{3}$  раковины и грубые, неравной ширины, часто выклинивающиеся на остальных  $\frac{2}{3}$ . В 10 мм от смычного ряда на 10 мм 10—12 ребер, близ лобного края 5—6. Концентрические морщины нерезкие. Иглы в значительном количестве.

**О б щ а я ф о р м а.** Размеры раковины варьируют в довольно больших пределах. Имеются в виду раковины с одинаковым отношением длины и ширины, т. е. примерно одинакового возраста, но одни более крупные — 25—30 мм длиной, а другие мелкие — 18—20 мм (табл. 30, фиг. 2). Наиболее часто встречается раковины, имеющие 22—25 мм в длину и 25—26 мм в ширину. Максимальная ширина обычно приурочена к смычному краю, однако у особей в старческой стадии, у которых иногда наблюдается расширение шлейфа, она перемещается ближе к лобному краю. Брюшная створка сильно выпуклая, иногда даже неясно коленчатая, с максимальной кривизной в области передней половины висцеральной ее части. Бока створки крутые, параллельные.

Имеется отчетливый синус, который начинается на макушке и протягивается без изменений до лобного края раковины. Резкость синуса у различных особей неодинакова — встречаются экземпляры с очень резким, даже угловатым синусом (табл. 31, фиг. 7), с синусом расплывчатого очертания и даже почти совсем без синуса, а только с некоторой уплощенностью макушечной части створки.

Спинная створка то более, то менее резко коленчатая с плоскими висцеральной и лобной частями, соединенными крутым изгибом «полукольца» (по Лихареву). У форм с хорошо развитым синусом имеется соответствующее ему средянное возвышение.

Обе створки на всем протяжении тонкие, за исключением некоторого утолщения в области мускульного поля; пластинчатой зоны нет. Висцеральная полость обширная, дифференцированная, увеличивающаяся с возрастом животного (рис. 102).

**С м ы ч н ы й к р а й** является местом максимальной ширины раковины, но никогда не превосходит значительно ее общую ширину. Следов арей не наблюдалось.

**М а к у ш к а** сильно выпуклая, несколько выступающая за смычный край. У большинства измеренных экземпляров макушечный угол равен 90°. Раковины с меньшим углом, но не менее 80°, встречаются редко; еще реже встречаются отклонения в сторону увеличения макушечного угла. Крутые и высокие макушечные склоны резко отделяют висцеральную часть брюшной створки от хорошо развитых ушек. Эта граница подчер-

живается присутствием более или менее глубокой бороздки, вдоль которой располагается изогнутый ряд игл. Вдоль этой бороздки ушки часто обламываются при извлечении раковины из породы. Бороздка отчетливо отражается и на спинной створке в виде валика, имеющего чьясные очертания.

Ушки выпуклые, умеренно развитые. Они имеют округло-треугольную форму и несколько скручены параллельно смычному краю. На спинной створке область ушек вогнутая, тесно прилегающая к ушкам противоположной створки.

**Р а д и а л ь н а я р е б р и с т о с т ь** является одним из наиболее характерных и в то же время одним из наиболее изменчивых признаков описываемого вида. Обе створки покрыты грубыми ребрами, утолщающимися по направлению к лобному краю. На макушке брюшной створки, в области развития сетчатой скульптуры, ребра обычно тонкие; так, на расстоянии 5 мм от кардинального края на 10 мм около 20 ребрышек. Они быстро расширяются, и на 10 мм от кардинального края на том же пространстве только 10—14 ребер.

В месте максимальной выпуклости брюшной створки, где кончается сетчатая скульптура, наблюдается выклинивание ребер, особенно часто приуроченное к области синуса. Оставшиеся ребра быстро расширяются, и на расстоянии 20 мм от кардинального края их насчитывается на 10 мм 7—9. При дальнейшем приближении к лобному краю ширина ребер хотя и продолжает увеличиваться, но не так сильно: на расстоянии 30 мм от кардинального края их количество на 10 мм уменьшается до 6—7, а у самого лобного края раковины оно редко бывает более 5—6.

Здесь приведены наиболее распространенные цифры, но встречаются экземпляры с числом ребер, значительно уклоняющимся от среднего.

Наблюдаемые пределы изменчивости можно видеть в следующей



Рис. 102. *A. khimenkovi* (Jan). Р. Волга, Тихвинский погост, С<sub>2</sub><sup>st</sup>, 148/2559, (Т.С.). Продольный разрез раковины, прошедший через кардинальный отросток, мускульное поле и срединную септу; нат. вел.

на следующей

Т а б л и ц а 30

Количество ребер на пространстве 10 мм				
в 5 мм от кардин. края	в 10 мм	в 20 мм	в 30 мм	в 40 мм
12—25	8—17	5—15	5—10	4—7

Наряду с выклиниванием ребер изредка в области макушки и макушечных склонов наблюдается появление новых. Иногда вновь появившееся ребро снова быстро исчезает, проследиваясь на протяжении всего нескольких миллиметров в максимально выпуклой части створки. Выклинивающиеся ребра на большом протяжении постепенно утончаются и резко выделяются среди остальных более грубых ребер. Некоторые ребра хотя и делаются более тонкими, но протягиваются до самого лобного края, не выклиниваясь. Все это придает ребристости характерный облик. Однако нередко наряду с такими типичными раковинами встречаются экземпляры с правильной ребристостью, у которых выклинивание ребер ограничено только областью синуса, или, если последний выражен неясно, то и совсем не происходит.

Выпуклость ребер, так же как и их ширина, неоднородна. Наиболее характерны резко очерченные ребра, округлые в поперечном сечении, с глубокими отчетливыми промежутками, имеющими ширину меньшую, чем ширина разделяемых ими ребер. Однако нередко они имеют мягкие очертания и разделяются более широкими промежутками, или несколько уплощены и располагаются тесно одно с другим, или же, наконец, обладают резко угловатыми очертаниями. Все эти различные виды ребер связаны с типичными формами самыми постепенными переходами. На ушки радиальная скульптура не распространяется.

Характер ребристости спинной створки сходен с таковым на брюшной, с той разницей, что здесь промежутки между ребрами в большинстве случаев шире самих ребер, а различие в ширине ребер на висцеральной части и в лобной половине выражено еще резче, чем на брюшной створке.

К о н ц е н т р и ч е с к и е м о р щ и н ы в количестве 8—10 пересекают висцеральную часть брюшной створки. Они неоднородны — некоторые выступают более отчетливо, другие почти незаметны, расширяются на макушке и суживаются на боковых склонах, не делаясь при этом более резкими. На ушки морщины не переходят, затухая у бороздки, ограничивающей ушки.

На спинной створке концентрическая скульптура выражена более отчетливо. Морщины занимают всю площадь плоского висцерального диска, так же как и на брюшной створке, не переходя на область ушек. На экземплярах с хорошо сохранившимся поверхностным слоем раковины наблюдаются струйчатые линии нарастания.

В связи с тем, что радиальная ребристость у описываемого вида резкая — линии нарастания волнистые, они несколько выдвигаются вперед, в бороздках между ребрами. Иглы в большинстве случаев не нарушают правильности расположения линий нарастания, но иногда можно видеть около основания их некоторое скучивание линий, свидетельствующее о местной задержке роста. Количество линий нарастания на расстоянии около 10 мм от лобного края колеблется от 4 до 8 на 1 мм.

И г л ы в большом количестве располагаются на брюшной створке и разделяются на три группы.

1) Кардинальные иглы. Их размер увеличивается постепенно по направлению к боковым краям раковины. Иглы, прилегающие к носику и отходящие от середины смычного края на 7—9 мм, располагаются на самом краю створки, выступая за ее пределы и делая смычный край зубчатым. Они имеют несколько крючкообразно изогнутую, конусовидную форму, которая по мере увеличения размера игл делается все менее отчетливой. Мелкие конусовидные иглолки не имеют отверстия на конце, заканчиваясь слепо. Но внутри иглы, у ее основания, полость имеется. В 8—10 мм от макушки и дальше иглы отступают от края створки, переходя на ушки, но все же не удаляются от смычного края более, чем на 1—1.5 мм. Эти иглы уже более значительной длины (свыше 20 мм) и почти цилиндрической формы, мало отличающейся от остальных игл, рассеянных на брюшной створке. Однако они всегда выступают за смычный край и слегка суживаются к своему окончанию. Так, одна игла на экземпляре 198/1313, имеющая длину 22 мм, на конце имеет толщину 0.8 мм, а в месте своего прикрепления 1.0 мм. Длинные иглы с замкнутыми концами не наблюдались — они всегда бывают полые, с отверстием на конце.

Расстояние между отдельными иглолками изменяется от 0.5 до 1.0—1.5 мм по мере увеличения их диаметра. Всего на каждой стороне смычного края насчитывается до 10 иглолок.

2) Вторая группа игл образует изогнутый ряд около бороздки, ограничивающей ушки. Он начинается близ макушки у смычного края, образуя

с ним угол около 10—15°, и, слегка изгибаясь, протягивается почти до бокового края брюшной створки. Количество игл в ряду различно. У некоторых форм, к которым относится большинство раковин из стешевских слоев, иглы сидят очень близко одна от другой, так что расстояние между ними бывает менее 1 мм, а всего в ряду можно насчитать 12—14 игл. У других, преимущественно тарусских, раковин расстояние между иглами, образующими ряд, увеличивается до 1.5—2 мм, а общее количество игл в ряду уменьшается до 6—7. Диаметр их постепенно увеличивается по мере роста раковины — первые, самые мелкие иглы имеют диаметр 0.2—0.3 мм, на другом конце ряда 0.8—1.0 мм. Все они расположены на раковине перпендикулярно к ее поверхности и достигают значительной длины. Передние иглы в количестве 3—5 открываются своими отверстиями внутрь раковины. Вокруг отверстия иглы с внутренней стороны створки обычно возникает кольцевой валик, который, постепенно нарастая, замыкает наконец все отверстие.

На некоторых экземплярах описываемый изогнутый ряд игл осложняется в своей передней части присутствием добавочного короткого ряда, состоящего из 4—5 игл. На единичных экземплярах этот добавочный ряд сопровождает  $\frac{2}{3}$  длины основного ряда, а близ края раковины появляется еще один, совсем короткий ряд таких же игл. Иглы дополнительных рядов располагаются в шахматном порядке по отношению к иглам основного ряда.

На спинной створке описываемому ряду игл соответствует ряд отчетливых углублений, отделяющих область ушек от висцерального диска створки.

3) Наконец, иглы постепенно увеличивающегося диаметра рассеяны в большом количестве на всей поверхности брюшной створки. На макушке они сохраняются редко, так как здесь они очень тонки и легко обламываются. У лобного края диаметр игл достигает 0.6—0.8 мм.

Количество игл, рассеянных на створке, и расстояние их друг от друга очень изменчивы. Наряду с раковинами, густо и равномерно усеянными иглами, расположенными в более или менее правильном шахматном порядке, имеется значительное количество экземпляров с довольно редкими иглами.

Иглы на макушке обычно сидят наклонно вперед, но затем этот наклон становится все слабее, и в передней половине раковины все иглы располагаются перпендикулярно к поверхности створки. Они всегда возникают на более крупных ребрах, не имеющих тенденции к выклиниванию. Обычно в самом месте прикрепления иглы ширина и направление ребра не изменяются, однако встречаются экземпляры, у которых после возникновения иглы несущее ее ребро становится более выпуклым, а на боковых склонах нередко раздваивается.

Несколько рядов игл близ лобного края открываются широкими отверстиями внутрь раковины, но по мере удаления от него отверстия все более суживаются и, наконец, совершенно замыкаются.

На некоторых спинных створках можно наблюдать то более, то менее ясные округлые углубления, соответствующие местам прикрепления игл на противоположной створке.

**Внутреннее строение.** На внутренней поверхности спинной створки *A. khimenkovi* (рис. 103) вдоль кардинального края располагаются валики, развитые с различной интенсивностью. На некоторых экземплярах они узкие и слабо выпуклые, тогда как на других их высота достигает почти 1 мм (табл. 30, фиг. 13). Дойдя до границы с ушками, валики резко поворачивают от смычного края и очерчивают границу висцерального диска, переходя в резко выраженные складки с пологим внутренним скло-

ном и резким, обрывистым внешним. Внешний край складки является несколько зазубренным, чем он напоминает аналогичные образования у *Marginifera*.

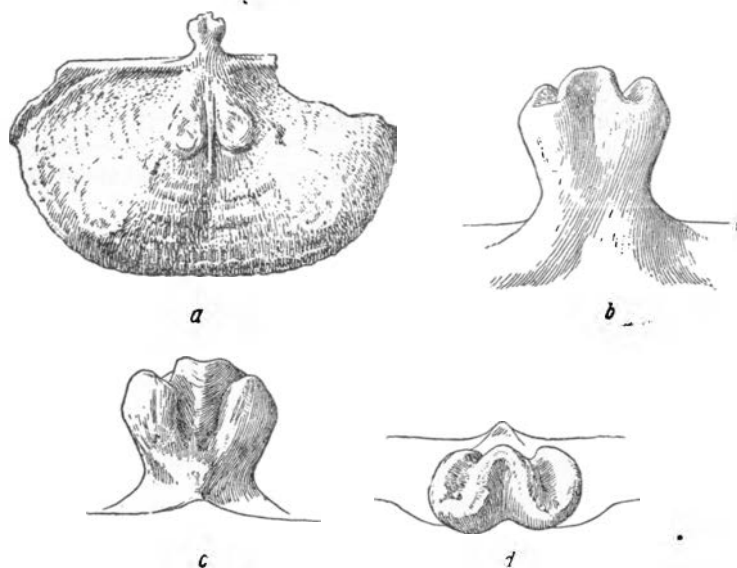


Рис. 103. *A. khimenkovi* (Jan.). Р. Беспута, д. Шепиловка. С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1329, (Т. С.).

а — внутреннее строение спинной створки;  $\times 2.5$ ; б — кардинальный отросток, вентральный вид;  $\times 10$ ; в — то же, дорзальный вид; д — то же, вид сзади.

Кардинальные валики в своей центральной части служат поддержкой кардинального отростка, величина и очертания которого у разных экземпляров различны. На экземплярах со слабо развитыми кардинальными

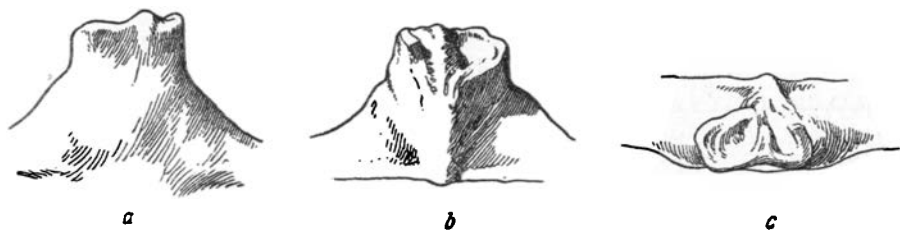


Рис. 104. *A. khimenkovi* (Jan.). Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1313, (Т. С.). Кардинальный отросток молодого экземпляра;  $\times 12$ .

а — вентральный вид; б — дорзальный вид; в — вид сзади.

валиками и отросток имеет миниатюрный размер — его длина и ширина не превышают 1 мм (рис. 104). На экземпляре с сильно развитыми валиками кардинальный отросток сильно выступает за пределы створки, его длина и ширина 2 мм. Одновременно наблюдается и изменение формы отростка. В первом случае он слабо выпуклый, цилиндрический с вентральной стороны (а) и слабо расчлененный с дорзальной (б). С задней стороны видно слабое развитие центрального гребня, скрытого тесно сходящимися боковыми гребнями.

Более массивный отросток (рис. 103) имеет с вентральной стороны форму, расширяющуюся кзади, и расчленен глубокой бороздкой на две части, окаймленные по заднему краю выпуклыми валиками (b). С дорзальной стороны он глубоко рассечен на три части — «трехлопастный» кардинальный отросток (c). С задней стороны видны резко выраженный и открытый до основания центральный гребень и развитые отклоняющиеся в стороны боковые (d).

По аналогии с другими, более детально изученными представителями семиретиккулярных продуктид, можно думать, что эти различия являются возрастными.

От основания кардинального отростка и почти до места коленчатого перегиба спинная створка пересекается срединной септой. Широкая и слабо выпуклая у основания, она суживается при прохождении через мускульное поле, затем возвышается, приобретая гребневидную форму, и заканчивается высоким (до 3 мм) узким гребнем, резко обрывающимся по направлению к лобному краю (табл. 30, фиг. 1). На экземпляре 148/2665 наблюдается, что высокий конец септы почти касается брюшной створки.

По обе стороны септы близ ее основания, на расстоянии 2—2.5 мм от смычного края, располагаются выпуклые следы прикрепления мускулов. Они имеют грушевидную форму с узкой частью, обращенной к кардинальному краю, и представляют собой возвышенные площадки, напоминающие характерные гладкие мускульные отпечатки *Marginifera*. На них видны неясные следы прикрепления мускулов в виде продольных и концентрических бороздок, приблизительно повторяющих очертания всего отпечатка.

С задней стороны к грушевидным отпечаткам прилегают неясно ветвистые отпечатки второй пары мускулов, но они не имеют отчетливых очертаний и часто почти незаметны. Когда они выражены более отчетливо, общие очертания обеих пар мускульных отпечатков имеют более или менее треугольную форму, с широким основанием, обращенным к септе. На поперечных разрезах мускульные отпечатки не обнаруживают ветвистого строения, представляя собой сплошное монолитное возвышение.

Приблизительно от середины грушевидного мускульного отпечатка, а там, где видны отпечатки задних мускулов, — между передним и задним отпечатками отходят валики брахиальных петель. Они имеют отчетливо выраженную горизонтальную часть, но петлю их не замкнуты.

Однако часть раковины, заключенная внутри очерченной ими кривой, несколько выделяется своей более гладкой поверхностью.

Вся внутренняя поверхность спинной створки несет следы внешней скульптуры, особенно резко проявляющейся в передней половине раковины, где наружная ребристость является более грубой. Поверхность висцерального диска, за исключением мускульного поля, валиков, септы, брахиальных петель, густо усеяна мелкими точечными углублениями. Ближе к коленчатому перегибу к ним присоединяются сначала мелкие, затем более крупные, заостренные, вытянутые вперед туберкулы. В области «полукольца» эти туберкулы часто образуют длинные шипы, достигающие 1—1.3 мм длины. На «полукольце» они торчат слегка наклонно вперед, и по мере того, как створки сближаются, образуя шлейф, шипы делаются все более наклонными и, наконец, переходят в длинные лежащие туберкулы, слегка приподнимающиеся у своего переднего конца. Эти шипы, в отличие от игл на внешней поверхности раковины, имеют конусовидно заостренные слепые концы и лишены внутреннего канала.

Внутреннее строение брюшной створки наблюдалось преимущественно на поперечных разрезах створки. Здесь видны умеренно выпуклые, удлиненные, ветвистые следы прикрепления аддукторов. Параллельно штриховатые следы прикрепления дидукторов проследить не удалось.

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠ А	Р					Число игл в ряду	Примечание
								5	10	20	30	40		
Из тарусских слоев														
148/1298	19	39	2.05	11/2	11/2	—	90°	16	12	8	5	—	5	Табл. 31, фиг. 6
148/2723	19	35	1.85	20	—	—	90°	12	11	6	6	—	6	
148 2561	19	34	1.79	22	22	1	90°	—	12	10	7	—	6	
148/2579	20	37	1.85	—	—	—	90°	20	12	8	6	—	9	
148/2674	20	35	1.75	12/2	—	—	95°	—	11	8	6	—	7	
148/2648	21	41	1.95	22	22	1	90°	14	12	6	6	5	6	
148 2668	22	41	1.86	13/2	13/2	—	95°	—	11	6	6	—	5—6	
148 2587	22	40	1.82	12/2	12/2	—	90°	—	11	7	6	—	6—7	
148/2597	22	42	1.91	12/2	—	—	95°	20	15	8	6	—	8	
148/2554	23	46	2.0	23	23	1	90°	—	12	7	6	6	—	
148/2753	24	45	1.87	—	—	—	—	—	8	6	4	4	7	Табл. 31, фиг. 7 Табл. 30, фиг. 9
148/2624	42	46	1.91	—	—	—	90°	—	11	10	6	6	8	
148/2576	25	46	1.84	26	—	—	—	—	10	7	6	4	—	
Из стешевских слоев														
148/2802	19	38	2.0	12/2	—	—	90°	20	14	10	8	—	10	Табл. 31, фиг. 4 Табл. 30, фиг. 7
148/2428	20	40	2.0	—	—	—	90°	—	12	9	8	7	10	
148/2511	20	40	2.0	14/2	14/2	—	—	17	11	8	8	6	11	Табл. 31, фиг. 8
148/2534	20	37	—	2 $\frac{1}{2}$	2 $\frac{1}{2}$	1	90°	18	14	8	5	—	10	
148/2652	21	40	1.90	26	26	1	—	18	10	7	6	—	6	Табл. 30, фиг. 8
148/2797	22	40	—	—	—	—	95°	20	12	8	8	7	12	
198/1303	22	42	1.91	22	22	1	90°	—	12	9	6	5	7	Табл. 30, фиг. 10
148/2712	22	43	1.96	22	22	1	—	18	12	7	6	6	11—12	
198/1327	25	46	1.84	26	—	—	90°	18	14	11	7	4	12	
148/2800	25	46	1.84	—	14/2	—	90°	18	11	10	6	6	12	
148/2787	25	50	2.0	—	—	—	80°	21	11	9	8	7	13	
148/2709	25	47	1.88	—	—	—	90°	20	13	11	7	6	12	
148/2695	ок.29	ок.55	—	—	—	—	—	20	12	8	6	5	12	

Возрастные изменения и изменчивость. Возрастные изменения сводятся, как и у других видов, к: 1) изменению формы раковины (увеличению выпуклости и удлинению шлейфа); 2) увеличению диаметра игл и ширины ребер; 3) увеличению массивности всех элементов внутреннего строения и изменению формы кардинального отростка.

Описываемый вид является одним из наиболее изменчивых представителей нижнекаменноугольных *Antiquatonia*. Индивидуальной изменчивости подвержены все его признаки, что особенно резко проявляется в стешевское время. Если среди тарусских *A. khimenkovi* преобладают типичные формы, то среди стешевских наблюдается масса самых разнообраз-

разных отклонений. Повидимому, здесь происходил интереснейший процесс эволюционного изменения вида и отчасти его дезинтеграции.

В течение тарусского времени большой вид *A. khimenkovi* широко расселился по мелководным каменноугольным бассейнам.

Неустойчивость режима бассейна в стешевское время была, повидимому, основным стимулом появления разнообразных отклонений от типичного вида. Крайние формы этих отклонений отличаются очень резко как одна от другой, так и от типичных форм, но они все соединены такими постепенными переходами, что говорить о выделении их в какие-либо систематические единицы невозможно, тем более, что все они встречаются вместе, в одних и тех же местонахождениях. Повидимому, именно это отсутствие изоляции не позволило отдельным отклонениям углубить дивергенцию признаков до степени образования хотя бы разновидностей.

Чтобы не создавать новых систематических единиц, имеющих расплывчатые границы и не приуроченных к каким-либо географическим ареалам или определенным хронологическим моментам, но оттенить существование в описываемой группе очень сильной изменчивости в разных направлениях, мне кажется целесообразным объединить все эти формы под одним видовым названием, но отметить существование в этом большом виде различных отклонений. При современном уровне наших знаний нельзя сказать, было благоприятно или, наоборот, неблагоприятно то или иное отклонение. Однако при более детальном изучении морфологии продуктид и среды их обитания может быть закономерность образования этих отклонений будет понята. Поэтому следует возможно более точно зафиксировать хотя бы следующие главнейшие направления отклонений.

1) Отклонение «*grandicostata*». Отличается своими очень редкими крупными ребрами на всем протяжении раковины. Особенно отличны ребра на макушке, где на 10 мм в 5 мм от носика располагается 10—12 ребер, а в 10 мм от носика — 8 ребер. В области шлейфа ширина ребер уже почти не отличается от типичных форм *A. chimenkovi*. В соответствии с грубой ребристостью на макушке видны отчетливые следы довольно крупных игл (табл. 31, фиг. 7). Представители этого отклонения встречаются редко, только в тарусских слоях.

2) Отклонение «*minor*». Небольшие раковинки, до 20 мм длиной, покрытые тонкими, умеренно выпуклыми ребрышками, количество которых даже в передней части раковины не менее 10—12 на 10 мм. Иглы в боковом ряду расположены редко. Макушечный угол менее 90°. Редкое отклонение, найденное только в тарусских слоях (табл. 31, фиг. 1).

3) Отклонение «*equalicostata*». Представители этой группы отличаются очень правильной отчетливой ребристостью. Выклинивание ребер, столь характерное для *A. khimenkovi*, наблюдается только в синусе. Ширина ребер от кардинального края к середине раковины увеличивается постепенно. От места максимальной выпуклости раковины и до лобного края толщина ребер почти не увеличивается. Иглы в боковом ряду расположены тесно. Отклонение очень распространенное, встречается в стешевских слоях (табл. 31, фиг. 4, 5, 6).

4) Отклонение «*platicostata*». Раковины этой группы характеризуются слабо выраженными нерезкими ребрами, тонкими на макушке и широкими уплощенными, иногда почти совершенно расплывающимися на лобной части раковины. Промежутки между ребрами часто широкие, расплывчатые. Нередко раковины этого типа отличаются сильной шиповатостью — большое количество игл рассеяно на всей створке, а в боковом ряду часты дополнительные иглы. Отклонение очень распространенное, встречается в стешевских слоях, особенно в их глинисто-мергелистых фациях (Лужки, Шепиловка) (табл. 31, фиг. 8, 9).



5) Отклонение «*multispinosa*». Часто раковины этой группы могут быть одновременно отнесены к отклонению «*platicostata*», но все же их следует рассматривать отдельно, так как характерный признак этой группы — очень большое количество игл на всей поверхности брюшной створки и сильно осложненные боковые ряды — встречаются и у экземпляров с хорошо выраженной отчетливой ребристостью (табл. 31, фиг. 2). Отклонение, распространенное в стешевских слоях.

6) Отклонение «*grandiformis*». Относящиеся сюда раковины характеризуются очень крупным размером — обычно их ширина и длина превосходят 25 мм. Объяснить такие большие размеры только возрастными изменениями нельзя, так как имеющиеся экземпляры старческого возраста типичных форм, отличающиеся большой длиной, имеют тем не менее нормальную среднюю ширину. У описываемой же группы и ширина и длина увеличены пропорционально. Остальные признаки неотличимы от типичных форм (табл. 31, фиг. 10, 11). Отклонение, довольно распространенное в стешевских слоях.

7) Отклонение «*pugiliformis*». Представители этой небольшой группы также имеют крупный размер, но отличаются характерной, относительно тонкой неправильной ребристостью. Ребра после появления на них иглы вздуваются, иногда даже раздваиваются, как у представителей рода *Pugilis*. Однако характерный ряд игл вдоль ушек и ряд переходных форм, связывающих их с типичными *A. khimenkovi*, заставляют рассматривать их как особое отклонение этого обширного вида (табл. 31, фиг. 3). Отклонение встречается нечасто в стешевских слоях.

С р а в н е н и я. Описываемый вид был установлен в 1935 г. М. Э. Янишевским на материале из серпуховских слоев Ржевского поволжья под названием *Pr. crassicostatus*. В моей коллекции почти половина экземпляров этого вида происходит из тех же самых местонахождений, что и фауна, описанная Янишевским. Непосредственное сравнение с оригиналами, любезно предоставленными для просмотра их автором, показало их полное тождество.

Однако название «*crassicostata*» было в 1932 г. предложено Данбар и Кондра (1932, стр. 217) для наименования нового варианта *D. portlockianus* (Norw. et Prat.), поэтому оно должно считаться прекокупированным и подлежит изменению. Это тем более необходимо сделать, что в 1935 г. появилась работа Кинга (King 1938, стр. 273), где автор считает разновидность «*crassicostata*», установленную Данбар и Кондра, уже видом и описывает «*Dictyoclostus crassicostatus* D. a. C.».

М. Э. Янишевский в письме ко мне предложил дать ему название «*khimenkovi*» в честь геолога В. Г. Хименкова, много работавшего на р. Волге в области развития серпуховских пород и из коллекции которого происходит голотип данного вида.

Непосредственным предком *A. khimenkovi*, несомненно, следует считать *A. prikschiana*, которая появилась на северо-западном крыле Подмосковского бассейна в веневское время и вымерла в стешевское, не распространяясь за время своего существования за пределы этой области.

*A. khimenkovi*, отличающаяся от предыдущего вида своей более грубой ребристостью, несколько более крупным размером и более резко выраженным боковым рядом игл на границе ушек, обособилась от родоначального вида в тарусское время и, пользуясь тем, что море в это время стало значительно мелководнее веневского, широко расселилась по всей территории Подмосковского бассейна, включая и его южное крыло.

*A. khimenkovi* в свою очередь дала начало ряду протвинских видов, пришедших ей на смену. Это *A. kremenskensis* (Sar.), *A. abrami* sp. nov. и *A. tadenkensis* sp. n. Первые два вида отличаются от описанного своими

небольшими размерами и особенно иным типом правильной ровной ребристости, когда все ребра почти на всей своей длине имеют одинаковую ширину. Отличным является также значительно большее количество игл на брюшной створке *A. khimenkovi*, хотя это не касается количества игл в боковом ряду, развитом у протвинских видов очень интенсивно. Раковины *A. khimenkovi*, относящиеся к отклонению *equalicostata*, особенно близки упомянутым видам и связаны с ними рядом переходных форм.

Третий протвинский вид — *A. tadenkensis* — ясно отличается от описываемого своей слабо развитой наружной скульптурой, что равно касается радиальной ребристости, концентрических складок и игл, которые даже в боковом ряду мелкие и немногочисленные. Отличной является также общая более округлая форма раковины протвинского вида. Однако среди многочисленных изменчивых экземпляров *A. khimenkovi* стешевского возраста можно найти такие, которые имеют большое сходство с *A. tadenkensis* и могут считаться до некоторой степени переходными к ней.

Наконец, следует упомянуть об *A. gracilis* (Jan.), чрезвычайно близкой описываемому виду и встречающейся одновременно с ним в стешевских слоях, но хорошо отличающейся своей характерной тонкой и отчетливой скульптурой на висцеральной части раковины.

Таким образом, *A. khimenkovi* является как по своим морфологическим признакам, так и по стратиграфическому положению одним из звеньев генетической линии *A. serenensis* → *A. prikschiana* → *A. khimenkovi*, разветвляющейся в протвинское время на три вида — *A. tadenkensis*, *A. kremenskensis* и *A. abrami*.

Из ранее описанных в литературе видов, несомненно, к *A. khimenkovi* относится *Pr. costatus*, изображенный Конинком (1847, табл. 1, фиг. 3 e, f, g) и происходящий из серпуховских слоев у с. Бочарова на р. Волге — одном из мест, где описываемый вид встречается в массовом количестве.

Нельзя сомневаться также в том, что *Pr. muricatus* Phil., изображенный Траутшольдом (1876, табл. XXXII, фиг. 6) и происходящий из серпуховских слоев с. Подмоклова, является типичным представителем *A. khimenkovi*, встречающейся в этих местах нередко. Сам Траутшольд (стр. 236) высказывает мнение, что его раковина мало похожа на изображения *Pr. muricatus*, даваемые другими авторами, но авторитет Конинка, сделавшего это видовое определение, все же заставил его отнести эту форму к виду Филлиппса.

*A. muricata*, действительно, самый близкий нашему вид, описанный за рубежом. Несомненно, что среди целой гаммы отклоняющихся от типа подмосковных форм можно найти экземпляры, весьма сходные с видом Филлиппса. Однако по подробному описанию этого вида Мюр-Вуд (1928, стр. 79—80) можно видеть, что он: 1) имеет очень продолжительное геологическое существование — от  $D_2$  до Millstone Grit, что соответствует в Подмоскowie слоям от алексинских до протвинских включительно; 2) экземпляры, происходящие из подзоны  $D_2$ , имеют более тонкую ребристость, чем типичные, а раковины из подзоны  $D_3$  обладают более коленчатой спинной створкой и более сглаженной ребристостью на шлейфе (что автор объясняет старческим изменением раковины); 3) раковина, изображенная Конинком из Бочарова, по мнению Мюр-Вуд, имевшей возможность сравнить ее с голотипом Филлиппса, не идентична с *A. muricata*, так же как и форма, изображенная Траутшольдом.

Поэтому вид *A. muricata* в том объеме, как понимает его Мюр-Вуд, является неоднородным и, возможно, включает некоторые виды, аналогичные *A. prikschiana* с ее более тонкой ребристостью и менее резко выраженной коленчатостью спинной створки. Невозможность произвести непосредственное сравнение нашего материала с фауной Англо-Бель-

гийского каменноугольного бассейна, а также ясная филогенетическая связь ряда подмосковных видов, образующих непрерывно развивающуюся группу, заставляют относиться с осторожностью к отождествлению подмосковных форм с видом Филлипса в таком широком его понимании и считать более правильным выделение ряда местных видов. Характерное расположение игл в виде изогнутого бокового ряда, грубая ребристость и большое количество игл на брюшной створке, так же как и сходная общая форма раковины свидетельствуют о близком родстве описываемого вида и *A. muricata*. Однако малое висцеральное пространство и отсутствие коленчатости спинной створки последнего являются резким отличием.

Заканчивая рассмотрение родственных *A. khimenkovi* видов, нельзя не упомянуть об *A. gratiosa* (Waag.), которая хотя и отличается существенно от описываемого вида своей более правильной и резкой, угловатой ребристостью и совершенно иным характером интенсивной концентрической скульптуры, но по характеру расположения игл и форме створок должна быть отнесена к роду *Antiquatonia* и, точнее, к тому же генетическому ряду, что и *A. khimenkovi*.

Распространение, стратиграфическая и фацциальная приуроченность *A. khimenkovi* является типичной серпуховской формой. Она приурочена к нижней половине серпуховской свиты — к тарусским и стешевским слоям, в которых находится в большом количестве на всей территории распространения этих горизонтов в южном крыле Подмосковного бассейна и в Ржевском Поволжье, встречаясь во всех разнообразных фациях. Этот вид залегает большими гнездами в тарусских плотных мелкозернистых детритусовых известняках, в криноидных стешевских известняках, в криноидных и чистых мергелях и даже в черных сланцеватых глинах, где его раздавленные раковинки иногда сплошь покрывают плоскости сланцеватости глин.

Во всех этих местонахождениях обычно не имеется никакой закономерности в ориентировке раковин. Одновременно с двустворчатыми раковинами полной сохранности можно найти и разрозненные створки. Общей чертой всех вмещающих *A. khimenkovi* слоев является их мелководность, будь то детритовые, испещренные ходами роющих организмов известняки или чистые глины.

Наибольшего расцвета *A. khimenkovi* достигла в стешевское время — из 397 экземпляров этого вида 256 происходят из стешевских слоев. Действительное количество раковинок описываемого вида в этих слоях значительно больше, так как подсчитывались только экземпляры удовлетворительной сохранности. Несмотря на это, среднее количество экземпляров, собранных в одном местонахождении стешевского возраста, достигает 16, тогда как эта цифра для местонахождений тарусского возраста снижается до 4. Повидимому, с этим количественным увеличением особей и связана необычайно сильная изменчивость описываемого вида в стешевское время. Из описанных выше 7 отклонений только два (*grandicostata* и *minor*) приурочены к тарусским слоям, одно (*equalicostata*) встречается в обеих толщах, а четыре ограничены своим распространением стешевскими отложениями (*platicostata*, *multispinosa*, *grandiformis* и *pugiliformis*).

Имеется 406 экземпляров *A. khimenkovi*, которые происходят из следующих мест:

С<sub>1</sub><sup>tr</sup> — (известняки мелкозернистые, детритусовые, часто с ходами роющих организмов); р. Волга: д. Селижарово — 1 экз. (С. В. Семихатова); с. Хотошино — 1 экз. (Т. С.); Бенский порог — 4 экз. (Т. С.), 3 экз. (А. И.), 2 экз. (С. В. Семихатова); д. Тупицыно — 2 экз. (Т. С.);

р. Ока: г. Калуга — 2 экз. (Т. С.); г. Алексин — 15 экз. (Т. С.), 12 экз. (М. Ш.), 2 экз. (А. И.); дача Вахтерова — 1 экз. (А. И.); с. Антюшево — 5 экз. (М. Ш.); с. Ботня — 2 экз. (М. Ш.); с. Лошачье — 1 экз. (М. Ш.); с. Авчурино — 1 экз. (Т. С.); с. Кунаковка — 2 экз. (Т. С.); Князь-Михайлово — 6 экз. (А. И.); овраг Любавец — 2 экз. (Д. Н. Утехин); ниже Михайловского оврага — 2 экз. (М. И. Грайзер); с. Дugna — 2 экз. (М. Ш.); с. Воронино — 4 экз. (Д. Н. Утехин); с. Глебово — 3 экз. (Д. Н. Утехин); с. Сороковец — 1 экз. (М. Ш.); р. Можайка — 1 экз. (М. Ш.); р. Мышига: с. Тихоновка — 1 экз. (Д. Н. Утехин); с. Рындино — 3 экз. (Д. Н. Утехин); с. Шипово — 1 экз. (Д. Н. Утехин); р. Вашана, с. Казначеево — 9 экз. (Т. С.); р. Осетр: с. Выползово — 11 экз. (В. Я.); р. Сухой Осетрик — 9 экз. (Т. С.); р. Серена: д. Каменка — 3 экз. (Т. С.); с. Знаменское — 3 экз. (С. А. Добров); с. Тибейкино — 3 экз. (С. А. Добров); р. Таруса: д. Лопатино — 1 экз. (М. И. Грайзер); с. Татьянинское — 4 экз. (Т. С.), 1 экз. (М. Ш.); р. Упа, д. Бабишино — 1 экз. (Н. В. Сусальникова).

$C_1^{st}$  — (глины, мергеля, криноидные мергеля, криноидные известняки); р. Волга: с. Тетюево — 2 экз. (А. И.); Тихвинский погост — 36 экз. (Т. С.); Георгиевский погост — 7 экз. (Т. С.); с. Бочарово — 18 экз. (А. И.); с. Стешево — 7 экз. (Т. С.); р. Ока: с. Лужки — 25 экз. (Т. С.); с. Бехово — 1 экз. (М. Ш.); с. Заборье — 6 экз. (М. Ш.); 4 экз. (А. И.); 2 экз. (М. И. Грайзер); с. Глазечня — 1 экз. (М. Ш.); с. Пасхаловка — 8 экз. (А. И.); р. Беспута: с. Торопово — 3 экз. (Т. С.); с. Шепиловка — 60 экз. (Т. С.), 5 экз. (М. Ш.); с. Потетино — 14 экз. (М. Ш.); с. Ревякино — 7 экз. (М. Ш.); овраг Темковский — 8 экз. (М. И. Грайзер); р. Шаня: с. Бордуково — 34 экз. (Т. С.); с. Бородино — 1 экз. (Н. В. Сусальникова); р. Лужа, с. Кременское — 1 экз. (Т. С.); р. Перинка, д. Куклейха — 1 экз. (Н. В. Сусальникова); р. Песоченка — 1 экз. (Н. В. Кулясова); р. Уча — 2 экз. (М. Ш.); 171 км Курск. ж. д. — 10 экз. (А. И.); р. Сушка, д. Мошенки — 3 экз. (М. И. Грайзер);

южное крыло Подмосковского бассейна без точного указания местонахождения — 12 экз.

В других областях развития карбона в СССР *A. khimenkovi* пока не указывалась, но несомненно, что этот вид или чрезвычайно ему близкие имеются в Донбассе и на Урале.

Голотип хранится в Музее Палеонтологического кабинета Ленинградского университета.

### *Antiquatonia gracilis* (Jan.)

Табл. 32, фиг. 3—8; рис. 105—108

*Productus gracilis* Я н и ш е в с к и й 1935 б, стр. 81; табл. I, фиг. 37—38

**Д и а г н о з.** Маленькая раковина округлого очертания. Брюшная створка сильно выпуклая, спинная округленно-коленчатая, имеется умеренно развитый шлейф. Ушки треугольные, уплощенные, отчетливо отделяются бороздкой, сопровождающейся рядом игл и отражающейся на спинной створке. Радиальная скульптура характерна — на висцеральной части раковины тонкая, правильная, на 10 мм 15—20 ребер, у лобного края грубая, на 10 мм 5—6 ребер. Концентрическая скульптура отчетливая, тонкая.

**Общая форма раковины.** Раковина размером 18—22 мм округлого очертания с шириной, несколько превышающей длину. Брюшная створка сильно и равномерно выпуклая, без коленчатого перегиба и с максимальной кривизной в висцеральной части. Бока крутые, почти параллельные. У большинства экземпляров срединная часть брюшной

створки несколько уплощена, но настоящий синус отсутствует или выражен неясно, за исключением случаев, когда видно, что его появление связано с механическим повреждением створки в висцеральной области (табл. 32, фиг. 4, 8).

Спинная створка имеет округленно-коленчатую форму и в передней части раковины близко подходит к брюшной, образуя умеренно развитый шлейф. Обе створки тонкие на всем их протяжении, образования пластинчатой зоны не наблюдается (рис. 105). Висцеральная полость обширная, нерезко дифференцированная.

Смычный край имеет длину, равную наибольшей ширине раковины.

Макушка выпуклая, резко очерченная крутыми склонами, слегка выступающая за смычный край. Макушечный угол равен  $100^\circ$ . Хорошо развитые ушки уплощены или слабо выпуклы и имеют треугольную форму. Но в большинстве случаев они обломаны. Крутые склоны макушки резко отделяют ее от ушек, на границе с которыми наблюдается то более, то менее ясно выраженная бороздка. Эта бороздка отражается на спинной створке, где ей соответствует угловатый валик, ограничивающий слабо вогнутые ушки с их внутренней стороны.



Рис. 105. *A. gracilis* (Jan.). Р. Волга, с. Стешено, С<sup>1</sup><sub>st</sub>, 148/2777. (Т. С.). Продольный разрез раковины; нат. вел.

Ребристость описываемого вида является одним из наиболее существенных его признаков. Особенно характерно то, что тип ребристости на висцеральной части раковины резко отличен от ребристости на ее передней половине. Макушка покрыта тонкими, правильными слабо выпуклыми ребрышками, постепенно увеличивающими свою ширину по направлению к лобному краю. На расстоянии 5 мм от кардинального края их насчитывается в 10 мм 24—26, в 10 мм от носика 16—20. Но, начиная от переднего конца висцеральной области, приблизительно половина ребрышек выклинивается, а оставшиеся ребра приобретают значительную ширину, так что у лобного края на 10 мм только 5—7 ребер. Выклинивающиеся ребра, постепенно делаясь все уже, тянутся на некотором расстоянии между остающимися более широкими ребрами, что придает ребристости своеобразный характер. Ребра на передней половине раковины сильно выпуклые, округлые в поперечном сечении, но обычно неравной ширины. Промежутки между ними также не всегда одинаковы — они или уже ребер или равны им по ширине. Изредка встречаются раковины и с более широко расставленными ребрами.

На ушки ребристость не распространяется.

Ребристость спинной створки сходна с ребристостью брюшной, но в лобной половине ребра образуются путем слияния отдельных ребрышек, покрывающих висцеральную часть, а промежутки между ребрами значительно шире последних.

Концентрические морщины отчетливые, но нерезкие. Они пересекают всю висцеральную часть обеих створок в количестве до 10, но на ушки не переходят, затухая около их основания. Концентрическая скульптура не нарушает характера радиальной ребристости, так как в местах пересечения с морщинами ребра не вздуваются, как у многих других семиретикулятных продуктид.

Иглы сравнительно крупные и несколько увеличивающиеся в диаметре по направлению к лобному краю, рассеяны в беспорядке по всей брюшной створке. На висцеральной части от них сохраняются едва заметные следы. Начиная с места утолщения ребер иглы располагаются

на вершинах крупных ребер, перпендикулярно к их поверхности и не оказывают влияния на их направление. На выклинивающихся ребрах иглы никогда не возникают. На некоторых экземплярах видно, что ребра несколько вздуваются от основания игл по направлению к лобному краю, подобно тому, как это бывает иногда у *A. khimenkovi*.

Иглы такого же типа в количестве 8—9 образуют около бороздки у основания ушек слегка изогнутый ряд, начинающийся у основания макушки и доходящий почти до бокового края раковины. Этот ряд игл пересекает ребра створки так, что ни одна из иголок не располагается на одном ребре с предыдущей. Диаметр игл постепенно увеличивается по мере удаления от смычного края.

Другой ряд из 6—7 игл располагается вдоль смычного края. На протяжении нескольких миллиметров он тянется по самому краю раковины, затем отклоняется несколько от него и переходит на ушки. Иногда это отклонение может достигать значительной величины угла; так, на одном экземпляре оно измеряется 40° (табл. 32, фиг. 4). Диаметр игл и здесь постепенно увеличивается по мере роста раковины.

В месте отклонения кардинального ряда игл от смычного края на последнем возникает новый ряд игл более крупного размера, но проследить его до края раковины не удалось ни на одном из имеющихся экземпляров.

Внутреннее строение спинной створки приходится описывать, комбинируя наблюдения по нескольким экземплярам. По кардинальному краю тянется невысокий, но резко очерченный валик, который, подойдя к ушкам, отклоняется от края раковины и переходит в резкую складку, очерчивающую ушки. Вдоль его внутренней стороны располагается ряд отчетливых возвышений увеличивающегося по направлению к лобному краю размера, соответствующих местам расположения игл на брюшной створке (рис. 106).

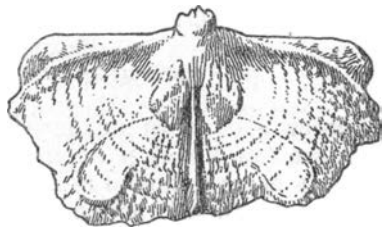


Рис. 106. *A. gracilis* (Jan.). С. Стешево, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, (Т. С.). Внутреннее строение спинной створки; × ок. 2.5. Комбинированный рисунок по нескольким раковинам.

Кардинальный валик служит основанием для небольшого, слабо выступающего кардинального отростка. С вентральной стороны он сложен двумя мозолистыми выпуклыми выростами с выемками посредине и тесно примыкающими один к другому. С дорзальной стороны хорошо виден центральный гребень, по которому соединяются описанные выросты и их свободные лопасти. На другом экземпляре эти лопасти широко разошлись, образуя типичный трехлопастный кардинальный отросток (рис. 107).

У основания отростка наблюдается утолщение, дающее начало септе. В области мускульного поля септа невысокая, но впереди от него она начинает возвышаться и скоро превращается в узкий ланцетовидный гребень высотой до 1.5 мм. В таком виде септа достигает переднего конца висцерального диска и здесь резко заканчивается вертикальным уступом. Ее общая длина превышает 8—9 мм.

По обе стороны септы на расстоянии 1.5—2 мм от кардинального края располагаются выпуклые слабо ветвистые отпечатки прикрепления мускулов — аддукторов. Они имеют очертания, приближающиеся по форме к равнобедренным треугольникам с широкими основаниями, прилегающими к септе. В каждом мускульном поле можно отчетливо различить две части: след от прикрепления переднего мускула, представляющий треугольно-округленную, резко очерченную возвышенную площадку, и след

от прикрепления заднего мускула, имеющий более правильные, несколько ветвистые очертания.

Брахиальные петли начинаются от боковых углов мускульных отпечатков, описывают дугу и у границы висцерального диска (на одном уровне с окончанием сетки) загибаются назад, но не замыкают петлю (табл. 32, фиг. 7). Внутреннюю скульптуру спинной створки вне висцерального диска наблюдать непосредственно не удалось. Но на одном из продольных разрезов (экз. 148/2777) видно, что внутренняя поверхность этой створ-

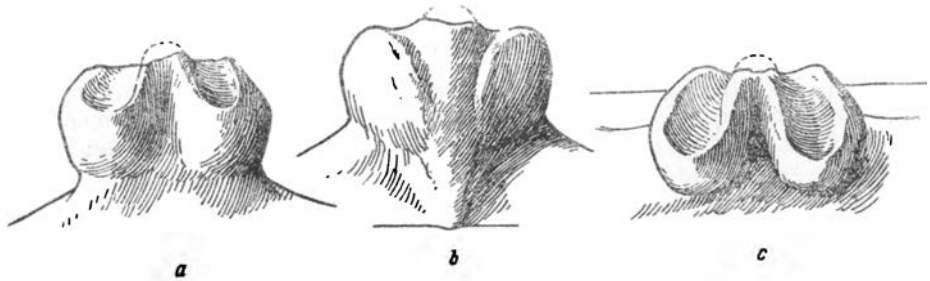


Рис. 107. *A. gracilis* (Jan.). Р. Волга, с. Стешево, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2964, (Т. С.).  
Кардинальный отросток; ×23.

а — вентральный вид; б — дорзальный вид; с — вид сбоку.

ки несет в области колеччатого перегиба и далее на шлейфе довольно длинные (до 1 мм) наклоненные вперед туберкулы с широкими основаниями и заостренными концами.

На брюшной створке в области носика видно гладкое пространство, лишенное какой-либо скульптуры (рис. 108). На расстоянии 3—4 мм от кончика макушки располагается пара выпуклых ветвистых отпечатков аддукторов. На всех (трех) рассмотренных раковинах мускульные отпечатки заметно расширяются по направлению к лобному краю, но задние узкие части имеют более выпуклый рельеф. В передней части к ветвистым отпечаткам непосредственно примыкают радиально ребристые следы прикрепления дидукторов. Они не имеют отчетливых очертаний, и их ребристость сливается с радиальной скульптурой всей поверхности створки, представляющей точное отражение наружной ребристости. В отличие от наружной, вся внутренняя поверхность брюшной створки покрыта мелкими неправильными точечными углублениями.



Рис. 108. *A. gracilis* (Jan.). Р. Волга, с. Стешево, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2790, (Т. С.). Внутреннее строение брюшной створки; ×3.

Измерения показывают следующее:

Таблица 32

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	Д/К	ДК/Ш	∠ А	Р				Примечание
								5	10	20	30	
148/2793	18	35	1.94	22	11/2	—	90°	24	17	16	6	Табл. 32, фиг. 4
148/2792	20	36	1.80	22	—	—	100°	25	16	11	5	Табл. 32, фиг. 3
148/2794	19	37	1.95	23	12/2	—	100°	26	17	11	6	
148/2757	20	37	1.85	22	—	—	100°	—	20	12	7	

Возрастные изменения и изменчивость. Обладая ограниченным вертикальным и горизонтальным распространением, *A. gracilis* отличается постоянством своих признаков. Возрастные изменения проследить не удалось. Даже некоторая разница в размерах отдельных экземпляров не может быть отнесена вполне уверенно ни к категории возрастных изменений, ни к индивидуальной изменчивости, так как выполнение внутренней полости раковины кремнистой породой не позволило наблюдать изменения толщины створок и других признаков, характерных для возрастных отличий, помимо размера и общей формы раковины. Незначительную изменчивость можно отметить только для двух признаков: 1) ширина ребер в висцеральной части и 2) появление у некоторых экземпляров зачаточного синуса. Географическая разновидность *A. gracilis*, обнаруженная в одном местонахождении в южном крыле бассейна, отличается морфологически именно в отношении указанных более изменчивых признаков.

Сравнения. Вид *A. gracilis* установлен Янишевским (1935б) на основании материала из стешевских слоев Ржевского Поволжья в области типичного их развития. Все мои образцы являются топочными и ничем не отличаются от оригиналов автора. Некоторое расхождение в описании зависит, повидимому, от того, что в моем распоряжении имелись раковины более полной сохранности. Это относится прежде всего к длине замочного края, которая совпадает с максимальной шириной на моих образцах, тогда как у Янишевского указано: «замочный край немного меньше наибольшей ширины» (стр. 82). Несомненно, по той же причине неполной сохранности ушек автором не указываются иголки на ушках, кроме косоугольного ряда у их основания.

В связи с изменением описания этого вида, изменяется отчасти и значение отдельных признаков, позволяющих отличать рассматриваемый вид от других родственных форм. В частности, Янишевский пишет: «Описанный вид очень похож на *Pr. crassicostatus* (= *khiemenkovi*, — Т. С.), но отличается меньшими размерами, полным отсутствием синуса и очертанием — ушки у него меньше и наибольшая ширина приходится не на замочный край, а на среднюю часть раковины» (стр. 82). Принимая во внимание сделанные дополнения в описании этого вида, приходится отказаться от указания очертания раковины в качестве отличительного признака. Более существенным отличием описываемого вида от *A. khiemenkovi* является его ребристость. Хотя у последнего вида также наблюдается выклинивание ребер и расширение их в лобной части, но он никогда не обладает такой правильной тонкой ребристостью висцеральной части раковины, как *A. gracilis*. Концентрические морщины у описываемого вида, также отличающиеся своей тонкостью, развиты более отчетливо, чем у *A. khiemenkovi*. Отличием *A. gracilis* является, кроме того, более плоская форма ушек с рядом игл, сильно отклоняющихся от кардинального края.

Распространение, стратиграфическая и фацальная приуроченность. Имеется 45 экземпляров описываемого вида, причем все они происходят из стешевских слоев одного обнажения — у с. Стешева на р. Волге. Раковины залегают в толще белых доломитовых мергелей, содержащих прослой, переполненные разнообразной фауной, располагающейся внутри этих прослоев без какой-либо закономерности и в различных положениях. Здесь, кроме описанного вида, встречаются массажи: *Schellwienella*, *Spirifer*, *Spiriferina*, *Athyris*, *Rhynchonella*, *Dielasma*, мшанки, обломки зубов рыб, криноидеи и пр., но иглы продуктид среди обломков отсутствуют. Вся фауна в прослоях обычно поломана, хотя встречаются некоторые раковины и с двумя



створками. Из продуктид встречается почти исключительно *A. gracilis*. Даже *A. khimenkovi*, всегда находящаяся в большом количестве почти во всех обнажениях, здесь найдена только в числе 7 экземпляров. По-видимому, описываемый вид оказался особенно приспособленным к условиям именно данного участка дна моря и вытеснил отсюда *A. khimenkovi* — вид, значительно более распространенный на всей территории Подмосквовного бассейна.

Голотип *A. gracilis* хранится в музее Палеонтологического кабинета Ленинградского университета.

*Antiquatonia gracilis* (Jan.) var. *bordukovenssis*<sup>1</sup> var. nov.

Табл. 32, фиг. 9—13; табл. 33, фиг. 1—5; рис. 109—112

**Д и а г н о з.** Небольшая раковинка округлого очертания с шириной, несколько превышающей длину. Брюшная створка сильно выпуклая, с отчетливым синусом. Имеется умеренно развитый шлейф. Ушки треугольные, отчетливо очерченные бороздкой с рядом игл около нее. Радиальная ребристость характерная, грубая, на висцеральной части в 10 мм насчитывается 12—15 ребер, у лобного края 5—8. Концентрические морщины резкие.

**Общая форма раковины** отличается от очертания типичных *A. gracilis* присутствием отчетливого, резко очерченного синуса. Однако у некоторых экземпляров он имеет более расплывчатую форму, а изредка даже замещается уплощенностью средней части брюшной створки. По направлению к лобному краю синус обычно выражен более отчетливо (рис. 109).



Рис. 109. *A. gracilis* (Jan.) var. *bordukovenssis* var. n. П. Шаня, с. Бордуково, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1341, (Т. С.). Продольный разрез раковины; нат. вел.

**Смычный край и макушка** соответствуют таковым у типичных форм этого вида.

**Ребристость**, сходная по общему характеру с типичными формами, отличается большей грубостью в области макушки. У описываемой разновидности в 5 мм от носика на 10 мм располагается 18—22 ребра, тогда как у типичных форм их количество доходит здесь до 24—26. Кроме того, у бордуковских раковин, в отличие от типичных, ребра при пересечении с концентрическими морщинами несколько вздуваются.

**Концентрические морщины** также отличаются своей большей грубостью.

**Иглы** по своему характеру и расположению неотличимы от типичных форм.

**Внутреннее строение.** На спинной створке мускульные отпечатки, имеющие очертания равнобедренных треугольников с широким основанием, обращенным к септе, всегда сложены из следов прикрепления двух пар мускулов. Отпечатки передней пары мускулов имеют более простое строение, представляя собой гладкую, сильно выпуклую площадку более или менее округло-треугольной формы с неясными углублениями.

Вся внутренняя поверхность спинной створки несет отчетливые следы наружной скульптуры — сетчатой на висцеральном диске и радиальной в передней половине раковины. Часть створки в области «полукольца», по терминологии Лихарева (1936), несет большое количество удлиненных туберкул, наклоненных своими заостренными концами в сторону лоб-

<sup>1</sup> Название по с. Бордуково на р. Шане

ного края. Кроме туберкул, сидящих, как и у других *Antiquatonia*, на вершинах ребер, здесь наблюдаются туберкулы на боковых поверхностях ребер и даже в промежутках между ними (табл. 33, фиг. 5). Брахиальные отпечатки видны очень неясно, повидимому из-за того, что здесь слишком резко отражается внешняя скульптура.

В отношении внутреннего строения брюшной створки можно добавить только, что три наиболее крупные иглы из ряда, расположенного у основания ушек, а также иглы близ лобного края раковины имеют широкие отверстия в полость раковины. У игл около ушек эти отверстия окружены выпуклыми валиками.

Измерения показывают следующее.

Таблица 33

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	Д/К	ДК/Ш	∠ А	Р					Примечание
								5	10	20	30	40	
148/2799	20.4	39	1.91	24	—	—	90°	22	12	10	6	—	Табл. 33, фиг. 1
198/1295		33	1.94	10/2	10/2	—	90°	18	14	8	5	—	Табл. 32, фиг. 11
198/1311	17.4	33	1.95	21	21	1	90°	20	14	10	8	—	Табл. 32, фиг. 12
198/1262		36	2.0	21	—	—	90°	20	15	12	8	—	Табл. 32, фиг. 13
198/1356	15	29	1.93	12/2	21/2	—	85°	22	16	10	—	—	Табл. 33, фиг. 2
198/1210	17	32	1.88	23	—	—	100°	18	14	10	5	—	Голотип, табл. 32, фиг. 9

Возрастные изменения и изменчивость. Наиболее изменчивыми признаками у описываемой разновидности являются: 1) интенсивность развития синуса, 2) ширина ребер и резкость перехода от тонкой ребристости висцеральной части к грубым ребрам в лобной половине раковины путем выклинивания большого количества ребер и расширения за их счет оставшихся. Здесь рядом с раковинами, обладающими в лобной части очень грубыми, часто даже угловатыми ребрами и с характерной промежуточной зоной, где происходит выклинивание ребер, имеется значительное количество особей, у которых ребристость довольно ровная и утолщение ребер происходит очень постепенно, без большого количества выклинивающихся ребер. Хотя крайние члены ряда очень различны, но их соединяет большое количество промежуточных форм. Сказанное хорошо иллюстрируется графически (рис. 110). На 28 брюшных створках был произведен подсчет количества выклинивающихся или резко суживающихся ребер на пространстве 20 мм. Чтобы по возможности устранить влияние возрастных изменений, все подсчеты производились на расстоянии 20 мм от смычного края. Составленная по полученным цифрам кривая показывает, что средние формы резко преобладают над уклоняющимися и кривая имеет нормальную одновершинную форму. Фиг. 2 на табл. 32 изображает крайний равноребристый вариант, а фиг. 1 на той же таблице — одну из раковин с наиболее резко выраженными грубыми ребрами, подчеркнутыми тем, что между ними располагаются более тонкие, выклинивающиеся ребрышки.

Возрастные изменения проследить не удалось, кроме обычного некоторого увеличения размера раковины и ее относительной длины.

Сравнения, распространение, стратиграфическая и фациальная приуроченность. *A. gracilis* var. *bordukovenstis*, так же, как и типичный вид, обладает крайне ограниченным горизонтальным и вертикальным распространением. Она найдена

в стешевских слоях, в мергелистых прослоях среди сплошной толщи серых сланцеватых глин, только в одном пункте южного крыла Подмосковского бассейна — в овраге, впадающем в р. Шаню около с. Бордукова. Здесь ее раковинки переполняют породу, располагаясь в ней неправильными прослоями в самых разнообразных положениях вместе с другой богатой фауной преимущественно брахиопод и мшанок. Все раковины носят следы переноса на недалекое расстояние — иглы продуктид обычно обломаны, но створки часто не разделены, окатанности обломков также не наблюдается, сетки мшанок обычно разорваны, так же как и ветвистые их колонии. Бросается в глаза, что в породе, вмещающей раковины, почти отсутствуют иглы продуктид, несмотря на то, что сильно иглистые раковины описываемого вида составляют основную массу залегающей здесь фауны. Эти условия залегания особенно интересны, если вспомнить, что и в доломитовых мергелях с. Стешева на р. Волге, где найдена *A. gracilis*, среди органогенного детрита, слагающего породу, иглы продуктид также отсутствуют.

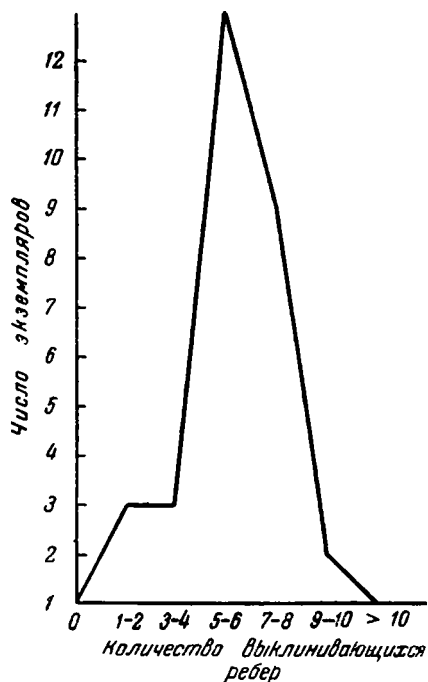


Рис. 110. *A. gracilis* (Jan.) var. *bordukovensis* var. n. Кривая изменчивости количества выклинивающихся ребер на брюшной створке.

С. Стешево, где залегают типичные *A. gracilis*, находится от с. Бордукова приблизительно в 200 км по прямой линии. Чем можно объяснить такое спорадическое распространение раковин, ничем существенно не отличающихся от других, имеющих повсеместное распространение, — для меня не ясно.

Сходство описываемых форм с *A. gracilis* велико, но наблюдающиеся постоянные отличия, так же как совершенно изолированные области распространения тех и других, заставляют считать их за самостоятельную систематическую единицу, более всего отвечающую понятию географического варианта.

Основные отличия бордуковских форм от стешевских это: 1) более грубая ребристость и складчатость в висцеральной части, 2) изменчивость в ребристости лобной половины раковины, 3) присутствие синуса.

Когда я попыталась изобразить графически изменчивость ребристости висцеральной части раковины, измерив по 10 экземпляров раковин из каждого местонахождения (с. Стешево и с. Бордуково), то получила двухвершинную кривую, которая легко разделилась на две самостоятельные одновершинные кривые, если их вычертить отдельно для каждого из этих местонахождений (рис. 111). То же самое получилось при вычерчивании в виде кривой данных по присутствию и степени выраженности синуса

обломаны, но створки часто не разделены, окатанности обломков также не наблюдается, сетки мшанок обычно разорваны, так же как и ветвистые их колонии. Бросается в глаза, что в породе, вмещающей раковины, почти отсутствуют иглы продуктид, несмотря на то, что сильно иглистые раковины описываемого вида составляют основную массу залегающей здесь фауны. Эти условия залегания особенно интересны, если вспомнить, что и в доломитовых мергелях с. Стешева на р. Волге, где найдена *A. gracilis*, среди органогенного детрита, слагающего породу, иглы продуктид также отсутствуют. Повидимому, эти далеко территориально разделенные формы обитали в одинаковых условиях среды и испытали одинаковые условия захоронения, но какие именно, пока сказать не удастся. Несомненно одно, что место их захоронения не совпадает с их местом обитания, но они находятся где-то недалеко одно от другого.

С. Стешево, где залегают типичные *A. gracilis*, находится от с. Борду-

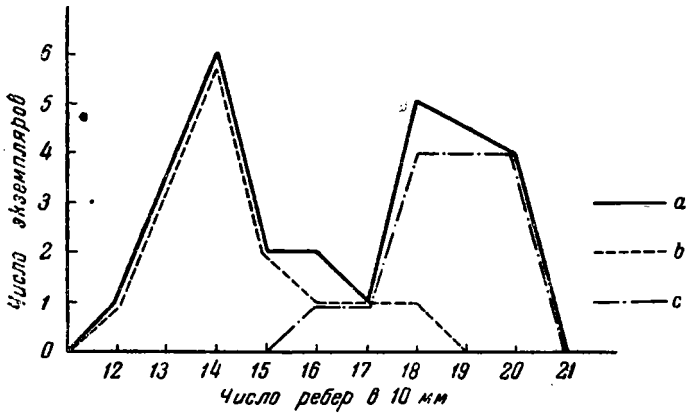


Рис. 111. *A. gracilis* (Jan.) и *A. gracilis* (Jan.) var. *bordukovensis* var. n. Кривые изменчивости количества ребер. а — общая кривая; б — кривая для раковин из Бордуковского местонахождения (var. *bordukovensis*); с — то же, из Стешевского (*A. gracilis*).

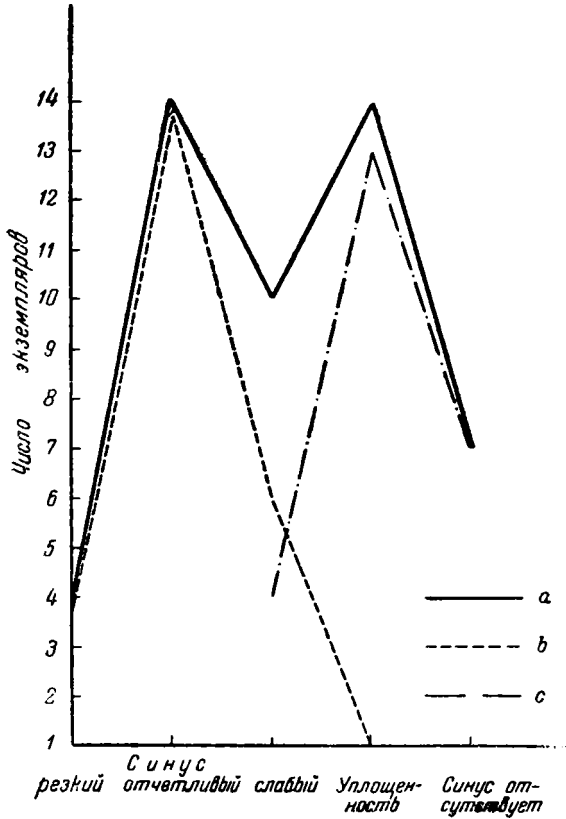


Рис. 112. Кривые изменчивости развития синуса. а — *A. gracilis* (Jan.) и *A. gracilis* (Jan.) var. *bordukovensis* var. n. — вместе; б — var. *bordukovensis*; с — *A. gracilis* (Jan.).

(рис. 112). Такой результат анализа признаков подтверждает обоснованность выделения описываемого варианта, несмотря на то, что среди морфологических отличий находится такой несущественный для многих видов продуктид признак, как присутствие синуса. По грубой ребристости висцеральной части раковины описываемая разновидность стоит ближе к *A. khimenkovi*, чем типичные формы *A. gracilis*, являясь до некоторой степени переходной между этими видами. *A. khimenkovi* найдена в большом количестве в том же обнажении, где и описываемая разновидность, но в более низком слое, отделенном от мергеля, содержащего *A. gracilis*, серой глиной около 1 м мощностью.

Имеется свыше 75 экземпляров из стешевской глинисто-мергелистой толщи с. Бордукова на р. Шане.

Голотип N 198/1210 (табл. 32, фиг. 9).

### *Antiquatonia tadenkensis*<sup>1</sup> sp. nov.

Табл. 33, фиг. 6; рис. 113

**Д и а г н о з.** Небольшая раковина округлой формы, с максимальной шириной близ смычного края. Брюшная створка сильно выпуклая с едва заметным синусом, спинная—коленчатая. Бороздка, отделяющая ушки, и сопровождающий ее ряд игл развиты слабо. Ребра слабо выпуклые, расширяющиеся к лобному краю, числом 11—12 на 10 мм в 20 мм от носика. Концентрические морщины неясные, в количестве 10—12. Иглы редкие, мелкие.



Рис. 113. *A. tadenkensis* sp. n.  
Р. Таденка, С<sub>1</sub><sup>рг</sup>,  
148/2747, (А. И.).  
Продольный разрез раковины; пат. вел.

**О б щ а я ф о р м а.** Раковина размером 24—25 мм с шириной, почти равной длине или немного превышающей ее. Общие очертания раковины округлые, максимальная ширина приурочена к смычному краю. Брюшная створка сильно выпуклая с наибольшим изгибом в передней части висцеральной области. Имеется небольшой шлейф. Бока крутые, почти параллельные. Средняя часть створки на всем ее протяжении несколько уплощена и образует слабо выраженный синус.

Спинная створка коленчатая, с плоским висцеральным диском. Висцеральная полость обширная, дифференцированная. Обе створки тонкие, без каких-либо пластинчатых образований у лобного края (рис. 113).

**С м ы ч н ы й к р а й** ни на одном из имеющихся экземпляров полностью не сохранился, но несомненно, что длина его является максимальной шириной раковины. Ареи наблюдать не удалось.

**М а к у ш к а** сильно выпуклая, несколько выступающая за смычный край. Макушечный угол 100—110°. Кардинальные склоны крутые и отчетливо отделяют висцеральную часть створки от небольших, слегка цилиндрически свернутых ушек, едва выступающих за округлые очертания раковины. У основания ушек располагается не всегда одинаково отчетливо развитая бороздка.

**Р а д и а л ь н а я с к у л ь п т у р а** в виде слабо выпуклых ребер, постепенно увеличивающих свою ширину к лобному краю. Так, на расстоянии 10 мм от носика на 10 мм располагается 14—15 ребер, на 30 мм их только 7—9. Ширина отдельных ребер может быть различна. Бороздки, разделяющие ребра, имеют по сравнению с ними меньшую ширину. Ко-

<sup>1</sup> Название по р. Таденке (приток р. Оки в Серпуховском районе).

личество ребер увеличивается путем раздваивания их, но это происходит редко и приурочено к области максимального изгиба брюшной створки. Наряду с этим в передней половине створки наблюдается выклинивание или попарное слияние ребер. Описанные особенности вызывают неправильность ребристости, хотя прямолинейное направление ребер сохраняется на всем их протяжении.

Ребристость спинной створки отличается еще меньшей выпуклостью.

Концентрическая скульптура выражена неясными расплывающимися морщинами, которые в количестве 12—15 пересекают висцеральную часть обеих створок и затухают совершенно, подходя к кардинальному краю. В местах пересечения морщинами ребер последние слегка вздуваются. На спинной створке концентрическая скульптура выражена несколько отчетливее.

Иглы относительно мелкие; сохранились только слабо заметные следы их прикрепления, рассеянные на всей поверхности брюшной створки. Судя по одной наиболее полно сохранившейся части брюшной створки голотипа, тонкие иглы присутствовали в значительном количестве. Но их не удается наблюдать на всей створке вследствие залегания этих раковин в сильно перекристаллизованном, плотном, сахаровидном известняке и потому, что иглы, обладая диаметром менее ширины ребер, на вершинах которых располагаются, не оказывают влияния на характер ребристости.

Неясные следы 6—7 некрупных игл в виде изогнутого ряда, опоясывающего основание ушек, наблюдаются вдоль бороздки, ограничивающей ушки. Из-за неполной сохранности кардинального края нельзя сказать, имеется ли ряд игл вдоль смычной линии. На спинной створке на границе ушек можно видеть ряд мелких углублений, которые соответствуют местам расположения ряда игл на противоположной створке.

Внутреннее строение. На спинной створке от основания небольшого, выступающего за смычный край кардинального отростка отходят кардинальные валики, которые, дойдя по смычному краю до границы ушек, отклоняются внутрь створки и опоясывают в виде складки основание ушек на всем их протяжении. Внутренняя поверхность створки на висцеральном диске усеяна мелкими точечными углублениями, сменяющимися в области шлейфа мелкими, тонкими, удлиненными туберкулами.

Измерения показывают следующее.

Таблица 34

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠ А	Р				Примечание
								10	20	30	40	
148/2751	24	43	1.79	25	—	—	100°	15	11	9	7	Голотип, табл. 33, фиг. 6
148/2750	21	38	1.81	23	—	—	110°	14	12	9	—	
148/2748	25	48	1.92	24	—	—	110°	14	11	7	8	

Изменчивость не изучалась из-за недостатка материала.

Сравнения. *A. tadenkensis* по своей общей округлой форме ближе всего напоминает крупную форму *Eomarginifera derbiensis* M.-W., (Muir-Wood 1928, табл. XI, фиг. 9а—с). Непосредственное сравнение наших раковин с экземпляром *Eom. derbiensis* № 64/3549, хранящимся в Центр. геол. музее им. Чернышева в Ленинграде и происходящим из Дербишира, показало также, что подмосковные формы

очень близки этому английскому виду. Кроме общей формы, сходными являются: слабо выраженная концентрическая скульптура и присутствие характерного изогнутого ряда игл у основания ушек. В диагнозе *Eom. derbiensis* Мюр-Вуд отмечает присутствие 6 крупных игл, имеющих характерное для *Eomarginifera* расположение. Однако на фотографиях эти главные иглы незаметны, также отсутствуют они и на экземпляре этого вида, хранящемся в Ленинграде. Несмотря на такое большое сходство *A. tadenkensis* с *Eom. derbiensis*, подмосковная форма отличается от британского вида более грубой и неправильной ребристостью и слабым синусом, полностью отсутствующим у вида Мюр-Вуд. Кроме того, указание в диагнозе на иное, чем у нашего вида, расположение игл не позволяет отождествлять его с *Eom. derbiensis* М.-В., несмотря на отмеченное выше сходство с экземпляром из Дербишира. Повидимому, последний довольно сильно отличается от голотипа, тем более, что и по размеру он стоит ближе к уклоняющейся форме, изображенной Мюр-Вуд (l. с., табл. XI, фиг. 19 а—с). Возможно, что такие нетипичные формы следовало бы выделить не только из вида *derbiensis*, но и из рода *Eomarginifera*, отнеся их к *Antiquatonia*. Тогда их можно бы было отождествить с описываемым видом.

Присутствие характерного изогнутого ряда игл на границе ушек, общая форма и тонкость створок, лишенных пластинчатых образований, не оставляют сомнений в принадлежности описываемого вида к роду *Antiquatonia*.

Среди подмосковных продуктид *A. tadenkensis* не является изолированным видом. Ее следует рассматривать как одно из конечных звеньев непрерывной цепи родственных форм, начинающихся в турнейских слоях *A. znamenskiensis*. Непосредственным предком *A. tadenkensis* была *A. khimenkovi*, некоторые уклоняющиеся экземпляры которой, обладающие более тонкой, чем у типичных форм, ребристостью, связываются с описываемым видом целым рядом переходных форм. Основные отличия этих видов сводятся к более тонкой и слабо выпуклой ребристости *A. tadenkensis*, более слабому развитию у нее игл, более округлой форме раковины, лишенной отчетливого синуса, отсутствию резко выраженной бороздки у основания более слабо развитых ушек.

Но как раз именно эти признаки сильно сближают описываемый вид с *A. znamenskiensis*, отделенной от него значительным промежутком времени. Отличьями от *A. znamenskiensis* являются коленчатость спинной створки и связанное с этим присутствие шлейфа и обширной дифференцированной висцеральной полости. Кроме того, ребристость *A. tadenkensis* отличается от таковой у турнейского вида своей большей отчетливостью.

Следовательно, *A. tadenkensis* уклонилась от своего родоначального вида — *A. khimenkovi* в сторону упрощения своего строения: она потеряла грубую выпуклую ребристость, крупные и многочисленные иглы, укрепленные в боковом ряду резкой складкой, т. е. все те признаки, которые были приобретены ее предками в течение эволюции в визейское время. Единственным признаком, характерным для верхневизейских и намюрских форм этой группы, который сохранился у описываемого вида и который свидетельствует о его высоком эволюционном уровне, является коленчатость спинной створки и связанная с ней дифференцированность висцерального пространства.

Несомненно, что описываемый вид пошел в своем развитии по пути биологического регресса. Это хорошо видно не только на основании анализа его морфологических особенностей, но и по его крайне ограниченному распространению. Никаких потомков *A. tadenkensis* неизвестно.

Распространение, стратиграфическая и фацальная приуроченность *A. tadenkensis* относится к числу

редких, мало распространенных видов. Все экземпляры этого вида происходят из белых плотных перекристаллизованных известняков протвинского возраста из разных мест южного крыла Подмосковского бассейна. В большинстве местонахождений он встречается единичными экземплярами, обычно с разрозненными створками, вместе с другими брахиоподами, залегающими здесь гнездами, носящими характер танатоценозов.

Имеется 8 экземпляров из следующих мест:

C<sub>1</sub><sup>pr</sup> — р. Таденка — 3 экз. (А. И.); р. Протва, с. Пирогово — 1 экз. (М. Ш.) и с. Потресово — 2 экз. (М. Ш.); р. Беспута, с. Жежельня — 1 экз. (Т. С.); р. Лужа, с. Кременское — 1 экз. (Т. С.).

Голотип № 148/2751, C<sub>1</sub><sup>pr</sup> — р. Таденка (табл. 33, фиг. 6).

### *Antiquatonia kremenskensis*<sup>1</sup> Sar.

Табл. 34, фиг. 1—8

*Dictyoclostus kremenskensis* Сарычева 1940, табл. IV, фиг. 3 а, б, с.

**Д и а г н о з.** Маленькая раковинка округленно-квадратного очертания. Брюшная створка сильно выпуклая с крутыми боковыми и макушечными склонами и отчетливым синусом. Ушки резко очерченные, треугольные, несколько цилиндрически скрученные, ограничены бороздкой с рядом игл вдоль нее. Радиальная ребристость очень правильная, ровная, в среднем на 10 мм 8—10 ребер. Наблюдается выклинивание ребер в синусе. Концентрическая скульптура развита слабо.

Спинальная створка резко коленчатая, с плоским висцеральным диском и умеренно развитым шлейфом.

**Общая форма.** Маленькая раковина, у которой лишь самые крупные экземпляры достигают в длину 20 мм, обычно же длина бывает 17—19 мм. Максимальная ширина, приуроченная к смычному краю, несколько превышает ее длину и у крупных экземпляров доходит до 25 мм. Брюшная створка сильно выпуклая, максимально в висцеральной области. Боковые склоны крутые и параллельные на всем их протяжении. Имеется отчетливый синус, протягивающийся от макушки до лобного края и ограниченный параллельными склонами. На некоторых уклоняющихся от типа раковинах синус выражен слабо и имеет расплывчатые очертания.

Спинальная створка коленчатая, с плоским висцеральным диском и шлейфом умеренной длины.

Висцеральная полость обширная, дифференцированная. Обе створки тонкие, никаких пластинчатых образований не наблюдается.

**Смычный край** является местом наибольшей ширины раковины. Ареи не обнаружено.

**Макушка** сильно выпуклая, несколько выступающая за кардинальный край. Ее крутые склоны резко отделяются от хорошо выраженных треугольных, слегка цилиндрически свернутых ушек. Граница их подчеркивается то более, то менее глубокой бороздкой. Иногда эта бороздка имеет вид крутого уступа, по верхнему гребню которого располагается ряд игл. Макушечный угол 90°, но изредка встречаются раковины с углом в 85°.

**Радиальная ребристость** является одним из наиболее характерных признаков описываемого вида. Ребрышки тонкие на первых 10 мм раковины, в области максимальной выпуклости створки на макушке приобретают ширину около 1 мм и сохраняют ее почти без изменения до лобного края. Все ребрышки обычно имеют одинаковую ширину, что вме-

<sup>1</sup> Название по с. Кременскому на р. Луже.



сте с их правильным прямолинейным направлением придает ребристости очень ровный, однородный вид. В поперечном разрезе ребра округлые, умеренно выпуклые. Они разделяются глубокими бороздками, которые имеют по сравнению с ними значительно меньшую ширину.

Наряду с типичными экземплярами встречаются формы, обладающие более грубой ребристостью, у которых в 20 мм от кардинального края вместо обычных 9—10 ребер на 10 мм только 8 ребер, или более тонкоробристые, имеющие на этом пространстве 11 ребер. Но и у этих уклоняющихся особой величина отклонения незначительна, а характер ребристости такой же правильный, как и у остальных представителей описываемого вида (табл. 34, фиг. 5, 7), так что они не выделяются резко среди других. Вклинивание новых ребер происходит исключительно в области максимальной выпуклости раковины. Наряду с этим наблюдается выклинивание 1—2 ребер, приуроченное всегда к области синуса и не нарушающее общей правильности скульптуры.

Ушки не несут ребер, так же как и концентрических морщин. Ребристость спинной створки отличается своей тонкостью на висцеральном диске. В области шлейфа она неотличима от ребристости брюшной створки.

К о н ц е н т р и ч е с к а я с к у л ь п т у р а развита очень слабо—морщинки в количестве 10—12 наблюдаются отчетливо только на макушечных склонах. Висцеральную часть пересекают только более резкие складочки, остальные видны слабо.

На висцеральном диске спинной створки концентрическая скульптура развита более интенсивно.

И г л ы присутствуют у описываемого вида в значительном количестве, но твердость породы, в которой обычно залегают раковинки, не позволяет их хорошо отпрепаровать. Наблюдаются: 1) ряд игл увеличивающегося с возрастом раковины размера, вдоль смычного края; в области ушек этот ряд несколько отступает от края раковины, а на некоторых экземплярах он сопровождается еще дополнительным коротким рядом игл, расположенным под несколько большим углом к кардинальному краю, чем первый; 2) изогнутый ряд игл также увеличивающегося диаметра, вдоль бороздки, ограничивающей ушки, и 3) мелкие иглы, рассеянные в довольно значительном количестве по всей брюшной створке. Они располагаются примерно в шахматном порядке на вершинах ребер и, имея диаметр значительно меньший, чем ширина несущего их ребра, не отражаются на правильности ребристости.

В н у т р е н н е е с т р о е н и е не наблюдалось.

И з м е р е н и я показывают следующее (табл. 35, стр. 253).

И з м е н ч и в о с т ь и в о з р а с т н ы е и з м е н е н и я. Изменчивость описываемого вида проявляется главным образом в трех направлениях:

1) Варьирует в небольших пределах ширина ребер — целый ряд экземпляров обладает более тонкой или более грубой ребристостью, чем у типичных форм. Изредка встречаются формы, у которых отдельные ребра более грубые, чем остальные (табл. 34, фиг. 3), так что их ребристость напоминает несколько таковую у *A. khimenkovi*.

2) Форма раковины изменяется в зависимости от интенсивности развития синуса — имеются уклоняющиеся экземпляры со слабо развитым синусом (табл. 34, фиг. 7), которые приближаются по своим очертаниям к *A. abrami* sp. n. В небольших пределах варьирует размер раковины.

3) Несколько изменчиво, повидимому, число игл в ряду, ограничивающем ушки, однако изучить изменчивость этого признака точно не удалось из-за трудности препаровки раковин с цельными иглами.

№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠ А	Р			Примечание
								10	20	30	
198/2745	17	33	1.94	17	10/2	—	90°	13	9	8	Табл. 34, фиг. 6
198/2924	17	31	1.82	11/2	—	—	90°	10	8	6	
198/2737	17	30	1.76	12/2	—	—	—	11	10	9	Табл. 34, фиг. 2
148/2736	18	36	2.0	18	—	—	90°	13	10	9	Голотип, табл. 34, фиг. 1
198/1242	19	35	1.84	20	—	—	90°	12	9	8	Табл. 34, фиг. 4
198/1362	19	38	2.0	12/2	10/2	—	90°	11	8	8	Табл. 34, фиг. 7

Из возрастных изменений хорошо прослежены только увеличение выпуклости брюшной створки (табл. 34, фиг. 4, 5) и значительное удлинение ее по мере роста.

С р а в н е н и я. *A. kremenskensis* произошла несомненно от *A. khimenkovi* — от тех ее отклонений, которые отличаются более ровной ребристостью. Кроме правильности радиальной скульптуры, описываемый вид отличается от своего предка очень слабо развитыми концентрическими морщинами и меньшим размером раковины. Формы *A. kremenskensis*, подобные изображенной на табл. 34, фиг. 3 и отличающиеся менее однородными ребрами, можно считать за переходные звенья между этими видами.

От другого близкого вида — *A. abrami* — описываемый вид отличается более крупным размером раковины, вытянутой в ширину и обладающей отчетливым синусом, а также более тонкой ребристостью. Однако эти виды также связываются переходными формами, обладающими слабо выраженным синусом и более грубыми, чем у типа, ребрами (табл. 34, фиг. 7).

Из ранее описанных в литературе видов *A. kremenskensis* близко напоминает *Pr. graciosus* Waag. общей формой раковины, характерным для *Antiquatonia* расположением игл, а также типом правильной ребристости. Однако вид Ваагена отличается значительно большей угловатостью ребер и очень глубокими узкими бороздками между ними. Непосредственное сравнение образцов индийского вида из Middle Prod. Limestone, Vurcha и из пермокарбона Chitichum, хранящихся в Центр. геол. музее им. Чернышева в Ленинграде, подтверждает сказанное. Возможно, что наш вид был одним из предков вида Ваагена, который, несомненно, следует относить к роду *Antiquatonia*.

Р а с п р о с т р а н е н и е, с т р а т и г р а ф и ч е с к а я и ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь. *A. kremenskensis* имеет в пределах южного крыла Подмосковного бассейна широкое горизонтальное и очень ограниченное вертикальное распространение. Она встречается почти повсюду, где выходят на поверхность слои, залегающие в основании протвинской толщи. В большинстве случаев это тонкослоистый делитоморфный известняк, пронизанный в разных направлениях ходами ро-

ющих организмов, описанный мною подробно ранее (Сарычева 1940). Реже это сильно перекристаллизованный мелко детритовый светлосерый известняк. Повсюду *A. kremenskensis* встречается скоплениями раковин без определенной ориентировки, вместе с *A. abrami*, *Avonia youngiana* (Dav.), *Athyris*, *Martinia* и другими мелкими брахиоподами, явно составляющими танатоценоз в мелководных областях моря.

В северо-западном крыле бассейна описываемый вид был встречен только в одном пункте на р. Волге, также в протвинских слоях.

Имеется 73 экземпляра из следующих мест:

$C_1^{pr}$  — р. Лужа, с. Кременское — 28 экз. (Т. С.); с. Пирогово — 3 экз. (Т. С.); 1 экз. (М. Ш.); р. Беспуга, с. Борисовка — 2 экз. (Т. С.); с. Башино — 8 экз. (Т. С.); с. Ботня — 15 экз. (Т. С.); с. Вишняково — 1 экз. (М. Ш.); с. Дворяниново — 3 экз. (Т. С.); р. Таруса, с. Залужье — 3 экз. (Т. С.); р. Полея, д. Болтаногово — 1 экз. (Т. С.); с. Пущино — 3 экз. (А. И.); р. Волга, с. Тетюево — 3 экз. (А. И.).

Два экземпляра из южного крыла бассейна не имеют точного указания местонахождения.

Голотип № 148/2736,  $C_1^{pr}$ , с. Кременское (табл. 34, фиг. 1).

### *Antiquatonia abrami*<sup>1</sup> sp. nov.

Табл. 35, фиг. 1—7, рис. 114

**Д и а г н о з.** Раковинка 17—18 мм длиной и 16—18 мм шириной. Брюшная створка сильно выпуклая с крутыми параллельными боковыми склонами. Синус отсутствует. Спинная створка коленчатая. Имеется умеренно развитый шлейф. Отчетливые треугольные ушки отделены бороздкой с рядом игл вдоль нее и заканчиваются резким прямоугольным изгибом створки. Ребристость относительно грубая, правильная. Ребра в среднем 8—10 на 100 мм, выпуклые, очень постепенно расширяющиеся к лобному краю, где их количество на 10 мм 6—7. Концентрическая скульптура развита слабо.



Рис. 114. *A. abrami* sp. n.  
Р. Лужа, с. Пирогово,  $C_1^{pr}$ ,  
148/2476, (М. Ш.).

*a* — продольный разрез раковины, нат. вел.; *b* — поперечный разрез брюшной створки.

Общая форма. Маленькая раковинка с длиной, приблизительно равной ширине или несколько превышающей ее. Максимальная ширина приурочена к средней части раковины и почти равна длине смычного края, если можно наблюдать полно сохранившиеся ушки, что бывает очень редко.

О б щ а я ф о р м а. Маленькая раковинка с длиной, приблизительно равной ширине или несколько превышающей ее. Максимальная ширина приурочена к средней части раковины и почти равна длине смычного края, если можно наблюдать полно сохранившиеся ушки, что бывает очень редко. Брюшная створка сильно выпуклая, с максимальной выпуклостью в висцеральной части раковины. Бока брюшной створки очень крутые, образующие с вентральной частью створки почти прямой угол (рис. 114) на всем протяжении раковины. Исключением являются экземпляры в старческой стадии, у которых лобный край делается ненормально широким, сглаживающим крутизну боковых склонов.

Синус, как правило, отсутствует, иногда наблюдается только некоторая уплощенность брюшной створки. Однако слабый синус имеется у некоторых уклоняющихся экземпляров (табл. 35, фиг. 3). Спинная створка резко коленчатая, с плоским висцеральным диском и умеренно развитым шлейфом (табл. 35, фиг. 6, рис. 114). Висцеральная полость обширная, дифференцированная. Обе створки очень тонкие, без каких-либо следов пластинчатых образований.

<sup>1</sup> Название в честь Абрама Прохоровича Ротая.

Смычный край на взрослых раковинах имеет длину немного (на 1—2 мм) менее наибольшей ширины раковины, у особей молодых — равную ей. Ареол не замечено.

Макушка, сильно выпуклая даже на молодых раковинах, несколько выступает за смычный край. Макушечный угол 85—90°, но иногда уменьшается до 80°. Крутые боковые макушечные склоны резко отделяют висцеральную часть брюшной створки от небольших, но отчетливо очерченных ушек. Эта граница еще более подчеркивается присутствием узкой и довольно глубокой бороздки у основания ушек. Склон бороздки, обращенный к макушке, всегда более крутой, чем примыкающий к ушкам, и несет на своей вершине ряд игл.

Ушки выпуклые, слегка скрученные вдоль смычной линии, имеют треугольные очертания и на боковых краях заканчиваются резким, идущим под прямым углом к их плоскости, изгибом створки. Это придает ушкам законченную форму, а поперечный разрез (параллельно смычному краю) через висцеральную область брюшной створки приобретает характерные очертания (рис. 114, b). Очень часто ушки бывают обломаны, и тогда раковина имеет форму, сильно вытянутую в длину.

Радиальная ребристость правильная и, несмотря на небольшие размеры раковины, довольно грубая. Ребрышки, вначале тонкие, быстро расширяются и уже на расстоянии 10 мм от кардинального края на 10 мм 10—12 ребер. В дальнейшем их расширение продолжается, но более медленно, и близ лобного края на 10 мм — только 6—7 ребер. Ребра правильные, прямолинейные, в поперечном разрезе округлые, умеренно выпуклые. Они все имеют приблизительно одинаковую ширину и разделены узкими, прямолинейными бороздками. Раковинки *A. abrami* обычно залегают в очень плотном, перекристаллизованном известняке, поэтому их тоненькие створки при препаровке часто скалываются вместе с породой. На этих облупленных экземплярах ребристость выступает особенно резко, а бороздки, разделяющие ребра, имеют несколько большую ширину, чем на раковинах с неповрежденной наружной поверхностью (табл. 35, фиг. 2).

Редкие иглы, рассеянные на брюшной створке, не влияют на правильность радиальной ребристости — в местах их прикрепления ребра не отклоняются от своего прямолинейного направления, не раздваиваются и не вздуваются.

Новые ребра появляются, главным образом, путем интеркаляции, которая приурочена почти исключительно к области максимальной выпуклости брюшной створки. Здесь же наблюдается и выклинивание ребер. На некоторых раковинах выклинивающиеся ребра тянутся, постепенно суживаясь, на протяжении 10 мм и более, что близко напоминает характер ребристости *A. khimenkovi*. На область ушек радиальная ребристость не распространяется.

Ребристость спинной створки отличается от таковой на брюшной более резкой сменой ширины ребер при переходе от висцерального диска с относительно тонкими ребрышками к области шлейфа, обладающей грубой ребристостью, полностью соответствующей ребристости противоположной створки.

Концентрическая скульптура выражена слабо. Морщины, пересекающие висцеральную область, видны отчетливо далеко не на всех раковинах, что может быть отчасти объясняется плохой сохранностью большинства брюшных створок в висцеральной области. Максимальное наблюдавшееся количество морщинок 10—12; они несколько отчетливее видны на макушечных склонах и почти совсем стираются на самой макушке. Ребра в местах пересечения с морщинами почти совсем

не вздуваются, поэтому характерная сетчатая скульптура не образуется. На ушках морщины отсутствуют.

На висцеральном диске спинной створки концентрические морщины проявляются более отчетливо, занимая всю его поверхность вплоть до коленчатого перегиба. Однако и здесь морщины на область ушек не переходят.

На раковинах с хорошо сохранившимся поверхностным слоем видны отчетливые струйки нарастания в количестве 4—6 на 1 мм. Они образуют характерные волнистые линии, образующие выпуклости вперед в промежутках между ребрами.

И г л ы ввиду неполной сохранности поверхности раковины наблюдаются более или менее полно лишь в исключительных случаях. Так же как и у других *Antiquatonia*, иглы образуют: 1) ряд вдоль смычного края, 2) изогнутый ряд вдоль бороздки, отделяющей ушки, и 3) иглы рассеяны изредка на всей поверхности брюшной створки.

Иглы первого рода не наблюдались полностью ни на одном из имеющихся экземпляров. Можно сказать только, что составляющие его иглы постепенно увеличиваются в диаметре по мере увеличения размера раковины.

Иглы второго рода наблюдались более полно. Их количество достигает 12—13. В области макушечных склонов иглы располагаются очень близко одна к другой на окончании каждой концентрической морщинки створки. Передний конец ряда выходит за пределы распространения концентрической скульптуры. Размер игл этого ряда, как обычно, увеличивается по мере удаления от смычного края. Передние иглы достигают диаметра 0.6 мм.

Иглы, рассеянные на всей поверхности брюшной створки, располагаются всегда на вершинах ребер в более или менее правильном шахматном порядке.

На спинной створке имеются небольшие углубления на висцеральном диске и вдоль ушек, соответствующие местам прикрепления игл на брюшной створке.

В н у т р е н н е е с т р о е н и е, ввиду невозможности отпрепаровать тонкую раковинку из очень плотной перекристаллизованной породы, изучалось почти исключительно на серии пришлифовок.

Брюшная створка несет следы прикрепления двух пар мускулов — в центре тесно прилегают один к другому два выпуклых неясно ветвистых аддуктора; непосредственно к ним примыкают резко радиально струйчатые дидукторы.

На спинной створке кардинальный отросток выступает за смычный край около 1 мм и представляет собой типичную форму трубки, сложенной в две петли и разорванной посередине там, где выступает срединный гребень отростка.

Кардинальный отросток располагается на утолщении, переходящем к бокам в отчетливые валики. Резко выраженные складки или гребни располагаются вдоль линии, соединяющей ушки с висцеральной частью.

Срединная септа имеет расплывчатые очертания в задней половине висцерального диска и начинает постепенно возвышаться только от переднего конца мускульного поля. У места коленчатого перегиба створки септа достигает, повидимому, своей наибольшей высоты, имеет здесь очень узкую ланцетовидную форму и заканчивается резким уступом.

Следы прикрепления аддукторов резко выпуклые со слегка неровной поверхностью. Их разрез не имеет ветвистой структуры и напоминает этим строение мускульного поля спинной створки *A. khimenkovi*. В перед-

ней части мускульные отпечатки суживаются и имеют особенно высокий рельеф.

Ясные следы брахиальных отпечатков не наблюдались.

На всей внутренней поверхности обеих створок, за исключением области мускульных полей, являющихся самым утолщенным местом раковины, резко отражается радиальная ребристость. В области шлейфа обе створки смяты ею в складки. Концентрическая скульптура на внутренней поверхности брюшной створки не отражается.

Измерения показывают следующее:

Таблица 36

№ инв.	Д	Д.	Д./Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠ А	Р			Примечание
								10	20	30	
148/2482	15	27	1.80	16	—	—	85°	10	9	—	
148/2479	17	30	1.76	9/2	9/2	—	85°	11	9	7	Табл. 35, фиг. 2
148/2477	17	33	1.94	16	15	—	90°	11	8	6	Голотип, табл. 35, фиг. 1
148/2478	18	31	1.72	18	8/2	—	90°	11	9	7	Табл. 35, фиг. 3
148/2907	22	42	1.91	21	16	—	90°	12	9	6	Табл. 35, фиг. 5, старческий экземпляр

Возрастные изменения и изменчивость. *A. ab-gami* является одним из хорошо очерченных видов. Ребристость, придающая вместе с формой раковины характерный облик этому виду, обнаруживает изменчивость только на молодых стадиях роста — на расстоянии 10 мм от кардинального края на 10 мм можно насчитать от 9 до 13 ребер. Но, начиная от места максимальной выпуклости брюшной створки, ребра приобретают более или менее однородную ширину у всех имеющихся образцов, так что их число на 10 мм колеблется в очень незначительных пределах — 7—9 ребер. Более изменчива ширина бороздок между ребрами, которые обычно очень узкие.

Некоторая индивидуальная изменчивость наблюдается в отношении присутствия и степени развития синуса. Типичные формы, к которым принадлежит большинство имеющихся экземпляров, совершенно лишены синуса. Однако изредка встречаются брюшные створки с продольным уплощением или даже более или менее отчетливо выраженным синусом (табл. 35, фиг. 3). Такие раковины обычно имеют ширину несколько большую, чем это типично для описываемого вида; она может даже превышать длину, так что очертания таких экземпляров приближаются к форме *A. kremenskensis*.

Наконец варьируют несколько интенсивность развития и ширина концентрических морщин.

Из возрастных изменений следует отметить обычное изменение размера и формы раковины — с возрастом она делается крупнее, сильно вытягивается в длину, брюшная створка становится все более выпуклой. На одном экземпляре видны изменения раковины в старческой стадии (табл. 35, рис. 5). Здесь у лобного края наблюдается сильное расширение раковины и перемещение вперед ее максимальной ширины. Эта расширенная лобная часть створки несет более тонкую ребристость и увеличенное против нормального количество игл, в расположении которых

отсутствует обычная правильность. Кроме того, здесь видны резкие концентрические уступы, отражающие значительные задержки в росте, чего никогда не наблюдается на остальных раковинах, обладающих тонкими линиями нарастания.

**С р а в н е н и я.** *A. abrami* является одним из последних в подмосковном карбоне звеньев непрерывного эволюционного ряда, начавшегося от турнейской формы *A. znamenskensis* и прослеживающегося до среднего карбона, через *A. serenensis*, *A. prikschiana* и *A. khimenkovi*.

Непосредственным предком описываемого вида следует считать, повидимому, одно из отклонений *A. khimenkovi*, которое отличалось от типичных форм этого вида крупной, ровной ребристостью, отсутствием синуса и небольшим размером. Дальнейшее уменьшение размера, приобретение более вытянутой в длину формы раковины вместе с увеличением правильности грубых радиальных ребер привели в протвинское время к образованию *A. abrami*.

Другим видом, близким к описываемому, является *A. kremenskensis*. Этот вид также произошел от *A. khimenkovi*, но он отличается от описываемого своей более тонкой ребристостью и более широкой формой раковины, несущей отчетливый синус.

Типичные представители *A. kremenskensis* резко отличаются от *A. abrami*, однако существует целый ряд форм, отклоняющихся от типа и которые могут сблизжать эти виды очень тесно, тем более, что они залегают в слоях одного возраста.

Потомком *A. abrami*, повидимому, можно считать *A. kaschirica* (Ivan.), описанную Ивановым (1935, стр. 73, табл. XIII, фиг. 10 а—d) под названием «*Thomasina* (?) *kaschirica*». Характерное расположение игл, ушки, ограниченные отчетливыми бороздками, тип ребристости и дифференцированная висцеральная полость не оставляют сомнения в принадлежности этого вида не к *Thomasina*, а к *Antiquatonia*. Этот редкий вид (табл. 35, фиг. 8) встречается только в каширских слоях среднего карбона и представляет собой последнее звено названного выше эволюционного ряда, несущее ряд признаков, характерных для вымирающей формы. Он отличается от *A. abrami* меньшими размерами, более слабым развитием концентрической скульптуры и сглаженностью грубой ребристости, характер которой, а также сильно выпуклая форма брюшной створки, лишенной синуса и обладающей крутыми, параллельными боковыми склонами, очень сходны с описываемым видом.

**Р а с п р о с т р а н е н и е, с т р а т и г р а ф и ч е с к а я и ф а ц и а л ь н а я п р и у р о ч е н н о с т ь.** *A. abrami* приурочена к протвинским слоям нижнего карбона на южном крыле. На западном крыле Подмосковного бассейна она встречается в самой верхней их части — угловских известняках. Она залегают или в белых плотных перекристаллизованных известняках или, чаще, в пелитоморфных тонкослоистых известняках, пронизанных ходами роющих организмов, характерных для основания протвинской толщи на южном крыле Подмосковного бассейна и являющихся, несомненно, очень мелководными образованиями. Повсюду раковинки залегают гнездами и расположены без какой-либо ориентировки, в самых различных положениях. Длинные иглы, повидимому, бывают обломаны — «повидимому», так как плотность породы не позволила произвести детальную препаровку ни одного экземпляра.

Вместе с описываемым видом часто встречаются *A. kremenskensis*, разорванные колонии мшанок, мелкие брахиоподы — *Athyris*, *Martinia*, иногда *Spirifer*, единичные трилобиты. В угловских слоях вместе с *A. abrami* залегают многочисленные *Striatifera magna* Jan.

Имеется 27 экземпляров из следующих мест:

C<sub>1</sub><sup>рг</sup>— р. Лужа у с. Кременского — 6 экз. (Т. С.); с. Пирогово — 3 экз. (М. Ш.); р. Шаня, с. Бордуково — 1 экз. (Т. С.); р. Беспута, с. Башино — 9 экз. (Т. С.); с. Борисовка — 4 экз. (Т. С.); д. Токмаково — 1 экз. (Т. С.); р. Таруса, с. Залужье — 1 экз. (Т. С.); р. Ока, д. Лукьяново — 1 экз. (И. В. Хворова); р. Цна (Калининская обл.), д. Кузнецова — 2 экз. (Т. С.); д. Боры — 1 экз. (Т. С.); р. Молодой Туд, мест. Печуриха — 1 экз. (М. А. Вевировская).

Голотип № 148/2477, C<sub>1</sub><sup>рг</sup>, с. Пирогово (табл. 35, фиг. 1).

*Antiquatonia abrami* sp. nov. var. *protvensis*<sup>1</sup> var. nov.

Табл. 34, фиг. 9—10

**Д и а г н о з.** Маленькая раковинка округлого очертания. Брюшная створка сильно выпуклая с крутыми боковыми и макушечными склонами, отделенными от треугольных, слегка цилиндрически свернутых ушек резким уступом.

Ребра грубые, разделенные с самого начала глубокими и широкими бороздками. На расстоянии 10 мм от кардинального края на 10 мм располагается 8—9 ребер, в середине раковины 6—7. Концентрические морщины довольно резкие, относительно широкие, в количестве около 10.

**Общая форма.** Раковинка квадратно-округлого очертания с длиной около 17 мм и несколько большей шириной. Общая форма раковины отличается от типичного вида *A. abrami* своей меньшей вытянутостью в длину и частым присутствием ясно выраженного синуса.

**Смычный край** имеет длину, равную наибольшей ширине раковины. Макушечный угол 90°. Ушки треугольные, несколько цилиндрически свернутые, но прямоугольного изгиба края раковины у их окончания не наблюдалось. В остальном макушка и ушки не отличаются от тапа.

**Радиальная ребристость** ясно отлична от типичных *A. abrami*. Она заметно грубее, чем у последнего вида, и даже на 10 мм, ближних к кардинальному краю, насчитывается только 8—9 ребер. Ближе к переднему краю это количество ребер быстро сокращается до 6. Особенность ребристости описываемой разновидности в том, что количество ребер уменьшается в основном не за счет их расширения, а благодаря увеличению ширины разделяющих их бороздок. В остальном ребристость сходна с типом — такая же правильная, прямолинейная, на ней также не отражается прикрепление игл. В синусе, если он имеется, часто наблюдается выклинивание отдельных ребрышек. На спинной створке тонкая ребристость висцерального диска резко отлична от грубой скульптуры шлейфа.

**Концентрические морщины** в количестве около 10 пересекают висцеральную область и выражены значительно более резко, чем у типичного вида. Висцеральный диск спинной створки также несет интенсивную концентрическую скульптуру. На область ушек как морщины, так и ребра не переходят.

**Иглы** по своему характеру и расположению не отличаются от типичного вида.

**Внутреннее строение** не наблюдалось.

**Измерения** показывают следующее (табл. 37, стр. 260).

**Изменчивость** не изучалась из-за ограниченного количества материала. Можно отметить только непостоянное присутствие синуса и несколько различную интенсивность развития концентрических морщин.

<sup>1</sup> Название от р. Протвы.



№ инв.	Д	Д <sub>1</sub>	Д <sub>1</sub> /Д	Ш	ДК	ДК/Ш	∠ А	Р			Примечание
								10	25	30	
198/1212	17	25	1.47	16	—		90°	9	7	—	
198/1214	17	30	1.77	9/2	9/2		90°	8	6	6	Голотип, табл. 34, фиг. 10
198/1225	17	30	1.77	9/2	—		90°	8	7	6	Табл. 34, фиг. 9

**С р а в н е н и я.** Описываемая разновидность отличается от основного вида более широкой формой раковины, снабженной часто синусом, более грубой ребристостью и более резкой концентрической скульптурой. Эти же признаки отличают ее от других видов *Antiquatonia*. Экземпляры с синусом имеют некоторое сходство с груборебристыми *A. khimenkovi*, но отчетливо отличаются от них своим маленьким размером и одинаковой шириной ребер.

**Р а с п р о с т р а н е н и е,** стратиграфическая и фацциальная приуроченность. Почти все имеющиеся (11 экземпляров из 12) *A. abrami* var. *protvensis* собраны мною на р. Протве, у с. Потресова в светлосером мелкодетритовом, сильно перекристаллизованном протвинском известняке. Типичных экземпляров *A. abrami* здесь встречено не было. Из другой фауны найдены только мелкие *Schizophoria resupinata* (Mart.) в довольно значительном количестве. Раковинки обычно обладают обеими створками, с висцеральной полостью, пустой или заполненной кристаллами кальцита, и расположены без всякой ориентировки. Повидимому, здесь существовали какие-то своеобразные условия, вызвавшие образование изолированной группы форм, несколько отличных от обычного распространенного вида. Один экземпляр найден в протвинских известняках на р. Тарусе у д. Залужье.

Голотип № 198/1214, С<sub>1</sub><sup>р</sup>, с. Потресово (табл. 34, фиг. 10).

### Эволюция представителей рода *Antiquatonia*

Изучение подмосковных каменноугольных продуктид позволило довольно полно осветить историю развития описываемого рода. Она представляет большой интерес и показывает эволюцию этой группы в разных направлениях и в разных географических областях. Приведенная на рис. 115 схема филогенетических отношений видов *Antiquatonia* рисует их связи, как они выявились на основании изучения подмосковного материала.

Первый представитель *Antiquatonia* (*A. znamenskiensis*) появился в турнейское время в Подмосковном бассейне (чернышинские слои). Это единственный до сих пор известный турнейский вид описываемого рода. Непосредственные потомки *A. znamenskiensis* неизвестны, так как после отложения чернышинских слоев в подмосковном карбоне имели место перерыв в отложении осадков, а затем отложение континентальных толщ угленосной свиты. Ближайшие родственные виды были найдены только в тульских слоях, где они уже существенно отличаются от своего предка и особенно друг от друга (*A. hindi* var. *ustyensis* и *A. serenensis*).

Эти виды дают начало двум расходящимся ветвям. Одна из них включает относительно крупные формы, как *A. hindi*, *A. sulcata*, *A. costata* и др., тогда как в другой группируются мелкие виды типа *A. khimenkovi*, *A. serenensis* и др. Последняя ветвь представлена в подмосковном карбоне

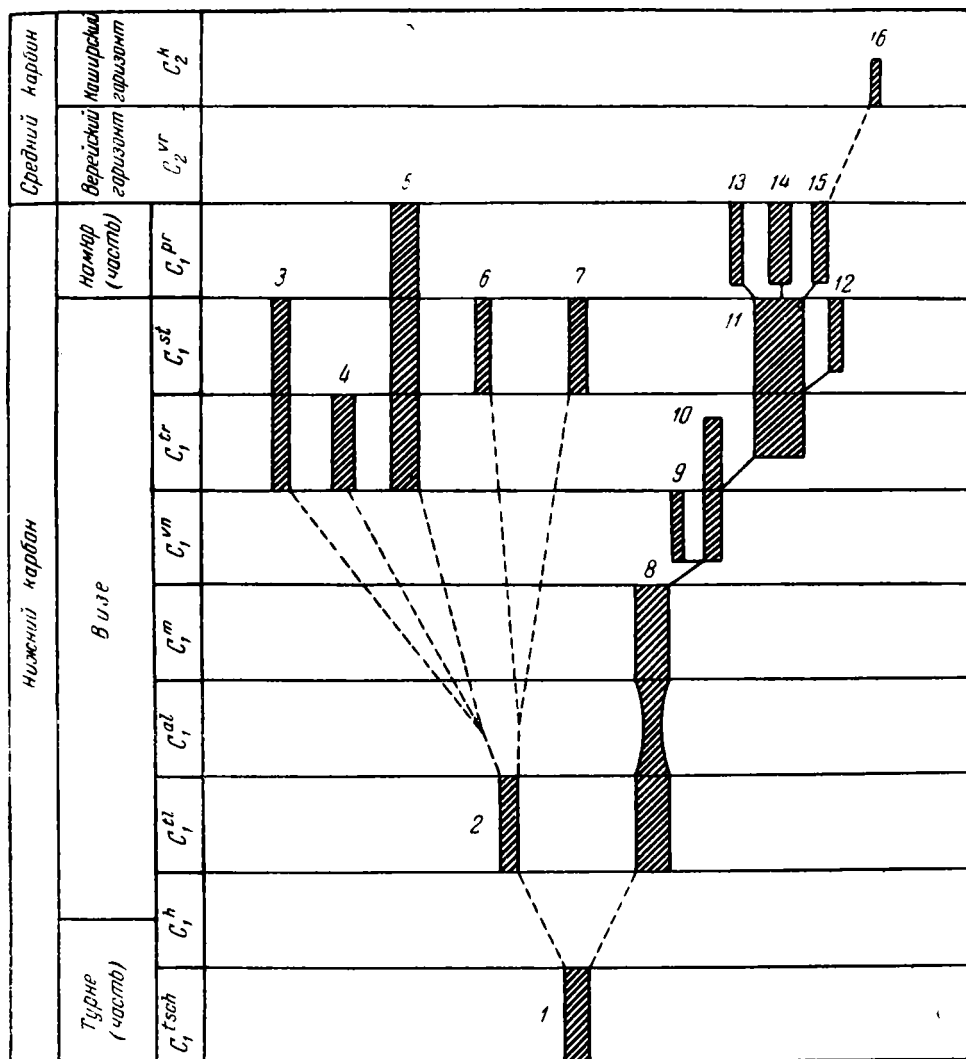


Рис. 115. Схема филогенетических отношений видов *Antiquatonia* в подмосковном карбоне.

1 — *A. znamenskiensis* (Liss.); 2 — *A. hindi* (M.-W.) var. *ustyensis* var. n.; 3 — *A. insculpta* (M.-W.); 4 — *A. nerulshensis* sp. n.; 5 — *A. costata* (Sow.); 6 — *A. sulcata* (Sow.); 7 — *A. hindi* (M.-W.); 8 — *A. serenensis* sp. n.; 9 — *A. kollukovi* sp. n.; 10 — *A. prikschiana* (Jan.); 11 — *A. khimenkovi* (Jan.); 12 — *A. gracilis* (Jan.); 13 — *A. tadenkensis* sp. n.; 14 — *A. kremenskensis* Sar.; 15 — *A. abrami* sp. n.; 16 — *A. kaschirica* (Ivan.).

более полно, поэтому именно на ней сосредоточим рассмотрение характера эволюции составляющих ее видов *Antiquatonia*, останавливаясь на представителях другой ветви только попутно.

Прослеживая шаг за шагом изменения морфологии раковин этих видов, можно выявить следующие направления их развития:

1. Прогрессивное увеличение одной из основных морфологических особенностей рода, а именно — изогнутого ряда игл, располагающихся на границе ушек. Это изменение наблюдается одинаково в ходе эволюции обеих ветвей и происходит разными путями.

а) Увеличивается количество игл в ряду. Вообще, внутри почти каждого вида это число варьирует, но все же, если взять максимальные цифры для каждого вида, то заметим, что у *A. znamenskiensis* более 8 игл в ряду не наблюдалось ни разу, тогда как у некоторых *A. khimenkovi* или на такой маленькой раковинке, как у *A. abrami*, их количество доходит до 12 и даже 14.

б) Увеличивается размер игл, что особенно отчетливо наблюдается на более крупных видах, как *A. hindi*, *A. sulcata* и т. д.

в) Укрепляется место прикрепления игл, что достигается двумя способами: во-первых, путем укрепления места прикрепления игл отложением на внутренней поверхности створки вокруг основания иглы кольцевого валика из плотного волокнистого вещества раковины (рис. 97). Таким образом, укрепляются не только иглы в рядах у основания ушек, но и иглы, рассеянные по всей поверхности створки у всех семиретикулятных продуктид. Второй способ укрепления игл является характерным именно для *Antiquatonia* — на границе ушек, в месте расположения ряда игл образуется то более, то менее интенсивно развитая складка или бороздка, или просто резкий односторонний уступ на раковине, сопровождающиеся утолщением в этом месте обеих створок и даже возникновением складки на внутренней поверхности только спинной или обеих створок. Это образование наблюдается одинаково отчетливо как на крупных, так и на мелких раковинках — присутствие грубой складки является характерным видовым признаком для относительно крупных форм типа *A. costata* и одновременно для таких мелких, как *A. abrami*.

2. Прогрессивная дифференциация висцерального пространства происходит также у представителей обеих ветвей рода. Если у турнейского вида *A. znamenskiensis* висцеральная полость обширная и подходит очень близко к лобному краю раковины, то у визейских форм она все более отделяется от него, так как раковина приобретает все более резко выраженный шлейф. В верхах визе и в намюре уже все виды *Antiquatonia* обладают резко коленчатой спинной створкой и висцеральной полостью, отчетливо разделяющейся на собственно висцеральное пространство и шлейф. О биологической важности шлейфа было подробно сказано выше (стр. 20).

3. Относительное прогрессивное укрупнение радиальных ребер и сдвигание на все более молодые стадии момента их появления на раковине. Это явление особенно отчетливо наблюдается в правой ветви схемы (рис. 115) — на мелких продуктидах, но может быть прослежено также и на левой ветви. На рис. 116 дается схема ребристости нескольких видов из правой ветви, на которой отчетливо видно, что ребристость раковины у последовательного ряда форм не только делается постепенно все более грубой, но и что она замещает тонкую на все более юных стадиях роста животного.

У форм, слагающих левую филогенетическую ветвь схемы (рис. 115), такую последовательность наблюдать труднее потому, во-первых, что в подмосковном карбоне слишком мало материала по этим формам, а также и потому, что здесь картина, несомненно, является более сложной. Наряду с видами, имеющими последовательно все более крупную ребристость, как *A. antiquata*, *A. sulcata*, *A. costata*, такие виды, как *A. hindi* и *A. insculpta*, сохраняют свою тонкую ребристость на всей раковине.

4. Вместе с изменениями внешних признаков можно заметить некоторое закономерное изменение и признаков внутреннего строения. Следует оговориться, что изучение внутреннего строения тонкостворчатых раковин, как у большинства входящих в описываемый род видов, не обеспечивает часто получения желаемой детальности. Можно с уверенностью сказать только, что в процессе филогенетического развития происходит относительное увеличение массивности кардинального отростка. Увеличивается выпуклость мускульных отпечатков, причем на аддукторах спинной створки передняя пара отпечатков мускулов приобретает гладкую поверхность, приближающуюся по характеру к мускульным отпечаткам *Marginifera*. Происходит все более интенсивное развитие кардинального валика, к которому иногда примыкает внутренняя складка, укрепляющая внешнюю складку на границе ушек. Тогда получается морфологическая структура, внешне напоминающая по форме маргинальный валик, характерный для *Marginifera*. Эти закономерные изменения элементов внутреннего строения раковин наблюдаются у представителей обеих филогенетических ветвей.

Перечисленными направлениями эволюции в основном исчерпываются те филогенетические изменения, которые прослежены на подмосковном материале от первой турнейской родоначальной формы *Antiquatonia* до ее последнего, уже среднекаменноугольного представителя. Можно было бы еще указать на постепенное уменьшение количества кардинальных игл, расположенных по самому смычному краю брюшной створки, и переход их на ушки. Однако это изменение не представляет собой особенности развития именно данного рода, а свойственно почти всем без исключения продуктидам (Сарычева 1946).

Остановлюсь более подробно на явлении укрупнения ребер, важном не только для разграничения видов, но имевшем существенное биологическое значение.

Ребришки наиболее древнего вида *Antiquatonia* — *A. znamenskiensis* — не имеют отчетливых очертаний, разделены обширными, также нерезко выраженными промежутками. Зато все последующие виды имеют отчетливую и характерную радиальную скульптуру. На схеме ребристости (рис. 116) *A. serenensis* из тульских, алексинских и михайловских слоев имеет ровные, тонкие ребра на всей раковине. Только близ самого лобного края они становятся несколько крупнее — 14—15 на 10 мм, а у некоторых экземпляров здесь появляются отдельные более крупные ребра, выделяющиеся резко между остальными (табл. 29, фиг. 1а, рис. 116а). У веневского вида *A. prikschiana* более грубые ребра появляются уже у всех экземпляров, и не у лобного края, а примерно на середине брюшной створки (табл. 29, фиг. 5, 6 и рис. 116б). У *A. khimenkovi* из тарусских и стешевских слоев более грубые ребра не только появляются уже в 10 мм от кардинального края, но и толщина их у лобного края становится все более внушительной — здесь на 10 мм располагается часто только 5—7 ребер (табл. 30, фиг. 1—13 и рис. 116с). Наконец, у протвинского вида *A. abrami*, несмотря на очень малые размеры его, тонкая ребристость остается только на самом кончике макушки (табл. 35, фиг. 1—7 и рис. 116д). Такое закономерное перемещение грубой ребристости от лобного края к ее макушке и почти полное исчезновение тонкой ребристости можно рассматривать как пример эволюции путем надставок или изменения конечных стадий развития организма и последовательного смещения данного признака на все более ранние стадии онтогенеза. По Северцову (1945, стр. 151—2), естественный отбор способствует быстрейшему смещению на все более молодые стадии развития тех прогрессивных признаков,

которые предоставляют своему обладателю определенные преимущества в борьбе за существование в данной среде.

Вопрос о происхождении и функциональном значении ребристости раковины продуктид рассматривался выше (стр. 27).

Заканчивая обзор путей эволюции рассматриваемой группы продуктид, нельзя не отметить существования в ней элементов регрессивного развития. Особый интерес в этом отношении представляют два редких подмосковных вида — протвинская *A. tadenkensis* и среднекаменноугольная *A. kaschirica*.

Эти виды, будучи тесно связаны с такими далеко продвинувшимися в своей эволюции видами, как *A. khimenkovi* и *A. abrami*, не имеют, однако, ведущих прогрессивных признаков, которыми они должны были бы обладать, исходя из их относительно молодого геологического возраста. У обоих видов радиальная ребристость нерезкая, количество игл незна-























мм от кардинал. края	Количество ребер в 5 мм			
5				
10				
15				
20				
25				
30				
	a	b	c	d

Рис. 116. Схема ребристости.

a — *A. serenensis* sp. n.; b — *A. prikschiana* (Jan.); c — *A. khimenkovi* (Jan.); d — *A. abrami* sp. n.

чительное, а их укрепление складками на границе ушек отсутствует. *A. kaschirica* пошла в своем регрессивном развитии еще дальше и потеряла даже дифференцирование висцеральной полости, отчетливо наблюдаемое у протвинского вида.

Все это приближает морфологию раковины названных видов к типу строения раковины их отдаленного предка — *A. znamenskiensis*, также отличающегося слабо развитой ребристостью, отсутствием складок около ушек, незначительным количеством игл и недифференцированным висцеральным пространством. Горизонтальное и вертикальное распространение обоих видов ограниченное — оба они редки.

Сказанное, так же как отсутствие непосредственно с ними связанных потомков, свидетельствует, что эти два вида представляют собой затухающие ветви описываемого рода, возвращающиеся по некоторым своим признакам к более примитивному строению довольно отдаленного предка.

Это может служить примером эволюции по спирали, когда организм хотя и возвращается к некоторым старым признакам своих предков,

но на новой основе, так что он всегда отличен от предковой формы, как бы с первого взгляда ни велико было их общее сходство.

Перейду к рассмотрению особенностей распространения и развития описанных видов.

На рис. 115, изображающем схему истории развития видов *Antiquatonia* в подмосковном карбоне, сразу бросается в глаза, что правая и левая филогенетические ветви существенно различны. Различие прежде всего заключается в том, что в правой ветви имеется непрерывный ряд близко родственных видов, непосредственно переходящих один в другой, тогда как левая ветвь в большей своей части состоит из пунктирных линий, свидетельствующих, что между тульскими и тарусскими слоями представители этой ветви в подмосковном карбоне отсутствуют. Таким образом, левая ветвь является очень неполной — серпуховские ее виды не связаны непосредственно с более древними подмосковными представителями этого рода.

Что касается правой ветви, то она состоит из местных подмосковных видов: *A. serenensis*, *A. prikschiana*, *A. kotlukovi*, *A. khimenkovi*, *A. gracilis*, *A. kremenskensis*, *A. abrami*, *A. tadenkensis*, *A. kaschirica*.

Все названные виды сменяют один другой без вертикальных перерывов (за исключением континентальных толщ угленосного  $C_1^h$  и верейского  $C_2^g$  возраста) и связаны один с другим постепенными переходами. Имеется очень много переходных форм, которые нередко затрудняют отчетливое разграничение видов. Большинство видов встречается на обширной территории и в большом количестве экземпляров в каждом местонахождении.

Сравнивая территориальное распространение и количественные отношения отдельных видов, составляющих эту филогенетическую ветвь, легко заметить, что наиболее распространенным видом по всей площади Подмосковного бассейна, как на южном, так и на северо-западном его крыле, является *A. khimenkovi*: в изученной коллекции имеется свыше 400 экземпляров этого вида из 50 местонахождений.

Повидимому, именно к моменту существования этого вида — к тарусскому и стешевскому времени — и был приурочен расцвет рассматриваемой группы форм. Интересно, что именно в это время представители описываемого рода встречаются в самых разнообразных фациях — они известны в одинаково большом количестве как в слоях чистых глин, так и в детритовых известняках, криноидных мергелях и т. д.

Совершенно иное распространение имеют *A. prikschiana* и *A. serenensis*. Первый вид встречается только в северо-западном крыле бассейна в слоях, соответствующих веневскому и частично тарусскому горизонтам южного крыла и выраженных в наиболее мелководных фациях, отсутствовавших в южных частях бассейна. Второй вид хотя и имеет весьма обширное географическое распространение, но приурочен также исключительно к очень мелководным отложениям.

Поэтому в михайловское время, когда повсюду море было очень мелким вплоть до существования отдаленных от берегов отмелей, покрытых древесной растительностью (Швецов 1938), этот вид распространен особенно широко повсюду. В алексинское же время, когда в центральной части котловины море сделалось относительно глубоким, *A. serenensis* переселилась на окраины бассейна, в более мелководные области, где среди осадков встречаются прослой терригенного материала, — на востоке в районе Окско-Цнинского вала, а в юго-западной части бассейна — только в областях к западу от г. Калуги.

Так же чувствительными к фациям оказываются и потомки *A. khimenkovi*, *A. kremenskensis* и *A. abrami*. Они приурочены исключительно к мелководным известнякам начала протвинского времени, тогда как

*A. tadenkensis* встречается только в чистых, плотных, «сахаровидных», относительно более глубоководных известняках этого возраста.

Повидимому, в момент расцвета филогенетической группы входящие в ее состав виды являлись в большей мере эврифаціальными, чем в другие периоды ее развития. На подобное явление указывает также Иванова на основании изучения средне- и верхнекаменноугольных брахиопод Подмосковной котловины. В качестве примера она приводит *Chonetes carboniferus* Keys. (Иванова 1941, стр. 145), который в начале своего развития встречается только в мергелистых осадках, тогда как в период его максимального развития он может быть найден в отложениях любой фации морского дна. В конце своего существования этот вид опять оказался приуроченным исключительно к мергелистым фациям, к которым он был, вероятно, лучше всего приспособлен.

Следует подчеркнуть, что момент оптимума развития группы совпадает, кроме ее обширного распространения по всему бассейну, и с чрезвычайной изменчивостью ее представителей. Так, большой вид *A. khimenkovi* дает значительное число разнообразных отклонений, причем некоторые из них имеют тенденцию встречаться в одних фациях больше, чем в других. Например, отклонение «*platicostata*» чаще встречается в мергелистых фациях стешевского моря, чем другие формы этого вида. Однако большинство отклонений не имеет строгой фациальной или территориальной приуроченности. Несколько определеннее можно говорить о стратиграфической приуроченности; так, отклонения «*multispinosa*», «*grandiformis*» и «*equalicostata*» встречаются в стешевских слоях, тогда как «*grandicostata*» и «*minor*» обнаружены только в тарусских.

От этого же большого и сильно изменчивого вида отделилась в стешевское время *A. gracilis*, обязанная, повидимому, своим резким отличием от родоначального вида какой-то форме географической изоляции — этот вид встречается в большом количестве экземпляров, но на очень ограниченной территории, где он почти полностью замещает собой *A. khimenkovi*.

Приведенный пример большой изменчивости и широкого распространения *A. khimenkovi* как нельзя лучше согласуется с представлениями Дарвина, что широко распространенные и процветающие виды являются в то же время и наиболее изменчивыми (1939, стр. 309).

Однако в нашем случае процесс усиленного видообразования, интенсивно протекавший в стешевское время, прервался с наступлением более глубоководных условий протвинского времени. Большинство отклонений *A. khimenkovi* вымерли вместе с основным видом, не перейдя в протвинское время. Короткое время просуществовали в этом море, но в его наиболее мелководных частях, — *A. kremenskensis* и *A. abrami*, но затем оба эти вида мигрировали, повидимому, на юг, на восток и отчасти на север, где *A. abrami* сохранился до самого конца нижнего карбона — момента отложения угловских слоев северо-западного крыла Подмосковного бассейна. Последним потомком *A. abrami* в подмосковном карбоне был маленький, очень редкий вид *A. kaschirica*.

Несколько дольше, чем *A. kremenskensis* и *A. abrami*, в южном крыле бассейна просуществовала в протвинское время *A. tadenkensis*, сумевшая несколько приспособиться к более глубоководным условиям, но и она вымерла в нижнем карбоне, не оставив никаких потомков. Как уже было отмечено выше, *A. tadenkensis* и *A. kaschirica* несут все признаки представителей затухающей филогенетической ветви.

Рассматривая филогенетическое развитие видов, слагающих правую ветвь схемы, можно проследить в подмосковном карбоне: непрерывное развитие небольшой веточки филогенетического древа продуктид от мо-

мента ее возникновения, постепенного развития и расселения, неоднократной миграции в пределах бассейна в разные его области в связи с его углублением или обмелением, достижения оптимума и усиленного видообразования и, наконец, вымирание с типичными явлениями регрессивного развития, количественного уменьшения и расчленения на ряд мелких видов с ограниченным распространением.

Темпы эволюции на всем протяжении развития группы были неодинаковы. В течение длительного окского времени, на протяжении которого отложились осадки 5 горизонтов, эволюция шла очень медленно. Один вид — *A. serenensis*, почти не изменяясь, прошел тульские, алексинские и михайловские слои, правда, выбирая в них для своего существования одинаковые фации. Очень немного отличается от него и *A. prikschiana* из веневских и нижнетарусских слоев северо-западного крыла бассейна. Только с началом серпуховского времени эволюционный процесс начинает протекать более интенсивно, достигая своего кульминационного пункта в стешевское время. После этого происходит быстрое вымирание всех представителей рассматриваемой филогенетической веточки в подмосковном карбоне. Если изобразить описанное развитие в виде кривой, то она будет иметь очень постепенное поднятие, с одной стороны, и резкое, быстрое падение, с другой. Такое ускорение темпов эволюции в серпуховское и особенно в стешевское время наблюдается не только на всех продуктидах, но и в спириферадах, а также на других классах животных — кораллах, мшанках (Шульга—Нестеренко 1949) и т. д. Несомненно здесь играла роль какая-то общая причина, какое-то изменение среды обитания, происшедшее во всем бассейне. Всякое изменение, которому подвергается в результате геологических процессов какой-либо бассейн, сообщающийся с мировым океаном, всегда связано с изменением его очертаний, с облегчением или затруднением его связи с другими бассейнами. Это ведет к усилению или уменьшению миграции фаун и изменению в связи с этим биотических факторов среды, что особенно сильно должно было влиять на направление и темпы развития тех или иных групп организмов. Но вопрос о миграции каменноугольных продуктид выходит за рамки настоящей работы.

Особенности распространения и развития второй (левой на схеме) филогенетической ветви резко отличны от описанных для первой ветви.

1. Почти все виды здесь являются не местными, а преимущественно британскими.

2. Имеется большой вертикальный перерыв между группой серпуховских видов и тульских.

3. Переходные формы между видами почти отсутствуют и известны только между *A. costata* и местным видом *A. nerutchensis*.

4. Почти все виды, слагающие эту ветвь, в подмосковном карбоне распространены слабо или встречаются спорадически. Однако все эти виды пользуются широким распространением как в вертикальном, так и в горизонтальном направлении в Англо-Бельгийском нижнекаменноугольном бассейне.

Сказанным обуславливается невозможность проследить отчетливо филогенетическое развитие этой ветви в подмосковном карбоне — здесь имеются только разрозненные ее обрывки. Чтобы понять эволюцию форм, составляющих эту ветвь, необходимо привлечь материал из других областей развития карбона и особенно из Англо-Бельгийского бассейна.

Представители рассматриваемой группы видов известны во всех районах распространения каменноугольных отложений. Однако в большинстве мест они встречаются редко. Это справедливо по отношению к Германии, Бельгии, Сев. Америке, Китаю, и т. д. В СССР имеются описания



входящих в эту группу видов (кроме Подмосковного бассейна) из карбона Донецкого бассейна, Урала, Новой Земли, Ферганы. Наиболее полно представлена эта фауна в Англии, Шотландии и Донецком бассейне. Возможно, что это объясняется не только обилием в этих областях рассматриваемых видов, но и тем, что здесь фауна их была подробно изучена в последние годы — британская — Мюр-Вуд, а донецкая — Ротаем.

Кроме того, для этих областей имеются детально разработанные стратиграфические схемы, которые могут быть сопоставлены с таковыми подмосковного карбона.

При филогенетических исследованиях нельзя пользоваться указаниями на стратиграфическое распространение того или иного вида, если они даются в пределах целых ярусов, например, визе, турне, как это имеет место в работе Пекельмана (1931) о продуктидах Германии, или в работах бельгийских авторов. Для сколько-нибудь точных выводов о путях развития или филогенетических отношениях и миграциях видов можно пользоваться только данными с указанием зональной стратиграфии, учитывающей фациальный характер отложений. Несомненно, что подмосковные продуктиды были очень тесно связаны с уральскими, так как Подмосковный бассейн непосредственно переходил на восток в обширное море Уральской геосинклинали. Но полное описание визейских и намюрских продуктид Урала отсутствует, поэтому в дальнейших рассуждениях приходится ограничиться привлечением материала только по Донецкому и Англо-Бельгийскому каменноугольным бассейнам.

В основу сопоставления стратиграфических схем этих областей положена схема, данная Ротаем (1938). Схема составлена с учетом палеогеографических данных, как и соответствующая схема развития *Pugilis*. Из нарисованных на ней двух ветвей рода одна целиком развивается в Подмосковном бассейне, и ее развитие уже рассмотрено выше, а эволюция другой протекала сначала в Донецком бассейне, а затем в Англо-Бельгийском. Так, в основании визе в Донбассе появляется *A. hindi*, которая только в середине этого яруса известна уже и в Англии. Повидимому, единичные представители этого вида существовали и в подмосковном карбоне, но здесь они были крайне редки и несколько отличались от типичных форм, — это *A. hindi* var. *ustyensis*, встречающаяся изредка в тульских слоях.

Такое промежуточное положение *A. hindi* var. *ustyensis* представляет значительный интерес в истории развития этого рода в подмосковном карбоне, которую, очевидно, надо понимать следующим образом (рис. 117). *A. hindi* появилась впервые, как это было сказано выше, в Донецком бассейне в основании визе ( $C_1^{va}$ ), что соответствует приблизительно нашим тульским слоям. В это же время она начинает широко распространяться на север в Подмосковный и на запад в Англо-Бельгийский бассейны. В подмосковном карбоне этот вид не нашел для себя благоприятных условий существования и представлен в тульских слоях только разновидностью — var. *ustyensis*. Представители этой разновидности очень немногочисленны и жили в течение короткого геологического времени. Они дали начало, повидимому, той ветви *Antiquatonia*, которая развилась затем пышно в Англо-Бельгийском бассейне и представлена там *A. costata*, а в подмосковном карбоне не только этим видом, но и связываемым его с *A. hindi* — *A. nerutchensis*.

Не исключена возможность, что последний вид присутствует и в Англо-Бельгийском бассейне, но там он вошел в *A. costata*, который, по данным Мюр-Вуд, только в Шотландии представлен типичными формами, тогда как в Англии встречаются более тонкоробристые формы, лишенные резкого синуса, т. е. сходные с *A. nerutchensis*. Если это так, то предположе-

ние о родстве этих форм с подмосковной разновидностью *A. hindi* нашло бы существенное подтверждение.

Таким образом, здесь имеет место более или менее типичное проявление дивергентного развития — *A. hindi* var. *ustyensis* уклонилась от типичного вида в сторону изменения формы раковины, затем это изменение

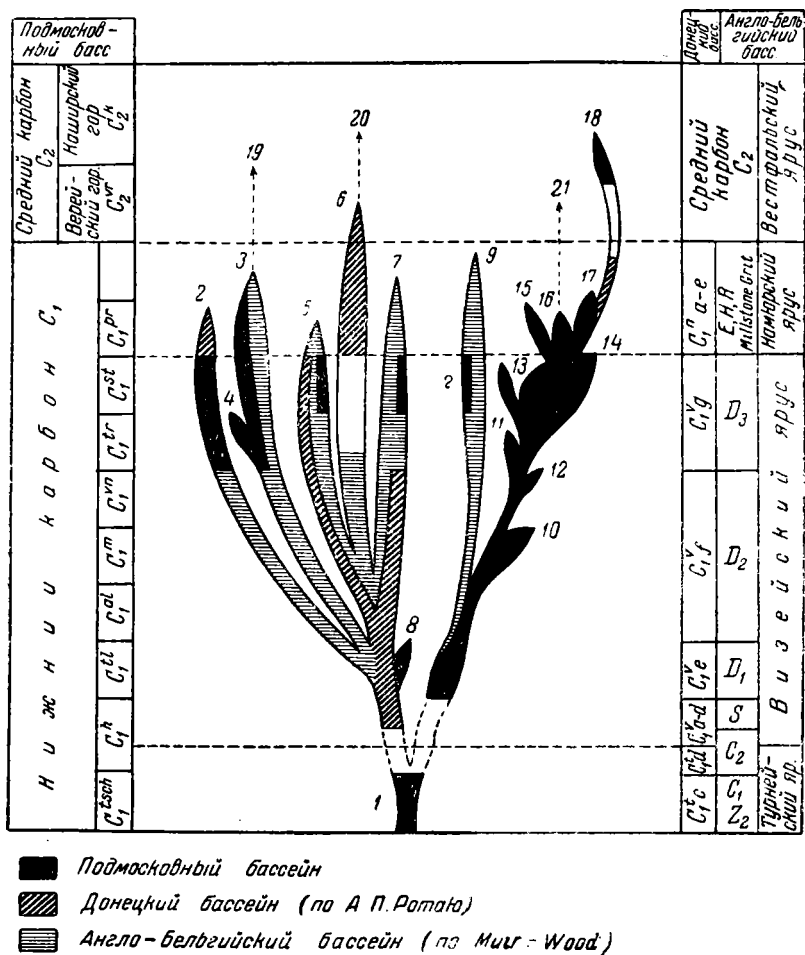


Рис. 117. Филогенетическая схема видов *Antiquatinia* в нижнем карбоне Подмосковного, Донецкого и Англо-Бельгийского бассейнов. 1 — *A. znamenskiensis* (Liss.); 2 — *A. insculpta* (M.-W.); 3 — *A. costata* (Sow.); 4 — *A. nerulshensis* sp. n.; 5 — *A. sulcata* (Sow.); 6 — *A. antiquata* (Sow.); 7 — *A. hindi* (M.-W.); 8 — *A. hindi* (M.-W.) var. *ustyensis* var. n.; 9 — *A. muricata* (Phill.); 10 — *A. verrensis* sp. n.; 11 — *A. prikschiana* (Jan.); 12 — *A. koltukovi* sp. n.; 13 — *A. gracilis* (Jan.); 14 — *A. khimenkovi* (Jan.); 15 — *A. tadenkensis* sp. n.; 16 — *A. kremenansensis* Sar.; 17 — *A. abrami* sp. n.; 18 — *A. kaschirica* (Ivan.); 19 — *A. indica* (Waag.); 20 — *A. transversalis* (Tschern.); 21 — *A. gratiosa* (Waag.).

повело к общему облегчению раковины, она стала меньше, тоньше, но одновременно ребристость стала делаться все более крупной и выпуклой. Это привело в конце концов к крупноребристой тонкостворчатой форме — *A. costata*. В это же время представители типичного вида *A. hindi* приобрели более массивную раковину, но ребристость на ней оставалась тонкой.

В середине визе в Донецком бассейне обособился вид *A. sulcata*, а в Англо-Бельгийском — близкий ему вид *A. antiquata*. Интересно отметить, что виды, возникшие на западе, — *A. insculpta* и *A. antiquata*, появились в Донбассе значительно позднее и продолжали там существовать дольше, чем на их родине, тогда как виды, появившиеся впервые в Донецком бассейне, как *A. hindi* и *A. sulcata*, продолжали существовать в Англо-Бельгийском бассейне даже в намюре, когда в Донбассе их уже не было. Один английский вид — *A. costata* — вообще не появился в Донбассе.

Виды *Antiquatonia* из левой ветви схемы почти все встречаются в Подмосковном бассейне только в серпуховское время или даже только в стешевское. Они появлялись здесь лишь на короткое время совершенно сформировавшимися видами, проделавшими длинный путь развития в других районах, за исключением группы *A. costata* — *A. nerutchensis*, прошедших значительную часть эволюции в Подмосковном бассейне.

Приведенная филогенетическая схема позволяет заключить, что представители *Antiquatonia* в серпуховское время пришли в Подмосковный бассейн из Англо-Бельгийского. Так, *A. insculpta*, возникшая и сформировавшаяся на западе, мигрировала в серпуховское время в Подмосковный бассейн, а отсюда в намюре перешла в Донецкий, где, по данным Ротая, она образовала целый пучок новых видов (не показанных на схеме) и вымерла.

*A. hindi*, возникшая в Донецком бассейне, затем мигрировала в Англо-Бельгийский, оставив следы своего присутствия в виде вариетета в тульских слоях Подмосковья и вторично на короткое стешевское время спорадически появилась здесь опять.

Так же на короткое время заходила в Подмосковный бассейн *A. sulcata*. Оба эти вида закончили свое существование в Англо-Бельгийском бассейне. Ни один из видов рассматриваемой группы форм, за исключением местного вида *A. nerutchensis*, не вымирает в Подмосковном бассейне. Создается впечатление, что в серпуховское и в особенности в стешевское время существовали какие-то условия, очень благоприятствовавшие широкому расселению фауны продуктид. После этого времени пришлые в Подмосковный бассейн виды продуктид или ушли обратно или переместились в другие области.

На филогенетической схеме, составленной с учетом Англо-Бельгийского и Донецкого бассейнов, еще более резко, чем на рис. 115, видна разница между правой и левой ветвями схемы. Правая ветвь почти сплошь состоит из видов Подмосковного бассейна и представлена значительно большим количеством таковых, имевших более короткое геологическое существование, чем на левой ветви. Следует отметить, что почти от основания этой ветви часть форм мигрировала на запад, где развилась в самостоятельный вид *A. muricata* (Phill). Не исключена возможность, что при более детальном изучении этого вида из него также могли быть выделены некоторые уклоняющиеся формы. Возможно также, что в стешевское время представители и этого вида вместе с другими западными видами обратно мигрировали в наш бассейн, и часть форм, принимаемых сейчас за отклонения *A. khimenkovi*, на самом деле являются экземплярами *A. muricata*, развивавшегося в Англо-Бельгийском бассейне параллельно с подмосковными видами и давшего конвергентно сходные формы.

Но для решения этого вопроса совершенно невозможно ограничиться изучением литературных данных, необходимо непосредственное сравнительное изучение фактического материала. Отмечу только, что *A. muricata* хотя и пользуется в Англо-Бельгийском бассейне обширным распростра-

нением, но стоит там особняком среди других представителей этого рода, относящихся по нашей филогенетической схеме к другой ветви.

В Донецком бассейне, повидимому, имеются формы, родственные самым молодым представителям правой ветви. Ротай описывает *Productus* (*Dictyoclostus*)? sp. nov. ex gr. *muricatus* Phill., который, несомненно, очень близок подмосковной *A. abrami*, но встречается в более высоких слоях намюра. Это послужило основанием нарисовать от *A. abrami* небольшую веточку, закрашенную знаком Донбасса и направленную в сторону соединения со среднекаменноугольным видом *A. kaschirica*.

Наконец, на схеме пунктиром указываются возможные родственные связи нижнекаменноугольных форм с верхнекаменноугольными и пермскими, встречающимися в более восточных и южных районах, где протекало дальнейшее развитие описанного рода после того, как море покинуло пределы Англо-Бельгийского и Подмосковного бассейнов.

Так, *A. costata*, повидимому, дала исходные формы для вида Ваагена—*A. indica*, представители *A. antiquata* дали начало верхне-каменноугольным формам—*A. transversalis* (Tschern.), а маленькие *A. kremen-skensis* при дальнейшей эволюции дали *A. gratiosa* (Waag.).

Отсутствие в моем распоряжении верхнекаменноугольного и пермского материалов заставляет ограничиться сказанным и не позволяет проследить более подробно эволюцию рода *Antiquatonia* до конца его существования, а также установить детальные родственные связи между ним и, несомненно, происшедшим от него пермским родом *Horridonia*.

## СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ И ФАЦИАЛЬНОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ОПИСАННЫХ ФОРМ

Описываемая группа продуктид обладает в подмосковном карбоне характерным стратиграфическим распределением. Если *Gigantella* и *Striatifera* являются специфическими ископаемыми окской свиты, создающими общий фон всей фауны этого возраста, то такую же роль играют семиретикулятные продуктиды в фауне серпуховской свиты. Именно они с примесью других мелких брахиопод (*Spirifer*, *Athyris*, *Schizophoria*, *Rhynchonella* и др.) образуют тот комплекс фауны, который называется подмосковными геологами кратко «фауной серпуховского типа», в отличие от «фауны окского типа». Хотя в настоящей работе описывается лишь часть этой группы, и представители *Eomarginifera* и *Productus* остаются незатронутыми, но эта часть все же настолько крупна и характерна, что отражает достаточно полно основные особенности распространения всей группы семиретикулятных продуктид.

На таблице стратиграфического распределения описанных видов (табл. 38, стр. 274 и рис. 118) отчетливо видны эти особенности.

Таблица стратиграфического распределения видов составлена с учетом количественного показателя согласно со схемой, выработанной для геоботанических исследований (1932), в интерпретации ее для палеонтологических объектов, данной впервые Ивановой (1936, стр. 32), а именно:

Soс (sociales) — ископаемое образует фон, встречается в больших количествах (почти) в каждом обнажении данного горизонта.

Сор (soriosae) (обильно) — ископаемое встречается в значительном количестве экземпляров, но не в каждом обнажении.

Sp (sparsae) (часто, вкраплено) — ископаемое встречается единичными экземплярами почти в каждом обнажении.

Sol (solitariae) (единично, мало) — ископаемое встречается единичными экземплярами в редких обнажениях.

Un (unicum) — ископаемое найдено в очень небольшом количестве (1—3) в одном обнажении.

В работе о *Striatifera* (1937, стр. 97) мною было предложено дополнительно к этим индексам ставить в скобках букву (f) в тех случаях, когда вид приурочен только к определенной фации и не встречается в других. В настоящей работе это обозначение сохраняется, а кроме того вводится также в скобках буква (g) для обозначения случаев узкой географической приуроченности видов.

На графической таблице (рис. 118) количественный показатель распространенности видов выражается относительной шириной условной фигуры распространения, а ограниченность фациального и географического распространения — особой штриховкой. Номера, под которыми обозначены

отдельные виды, соответствуют нумерациям видов на таблице стратиграфического распространения (табл. 38, стр. 274). Изображенная на таблице литологическая схема не является стратиграфической колонкой подмосковного нижнего карбона. В ней совершенно не учитывается мощность отдельных горизонтов и показывается только грубо схематически тип наиболее распространенных пород в данном горизонте. При этом левая половина колонки показывает опять-таки очень схематично фациальные изменения в осадках в сторону увеличения их мелководности по направлению к западным частям бассейна.

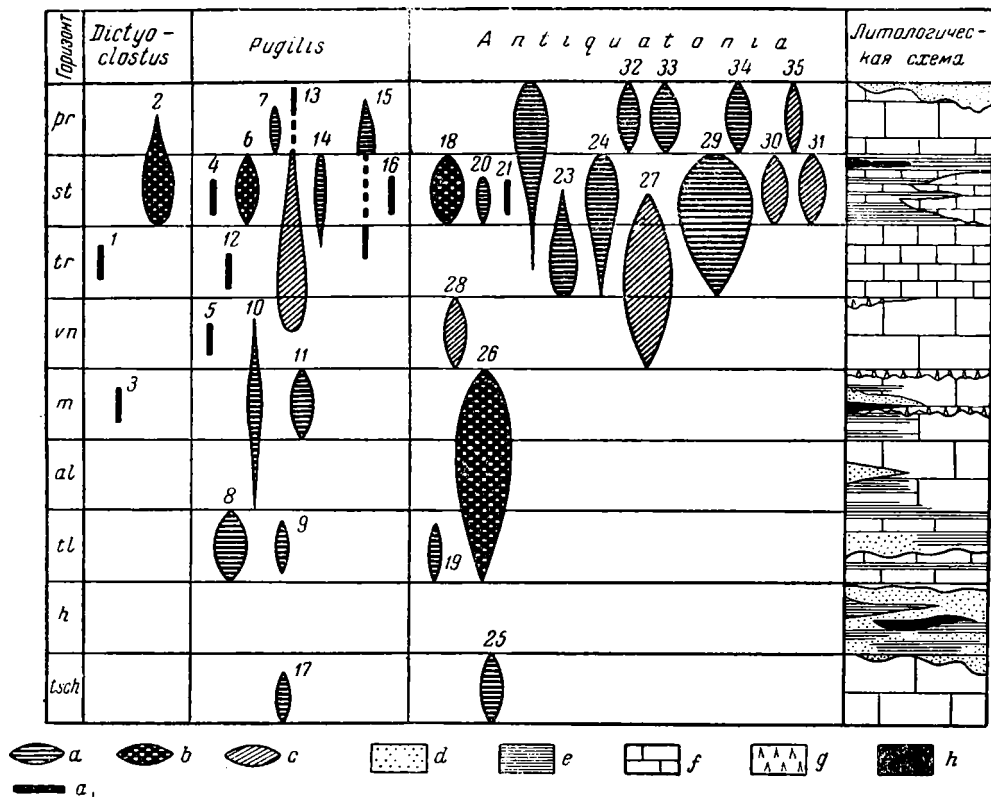


Рис. 118. Таблица геологического распространения *Dictyoclostus*, *Pugilis* и *Antiquatonia* в подмосковном нижнем карбоне.

a — виды распространенные; a, — виды редкие; b — виды с ограниченной фациальной приуроченностью; c — виды с ограниченным географическим распространением; d — пески, e — глины; f — известняки; g — автохтонные стигмарии; h — уголь.

На таблицах бросается в глаза неравномерность распределения описанных видов по отдельным горизонтам. Ниже дается табличка с подсчетом общего количества видов, а также отдельно распространенных и редких форм (табл. 39, стр. 275).

Из нее видно, что все горизонты окской свиты несравненно беднее таковых серпуховской свиты, где максимальное разнообразие (16 видов) приурочено к стешевскому горизонту.

Обратившись к литологической схеме, отметим, что именно стешевские слои содержат максимальное количество глинистых осадков.

В окской свите веневский горизонт занимает несколько особое положение — все наиболее распространенные виды, возникшие именно в этом

Таблица стратиграфического распределения описанных видов

№ п/п	Наименование видов	C <sub>1</sub> tach	C <sub>1</sub> <sup>n</sup>	C <sub>1</sub> <sup>tl</sup>	C <sub>1</sub> <sup>al</sup>	C <sub>1</sub> <sup>m</sup>	C <sub>1</sub> <sup>vn</sup>	C <sub>1</sub> <sup>tr</sup>	C <sub>1</sub> <sup>st</sup>	C <sub>1</sub> <sup>tr</sup>
1	<i>Dictyoclostus semireticulatus</i> Mart. . . . .	—	—	—	—	—	—	un	—	—
2	<i>Dictyoclostus pinguis</i> M.-W. var. <i>munda</i> var. n. . . . .	—	—	—	—	—	—	—	cop(f)	sol(f)
3	<i>Dictyoclostus pinguis</i> M.-W. var. <i>minor</i> var. n. . . . .	—	—	—	—	un	—	—	—	—
4	<i>Pugilis pugilis</i> (Phill.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	un	—
5	» aff. <i>pugilis</i> (Phill.) . . . . .	—	—	—	—	—	un	—	—	—
6	» <i>serpukhovensis</i> sr. n. . . . .	—	—	—	—	—	—	—	cop(f)	—
7	<i>Pugilis pugiloides</i> sp. n. . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	sol
8	» <i>subscoticus</i> sp. n. . . . .	—	—	cop	—	—	—	—	—	—
9	» <i>ninae</i> sp. n. . . . .	—	—	sol	—	—	—	—	—	—
10	» <i>schwetzovi</i> sp. n. . . . .	—	—	—	sol	sol	un	—	—	—
11	» <i>rossicus</i> sp. n. . . . .	—	—	—	—	cop	—	—	—	—
12	» <i>tarussensis</i> sp. n. . . . .	—	—	—	—	—	—	sol	—	—
13	» <i>pugiliformis</i> (Jan.) . . . . .	—	—	—	—	—	cop(g)	sol(g)	sp(g)	un(g)
14	» <i>lujkiensis</i> sp. n. . . . .	—	—	—	—	—	—	un	sol	—
15	» <i>moshkovensis</i> sp. n. . . . .	—	—	—	—	—	—	un	—	sp
16	<i>Pugilis</i> sp. . . . .	—	—	—	—	—	—	—	un	—
17	» <i>annae</i> sp. n. . . . .	sp	—	—	—	—	—	—	—	—
18	<i>Antiquatonia hindi</i> (M.-W.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	cop(f)	—
19	« <i>hindi</i> (M.-W.) var. <i>ustyensis</i> var. n. . . . .	—	—	sol	—	—	—	—	—	—
20	<i>Antiquatonia hindi</i> (M.-W.) var. <i>aspera</i> var. n. . . . .	—	—	—	—	—	—	—	sol	—
21	<i>Antiquatonia sulcata</i> (Sow.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	un	—
22	» <i>costata</i> (Sow.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	un	sp	cop
23	» <i>nerutchensis</i> sp. nov. . . . .	—	—	—	—	—	—	cop	un	—
24	<i>Antiquatonia insculpta</i> (M.-W.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	sol	cop	—
25	<i>Antiquatonia znamenskiensis</i> (Liss.) . . . . .	cop	—	—	—	—	—	—	—	—
26	<i>Antiquatonia serenensis</i> sp. n. . . . .	—	—	cop(f)	sol(f)	soc(f)	—	—	—	—
27	<i>Antiquatonia prikschiana</i> (Jan.) . . . . .	—	—	—	—	—	cop(g)	cop(g)	sol(g)	—
28	<i>Antiquatonia kotlukovi</i> sp. n. . . . .	—	—	—	—	—	cop(g)	—	—	—
29	» <i>khimenkovi</i> sp. n. . . . .	—	—	—	—	—	—	soc	soc	—
30	<i>Antiquatonia gracilis</i> (Jan.) . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	cop(g)	—
31	» <i>gracilis</i> (Jan.) var. <i>bordukovensis</i> var. n. . . . .	—	—	—	—	—	—	—	cop(g)	—
32	<i>Antiquatonia tadenkensis</i> sp. n. . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	sol
33	<i>Antiquatonia kremenskensis</i> Sar. . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	cop
34	<i>Antiquatonia abrami</i> sp. n. . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	cop
35	» <i>abrami</i> sp. n. var. <i>provensis</i> var. n. . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	cop(g)

Свита	Горизонт C <sub>1</sub>	Общее число видов	Распространенные виды					Редкие виды
			возникают	вымирают	проходят одна из этапов развития	проходят все разви- тие	общее число видов	
Серпу- ховская	pr	9	—	3	—	5	8	1
	st	16	—	5	2	5	12	4
	tr	10	3	—	2	1	6	4
Окская	vn	5	2	—	—	1	3	2
	m	4	—	1	1	1	3	1
	al	2	—	—	1	—	2	—
	tl	4	1	—	—	3	4	—
Угле- нос- ная	h	—	—	—	—	—	—	—
Лухви- нская (часть)	tsch	2	—	—	—	2	2	2

горизонте (*P. pugiliformis*, *A. prikschiana* и *A. kotlukovi*), имеют ограниченное географическое распространение и встречаются только в северо-западном крыле бассейна. Поэтому число веневских видов хотя и является самым большим по сравнению с количеством видов в остальных горизонтах окской свиты, но не может быть сравнимо с ними.

В алексинском горизонте количество семипретикулятных продуктид вдвое меньше, чем в тульском и михайловском (в первом 2 вида, в последнем по 4). Если же при этом вспомнить, что один из двух алексинских видов отмечен в таблице распространения знаком «sol», а у другого знак «sor» сопровождается указанием на приуроченность только к определенным фациям, то эта разница подчеркивается еще больше. Обратившись к литологической схеме (рис. 118), видно, что наиболее богаты описываемой фауной в окской свите, так же как и в серпуховской, именно те горизонты, которые содержат в своем составе прослой песчано-глинистых осадков или мелководных известняков с автохтонными стигмариями, тогда как горизонты, выраженные сплошной толщей нормальных морских известняков, относительно более бедны ею.

Не останавливаясь пока на обсуждении возможных выводов из этих фактов, перейду к рассмотрению второй особенности стратиграфического распределения изучаемых продуктид. Она заключается в существовании на протяжении нижнего карбона 4 отчетливо обособленных комплексов: 1) чернышинского, 2) окского, 3) тарусско-стешевского или нижнесерпуховского и 4) протвинского или верхнесерпуховского.

Оторванность чернышинской фауны от окской совершенно естественна — чернышинские слои отделены от содержащих фауну тульских пород значительным континентальным перерывом, выраженным размыванием чернышинской толщи пород на значительной территории Подмосквовного бассейна и образованием континентальной угленосной свиты. Несмотря на это, однако, чернышинский вид *A. znamenskiensis* отчетливо связывается генетически с двумя представителями этого рода в тульских слоях — *A. serenensis* и *A. hindi* var. *ustyensis*. О резком различии окской и серпуховской фаун говорилось уже выше. Среди описываемой группы форм только два вида переходят из веневского горизонта в тарусский, причем



оба эти вида (*A. priksiana* и *P. pugiliformis*) обладают ограниченным географическим распространением, встречаясь только на территории северо-западного крыла бассейна.

Менее резко, но все же достаточно отчетливо отличаются *Dictyoclostus* и *Antiquatonia* протвинского горизонта. С продуктидами из нижележащих стешевских слоев их связывают широко распространенный вид *A. costata*, а также единичные экземпляры затухающих здесь *D. pinguis* var. *munda* и *P. pugiliformis*. Кроме того, довольно значительное распространение имеет в протвинском горизонте *P. moshkovensis*, отсутствующий в стешевских слоях, но единственный экземпляр которого найден в тарусском горизонте.

Протвинские виды не переходят выше в средний карбон, и за исключением одного вида — *A. kaschirica*, не имеют там генетически близких форм. Это создает впечатление, что перерыв между содержащими морскую фауну породами московского возраста и протвинскими известняками был по времени значительно более продолжительным, чем между чернышшинскими и тульскими слоями. Стратиграфически из разреза подмосковного карбона выпадают почти весь намяюрский ярус (за исключением его основания) и, кроме того, низы среднего карбона, что делает вполне понятным резкую смену форм, наблюдающуюся не только на описанной группе продуктид, но и на представителях других семейств брахиопод и других классов животных (Иванова 1947).

Значительно менее ясен вопрос о причинах, вызвавших смену комплекса фауны на нижней и отчасти верхней границе нижнесерпуховских горизонтов. Общий фон комплекса брахиопод веневских слоев создают многочисленные *Striatifera* и разнообразные толстостворчатые *Gigantella*, наряду с которыми роль мелких брахиопод незначительна. Зато в тарусском и стешевском горизонтах именно мелкие продуктиды составляют основную часть комплекса (*Dictyoclostus*, *Pugilis*, *Antiquatonia*, *Productus*, *Eomarginifera* и др.). Это отличие в типе фауны тем более удивительно, что литологическая граница между веневскими и тарусскими слоями устанавливается в каждом обнажении с трудом, — настолько одна толща известняка похожа на другую (Швецов 1932, стр. 104). Каких-либо следов перерыва между этими горизонтами нет, если не считать слоя известняка с ризоидами стигмарий, развитого в юго-западной части Подмосковного бассейна и иногда замещающегося в районе Калуги и далее на запад небольшим прослоем песка.

Чтобы найти ответ на вопрос о причинах обособленности комплекса семиретикулятных продуктид нижнесерпуховской толщи от такового веневской и протвинской, необходимо установить: 1) что представляют собой эти различия? Являются ли формы этих горизонтов резко отличными или же их можно рассматривать как последовательные звенья одной эволюционной цепи форм? В первом случае возникает вопрос, откуда же пришли эти чуждые элементы фауны и чем это вызвано, во втором случае — в чем же заключалась разница в факторах внешней среды, имевшая место во время отложения этих горизонтов, которая привела в конце концов к смене фауны?

Таким образом, второй вопрос, который неизбежно нужно разрешить, если мы хотим понять причину смены фауны, это — 2) восстановление физико-географических условий среды указанных горизонтов, т. е. палеогеографии и истории развития бассейна. Именно в изменении условий внешней среды и в тех новых факторах, которые в ней появились по сравнению с предыдущим временем, можно найти ключ к пониманию судьбы фауны, населявшей этот бассейн, — ее вымирание и смену новыми пришельцами или, наоборот, — ее процветание и быструю эволюцию.

Ответить на первый вопрос по отношению к рассматриваемой группе продуктид не представляет труда. На рис. 65 и рис. 117 можно видеть, что такие нижнесерпуховские виды, как *P. pugiliformis*, *P. luzhkiensis*, *P. tarussensis*, *P. moshkovensis*, *A. prikschiana*, *A. khimenkovi*, — имеют самые близкие родственные связи с окскими видами, которые можно считать за их непосредственных предков. Однако все окские представители подмосковной ветви *Antiquatonia* имеют органическое распространение — они встречаются или в определенных фациях, как *A. senegensis*, или приурочены к узким географическим областям, как *A. prikschiana* и *A. kotlukovi*. В противоположность этому, *A. khimenkovi*, появившаяся в тарусское и особенно широко распространившаяся в стешевское время, обитала в большом количестве экземпляров на всей территории Подмосковного бассейна и, возможно, даже за его пределами.

Примеры тесной связи веневской фауны с серпуховской можно привести и из других групп брахиопод. Так, непосредственно связаны представители рода *Gigantella* (Сарычева 1928, стр. 63) и, в частности, *G. latissima* (Sow.) встречается в обоих горизонтах, не отличаясь иногда даже разновидностями (*G. latissima* var. *prisca* Sar.). Близко родственными являются спириферы группы *Sp. trigonalis* Mart. (Семихатова 1936, стр. 195, и 1939, стр. 322). По фораминиферам эти горизонты настолько сходны, что Раузер-Черноусова (1943, стр. 32) считает возможным объединить их в верхневизейский подъярус и выделить для них общие руководящие формы. Приведенные примеры с достаточной ясностью свидетельствуют о близком родстве фауны веневского и тарусского горизонтов, и, несомненно, количество этих родственных форм будет все увеличиваться по мере изучения других групп подмосковной каменноугольной фауны.

С другой стороны, выше указывалось (стр. 163 и 270), что такие характерные серпуховские виды, как *D. semireticulatus*, *D. pinguis*, *A. hindi*, *A. costata*, являются, по видимому, формами пришлыми, развившимися за пределами подмосковного нижнекаменноугольного моря. Они появлялись здесь только в тарусское или даже позднее — в стешевское время.

Что касается родственных связей нижнесерпуховских видов *Dictyoclostus* и *Antiquatonia* с протвинскими, то здесь картина еще более ясная. Все протвинские виды этих родов представляют собой или 1) непосредственно переходящие из стешевских слоев формы, как, например, *D. pinguis*, *P. pugiliformis*, *A. costata*, или же 2) они являются прямыми потомками стешевских форм, часто связанные с ними переходными формами, как это известно, например, в отношении *A. tadenkensis*, *A. kremenskensis*, *A. abrami*.

На близкую связь протвинских спириферид с нижележащими указывает Семихатова (1939, стр. 324). Об этом же свидетельствует, по данным Шульга-Нестеренко, фауна мшанок (1942, стр. 114). Наблюдается близкая связь некоторых элементов протвинской фауны не только с населением непосредственно подстилающего ее стешевского горизонта, но также и с тарусскими формами (*D. moshkovensis*) и со многими окскими формами, часто перешедшими сюда после перерыва в нижнесерпуховское время без изменения. Я имею в виду появление в основании протвинских слоев *Striatifera striata* (Fisch.) и разнообразных *Gigantellae*, которые вместе со *Striatiferae* процветали в начале и в конце протвинского времени. Мшанка *Fenestella chotoschinensis* Sch.-Nest. также перешла сюда без изменения из веневских слоев (Шульга-Нестеренко 1942, стр. 114). Вообще говоря, протвинскую фауну можно охарактеризовать кратко, как обедненную фауну нижележащих визейских слоев.

В группе протвинских семиретикулятных продуктид имеется только один вид — *P. pugiloides*, который может быть отнесен к категории вновь

появившихся форм, не связанных с существовавшими на этой территории ранее. Появление некоторых новых форм можно отметить и по другим группам фауны. Так, например, здесь встречаются своеобразные *Gigantella edelburgensis* (Phill.), имеющие очень широкое мировое распространение в самых верхах нижнего карбона (Сарычева 1928). Раузер-Чернусова отмечает появление новых элементов среди фораминифер — *Eostafella protvae* Raus., *Bradyina* ex gr. *cribriostomata* Raus. et Reitl., которые указывают на близость с намюрскими формами из горизонта со *Stafella antiqua* Dutk.

Таким образом, в протвинское время, хотя и в незначительном размере, но все же наблюдалось проникновение на территорию подмосковных каменноугольных морей новой фауны.

Ответ на второй вопрос — об истории развития бассейна, нарисованной не в общих чертах, а с необходимой детальностью, дать очень трудно, да это и не входит в задачу настоящей работы. Поэтому приходится удовлетвориться кратким изложением истории развития бассейна, которое было дано выше при описании стратиграфии. Его необходимо дополнить только некоторыми данными, проливающими свет на вопрос о причинах различий комплексов фаун и различных горизонтов.

Вопросы о приуроченности определенных комплексов фауны к мелководным или более глубоководным фациям карбона имеют для понимания геологической истории этой области особенно важное значение в связи с неустойчивостью здесь морского режима. Аналогичные вопросы рассматривались Швецовым для карбона южного крыла бассейна (1932), когда он отметил следующие признаки мелководности фаунистических комплексов: «1) избытие колониальных кораллов; 2) подавляющее количество исключительно крупных и толстостенных продуктид; 3) обилие макроскопически крупных фораминифер» (1932, стр. 99). Более глубоководный тип фауны, по Швецову, характеризуется следующими особенностями: 1) большое развитие мелких тонкостворчатых брахиопод; 2) резкое сокращение колониальных кораллов и крупных фораминифер.

Очень близкое этому пониманию мелководности гигантеллового комплекса и относительно большей глубоководности фауны мелких брахиопод серпуховского типа имеется у Янишевского (1935а) и у Железковой (1938). Специфические условия каменноугольного бассейна Ленинградской области, значительно ближе расположенной к его окраине, чем более южные районы, позволили обоим авторам наблюдать миграцию фаций в горизонтальном направлении и отметить в отложениях одного возраста нахождение мелководного гигантеллового комплекса (окского типа) и более глубоководного комплекса мелких брахиопод (серпуховского типа). По наблюдениям Янишевского (1935а, стр. 8) и характер последнего типа фауны и особенности породы, в которой она включена, согласно свидетельствуют «об условиях спокойного образования осадков, вероятно на более значительных глубинах моря, до которых не достигали волны морского прибоя». Железкова также соединяет оба эти свойства среды и говорит о «глубоко- или спокойно-водной фации» толщи «в».

Еще более стройную картину смены и миграции фаций каменноугольного бассейна на территории северо-западного крыла Подмосковной котловины дает Геккер (1940). Он рисует «смену глубоко- (тихо-) водных комплексов форм мелководными» в двух направлениях — горизонтальном и вертикальном таким образом, что «в идеальном случае известняковый «клин» морских отложений должен иметь вид вложенных друг в друга футляров, где наружные футляры соответствуют более мелководным отложениям, а внутренние — более глубоководным, отлагавшимся более

далеко от берега» (стр. 114). Автор приходит к очень важному выводу, что «многие изменения в составе фауны, которые наблюдаются в следующих друг за другом слоях нижнего карбона, представляют изменения, связанные не с вымиранием одних форм и возникновением новых, а с передвижками фауны по дну моря, причем в поле зрения наблюдателя попадает фауна, обитавшая в предшествующее время в ином месте (стр. 115).

Поддерживая разделение комплексов фауны на «глубоководные» и «мелководные», Геккер, однако, указывает, что эти понятия не обнимают всего разнообразия вымерших биоценозов. Кроме того, нижнекаменноугольное море не могло в этой области иметь значительную глубину. Поэтому «тот особый облик (сравнительно небольшие размеры и тонкостенность раковин)... свидетельствует скорее о большей тиховодности, вдали от берега, биотопов, населенных этой фауной. В иных случаях подобная «тиховодная» фауна встречалась и в неглубоких прибрежных водах, но лишь тогда, когда они были частично изолированы от открытого моря» (стр. 113).

Наконец, автор отмечает также чрезвычайно важный для дальнейших рассуждений факт, что к мелководным и часто даже прибрежным фациям морских осадков приурочено нахождение большого количества различных следов роющих организмов. Обычно эти следы или игнорировались другими исследователями, или истолковывались неправильно, как отпечатки морских водорослей (например, Швецов 1932).

Как видно из приведенного краткого литературного обзора, понятие о «мелководном комплексе фауны», как правило, связывалось с наличием крупных гигантелл и колониальных кораллов, тогда как относительная «глубоководность фауны» всегда отождествлялась с комплексом мелких брахиопод серпуховского типа. Только в работе Геккера имеются указания на возможность существования на дне моря более сложных фациальных условий, не укладывающихся в трафаретное определение «глубоководность» и «мелководность».

О неправильности во многих случаях использования комплекса мелких брахиопод серпуховского типа, как критерия для установления глубоководности или тиховодности данной части бассейна, было указано мною в специальной статье (Сарычева 1940). Там же был приведен ряд примеров, когда очень тонкостворчатые брахиоподы в большом количестве обитали в явно крайне мелководных областях моря почти во всех горизонтах нижнего карбона. Очевидно, что единообразная схема для расшифровывания условий обитания отдельных комплексов фауны не может применяться одинаково во всех случаях.

Насколько сложна задача восстановления условий среды обитания тех или иных морских ископаемых, можно судить по данным экологии современного морского населения. На отдельные биоценозы влияют не только глубина, характер морского дна, сила движения воды и прочие абиотические факторы, но также и биотические в виде хищников или, наоборот, организмов (животных или растений), присутствие которых, как например, зарослей водорослей или рифостроящих кораллов, благоприятствует богатому развитию жизни на данном участке дна. Бесконечное разнообразие биоценозов на небольших, сравнительно, областях морского дна очень характерно для населения современных морей. Несомненно, что в теплом море каменноугольного времени условия обитания фауны были не менее разнообразны.

Невозможно проследить в ископаемом состоянии все фации морского дна со всеми приуроченными к ним биоценозами. То, что дают геологические наблюдения, это лишь случайно выхваченные мелкие пятна беско-

нечно малого размера по сравнению со всей громадной территорией бывшего моря.

Вальтер (J. Walther 1897, стр. 223) обращает внимание на громадное значение того факта, что все донные организмы имеют планктонные личинки. Бесчисленные миллионы личинок разнообразнейших организмов непрерывным дождем падают на дно во всех областях моря, независимо от того, каковы там условия обитания. Только ничтожно малая часть этих личинок попадает в такие условия, которые благоприятны для их дальнейшего развития. Но когда эти условия обеспечены, сразу развивается весь тот специфический комплекс фауны, который является характерным для данной фауны. Это явление имеет в нашем случае, мне кажется, исключительно важное значение и позволяет лучше понять причины той смены фаун, вопрос о которой мы перед собой поставили выше.

Тот факт, что многие представители серпуховской фауны имеют непосредственные родственные связи с окскими, а через них и с турнейскими формами, неопровержимо свидетельствует, что они развивались на территории Подмосковной котловины. А то обстоятельство, что все же основная масса фауны в окское время резко отличается от серпуховской, так что семиретикулятные продуктиды в ней совершенно теряются или приурочены только к определенным фаунам, говорит о том, что те области бассейна, где эти группы были господствующими так, как это наблюдается для серпуховских слоев, нам неизвестны.

Описанное Геккером и другими авторами явление миграции фауны, которое удастся отчетливо наблюдать в карбоне северо-западного крыла Подмосковной котловины, как нельзя лучше иллюстрирует сказанное.

При таком понимании истории развития каменноугольной фауны делается понятным, почему в тульских слоях наблюдается «серпуховский тип» мелких брахиопод, пропавших в дальнейшем почти совсем в течение длительного периода из сферы наших наблюдений, точно так же, как исчезли на время почти всего серпуховского века стриастиферы и крупные толстостворчатые гигантеллы, вновь появившиеся в нашей области только в протвинских отложениях.

Несомненно, оба эти комплекса фауны все время существовали и развивались в одном и том же бассейне, но в разных его частях, и нельзя говорить о вытеснении одной фауны другой, о ее смене и т. д., придавая этому изменению возрастное, стратиграфическое значение. В действительности происходило, повидимому, только территориальное перемещение мест обитания, благоприятных для данной группы, вызванное изменением очертания бассейна и одновременно с этим и других его физико-географических условий.

Если бы изучить детально местонахождения редких остатков «фауны мелких брахиопод» в тульское, алексинское, михайловское и веневское время, сопоставляя их с условиями местонахождений сходного типа фауны в серпуховских отложениях, возможно было бы составить общее представление о тех условиях бассейна, которые были благоприятны для этой группы животных. Анализ местонахождений «гигантелловой фауны» в отложениях разного возраста, с другой стороны, мог бы помочь восстановить также условия, благоприятные для этой группы.

На современном уровне наших знаний можно наметить ответ на этот вопрос только в самых общих, схематических чертах.

Из особенностей залегания изученной группы семиретикулятных продуктид следует отметить: 1) частую приуроченность их к отложениям, обогащенным глинистым материалом. Это наблюдается одинаково в слоях разного возраста — в тульских (*P. subscoticus*) и в михайловских

(*P. schwetzeri* и *P. rossicus* встречаются почти исключительно в глинистом известняке). *A. serenensis* встречается во всех горизонтах окской свиты, но преимущественно там, где имеется примесь терригенного материала. Особенным богатством фауны отличаются мергеля и некоторые глины стешевского возраста.

2) Не менее часто описанные формы, особенно те из них, которые обладают более массивной раковинной, приурочены к криноидным породам — известнякам и мергелям.

3) В массивных известняках они встречаются спорадически, гнездами, в глинистых породах — прослойками и линзами, среди которых можно различить два типа. Одни, встречающиеся особенно часто, представляют собой скопление сильно смятой, разломанной и раздробленной ракуши. Раковины и их обломки располагаются в полном беспорядке, без каких-либо следов ориентировки. Местами остатки фауны образуют крупно обломочный детрит. Значительно реже встречаются прослой фауны, где раковины имеют более полную сохранность. Они хотя и бывают также раздавлены, но большое количество раковин лежит брюшной створкой книзу. Обычно хорошо сохраняются здесь и их длинные иглы, протягивающиеся на расстояние до 4—5 см. По составу фауна как в первых, так и во вторых прослоях очень разнообразна, но всегда имеются 1—2 преобладающих вида, которые создают основной фон в данном местонахождении. Этими видами наиболее часто среди продуктид бывают: *A. khi-menkovi*, *Eomarginifera lobata* (Sow.), *E. longispina* (Sow.), *Prod. concinnus* Sow. Мшанки, приуроченные к прослоям второго типа, имеют обширные неразорванные сетки, на которых можно бывает видеть и более массивное основание колоний.

4) Нередко наблюдается приуроченность многочисленной фауны очень тонкостворчатых форм и однородного видового состава к микрослоистым породам (например, *A. serenensis* в михайловских надстигмариевых слоях) или к осадкам, находящимся в непосредственной близости к микрослоистым (например, *A. kremenskensis* в основании протвинского горизонта).

5) В известняках детритовых или микрослоистых, в которых встречаются прослой и гнезда описанных продуктид, очень распространены многочисленные и очень разнообразные, хорошо сохранившие свою текстуру следы роющих организмов, пересекающие всю породу в разных направлениях (Сарычева 1940, табл. III, IV, стр. 133).

Этот краткий анализ особенностей залегания изученных продуктид приводит к тому же выводу, что и рассмотрение их морфологического строения, т. е. что они обитали в тиховодных, относительно мелких бассейнах.

Чем же отличались эти условия от тех, которые существовали в окское время и в которых обитали не мелкие брахиоподы и, в частности, многочисленные семиретикулятные продуктиды, а *Striatifera* и крупные *Gigantella*?

Литологический анализ наиболее распространенных типов пород окской свиты, произведенный Швецовым и Бириной (1935), с очевидностью показывает, что в это время на доступной для наблюдения территории каменноугольного бассейна были условия, крайне неблагоприятные для существования интересующей нас группы семиретикулятных продуктид. А именно — здесь постоянно происходило взмучивание осадка волнениями, иногда достигавшими значительной силы (образование сингенетических брекчий), которые, конечно, не были благоприятны для существования не только тонкостворчатых мелких *Antiquatonia*, но и более массивных *Dictyoclostus*. Естественно, что они мигрировали

в те участки бассейна, где не было на дне сильных движений воды, где осадок отлагался спокойно, образуя микрослоистые породы, кишевшие многочисленными роющимися в илу и питающимися детритом животными. Отсюда в планктон поступало множество личинок, погибавших, когда они попадали на дно с взмучивающимся время от времени осадком, и развивающихся в большом количестве повсюду, где этих неблагоприятных условий не было.

Данные Швецова и Бириной о строении и происхождении известняков окской свиты косвенным образом подтверждают вывод, сделанный на основании других фактов, о том, что основные формы серпуховской фауны могли существовать только в достаточно спокойной воде.

Остается остановиться кратко на приуроченности описанных форм к осадкам, обогащенным глинистым материалом.

Изучение населения современных морей показывает (Hesse, Allee, Schmidt 1937, стр. 172—3), что наиболее богатая жизнь наблюдается в литоральных областях тех морей, куда впадают крупные реки. Так, кристально-чистые воды у берегов восточной Африки чрезвычайно бедны жизнью, тогда как Японское море, особенно вдоль берегов Китая, является одним из наиболее богатых жизнью мест во всем мире, так же как и все побережье южной Азии, откуда впадают в океан многочисленные реки. Реки несут большое количество растворенного азота в виде разных солей, который очень нужен для произрастания фитопланктона, являющегося прямо или косвенно основной кормовой базой всего животного населения океана. Обилие планктона определяет и обилие остальной жизни. Но реки несут кроме растворенного материала также и взвешенный, который отлагается в виде песчано-глинистых образований на дне моря. Там, где отлагались пески, условия для обитания брахиопод были, повидимому, неблагоприятны, и остатки раковин находятся в них в виде исключения, и то главным образом тогда, когда имеются не чистые пески или песчаники, а известковистые, реже глинистые.

Но область отложения глинистого материала, как уже отмечалось выше, была особенно благоприятна для обитания мелких продуктид типа *A. serenensis*, *A. khimenkovi* и т. д. Даже относительно крупные формы, как *P. subscoticus*, *P. schwetzeri*, *P. rossicus*, приурочены преимущественно к глинам или к осадкам с примесью глинистого материала.

Глины, несомненно, отлагались в тех областях моря, где на дне не было сильных движений воды.

Все это еще раз свидетельствует о том, что интересующие нас формы предпочитали обитать в условиях со слабым движением воды на дне, в противоположность гигантеллово-стриатиферовому окскому комплексу брахиопод, способному существовать в условиях значительных волнений.

Таким образом, можно считать установленным, что в каменноугольном бассейне одновременно существовали и развивались несколько довольно стенофациальных комплексов продуктид. Детальное восстановление характера этих биоценозов требует еще большой работы и должно явиться одной из очередных задач в изучении нашего карбона.

Однако было бы неправильным свести все разнообразие комплекса каменноугольной фауны только к фациальным различиям отдельных областей бассейна. Выше было показано, что на состав фауны оказывало влияние также и проникновение на изучаемую территорию чуждых элементов фауны, проходивших свое основное развитие в других бассейнах и мигрировавших сюда в связи с усилением сообщения между этими бассейнами. Но этот вопрос является настолько большим и широким по охватываемому им материалу (тектоника, палеогеография и т. д.), что рассмотрению его должна быть посвящена специальная работа.

## ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ОПИСАННЫХ ВИДОВ ПО ВНЕШНИМ ПРИЗНАКАМ

- I.— Сильно выпуклая раковина с отчетливой радиальной ребристостью. На висцеральной части обеих створок концентрические морщины, образующие при пересечении с радиальными ребрами характерный сетчатый орнамент, выраженный то более, то менее интенсивно. На ушках радиальная и концентрическая скульптура отсутствует, иглы рассеяны на всей брюшной створке и образуют изогнутый ряд у основания ушек. В пучки иглы не группируются. . . . . *Antiquatonia*
- II.— Сетчатый орнамент на висцеральной части выражен более или менее отчетливо. Концентрические морщины на ушках развиты особенно интенсивно. Ряд игл у основания ушек отсутствует, иглы на всей брюшной створке, на ушках они образуют пучки или ряды. . . . . *Dictyoclostus* и *Pugilis*.

### I. *Antiquatonia*

- 1 а.— Раковина не менее 30 мм в ширину . . . . . 2  
 б.— Раковина небольшая или маленькая, не более 30 мм в ширину . . . . . 10
- 2 а.— Раковина квадратного очертания или вытянута в длину. Брюшная створка сильно выпуклая в висцеральной части и слабо в лобной. Бока створки крутые, почти параллельные . . . . . 3  
 б.— Раковина вытянута в ширину, ушки обширные, цилиндрически свернутые . . . . . 7
- 3 а.— На всем протяжении брюшной створки имеется отчетливый синус . . . . . 4  
 б.— Отчетливый синус отсутствует . . . . . 6
- 4 а.— Раковина довольно крупная, 40—60 мм в длину и ширину . . . . . 5  
 б.— Раковина небольшая, 30—35 мм в ширину. Радиальная ребристость тонкая, правильная, 12—14 ребер на 10 мм в средней части раковины. Хорошо развитые ушки ограничены то более, то менее интенсивно развитой косой складкой, по которой ушки обычно обламываются. На брюшной створке редкие крупные иглы. Они располагаются также в виде ряда на складке, ограничивающей ушки. Спинная створка коленчатая, имеется отчетливый иногда длинный шлейф.  
 Стешевский горизонт, часто; тарусский — реже . . . . . *Antiquatonia insculpta* (M.-W.). Стр. 202
- 5 а.— Ребристость тонкая, правильная на всем протяжении раковины, в среднем 12 ребер на 10 мм. На брюшной створке редкие крупные иглы. У основания хорошо развитых ушек то более, то менее интенсивно развитая складка, на которой располагается ряд крупных игл. Обычно по этой складке ушки бывают обломаны. Спинная створка коленчатая, шлейф короткий.  
 Стешевский горизонт, встречается спорадически . . . . . *Antiquatonia hindi* (M.-W.). Стр. 171
- б.— Ребристость грубая, правильная, на средней части раковины 6—8 ребер на 10 мм. В остальных признаках форма похожа на *Antiquatonia hindi*.  
 Стешевский горизонт, очень редко . . . . . *Antiquatonia sulcata* (Sow.). Стр. 186
- 6 а.— Ребристость правильная, тонкая, нерезко выпуклая, в среднем 12 ребер на 10 мм. Иглы на брюшной створке редкие. Отсутствие синуса часто связано с повреждениями брюшной створки в молодом возрасте. Остальные признаки см. 5 а . . . . . *Antiquatonia hindi* (M.-W.). Стр. 171
- б.— Ребристость грубая, очень выпуклая, 8—11 ребер на 10 мм. На брюшной створке крупные иглы в значительном количестве.  
 Стешевский горизонт, довольно редко . . . . . *Antiquatonia hindi* (M.-W.) var. *aspera* v. n. Стр. 185



- 7 а.— Ребристость очень выпуклая, грубая, у лобного края 3—4 ребра на 10 мм. в средней части раковины 6—9. Синус резкий, в нем обычно выклиниваются 1—2 ребра. Концентрические морщины на висцеральной части резкие. Ушки ограничены более или менее резкой складкой с рядом крупных игл на ней. Обе створки очень тонкие. Спинная створка коленчатая. Шлейф разной длины. Тарусский и особенно стешевский и протвинский горизонты, довольно часто. *Antiquatonia costata* (Sew.). Стр. 189
- б.— Ребристость не такая грубая . . . . . 8
- 8 а.— Раковина не менее 40 мм ширины . . . . . 9
- б.— Раковина не более 35 мм ширины. Радиальная ребристость тонкая, правильная, в среднем 12—14 ребер на 10 мм в средней части раковины. На брюшной створке редкие крупные иглы. Обширные ушки ограничены косой складкой, на которой расположены крупные иглы. Стешевский горизонт, часто; тарусский горизонт — реже . . . . . *Antiquatonia insculpta* (M.-W.). Стр. 202
- 9 а.— Раковина довольно крупная, свыше 60 мм шириной. Радиальная ребристость правильная, тонкая на всем протяжении — на передней половине раковины на 10 мм 12—13 ребер. Ушки очень обширные, цилиндрически свернутые, ограниченные отчетливой, но нерезкой складкой с рядом крупных игл на ней. Спинная створка коленчатая. Тульский горизонт, редко. . . . . *Antiquatonia hindi* (M.-W.) var. *ustyensis* var. nov. Стр. 183
- б.— Раковина не свыше 50 мм шириной. Радиальные ребра довольно грубые, постепенно расширяющиеся к переднему краю, где на 10 мм 5—8 ребер. Ушки обширные, цилиндрически свернутые. Складка, ограничивающая их, отчетливая, но не резкая. Спинная створка коленчатая, шлейф разной длины. Тарусский горизонт, часто; стешевский — изредка. . . . . *Antiquatonia nerutshensis* sp. nov. Стр. 195
- 10 а.— Скульптура на раковине выражена резко . . . . . 12
- б.— Радиальная и концентрическая скульптура неотчетливые. Раковина округлой, почти шаровидной формы. . . . . 11
- 11 а.— На расстоянии 10 мм от кардинального края на 10 мм 9—10 ребер. У лобного края ребристость сглаживается. В местах прикрепления довольно многочисленных игл ребра вздуваются. У основания ушек косой ряд игл, складка на створке в этом месте отсутствует. Спинная створка слабо вогнутая, неколенчатая, шлейфа нет. Исключительно чернышинский горизонт, нередко . . . . . *Antiquatonia znamenskensis* (Liss.). Стр. 209
- б.— На расстоянии 10 мм от кардинального края на 10 мм 14—15 ребер, к лобному краю они расширяются (7—9 ребер), но совсем не сглаживаются. В местах прикрепления игл на брюшной створке ребра не вздуваются. У основания ушек слабо выраженная бороздка и косой ряд некрупных игл. Спинная створка коленчатая, имеется шлейф. Протвинский горизонт, редко. . . . . *Antiquatonia tadenkensis* sp. nov. Стр. 248
- 12 а.— Ребристость на лобной части раковины грубая (4—8 ребер на 10 мм), резко отличная от тонкой ребристости (12—20 ребер на 10 мм), на висцеральной части . . . . . 15
- б.— Ребристость на всей раковине относительно грубая — на 10 мм 8—12 ребер на висцеральной части и 6—9 на лобной . . . . . 14
- в.— Ребристость на всем протяжении тонкая, ребра расширяются по направлению к лобному краю очень постепенно — на висцеральной части на 10 мм 15—20 ребер, у лобного края — не менее 10 . . . . . 13
- 13 а.— На расстоянии 10 мм от кардинального края на 10 мм 16—24 ребрышка. Раковина маленькая, округлого очертания, длина и ширина 15—18 мм. Тонкие иглы в значительном количестве на всей брюшной створке и образуют изогнутый ряд из 5—9 игл у основания ушек. Спинная створка слегка коленчатая. Мелководные фации тульского, алексинского и михайловского горизонтов, часто. . . . . *Antiquatonia serenensis* sp. nov. Стр. 213
- б.— На расстоянии 10 мм от кардинального края на 10 мм 15—17 ребрышек. Раковина маленькая, отчетливо вытянутая в ширину, которая достигает 20—24 мм (длина 16—18 мм). Иглы на всей брюшной створке в довольно значительном количестве и образуют короткий ряд из 4—5 игл у основания ушек. Спинная створка резко коленчатая. Веневский горизонт северо-западного крыла Подмосковного бассейна . . . . . *Antiquatonia kotlukovi* sp. nov. Стр. 225
- 14 а.— Маленькая раковина не свыше 20 мм в длину и ширину. Брюшная створка с крутыми параллельными боковыми склонами и отчетливым синусом. Реб-

ристость выпуклая, очень ровная, у лобного края в 10 мм 7—9 ребер. В синусе наблюдается выклинивание ребер. Тонкие иглы на брюшной створке в значительном количестве, но сохраняются редко. Ушки ограничены отчетливой бороздкой с рядом игл по ее краю. Концентрическая скульптура очень слабая. Спинальная створка резко коленчатая.

Протвинский горизонт, часто.

- ..... *Antiquatonia kremenskensis* Sar. Стр. 251
- б.— Маленькая раковина 16—18 мм длины и ширины. Синус на брюшной створке отсутствует. Ребристость относительно грубая — в 10 мм от кардинального края на 10 мм 10—11 ребер, у лобного края 6—7 ребер. Концентрическая скульптура очень слабая. Редкие иглы на брюшной створке, как правило, не сохраняются.
- Протвинский горизонт, нередко.
- ..... *Antiquatonia abrami* sp. nov. Стр. 254
- в.— Маленькая раковина 16—18 мм ширины и длины, имеется синус. Ребристость грубая — в 10 мм от кардинального края на 10 мм 8—9 ребер, у лобного — 6. Концентрические морщины резкие, около 10 на висцеральной области.
- Протвинский горизонт, редко.
- ..... *Antiquatonia abrami* sp. nov. var. *protvensis* var. nov. Стр. 259
- 15 а.— Раковина более 20 мм в длину и ширину . . . . . 16
- б.— Маленькая раковина не более 15—16 мм в длину и 18—20 мм в ширину. На висцеральной части на 10 мм 13—15 ребер, у лобного края 7—8. Ширина отдельных ребер в лобной половине неодинакова. Концентрические морщины нерезкие. Иглы на брюшной створке в значительном количестве. У основания ушек косою ряд из 5—8 редко сидящих игл. Спинальная створка коленчатая. Северо-западное крыло Подмосковного бассейна в веневском и тарусском горизонтах часто, стешевском — редко . . . . . 17
- ..... *Antiquatonia prikschiana* (Jan.). Стр. 221
- 16 а.— Ребра на висцеральной части тонкие — в 10 мм от кардинального края на 10 мм — 12—20 ребер. Концентрические морщины отчетливые, правильные, в количестве 10. . . . . 17
- б.— На 10 мм от кардинального края 10—12 ребер, у лобного края 4—7. На верхней половине раковины ширина отдельных ребер неодинакова. Концентрические морщины неправильные, нерезкие. Обычно имеется синус. Иглы в значительном количестве рассеяны на всей брюшной створке и ограничивают в виде ряда из 5—12 игл ушки, отделенные, кроме того, более или менее глубокой бороздкой. Спинальная створка коленчатая. Форма очень изменчивая во всех признаках.
- Тарусский и стешевский горизонты, повсюду в большом количестве . . . . .
- ..... *Antiquatonia khimenkovi* (Jan.). Стр. 228
- 17 а.— В 10 мм от кардинального края на 10 мм 16—20 ребер. Концентрические морщины тонкие, при пересечении с ними ребра не вздуваются — сетчатый орнамент на висцеральной части раковины очень тонкий. Отчетливый синус отсутствует.
- Стешевский горизонт на р. Волге, в большом количестве . . . . .
- ..... *Antiquatonia gracilis* (Jan.). Стр. 239
- б.— В 10 мм от кардинального края на 10 мм 12—15 ребер. Концентрические морщины резкие, грубые, при пересечении с ними ребра вздуваются, образуя грубый сетчатый орнамент. Имеется отчетливый синус.
- Стешевский горизонт, в бассейне р. Шани на южном крыле Подмосковного бассейна.
- ..... *Antiquatonia gracilis* (Jan.) var. *bordukovensis* var. nov. Стр. 244

## II. *Dictyoclostus* и *Pugilis*

- 1 а.— Радиальная скульптура из ребер и продольных складок разной интенсивности, возникающих у основания игл преимущественно в передней половине брюшной створки. На лобном крае спинной створки пластинчатая зона . . . . . *Pugilis* 3
- б.— Радиальная скульптура только из ребер, радиальные складки отсутствуют. Пластинчатых образований на лобном крае спинной створки нет . . . . . *Dictyoclostus* 2
- 2 а.— Крупная раковина (около 70 мм длины и ширины) с равномерно выпуклой брюшной створкой. Макушечный угол 90°. Иглы рассеяны по всей раковине и не образуют пучка на ушках. Спинальная створка слабо вогнутая.
- Тарусский горизонт, очень редко. . . . .
- ..... *Dictyoclostus semireticulatus* (Mart.). Стр. 94
- б.— Крупная раковина (65—75 мм в длину и ширину) со слегка коленчатой брюш-

- ной створкой. Макушка плоская, широкая, с широким синусом. Макушечный угол 105—110°. Крупные иглы рассеяны на брюшной створке и образуют большой пучок на ушках. Спинная створка коленчатая.
- Криноидные фашии стешевского и протвинского горизонтов, часто . . . . .
- . . . . . *Dictyoclostus pinguis* M.-W. var. *munda* var. nov. Стр. 94
- v.— Длина и ширина около 50 мм. Пучок игл на ушках из трех отчетливых коротких рядов. Остальные признаки, как у *D. pinguis* M.-W. var. *munda* var. nov. Михайловский горизонт, очень редко . . . . .
- . . . . . *Dictyoclostus pinguis* M.-W. var. *minor* var. nov. Стр. 103
- 3 а.— На всей брюшной створке в местах прикрепления игл ребра вздуваются и образуют короткие продольные складочки. В передней половине продольные складки интенсивные. Иглы в значительном количестве на всей брюшной створке. . . . . 4
- б.— На задней половине раковины в местах прикрепления игл ребра не вздуваются и продольных складок здесь не образуется — они ограничиваются только передней половиной створки. Иглы, напротив, сосредоточены в висцеральной половине створки и на передней редки . . . . . 5
- 4 а.— Раковина свыше 40 мм в длину и ширину. Иглы на концах ушек сгруппированы в пучок. Спинная створка слабо вогнутая с интенсивно развитой пластинчатой зоной. Стешевский горизонт, часто. . . . .
- . . . . . *Pugilis serpukhovensis* sp. nov. Стр. 110
- б.— Раковина около 30 мм в длину и ширину. Иглы на ушках образуют 2 ряда из 4—5 игл. Спинная створка нерезко коленчатая, пластинчатая зона развита слабо. Веневский и тарусский горизонты северо-западного крыла Подмосковского бассейна, часто. . . . .
- . . . . . *Pugilis pugiliformis* (Jan.). Стр. 145
- 5 а.— Продольные складки, отходящие от основания игл в лобной половине брюшной створки, развиты интенсивно. . . . . 6
- б.— Продольные складки развиты слабо и на некоторых экземплярах очень неясны. . . . . 11
- 6 а.— Брюшная створка с более или менее отчетливым синусом . . . . . 7
- б.— Брюшная створка сильно выпуклая, нерезко коленчатая. Синус отсутствует. Многочисленные иглы только на задних  $\frac{2}{3}$  раковины и резко увеличивают свой диаметр с возрастом. На ушках иглы образуют пучок. Спинная створка слабо вогнутая, пластинчатая зона развита. Михайловский горизонт, наиболее мелководные фашии, довольно часто. Единичные, несколько уклоняющиеся от типичных, экземпляры в алексинском и веневском горизонтах. На северо-западном крыле очень редко в слоях веневско-тарусского возраста . . . . .
- . . . . . *Pugilis schwetzeri* sp. nov. Стр. 132
- 7 а.— Раковина около 40 мм длины и ширины. . . . . 8
- б.— Раковина около 30 мм длины и ширины, округлого очертания. Брюшная створка умеренно и равномерно выпуклая, спинная слабо вогнутая. Ребристость довольно грубая (на висцеральной части 9—11 ребер на 10 мм). Концентрические морщины отчетливые, но неправильные. Иглы на брюшной створке редкие, один ряд их отходит от кардинального края на ушки. Пластинчатая зона выражена интенсивно. Стешевский горизонт, довольно редко. . . . .
- . . . . . *Pugilis luzhkiensis* sp. nov. Стр. 152
- 8 а.— Ребристость в умбоальной и лобной частях раковины более тонкая, чем в середине створки — в 20 мм от кардинального края на 10 мм 10—11 ребер, у перелюбого края 16—18 . . . . . 9
- б.— Ребристость по направлению к лобному краю не становится более тонкой . . . . . 10
- 9 а.— Продольные складки, возникающие у основания игл, по направлению к лобному краю постепенно сглаживаются. Ребристость в средней части раковины значительно более грубая, чем у лобного и кардинального краев. На ушках пучок из 10—12 игл. Стешевский горизонт, редко. . . . .
- . . . . . *Pugilis pugilis* (Phill.). Стр. 107
- б.— Продольные складки, возникающие у основания игл, по направлению к лобному краю становятся все более интенсивными. Ребристость на всем протяжении раковины тонкая (не менее 14 ребер на 10 мм). На ушках иглы образуют ряд, отходящий от кардинального края. Протвинский горизонт, редко. . . . .
- . . . . . *Pugilis pugiloides* sp. nov. Стр. 116
- 10 а.— На расстоянии 20 мм от кардинального края на 10 мм 11—12 ребер. Иглы в довольно значительном количестве на всей брюшной створке и образуют 2 ряда на ушках. Последние при их полной сохранности ясно состоят из двух частей: 1) плоской, примыкающей к макушечным склонам, и 2) на концах —

- цилиндрически свернутой, которая и несет иглы. Спинная створка с интенсивно развитой пластинчатой зоной и редко сохраняющимся шлейфом.
- Тулский горизонт, часто. . . . . *Pugilis subscoticus* sp. nov. Стр. 118
- 6.— На расстоянии 20 мм от кардинального края на 10 мм не менее 14—16 ребер. Иглы в значительном количестве на всей брюшной створке и образуют пучок на ушках. Спинная створка слабо вогнутая с интенсивно развитой пластинчатой зоной.
- Михайловский горизонт, наиболее мелководные фашии, нередко. . . . .
- 11 а.— Раковина около 40 мм в длину и ширину. . . . . *Pugilis rossicus* sp. nov. Стр. 138
- 6.— Раковина менее 30 мм в длину и ширину. Брюшная створка равномерно выпуклая, с неясным синусом. Ребристость на всем протяжении тонкая — 15—20 ребер на 10 мм, к лобному краю сглаживается. Иглы в значительном количестве на всей брюшной створке и образуют ряд на ушках. Концентрические морщины слабые. Продольные складки, связанные со вздутиями ребер, слабые, короткие.
- Чернышинский горизонт, довольно редко. . . . .
- 12 а.— Ребристость правильная, выпуклая, отчетливая на всем протяжении раковины. . . . . *Pugilis (?) annae* sp. nov. Стр. 160
- 6.— Ребристость неправильная, слабо выпуклая, сглаживается к лобному краю и исчезает при неполной сохранности поверхностных слоев раковины. . . . . 13
- 13 а.— Иглы только на задней половине раковины в области, занятой концентрической скульптурой, которая выражена очень отчетливо. Продольные складки слабые, расплывающиеся.
- Тарусский горизонт, редко. . . . . *Pugilis tarussensis* sp. nov. Стр. 144
- 6.— Редкие иглы рассеяны по всей брюшной створке. Концентрические морщины на висцеральной части неправильные и не всегда отчетливые. Слабые продольные складки обычно сглаживаются по направлению к лобному краю.
- Протвинский горизонт, довольно часто. . . . . *Pugilis moshkovensis* sp. nov. Стр. 154
- 14 а.— Ребристость тонкая, правильная, на умбональной части 18—22 ребра на 10 мм, на всей остальной раковине 15—18 ребер. Концентрические морщины слабые даже на ушках, которые не отделяются отчетливо от висцеральной области. Иглы на брюшной створке многочисленные, на ушках образуют пучок.
- Тулский горизонт, редко. . . . . *Pugilis ninae* sp. nov. Стр. 129
- 6.— Ребристость тонкая только в умбональной части, на остальном протяжении на 10 мм 11—15 ребер. Концентрические морщины на ушках и макушечных склонах отчетливые. Иглы образуют пучок на ушках, которые довольно резко отделяются от висцеральной области и состоят из двух частей: 1) плоской, примыкающей к макушечным склонам и несущей концентрические морщины, и 2) цилиндрически свернутой, где располагаются иглы.
- Тулский горизонт, часто. . . . . *Pugilis subscoticus* sp. nov. Стр. 118

## ЛИТЕРАТУРА

- Б и р н а Л. М. 1938. К петрографической характеристике алексинской, михайловской и веневской толщ окской свиты южного крыла Подмосковного бассейна и некоторые данные по западному крылу.— Тр. Всес. н.-иссл. инст. мин. сырья, вып. 19, 60—100.
- Б о л х о в и т и н о в а М. А. 1938. Экология, палеогеография и стратиграфическая ценность гигантелл тульской толщи Подмосковного бассейна.— Тр. Моск. геол.-разв. инст. им. Орджоникидзе, т. XII, 201—262, табл. I—VIII.
- Б о л х о в и т и н о в а М. А. и З о л к и н а А. И. 1938. Палеонтологические и стратиграфические исследования карбона Дзержинского района.— Тр. Моск. геол.-разв. инст. им. Орджоникидзе, т. XII, 125—200, табл. I—VIII.
- Б о л х о в и т и н о в а М. А. и М а р к о в П. К. 1926. Фаунистическая характеристика слоев каменноугольных отложений в районе Журавлинского рудника Пермской губ.— Тр. Инст. прикл. минер. и металл., вып. 20.
- Б о р и с я к А. А. 1946. Проблема филогенеза в палеонтологии.— Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., № 6, 595—613.
- 1947. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. Акад. Наук СССР, 1—78.
- Г е к к е р Р. Ф. 1940. Работы карбоновой палеозоологической экспедиции в 1934—1936 гг.— Тр. Палеонт. инст., т. IX, вып. 4, 105—116, табл. XIII—XV.
- Д а в и т а ш в и л и Л. Ш. 1948. История эволюционной палеонтологии; от Дарвина до наших дней. Изд. Акад. Наук СССР, 1—575.
- Д а р в и н Ч. 1939. Происхождение видов путем естественного отбора. Соч., т. III, Акад. Наук СССР, 1—667.
- Ж е л е з к о в а В. Н. 1938. К вопросу о фауне брахиопод и стратиграфическом положении толщи «в» нижнекаменноугольных отложений в пределах Ленинградской области.— Лен. геол. тр., сборн. № 2, 23—33.
- Ж е л е з к о в а В. Н. и К о н ж у к о в а Е. Д. 1939. Опыт биологического исследования нижнекаменноугольных продуктид Селижарского района.— Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., № 2, 290—307.
- З ё р н о в С. А. 1934. Общая гидробиология. Биомедгиз, 1—503.
- И в а н о в А. П. 1935. Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковного бассейна, ч. I, Productidae Gray.— Тр. Моск. геол. тр., вып. 8, 3—162, табл. I—XV, рис. 1—21.
- И в а н о в А. П. и И в а н о в а Е. А. 1937. Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковного бассейна (*Neospirifer*, *Choristites*).— Тр. Палеозоол. инст. Акад. Наук СССР, т. VI, вып. 2, 1—213, табл. I—XXIII.
- И в а н о в а Е. А. 1941. О проявлениях естественного отбора на распространении и развитии некоторых брахиопод в карбоне Подмосковной котловины.— Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., № 1, 144—150.
- 1946. Об эволюции некоторых каменноугольных брахиопод.— Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., № 6, 707—713.
- 1947. Биостратиграфия среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины.— Тр. Палеонт. инст. Акад. Наук СССР, т. XII, вып. 1, 1—53.
- К р о т о в П. 1888. Геологические исследования на зап. склоне Соликамского и Чердынского Урала.— Тр. Геол. ком., т. VI.
- Л и б р о в и ч Л. С. 1946. Новая схема подразделения и корреляции карбона Донецкого бассейна (на основе распространения цефалоподовых фаун).— Мат. ВСЕГЕИ, Общ. серия, сборн. 7, 77—89.
- 1947. Гонимитовые фауны карбона СССР и их значение для стратиграфии этих отложений.— Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. геол., т. XXII (5); 51—68.

- Лисицын К. И. 1909. Фауна «известняка Чернышнина» Лихвинского и Козельского уездов, Калужской губернии. Ежег. по геол. и минер. России, т. XI, вып. 4—5, 103—126, табл. 1.
- Лихарев Б. К. 1926. О некоторых чертах строения раковины *Productus*.— Изв. Геол. ком., т. XLIV.
- 1931. Геологические исследования в Южном Тимане (с палеонтологической заметкой о некоторых *Productus* из тиманского нижнего карбона).— Тр. Всес. геол.-разв. объедин., вып. 150, 1—42.
- 1936. Пермские Brachiopoda Северного Кавказа. Семейства: Chonetidae Hall et Clarke и Productidae Gray.— Монографии по палеонтологии СССР, т. XXXIX, вып. 1, 1—151, табл. 1—XIII, рис. 1—5.
- 1938. О некоторых особенностях внутреннего строения рода *Productus* Sow. s. l.— Проблемы палеонтологии, т. IV 287—292, 11 рис.
- Милорадович Б. В. 1935. Материалы к изучению верхнепалеозойских брахиопод Северного острова Новой Земли. Тр. Арктич. инст., т. XIX, стр. 1—166, табл. I—VI, рис. 1—35.
- 1945. Некоторые данные по морфологии раковины продуктид.— Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., № 4, 485—500.
- Наливкин Д. В. 1937. Брахиоподы верхнего и среднего девона и нижнего карбона северо-восточного Казахстана.— Тр. ЦНИГРИ, вып. 99, 3—198, табл. 1—39.
- 1947. Класс Brachiopoda. Брахиоподы. Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, т. III. Девонская система, Госгеолиздат, 63—132.
- Никитин С. Н. 1890. Каменноугольные отложения и артезианские воды Подмосковского бассейна. Тр. Геол. ком., т. V, № 5, 1—182, табл. I—III.
- Раузер-Чернусова Д. М. 1943. К стратиграфии и палеогеографии визейского и намурского ярусов центральной части Русской платформы и Южного Приуралья.— Изв. Акад. Наук СССР, сер. геол., № 2, 27—35.
- Романовский Г. Д. 1878. Материалы для геологии Туркестанского края, в. 1, 1—167, табл. I—XXIX.
- Ротай А. П. Брахиоподы и стратиграфия нижнего карбона Донецкого бассейна.— Тр. Главн. геол.-разв. упр., вып. 73, 35—144.
- 1938. Стратиграфия нижнекаменноугольных отложений Кузнецкого бассейна. Тр. ЦНИГРИ, вып. 102, 1—89.
- 1941. Итоги работ в пределах обнаженного Донбасса. «Большой Донбасс», Ком. по дел. геол., 67—89.
- Сарычева Т. Г. 1928. Подмосковные продуктиды группы *Pr. giganteus* Mart. (*Gigantella* gen. nov.).— Тр. н.-иссл. инст. геол. при МГУ, вып. 1, 1—71.
- 1937. Нижнекаменноугольные продуктиды Подмосковского бассейна (pp. *Striatifera*, *Linoproductus*, *Cancrinella*).— Тр. Палеонт. инст. Акад. Наук СССР, т. VI, вып. 1, 1—123, табл. I—VII, рис. 1—21.
- 1940. О брахиоподовой фауне некоторых мелководных отложений нижнего карбона Подмосковского бассейна.— Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., № 1, 126—137, табл. I—IV.
- 1940. О некоторых возрастных изменениях раковины продуктид.— Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. геол., т. XVIII, № 3—4, 115—122, табл. I—II, рис. 1.
- 1946. О филогенетическом значении некоторых особенностей строения продуктид.— Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., № 4, 715—729, 1 табл., рис. 1—4.
- 1948а. Об одном новом роде продуктид.— Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. геол., т. XXIII (3), 45—49.
- 1948б. К вопросу о возрастных изменениях раковины продуктид.— Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., № 2, 235—259, 1 табл., рис. 1—17.
- 1949. О прижизненных повреждениях раковин каменноугольных продуктид. Тр. Палеонт. инст. Акад. Наук СССР, т. XX, 280—292, рис. 1—7, табл. 1—1.
- Северцов А. Н. 1945. Собрание сочинений, т. III. Общие вопросы эволюции. Акад. Наук СССР, 1—528.
- Семихатова С. В. 1936. Материалы к стратиграфии нижнего и среднего карбона Европ. части СССР.— Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. геол., т. XIV (3), 191—224.
- 1939. Стратиграфическое значение спириферид в серпуховской свите нижнего карбона Подмосковского бассейна. — Докл. Акад. Наук СССР, т. XXIII, № 3, 319—324.
- Сokolьская А. Н. 1946. Основные пути эволюции семейства *Chonetidae*.— Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., № 6, 731—740.
- 1948. Эволюция рода *Productella* и смежных с ним форм в палеозое Подмосковной котловины.— Тр. Палеонт. инст. Акад. Наук СССР, т. XIV, вып. 3, 1—168, табл. I—X.
- Степанов Д. Л. 1934. Брахиоподы мшанковых известняков Колвинского района (Сев. Урал), вып. 1.— Тр. Нефт. геол.-разв. инст., сер. А, вып. 37, 5—62.

- Г и х и й В. Н. 1941а. Стратиграфия и фауны карбона северо-восточных окраин Днепро-Донецкой впадины. «Большой Донбасс». Ком. по дел. геол., 130—163.
- 1941б. Палеогеография воронежского карбона.— Сов. геол., № 4, 11—25.
- Г о л м а ч е в И. П. 1924. Нижнекаменноугольная фауна Кузнецкого угленосного бассейна. Ч. 1.— Мат. по общ. и прикл. геол., вып. 25, 1—320.
1931. Нижнекаменноугольная фауна Кузнецкого угленосного бассейна.— Гл. Геол.-разв. упр., 321—663.
- Ф р е д е р и к с Г. Н. 1915. Палеонтологические заметки. 1. К познанию верхнекаменноугольных и артинских *Productus*.— Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 103, 1—63.
- 1920. Палеонтологические этюды. О скульптурных типах брахиопод.— Изв. Геол. ком., т. XXXIX, № 3—6, 419—433.
- 1924. Уссурийский верхний палеозой. 1. Brachiopoda.— Мат. по геол. и полезн. ископ. Дальн. Вост., № 28.
- 1928. Материалы для классификации рода *Productus* Sow.— Изв. Геол. ком., т. XLVI, № 7, 773—792.
- Ц и т л е в К. 1934. Основы палеонтологии. Ч. 1. Беспозвоночные. Госгеолнефтеиздат, 1—1056, рис. 1—2001.
- Ч е р н ы ш е в Ф. Н. 1902. Верхнекаменноугольные брахиоподы Урала и Тимана, вып. 1, текст; вып. 2, атлас.— Тр. Геол. ком., т. XVI, № 2, 1—432, табл. 1—63, рис. 1—85.
- Ш в е ц о в М. С. 1932. Общая геологическая карта Европ. части СССР, лист 58, сев.-зап. четверть.— Тр. Всес. геол.-разв. объедин., вып. 83, 1—184.
- 1938. История Московского каменноугольного бассейна в динантскую эпоху.— Тр. Моск. геол.-разв. инст. им. Орджоникидзе, т. XII, 3—111.
- Ш в е ц о в М. С. и Б и р и н а Л. М. 1935. К вопросу о петрографии и происхождении окских известняков района Михайлов — Алексин.— Тр. Моск. геол. треста, вып. 10, 1—84.
- Ш т у к е н б е р г А. 1898. Общая геологич. карта России, лист 127.— Тр. Геол. ком., т. XVI, № 1.
- Ш у л ь г а - Н е с т е р е н к о М. И. 1942. Очерк стратиграфического распределения каменноугольных мшанок Подмосковной котловины.— Изв. Акад. Наук СССР, сер. биол., № 1—2, 99—122.
- 1949. Опыт филогенетического анализа мшанок сем. Fenestellidae.— Тр. Палеонт. инст. Акад. Наук СССР, т. 20.
- Э й н о р О. Л. 1936. Стратиграфия и руководящая брахиоподовая фауна известняков надугленосной толщи нижнего карбона Кизеловского района на Урале.— Уральск. н.-иссл. геол.-разв. инст., 3—72, табл. I—VII.
- Я н и ш е в с к и й М. Э. 1900. Фауна каменноугольного известняка, выступающего на р. Шаргымке на восточном склоне Урала.— Тр. Общ. естеств. при Казанск. унив., т. XXXIV, вып. 5, 3—382, табл. I—VII.
- 1910. Фауна нижнекаменноугольного известняка около пос. Хабарового.— Изв. Томск. технол. инст., т. XVII, № 1, 1—305, табл. I—XXI.
- 1918. Материалы к изучению нижнекаменноугольной фауны Ферганы.— Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 162, 5—145, табл. I—XIII.
- 1935а. К вопросу о стратиграфии нижнего карбона Ленинградской области.— Изв. Лен. геол.-гидро-геол. тр., № 2—3 (7—8), 5—17.
- 1935б. Фауна серпуховских слоев района 43 листа 10-верстн. карты Европ. части СССР.— Учен. зап. Лен. гос. унив., т. I, вып. 1, 77—97, табл. I—VI.
- A b e l O. 1912. Grundzüge der Paleobiologie der Wirbeltiere.— 1—708, fig. 1—470, Stuttgart.
- B e e c h e r C. 1898. The origin and significance of spines: A study in Evolution.— The Amer. Journ. of Sci., Ser. III, vol. VI, No. 31 (1—20); No. 32 (125—136); No. 33 (249—268); No. 34 (329—359).
- B ö h m R. 1935. Étude sur les faunes du Dévonien supérieur et de Carbonifère inférieur de la Montagne Noire. Montpellier. Imprimerie de la Charité (Pierre-Rouse).
- B u c h L. 1831. Evolution as paleontologist sees it.— South African Journ. of Sci., vol. XXIX, 54—71.
- 1842. Über *Productus* oder *Leptaena*.— Physik. Abhandl. der Akad. Wissensch. zu Berlin, 1—40.
- B u c k m a n S. 1907. Brachiopod Homeomorphy, *Cincta*, *Eudysia* and the Development of Ribs.— Quart. Journ. Geol. Soc. London, vol. LXIII, 338—343.
- C h a o Y. T. 1927. Productidae of China. Part 1. Producti.— Paleontologia Sinica, ser. B, vol. 5, fasc. 2, 1—192, pl. I—XVI.
- 1928. Productidae of China. Part 2. Chonetinae, Productinae and Richthofeniinae.— Paleontologia Sinica, ser. B, vol. 5, fasc. 3, 1—81, pl. I—VI.
- C u m i n g s E. 1903. The Morphogenesis of *Platystrophia*. A study of the Evolution of a Paleozoic Brachiopod.— Amer. Journ. Sci. 4th ser., vol. XV, 1—48, 124—136.

- Dacqué E. 1921. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. 1—777, fig. 1—345, Berlin.
- Davidson Th. 1858—1863. A monograph of the British fossil Brachiopoda. Vol. II, part IVa. Permian and Carboniferous species, 1—280, tabl. I—LV.
- 1877. What is a Brachiopod?—*Geol. Mag.*, n. ser., decade II, vol. IV, No. IV, 145—155, No. V, 199—200, No. VI, 262—273.
- Délépine G. 1928. Les Brachiopodes du marbre noir de Dinant (Viséen inférieur).—*Mém. du Musée d'Hist. Natur. de Belgique*, No. 37.
- Demagnet F. 1938. La faune des couches de passage du Dinantien au Namurien dans le synclinorium de Dinant. *Mém. du Musée d'Hist. Natur. de Belgique*, No. 84.
- Dollo L. 1909. La paléontologie ethnologique.—*Bull. de la Soc. Belge de Géol. Paléont. et Hydrologie*, t. XXIII, 377—421.
- Dunbar C. O. and Condra G. E. 1932. Brachiopoda of the Pennsylvanian System in Nebraska.—*Nebr. Geol. Survey, Ser. 2, Bull. 5*, 1—377, tabl. 1—44, fig. 1—25.
- Eichwald E. 1855—61. *Lethaea rossica* ou Paléontologie de la Russie. I vol. Seconde Sect. de l'ancienne période (Mollusque — Reptiles) (Brachiopoda), 681—1657.
- Etheridge R. jun. 1876. On an adherent Form of *Productus* and small *Spiriferina* from the Lower Carboniferous group of the East of Scotland.—*Quart. Journ. of the Geol. Soc. of London*, vol. XXXII, 454—465, pl. XXIV—XXV.
- Fischer de Waldheim G. 1809. Notice des Fossiles du Gouvernement de Moscou. — 1837. *Oryctographie du Gouvernement de Moscou*.
- Garwood and Goodyear. 1924. The Lower Carboniferous succession in the Settle district, and along the line of the Craven Faults.—*Quart. Journ. of Geol. Soc. of London*, vol. LXXX, part 2, No. 318, 184—273.
- Girty G. 1935. An unrecorded Structure in certain semireticulate *Producti*.—*Journ. of Paleontology*, vol. 9, No. 1, 7—9, pl. 2.
- Grünewaldt E. 1869. Beiträge zur Kenntnis der sedimentären Gehirge-Formation.—*Mém. de l'Acad. des Sciences, St.-Petersbourg*, VII sér., t. II, No. 7.
- Hall J. and Clarke J. 1892a. An introduction to the study of the genera of Palaeozoic Brachiopoda. Part I.—*Palaeontology of New York*, vol. VIII, pt. I and II (1893—4).
- 1892b. An introduction to the study of the Brachiopoda.—II-th Ann. Rep. of the State Geologist for year 1891.
- Hesse R., Allee W. and Schmidt K. 1937. Ecological animal geography. 1—597, fig. 135, New York.
- Huang T. 1932. Late Permian Brachiopoda of S. W. China.—*Paleont. Sinica, Ser. B*, vol. IX, Fasc. I, 1—98, tabl. 1—IX.
- Jarosz J. 1917. Fauna des Kohlenkalks in der Umgebung von Krakon. Brachiopoden, II Teil.—*Bull. Inst. de l'Acad. des Sci. de Cracovie. Cl. des Sci. math. et natur.*, ser. B, No. 1—3, 4—6.
- Keyserling A. 1846. Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in das Petchora-Land im Jahre 1843. St.-Petersburg.
- King W. 1850. A monograph of the Permian Fossils of England.—*The Monograph of the Palaeont. Soc.*
- King R. 1938. New Chonetidae and Productidae from Pennsylvanian and Permian striata of North-Central Texas.—*Journ. of Paleontology*, v. 12, No. 3, 257—279.
- Koninck L. 1842—1844. Description des animaux fossiles, qui se trouvent dans le terrain Carbonifère de Belgique. Liège.
- 1847. Recherches sur les animaux fossiles. Partie I. Monographie des genres *Chonetes* et *Productus*, 1—246, pl. I—XX.
- Kosłowski R. 1914—1915. Les Brachiopodes du Carbonifère supérieur de Bolivie.—*Annales de Paléontologie*, t. IX, 1—100, pl. I—IX, fig. 1—24.
- Lamont A. 1934a. Brachiopod Morphology in Relation to Environment.—«Cement, Lime and Gravel», May Issue.
- 1934b. Lower Palaeozoic Brachiopoda of the Girvan District. Suggestions on Morphology in relation to Environment.—*Ann. and Mag. Nat. Hist.*, 10, vol. XIV, No. 80, 161—184.
- Martin 1809. Petrificata Derbiensia, or Figures and Descriptions of Petrificate collected in Darbyshire. Wigan.
- M'Coy. 1844. Synopsis of Carboniferous Fossils of Ireland. Dublin.
- Morse E. 1871. On the early Stages of *Terebratulina septentrionalis*.—*Mem. Boston Soc. Nat. Hist.*, vol. II, part 1, No. 2, 29—40.
- Muir-Wood H. 1928. The British Carboniferous Producti. II. *Productus* (sensu stricto), *semireticulatus* and *longispinus* groups.—*Mem. of the Geol. Surv. of Great Britain. Paleontology*, vol. III, part I, 1—217, pl. I—XII, figs. 1—34.
- 1930. The Classification of the British Carboniferous Productinae.—*Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, ser. X, vol. 5, No. 25, 100—108.



- Neumayr M. 1883. Ueber Brachialleisten («nierenförmige Eindrücke») der Productiden.— Neues Jahrb. für Min., Geol. und Palaeont., Bd. II, 27—36.
- Orton J. 1914. On Ciliary Mechanisms in Brachiopods and some Polychaetes, with a Comparison of the Ciliary Mechanisms on the gills of Molluscs, Protochordata, Brachiopods and Cryptocerphalous, Polychaetes and an Account of the Endostyle of *Crepidula* and its Allies.— Journ. Marine Biol. Assoc. Plymouth, N. ser., vol. X, 283—311.
- Paeckelmann W. 1931. Die Fauna des deutschen Unter-carbons, Teil 2: Die Productinae and Productus ähnlichen Chonetinae.— Abh. der Preuss. Geol. Landesanstalt, N. F., Heft 136, 1—440, pl. 1—41, fig. 1—14.
- Phillips J. 1836. Illustrations of the Geology of Yorkshire, vol. II. The Mountain Limestone District. London.
- Rakusz G. 1932. Die Oberkarbonischen Fossilien von Dobsina (Dobzina) und Nagyvisnyó.— Geologica Hungarica, ser. Paleont., fasc. 8.
- Raymond P. 1905—06. The Tropicidoleptus fauna at Canandaigua Lake, New York, with the Ontogeny of twenty species.— Ann. Carnegie Mus., vol. III. 79—177, pl. I—VIII.
- Ruedemann R. 1934. Paleozoic Plankton of North America.— Geol. Soc. of Amer. Mem., 2, 1—140.
- Schmidt H. 1938. Zum Bestachelungsproblem.— Palaeontologische Zeitschrift., Bd. 20, No. 3/4, 307—312.
- Schneider E. 1927. Der Baustyl der Muschelschale erklärt durch das Wachstum.— Zeitschr. für Morphologie und Ökologie der Tiere, Bd. 9, Heft 5, 681—709, fig. 5.
- Schuchert Ch. 1893. A Classification of the Brachiopoda.— The American Geologist, vol. XI, No. 3, Minneapolis.
- 1897. A synopsis of the American Fossil Brachiopoda, including Bibliography and Synonyma. Bull. U. S. Geol. Surv., No. 87.
- Semper M. 1912. Über Artenbildung durch pseudospontane Evolution.— Centralblatt für Min., Geol. und Palaeont., No. 5, 140—151.
- Shimer. 1906. Old age in Brachiopoda.— The American Naturalist, vol. XL, No. 470, 95—121.
- Sowerby J. 1812—1845. The Mineral Conchology of Great Britain. London.
- Sutton A. 1938. Taxonomy of Mississippian Productidae.— Journ. of Paleontology, vol. 12, No. 6, 537—569, pl. 62—66.
- 1939. Additional note on Taxonomy of Mississippian Productidae.— Journ. of Paleontology, vol. 13, No. 4, 466.
- Sutton A. and Summerson Ch. 1943. Cardinal Process of Productidae.— Journ. of Paleontology, vol. 17, No. 4, 323—330, tabl. 53—54.
- Thomas I. The British Carboniferous Producti. I. Genera *Pustula* and *Overtonia*.— Mem. of Geol. Surv. of Great Britain, vol. I, part 4, 197—366.
- Trautschold H. 1874—79. Die Kalkbrüche von Mjatschkowa. Eine Monographie des Oberen Bergkalks.— Nouv. Mém. Soc. Imp. Nat., Moscou, sér. 2, vol. XIII, 276—374.
- Vaughan A. 1911. Faunal Correlation of the Dinantian of Belgium with the Avonian of Great Britain.— Rept. of the 79th meeting of the Brit. Asscc. for the Adv. of Sci. Section C (at Sheffield, 1910), 106—111.
- Verneuil E., Murchison R. et Keyserling A. 1845. Géologie de la Russie, d'Europe et des montagnes de l'Oural, vol. II, part 3. Paléontologie, 246—285.
- Wagen W. 1884. Salt-Range Fossils, vol. I. Productus Limestone Fossils, part 4, fasc. 3, Brachiopoda.— Palaeontologia Indica, ser XIII, 611—728, tabl. LVII—LXXXI.
- Walther J. 1897. Über die Lebensweise fossiler Meerestiere.— Zeitschr. Deutsch. Geol. Gesellschaft, Bd. 49, Heft 2, 209—273.
- 1908. Biocoenose und Thanatocoenose, Biosozilogische Studie über Lebensgemeinschaften und Totengesellschaften. Archiv für Hydrobiologi, Bd. XVII, Heft 1—116, tabl. I—IV, fig. 1—16.
- Weller S. 1909. Kinderhook faunal studies V. The Fauna of the Fernglensformation.— Bull. of Geol. Surv. of America, vol. 20.
- 1914. The Mississippian Brachiopoda of the Mississippi Valley Basin. Illinois State Geol. Surv. Monograph, I, 1—508, tabl. I—LXXXIII.
- Young J. 1891. On a peculiar structure-spines within spines in Carboniferous species of the Productidae.— Trans. Geol. Soc. Glasgow, vol. IX, part I, 89—93.
- Zeuner F. 1933. Die Lebensweise der Gryphäen.— Palaeobiologica, Bd. V. 307—320.

## ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Т а б л и ц а 1

Фиг. 1—2. *Dictyoclostus semireticulatus* (Mart.). Стр. 91.

1. Р. Ока, г. Алексин, С<sub>1</sub><sup>tr</sup>, 148/2413, (Т. С.), 1а. Брюшная створка со стороны лобного края, 1б. То же со стороны смычного края. 1с. То же сбоку.

2. Южное крыло Подмосковского бассейна, С<sub>1</sub><sup>gr</sup>? 148/2415, (М. Ш.), 2а. Брюшная створка. 2б. То же с внутренней стороны.

Фиг. 3. *Dictyoclostus pinguis* Muir-Wood var. *minor* var. nov. Стр. Р. Висса, г. Воротыньск, С<sub>1</sub><sup>m</sup>, 148/2464, голотип. (Т. С.), 3а. Брюшная створка сбоку. 3б. То же со стороны смычного края.

Т а б л и ц а 2

Фиг. 1—3. *Dictyoclostus pinguis* Muir-Wood var. *tunda* var. nov. Стр. 94.

1. Д. Бараново, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2462, голотип. (М. Ш.), 1а. Брюшная створка со стороны смычного края. 1б. То же с лобного края. 1с. То же сбоку.

2. Р. Беспута, д. Харино, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1080, (Т. С.), 2а. Брюшная створка с сильным прижизненным повреждением с правой стороны. 2б. То же со стороны левого неповрежденного бока. 2с. Спинная створка, соответственно поврежденная.

3. Д. Бараново, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2259, (М. Ш.), 3а. Пришлифовка брюшной створки в нефункционирующей части мускульного поля; следы прикрепления мускулов закрыты толстым покровом слоистого стрессения. 3б. То же ближе к функционирующей части мускульного поля.

Т а б л и ц а 3

Фиг. 1—3. *Dictyoclostus pinguis* Muir-Wood var. *tunda* var. nov. Стр. 94.

1. Р. Протва, г. Малоярославец, С<sub>1</sub><sup>gr</sup>, 148/2934, (Д. Н. Утехин), 1а. Брюшная створка. 1б. То же со стороны смычного края. 1с. То же сбоку.

2. Р. Ока, с. Глазечня, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2895, (А. И.), 2а. Брюшная створка с прижизненным повреждением. 2б. То же с внутренней стороны; виден глубокий шрам от повреждения в центре мускульного поля.

3. Р. Скнига, пог. Пятница С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1003, (Т. С.), 3а. Брюшная створка молодого экземпляра с тонкой раковинной. 3б. То же внутренняя поверхность; мускульное поле со слабо рельефными отпечатками.

Т а б л и ц а 4

Фиг. 1—3. *Dictyoclostus pinguis* Muir-Wood var. *tunda* var. nov. Стр. 94.

1. Р. Ока, с. Глазечня, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2463, (А. И.), 1а. Брюшная створка взрослого экземпляра. 1б. То же сбоку. 1с. То же с внутренней стороны; видны сильно рельефные мускульные отпечатки.

2. Р. Беспута, д. Харино, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1000, (Т. С.). Внутреннее строение спинной створки, молодой экземпляр, все отпечатки слабо рельефны.

3. Р. Беспута, д. Харино, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1001, (Т. С.), 3а. Внутреннее стрессение спинной створки более взрослого экземпляра. 3б. Часть отпечатка брахиальной петли; × 2.5. 3с. Скульптура внутренней поверхности с точечными углублениями; × 2.5. 3д. Скульптура внутренней поверхности близ лобного края (в области шлейфа); × 2.5.

Т а б л и ц а 5

Фиг. 1—2. *Pugilis pugilis* (Phill.). Стр. 107.

1. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1112, (Т. А. Добролюбова), 1а. Брюшная створка. 1б. То же со стороны смычного края.

2. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1171, (Т. С.), 2a. Брюшная створка со стороны смычного края. 2b. То же общий вид. 2c. Внутренняя поверхность брюшной створки с высокими валиками вокруг отверстия игл.

Фиг. 3. *Pugilis* aff. *pugilis* (Phill.). Стр. 109.

Овраг у с. Кондрова на р. Шане, С<sub>1</sub><sup>ok</sup> 148/2955, (Н. В. Кулясова), 3a. Брюшная створка со стороны смычного края. 3b. То же со стороны лобного края. 3c. То же сбоку.

Фиг. 4. *Pugilis pugiloides* sp. nov. Стр. 116.

Р. Нечайка, С<sub>1</sub><sup>pr</sup>, 148/2956, голотип, (Т. С.), 4a. Брюшная створка со стороны смычного края. 4b. То же сбоку. 4c. То же общий вид.

#### Т а б л и ц а 6

Фиг. 1—4. *Pugilis serpukhovensis* sp. nov. Стр. 110.

1. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1113, голотип, (Т. С.), 1a. Брюшная створка. 1b. То же со стороны смычного края. 1c. То же сбоку. 1d. Спинная створка, видны концентрические пластины пластинчатой зоны.

2. Р. Беспута, д. Харинские выселки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1085, (Т. С.). Брюшная створка.

3. Р. Беспута, д. Харинские выселки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1086, (Т. С.). Брюшная створка; скульптура повреждена включениями члеников криноидей.

4. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2265, (А. И.), 4a. Брюшная створка. 4b. То же со стороны смычного края. 4c. То же сбоку.

#### Т а б л и ц а 7

Фиг. 1—7. *Pugilis serpukhovensis* sp. nov. Стр. 110.

1. Р. Беспута, д. Харинские выселки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1114, (Т. С.), 1a. Брюшная створка сбоку. 1b. Продольный разрез через раковины с 2 створками. 1c. Пластинчатая зона на лобном крае спинной створки; ×3.

2. Р. Скнига, пог. Пятница, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1109, (Т. С.). Брюшная створка с пучком длинных игл на ушке; перерыв в фотографии сделан из-за невозможности сфотографировать иглы, расположенные перпендикулярно к плоскости ушка.

3. Р. Ока, л. Пасхаловка, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2963, (А. И.), 3c. Брюшная створка 3b. Кардинальный отросток; вид сзади; ×3. 3c. То же с вентральной стороны; ×3. 3d. То же с дорзальной стороны; ×3.

4. Р. Ока, с. Глазечня, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1118, (А. И.). 4a. Брюшная створка. 4b. То же внутренняя поверхность в области мускульного поля; взрослый экземпляр, мускульные отпечатки достаточно рельефны.

5. Р. Ока, с. Глазечня, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2950, (А. И.). Внутренняя поверхность брюшной створки в области мускульного поля; старческий экземпляр — мускульные отпечатки очень массивны.

6. Р. Ока, с. Глазечня, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2952, (А. И.), 6a. Брюшная створка. 6b. То же, внутренняя поверхность; мускульные отпечатки развиты очень слабо — юный экземпляр.

7. Р. Скнига, пог. Пятница, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1110, (Т. А. Добролюбова). Брюшная створка, видна желобчатая ареа; ×2.5.

#### Т а б л и ц а 8

Фиг. 1—5. *Pugilis subscoticus* sp. nov. Стр. 118.

1. Р. Шать, с. Урусово, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2375, голотип, (Т. С.), 1a. Брюшная створка. 1b. То же сбоку. 1c. То же со стороны смычного края.

2. Р. Шать, с. Урусово, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2376, (Т. С.), 2a. Брюшная створка. 2b. То же со стороны лобного края. 2c. То же сбоку; на фиг. b — с видны резкие линии нарастания, показывающие интенсивный рост в средней части створки и отсутствие нарастания на боках у смычного края.

3. Р. Жиздра, с. Усты, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/3001, (Н. С. Ильина), 3a. Брюшная створка. 3b. То же со стороны смычного края. 3c. То же сбоку; на фиг. a и c в начале шлейфа виден пережим, соответствующий на спинной створке месту образования пластинчатой зоны; экземпляр характерный для известняковой фауны — ребристость нерезкая, продольные складки почти отсутствуют.

4. Р. Жиздра, с. Усты, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2989, (Н. С. Ильина), 4a. Брюшная створка. 4b. То же сбоку, видны следы крупных игл у основания ушек.

5. Р. Жиздра, с. Усты, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 198/1120, (Т. С.). Брюшная створка, с пучком длинных игл на ушке.

#### Т а б л и ц а 9

Фиг. 1—7. *Pugilis subscoticus* sp. nov. Стр. 118.

1. Р. Жиздра, с. Усты, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2974, (Н. С. Ильина), 1a. Брюшная створка. 1b. То же сбоку.

2. Г. Тула, С<sub>1</sub><sup>al-tl</sup>, 148/3020, (А. И.). Брюшная створка.
3. Р. Шать, с. Урусово, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2364, 2, (Т. С.), 3a. Брюшная створка со стороны смычного края. 3b. То же общий вид. 3c. То же сбоку. 3d. Кардинальный край брюшной створки, видна узкая ареа; ×2.5; крайнее уклонение в сторону грубости ребристости и интенсивности развития продольных складок.
4. Р. Шать, с. Урусово, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2374, (Т. С.). Брюшная створка; экземпляр с грубой скульптурой, из глин.
5. Р. Шать, с. Урусово, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2377, (Т. С.), 5a. Фрагмент лобной части спинной створки; видны пластины пластинчатой зоны. 5b. То же с внутренней стороны створки.
6. Р. Жиздра, с. Усты, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2866, (Т. С.). Разрез через лобную часть раковины; видна пластинчатая зона спинной створки; ×3.
7. Г. Тула, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2349, (А. И.). 7a. Фрагменты лобной части брюшной створки с крупными иглами. 7b. То же с внутренней стороны; видны основания игл, окруженные возвышенными валиками. 7c. То же, продольный разрез через место прикрепления иглы; ×4.

#### Т а б л и ц а 10

Фиг. 1—5. *Pugilis subscoticus* sp. nov. Стр. 118.

1. Г. Тула, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2379, (А. И.), 1a. Брюшная створка. 1b. То же с внутренней стороны; видно мускульное поле.
2. Р. Шать, с. Урусово, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2360, (Т. С.), 2a. Спинная створка, внутреннее строение. 2b. То же; ×2.5 2c. То же, кардинальный отросток с дорзальной стороны, взрослый экземпляр.
3. Р. Шать, с. Урусово, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2373, (Т. С.), 3a. Спинная створка, внутреннее строение. 3b. То же; ×2. 3c. То же, кардинальный отросток с дорзальной стороны; ×3; юный экземпляр.
4. Р. Жиздра, с. Усты, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/3021, (Т. С.), Спинная створка, внутреннее строение; виден плоский пояс, окаймляющий висцеральный диск.
5. Р. Шать, с. Урусово, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2376, (Т. С.), 5a. Фрагмент створки с внешней стороны, 5b. То же с внутренней стороны; ×3.5. 5c. То же, кардинальный отросток с дорзальной стороны, взрослый (старческий?) экземпляр; кардинальный отросток очень массивный, сильно развернутый (см. общий вид раковины на табл. 8, фиг. 2a, b, c).

#### Т а б л и ц а 11

Фиг. 1—3. *Pugilis ninae* sp. nov. Стр. 129.

1. Р. Жиздра, с. Усты, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2977, голотип, (Н. С. Ильина), 1a. Брюшная створка. 1b. Скульптура в местах прикрепления игл; нет вздувания ребер; ×3. 1c. То же ближе к лобному краю, иглы более крупные.
2. Р. Жиздра, с. Усты, С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/2979, (Н. С. Ильина). Часть брюшной створки; видны ушко и пучок игл на нем.
3. Овраг у д. Быковки, Тульской обл., С<sub>1</sub><sup>tl</sup>, 148/3005, (Т. С.). Спинная створка, внутреннее строение.

Фиг. 4—5. *Pugilis schwetzeri* sp. nov. Стр. 132.

4. С. Огарево С<sub>1</sub><sup>al</sup>, 148/3006, (Т. С.). Брюшная створка; уклоняющийся экземпляр с небольшим количеством игл и слабо развитыми продольными складками.
5. С. Огарево, С<sub>1</sub><sup>al</sup>, 148/3015, (Т. С.), 5a. Брюшная створка. 5b. То же со стороны смычного края. 5c. То же сбоку.
- Уклоняющийся экземпляр, как и 148/3006 (см. табл. 11, фиг. 4).

#### Т а б л и ц а 12

Фиг. 1—5. *Pugilis schwetzeri* sp. nov. Стр. 132.

1. Р. Высса, г. Воротыньск, С<sub>1</sub><sup>m</sup>, 148/2327, голотип, (Т. С.), 1a. Брюшная створка 1b. То же сбоку. 1c. То же со стороны смычного края.
2. Р. Киевка, г. Калуга, С<sub>1</sub><sup>m</sup>, 148/2319, (Т. С.), 2a. Брюшная створка. 2b. То же сбоку. 2c. То же со стороны смычного края.
3. Р. Ока, с. Авчурино, С<sub>1</sub><sup>al-m</sup>, 148/2337, (М. Ш), 3a. Брюшная створка. 3b. То же со стороны смычного края. 3c. То же сбоку.
4. Р. Ока, д. Квань, С<sub>1</sub><sup>m</sup>, 148/2310, (Т. С.). Брюшная створка; уклоняющийся экземпляр — имеется слабый синус.

5. Р. Калужка, г. Калуга,  $C_1^{al-m}$ , 148/2458, (М. Ш.), 5a. Брюшная створка. 5b. То же сбоку, 5c. То же со стороны смычного края.

#### Т а б л и ц а 13

Фиг. 1—4. *Pugilis rossicus* sp. nov. Стр. 138.

1. Р. Ока, г. Калуга, Васильевский овраг,  $C_1^m$ , 148/2332, голотип, (А. И.), 1a. Брюшная створка. 1b. То же сбоку. 1c. То же со стороны смычного края.

2. Р. Высса, г. Воротыиск,  $C_1^m$ , 148/2326, (Т. С.), 2a. Брюшная створка. 2b. То же сбоку. 2c. То же со стороны смычного края.

3. Р. Высса, г. Воротыиск,  $C_1^m$ , 148/2885, (Т. С.), 3a. Брюшная створка. 3b. То же, продольный разрез раковины с двумя створками.

4. Р. Ока, г. Калуга, Васильевский овраг,  $C_1^m$ , 148/2325, (Т. С.), Спинная створка, внутреннее строение.

Фиг. 5. *Pugilis tarussensis* sp. nov. Стр. 144.

Р. Ока, г. Алексин,  $C_1^{tr}$ , 148/2899, голотип, (Т. С.), 5a. Брюшная створка. 5b. То же сбоку. 5c. То же со стороны смычного края.

#### Т а б л и ц а 14

Фиг. 1—7. *Pugilis pugiliformis* Jan. Стр. 145.

1. Р. Волга, выше с. Хотопина,  $C_1^{vn}$ , 148/3031, (Т. С.), 1a. Брюшная створка. 1b. То же со стороны смычного края. 1c. То же сбоку.

2. Р. Беспуга, д. Воскресенская,  $C_1^{vn-tr}$ , 148/1177, (Т. С.), 2a. Брюшная створка. 2b. То же со стороны смычного края.

3. Р. Мста, с. Ровное,  $C_1^{vn-tr}$ , 251/166, (Т. С.). Брюшная створка.

4. Д. Оцеп, толща «с», 148/3025, (Р. Ф. Геккер), 4a. Брюшная створка. 4b. То же сбоку.

5. Р. Мста, с. Ровное,  $C_1^{vn-tr}$ , 303/16, (Р. Ф. Геккер). Спинная створка.

6. Р. Волга выше с. Хотопина,  $C_1^{vn}$ , 148/3028, (Т. С.). Отпечаток наружной поверхности спинной створки.

7. Р. Мста, с. Ровное,  $C_1^{vn-tr}$ , 303/16, (Р. Ф. Геккер). Внутреннее строение спинной створки.

Фиг. 8—10. *Pugilis luzhkiensis* sp. nov. Стр. 152.

8. Р. Скнига, пог. Пятница,  $C_1^{st}$ , 198/1176, (Т. С.). Брюшная створка, несколько деформированная.

9. Р. Ока, с. Лужки,  $C_1^{st}$ , 148/2754, голотип, (А. И.), 9a. Брюшная створка. 9b. Спинная створка, видны пластины пластинчатой зоны

10. Р. Ока, с. Лужки,  $C_1^{st}$ , 148/2756, (А. И.), 10a. Брюшная створка. 10b. То же со стороны смычного края. 10c. То же сбоку; уклоняющийся, грубобристый экземпляр.

#### Т а б л и ц а 15

Фиг. 1—4. *Pugilis moshkovensis* sp. nov. Стр. 154.

1. Р. Протва, Мошковский овраг,  $C_1^{pr}$ , 198/1095, голотип, (Т. С.), 1a. Брюшная створка. 1b. Внутреннее строение спинной створки.

2. Р. Вашана, с. Лукино,  $C_1^{tr}$ , 198/1094, (Т. С.), 2a. Брюшная створка. 2b. То же сбоку. 2c. То же со стороны смычного края; уклоняющаяся форма с более резкой скульптурой (aff.).

3. Р. Протва, Мошковский овраг,  $C_1^{pr}$ , 198/1098, (Т. С.), 3a. Брюшная створка. 3b. То же со стороны смычного края. 3c. То же сбоку; уклоняющийся экземпляр, сильно вытянутый в длину. (aff.).

4. Р. Лужа, с. Кременское,  $C_1^{pr}$ , 198/1100, (Т. С.). Внутреннее строение спинной створки.

Фиг. 5. *Pugilis* sp. Стр. 158.

Р. Ока, с. Лужки,  $C_1^{st}$ , 148/2411, (А. И.), 5a. Брюшная створка со стороны лобного края. 5b. То же, общий вид. 5c. То же со стороны смычного края.

Фиг. 6—7. *Pugilis* (?) *anna* sp. nov. Стр. 160.

6. Р. Песочня, с. Знаменское,  $C_1^{tsch}$ , 201/527, голотип, (А. С.). Брюшная створка.

7. Р. Черепеть, с. Чернышино,  $C_1^{tsch}$ , 201/578, (А. С.). Брюшная створка.

## Т а б л и ц а 16

Фиг. 1—4. *Antiquatonia hindi* (M.-W.). Стр. 171.

1. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1006, (Т. С.). Брюшная створка.
2. Clints Quarry, Cumberland, England, С<sub>1</sub>, 149/99, (Ch. Edmonds), 2a. Брюшная створка. 2b. То же сбоку. 2с. То же со стороны смычного края.
3. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2467, (А. И.), 3a. Брюшная створка, 3b. То же со стороны смычного края. 3с. То же сбоку.
4. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1072, (Т. С.). Брюшная створка, сильно поврежденная при жизни животного.

## Т а б л и ц а 17

Фиг. 1—5. *Antiquatonia hindi* (M.-W.). Стр. 171.

1. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1009, (Т. С.), 1a. Брюшная створка. 1b. То же со стороны смычного края; виден след прижизненного повреждения раковины. 1с. То же с боку. 1d. Спинная створка; виден след прижизненного повреждения в месте, соответствующем повреждению на брюшной створке.
2. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2468, (А. И.), 2a. Брюшная створка. 2b. То же со стороны смычного края; видно прижизненное повреждение раковины.
3. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1042, (Т. С.). Брюшная створка с прижизненным повреждением.
4. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2466, (А. И.), 4a. Брюшная створка с сильным прижизненным повреждением, повлекшим изменение общей формы раковины. 4b. То же со стороны смычного края.
5. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1028, (Т. С.). Брюшная створка с прижизненным повреждением.

## Т а б л и ц а 18

Фиг. 1—8. *Antiquatonia hindi* (M.-W.). Стр. 171.

1. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1017, (Т. С.), 1a. Брюшная створка; видны следы мелких игл по смычному краю. 1b. То же, узкая кардинальная арка с основанием кардинального отростка, закрывающим дельтириальное отверстие; ×2.
2. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2465, (А. И.), 2a. Брюшная створка. 2b. То же со стороны смычного края, видна кардинальная арка.
3. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1013, (Т. С.). Арка и основание кардинального отростка, закрывающее дельтириальное отверстие, несколько обломанное на фотографии; ×2.
4. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1079, (Т. С.). Продольный разрез через раковину взрослого экземпляра; висперальная полость обширная.
5. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2275, (А. И.). Продольный разрез через раковину молодого экземпляра; висперальная полость меньше, чем у предыдущего.
6. Р. Беспута, с. Торопово, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1115, (Т. С.), 6a. Брюшная створка. 6b. То же, внутри, мускульное поле старческого экземпляра.
7. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1015, (Т. С.). Брюшная створка, внутреннее строение.
8. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1023, (Т. С.). 8a. Внутренняя поверхность лобной половины брюшной створки. 8b. То же; ×3.

## Т а б л и ц а 19

Фиг. 1—3. *Antiquatonia hindi* (M.-W.). Стр. 171.

1. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2412, (А. И.). Спинная створка, внутреннее строение.
2. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 198/1005, (Т. С.), 2a. Спинная створка, внутреннее строение. Общий вид висперального диска. 2b. То же со стороны лобного края. 2с. То же, радиальная скульптура у лобного края; ×2. 2d. То же, окончание правого ушка с включением членика криноидеи на кардинальном крае; ×2.
3. Р. Ока, с. Лужки, С<sub>1</sub><sup>st</sup>, 148/2258, (А. И.), 3a. Фрагмент спинной створки старческого экземпляра, внутреннее строение; между септой и брахиальной петлей своеобразные «пустулы»; 3b. То же; ×2.

Т а б л и ц а 20

Фиг. 1—5. *Antiquatonia hindi* (M.-W.). Стр. 171.

1. Р. Ока, с. Лужки,  $C_1^{st}$ , 198/1060, (Т. А. Добролюбова), 1а. Брюшная створка. 1б. Спинная створка; лобный край обеих створок подшлифован, чтобы видеть несоответствие внутренней радиальной скульптуры спинной створки с ее внешней скульптурой. 1с. То же;  $\times 10$ .

2. Р. Ока, с. Лужки,  $C_1^{st}$ , 148/2298, (А. И.), 2а. Брюшная створка со стороны лобного края, где видны следы включения члеников кривоидей. 2б. То же, лобный край с отпечатками члеников кривоидей;  $\times 2$ . 2с. То же, самый край раковины, с включением кривоидей внутри брюшной створки.

3. Р. Ока, с. Лужки,  $C_1^{st}$ , 198/1046, (Т. С.). Брюшная створка с включением члеников кривоидей на макушке.

4. Р. Ока, с. Лужки,  $C_1^{st}$ , 148/2957, (Т. С.). Брюшная створка с обломками члеников кривоидей, включенными в раковину.

5. Р. Ока, с. Лужки,  $C_1^{st}$ , 148/2287, (А. И.), 5а. Спинная створка, внутреннее строение; в отпечатке левого аддуктора включен членик кривоидей. 5б. То же;  $\times 2$ .

Т а б л и ц а 21

Фиг. 1—3. *Antiquatonia hindi* (M.-W.) var. *aspera* var. nov. Стр. 185.

1. Р. Ока, с. Глазечня,  $C_1^{st}$ , 148/2472, голотип, (А. И.), 1а. Брюшная створка. 1б. То же со стороны смычного края. 1с. То же сбоку.

2. Р. Ока, с. Глазечня,  $C_1^{st}$ , 148/2471, (М. Ш.), 2а. Брюшная створка. 2б. То же сбоку. 2с. То же со стороны смычного края. 2д. Спинная створка; экземпляр, переходный к *A. hindi*, имеет интенсивно развитый синус.

3. Р. Изверя, с. Даманово,  $C_1^{st}$ , 198/1071, (Т. С.). Брюшная створка с длинными иглами в околоушном ряду.

Т а б л и ц а 22

Фиг. 1—2. *Antiquatonia hindi* (M.-W.) var. *ustyensis* var. nov. Стр. 183.

1. Р. Жиздра, с. Усты,  $C_1^{tl}$ , 148/2470, голотип, (Н. С. Ильина), 1а. Брюшная створка. 1б. То же сбоку. 1с. То же со стороны смычного края.

2. Р. Жиздра, с. Усты,  $C_1^{tl}$ , 148/2469, (Н. С. Ильина), 2а. Брюшная створка. 2б. То же со стороны смычного края.

Фиг. 3. *Antiquatonia sulcata* (Sow.). Стр. 186.

Р. Ока, с. Глазечня,  $C_1^{st}$ , 148/2402, (М. Ш.), 3а. Брюшная створка. 3б. То же сбоку. 3с. То же со стороны смычного края.

Т а б л и ц а 23

Фиг. 1—6. *Antiquatonia costata* (Sow.). Стр. 189.

1. С. Сороковец,  $C_1^{tr}$ , 148/2399, (М. Ш.), 1а. Брюшная створка. 1б. То же сбоку. 1с. То же со стороны смычного края.

2. Р. Вашана, с. Богородицкое,  $C_1^{st}$ , 311/1, (Т. С.), 2а. Брюшная створка. 2б. То же со стороны смычного края. 2с. То же сбоку. 2д. Спинная створка, висцеральный диск. 2е. То же лобная половина створки.

3. Р. Изверя, д. Даманово,  $C_1^{st}$ , 198/1183, (Т. С.), 3а. Брюшная створка. 3б. То же со стороны смычного края.

4. Р. Лужа, с. Кременское,  $C_1^{pr}$ , 198/2389, (Т. С.), 4а. Брюшная створка. 4б. То же со стороны смычного края. 4с. То же сбоку.

5. Р. Таруса, д. Залужье,  $C_1^{pr}$ , 198/1181, (Т. С.). Брюшная створка неполной сохранности с очень крупной ребристостью.

6. Р. Таруса, д. Залужье,  $C_1^{pr}$ , 198/1186, (Т. С.). Брюшная створка.

Т а б л и ц а 24

Фиг. 1—4. *Antiquatonia costata* (Sow.). Стр. 189.

1. Р. Ока, с. Лужки,  $C_1^{st}$ , 148/2398, (А. И.), 1а. Брюшная створка. 1б. Со стороны смычного края; уклоняющийся экземпляр со слабо выраженным синусом.

2. Р. Лужа, с. Кременское,  $C_1^{pr}$ , 148/2384, (Т. С.), 2а. Ядро спинной створки. 2б. То же сбоку.

3. Р. Вашана, д. Опасово,  $C_1^{st}$ , 311/6, (Т. С.), 3а. Спинная створка, внутреннее строение, висцеральный диск. 3б. То же лобная половина створки. 3с. То же сбоку. 3д. Кардинальный отросток с вентральной стороны;  $\times 3$ . 3е. То же с дорзальной стороны. 3ф. То же вид сзади.

4. Р. Ока, с. Лужки,  $C_1^{st}$ , 148/2396, (А. И.). Брюшная створка; несколько деформированный (сплюснутый) экземпляр.

Фиг. 5—6. *Antiquatonia nerutshensis* sp. nov. Стр. 195.

5. Р. Неручь, д. Воля,  $C_1^{tr}$ , 198/1161, (Т. С.). Продольный разрез раковины.

6. Р. Вашана, с. Казначеево,  $C_1^{tr}$ , 198/1172, (Т. С.), 6а. Брюшная створка. 6б. То же со стороны смычного края.

#### Т а б л и ц а 25

Фиг. 1—6. *Antiquatonia nerutshensis* sp. nov. Стр. 195.

1. Р. Неручь, д. Воля,  $C_1^{tr}$ , 198/1158, голотип, (Т. С.). 1а. Брюшная створка. 1б. То же со стороны смычного края.

2. Р. Неручь, д. Воля,  $C_1^{tr}$ , 198/1133, (Т. С.), 2а. Брюшная створка, 2б. То же со стороны смычного края. 2с. То же сбоку.

3. Р. Неручь, д. Воля,  $C_1^{tr}$ , 198/1134, (Т. С.). Брюшная створка; уклоняющийся экземпляр; тонкая ребристость.

4. Р. Неручь, д. Воля,  $C_1^{tr}$ , 198/1152, (Т. С.), 4а. Брюшная створка. 4б. То же со стороны смычного края; форма с очень грубой ребристостью.

5. Р. Ока, г. Алексин,  $C_1^{tr}$ , 148/2403, (Т. С.), 5а. Брюшная створка. 5б. То же со стороны смычного края. 5с. То же сбоку; форма со слабо развитым синусом.

6. Р. Вашана, д. Щепотьево,  $C_1^{tr}$ , 198/1146, (Т. С.). Спинная створка, внутреннее строение.

#### Т а б л и ц а 26

Фиг. 1—2. *Antiquatonia nerutshensis* sp. nov. Стр. 195.

1. Р. Ока, овраг Любовец,  $C_1^{tr}$ , 148/2475, (М. Ш.), 1а. Брюшная створка. 1б. То же сбоку. 1с. То же со стороны смычного края. 1д. Спинная створка, висцеральный диск; внутренняя поверхность сохранилась неполностью. 1е. То же сбоку. 1ф. То же со стороны лобного края.

2. Р. Вашана, с. Богородицкое,  $C_1^{st}$ , 311/9, (Т. С.). Брюшная створка небольшого размера.

Фиг. 3—6. *Antiquatonia insculpta* (M.-W.). Стр. 202.

3. Р. Ока, с. Бехово,  $C_1^{tr}$ , 148/2418, (М. Ш.), 3а. Брюшная створка. 3б. То же сбоку. 3с. То же со стороны смычного края.

4. Р. Тулица, д. Бараново,  $C_1^{st}$ , 198/1164, (Т. С.). 4а. Брюшная створка. 4б. То же со стороны смычного края. 4с. То же сбоку.

5. Р. Ока, с. Бехово,  $C_1^{tr}$ , 148/2419, (М. Ш.), 5а. Брюшная створка. 5б. То же сбоку. 5с. То же со стороны смычного края.

6. Р. Вашана, с. Богородицкое,  $C_1^{st}$ , 311/2, (Т. С.), 6а. Брюшная створка. 6б. То же сбоку. 6с. То же со стороны смычного края; очень тонкорребристая форма, маленького размера.

#### Т а б л и ц а 27

Фиг. 1—8. *Antiquatonia insculpta* (M.-W.). Стр. 202.

1. Р. Ока, с. Глазечня,  $C_1^{st}$ , 148/2450, (А. И.), 1а. Брюшная створка. 1б. То же сбоку. 1с. То же со стороны смычного края; экземпляр с очень большим количеством игл.

2. Р. Ока, г. Таруса,  $C_1^{st}$ , 148/2430, (А. И.), 2а. Брюшная створка. 2б. То же сбоку. 2с. То же со стороны смычного края; мелкорослый экземпляр.

3. Р. Ока, г. Таруса,  $C_1^{st}$ , 148/2420, (А. И.), 3а. Брюшная створка. 3б. То же, продольный разрез раковины.

4. Р. Ока, г. Таруса,  $C_1^{st}$ , 148/2425, (А. И.), 4а. Спинная створка, внутренняя поверхность лобной половины. 4б. То же;  $\times 2.5$ .

5. Р. Ока, г. Таруса,  $C_1^{st}$ , 148/2421, (А. И.). Спинная створка, внутреннее строение.



6. Р. Ока, с. Лужки,  $C_1^{st}$ , 148/2445, (А. И.), 6a. Спинная створка и кардинальная арка брюшной. 6b. Кардинальная арка брюшной створки;  $\times 2.5$ .
7. Р. Сухая Мышега, д. Тихоновка,  $C_1^{tr}$ , 148/2460, (Д. Н. Утехин), 7a. Спинная створка, внутреннее строение. 7b. Кардинальный отросток с вентральной стороны. 7c. То же с дорзальной стороны. 7d. То же, вид сзади; взрослый экземпляр.
8. Р. Ока, г. Таруса,  $C_1^{st}$ , 148/2422, (А. И.), 8a. Кардинальный отросток вентральный вид. 8b. То же дорзальный вид. 8c. То же вид сзади; молодой экземпляр;  $\times 3$ .

#### Т а б л и ц а 28

Фиг. 1—4. *Antiquatonia znamenskensis* (Liss.). Стр. 209.

1. Р. Черепетка, д. Зябровские выселки,  $C_1^{tsch}$ , 201/497, (А. С.), 1a. Брюшная створка. 1b. То же сбоку. 1c. То же со стороны смычного края. 1d. Спинная створка.

2. Р. Черепетка, д. Зябровские выселки,  $C_1^{tsch}$ , 201/496, (А. С.), 2a. Брюшная створка. 2b. То же со стороны смычного края. 2c. То же сбоку. 2d. Спинная створка.

3. Р. Черепетка,  $C_1^{tsch}$ , 201/441, (А. С.), 3a. Брюшная створка. 3b. То же сбоку. 3c. То же со стороны смычного края.

4. Р. Черепетка,  $C_1^{tsch}$ , 201/440, (А. С.), Брюшная створка со стороны лобного края, старческий экземпляр.

Фиг. 5—8. *Antiquatonia serenensis* sp. nov. Стр. 213.

5. Р. Мста, порог Витца,  $C_1^{al}$ , 251/169, голотип, (Т. С.), 5a. Брюшная створка. 5b. То же со стороны смычного края. 5c. То же сбоку. 5d. То же со стороны лобного края.

6. Р. Москва, д. Тихоново, отторженец пород нижнекаменноугольного возраста в морене, 148/3047, (А. И.), 6a. Брюшная створка. 6b. То же сбоку. 6c. То же со стороны смычного края. 6d. То же лобная часть створки.

7. Р. Киевка, г. Калуга,  $C_1^{m}$ , 148/3040, (Т. С.), 7a. Брюшная створка. 7b. То же со стороны смычного края. 7c. То же сбоку.

8. Р. Шаня, с. Кондрово,  $C_1^{m}$ , 148/3069, (Т. С.). Брюшная створка с крупными ребрами у лобного края.

#### Т а б л и ц а 29

Фиг. 1—4. *Antiquatonia serenensis* sp. nov. Стр. 213.

1. Р. Веневка, с. Свиридово,  $C_1^{m}$ , 148/3066, (А. И.), 1a. Брюшная створка, вид с лобного края. 1b. То же сбоку. 1c. То же со стороны смычного края.

2. Р. Киевка, г. Калуга,  $C_1^{m}$ , 148/3041, (Т. С.), 2a. Брюшная створка. 2b. То же сбоку. 2c. То же со стороны смычного края.

3. Р. Вашана, с. Казначеево,  $C_1^{m}$ , (Т. С.). Деформированная раковина с кардинальными иглами на плитке глинистого известняка;  $\times 2$ .

4. Р. Шать, д. Огарево,  $C_1^{tl}$ , 148/3134, (Т. С.), 4a. Фрагмент брюшной створки с хорошо сохранившимися иглами. 4b. То же;  $\times 2.5$ .

Фиг. 5—9. *Antiquatonia prikschiana* (Jan.). Стр. 221.

5. Р. Тутока,  $C_1^{vn-tr}$ , 303/1, (Р. Ф. Геккер). 5a. Брюшная створка. 5b. То же сбоку. 5c. То же с лобного края. 5d. То же со стороны смычного края.

6. Р. Тутока,  $C_1^{vn-tr}$ , 303/2, (Р. Ф. Геккер), 6a. Брюшная створка. 6b. То же сбоку. 6c. То же со стороны смычного края.

7. Р. Тутока,  $C_1^{vn-tr}$ , 303/8, (Р. Ф. Геккер). Брюшная створка с хорошо сохранившимися кардинальными иглами.

8. Р. Волга, д. Селище,  $C_1^{vn}$ , 148/2962, (С. В. Семихатова), 8a. Брюшная створка. 8b. То же со стороны смычного края. 8c. То же сбоку; тонкоробристый экземпляр, переходный к *A. serenensis* sp. n.

9. Р. Тутока,  $C_1^{vn-tr}$ , 303/9, (Р. Ф. Геккер). Спинная створка, внутреннее строение;  $\times 2$ .

Фиг. 10—11. *Antiquatonia kotlukovi* sp. nov. Стр. 225.

10. Р. Волга, д. Селище,  $C_1^{vn}$ , 148/2959, (В. А. Котлуков), 10a. Брюшная створка. 10b. То же сбоку. 10c. То же со стороны смычного края.

11. Р. Волга, д. Селище,  $C_1^{vn}$ , 148/2958, голотип, (В. А. Котлуков), 11a. Брюшная створка. 11b. То же со стороны смычного края. 11c. То же сбоку.

Т а б л и ц а 30

Фиг. 1—13. *Antiquatonia khimenkovi* (Jan.). Стр. 228.

1. Р. Волга, Тихвинский погост,  $C_1^{st}$ , 148/2559, (Т. С.). Продольный разрез раковины.
2. Р. Ока, г. Алексин,  $C_1^{tr}$ , 148/2573, (Т. С.). Брюшная створка.
3. Р. Волга, с. Стешево,  $C_1^{st}$ , 148/2617, (А. И.). Брюшная створка.
4. Р. Волга, с. Бочарово,  $C_1^{st}$ , 148/2798, (А. И.). Брюшная створка, крупный экземпляр.
5. Р. Лужа, с. Кременское,  $C_1^{st}$ , 148/2429, (Т. С.). 5а. Брюшная створка. 5б. То же сбоку. 5с. То же со стороны смычного края; уклоняющийся экземпляр, лишенный сплуса.
6. Р. Волга, с. Стешево,  $C_1^{st}$ , 148/2801, (А. И.). 6а. Брюшная створка. 6б. То же сбоку. 6с. То же со стороны смычного края. 6д. Спинная створка.
7. Р. Беспута, с. Потетино,  $C_1^{st}$ , 148/2428, (М. Ш.). 7а. Брюшная створка. 7б. То же сбоку.
8. Р. Волга, с. Бочарово,  $C_1^{st}$ , 148/2797, (А. И.). 8а. Брюшная створка. 8б. То же сбоку. 8с. То же со стороны смычного края. 8д. Спинная створка сбоку. 8е. Спинная створка, висцеральный диск.
9. Р. Волга, с. Тупицыно,  $C_1^{tr}$ , 148/2624, (Т. С.). 9а. Брюшная створка. 9б. То же сбоку.
10. Р. Ока, с. Пасхаловка,  $C_1^{st}$ , 148/2800, (А. И.). 10а. Брюшная створка. 10б. То же сбоку.
11. Р. Беспута, с. Торопово,  $C_1^{st}$ , 198/1298, (Т. С.). 11а. Брюшная створка. 11б. То же со стороны смычного края.
12. Р. Беспута, с. Торопово,  $C_1^{st}$ , 198/1300, (Т. С.). Брюшная створка, кардинальный край с хорошо сохранившимися иглами.
13. Р. Беспута, с. Шепиловка,  $C_1^{st}$ , 198/1329, (Т. С.). Спинная створка, внутреннее строение;  $\times 2$ .

Т а б л и ц а 31

Фиг. 1. *Antiquatonia khimenkovi* (Jan.).

Отклонение «*minor*». Стр. 235.

Р. Вапана, с. Казначеево,  $C_1^{tr}$ , 198/1233, (Т. С.). 1а. Брюшная створка. 1б. То же со стороны смычного края. 1с. То же сбоку.

Фиг. 2. *Antiquatonia khimenkovi* (Jan.).

Отклонение «*multispinosa*». Стр. 236.

171 км Курской жел. дор.,  $C_1^{st}$ , 148/2732, (А. И.). Брюшная створка, сильно смятая.

Фиг. 3. *Antiquatonia khimenkovi* (Jan.).

Отклонение «*pugiliformis*». Стр. 236.

Р. Волга, пог. Георгиевский,  $C_1^{st}$ , 148/3082, (Т. С.). Брюшная створка.

Фиг. 4—6. *Antiquatonia khimenkovi* (Jan.).

Отклонение «*equalicostata*». Стр. 235.

4. Р. Волга, с. Стешево,  $C_1^{st}$ , 148/2802, (А. И.).

4а. Брюшная створка. 4б. То же сбоку. 4с. То же со стороны смычного края.

5. Р. Волга, с. Тупицыно,  $C_1^{tr}$ , 148/2963, (Т. С.). 5а. Брюшная створка. 5б. То же сбоку.

5с. То же со стороны смычного края. 5д. Спинная створка.

6. Р. Мышга, с. Рындино,  $C_1^{tr}$ , 148/2674, (Д. Н. Утехин), 6а. Брюшная створка. 6б. То же сбоку. 6с. То же со стороны смычного края.

Фиг. 7. *Antiquatonia khimenkovi* (Jan.).

Отклонение «*grandicostata*». Стр. 235.

Р. Ока, г. Алексин,  $C_1^{tr}$ , 148/2753, (Т. С.). 7а. Брюшная створка. 7б. То же со стороны смычного края.

Фиг. 8—9. *Antiquatonia khimenkovi* (Jan.).

Отклонение «*platicostata*». Стр. 235.

8. Р. Беспута, с. Потетино,  $C_1^{st}$ , 148/2534, (М. Ш.). Брюшная створка, общий вид.

9. Р. Ока, с. Лужки,  $C_1^{st}$ , 198/1247, (Т. С.). 9а. Брюшная створка. 9б. То же сбоку. 9с. То же со стороны смычного края.

Фиг. 10—11. *Antiquatonia khimenkovi* (Jan.).

Отклонение «*grandiformis*». Стр. 236.

10. Р. Ока, с. Лужки,  $C_1^{st}$ , 198/1301 (Т. С.), 10a. Брюшная створка со стороны смычного края. 10b. То же сбоку.

11. Р. Волга, с. Бочарово,  $C_1^{st}$ , 148/2710, (А. И.), 11a. Брюшная створка. 11b. То же сбоку.

#### Т а б л и ц а 32

Фиг. 1—2. *Antiquatonia kotlukovi* sp. nov. Стр. 225.

1. Р. Волга, д. Селище,  $C_1^{vn}$ , 148/2960, (В. А. Котлуков), 1a. Брюшная створка. 1b. То же сбоку.

2. Р. Волга, д. Селище,  $C_1^{vn}$ , 148/2961, (В. А. Котлуков). Ядро спинной створки. 2a. Висцеральный диск. 2b. Со стороны лобного края. 2c. Сбоку.

Фиг. 3—8. *Antiquatonia gracilis* (Jan.). Стр. 239.

3. Р. Волга, с. Стешево,  $C_1^{st}$ , 148/2792, (А. И.). 3a. Брюшная створка. 3b. То же сбоку. 3c. То же со стороны смычного края.

4. Р. Волга, с. Стешево,  $C_1^{st}$ , 148/2793, (Т. С.), 4a. Брюшная створка. 4b. То же со стороны смычного края.

5. Р. Волга, с. Стешево,  $C_1^{st}$ , 148/2796, (Т. С.), 5a. Брюшная створка. 5b. То же сбоку.

6. Р. Волга, с. Стешево,  $C_1^{st}$ , 148/3064, (Т. С.), 6a. Брюшная створка. 6b. То же со стороны смычного края. 6c. То же сбоку.

7. Р. Волга, с. Стешево,  $C_1^{st}$ , 148/2795, (Т. С.). Спинная створка; наружные слои несколько растворены; видны следы септы и брахиальных петель.

8. Р. Волга, с. Стешево,  $C_1^{st}$ , 148/2757, (Т. С.), 8a. Брюшная створка. 8b. То же со стороны смычного края. 8c. То же сбоку.

Фиг. 9—13. *Antiquatonia gracilis* (Jan.) var. *bordukovensis* var. nov. Стр. 244.

9. Р. Шаня, с. Бордуково,  $C_1^{st}$ , 198/1210, голотип, (Т. С.), 9a. Брюшная створка. 9b. То же со стороны смычного края. 9c. То же сбоку.

10. Р. Шаня, с. Бордуково,  $C_1^{st}$ , 198/1261, (Т. С.), 10a. Брюшная створка. 10b. То же со стороны смычного края.

11. Р. Шаня, с. Бордуково,  $C_1^{st}$ , 198/1295, (Т. С.), 11a. Брюшная створка. 11b. То же со стороны смычного края.

12. Р. Шаня, с. Бордуково,  $C_1^{st}$ , 198/1311, (Т. С.), 12a. Брюшная створка. 12b. То же сбоку. 12c. То же со стороны смычного края; экземпляр с очень ровной ребристостью.

13. Р. Шаня, с. Бордуково,  $C_1^{st}$ , 198/1262, (Т. С.), 13a. Брюшная створка. 13b. То же сбоку. 13c. То же со стороны смычного края.

#### Т а б л и ц а 33

Фиг. 1—5. *Antiquatonia gracilis* (Jan.) var. *bordukovensis* var. nov. Стр. 244.

1. Р. Шаня, с. Бордуково,  $C_1^{st}$ , 148/2799, (Т. С.), 1a. Брюшная створка. 1b. То же сбоку. 1c. То же со стороны смычного края; экземпляр с очень грубой ребристостью.

2. Р. Шаня, с. Бордуково,  $C_1^{st}$ , 198/1356, (Т. С.). Брюшная створка экземпляра, отличающегося ровной ребристостью.

3. Р. Шаня, с. Бордуково,  $C_1^{st}$ , 198/1265—1269, (Т. С.). Группа раковин хорошей сохранности, залегающих в породе без определенной ориентировки.

4. Р. Шаня, с. Бордуково,  $C_1^{st}$ , 198/1283—1287, (Т. С.). Группа брюшных и спинных створок, беспорядочно располагающихся в слсе. 4a. Нат. вел.  $\times 2$ .

5. Р. Шаня, с. Бордуково,  $C_1^{st}$ , 198/1360, (С. Т.). 5a. Внутреннее строение спинной створки, висцеральный диск. 5b. То же лобная половина;  $\times 2$ .

Фиг. 6. *Antiquatonia tadenkensis* sp. nov. Стр. 248.

Р. Таденка (лев. приток р. Оки близ г. Серпухова),  $C_1^{pr}$ , 148/2751, голотип, (А. И.), 6a. Брюшная створка. 6b. То же со стороны смычного края. 6c. То же сбоку.

#### Т а б л и ц а 34

Фиг. 1—8. *Antiquatonia kremenskensis* Sar. Стр. 251.

1. Р. Лужа, с. Кременское,  $C_1^{pr}$ , 148/2736, голотип, (Т. С.), 1a. Брюшная створка. 1b. То же сбоку. 1c. То же со стороны смычного края.

2. Р. Лужа, с. Кременское,  $C_1^{pr}$ , 148/2737, (Т. С.), 2a. Брюшная створка. 2b. То же сбоку; экземпляр, отличающийся более тонкой ребристостью.

3. Р. Беспуга, с. Башино,  $C_1^{pr}$ , 148/2905, (Т. С.), 3a. Брюшная створка. 3b. То же сбоку. 3c. То же со стороны смычного края; экземпляр с отдельными более крупным ребрами, переходный к *A. chimenkovi* (Jan.).

4. Р. Ока, д. Пущино,  $C_1^{pr}$ , 198/1242, (А. И.), 4a. Брюшная створка; 4b. То же со стороны смычного края. 4c. То же сбоку.

5. Р. Беспуга, с. Башино,  $C_1^{pr}$ , 148/2506, (Т. С.), 5a. Брюшная створка. 5b. То же со стороны смычного края. 5c. То же сбоку. Молодой экземпляр со слабо выпуклой брюшной створкой и тонкой ребристостью.

6. Р. Волга, с. Тетюево,  $C_1^{pr}$ , 148/2745, (Т. С.), 6a. Брюшная створка. 6b. То же сбоку. 6c. То же со стороны смычного края.

7. Р. Беспуга, с. Ботня,  $C_1^{pr}$ , 198/1362, (Т. С.), 7a. Брюшная створка. 7b. То же сбоку; экземпляр со слабо развитым синусом и грубой ребристостью, переходный к *A. abrami* sp. n.

8. Р. Волга, с. Тетюево,  $C_1^{pr}$ , 148/2744, (А. И.). Продольный разрез через раковину молодого экземпляра.

Фиг. 9—10. *Antiquatonia abrami* var. *protvensis* var. n. Стр. 259.

9. Р. Таруса, д. Залужье,  $C_1^{pr}$ , 198/1225, (Т. С.), 9a. Брюшная створка. 9b. То же сбоку. 9c. То же со стороны смычного края.

10. Р. Протва, с. Потресово,  $C_1^{pr}$ , 198/1214, голотип, (Т. С.), 10a. Брюшная створка. 10b. То же сбоку. 10c. То же со стороны смычного края

#### Т а б л и ц а 35

Фиг. 1—7. *Antiquatonia abrami* sp. nov. Стр. 254.

1. Р. Лужа, с. Пирогово,  $C_1^{pr}$ , 148/2477, голотип, (Т. С.), 1a. Брюшная створка. 1b. То же сбоку. 1c. То же со стороны смычного края.

2. Р. Лужа, с. Кременское,  $C_1^{pr}$ , 148/2479, (Т. С.), 2a. Брюшная створка. 2b. То же со стороны смычного края. 2c. То же сбоку.

3. Р. Лужа, с. Кременское,  $C_1^{pr}$ , 148/2478, (Т. С.), 3a. Брюшная створка. 3b. То же сбоку. 3c. То же со стороны смычного края; уклоняющийся экземпляр со слабым синусом.

4. Р. Лужа, с. Пирогово,  $C_1^{pr}$ , 148/2483, (М. Ш.), 4a. Брюшная створка. 4b. То же со стороны смычного края. 4c. То же сбоку.

5. Р. Беспуга, с. Борисовка,  $C_1^{pr}$ , 148/2907, (Т. С.), 5a. Брюшная створка. 5b. То же со стороны смычного края. 5c. То же сбоку, экземпляр в старческой стадии, очень большая длина раковины и расширенный лобный край.

6. Р. Лужа, с. Пирогово,  $C_1^{pr}$ , 148/2476, (М. Ш.). Продольный разрез раковины.

7. Р. Беспуга, с. Башино,  $C_1^{pr}$ , 148/2908, (Т. С.), 7a. Брюшная створка. 7b. То же со стороны смычного края. 7c. То же сбоку.

Фиг. 8. *Antiquatonia kaschirica* (Ivan.).

Р. Ока, г. Кашира,  $C_2^k$ , (А. И.), 8a. Брюшная створка. 8b. То же сбоку. 8c. То же со стороны смычного края.

Фиг. 9. *Dictyoclostus circumspinosus* Раеск. var.

Казахстан, оз. Кара-Куль, виле, (М. И. Александрова). Брюшная створка, лобная часть с поясом крупных игл.

Фиг. 10. *Productus (Pseudomarginifera) aagardi* Toula-Tsch.

Урал,  $C_3$ — $P_1$ . 10a. Брюшная створка со стороны лобного края. 10b. Висцеральный диск спинной створки. 10c. То же сбоку.

#### Т а б л и ц а 36

Фиг. 1. *Productus concinnus* Sow.

Р. Вашана, с. Богородицкое,  $C_1^{st}$ , 198/4167, (Т. С.), 1a. Брюшная створка. 1b. То же, рубец прирастания, окруженный остатками игл;  $\times 3$ .

Фиг. 2. *Striatifera spinifera* (Раеск.).

С. Колодези,  $C_1^{al}$ , 148/499, (Т. С.). Брюшная створка с многочисленными изогнутыми кардинальными иглами.

Фиг. 3—7. *Productus concinnus* Sow.

3. С. Кострово,  $C_1^{tr}$ , 148/3067, (М. Ш.), 3a. Брюшная створка. 3b. То же сбоку,

створка отбита по плоскости висцерального диска спинной створки. *3с.* Отпечаток висцерального диска спинной створки с широкой диафрагмой; старческий экземпляр.

4. С. Фомино, С<sub>1</sub><sup>tr</sup>, 148/3068, (Т. С.), *4а.* Брюшная створка. *4б.* То же сбоку, створка отбита по плоскости висцерального диска спинной створки. *4с.* Отпечаток висцерального диска спинной створки, видна диафрагма; взрослый экземпляр.

5. Р. Ока, г. Алексин, С<sub>1</sub><sup>tr</sup>, 148/3066, (Т. С.), *5а.* Брюшная створка, *5б.* То же сбоку; створка отбита по плоскости висцерального диска спинной створки. *5с.* Спинная створка, отпечаток висцерального диска с отчетливой диафрагмой. *5д.* Спинная створка, раскол по висцеральному диску.

6. Р. Места, д. Бобровик, С<sub>1</sub>, (С. Н. Поршняков). Слепой изогнутый дистальный конец иглы; ×10

7. Р. Мста, д. Бобровик, С<sub>1</sub>, (С. Н. Поршняков). Слепой заостренный дистальный конец иглы; ×8.

---



1a



2a



1b



2



1c

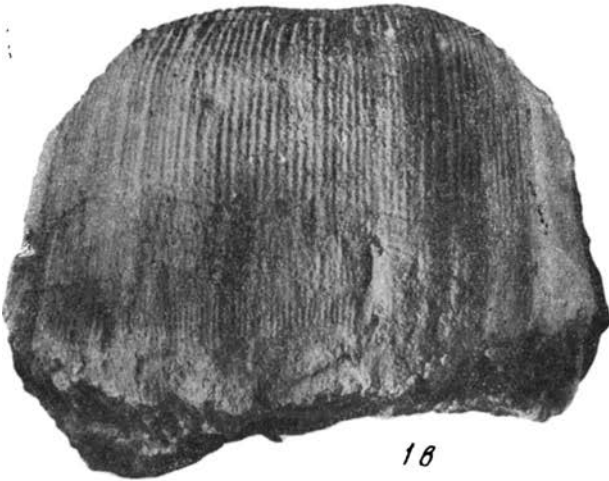
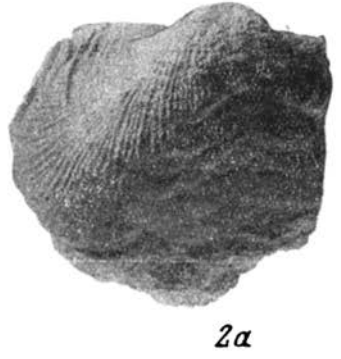


3a

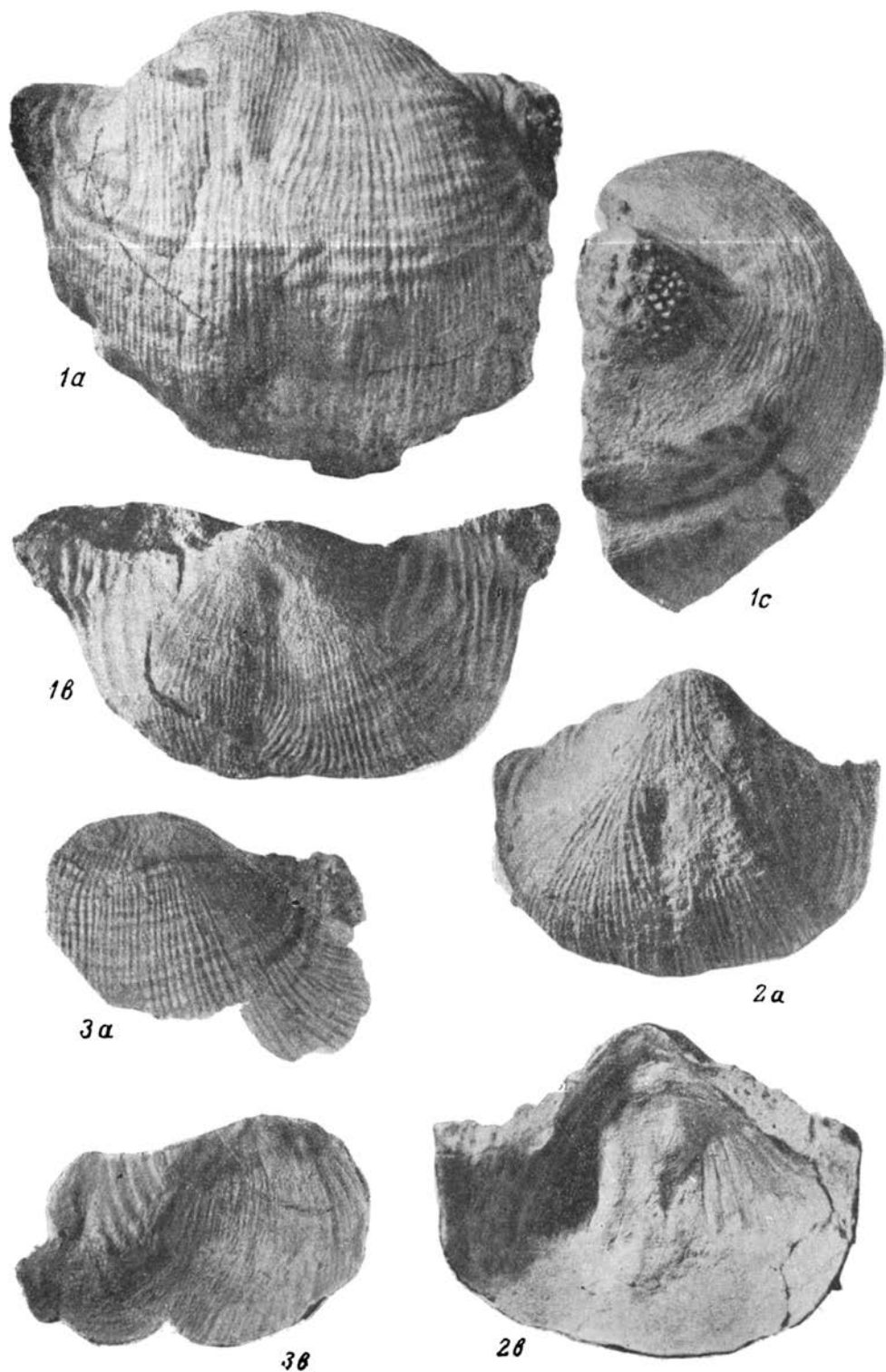


3b

*Dictyoclostus*

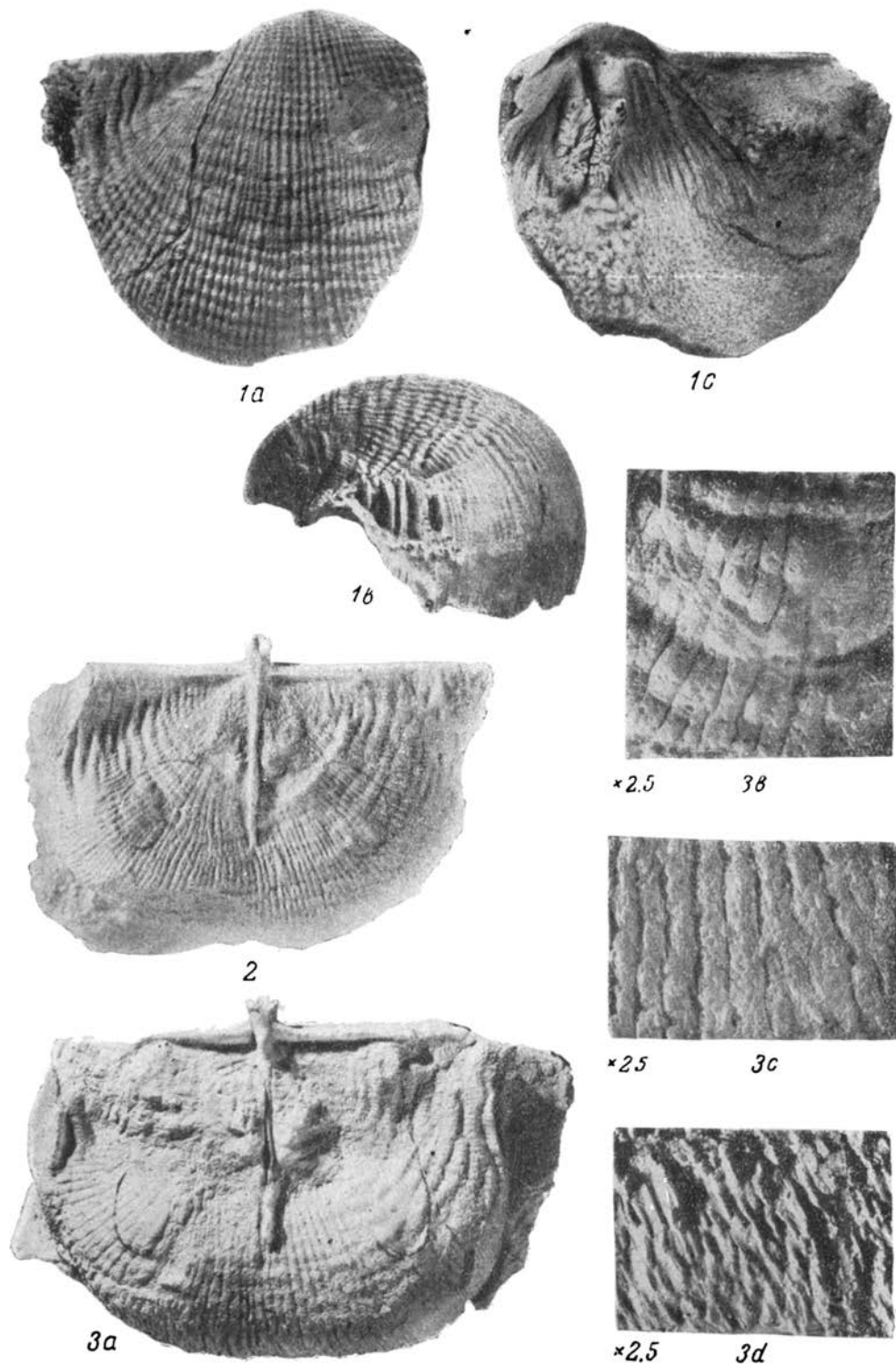


*Dictyoclostus*



*Dictyoclostus*





*Dictyoclostus*



1a



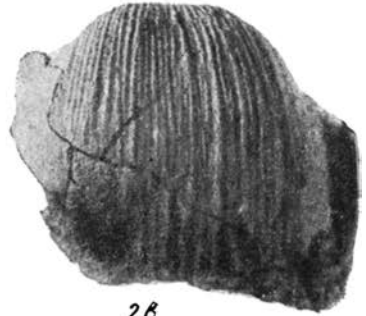
1b



2a



2c



2b



3a



4a



3a



3c

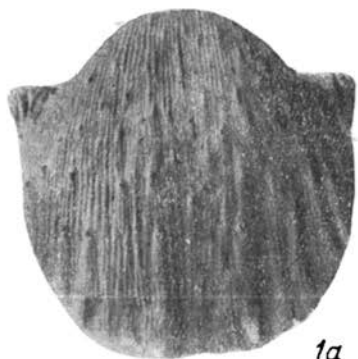


4b



4b

*Pugilis*



1a



1d



1b



1c



2



3



4c

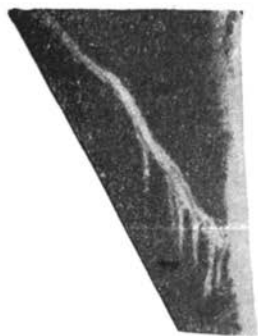


4a



4b

*Pugilis*



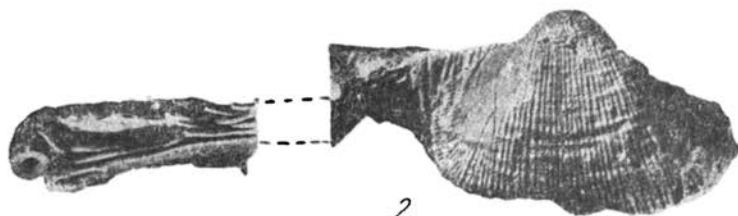
x3 1c



1b



1a



2



3a



x3 3b



x3 3c



x3 3d



6b



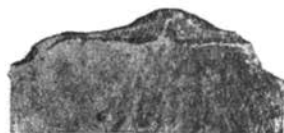
5



4b



6a



x2.5

7



4a

*Pugilis*



1a



1b



1c



2c



2b



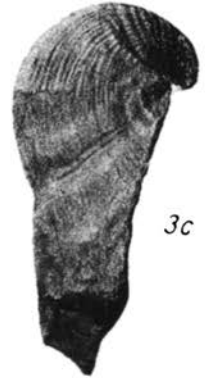
2a



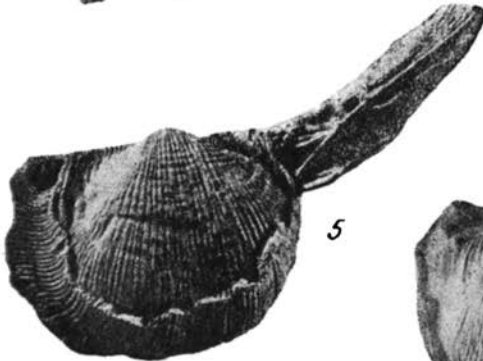
3a



3b



3c



5

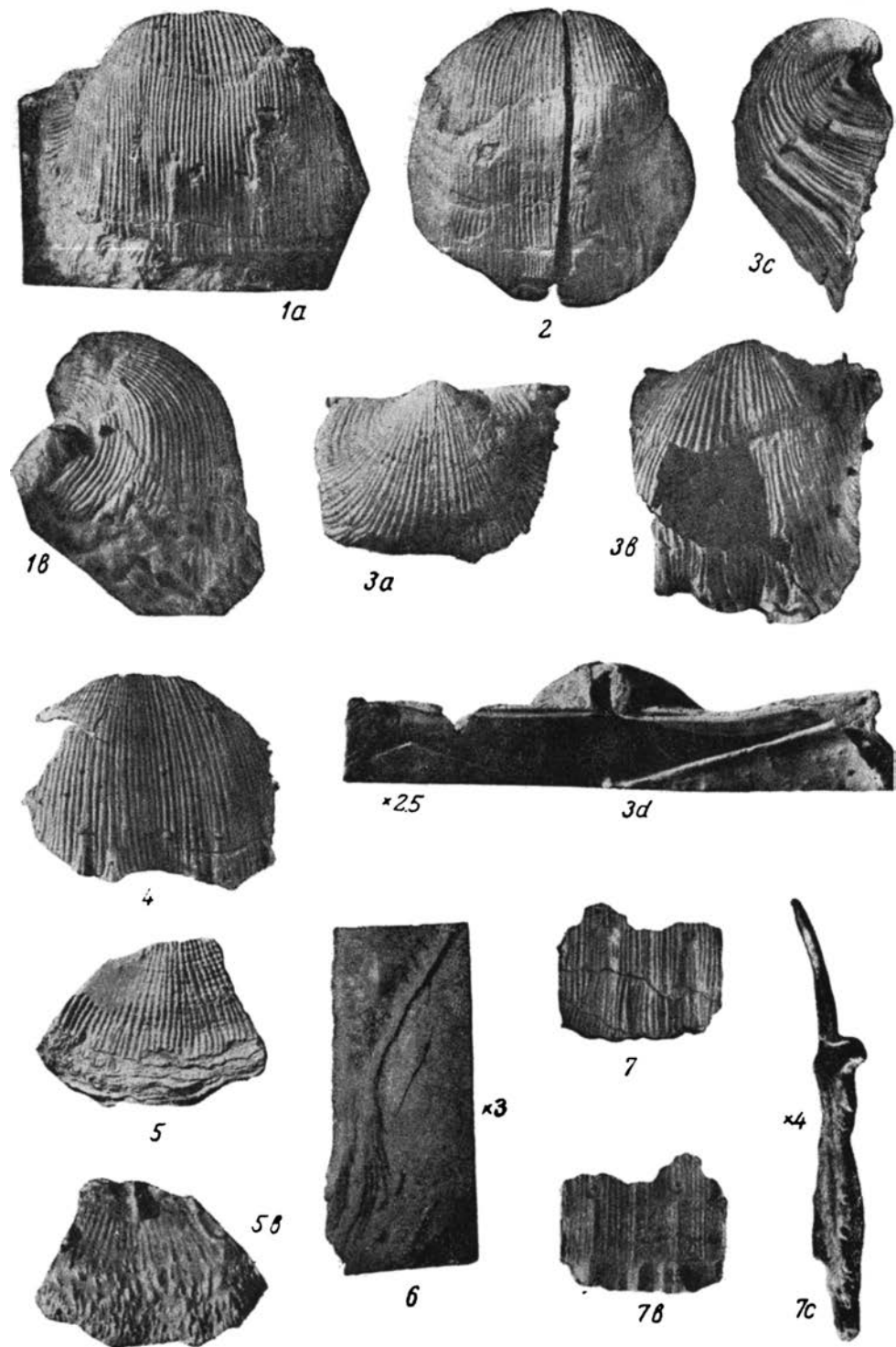


4b

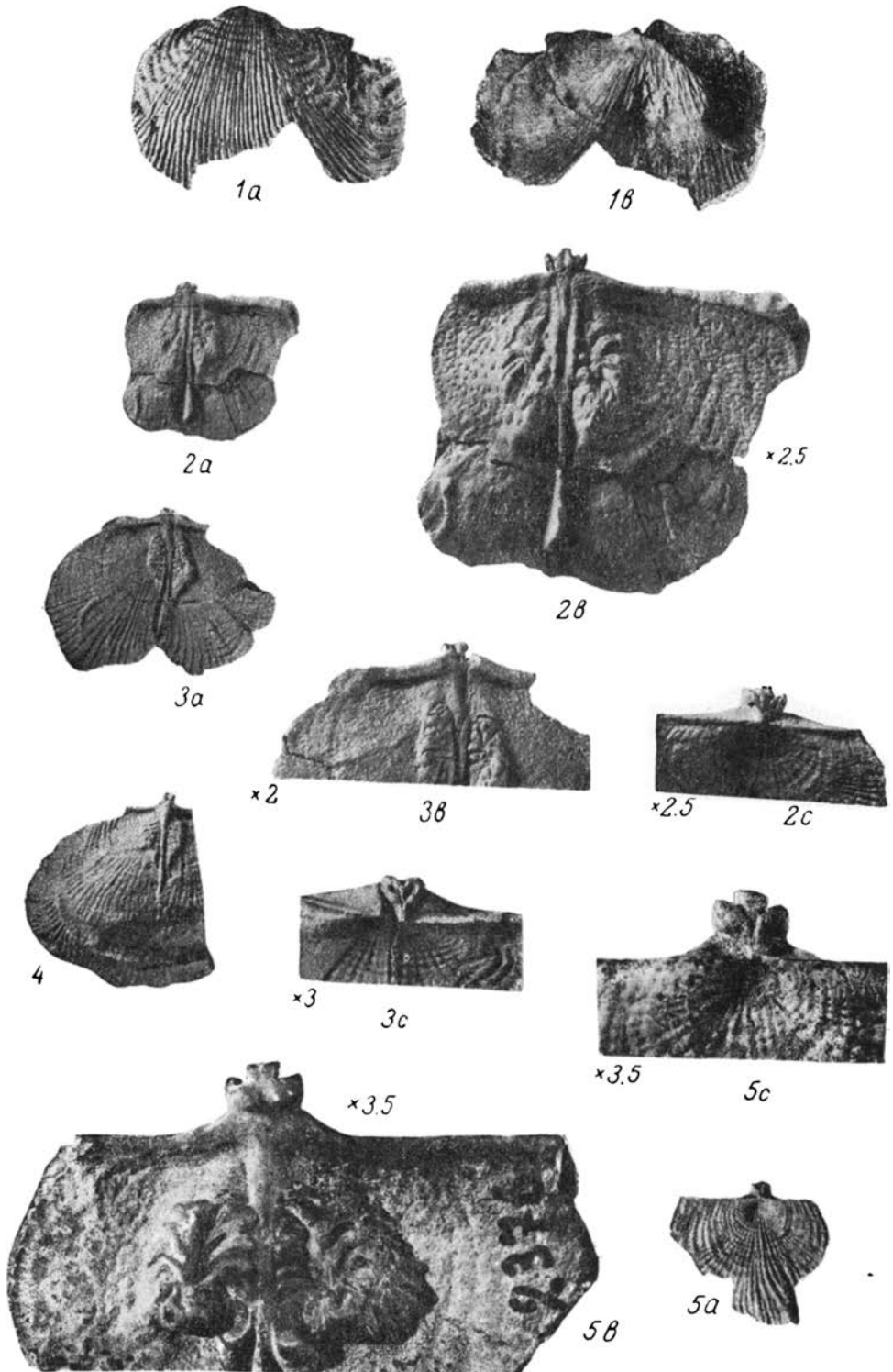


4a

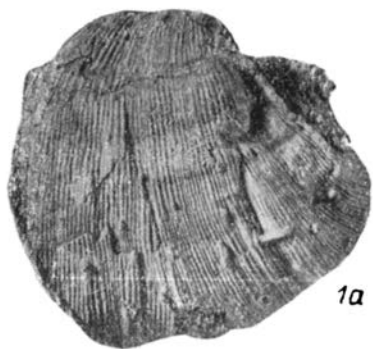
*Pugilis*



*Pugilis*

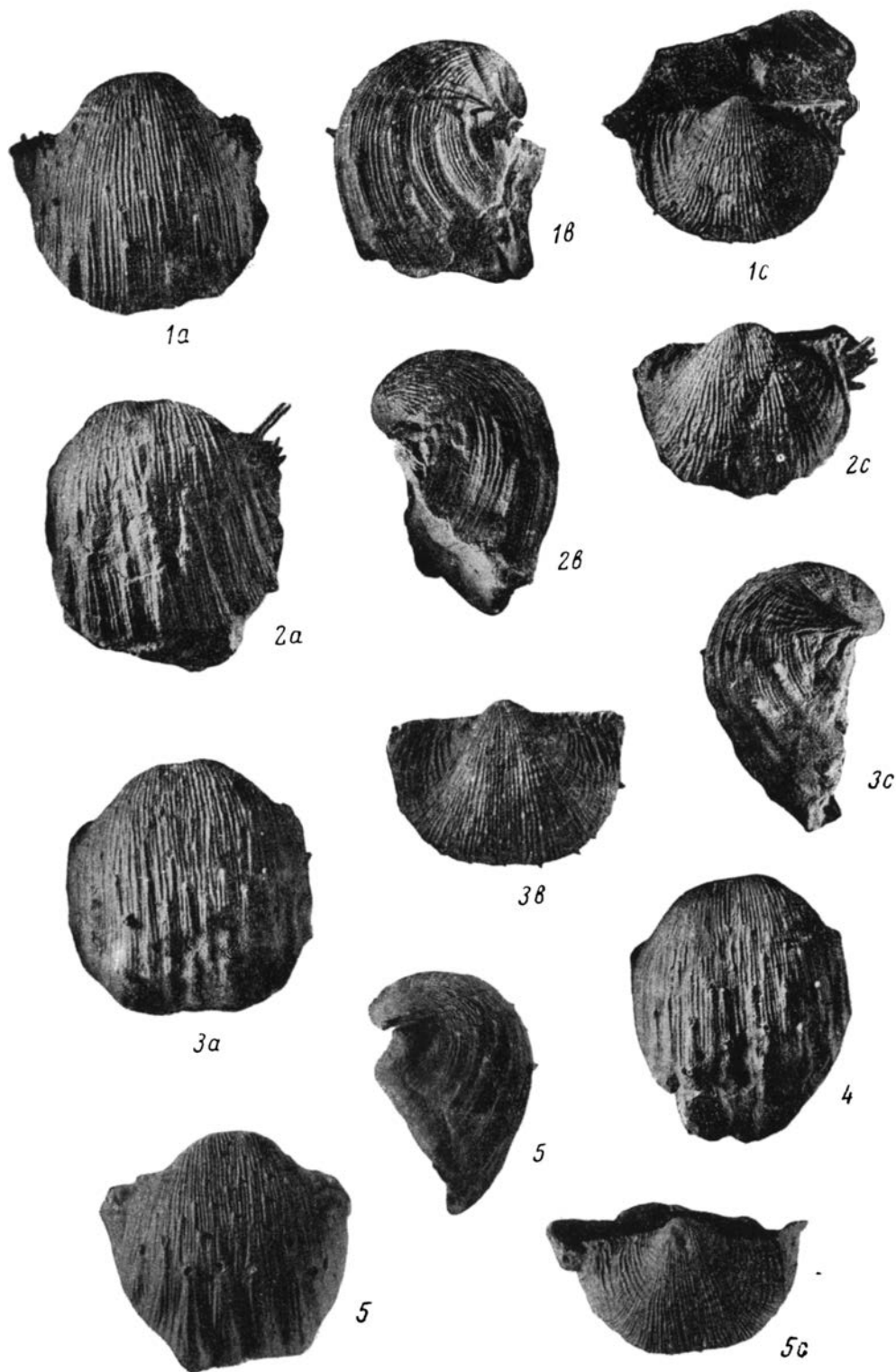


*Pugilis*

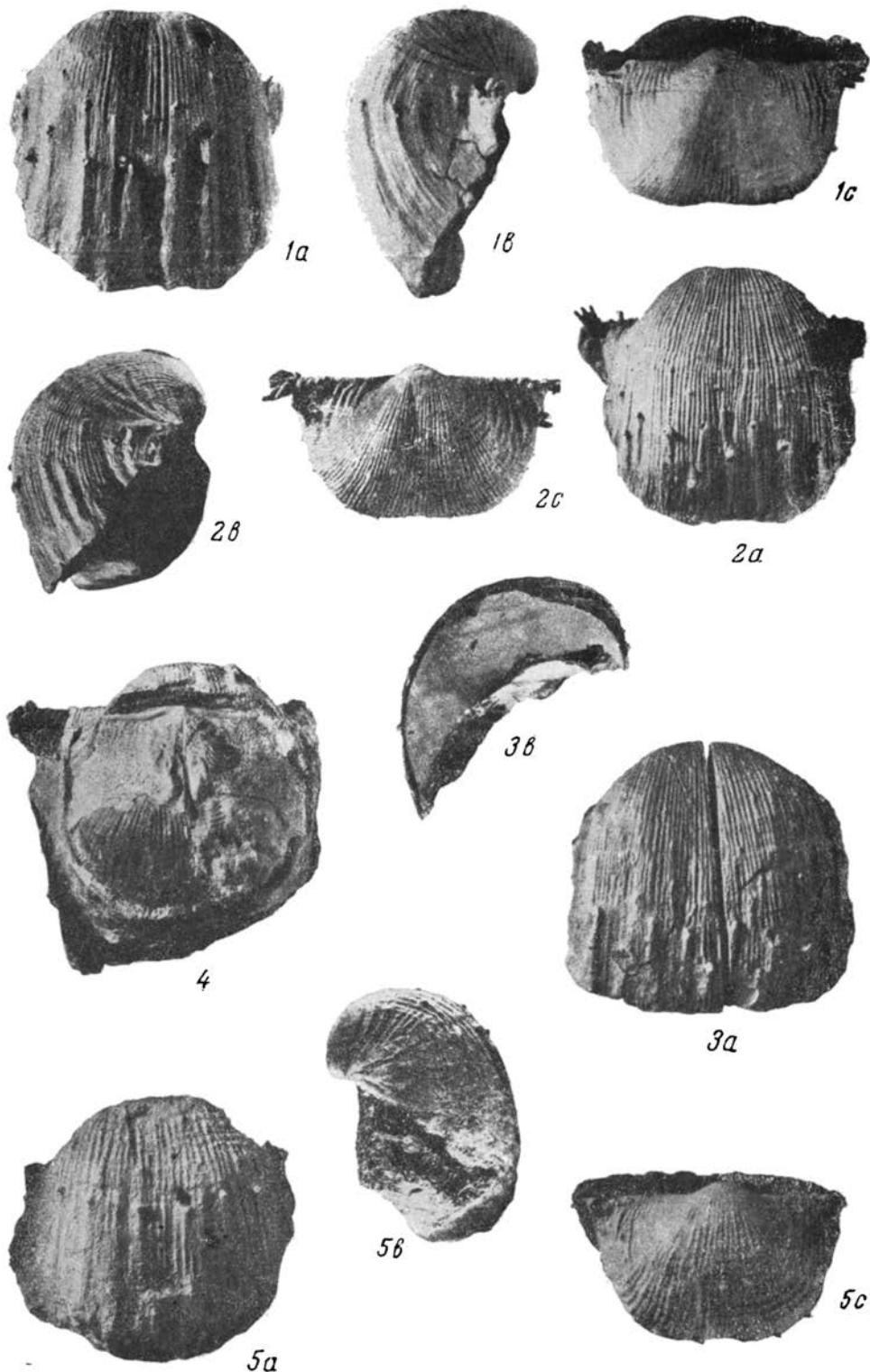


*Fugilis*

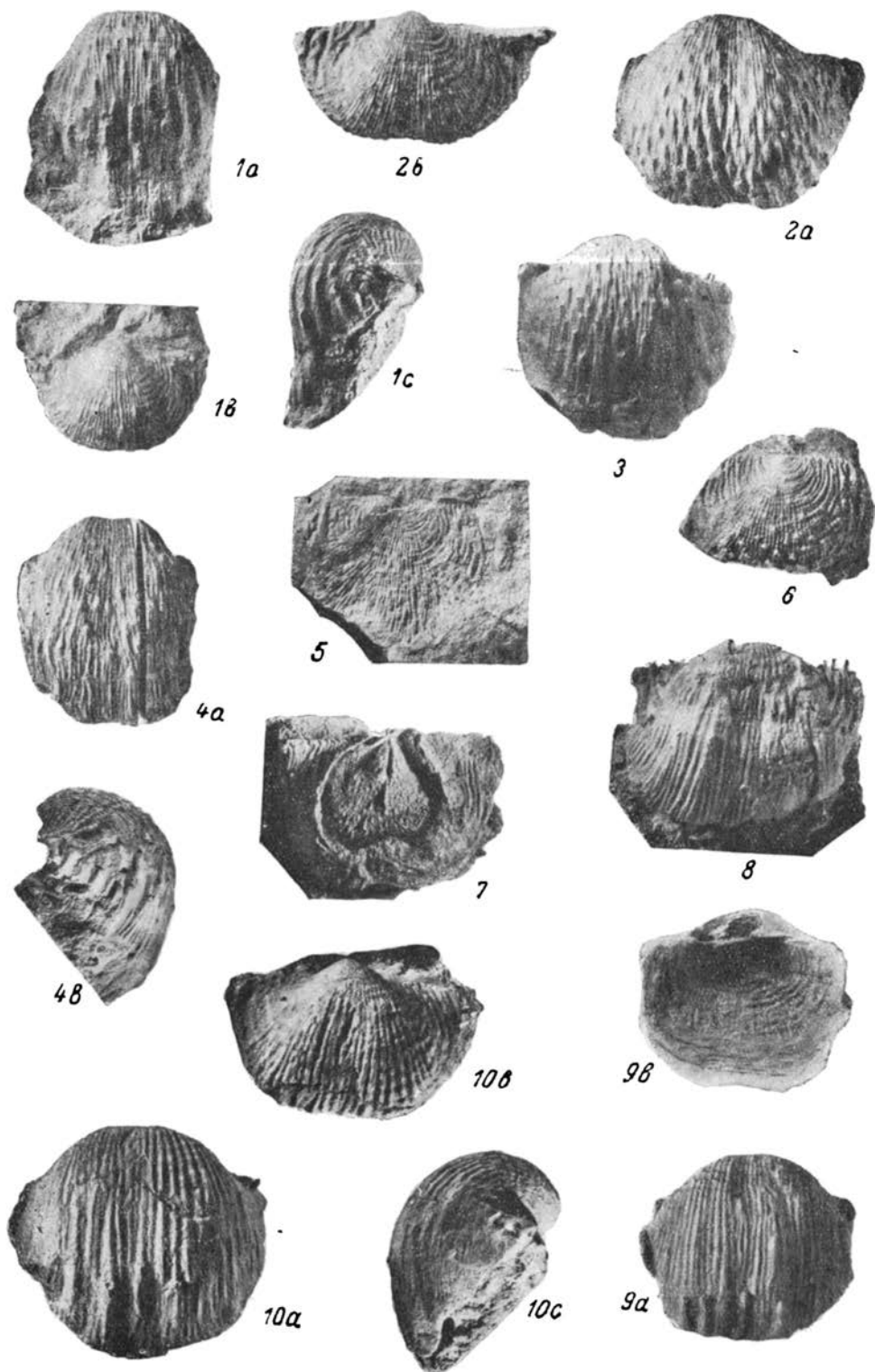




*Pugilis*



*Pugilis*



*Pugilis*



1a



2b



2c



1b



2a



3b



3a



3c



5a



4



6



5b



5c



7

*Pugilis*



1



2b



2c



2a



3a



3b

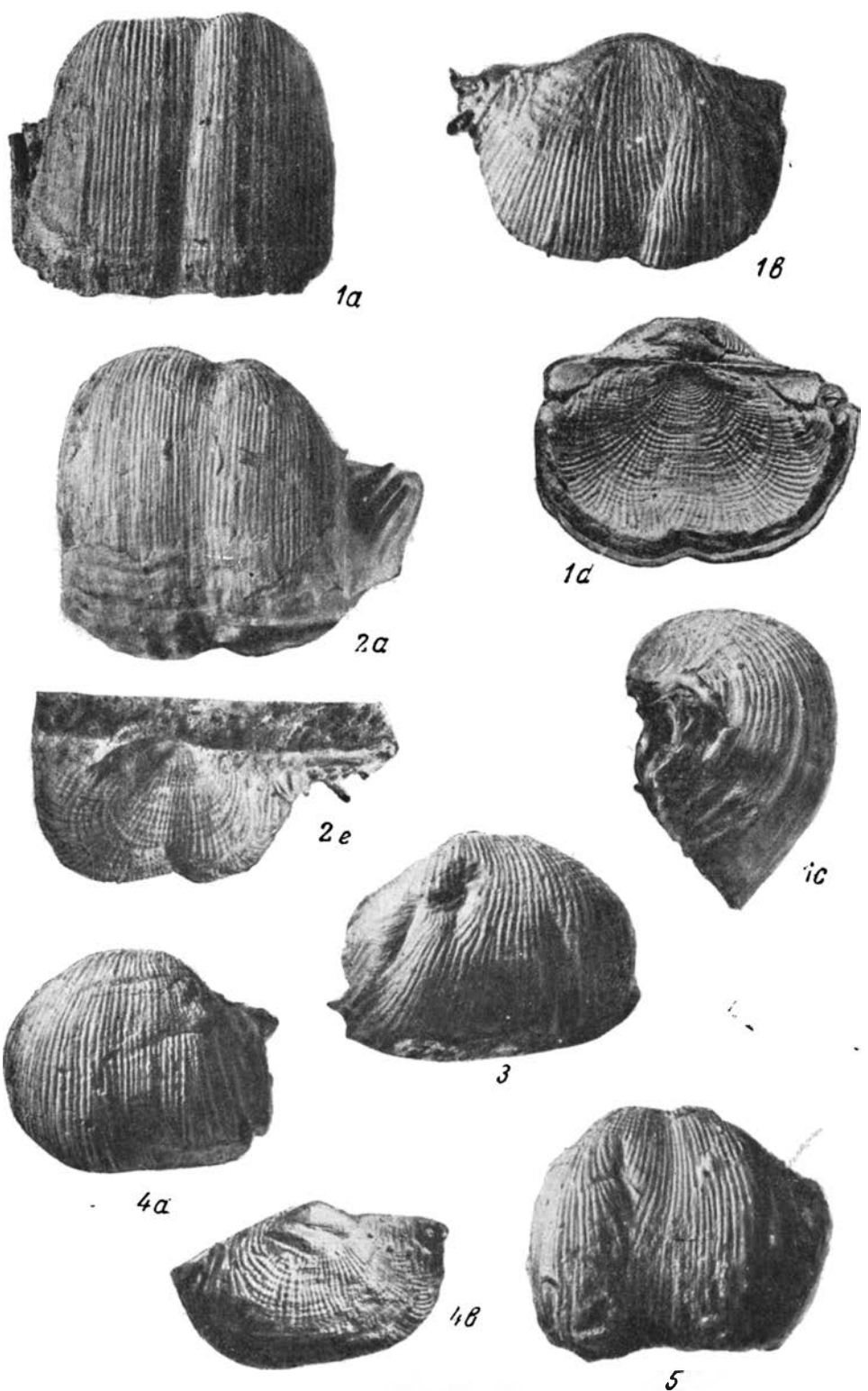


4

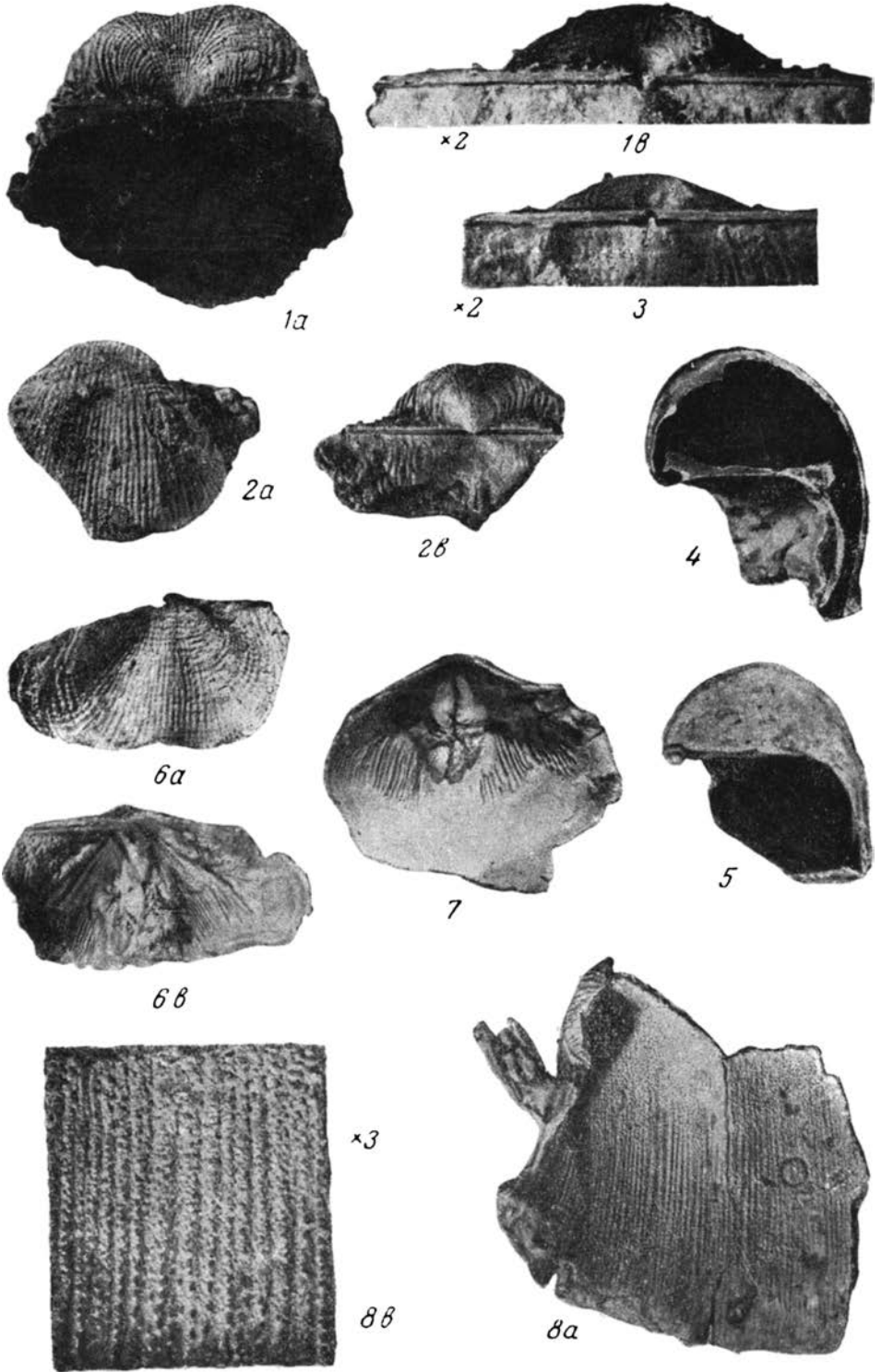


3c

*Antiquatonia*



*Antiquatonia*



*Antiquatonia*



1



x2

2c



2a



x2

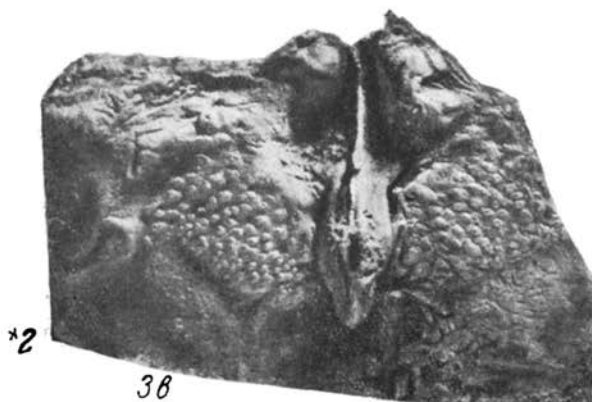
2d



2b



3a



x2

3b





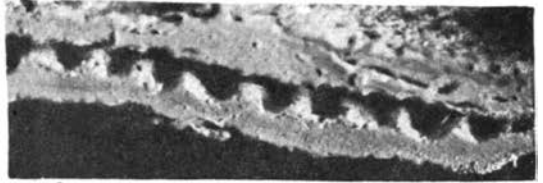
1a



1b



2c



x10

1c



x2

2b



3



2a



4



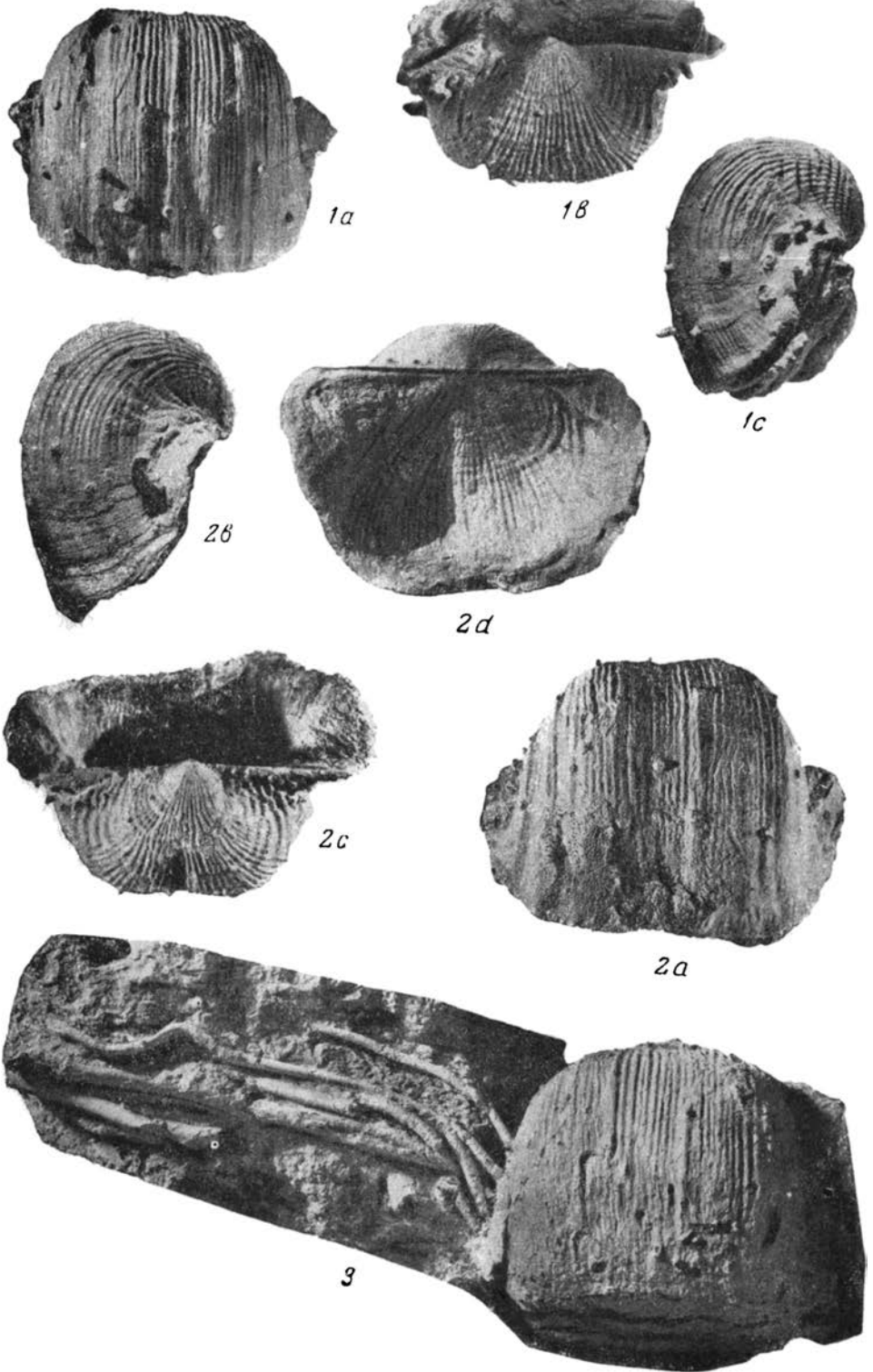
5a



x2

5b

*Antiquatonia*



*Antiquatonia*



1a



1b



2a



1c



2b



3b

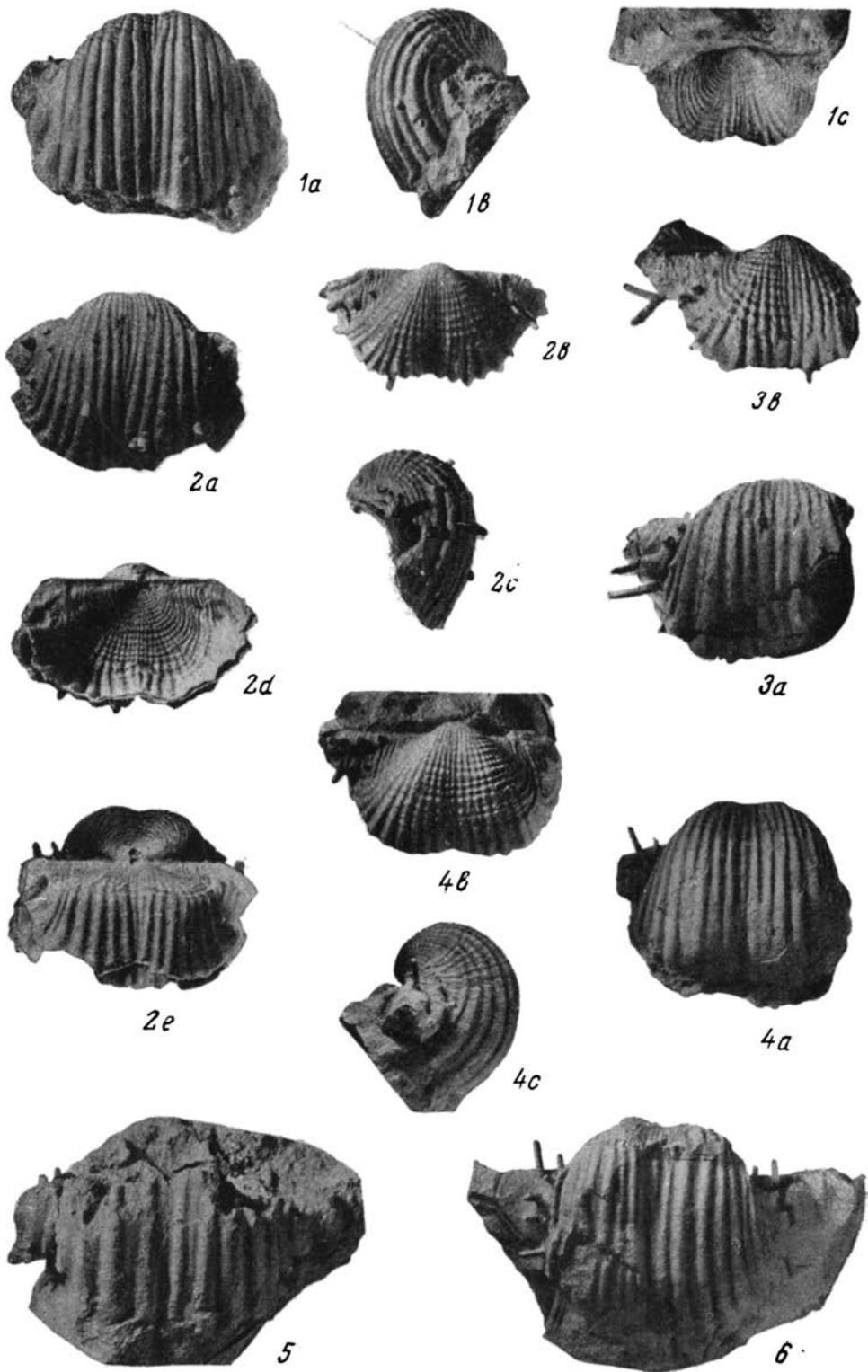


3c



3a

*Antiquatonia*



*Antiquatonia*



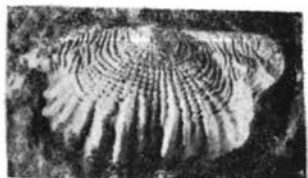
1a



1b



2b



2a



3a



3c



3b



4



5



x3

3d



6a



x3

3e



x3

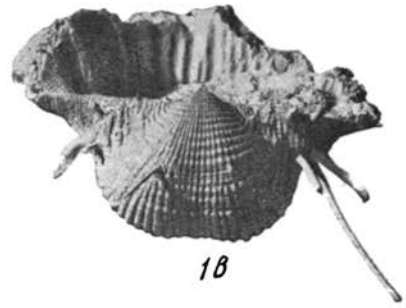
3f



6b



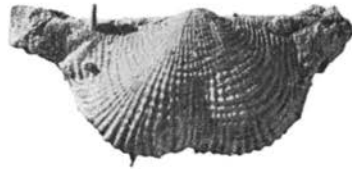
1a



1b



2a



2b



2c



4a



3



4b



5a



6

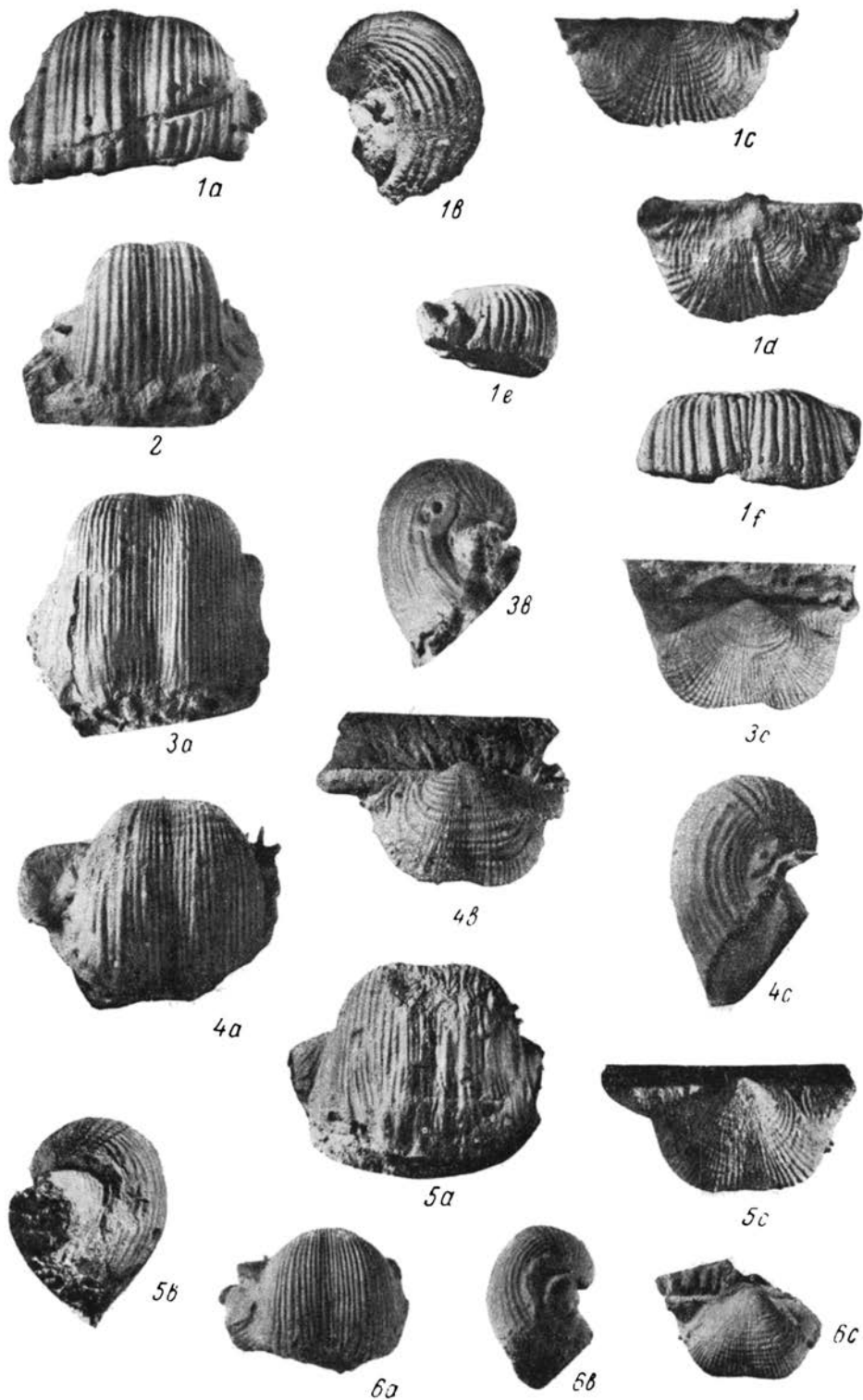


5b



5c

*Antiquatonia*



*Antiquatonia*



1a



1b



1c



2a



2b



2c



3a



4a



×25 4b



3b



5



6a



×25 6b



7a



×3 7b



×3 7c



×3 7a



×3 8a



×3 8b



×3 8c

*Antiquatonia*





1a



1b



1c



1d



2a



2b



2c



2d



3a



3b



3c



4



5a



5b



5c



5d



6a



6b



6c



6d



7a



7b

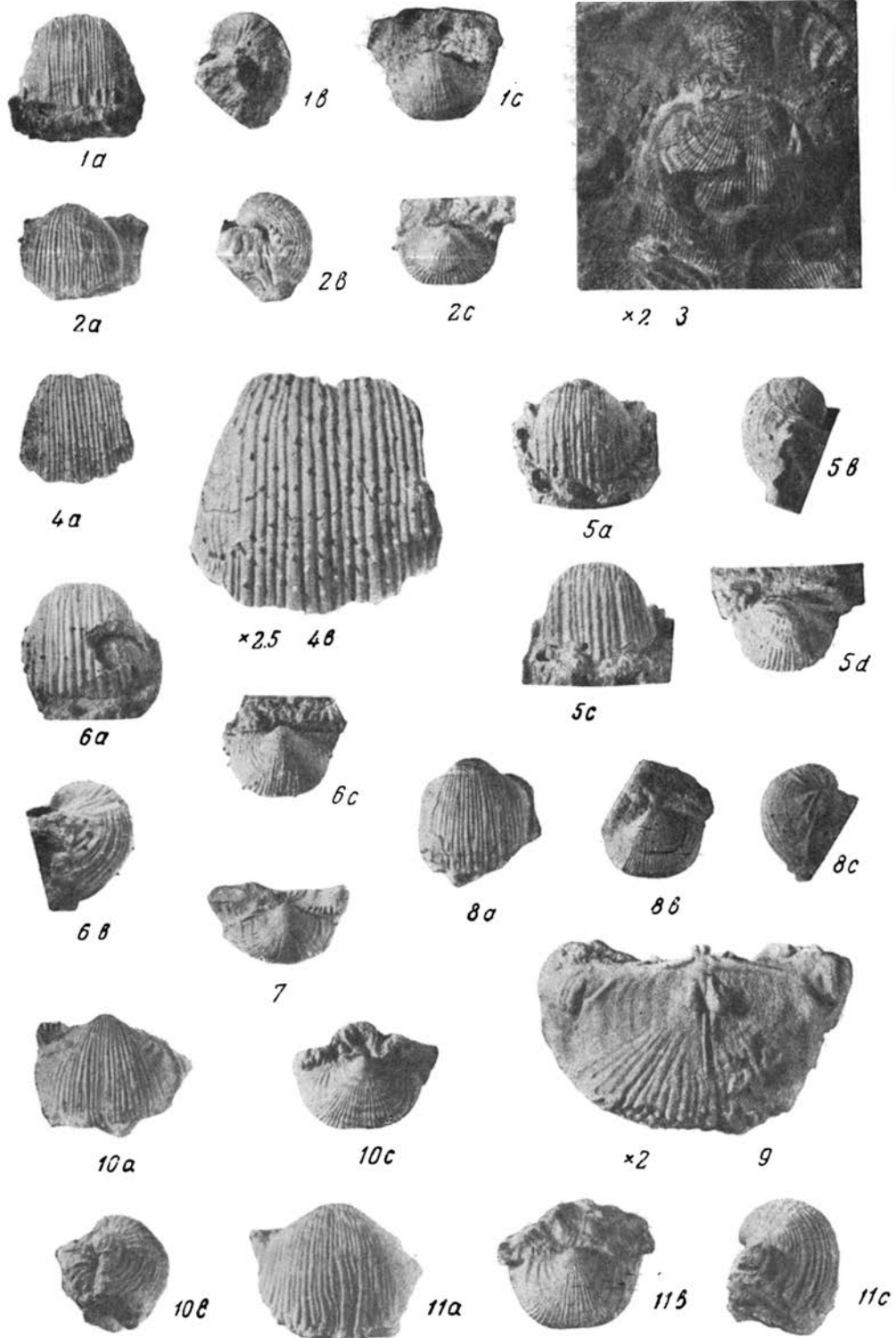


7c

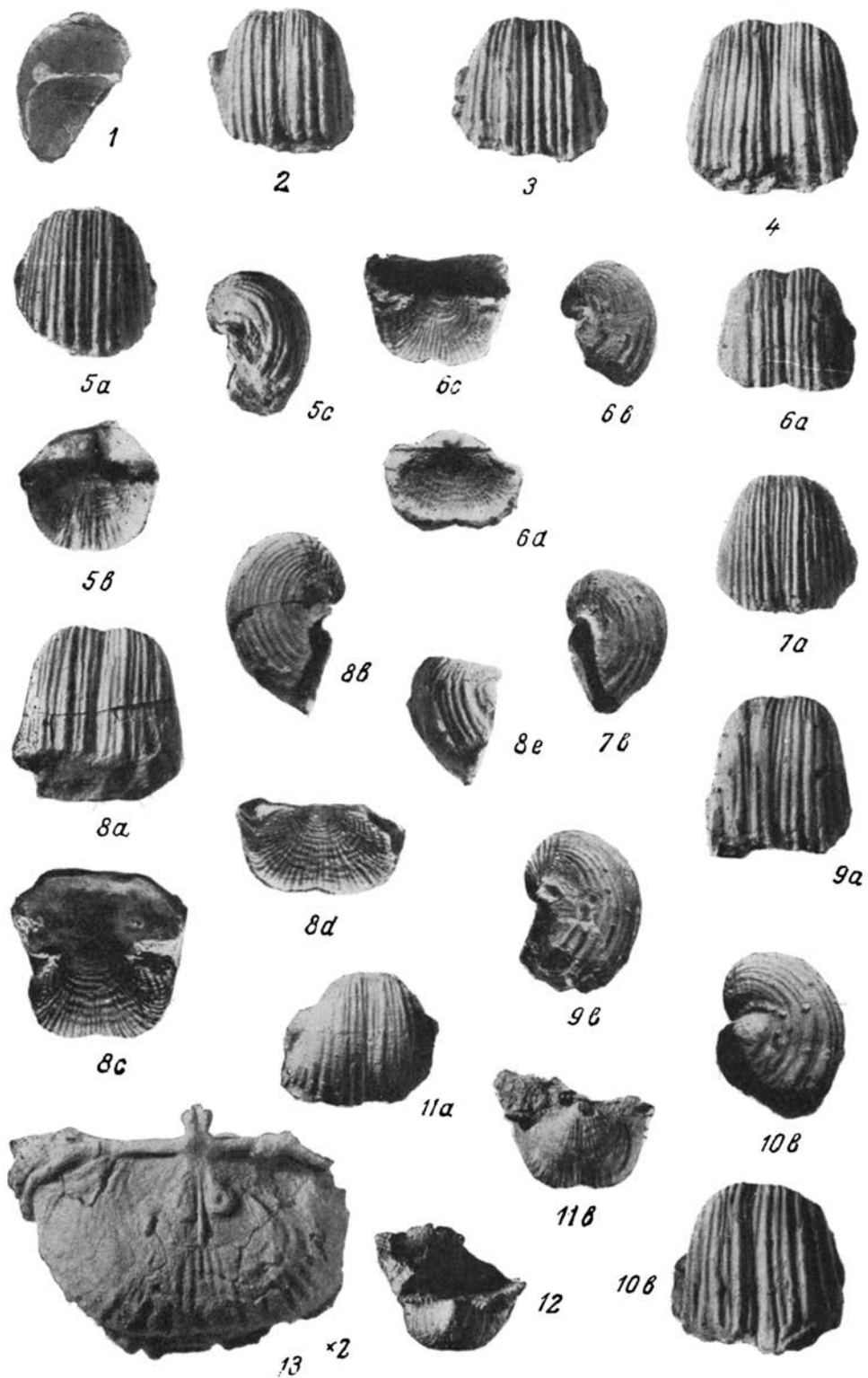


7d

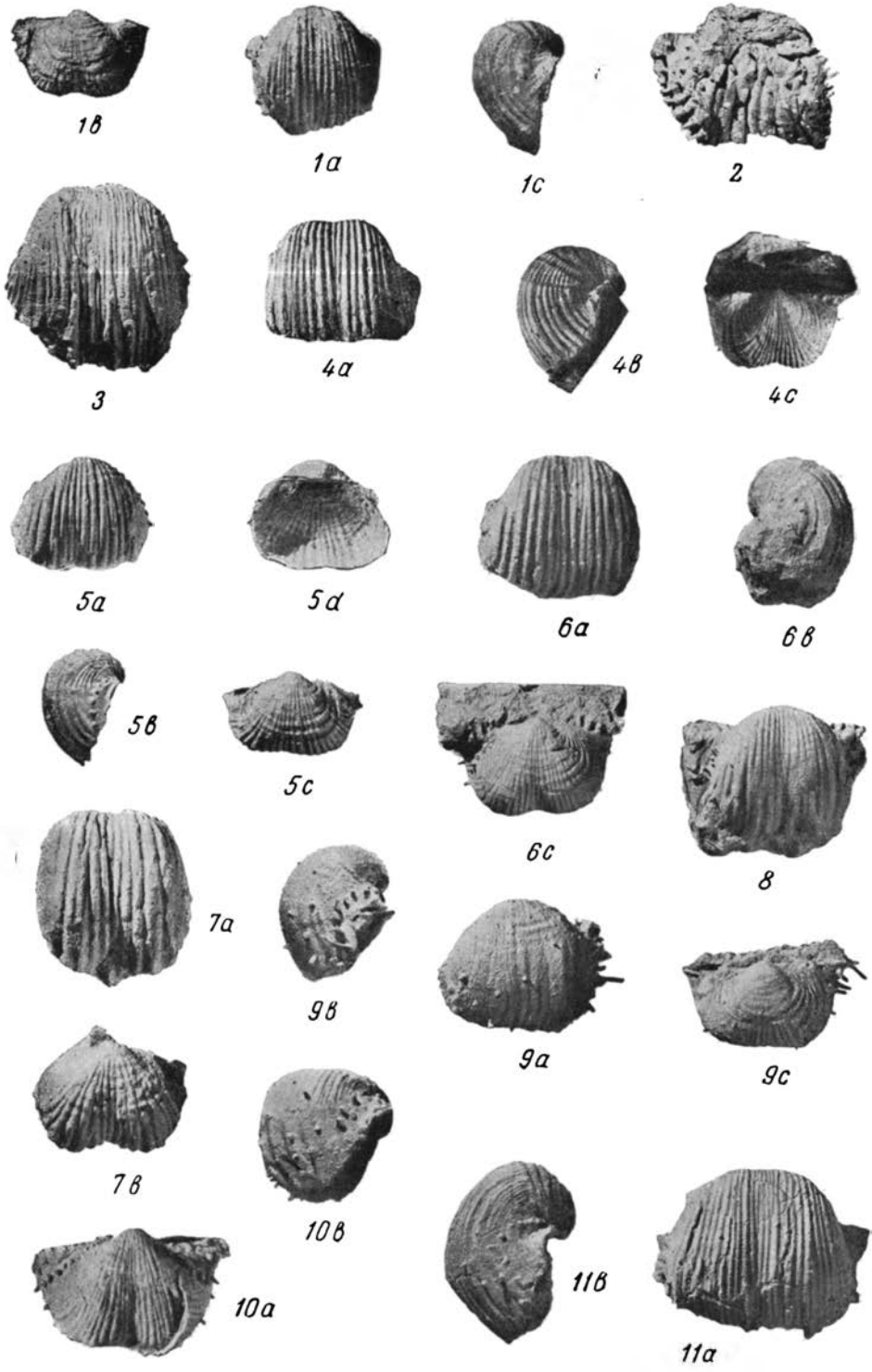
*Antiquatonia*



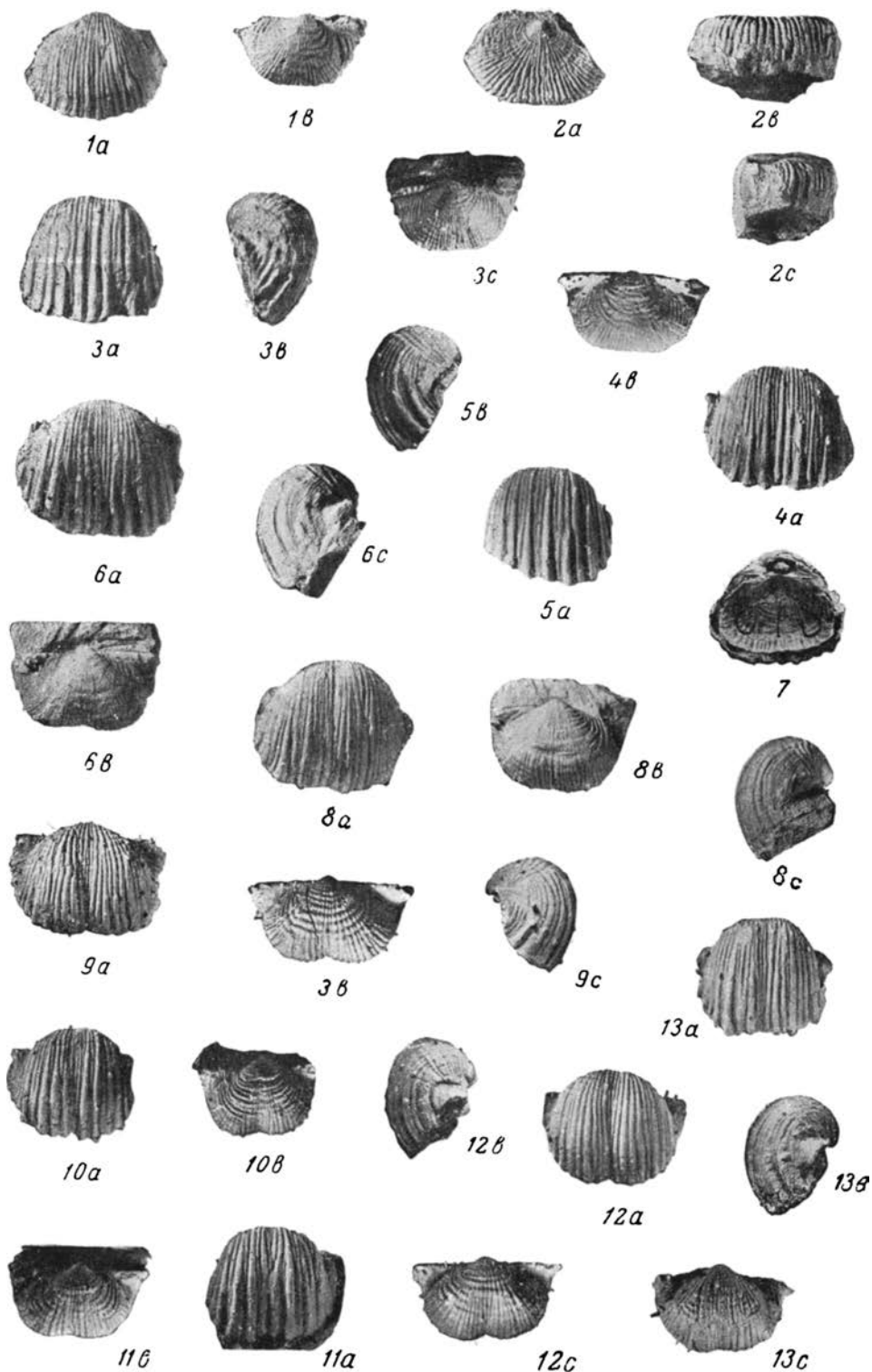
*Antiquatonia*



*Antiquatonia*



*Antiquatonia*



*Antiquatonia*



1a



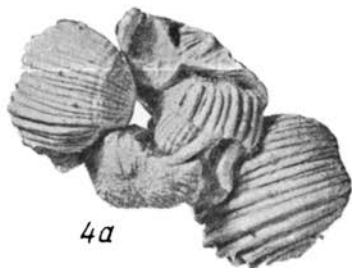
1b



1c



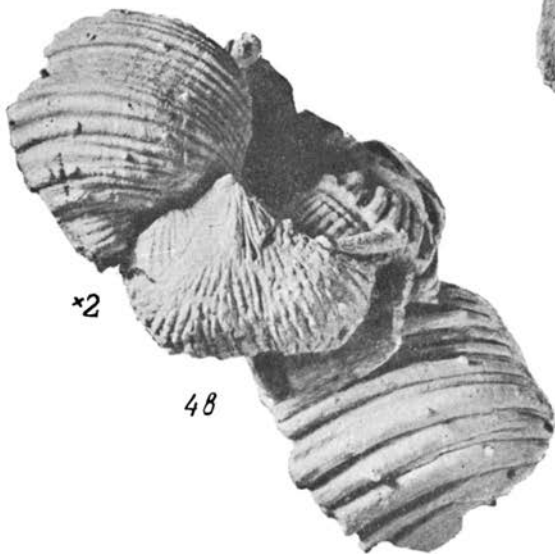
2



4a



3



\*2

4b



5a



5b



6a

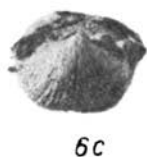


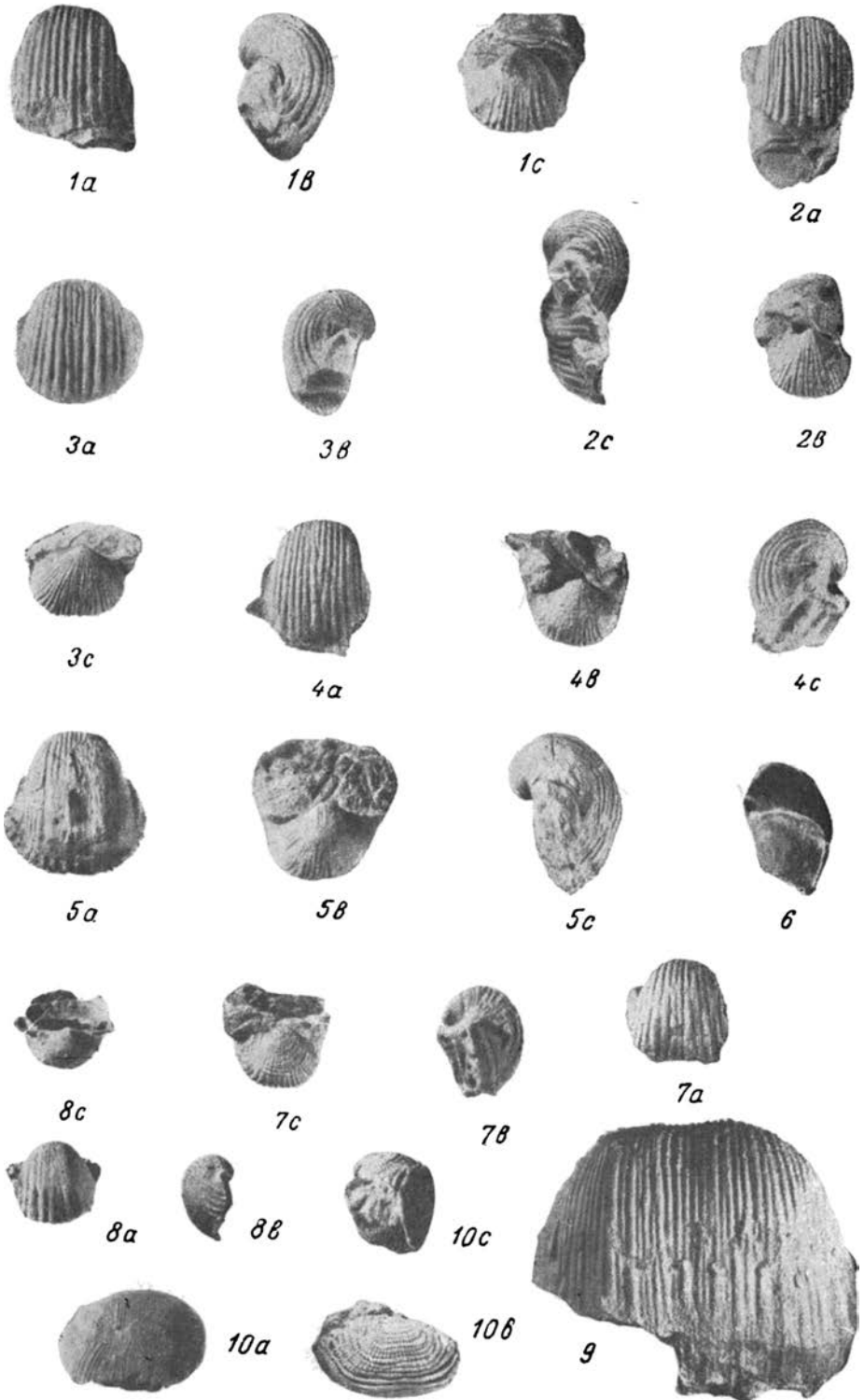
6b



6c

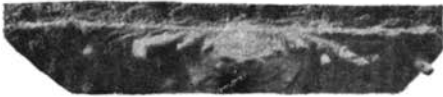
*Antiquatonia*





*Antiquatonia, Dictyoclostus, Productus*





x3 1b



2



1a



3a



3c



3b



4a



4b



5a



5c



4c



5d



5b



x10

6



x8

7

*Productus, Striatifera*

## СО Д Е Р Ж А Н И Е

	Стр.
Введение . . . . .	3
Биологический анализ раковины . . . . .	7
I. Внешняя форма раковины . . . . .	8
1. Морфологические типы раковин . . . . .	8
2. Изменения формы раковины в онтогенезе . . . . .	10
3. Рудиментарные и архаические морфологические признаки . . . . .	21
4. Изменение формы раковины в филогенезе и её значение для систематики продуктид . . . . .	22
II. Наружная скульптура раковины . . . . .	24
А. Радиальная ребристость и складчатость . . . . .	24
Б. Концентрические морщины . . . . .	30
В. Иглы . . . . .	33
III. Внутреннее строение раковины . . . . .	52
1. Мускульная система . . . . .	54
2. Брахиальные отпечатки . . . . .	62
3. Срединная септа . . . . .	64
4. Кардинальные и латеральные валики . . . . .	65
5. Внутренняя поверхность створок . . . . .	67
6. Систематическое значение признаков внутреннего строения . . . . .	72
Образ жизни . . . . .	74
Схема стратиграфии и распределения фаций . . . . .	82
Описательная часть . . . . .	88
Род <i>Dictyoclostus</i> Muir-Wood nov. emend. . . . .	88
<i>D. semireticulatus</i> (Mort.) . . . . .	91
<i>D. pinguis</i> M.-W. var. <i>munda</i> var. nov. . . . .	94
<i>D. pinguis</i> M.-W. var. <i>minor</i> var. nov. . . . .	103
Род <i>Pugilis</i> gen. nov. . . . .	104
<i>P. pugilis</i> (Phill.) emend. Muir-Wood . . . . .	107
<i>P. aff. pugilis</i> (Phill.) . . . . .	109
<i>P. serpukhovensis</i> sp. nov. . . . .	110
<i>P. pugiloides</i> sp. nov. . . . .	116
<i>P. subscoticus</i> sp. nov. . . . .	118
<i>P. ninae</i> sp. nov. . . . .	129
<i>P. schwetzovi</i> sp. nov. . . . .	132
<i>P. rossicus</i> sp. nov. . . . .	138
<i>P. tarussensis</i> sp. nov. . . . .	144
<i>P. pugiliiformis</i> (Jan.) . . . . .	145
<i>P. luzhkiensis</i> sp. nov. . . . .	152
<i>P. moshkovensis</i> sp. nov. . . . .	154

<i>P.</i> sp. . . . .	158
<i>P.</i> (?) <i>annae</i> sp. nov. . . . .	160
Эволюция представителей родов <i>Dictyoclostus</i> и <i>Pugilis</i> . . . . .	163
Род <i>Antiquatonia</i> Milorad. nov. emend. . . . .	167
<i>A. hindi</i> (M.-W). . . . .	171
<i>A. hindi</i> (M.-W) var. <i>ustyensis</i> var. nov. . . . .	183
<i>A. hindi</i> (M.-W.) var. <i>aspera</i> var. nov. . . . .	185
<i>A. sulcata</i> (Sow.) . . . . .	186
<i>A. costata</i> (Sow.) . . . . .	189
<i>A. nerutshensis</i> sp. nov. . . . .	195
<i>A. insculpta</i> (M.-W.). . . . .	202
<i>A. znamenskiensis</i> (Liss.) . . . . .	209
<i>A. serenensis</i> sp. nov. . . . .	213
<i>A. prikschiana</i> (Jan.) . . . . .	221
<i>A. kottukovi</i> sp. nov. . . . .	225
<i>A. khimenkovi</i> (Jan.) . . . . .	228
<i>A. gracilis</i> (Jan.) . . . . .	239
<i>A. gracilis</i> (Jan.) var. <i>bordukovensis</i> var. nov. . . . .	244
<i>A. tadenkensis</i> sp. nov. . . . .	248
<i>A. kremenskensis</i> Sar. . . . .	251
<i>A. abrami</i> sp. nov. . . . .	254
<i>A. abrami</i> sp. nov. var. <i>protvnsis</i> var. nov. . . . .	259
Эволюция представителей рода <i>Antiquatonia</i> . . . . .	260
Стратиграфическое значение и фацциальное распространение описанных форм . . . . .	272
Определитель описанных видов по внешним признакам . . . . .	283
Литература . . . . .	288
Объяснение таблиц . . . . .	293

*Печатается по постановлению  
Редакционно-издательского совета  
Академии Наук СССР*

\*

Редактор Издательства *Е. П. Авдусина*

Технический редактор *Н. Н. Аузан*

Корректор *Н. Н. Морозов*

\*

РИСО АН СССР № 3525. А-09107. Издат. № 2008  
Тип. заказ № 2190. Подп. в печ. 22.VII 1949 г.  
Формат бум. 70×108<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Печ. л. 19<sup>1</sup>/<sub>4</sub>+36 вклеек  
Уч.-издат. 30 л. Тираж 1200. Ц. 24 р.

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

ОПЕЧАТКИ

Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть
13	7 св.	шлейфах	шлифах
48	10 св.	например	на пример
53	5 св.	Samarotoech i dae	Samarotoechiidae
72	3 св.	(табл. 20, фиг. 2—5.	(табл. 19, фиг. 2 и табл. 20, фиг. 5,
97	19 св.	(табл. 2,	(табл. 3,
120	13 св.	10	9
139	Рис. 51 2—3 св.	Воротныск	Воротыск
159	Таблица	Т а б л и ц а 17	Т а б л и ц а 17a
293	8 св.	Стр. Р.	Стр. 103.

Стр.	Строка	Напечатано	
87	Табл. 2	Верхний, уральский C <sub>3</sub>	Гжельский (омфалотроховый) C <sub>3</sub> <sup>gi</sup> Касимовский (тегулиферинный) C <sub>3</sub> <sup>ks</sup>

Должно быть

Верхний, уральский C <sub>3</sub>	Гжельский (омфалотроховый) C <sub>3</sub> <sup>gi</sup> Касимовский (тегулиферинный) C <sub>3</sub> <sup>ks</sup>
-----------------------------------	--

Стр.	Строка	Напечатано
166	8—9 св.	<i>Западная Европа</i> (no Muir-Wood u Paackelmann)

Должно быть

*Западная Европа (no Muir-Wood u Paackelmann)*

Цена 24 руб.