АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОТДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ «ПУТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ И РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ»

ОРГАНИЗМ И СРЕДА
В ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ПРОШЛОМ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва 1966

В. А. Захаров
(Институт геологии и геофизики Сибирского отделения АН СССР)

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ, ПРИЖИЗНЕННО ЗАХОРОНЕННЫЕ В ВАЛАНЖИНСКИХ ПЕСКАХ ХАТАНГСКОЙ ВПАДИНЫ

В течение позднеюрского и раннемелового времени (валанжинский и раннеготеривский века) на месте Хатангской впадины существовало море-пролив, отделенное от северных морей островом Таймыр. Прибрежные отложения этого моря вскрываются в бассейне р. Боярки [1]. Здесь установлены верхи верхнего оксфорда, нижний и верхний кимеридж, нижний и верхний волжские ярусы, валанжин и предположительно нижний готерив. В раннем готериве пролив прекратил свое существование. Основная масса осадков представлена песками (песчаниками) и алевритами (алевролитами), в незначительном количестве присутствуют глины. Верхнеюрские отложения в целом характеризуются глауконит-лептохлоритовым составом, а нижнемеловые — кварц-полевошпатовым и лептохлоритовым. Обильная и разнообразная фауна, населявшая бассейн, а также характер осадков свидетельствуют о нормально морских условиях в течение позднеюрского и раннемелового времени. Среди беспозвоночных в количественном, а возможно, и в качественном отношении преобладают двустворчатые моллюски, многочисленны головоногие, остатки и следы жизнедеятельности червей, часто встречаются гастроподы, фораминиферы, иногда брахиоподы, иглокожие, мшанки и ракообразные.

Хотя как в позднеюрское время, так и в валанжинский век бассейн населяли одни и те же группы фауны, их видовой и отчасти родовой составы сильно различались. Уже в самых низах валанжина (зона *Surites spasskensis*) комплекс фауны, в основном представленный ауцеллами и аммонитами, сильно отличается от такового верхнего волжского яруса. Но особенно своеобразная фауна появляется в следующей зоне — *Tollia* spp., в которой преобладают пески. Изобилие в валанжине (начиная с зоны *Tollia* spp.) устриц и пектенов — жителей неглубоких прибрежных вод,— а также относительная бедность аммонитами большей части разреза валанжина и готерива наводят на мысль о некотором опреснении в отдельные моменты краевых участков моря. Эти участки могли быть частично изолированы от моря благодаря намыванию кос, баров, островов и т. д. за счет осадков, среди которых преобладали пески.

---

[1] Стратиграфия мезозойских отложений р. Боярки подробно изложена в статье В. Н. Сакса и др. (1965).

О непостоянстве гидродинамического режима придонных вод свидетельствуют эпизодические размывы внутри толщи терригенных осадков. Эти размывы происходили без осушения участка и приводили к смещению фаций и донной фауны на площади.

Описанные в настоящей статье беспозвоночные происходят из песков и алевритов в основном зоны *Tollia* spp. нижнего валанжина и из среднего валанжина, но отдельные находки сделаны в верхнем валанжине и нижнем готериве.

Среди разнообразных палеоэкологических объектов, наблюдавшихся при исследовании превосходных обнажений валанжина на р. Боярке (Хатангская впадина), замечательные находки прижизненно захороненных беспозвоночных, приуроченные к слоям мелкозернистых песков и алевритов, представляют, несомненно, особый интерес. К таким объектам прежде всего относятся остатки животных, селившихся на раковинах двустворчатых моллюсков, а именно остатки брахиопод, аномий, арктотисов (монотиды), серпулид, устриц (особенно молодь), мшанок и известковых фораминифер. На створках крупных пектенов, устриц и окситом сохранились следы жизнедеятельности различных организмов. Многочисленны также захороненные в естественном положении плевромии, модиолусы и танкредии; гониомии, фоладомии и пинны наблюдались сравнительно редко; очень редки находки лингул.

Приводимое в этой статье описание прижизненно захороненных беспозвоночных является далеко не первым. В отечественной литературе приоритет принадлежит Н. Н. Яковлеву (1926), описавшему случаи сожительства брахиопод и кораллов из девона Ухтинского нефтеносного бассейна. В тридцатых годах Р. Ф. Геккер (1935) опубликовал работу на эту тему по материалам из девона Русской платформы. Позднее Е. А. Иванова в ряде статей и монографий (1947, 1949, 1958, 1962) уделила много внимания описанию прижизненно захороненных беспозвоночных (главным образом, брахиопод) каменноугольного возраста. В. П. Макридиным (1952) были рассмотрены вопросы экологии мезозойских брахиопод и отмечены случаи нахождения их раковин, захороненных в естественном положении или близком к нему. В капитальном труде по Ферганскому палеогеновому бассейну Средней Азии (Геккер, Осипова, Бельская, 1962) также приводится описание прижизненно захороненных беспозвоночных, в основном устриц, а также тех форм, которые селились на их раковинах.

Автору известны лишь две работы, посвященные экологии мезозойских беспозвоночных на территории Советской Арктики — это статьи В. И. Бодылевского (1956) и Н. И. Шульгиной (1956).

Среди зарубежных работ последних лет по палеоэкологии выделяется обширная сводка американских геологов и палеонтологов (Treatise on marine ecology and paleoecology, v. 2, Paleoecology, 1957). В ряде статей, помещенных в этой книге, описаны прижизненно захороненные беспозвоночные из отложений разного возраста. В вводной статье Ладда (Ladd, 1957) приводятся многочисленные примеры захороненных в естественном положении двустворок, кораллов, морских звезд и др. Кларк (Clarke, 1908) отмечает случаи поселения кораллов на брахиоподах и следы точения брахиопод губками. Сардесон (Sardeson, 1929) и Тейхерт (Teichert, 1930) наблюдали некоторых палеозойских брахиопод захороненными в прижизненном положении. Следует также отметить статью Эгера (Ager, 1961) по эпифауне (мшанки, кораллы и черви), встреченной на позднедевонских спириферидах в Северной Америке. Заслуживает упоминания работа Спэта (Spath, 1932) по беспозвоночным бата и келловея Гренландии, в которой автор касается некоторых аспектов экологии аммонитов.

Все прижизненно захороненные беспозвоночные, рассматриваемые в этой статье, могут быть разделены на следующие этологические группы

(на основании способа их прикрепления к субстрату или способа внедрения в него): 1) якорно-прикрепляющиеся; 2) цементно-прикрепляющиеся; 3) биссусно-прикрепляющиеся; 4) присасывающиеся и 5) зарывающиеся.

Аномии, современные представители которых переходят от биссусного прикрепления в начале жизни к цементному во взрослом состоянии, рассматриваются во 2-й группе.

Якорно-прикрепляющиеся беспозвоночные

Эта этологическая группа животных представлена брахиоподами, относящимися к различным семействам.

Теребратулиды[1]

В палеоэкологической коллекции имеются несколько естественных групп теребратулид, а также отдельных особей, прикрепившихся к раковинам пектенов (*Camptonectes* (*Boreionectes*) *imperialis asiaticus* Zakh.)[2].

1. Группа, состоящая из 8 молодых особей теребратулид (обр. 150/3615; табл. I, фиг. 1). Она расположна вдоль верхнего края правой (плоской) створки двустворчатого экземпляра пектена (*Camptonectes (Boreionectes) imperialis asiaticus* Zakh.). Четыре экземпляра одинаковых размеров и два очень маленьких (на фотографии один из них, расположенный вблизи макушки, закрыт более крупным) сидят на заднем ушке. Их лобные края обращены в сторону смычного края пектена. Один экземпляр находится на переднем ушке, в месте перегиба линий нарастания. Еще два экземпляра различных размеров расположены у самого края биссусного выреза в передне-верхней части створки. На поверхности левой (выпуклой) створки две крупные трубки серпул, вытянувшиеся вдоль заднего края, и здесь же две мелкие частично сохранившиеся трубочки серпул (рис. 1). В месте соединения заднего ушка со створкой на ее поверхности расположена раковинка молодой теребратулиды; другой почти взрослый экземпляр с остатками раковины примакушечной части третьего находится на изгибе переднего ушка. Все брахиоподы прижаты к раковине пектена и обращены брюшной створкой вверх, за исключением одной, расположенной на левой створке и лежащей на боку; некоторые раковины брахиопод раздавлены.

Поселение группы теребратулид, расположенной на правой (плоской) створке, произошло, несомненно, при жизни пектена, который в спокойном состоянии лежал на левой (выпуклой) створке, правая же створка была обращена вверх. В коренном залегании раковина моллюска найдена лежащей на плоской створке, т. е. в том устойчивом положении, которое она должна была занять вскоре после смерти животного. О поселении брахиопод при жизни пектена говорит расположение раковин в защищенных местах и местах сильного тока воды, выбрасываемой моллюском особенно в моменты скачков, а также ориентировка лобного края особей, расположенных на заднем ушке, в сторону щелей смычного края двустворки. После того как личинки брахиопод осели на твердую поверхность верхней створки, часть их могла быть снесена потоками воды и песком, уцелели же лишь те, которые попали в складки ушек и углубления на раковине. Р. Ф. Геккер, отмечая наибольшее развитие аулопор в глубоком язычке синуса брюшной створки *Ladogia meyendorfii* Vern. (псковские слои Главного девонского поля), справедливо предполагает, что глубокий синус представлял наиболее защищенное место, на котором сохранились колонии поселенцев, в то время как на более выдававшихся частях рако-

[1] Теребратулиды А. С. Дагисом отнесены к роду *Taimyrothyris* gen. nov.

[2] См. статью В. А. Захарова (1965).

вин они подверглись уничтожению (Геккер, 1935). Не отрицается и возможность наличия выборочных способностей у личинок брахиопод, выбиравших определенные участки для поселения, на что указывал тот же автор, проводя аналогию с таковыми у червей (Геккер, 1935). Судя по различным размерам раковинок, на пектене поселилось несколько генераций личинок брахиопод.

Трудно однозначно ответить на вопрос о времени поселения брахиопод и серпул на левой (нижней) створке пектена. Расположение эпифауны

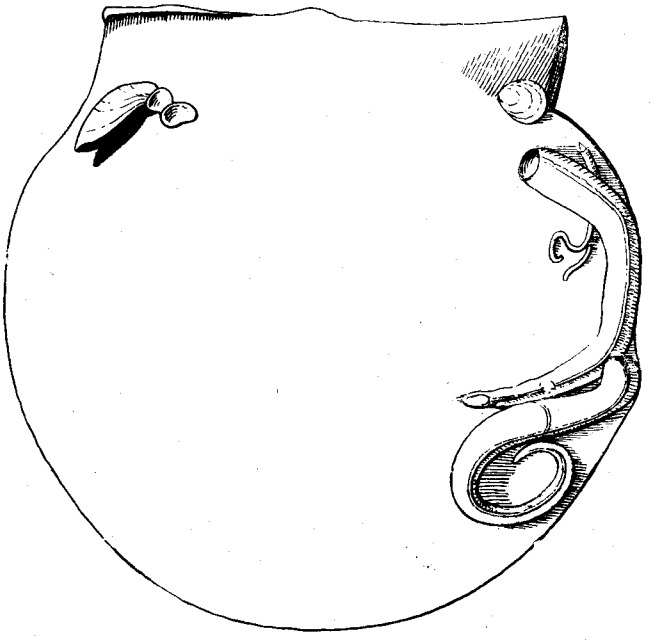


Рис. 1. Теребратулиды и серпулы, поселившиеся на левой (нижней) створке *Camptonectes* (*Boreionectes*) *imperialis asiaticus* Zakh. Обр. 150/3615; нижний валанжин, зона *Tollia* spp. $^4/_5$ нат. вел.

по краям, не соприкасавшимся с субстратом при жизни пектена, не исключает возможности поселения и развития ее здесь при жизни моллюска. Известно, что современные брахиоподы могут подвешиваться при помощи ножки, а как показали наблюдения Р. Ф. Геккера над серпулидами Баренцева моря, эти черви чаще всего прирастают именно к нижней створке пектенов (Геккер, 1935). Возможно также, что развитие эпифауны на нижней створке пектена происходило следующим образом. По истечении какого-то времени пектен (живой или мертвый), сорванный потоками воды с места обитания, был захоронен в песке; молодые брахиоподы на правой створке, прижатые к субстрату, погибли, не успев отпасть (часть их могла оторваться в процессе переноса пектена). В дальнейшем мыслимы два варианта погребения раковины: либо оно произошло очень быстро, и тогда поселившиеся еще при жизни пектена брахиоподы и серпулы были засыпаны песком, либо нижняя створка некоторое время возвышалась над поверхностью грунта и на нее могли нарастать различные организмы, которые затем были занесены песком и захоронены в прижизненном положении. То, что устья крупных трубок серпул повернуты в направлении выпуклости створок, может служить основанием для суждения о развитии их в течение некоторого времени после смерти животного, когда к грунту была обращена правая створка.

2. Естественная группа теребратулид, состоящая из 7 экземпляров (один из них на фотографии не виден, так как находится под более крупным). Эта группа расположена на выпуклой (нижней) створке двустворчатого экземпляра *Camptonectes (Boreionectes) imperialis asiaticus* Zakh. (обр. 150/3618; найден в том же слое, что и обр. 150/3615; табл. I, фиг. 2). Брахиоподы расположились цепочкой, огибающей макушку пектена, один экземпляр обособлен и сидит на 3 *см* ниже смычного края переднего ушка. Лобные края почти всех экземпляров обращены в той или иной мере в сторону смычного края двустворки. Раковины разной величины; размеров взрослой особи достиг лишь один экземпляр (с обломанным лобным краем). Все брахиоподы прижаты к пектену и обращены брюшной створкой вверх. Кроме них здесь же приросла серпула, ее трубка тянется от примакушечной части в сторону заднего края и на нем заканчивается. Правая (плоская) створка свободна от приросших форм, за исключением двух молодых брахиопод (длиной 2 *мм*), поселившихся незадолго до погребения пектена на заднем ушке в месте соединения его со створкой.

При взгляде на фотографию не возникает сомнения в том, что группа представляет естественную, прижизненную ассоциацию особей теребратулид. Подтверждением этого служат правильность расположения раковинок и однообразие их захоронения: все они прижаты спинной створкой к раковине пектена. Это, очевидно, свидетельствует о том, что представители одного вида в одинаковых условиях обладали одинаковыми этологическими особенностями. Признаки стесненного роста и деформации, которые наблюдал и использовал Р. Ф. Геккер при интерпретации естественных групп позднедевонских спириферид (Геккер, 1935), здесь не могут иметь место ввиду присутствия у теребратул гибкой связи с субстратом и возможности несколько менять свое положение (чем обеспечивались наиболее благоприятные условия для жизнедеятельности организма). Ясно, что раковины частично перекрыли друг друга во время захоронения и в процессе уплотнения осадка. Гораздо труднее решить вопрос о времени поселения и жизни брахиопод. Здесь возможны три варианта. Во-первых, личинки брахиопод могли поселиться на пектене при его жизни, а затем их особи висели на ножке до момента внезапного захоронения (раковина найдена в коренной породе, лежащей на плоской створке). При другом варианте после поселения брахиопод на пектене при его жизни через некоторое время двустворка могла быть погребена, но брахиоподы продолжали жить на створке, обращенной уже вверх, покуда они не были засыпаны песком. Наконец, брахиоподы могли поселиться на пектене после его погребения, используя в качестве субстрата поверхность возвышавшейся над грунтом створки, а позже были быстро занесены песком.

В пользу первого предположения свидетельствует то, что брахиоподы расположены в месте наиболее сильного тока воды (у щелей между ушками) и все они, за исключением одной, отдельно сидящей на заднем ушке, обращены лобным краем в сторону выхода водных струй. Эти особенности расположения брахиопод не противоречат выводу о том, что остаток своей жизни они могли провести на створке уже погибшего пектена.

Для расположения серпулы возможны те же варианты, но скорее всего она развивалась вместе с пектеном, следуя за нарастающим краем створки, так как если бы она поселилась после смерти моллюска, то, избегая заноса, направила бы трубку к наиболее сильно возвышавшейся над грунтом части раковины.

3. Группа преимущественно вертикально ориентированных брахиопод. Брахиоподы расположены на обломке передне-верхней части левой (нижней) створки крупного экземпляра *Camptonectes (Boreionectes) imperialis asiaticus* Zakh., найденного в осыпи (обр. 150/3617; табл. II, фиг .1; рис. 2). Большинство раковин деформировано в процессе уплотнения осадка, а лобные края многих из них обломаны, видимо, в то время, когда образец

находился в осыпи. Примакушечные части почти всех раковин брахиопод покрыты мелкозернистым плотно сцементированным песком. Большая часть теребратулид достигла размеров взрослых особей. Нам кажется, что следующие факты могут явиться подтверждением прижизненного захоронения этой группы особей. Во-первых, из 25 теребратулид — 22 ориентированы макушками в сторону выпуклой поверхности створки пектена, как бы образуя «щетку». Во-вторых, внутренние полости большинства раковин заполнены кристаллическим кальцитом. В-третьих, очень мала вероятность того, чтобы на выпуклой поверхности пектена почти перпендикулярно ей захоронились принесенные сюда брахиоподы. К тому же наличие промежутков между раковинами брахиопод и отсутствие дифференциации раковин по весу (в группе имеется несколько экземпляров, не достигших размеров взрослых особей) говорит об обратном. Личинки брахиопод поселились на нижней выпуклой створке пектена, несомненно, после его смерти; брахиоподы густо покрывают также и ту часть раковины, на которую моллюск при жизни опирался. Несмотря на густоту поселения, не видно следов стесненного роста.

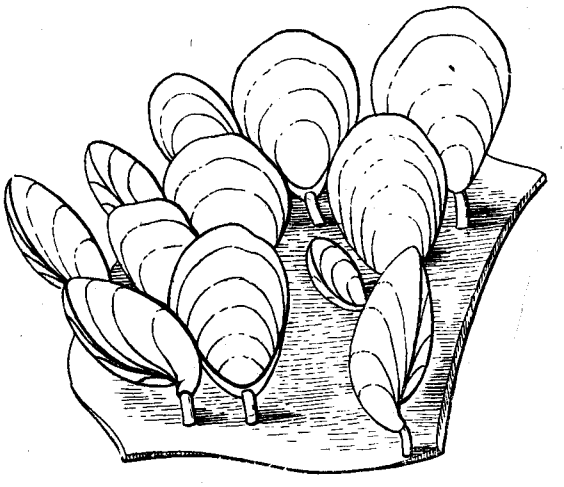


Рис. 2. Предполагаемое положение теребратулид при тесном групповом поселении на раковине пектена. Реконструкция части образца 150/3617, изображенного на табл. II, фиг. 3; нижний валанжин, зона *Tollia* spp. $^3/_4$ нат. вел.

4. Естественная группа, состоящая из 13 молодых особей брахиопод, молодой устрицы и серпул (2 видов). Находится на поверхности крупного обломка левой (нижней) створки *Camptonectes (Boreionectes) imperialis asiaticus* Zakh. (обр. 150/3920; табл. II, фиг. 3). 10 теребратулид примерно одного размера (длина 15—17 *мм*) сидят вдоль края передней части раковины перпендикулярно к ее поверхности. Две молодые особи (длина 3—4 *мм*) находятся вблизи макушки молодого двустворчатого экземпляра устрицы *(Liostrea anabarensis* Bodyl.), которая приросла к самому краю раковины пектена (рис. 3). На нижней створке устрицы имеется молодой экземпляр теребратулиды, обращенный брюшной створкой вверх. Еще одна брахиопода (длиной 6 *мм*) лежит на спинной створке у правого края поселения, макушка ее зажата между двумя тесно сидящими раковинами теребратулид. Четыре из пяти неполностью сохранившиеся трубки серпул (*Serpula* sp. № 1) различных размеров обращены устьями в сторону заднего края, пятая трубка — навстречу им. На трубках *Serpula* sp. № 1 и на поверхности пектена без определенной ориентировки расположено несколько трубочек мелких *Serpula* sp. № 2. Многие раковины брахиопод в различной степени деформированы, лобные края некоторых из них обломаны. Поселение устрицы и 10 молодых особей брахиопод на раковине пектена произошло при его жизни и почти одновременно. Как нам кажется, следующие наблюдения подтверждают высказанное предположение.

Край раковины устрицы несколько выступает за край раковины пектена, и ее раковина изогнута по линии соприкосновения нижней створки устрицы со створкой пектена. В точках соприкосновения раковина пектена

утолщена и далее в направлении нижнего края она расщепляется вдоль всего края таким образом, что последняя стадия ее роста образует подобие козырька (см. рис. 3). Это явление объясняется следующим образом. Макушка устрицы находится на расстоянии 5 *мм* от края створки пектена, следовательно, точка прикрепления личинки устрицы, видимо, располагалась почти на краю створки пектена. Темпы роста молодой устрицы явно превосходили темпы роста взрослого пектена, поэтому вскоре нижняя, цементно-прикреплявшаяся створка устрицы наросла на край створки пектена, что привело к нарушению нормального развития и расщеплению его раковины. Вместе с устрицей, подвешиваясь на ножках к краю нижней створки моллюска, жили брахиоподы. Вскоре наступил момент, когда раковины брахиопод стали мешать дальнейшему росту раковины устрицы.

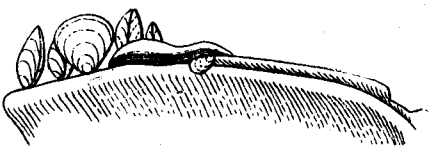


Рис. 3. Вид со стороны расщепленного края нижней створки пектена. Справа раковина устрицы. Поселение при жизни пектена. Обр. 150/3920; нижний валанжин, зона *Tollia* spp. $^3/_4$ нат. вел.

Внимательно изучая развитие этой устрицы, можно видеть, что в начале роста ее раковина вытягивалась почти вдоль линий нарастания раковины пектена; затем постепенно начал разрастаться ее край, обращенный к краю створки пектена. Развитию другого края препятствовали раковины теребратулид. Признаки стесненного роста хорошо выражены на нижнем крае устрицы, где ее раковина образует как бы «залив» в промежутке между раковинами двух брахиопод. На теребратулидах не видно следов стесненного роста. Мелкие брахиоподы поселились, очевидно, позднее, незадолго до захоронения всей группы. Крупная трубка *Serpula* sp. № 1 проходит вплотную вдоль полосы поселения брахиопод. Видимо, направление ее роста вначале также определялось положением брахиопод, которые препятствовали продвижению серпулы в сторону края раковины пектена. Позднее появились также и другие причины, которые одинаково действовали на рост четырех крупных серпул (устья их трубок повернуты к одному центру). В дальнейшем он был наиболее вероятно связан со следующим: после смерти пектена раковина моллюска была не полностью засыпана песком, часть ее выступала над поверхностью грунта, к этому месту и тянулись серпулы. То, что черви жили на раковине пектена после его смерти, подтверждает положение трубки *Serpula* sp. № 1, находящейся на наиболее выпуклой части левой створки, которая при жизни пектена соприкасалась с грунтом. Трубки *Serpula* sp. № 2 размещены без определенного порядка в основном в средней части обломка раковины пектена; на брахиоподах и на устрице их нет. Не исключается возможность поселения этих серпул после смерти моллюска.

5. **Естественная группа, состоящая из 23 теребратулид.** История жизни эпифауны, находящейся на раковине крупного двустворчатого экземпляра *Camptonectes* (*Boreionectes*) *imperialis asiaticus* Zakh. (обр. 150/362; табл. III), будет рассмотрена в разделе «Цементно-прикрепляющиеся беспозвоночные» в связи с преобладанием среди обрастающих животных представителей этой последней этологической группы. Ниже описываются лишь теребратулиды, прикрепившиеся к правой (верхней) створке. Раковина была найдена в коренном залегании обращенной выпуклой створкой вверх.

Верхняя створка пектена имеет почти плоскую слабоволнистую поверхность, Вся эпифауна сосредоточена на полоске шириной от 1 до 4 *см* у нижнего края створки. На остальной поверхности удалось обнаружить лишь очень маленькие известковые образования, по-видимому, остатки цементно-прикреплявшихся фораминифер, и различные следы жизнедея-

тельности точильщиков (мелкие отверстия, бороздки, скопления округлых в плане каверночек). 23 теребратулиды группами и поодиночке разместились вдоль всего края створки. Одни из них достигли размеров почти взрослых особей, раковинки других с большим трудом удается обнаружить невооруженным глазом. Все раковины теребратулид обращены брюшной створкой вверх, а спинной прижаты к поверхности раковины пектена. Почти все раковины брахиопод слабо деформированы. Трубки серпул сосредоточены в основном на заднем крае раковины пектена, устья большинства из них ориентированы в сторону этого края. Несколько мелких серпул находится на заднем ушке, направление их трубок различное. Немного отступая от общей полосы поселения эпифауны, у заднего края правой (плоской) створки лежит очень маленький экземпляр *Camptonectes*? sp.

Теребратулиды, несомненно, были захоронены на месте их жизни; также очевидно, что они селились на пектене в разное время. О прижизненном захоронении говорит следующее: а) двустворчатые экземпляры расположены полосой, окаймляющей край створки пектена; б) присутствуют особи самых различных размеров (см. выше), что указывает на отсутствие транспортировки; в) отдельные особи захоронены однообразно: все раковины лежат на спинной створке.

Доказательствами того, что брахиоподы поселились только при жизни пектена, служат следующие особенности расположения эпифауны: а) брахиоподы найдены только вдоль края раковины пектена — в месте прохождения наиболее сильного тока воды; б) после смерти двустворки ее легкая крупная раковина быстро заняла устойчивое положение — легла на плоскую створку, поэтому возможность поселения эпифауны на этой створке после смерти моллюска исключается. Ориентировка трубочек серпул, расположенных по заднему краю створки пектена, позволяет утверждать, что на направление их роста жизнедеятельность пектена также оказывала влияние. Меньше чувствуется это влияние на серпулах, поселившихся на ушке, что может объясняться сравнительной молодостью этих червей и потребностью на данном этапе жизни в незначительных количествах пищи. Почти эмбриональная раковина пектена захоронена скорее всего на месте прикрепления; обращенная к субстрату створка с биссусным вырезом может свидетельствовать в пользу этого предположения.

Таковы наиболее интересные находки теребратулид, захороненных в прижизненном положении или близком к нему. Спорные случаи, а также находки отдельно сидящих особей здесь не рассматриваются.

История естественных групп брахиопод далеко не всегда может быть разгадана с исчерпывающей полнотой. Как можно было видеть из анализа двух и даже трех возможных предположений последовательности поселения и жизни эпифауны, часто ни одному из них нельзя было отдать предпочтение. Несмотря на различную историю отдельных особей и естественных групп, они обладают некоторыми общими особенностями захоронения, что дает основание для суждения об этологии теребратулид (все находки относятся, по-видимому, к одному виду).

Нам представляется, что высказывания палеонтологов относительно этологии вымерших теребратулид несколько упрощены. Это может объясняться исключительной редкостью находок представителей теребратулид, захороненных в прижизненном положении. Отечественная палеоэкологическая литература располагает немногими крупными работами, где рассмотрена этология отдельных групп вымерших брахиопод,— это работы Р. Ф. Геккера (1935), Е. А. Ивановой (1949, 1958) и В. П. Макридина (1952). Из них лишь работа В. П. Макридина посвящена мезозойским (позднеюрским) брахиоподам. Автор пишет, что им были обнаружены, преимущественно в водорослевых рифах, раковины *Septaliphoria* и *Terebratula*, сохранившие положение, которое они, вероятно, занимали при жизни. В. П. Макридин приходит к выводу, что якорный тип прикреп-

ления позднеюрских *Terebratula* вполне сходен с таковым современных видов.

Изучение приведенного материала, как нам кажется, помогает несколько расширить и уточнить представление об этологии некоторых теребратулид. Следует предполагать, что гибкая связь с субстратом при помощи ножки была многообразной, т. е. могла видоизменяться в зависимости от местных условий и прежде всего от густоты поселения теребратулид.

Представители рассматриваемого нами вида теребратулид чаще всего жили группами, образуя то тесные поселения, то располагаясь на некотором расстоянии друг от друга. Может быть к групповым поселениям их вынуждала окружающая обстановка: на мелкозернистом, видимо, недостаточно плотном песке личинки животных не могли закрепиться и гибли. Крупные малоподвижные и неподвижные створки пектенов служили весьма подходящим местом для жизни теребратулид. Поселившись на створке живого или мертвого моллюска, брахиопода поднималась над грунтом, вследствие чего уменьшалась вероятность быть занесенной песком и улучшались возможности аэрации. Анализ прижизненно захороненных теребратулид показывает, что в зависимости от густоты и места поселения их раковины занимали различное положение по отношению к поверхности прикрепления.

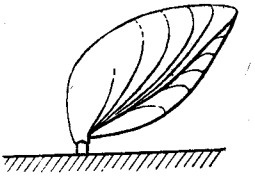


Рис. 4. Предполагаемое положение отдельно сидящей теребратулиды. Реконструкция по материалам прижизненно захороненных теребратулид на раковинах пектинид. 3/4 нат. вел.

При очень тесном поселении на створке (табл. II, фиг. 1), а также когда брахиоподы подвешивались на ножке к нижней створке пектена (табл. II, фиг. 3), теребратулиды занимали вертикальное (или близкое к нему) положение по отношению к поверхности прикрепления. Может быть, в этих случаях брахиоподы имели более длинную подвижную ножку (см. рис. 3), чем при одиночных поселениях. Нам кажется, что удлиненная ножка при тесном поселении была необходима, так как в этом случае животное могло более свободно менять свое положение. Отсутствие признаков стесненного роста (вдавленностей у раковин и искривлений створок) подтверждает это заключение.

С другой стороны, обращает на себя внимание то обстоятельство, что все одиночные или при жизни относительно свободно размещавшиеся на субстрате особи теребратулид захоронены одинаково: все они лежат на спинной створке, в то время как брюшная, обладающая фораменом для выхода ножки, обращена вверх (табл. I, фиг. 1 и 2; а также образцы 150/4591, 150/8621 — всего 41 раковина самого разного возраста). Одинообразие захоронения как молодых, так и взрослых брахиопод, селившихся на разных объектах, могло иметь место лишь в том случае, когда раковина в момент захоронения, а, следовательно, в течение всей жизни теребратулиды, была наклонена к плоскости прикрепления таким образом, что спинная створка была обращена к субстрату (рис. 4). В этом положении на ножку действовал большой изгибающий момент, который возрастал по мере удлинения рычага (ножки) и увеличения веса животного. Брахиоподы для предотвращения такого опасного состояния должны были иметь прочную короткую ножку, такую, как у современных *Liothyris* (Иванова, 1949).

Ринхонеллиды

В коллекции имеется всего одна ринхонеллида, захороненная как будто в прижизненном положении. На обломке левой (нижней) створки пектена, найденном в осыпи, сидит двустворчатый экземпляр брахиоподы (обр. 150/4607а; табл. II, фиг. 2). Примакушечная часть ее спинной створ-

ки прижата к раковине двустворчатого моллюска, лобный край несколько приподнят и обращен к этому месту. Раковина брахиоподы слегка деформирована.

В пользу прижизненного захоронения может быть приведен следующий довод: очень мала вероятность посмертного захоронения брахиоподы на покатой поверхности раковины двустворки под углом к ней — в положении, очень близком к естественному. Если это соображение соответствует действительности, из ринхонеллидного (Иванова, 1949), или опорного (Макридин, 1952), этологического типа, когда ринхонеллиды от якорного прикрепления должны обязательно перейти к опорному, нужно исключить описываемый вид, представители которого во взрослом состоянии прикреплялись с помощью ножки, не опираясь на выступы синуса.

Даллиниды[1]

Имеется лишь одна находка даллиниды, сидящей около края левой (нижней) створки *Camptonectes (Boreionectes) imperialis asiaticus* Zakh. (обр. 150/4502; рис. 5). Раковина двустворки была найдена лежащей на

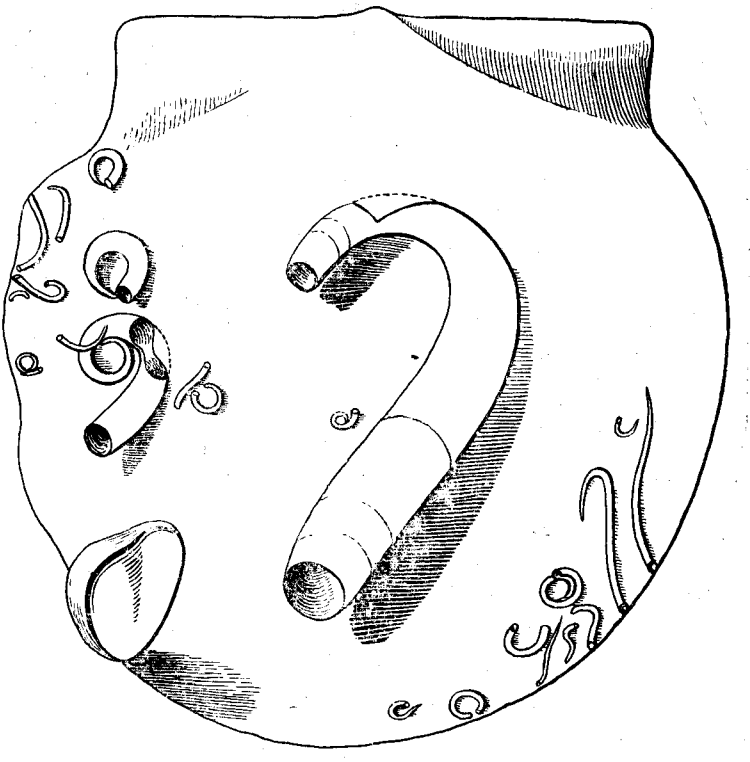


Рис. 5. Даллинида и серпулиды на левой (нижней) створке *Camptonectes* (*Boreionectes*) *imperialis asiaticus* Zakh. Обр. 150/4502; нижний валанжин. $^3/_4$ нат. вел.

правой (верхней) створке в частично размытых коренных песках верхней зоны нижнего валанжина. Кроме единственной брахиоподы на поверхности выпуклой створки поселились два вида серпулид. Мелкие трубки серпул одного вида в большом количестве расположены почти вдоль всего края створки (их нет лишь на ушках и на задне-верхнем крае), четыре

[1] Даллиниды отнесены сейчас А. С. Дагисом к новому семейству Terebratulida.

крупные серпулы другого вида находятся в основном на переднем крае; устья трубок (все трубки разных размеров) ориентированы в одном направлении, в некоторых местах они повреждены.

Вероятность захоронения пустой раковины брахиоподы в вертикальном положении на самом краю пектена хотя и очень мала, но все же возможна, поэтому нет достаточных оснований для утверждения того, что положение, которое занимает сейчас даллинида, было прижизненным. Раковина опирается макушкой в субстрат и немного наклонена к нему спинной створкой, ее лобный край приподнят, плоскость смыкания створок перпендикулярна контуру створки пектена.

Расположение мелких серпул вдоль края створки может говорить об их поселении при жизни пектена. Ориентированные в сторону края створки моллюска устья трех крупных серпул как будто бы наводят на мысль о влиянии положения этого края на направление роста трубок, что могло быть лишь при жизни пектена. С другой стороны, самая крупная трубка расположена на той части поверхности створки, которая при жизни пектена соприкасалась с грунтом. Объяснить данное обстоятельство можно следующим образом: после смерти двустворки раковина была засыпана песком таким образом, что передне-нижняя часть поднималась над грунтом и поселившиеся здесь серпулы, естественно, тянулись к возвышавшемуся краю створки. Устье крупной серпулы приподнято над поверхностью раковины, что могло произойти в связи с засыпанием раковины пектена песком.

Цементно-прикрепляющиеся беспозвоночные

Устрицы

В этой этологической группе видное место занимают устрицы, относящиеся к виду *Liostrea anabarensis* Bodyl. (Бодылевский и др., 1949). По количеству находок прижизненно захороненных устриц они делят первое место только с серпулидами. Это вполне понятно, так как где бы (в коренном залегании или в осыпи) мы не нашли к чему-либо прикрепившуюся устрицу, всегда можно утверждать, что это ее прижизненное положение. Описывать прижизненные группы и отдельно сидящих устриц, которых в коллекции десятки, нет необходимости. Основываясь на большом числе наблюдений, перечислим этологические особенности, присущие устрицам. Здесь возможно повторение того, что ранее уже отмечалось в литературе, столь многочисленной по этой интересной группе моллюсков. Однако такое повторение небесполезно, оно даже ценно, поскольку выявляются общие закономерности для устриц, не зависящие от частных биоценотических особенностей среды, а определяющиеся общими факторами, действие которых вызывает одинаковую реакцию организма в различных обстановках.

В коллекции имеются десятки раковин устриц — особей, преимущественно не достигших половозрелости, прикрепившихся к створкам пектенов *Camptonectes (Boreionectes) imperialis asiaticus* Zakh., устриц (*Liostrea anabarensis* Bodyl.) и трубкам серпул (*Serpula* spp.). Поселение устриц на устрицах происходило большей частью на раковинах уже мертвых экземпляров: почти все находки сделаны на выпуклых (нижних) створках. Подавляющее большинство устриц лишь в молодости прикреплялось к субстрату макушкой левой створки. Взрослые устрицы, обладавшие характерной для вида раковиной, видимо, лежали на грунте, опираясь на левую створку, о чем свидетельствует бо́льшая выпуклость, грубость и обычно сильная потертость этой створки по сравнению с правой — плоско-вогнутой, ровной и чистой с поверхности. Маленький рубец прирастания на макушке левой створки подтверждает это предположение. Видимо, большинство поселений на пектенах произошло также после смерти последних.

Обычно раковинки устриц без определенной ориентировки расположены на поверхности выпуклых (нижних) створок пектенов, исключение составляют немногие находки раковин устриц на плоских (верхних) створках двустворчатых экземпляров *Camptonectes (Boreionectes) imperialis asiaticus* Zakh., когда скопления устриц расположены вдоль края створки и являются скорее всего поселениями при жизни пектена. Устрицы могли селиться и жить также на нижних створках пектенов при их жизни (обр. 150/3920; табл. II, фиг. 3; рис. 3). Убедительным доказательством этого являются закономерная ориентировка особей или аномалии в строении раковин, что

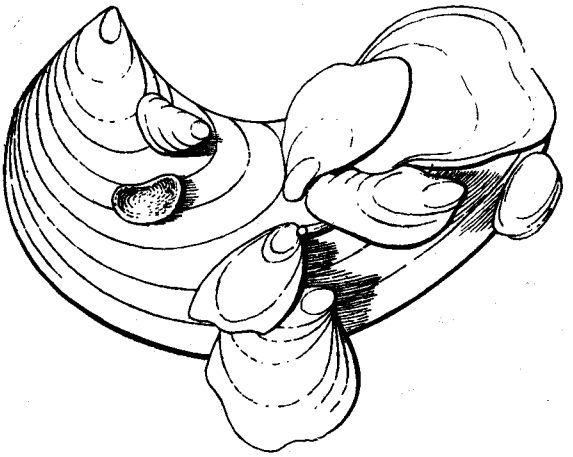


Рис. 6. Групповое поселение устриц *Liostrea anabarensis* Bodyl. и рост их в стесненных условиях на левой (нижней) створке взрослого экземпляра того же вида после его смерти. Обр. 150/4295; средний валанжин. $^3/_4$ нат. вел.

говорит также о влиянии двустворок друг на друга. Редкость таких находок не позволяет судить о масштабах прижизненных поселений устриц на нижних створках пектенов.

При массовых поселениях и дальнейшем развитии на ограниченной площади многие устрицы росли в стесненных условиях, вследствие этого их раковины принимали самые разнообразные очертания, далеко отклоняющиеся от нормальных (рис. 6). Отклонения от характерной формы наблюдаются также и у отдельно сидящих устриц. В этом случае нижняя (прирастающая) створка, как бы «растекаясь» по раковине пектена, прирастала большей частью своей поверхности. Вместо удлиненной узкой раковина приобретает изометрическую форму — субквадратную, треугольную, овальную (Геккер, Осипова, Бельская, 1962, кн. 2, стр. 121, рис. 20). Довольно часты случаи, когда нижняя (прирастающая) створка имеет сильно приподнятые края и принимает сосудообразную форму; верхняя створка выполняет при этом роль крышки (табл. IV; табл. V, фиг. 5). Очень сходную форму раковины имеют ирбоскиты (продуктиды) — жители гладких твердых поверхностей размыва и галек в позднедевонском море Русской платформы (Геккер, 1935). Сходство усиливается при сравнении с раковинами ирбоскитов, приставших большей частью брюшной створки к твердому субстрату. По-видимому, в обоих случаях сосудообразная форма вырабатывалась для выполнения одинаковых функций: тело животного приподнималось над грунтом, а это улучшало аэрацию, предохраняло от засыпания осадком и попадания нежелательного детрита в полость раковины.

В литературе отмечались ошибки, связанные с тем, что отраженную скульптуру на раковинах представителей приращавших видов принимали за естественную (Бодылевский, 1956). Наблюдения палеоэкологов (Геккер, 1935) показали, что отраженная скульптура у прирастающих двустворок (аномий, устриц, пликатул) нередкое явление. Наши материалы еще раз подтверждают это положение. Прирастающая створка устриц очень точно повторяет неровности субстрата органической или неорганической природы. Эти неровности «передаются» в ослабленном виде верхней створке моллюска, так что, например, на ее поверхности можно проследить скульптуру пектена (табл. V, фиг. 5). В нашей коллекции есть харпаксы из домерских отложений Таймыра с прекрасной негативной скульптурой брахиопод — ринхонеллид, на раковины которых нарастали эти двустворки.

Серпулы

Черви представлены только серпулами, которых по предварительному изучению насчитывается несколько видов. Черви селились преимущественно на раковинах пектенов *Camptonectes* (*Boreionectes*) *imperialis asiaticus* Zakh., на створках (нижних) устриц их находки редки; отмечаются единичные случаи поселения серпул на рострах белемнитов и раковинах брахиопод. Вместе с серпулами на тех же поверхностях сидят устрицы, нередко мшанки (*Berenicea*), иногда аномии, брахиоподы и арктотисы. Поселяются черви на выпуклых (нижних) створках пектенов; но и на плоских (верхних) створках находки трубочек серпул также часты. В последних случаях серпулы, как правило, располагаются по краю раковины пектена и представляют поселения при жизни моллюска. Очень сложно бывает восстановить историю той или иной группы серпул, расположенной на нижней створке пектена. Нередко устья серпул ориентированы в определенном направлении, однако упрощенное решение задачи может привести к ошибкам.

Немногие рассмотренные выше примеры убеждают нас в том, что трудно отдать предпочтение одному из двух или трех возможных объяснений поселения и жизни эпифауны.

В разделе «Якорно-прикрепляющиеся беспозвоночные» были описаны прижизненно захороненные группы теребратулид на верхней створке *Camptonectes* (*Boreionectes*) *imperialis asiaticus* Zakh. (табл. III), относительно же серпул, расположенных на заднем крае раковины моллюска, было высказано предположение о поселении их на ней при жизни двустворки. Ниже рассматриваются беспозвоночные, цементно-прикреплявшиеся к выпуклой створке того же экземпляра (табл. IV). Три крупные трубки *Serpula* sp. № 1 (две на переднем крае и одна на задне-нижнем) сначала тянутся вдоль края створки пектена, затем поворачивают к наиболее выпуклой ее части. Мелкие трубочки *Serpula* sp. № 2 в основном сосредоточены вблизи крупных серпул. На одной полосе вдоль линий нарастания пектена приросли 5 экземпляров аномий; их нижние края в разной степени ориентированы в сторону нижнего края раковины пектена. На верхней створке одной из аномий, расположенной у заднего края створки пектена, сидят *Serpula* sp. № 2, одна из трубочек переходит на створку пектена. Рядом с другой аномией (крайней слева) находятся трубочки серпулы, следы ее прирастания заметны также на поверхности раковины аномии. Около нижнего края раковины пектена приросла устрица; ее правая (верхняя) створка отсутствует, левая (нижняя) имеет сосудообразную форму. Около изгиба крайней левой *Serpula* sp. № 1 захоронена в вертикальном положении молодая теребратулида. В разных местах расположены фрагменты раковинок цементно-прикреплявшихся форминифер; в средней части раковины хорошо заметны штрихообразные следы точения неизвестных организмов (возможно, водорослей).

Хотя и не имеется совершенно бесспорных данных для доказательства некоторых из приведенных ниже рассуждений относительно истории поселившейся на пектене эпифауны, наиболее вероятным нам представляется следующее.

Крупные теребратулиды были первыми поселенцами на верхней створке раковины живого моллюска, их раковины сохранились на месте прикрепления (табл. III). Личинки теребратулид, вероятно, приросли к самому краю раковины пектена, который постепенно удалялся от точки прикрепления брахиопод (самая крупная теребратулида была, по-видимому, сдвинута в процессе захоронения к краю створки пектена). Серпулы, судя по их малым размерам, не успели достигнуть стадии взрослых особей, возможно, они поселились после крупных брахиопод. Незадолго до того, как раковина пектена перевернулась, по краям ее верхней створки расселились теребратулиды второй, а затем третьей генераций. Различные следы точения свидетельствуют о поселениях организмов, от которых в ископаемом состоянии ничего не сохранилось (возможно, это были водоросли).

Крупные серпулы на нижней створке поселились и развивались, по-видимому, еще при жизни моллюска: начальные стадии роста трубок идут почти параллельно краю раковины пектена. Точильщики существовали также при жизни пектена, судя по правильной полосе следов точения: они селились на краю раковины двустворки. Возможно, что незадолго до поселения крупных серпул (или одновременно с ними) приросли аномии. Определенная ориентировка их раковин как будто объясняется влиянием края раковины пектена. Видимо, все аномии (или некоторые из них) прекратили свое существование еще до того, как погибли крупные серпулы: одна из трубок серпул проходит над верхней частью раковины аномии. Позднее других, уже после смерти пектена поселились мелкие серпулы (*Serpula* sp. № 2): они обрастают верхнюю часть крупной трубки *Serpula* sp. № 1. Их трубочки спускаются с верхних створок аномий на раковину пектена и переходят с ее переднего края на краевые части внутренней поверхности раковины, которые при жизни моллюска были покрыты мантией. Этот вывод, возможно, подтверждается и отсутствием экземпляров *Serpula* sp. № 2 на плоской (верхней) створке. Отсутствие трубочек серпул на поверхности внутренней полости раковины устрицы наводит на мысль о том, что во время поселения мелких серпул устрица, вероятно, еще была жива.

После смерти моллюска раковина пектена легла на плоскую верхнюю створку, в результате чего все находившиеся на ней животные были заживо погребены. Крупные серпулы, поселившиеся на нижней створке пектена еще при жизни, начали наращивать устья трубок в сторону лучшей аэрации. Нельзя определенно ответить на вопрос о времени поселения устрицы, но нам кажется несомненным, что она росла некоторое время после смерти пектена: края приросшей створки, особенно нижний, сильно приподняты над субстратом. Без видимой ориентировки расположены трубки мелких серпул. Все ли *Serpula* sp. № 2 поселились после смерти пектена? На этот вопрос также нельзя ответить однозначно: серпулы на переднем крае поселились после смерти пектена; о тех же, что на заднем крае, это неизвестно, так как они сохранились как будто хуже. Брахиопода поселилась незадолго до погребения раковины песком. Фораминиферы, занимающие также выпуклые части створки, жили после смерти пектена.

Такова во многом противоречивая картина развития эпифауны, какой она представляется исследователю. Из общих закономерностей развития серпул следует упомянуть о некотором влиянии скульптуры пектенов на направление роста серпулид. Трубки серпул в начальные этапы роста нередко идут вслед за концентрическими линиями нарастания раковины пектена, но в дальнейшем их направляющее влияние не чувствуется (Геккер, 1935).

Аномии

Современные аномии на молодых стадиях роста прикрепляются биссусом, с возрастом биссус обызвествляется и раковина остается прикрепленной правой створкой до конца жизни (Основы палеонтологии, 1960). Находки аномий на других двустворках нечасты. Наблюдались только четыре таких случая. Групповое поселение гладких аномий на нижней створке пектена описано выше (табл. IV, фиг. 1). В других случаях представители того же вида найдены прикрепленными: а) к нижней створке пектена и б) к нижней створке устрицы. На обломке выпуклой створки пектена встречена ребристая аномия (табл. V, фиг. 2) [1].

О времени поселения одиночных особей аномий судить трудно. Ребристая аномия захоронена, несомненно, на месте жизни: задний край ее раковины плотно прижат к поверхности створки пектена, передний край приподнят и изогнут в том месте, где она нарастает на обломок раковины, прикрепившейся к пектену устрицы. Аномия жила на той части створки пектена, которая при жизни последнего соприкасалась с грунтом; это убеждает нас в поселении аномии после смерти пектена.

Наблюдения над современными аномиями показали, что эти двустворки индифферентно относятся к месту поселения, раковины их были найдены прикрепленными как к нижним, так и к верхним створкам живых пектенов (Геккер, 1935).

Мшанки

Среди цементно-прикреплявшихся беспозвоночных встречаются мшанки, принадлежащие двум родам. Хрупкие известковые колонии этих животных плохо сохраняются в ископаемом состоянии: иногда на раковинах двустворчатых моллюсков видны лишь следы их прикрепления. Несмотря на это, находки целых колоний мшанок довольно часты.

Веерообразные колонии мшанок, характерные для *Berenicea* aff. *diluviana* (Lam.) (табл. V, фиг. 1), нередко встречаются как на верхних, так и на нижних створках пектенов *Camptonectes* (*Boreionectes*) *imperialis asiaticus* Zakh. (обр. 150/4287, 150/4267, 150/4320 и др.), на нижних створках устриц *Liostrea anabarensis* Bodyl. (обр. 150/4302, 150/4316), на раковинах ринхонеллид (обр. 150/4572) и на створках модиолусов (*Modiolus sibiricus* Bodyl.). Примером поселения и развития мшанок при жизни пектена является образец 150/4320. На плоской (верхней) створке пектена преимущественно по ее краю расположено около двух десятков мелких устриц различных размеров; вместе с ними разместилось свыше десяти колоний береницея. На выбор места для прикрепления личинок мшанок и устриц, видимо, существенное влияние оказывал край створки пектена. После захоронения двустворки (пектен найден в рыхлых песках лежащим на верхней створке) была исключена возможность поселения организмов на этой створке. Мелкие раковинки устриц и колонии береницея отмечаются также на верхней створке этого экземпляра, но там устрицы занимают участки опоры раковины о грунт, поэтому поселение могло иметь место лишь после смерти пектена.

Мшанки, принадлежащие к другому роду — *Actinopora*? sp., встречаются весьма редко: одна из них была встречена на нижней створке устрицы (обр. 150/4190), несколько других — на нижней створке пектена (об. 150/4592). В последнем случае колонии мшанок, разбросанные почти по всей поверхности раковины, поселились уже после смерти моллюска (табл. VI, фиг. 1).

---

[1] При монографической обработке была установлена принадлежность этой раковины к роду *Spondylus*.

Фораминиферы[1]

Хрупкие раковинки цементно-прикрепляющихся фораминифер в ископаемом состоянии плохо сохраняются, цельные экземпляры редки, однако их фрагменты представляют обычные находки на створках пектенов. Все известные в настоящее время цементно-прикрепляющиеся фораминиферы отнесены Е. Ф. Ивановой к двум видам рода *Bullopora* (Иванова, 1965). Характерные для рода вздутые камеры обычно располагаются в виде изогнутой цепочки (табл. V, фиг. 1) и встречаются только на створках пектенов, причем чаще на нижней (выпуклой) [2]. В мелкозернистых песках исключительно редки находки свободно живущих бентосных фораминифер; количественный подсчет показал, что на их долю с учетом сборов из алевритов приходится менее 10% от общего числа раковин фораминифер. Видимо, в подвижной воде хрупкие раковинки свободно живущих бентосных фораминифер разрушались переносившимися песчинками либо сносились на участки дна, которые по другим причинам были неблагоприятны для их жизни. Во всяком случае в алевритах, чередующихся с песками, находки бентосных фораминифер также редки. Цементно-прикрепляющиеся фораминиферы, жившие в валанжинском море на песчаных биотопах, по-видимому, находили хорошие условия для существования. Некоторые створки крупных пектенов густо покрыты остатками раковинок и следами прикрепления буллопор. Фораминиферы селились на раковинах пектенов как при их жизни, так (чаще) и после смерти.

Сопоставляя имеющийся в коллекциях большой материал по цементно-прикреплявшимся беспозвоночным (особенно устрицам и серпулам), можно прийти к выводу, что в большинстве случаев представители этой этологической группы селились на выпуклых створках пектенов и устриц после смерти их хозяев. Основание для такого утверждения мы видим в том, что основная масса устриц, серпул и других животных расположена на тех участках раковин, на которые двустворки опирались при жизни. Отсутствие у большинства поселенцев определенной ориентировки еще раз убеждает нас в этом. Нельзя столь уж уверенно ответить на вопрос о времени поселения тех животных, которые последний период своей жизни могли провести на раковинах уже мертвых двустворок. Сомнения появляются особенно тогда, когда заметна определенная ориентировка твердых образований. В каждом таком случае вопрос решается в отдельности с учетом развития всей эпифауны. По-видимому, большинство цементно-прикреплявшихся беспозвоночных, известковые образования которых сохранились на верхних створках пектенов и устриц, селились и жили при жизни этих моллюсков. Почти всегда в обнажениях песков раковины пектенов лежат на плоской створке, что вполне понятно: после смерти пектена его раковина занимала более устойчивое положение на грунте. Следовательно, после смерти моллюска исключалась возможность поселения организмов на плоской створке. Случаи явного влияния роста края раковины пектена на поселение и рост эпифауны наблюдались редко (см. выше). Однако такое влияние, несомненно, имело место для большинства прижизненно захороненных беспозвоночных, селившихся на раковинах живых двустворок. Необходимо не упускать из вида, что в ископаемом состоянии сохраняются далеко не все организмы, а также не все из тех, скелеты которых вообще сохраняются, могут захороняться в прижизненном положении.

---

[1] Вопросы экологии цементно-прикрепляющихся фораминифер подробнее изложены в статье Е. Ф. Ивановой и В. А. Захарова (1964).

[2] В литературе описаны случаи поселения буллопор на рострах белемнитов (Quenstedt, 1858; Pugaczewska, 1961) и раковинах других беспозвоночных, в том числе двустворок (Bernard, 1958; Adams, 1962, и др.).

Биссусно-прикрепляющиеся беспозвоночные

Возможность сохранения в прижизненном положении биссусно-прикреплявшихся животных представляется весьма маловероятной. Несмотря на это, такие случаи наблюдаются, и наши наблюдения их подтверждают.

Модиолусы

В отложениях валанжина на р. Боярке широко распространен один из эндемичных арктических видов — *Modiolus sibiricus* Bodyl. Иногда представители этого вида образуют скопления, но чаще встречаются рассеянные по слою двустворчатые экземпляры и отдельные створки, лежащие

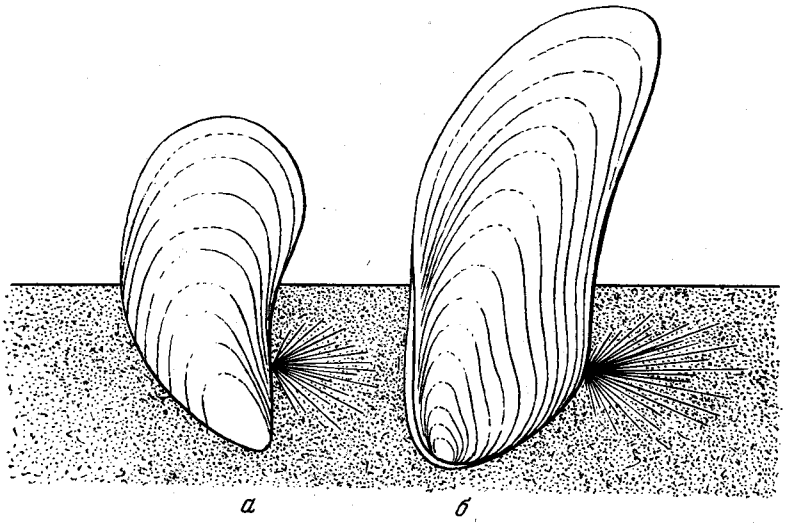


Рис. 7. Прижизненное положение митилид на мягком грунте.

а — положение *Mytilus edulis* L. Литораль Охотского моря, бухта Нагаева; *б* — предполагаемое положение *Modiolus sibiricus* Bodyl. $^3/_4$ нат. вел.

параллельно напластованию, а также двустворчатые экземпляры, захороненные перпендикулярно поверхности напластования (см. рис. 7*б*). Захоронение в вертикальном положении после смерти животного представляется невероятным, если учесть, что слегка изогнутая раковина *Modiolus sibiricus* имеет почти цилиндрическую, сильно удлиненную форму. На рис. 46 в «Основах палеонтологии» (1960) изображен современный модиолус в прижизненном положении, лежащий на нижнем крае раковины и прикрепленный биссусом к субстрату. Мог ли *Modiolus sibiricus* занимать при жизни вертикальное положение? Наблюдая за жизнью современных митилусов в бухте Нагаева (побережье Охотского моря), можно было видеть, как отдельные особи, закрепившись на мягком грунте, почти целиком погружаются в песок — выступает лишь задняя часть раковины (рис. 7*а*). По своим размерам эти животные нередко превосходят особей того же вида, живущих на скалах. Следовательно, строго определенное положение на грунте не обязательно для всех митилид, но если для *Mytilus edulis* описанный выше образ жизни является скорее отклонением от нормы, то вертикальное положение *Modiolus sibiricus* было естественным положением моллюска, обитавшего на мягких грунтах, и многочисленные находки вертикально захороненных модиолусов не оставляют в этом сомнения. Как отмечает Р. Л. Мерклин, современные модиолусы редко поселяются на скалистом грунте: особенно благоприятным условием для жизни модио-

ловых банок являются сильные придонные течения на небольшой глубине на границе между песчаным и илистым грунтами (по Петерсену из Мерклина, 1950). Благоприятными биотопами для жизни *Modiolus sibiricus* следует считать мелкопесчанистые участки дна с примесью алевритистого материала. В алевритах с примесью глинистого материала находки модиолусов редки, а их раковины не достигают нормальных размеров.

Поселение и дальнейшее существование модиолусов представляется следующим образом. Моллюски, попавшие в послеличиночную стадию на мягкий грунт, могли прикрепляться биссусом к мелким обломкам раковин и крупным песчинкам. Затем по мере роста они захватывали биссусными нитями песчинки, укреплялись на грунте и постепенно погружались примакушечной частью в песок, так как нога — рычаг, при помощи которого моллюск освобождается от наносов,— не развита у представителей этого семейства. В качестве примера для сравнения можно упомянуть *Pinna*. Длинная пинна была бы неустойчива на грунте, если бы примакушечная часть ее раковины не погружалась в осадок. В связи с этим сравнением уместно заметить, что раковины очень многих модиолусов, захороненных в прижизненном положении, имеют сильно расширенный прямой задний край — часть раковины, выступавшую над поверхностью грунта. Эта особенность также присуща пиннам. Видимо, такая модификация раковины является следствием ее вертикального положения при жизни моллюска, другими словами,— перед нами новый пример конвергенции форм.

Захоронение модиолусов в прижизненном положении могло происходить при быстром засыпании песком и при отсутствии перемыва осадков, т. е. в периоды активного и стабильного процесса осадконакопления.

Пинны

Современные пинны погружаются макушкой в грунт, охватывая окружающие частицы грунта густым биссусом (Основы палеонтологии, 1960). При этом раковина занимает по отношению к поверхности субстрата положение, близкое к вертикальному. Образ жизни валанжинских пинн, очевидно, не отличался от такового современных, поскольку имеются раковины их в положении, перпендикулярном к поверхностям напластования. Прижизненно захороненные пинны, хотя и редко, встречаются в отложениях, соответствующих началу трансгрессивных циклов, причем пинны наиболее многочисленны в слоях размыва — в породах, как правило, песчанистых и обогащенных лептохлоритом. Эти породы, нередко богатые остатками разнообразных беспозвоночных, формировались на хорошо аэрируемых участках дна, в условиях, благоприятных для жизни беспозвоночных, в том числе пинн. В осадках спокойных и застойных вод находки пинн очень редки, и пинны из этих слоев имеют, как правило, небольшие размеры.

Из прижизненно захороненных беспозвоночных вместе с пиннами встречаются другие двустворки: чаще всего зарывавшиеся десмодонты, а также модиолусы и танкредии (?).

Арктотисы

К числу прижизненно захороненных монотид принадлежит один из видов эндемичного для Арктики рода арктотиса — *Arctotis anabarensis* (Petr.). Присутствие развитого биссусного выреза свидетельствует о хорошем развитии биссуса и его функционировании в течение всей жизни.

Ценнейшей палеоэкологической находкой является находка естественной группы, состоящей из трех молодых особей *A. anabarensis* (Petr.), расположенной у нижнего края выпуклой (левой) створки двустворчатого взрослого экземпляра того же вида (обр. 150/4403; табл. V, фиг. 3). Все три раковинки обращены выпуклой (левой) створкой вверх; передние края

их плоских (правых) створок плотно прижаты к поверхности крупного арктотиса, в то время как задние приподняты. Раковины расположены одна над другой так, что нижние края их направлены в разные стороны, а макушки сближены. Верхняя створка экземпляра, расположенного между двумя другими, обломана при транспортировке. Кроме молодых арктотисов на раковине крупного экземпляра находится трубка серпулы.

О том, что эта группа представляет естественное поселение арктотисов, свидетельствуют следующие особенности захоронения: а) все раковины обращены выпуклой створкой вверх, расположены одна над другой и прижаты к поверхности взрослого экземпляра арктотиса биссусным вырезом; б) молодые арктотисы обладают тонкими двустворчатыми раковинками, которые при малейшем переносе могли разрозниться и обломаться.

Возможно, что поселение на раковине арктотиса произошло при жизни моллюска-субстрата: нижние края молодых экземпляров обращены в сторону смычного края взрослого. То, что трубка серпулы изменяет направление роста при подходе к раковинам арктотисов, является основанием для утверждения об одновременной жизни червя и молодых арктотисов.

Заслуживает внимания находка арктотиса, расположенного на обломке нижнего края выпуклой створки пектена (обр. 150/3613). Взрослый двустворчатый экземпляр *Arctotis anabarensis* (Petr.) обращен выпуклой створкой вверх и касается поверхности раковины пектена лишь примакушечной частью. Таким образом, положение раковины арктотиса очень близко к предполагаемому естественному положению животного. Все же этот случай нельзя считать бесспорным.

Изложенные выше наблюдения позволяют предполагать, что арктотисы жили, прикрепившись к субстрату коротким прочным биссусом и, возможно, опираясь на него примакушечной частью, при этом выпуклая створка была обращена вверх.

Пектены

Известно, что в молодом возрасте современные пектиниды прикрепляются к посторонним предметам при помощи биссуса. Нет оснований для отрицания сходного развития и у вымерших представителей пектинид. Молодые *Camptonectes (Boreionectes) imperialis asiaticus* Zakh., видимо, таким же способом прикреплялись к раковинам мертвых и живых моллюсков. Выше отмечался случай поселения на верхней створке крупного пектена очень маленького экземпляра и захоронение его вскоре после прохождения личиночной стадии развития (обр. 150/3621; табл. III).

В коллекции имеется молодой экземпляр камптонектеса, захороненного в необычном положении (обр. 150/3606; табл. V, фиг. 4). Двустворчатая раковинка этого пектена сидит на створке энтолиума под углом 30—40°, касаясь опоры передне-верхним краем. Выпуклая (левая) створка пектена обращена вверх.

Для доказательства прижизненного захоронения пектена могут быть приведены следующие факты: 1) раковина находится на плоской створке энтолиума под острым к ней углом; 2) пектен касается поверхности опоры той частью правой (плоской) створки, где выходит биссус; 3) раковина камптонектеса обладает двумя тонкими створками, которые не могли бы выдержать ни малейшего переноса.

Поскольку представители рода *Entolium* ведут подвижный образ жизни, вероятнее всего, пектен поселился на пустой створке энтолиума и вскоре после поселения вместе с ней был захоронен.

Таким образом, можно наметить следующие условия, необходимые для захоронения в прижизненном положении беспозвоночных, прикреплявшихся с помощью биссуса: 1) беспозвоночные должны были быть погребены заживо (либо вскоре после смерти), в противном случае распадались

бы створки и терялась связь с местом прикрепления; 2) место жизни и место погребения должны были совпадать; перенос, если он существовал, не мог быть долгим (последствия были бы те же, что и в первом случае); 3) погребение должно было происходить быстро в мелкозернистых осадках; 4) после захоронения не должно было быть перемыва осадков.

Вероятность сочетания этих условий весьма мала, чем и объясняется редкость находок в естественном положении форм, прикреплявшихся с помощью биссуса.

Присасывающиеся беспозвоночные

Присасывание является функцией ж и в о г о организма, с его смертью исчезает возможность присасывания. Могло казаться, что захоронение животных этого типа в прижизненном положении, а главное, убедительное доказательство такого положения должны были быть маловероятными. Однако в литературе еще в прошлом веке указывались случаи сожительства брюхоногих моллюсков с морскими лилиями, и, действительно, часто находят раковины *Platyceras* (сем. Capulidae), плотно примыкающие к чашечке морских лилий (Яковлев, 1956). Многочисленность находок не оставляет сомнения в достоверности этих фактов.

Нами наблюдалось следующее. На переднем крае левой (выпуклой) створки *Camptonectes (Boreionectes) imperialis asiaticus* Zakh. (обр. 150/4591; табл. VI, фиг. 2) находится ядро колпачковидной гастроподы семейства Calyptraeidae (часть раковины была разрушена при транспортировке). Кроме того, на поверхности этой створки хорошо видны три округлых гладких «пятна», одно из которых расположено на задне-верхнем крае, второе — почти симметрично по другую сторону макушки, а третье, самое большое,— ниже второго [1]. В промежутках между «пятнами» наросли мелкие устрицы, серпулы, здесь же многочисленные штрихообразные следы точения. К заднему ушку правой (плоской) створки пектена прикрепились две теребратулиды разных размеров, лежащие на спинной створке, и маленькая устрица, сидящая на створке у ее заднего края. Случаи поселения брахиопод на верхней створке моллюска при его жизни — явление обычное, сходное с описанными выше.

Для выяснения истории эпифауны, расположенной на выпуклой створке, необходимо ответить на вопрос: существует ли связь между гладкими «пятнами» и колпачковидной гастроподой, расположенной на одном из них. Рассмотрим подробнее, что представляют собой «пятна». Они оконтурены углублениями, близкими к дуге окружности. Скульптура пектена внутри поля «пятна» ослаблена, особенно сильно у контура. На нижнем «пятне» видны концентрические линии, идущие от левого края и параллельно ему к ядру гастроподы.

Не приходится сомневаться в том, что пятна являются результатом жизнедеятельности каких-то организмов, видимо колпачковидных гастропод, только одна из которых была захоронена на месте жизни. Округлые очертания «пятен» и линии внутри них представляют результат продолжительного соприкосновения раковины пектена с овальным краем раковины гастроподы. Такие явления отмечались Н. Н. Яковлевым для *Platyceras*, который в процессе роста оставлял на поверхности чашечки морской лилии круговые впечатления (Яковлев, 1956). Образ жизни *Platyceras* Н. Н. Яковлев сравнивает с современными пателлидами, которые, присасываясь к раковинам других животных, почти не сдвигаются с места в течение всей своей жизни. По-видимому, валанжинские гастроподы были также очень малоподвижными. Круговые впечатления на раковине пектена являются, возможно, результатом разъедания известковой раковины двустворки слабой кислотой, которую могла выделять гастропода.

[1] Два верхних «пятна» на фотографии не видны.

В свете изложенного история эпифауны на рассматриваемой раковине пектена представляется нам в следующем виде. На выпуклой створке после смерти пектена жили скорее всего три колпачковидные гастроподы, о чем свидетельствуют три «пятна» на раковине. Небольшие размеры и слабо обработанная поверхность двух верхних «пятен» показывают, что пребывание этих гастропод на раковине пектена было не столь продолжительным, как той, которая образовала нижнее пятно. Подтверждением служат и следы точения предполагаемых водорослей вдоль контура верхних пятен. Поверхность нижнего пятна почти гладкая, концентрические же линии на нем говорят о том, что гастропода, видимо, в течение долгого времени совершала передвижения, сдирая поселившиеся здесь водоросли и частично также верхний слой раковины, как это делают современные колпачковидные гастроподы, живущие на скалах и питающиеся водорослями. Участки раковины пектена, на которых ползали брюхоногие, были ограничены как раковинами соседних «колпачков», так и приросшими раковинами устриц и трубочкой серпулы; здесь же селились водоросли (?), образовавшие штрихообразные следы точения и мелкие отверстия. Колпачки навсегда были прикованы к раковине пектена, так как не могли использовать для жизни окружавший недостаточно плотный субстрат — мелкозернистый песок.

Зарывающиеся беспозвоночные

Двустворчатые моллюски. Десмодонты: плевромии, гониомии, фоладомии

Находки прижизненно захороненных десмодонт в обнажениях валанжина на р. Боярке не представляют большой редкости. Особенно многочисленны плевромии, гораздо реже встречаются гониомии и очень редко фоладомии. Два последних рода обычно сопровождаются плевромиями. Большинство десмодонт тяготеет к слоям размыва либо к отложениям, соответствующим началу трансгрессивного цикла. Скопления раковин плевромий, ориентированных передним краем вниз, часто встречаются в лептохлоритовых песках с примесью алевритового материала. В алевритах десмодонты — редко встречающаяся окаменелость. Очень редки десмодонты в чистых песках. Для них были благоприятны песчаные грунты с примесью алевритового материала либо алевритовые с примесью песка. Хорошая аэрация и небольшая глубина также способствовали процветанию этих двустворок.

В слоях с десмодонтами встречаются прижизненно захороненные модиолусы, пинны и танкредии (?).

Танкредии (?)

Мелкие двустворки, напоминающие танкредий [1],— очень распространенная окаменелость во всех типах пород ряда алеврит — среднезернистый песок. Наиболее характерен этот моллюск для мелкозернистых песков, в которых он очень часто встречается в вертикальном положении. Иногда много танкредий (?) в слоях размыва — лептохлоритовых песках с примесью алевритового материала. Эта двустворка зарывалась, по-видимому, не очень глубоко, так как наряду с вертикально стоящими раковинами в породе постоянно присутствуют в том или ином количестве раковины и отдельные створки, лежащие параллельно напластованию либо образующие гнездообразные скопления, что свидетельствует о вымывании танкредий (?) из грунта.

[1] Необходимо изучение замка.

Лингулы

Лингулы вообще очень редки, а в прижизненном положении они найдены всего лишь несколько раз. Возможно, нами дана заниженная оценка встречаемости лингул из-за трудности нахождения их мелких раковин, однако их находки все же редки. Большинство находок лингул сделано в алевритах — осадках спокойных вод.

УСЛОВИЯ ЗАХОРОНЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ПРИЖИЗНЕННОМ ПОЛОЖЕНИИ

В настоящее время, когда осадки, вмещающие остатки беспозвоночных, литологически еще не изучены и не выяснены все особенности осадконакопления, условия захоронения фауны мы охарактеризуем только предположительно [1].

Приведенный выше обзор этологических типов беспозвоночных показывает, что все они имели при жизни весьма непрочную (исключая цементно-прикреплявшиеся формы) связь с субстратом (в основном со створками устриц и пектенов). Возникает вопрос, могли ли удерживать этих животных в естественном положении долгое время после их смерти эластичная ножка, либо тонкие нити биссуса, либо нога, выполнявшая функцию присоски.

Створки брахиопод, устриц, арктотисов, аномий и пектенов после смерти их обитателей также должны были распадаться. В то же время все перечисленные прижизненно захороненные беспозвоночные (исключая часть устриц) имеют обе створки. Если допустить, что захоронение происходило в совершенно спокойных условиях и при быстром накоплении осадков, то мы вступим в противоречие с данными наших наблюдений: раковины пектенов и большинство раковин устриц перевернуты и вместе с цельными створками встречаются обломки. Обилие устриц и пектенов в песках свидетельствует о благоприятных условиях, существовавших здесь во время жизни двустворок. Известно, что современные устрицы любят жить на небольших глубинах и требуют хорошей аэрации воды, да и пектены предпочитают застойным водам подвижные. В тех же песках находятся вложенные друг в друга створки пектенов, что могло произойти лишь в подвижной воде (Семенова, 1951; Вялов, 1953).

Нет необходимости приводить ряд других мелких наблюдений, которые подтверждают и без того ясную картину гидродинамического режима придонных слоев. Следовательно, захоронение в прижизненном положении происходило в условиях подвижной среды, причем беспозвоночные, которые прикреплялись при жизни биссусом или ножкой, должны были быть погребены заживо, будучи еще гибко связаны с субстратом. Об этом свидетельствует также массовое нахождение прижизненно захороненной молоди и присутствие раковин, заполненных не песком, а кристаллами кальцита. Несомненно, что после смерти и перед захоронением раковины пектенов или устриц вместе с эпифауной обычно переносились на некоторое расстояние. Морское дно — место жизни и погребения — не было твердым, поэтому при переносе и захоронении приросшие беспозвоночные не обдирались. Нет основания полагать, что слабо сцементированный мелкозернистый песок образовывал во время осадконакопления твердое морское дно. Возможно, что прижизненное захоронение имело место особенно в периоды штормов, когда с мест обитания сносилась масса животных; в это же время перемещался и песок, который в моменты затишья оседал на дно и довольно быстро мог засыпать раковины с приросшими к ним организмами.

[1] Эти рассуждения не касаются зарывающихся форм, причины захоронения которых в прижизненном положении очевидны.

ЛИТЕРАТУРА

Бодылевский В. И. 1956. К экологии рода *Harpax*.— Ежегод. Всес. палеонтол. об-ва, т. XV.

Бодылевский В. И., Мордвилко Т. А., Лупиов Н. П. 1949. Класс Lamellibranchiata. Пластинчатожаберные. Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, т. 10. Нижний отдел меловой системы. ГОНТИ.

Вялов О. С. 1953. О вложенных друг в друга створках пелеципод.— Геол. сб. ВНИГРИ, вып. 2.

Геккер Р. Ф. 1935. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного девонского поля.— Труды Палеозоол. ин-та АН СССР, т. IV.

Геккер Р. Ф., Осипова А. И., Бельская Т. Н. 1962. Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии, его история, осадки, фауна, флора, условия их обитания и развитие, кн. 2. Изд-во АН СССР.

Захаров В. А. 1965. Новые верхнеюрские и нижнемеловые камптонексы (Pectenidae, Bivalvia) Арктической Сибири.— В сб. «Стратиграфия и палеонтология мезозойских отложений Севера Сибири». Изд-во «Наука».

Иванова Е. А. 1947. К палеоэкологии брахиопод рифовых образований.— Докл. АН СССР, нов. сер., т. LV, № 9.

Иванова Е. А. 1949. Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины.— Труды ПИН АН СССР, т. XXI.

Иванова Е. А. 1958. Развитие фауны в связи с условиями существования. Развитие фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с его историей, кн. 3.— Труды ПИН АН СССР, т. LXIX.

Иванова Е. А. 1962. Экология и развитие брахиопод силура и девона Кузнецкого, Минусинского и Тувинского бассейнов.— Труды ПИН АН СССР, т. LXXXVIII.

Иванова Е. Ф. 1965. Прикрепленные фораминиферы из отложений валанжина р. Боярки (Хатангская впадина).— Геол. и геофиз., № 1.

Иванова Е. Ф., Захаров В. А. 1964. К экологии валанжинских цементно-прикреплявшихся фораминифер с р. Боярки (Хатангская впадина).— Геол. и геофиз., № 7.

Макридин В. П. 1952. Брахиоподы верхнеюрских отложений Донецкого кряжа. Изд. Харьковского гос. ун-та.

Мерклин Р. Л. 1950. Пластинчатожаберные спириалисовых глин, их среда и жизнь.— Труды ПИН АН СССР, т. XXVIII.

Основы палеонтологии. Моллюски — панцирные, двустворчатые, лопатоногие, 1960. Изд-во АН СССР.

Сакс В. Н., Басов В. А., Захаров В. А., Месежников М. С., Ронкина З. З., Шульгина Н. И., Юдовный Е. Г. 1965. Стратиграфия верхнеюрских и нижнемеловых отложений Хатангской впадины.— В сб. «Стратиграфия и палеонтология мезозойских отложений Севера Сибири». Изд-во «Наука».

Семенова Е. П. 1951. Условия захоронения *Pinna* ex gr. *margaritacea* Lam. из палеогеновых отложений Чирско-Донецкого междуречья.— Уч. зап. Саратовского гос. ун-та, т. XXVIII, (вып. геол.).

Шульгина Н. И. 1956. Палеоэкологическая характеристика юрских и нижнемеловых отложений района Усть-Енисейской впадины.— Труды НИИГА, т. 89, вып. 6.

Яковлев Н. Н. 1926. Явления паразитизма, комменсализма и симбиоза у палеозойских беспозвоночных.— Ежегод. Рус. палеонтол. об-ва, т. IV (1922—1924).

Яковлев Н. Н. 1956. Организм и среда. Статьи по палеоэкологии беспозвоночных 1913—1956 гг. Изд-во АН СССР.

Adams C. G. 1962. Calcareous adherent Foraminifera from the British Jurassic and Cretaceous and the French Eocene.— Palaeontology, 5, pt 2.

Ager D. V. 1961. The epifauna of a Devonian Spiriferid.— Quart. J. Geol. Soc. London, v. 117.

Barnard T. 1958. Some Mesozoic abherent Foraminifera.— Palaeontology, v. 1, pt. 2.

Clarke J. M. 1908. The beginnings of dependent life.— Bull. N. Y. State Mus., N 121.

Ladd H. S. 1957. Paleoecological evidence. In: Treatise on marine ecology and paleoecology. Vol. 2. Paleoecology. Geol. Soc. America, m. 67.

Pugaczewska H. 1961. Belemnoids from the Jurassic of Poland.— Acta palaeontol. polon., v. 6, N 2.

Quenstedt F. 1858. Der Jura. Tübingen.

Sardeson F. W. 1929. Ordovicic brachiopod habit.— Pan.-Amer. Geol., v. 51.

Spath L. E. 1932. The invertebrate faunas of the Bathonian — Callovian deposits of Jameson Land (East Greenland).— Medd. Grønland, v. 87, N 7.

Teichert C. 1930. Biostratigraphie der Poramboniten.— Neues Jahrb. Mineral., Geol. und Paläontol., Abt. B, Bd. 63.

ОБЪЯСНЕНИЯ ТАБЛИЦ

Все образцы происходят с р. Боярки (Хатангская впадина).
Фотографии выполнены В. Ф. Гаркуновым. Изображения даны в натуральную величину, кроме тех, у которых масштаб указан особо.

Таблица I

Фиг. 1. Естественная группа молодых теребратулид, поселившихся на верхней створке *Camptonectes* (*Boreionectes*) *imperialis asiaticus* Zakh. при жизни моллюска и заживо погребенных в песке. Обр. 150/3615.

Фиг. 2. Естественная группа теребратулид разного возраста, поселившихся на нижней створке *Camptonectes* (*Boreionectes*) *imperialis asiaticus* Zakh. Обр. 150/3618. Нижний валанжин, зона *Tollia* spp.

Таблица II

Фиг. 1. Естественная группа теребратулид на обломке раковины пектена. Групповое тесное поселение. Реконструкция группы дана на рис. 2. Обр. 150/3617.

Фиг. 2. Ринхонеллида на обломке раковины пектена. Предполагаемая прижизненная ориентировка. Обр. 150/4607а.

Фиг. 3. Прижизненно захороненные теребратулиды, устрицы и серпулиды (*Serpula* sp. № 1, *Serpula* sp. № 2) на обломке нижней створки пектена. Теребратулиды, устрица и, возможно, *Serpula* sp. № 1 поселились и жили при жизни моллюска. Хорошо видно изменение в росте раковины пектена, которое произошло вскоре после поселения устрицы. Обр. 150/3920.
1, 3 — нижний валанжин, зона *Tollia* spp., *2* — средний валанжин

Таблица III

Прижизненно захороненные теребратулиды, серпулы и молодой пектен, поселившиеся на верхней створке крупного экземпляра *Camptonectes* (*Boreionectes*) *imperialis asiaticus* Zakh. при жизни моллюска. Обр. 150/3621.
Нижний валанжин, зона *Tollia* spp., × 3/4.

Таблица IV

Заживо захороненные серпулиды, аномии, теребратулида и устрица на нижней створке того же экземпляра *Camptonectes* (*Boreionectes*) *imperialis asiaticus* Zakh., что изображен на табл. III. Видны следы точения водорослей (?).

Таблица V

Фиг. 1. Участок поверхности раковины пектена. Захороненные на месте жизни мшанки (*Berenicea* aff. *alluviana* Lamk.), устрицы (*Liostrea anabarensis* Bodyl.) и фораминиферы (*Bullopora* sp.). Обр. 150/4287, × 3.

Фиг. 2. Прижизненно захороненная ребристая аномия, выросшая на верхнюю часть левой (нижней) створки пектена. Обр. 150/3650а.

Фиг. 3. Естественная группа, состоящая из трех молодых арктотисов и серпулы на левой (верхней) створке взрослого *Arctotis anabarensis* (Petr.). Обр. 150/4403.

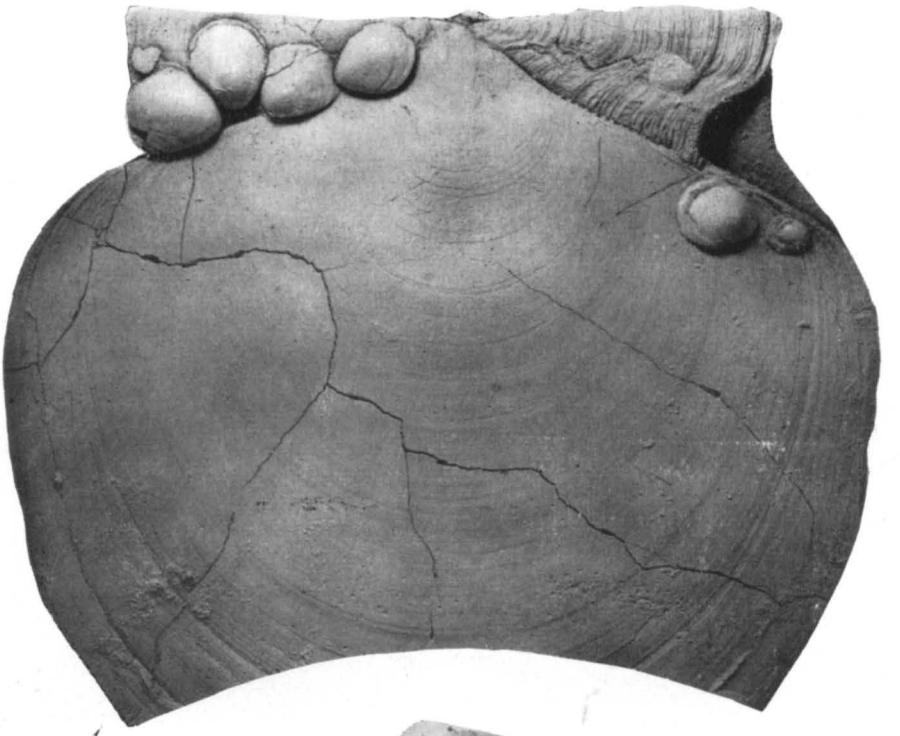
Фиг. 4. Молодой *Camptonectes* (*Boreionectes*) *imperialis asiaticus* Zakh. на створке *Entolium* sp. в прижизненном положении. Поселение произошло после смерти энтолиума. Обр. 150/3606.

Фиг. 5. Негативная скульптура на верхней створке молодой устрицы, выросшей на раковину пектена. Нижние створки обеих устриц имеют сильно приподнятые края — свидетельство роста во время захоронения пектена. Обр. 150/4304.
2—4 — нижний валанжин, *1, 5* — средний валанжин

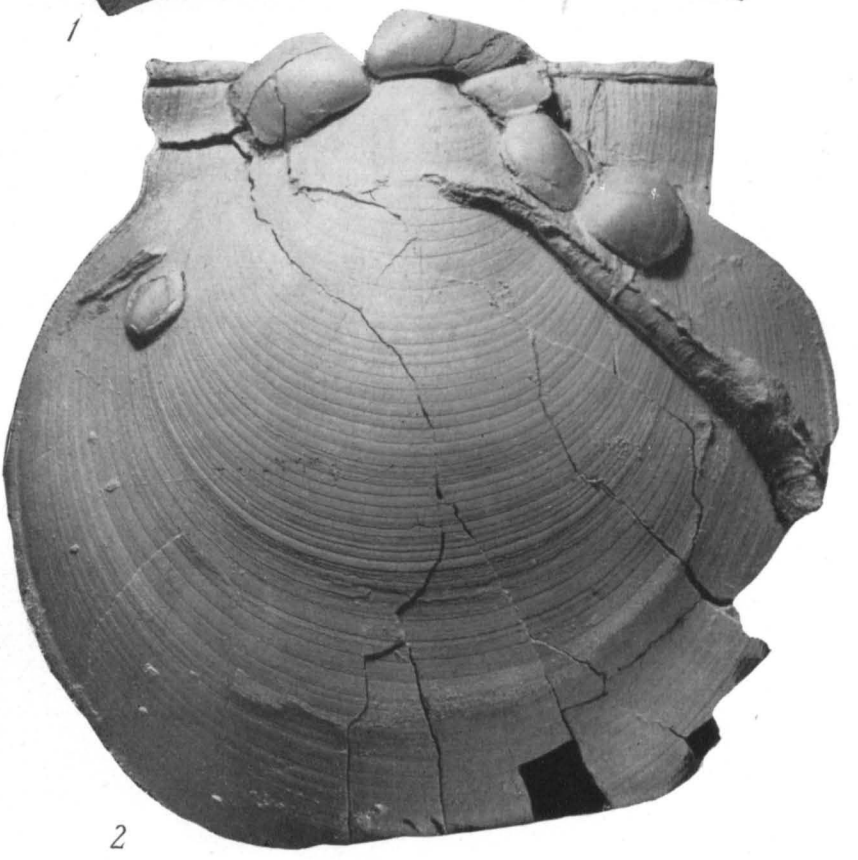
Таблица VI

Фиг. 1. Колонии мшанок *Actinopora?* sp. различной сохранности и остатки трубок серпул, поселившихся на нижней створке *Camptonectes (Boreionectes) imperialis asiaticus* Zakh. после смерти моллюска. Обр. 150/4192.

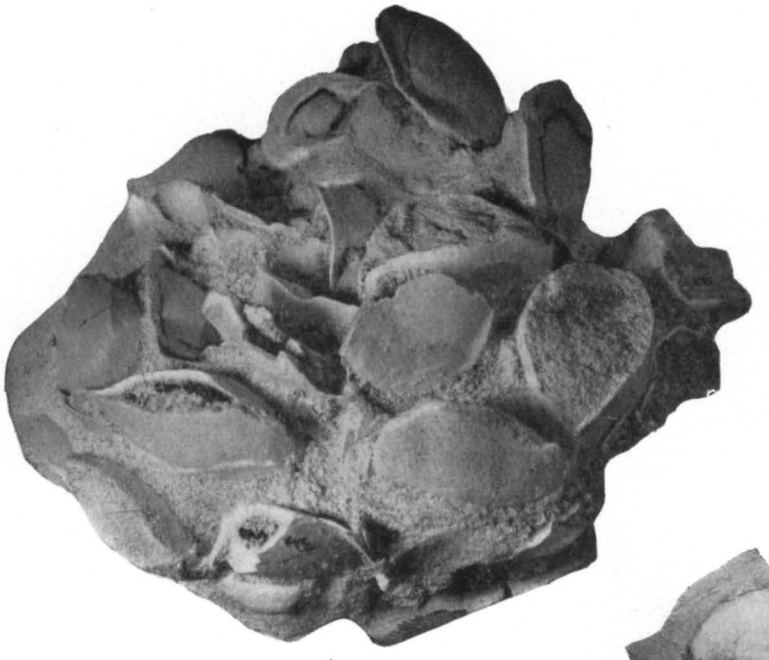
Фиг. 2. Колпачковидная гастропода (ядро с остатками раковины), захороненная на месте жизни. Видны три округлых «пятна» — результат жизнедеятельности брюхоногих; промежутки между ними иссверлены водорослями (?) и заселены молодыми устрицами, здесь же прикрепилась серпула. Обр. 150/4591.
1 — нижний валанжин, *2* — средний валанжин



1

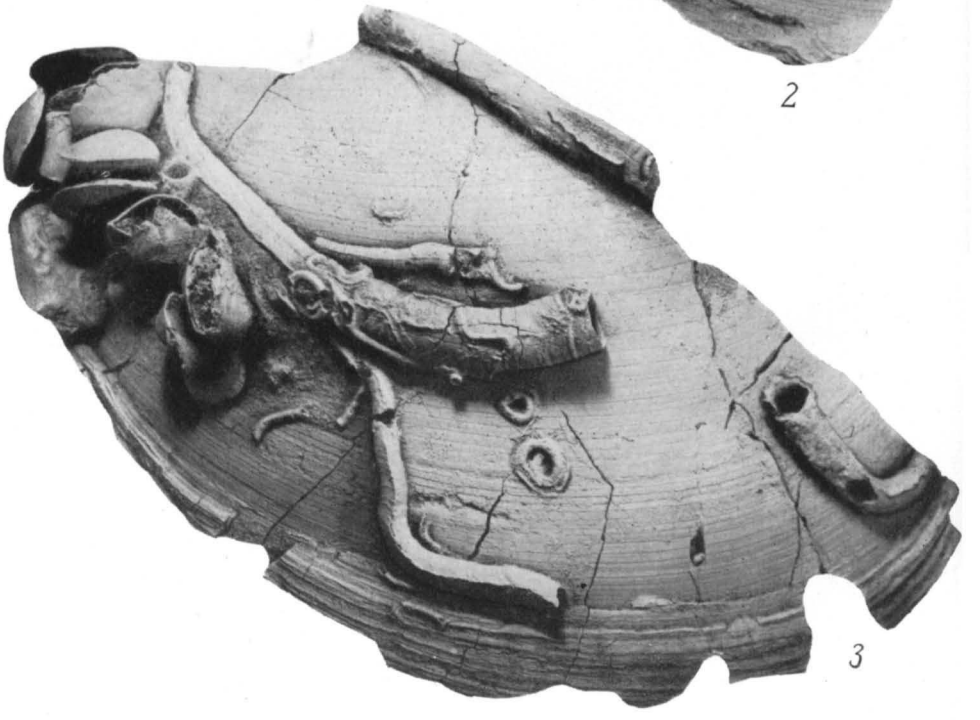


2

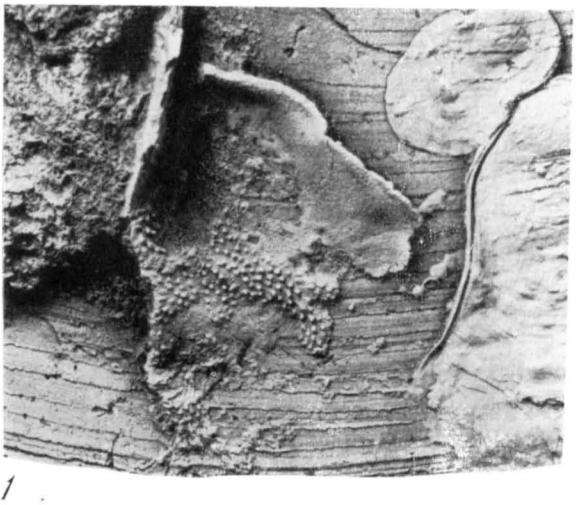


1

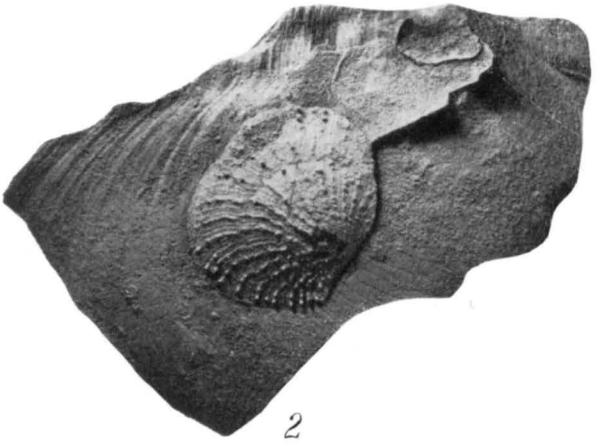
2



3



1



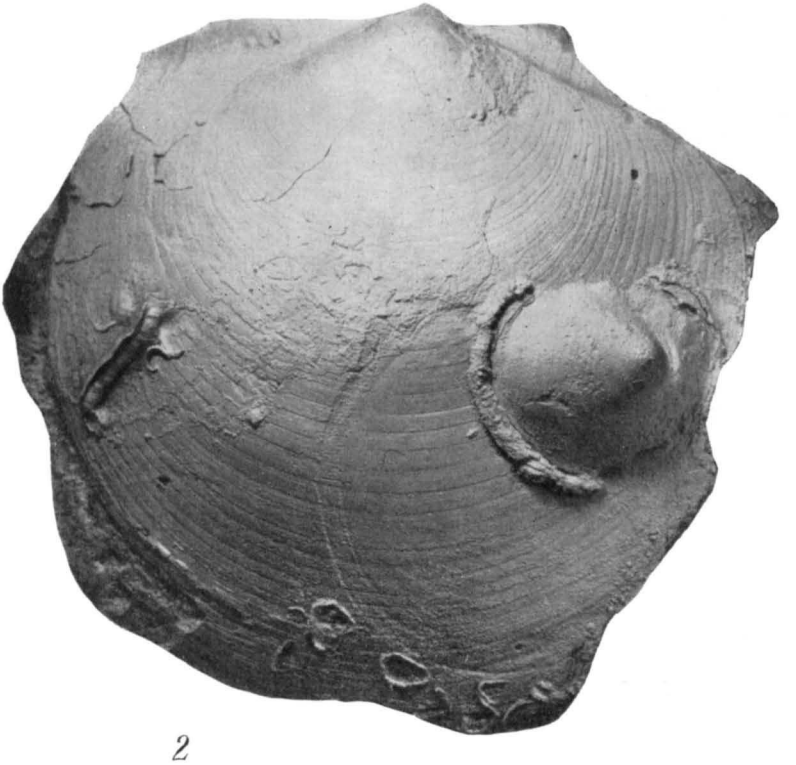
2

3

4

5

1



2