

Гонтарь Ольга Александровна

Студент

Самохвалов Сергей Александрович

Старший преподаватель

Комаров Владимир Николаевич

Доцент

Российский государственный геологоразведочный университет
имени Серго Орджоникидзе

**О НОВЫХ НАХОДКАХ ЭПИБИОНТОВ НА РАКОВИНАХ DANOCRANIA
TUBERCULATA И DANOCRANIA POLONICA (CRANIIDA, BRACHIOPODA) ИЗ
ДАТСКОГО ЯРУСА ГОРНОГО КРЫМА**

Аннотация: Приведены данные о новых находках эпибионтов на раковинах краниид *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826) и *Danocrania polonica* Rosenkrantz, 1964 из датского яруса Горного Крыма.

Следы сверлений выявлены на трёх экземплярах *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826). Следы сверлений являются абсолютно идентичными (что, безусловно, свидетельствует об их одинаковой природе). Они единичные, почти идеально круглые в плане, вертикальные, довольно крупные (диаметром 0,75–0,8 мм), немного сужающиеся по мере углубления, сквозные.

Мшанки обнаружены на одном экземпляре *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826) и одном экземпляре *Danocrania polonica* Rosenkrantz, 1964. Обе колонии обрастающие, массивные, прикрепляющиеся к створке всей нижней поверхностью. Поселение мшанок могло быть как прижизненным, так и посмертным.

Поселенцы выявлены лишь на 4,3% проанализированных створок, что свидетельствует о редкости использования эпибионтами раковин краниид в качестве пищи или субстрата. Находки эпибионтов в 40% случаев на брюшной створке, которая в норме должна была быть обращена в сторону грунта, свидетельствует о том, что их раковины могли легко быть перевернуты различными биотическими или абиотическими факторами. Точечное прикрепление данокраний при этом либо нарушалось, либо могло быть сохранено.

Ключевые слова: брахиоподы, *Danocrania*, эпибионты, сверлящие организмы, мшанки, датский ярус, Горный Крым.

Keywords: brachiopods, Danocrania, epibionts, drilling organisms, bryozoa, Danian, Mountain Crimea.

Отложения датского яруса Горного Крыма содержат богатую и разнообразную ассоциацию ископаемых остатков, которые вот уже много лет привлекают самое пристальное внимание специалистов–палеонтологов. В общем комплексе окаменелостей важной группой являются брахиоподы отряда Craniida, монографически описанные в ряде работ [2, 3, 17, 37, 39, 40]. Переизучение коллекционного материала позволило обнаружить на поверхности раковин краниид данного региона новые свидетельства поселения эпибионтов.

Следует отметить, что детальное изучение эпибиоза чрезвычайно важно при комплексных исследованиях самых различных групп ископаемой донной фауны, на что неоднократно указывалось в публикациях [1, 5–12, 16, 18–29, 31–36].

Материалом для настоящей работы послужила коллекция краниид, собранная студентами и преподавателями МГРИ за последние годы в ходе проведения учебной геологической практики в Горном Крыму, в восточной части Бахчисарайского района и частично уже исследованная [3]. Коллекция насчитывает 115 экземпляров (90 брюшных створок и 25 спинных створок), обнаруженных в отложениях салачикской свиты [38]. Датские отложения, в которых встречены кранииды, представлены белыми, светло–серыми и желтовато–серыми мшанковыми, криноидно–мшанковыми и серпуловыми известняками, неяснослоистыми, органогенно–обломочными, с детритом скелетных остатков различных организмов. Данные отложения относятся к пачкам №№ III и IV [4]. Точную стратиграфическую приуроченность к разрезу датских известняков изученных нами краниид установить невозможно, так как их сборы были не послонными и часто случайными.

Большая коллекция краниид, собранная ранее, была передана в своё время В.Н. Комаровым для изучения в МГУ и составной частью легла в основу интересной публикации [39].

Поселенцы обнаружены лишь на 4,3% изученных створок, что свидетельствует о редкости использования эпибионтами раковин краниид в качестве пищи или субстрата.

Исследованный материал хранится в геолого–палеонтологическом музее МГРИ под №№ 3/345–349.

К семейству Craniidae Menke, 1828 относят брахиоподы, имеющие известковую пористую раковину. Многие представители цементируются к субстрату всей поверхностью или частью брюшной створки. Во взрослом состоянии лишены ноги.

Раковины округло-квадратные или округлые с конической спинной створкой и уплощённой брюшной створкой. Брюшная створка может принимать форму предмета, к которому она прикрепляется. Задний край раковины часто прямой. Поверхность раковины может быть гладкой, иметь шипы, радиальные рёбра, струйчатость.



Рис. 1. Следы сверлений современных хищных гастропод на раковинах моллюсков (livejournal.com).

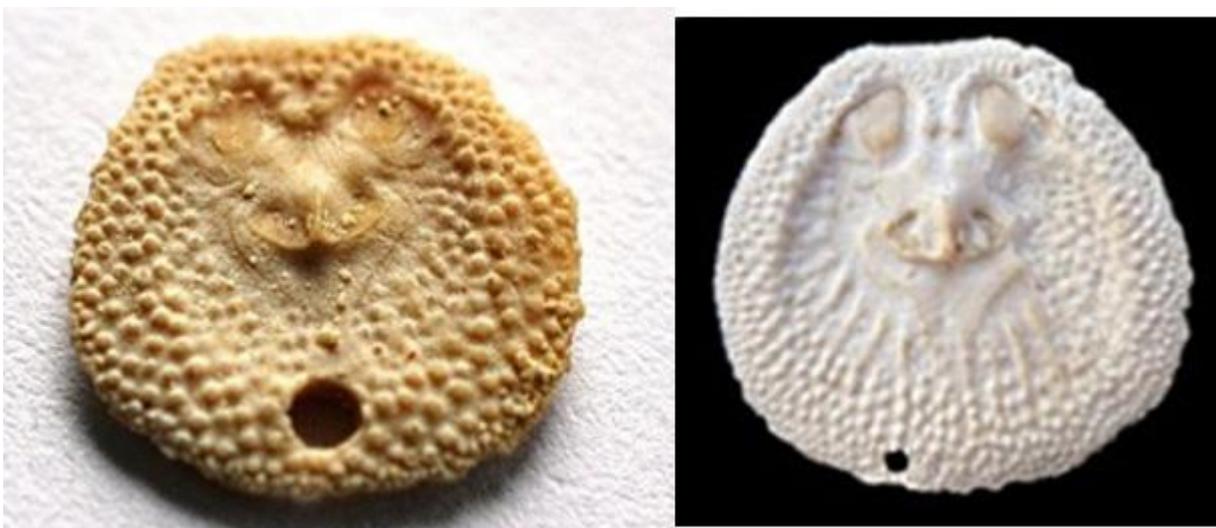


Рис. 2. Следы сверлений на раковинах *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826) (ammonit.ru).

Внутренний край обеих створок часто уплощён. Раковина состоит из двух слоёв – первичного, представленного игольчатым кальцитом, и вторичного пластинчатого слоя. Представители отряда известны с раннего ордовика до настоящего времени.

Кроме родов *Crania* и *Cranicus*, доживших до наших дней и насчитывающих не менее 15 видов, в семейство *Craniidae* включают от 11 до 14 ископаемых родов, известных из палеозойских, мезозойских и кайнозойских отложений Европы, Азии, Австралии и Северной Америки [15].

Кранииды относятся к прирастающему экологическому типу. Они характеризуются адаптацией к малому размерному классу субстрата и несут незначительных размеров рубцы прирастания в примакушечной части брюшной створки. Кранииды имеют относительно толстую, уплощённую брюшную створку с утолщённой примакушечной частью. Именно макушкой этой створки кранииды и прикреплялись к субстрату. На поверхности многих брюшных створок отчётливо развиты бугорки, рёбрышки, которые сохранились в неискажённом виде, что было бы невозможно при полном прирастании брюшной створки к субстрату. Спинная створка краниид выпуклая, тоньше брюшной створки и легче по весу. Скульптура поверхности выражена слабо, иногда она совсем гладкая.

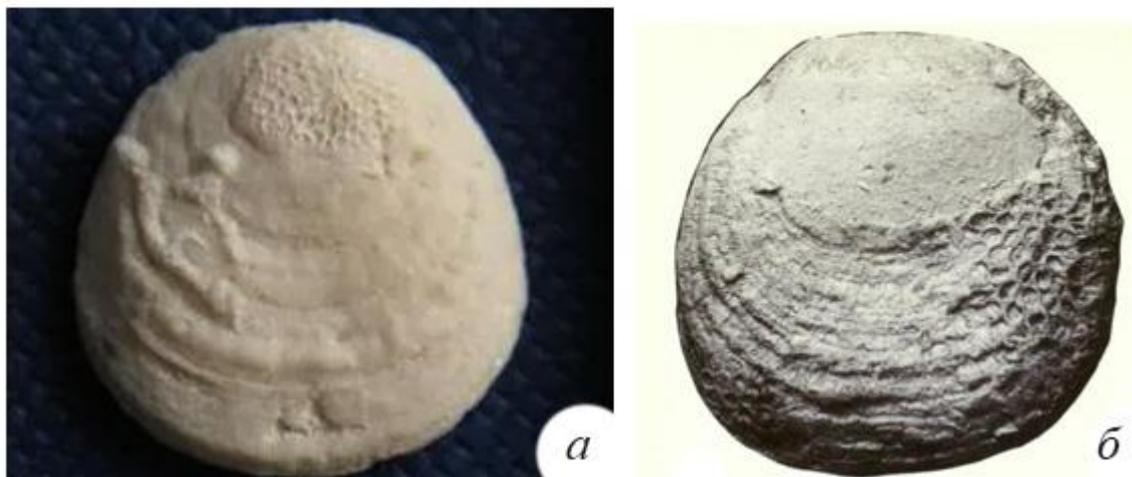


Рис. 3. Мшанки на раковинах краниид: *a* – на брюшной створке *Crania* sp. (studfile.net); *б* – на брюшной створке *Crania craniolaris* (Linnaeus) [40].

След от прирастания у краниид, как правило, плоский и почти ровный, находится на макушке и около неё, нередко он шероховатый от следов песчинок, на которых раковина лежала. В коллекции, изученной В.А. Зелинской [17] и насчитывающей 83

экземпляра нет ни одного образца, прикреплённого к гальке, к обломкам раковин или другим предметам, нет раковин со следами прирастания в виде отпечатков других предметов, кроме песчинок и известкового ила. Это касается и экземпляров, найденных в отложениях, переполненных раковинами моллюсков и других организмов. Следовательно, в криноидно–мшанковых биогермах, где селились кранииды, а также в других местах с песчано–известковым дном они прирастали в основном к уплотнённому песчаному дну на юных стадиях развития. По мере роста держаться за это же дно им помогали выросты в виде бугорков или рёбрышек. Косвенным подтверждением прирастания раковин краниид не всей брюшной створкой к субстрату, может быть единообразие их очертаний и в основном выдержанная двусторонняя симметрия. При жёстком прикреплении всей створки в процессе роста её, несомненно, пришлось бы наткнуться на посторонние предметы, что отразилось бы на её форме.

Кранииды питаются взвесью из толщи воды и относятся к сестонофагам. По механизму извлечения взвешенных частиц брахиоподы являются седиментаторами, активно создающими поток воды в мантийной полости. Вопрос о том, какие компоненты сестона усваиваются брахиоподами, решён пока ещё не полностью. Очевидно, однако, что они осаждают из толщи воды самые тонкие частицы взвеси.

Среди краниид нами определён род *Danocrania* Rosenkrantz, 1964.

Представители данного рода характеризуются следующим диагнозом [39] – раковины непостоянных размеров и очертаний, близкие к изометричным, с развитой псевдоинтерареей. Прикрепление брюшной створкой точечное в примакушечной части. Скульптура свободной поверхности в виде струйчатости, а также уплощённых, неоднократно дихотомирующих рёбрышек, изгибающихся к заднему краю, бугорков, шипов, которые наблюдаются совместно или раздельно. Расположение бугорков и шипов – от беспорядочного до закономерного (радиального или шахматного). Брюшная створка плоская, вогнутая, или слабовыпуклая. С окаймляющими образованиями в виде лимба с краевым выступом в задней части. Лимб орнаментирован, ограничен гребнем или плавно переходит на внутренний диск. Отпечатки задних аддукторов расположены на платформах по обе стороны от выступа лимба. Спереди от выступа лимба – приподнятая площадка, переходящая в хорошо выраженный ростеллюм, несущий отпечатки передних аддукторов и внутренних косых мускулов. Площадки всех мускулов обособлены. Спинная створка коническая с почти нависающей макушкой, сдвинутой к заднему краю. Задний склон створки вогнутый, передний – более протяжённый, выпуклый. Отпечатки задних аддукторов расположены по обе стороны от краевого выступа лимба на платформах. Срединная септа прослеживается от заднего края, но хорошо развита лишь в передней

части, заканчивается стреловидно, небольшими гребнями связана с обособленными платформами передних аддукторов, относительно которых смещена вперёд.

Род *Dapocrania* насчитывает не менее 9 видов из сеноманского, маастрихтского и датского ярусов России (Крым), Австрии, Австралии, Бельгии, Болгарии, Великобритании, Германии, Дании, Нидерландов, Польши, Украины и Южной Швеции.

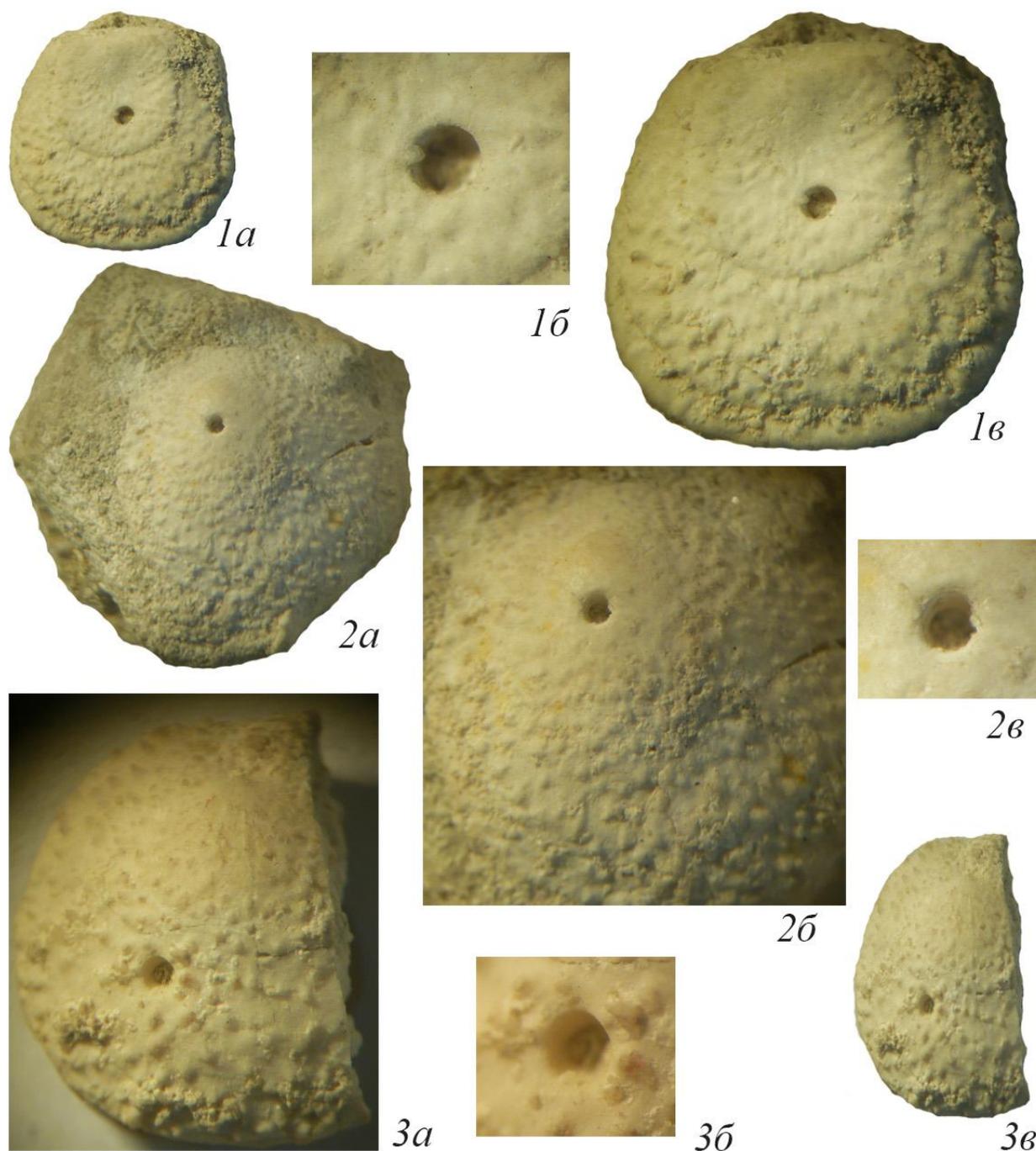


Рис. 4. Следы сверлений на раковинах *Dapocrania tuberculata* (Nilsson, 1826): *1a–в*, брюшная створка № 3/345, *1a* – длина 9,0 мм, *1б–в* – увеличено; *2a–в*, спинная створка № 3/346, *2a* – длина 10,0 мм, *2б–в* – увеличено; *3a–в*, спинная створка № 3/347, *3a–б* – увеличено, *3в* – длина 10,0 мм; Юго-Западный Крым, восточная часть

Бахчисарайского района; палеоцен, датский ярус. Увеличено. Здесь и далее фото В.Н. Комарова.

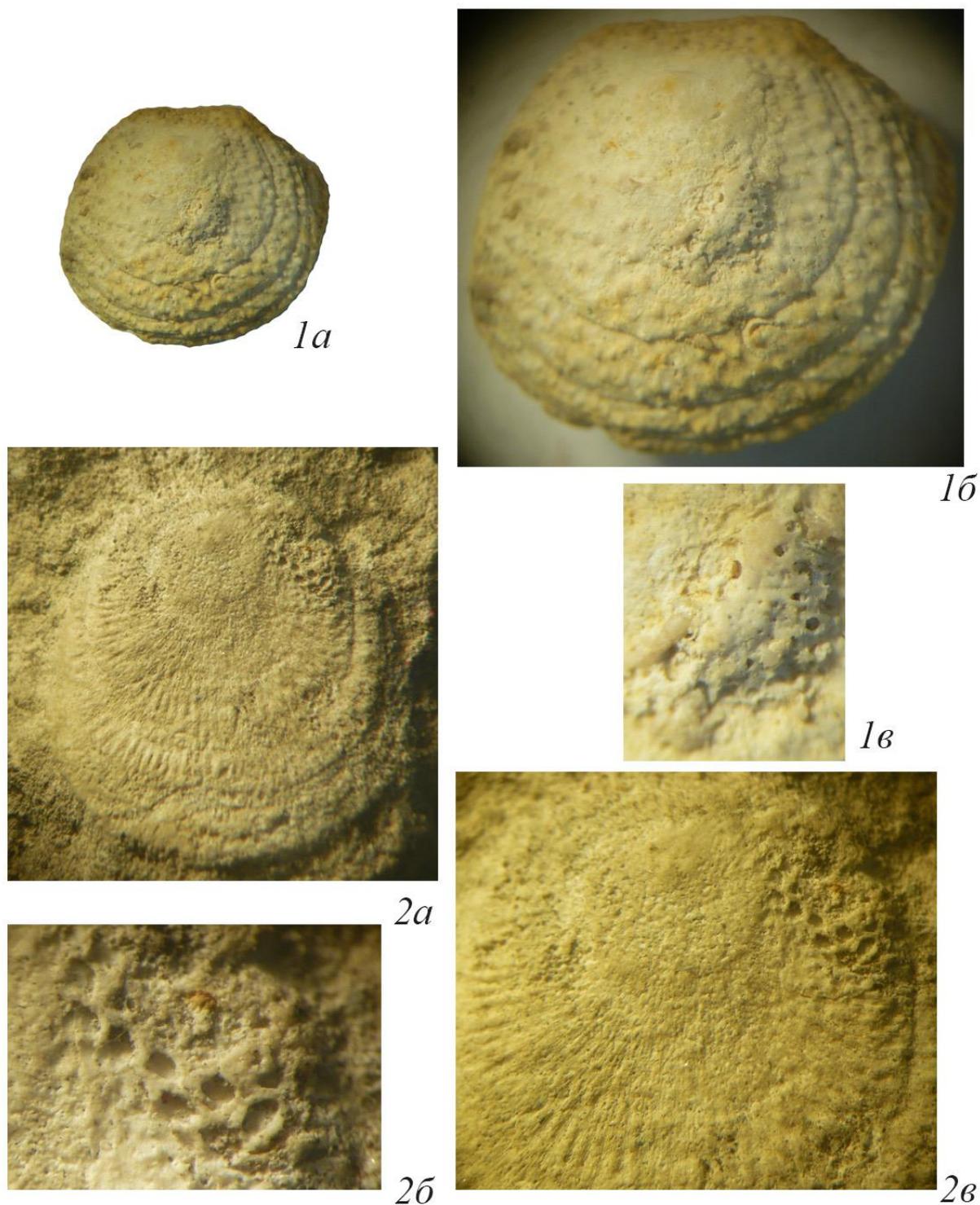


Рис. 5. Мшанки на раковинах краниид: *1a–v*, брюшная створка *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826), № 3/348, *1a* – длина 10,0 мм, *1b–v* – увеличено; *2a–v*, брюшная створка *Danocrania polonica* Rosenkrantz, 1964, № 3/349, *2a* – длина 15,5 мм, *2b–v* – увеличено; Юго-Западный Крым, восточная часть Бахчисарайского района; палеоцен, датский ярус. Увеличено.

Среди краниид со следами эпибионтов нами определены *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826) и *Danocrania polonica* Rosenkrantz, 1964.

Следы сверлений на раковинах *Danocrania tuberculata* известны (рис. 2). Нам следы сверлений удалось выявить на трёх экземплярах *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826) – на одной брюшной створке (№ 3/345, длина 9,0 мм) и двух спинных створках (№ 3/346, длина 10,0 мм; № 3/347, длина 10,0 мм) (рис. 4). Расположение сверлений различно. На брюшной створке (длина 9,0 мм) след от сверления располагается строго в плоскости симметрии в её центральной части. У одной спинной створки (длина 10,0 мм) сверление наблюдается строго в плоскости симметрии и немного приближено от центра в сторону заднего края. На другой спинной створке (длина 10,0 мм) след от сверления немного смещён от центральной части створки в сторону переднего края и немного сдвинут от плоскости симметрии в сторону.

Следы сверлений являются абсолютно идентичными (что, безусловно, свидетельствует об их одинаковой природе). Они единичные, почти идеально круглые в плане, вертикальные, довольно крупные (диаметром 0,75–0,8 мм), немного сужающиеся по мере углубления, сквозные.

Строение раковин и способ прикрепления к субстрату свидетельствуют об обитании краниид в тёплом море с нормальной солёностью, глубиной порядка 50 м, чистой прозрачной и хорошо аэрируемой водой и твёрдым песчано–известковистым дном. Кранииды “заселяли более глубокие и тихие участки”, [17, с. 44] прирастая к уплотнённому дну.

В биотических отношениях современные (и, по всей видимости, и ископаемые) брахиоподы играют преимущественно пассивную и в большинстве случаев незначительную роль [14]. Добычей хищников (рыб, крабов, морских звёзд, гастропод) они становятся редко. Очевидный вред современным брахиоподам наносят животные, поселяющиеся на их раковинах. Это фораминиферы, губки, гидроиды, полихеты, мшанки и асцидии, которые если не разрушают раковину, то утяжеляют её и мешают захлопыванию створок и иногда полностью замуровывают раковину [14]. На ископаемых брахиоподах поселялись другие брахиоподы, черви, губки, кораллы, цистоидеи, мшанки, баланусы и другие организмы. Сопутствующей фауной для подавляющего большинства брахиопод является эпифауна – прикреплённые бентосные организмы, имеющие жизненные требования, сходные с брахиоподами, главным образом в отношении твёрдого субстрата, взвеси и подвижности воды. Брахиоподы, по-видимому, довольно независимы

в отношении соседствующих форм бентоса, поскольку не связаны с ними ничем, кроме конкуренции за пространство на поверхности субстрата [14].

В настоящее время различные моллюски часто подвергаются нападению хищных гастропод (рис. 1). В литературе имеются свидетельства того, что и ископаемые брахиоподы подвергались нападению брюхоногих моллюсков – “плотоядные гастроподы просверливали их раковины, оставляя в них круглые отверстия” [30, с. 153]. С очень высокой степенью вероятности можно считать, что обнаруженные нами отверстия оставили именно хищные гастроподы. Из датских отложений Горного Крыма, помимо краниид, указывается обильный комплекс ископаемых организмов – замковые брахиоподы (*Erymnaria*, *Terebratula*, *Neoliothyra*, *Chatwinothyra*, *Terebratulina*, *Meonia* и *Argyrotheca*) [17], мелкие фораминиферы, губки, одиночные и колониальные кораллы, серпулы, остракоды, крабы, толстостенные двустворки (*Glycymeris* sp., *Barbatia* cf. *faxensis* Ravn., *Crassatella subplana* Ravn., *Limopsis obesa* Ravn., *Emarginula coralliarum* Lindgr., *Delphinula depressa* Ravn.) [13], скафоподы, наугилиды, мшанки, морские ежи, криноидеи, водоросли. Упоминаются в этом комплексе и гастроподы – *Turritella vialovi* Gorbach, *Companile* sp., *Pleurotomaria* sp. [13].

В А. Зелинская [17], ссылаясь на [13], отмечает, что в датских породах среди гастропод “есть хищники – натики и церитиумы. Это ими просверлены небольшие круглые отверстия в раковинах крабий и теребратулин” [Зеленская, с. 44]. Следует, тем не менее, отметить, что на самом деле в [13] никаких упоминаний о находках натик и церитиумов в датских породах нет. Однако именно хищные *Natica* в первую очередь и могли потенциально сделать эти отверстия (все церитиумы, судя по последним литературным данным, представляют собой исключительно растительноядные формы и питаются диатомовыми водорослями и растительным детритом).

Важное значение имеет решение вопроса, прикреплялся ли эпибионт к скелету другого организма при его жизни или уже после гибели. В первом случае обе формы (и прикрепившаяся, и служащая субстратом) являются членами одного биоценоза и могут дать интересный материал для фациальных реконструкций. Во втором случае выводы, основанные на экологическом анализе обеих форм, были бы неточными, поскольку организм, являвшийся субстратом, мог не только не входить в состав данного биоценоза, но и иметь более древний возраст. Достаточно чётким указанием на прикрепление при жизни служащего субстратом животного является расположение приросших форм на периферийных частях раковин, обеспечивающее лучшие условия питания при функционировании организма–субстрата. Свидетельством поселения прикрепленных беспозвоночных на остатках отмерших организмов являются их находки на внутренних

участках этих скелетных образований или на тех поверхностях, которые при жизни организма были закрыты мягким телом. Прикрепление к раковинам глубоко зарывавшихся беспозвоночных также возможно только после их смерти.

Нападение хищных гастропод на краниид, безусловно, происходили при жизни последних. Следы сверлений на двух спинных створках выглядят естественно, так как данокрании, как уже было отмечено, характеризуются прикреплением брюшной створкой в примакушечной части, при котором спинная створка обращена вверх и в первую очередь была объектом атак хищников. Находка сверления на брюшной створке также не должно вызывать удивления. Точечное прикрепление не могло быть очень прочным. Если под влиянием каких-то факторов (биотических или абиотических) раковина оказывалась оторванной от субстрата или просто перевернутой, нападению могла подвергнуться и обращённая в сторону от грунта брюшная створка.

Мшанки являются исключительно колониальными животными, большинство из которых ведёт прикреплённый образ жизни.

Для их произрастания необходим твёрдый субстрат. Мшанки очень чувствительны к чистоте морской воды и могут переносить только очень небольшое количество минеральной взвеси. Обильная седиментация вызывает их гибель.

Поселение мшанок на раковинах брахиопод рода *Danocrania* были известны и ранее (рис. 3). Нами мшанки были обнаружены на одной брюшной створке *Danocrania tuberculata* (Nilsson, 1826) (№ 3/348, длина 10,0 мм) и на одной брюшной створке *Danocrania polonica* Rosenkrantz, 1964 (№ 3/349, длина 15,5 мм) (рис. 5). Расположение колоний мшанок различно. У *Danocrania tuberculata* колония длиной 3 мм наблюдается в центральной части створки вдали от комиссуры. У *Danocrania polonica* колония длиной 3,9 мм инкрустирует заднюю часть створки с края от макушки, располагаясь, таким образом, недалеко от комиссуры. Мшанки явно относятся к разным таксонам, однако для их точной диагностики необходимы прозрачные ориентированные шлифы или использование методов томографии, что в настоящее время не представляется возможным.

Обе колонии обрастающие, массивные, прикрепляющиеся к створке всей нижней поверхностью.

В любом случае наблюдаемые очень маленькие размеры колоний мшанок свидетельствуют о том, что просуществовали они совсем недолго.

Поселение мшанок на створке *Danocrania tuberculata* могло быть как прижизненным, так и посмертным (что вероятнее). Прикрепление мшанок к *Danocrania polonica* в непосредственной близости от комиссуры, скорее всего, было прижизненным и позволяло из входящего потока воды получать часть пищи брахиопод.

Находки эпибионтов в 40% случаев на брюшной створке, которая в норме должна была быть обращена в сторону грунта, свидетельствует о том, что их раковины могли легко быть перевёрнуты различными факторами. Точечное прикрепление данокраний при этом либо нарушалось, либо могло быть сохранено.

Литература:

1. Вайтиева Ю.А., Локтионов А.Д., Комаров В.Н. Первые находки представителей рода *Cornulites* Schlotheim (Microconchida, Tentaculita) на раковинах девонских атрипид (Brachiopoda) Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 26. С. 1043–1051.
2. Василенко В.К. Крании верхнемеловых отложений Крыма // Вопросы палеонтологии. 1955. Т. 2. С. 61–69.
3. Волкова Е.А., Качалина М.Д., Комаров В.Н. О новых находках краниид (Craniida, Brachiopoda) в датских отложениях Горного Крыма // Инновации. Наука. Образование. 2022. № 49. С. 1768–1779.
4. Воронина А.А. Палеогеновая система // Геологическое строение Качинского поднятия Горного Крыма. Стратиграфия кайнозоя, магматические. Метаморфические и метасоматические образования. М.: Изд-во МГУ. 1989. С. 4–36.
5. Гапоненко Е.С., Ульшин М.А., Комаров В.Н. Первые данные о роли ринхолитов в процессах эпибионтии // Известия вузов. Геология и разведка. 2019. № 5. С. 5–9.
6. Геккер Р.Ф. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного девонского поля: Очерки по этологии и экологии населения палеозойских морей Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1935. С. 159–280 (Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР; Т. 4).
7. Геккер Р.Ф. Введение в палеоэкологию. М.: Госгеолтехиздат. 1957. 126 с.
8. Геккер Р.Ф. Тафономические и экологические особенности фауны и флоры Главного девонского поля. М.: Наука, 1983. 144 с.
9. Головастов Д.А., Измайлова А.А., Комаров В.Н. Первые находки кораллов рода *Aulopora* Goldfuss на раковинах девонских атрипид (Brachiopoda) Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 27. С. 1413–1423.
10. Головастов Д.А., Гончарова Е.И., Измайлова А.А., Комаров В.Н. О девонских эпибионтах Закавказья // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Материалы конференции памяти профессора В.Г. Очева / под ред. А.В. Васильева, И.В. Новикова, А.В. Иванова, В.П. Морова, А.И. Файзулина. – Москва–

Самара–Тольятти: Палеонтологический институт РАН – Институт географии РАН – СамГТУ, 2021. С. 48–50.

11. Головастов Д.А., Гончарова Е.И., Комаров В.Н. Первая находка микроконхид (*Microconchida*, *Tentaculita*) на раковинах атрипид (*Brachiopoda*) из зоны *Zdimir pseudobaschkirikus* – *Megastrophia uralensis* (эмский ярус) Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 30. С. 308–313.

12. Головастов Д.А., Измайлова А.А., Комаров В.Н. Первые находки кораллов рода *Aulopora Goldfuss* на раковинах девонских атрипид (*Brachiopoda*) Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 27. С. 1413–1423.

13. Горбач Л.П. Стратиграфия и фауна моллюсков раннего палеоцена Крыма. М.: Недра. 1972. 152 с.

14. Зезина О.Н. Экология и распространение современных брахиопод. М.: Наука. 1976. 138 с.

15. Зезина О.Н. Современные брахиоподы и проблема батинальной зоны океана. М.: Наука. 1985. 247 с.

16. Зеленкова И.С., Павлидис С.Б., Комаров В.Н. Первая находка гирляндного прирастания рода *Cornulites Schlotheim* (*Microconchida*, *Tentaculita*) на раковинах девонских атрипид Закавказья // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Материалы конференции памяти профессора В.Г. Очева / под ред. А.В. Васильева, И.В. Новикова, А.В. Иванова, В.П. Морова, А.И. Файзулина. – Москва–Самара–Тольятти: Палеонтологический институт РАН – Институт географии РАН – СамГТУ, 2021. С. 51–52.

17. Зелинская В.А. Брахиоподы палеогена Украины. Киев: Наукова думка. 1975. 148 с.

18. Иванов А.В. Уточнение систематического состава морских палеобиот на основе анализа эпибионтии (на примере устричных) // Известия вузов. Геология и разведка. 2003. № 6. С. 43–45.

19. Иванов А.В., Первушов Е.М. Некоторые результаты изучения прикреплённых представителей поздне меловой морской фауны // Учён. зап. геол. фак–та Саратовского гос. ун–та. Нов. сер. Вып. 1. 1997. С. 19–28.

20. Измайлова А.А., Головастов Д.А., Гончарова Е.И., Комаров В.Н. Новые данные об особенностях палеоэкологии девонских атрипид (*Brachiopoda*) Закавказья // Материалы XV Международной научно-практической конференции “Новые идеи в науках о Земле”. Т. 1: Развитие новых идей и тенденций в науках о Земле: геология, геотектоника, геодинамика, региональная геология, палеонтология. М.: МГРИ, 2021. С. 140–143.

21. Измайлова А.А., Головастов Д.А., Комаров В.Н. Первые находки представителей рода *Palaeconchus* Vinn (Microconchida, Tentaculita) на раковинах девонских атрипид (Brachiopoda) Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 26. С. 1068–1078.
22. Измайлова А.А., Головастов Д.А., Комаров В.Н. Первые находки представителей рода *Palaeconchus* Vinn (Microconchida, Tentaculita) на раковинах девонских атрипид (Brachiopoda) Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 26. С. 1068–1078.
23. Измайлова А.А., Головастов Д.А., Комаров В.Н. Первые находки мшанок на раковинах девонских атрипид (Brachiopoda) Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 27. С. 1394–1406.
24. Измайлова А.А., Головастов Д.А., Вайтиева Ю.А., Павлидис С.Б., Гончарова Е.И., Локтионов А.Д., Комаров В.Н. Девонские эпибионты. М.: ООО “ТИИЦ”, 2021. 82 с.
25. Измайлова А.А., Гончарова Е.И., Комаров В.Н. О некоторых итогах изучения палеоэкологии девонских атрипид (Brachiopoda) Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 29. С. 839–842.
26. Комаров В.Н., Измайлова А.А., Головастов Д.А., Гончарова Е.И. Девонские клумбы для животных–мхов и животных–цветов // Природа. 2021. № 5. С. 19–24.
27. Комаров В.Н., Измайлова А.А., Головастов Д.А., Гончарова Е.И. Микрокосм девонских микроконхид и корнулитид Закавказья // Природа. 2021. № 7. С. 47–54.
28. Комаров В.Н., Ульшин М.А. Колонизаторы ринхолитов // Природа. 2020. № 2. С. 49–53.
29. Кузьмин С.Н., Хузина И.Р., Ульшин М.А., Гапоненко Е.С., Комаров В.Н. Первая находка лагенид *Bullopore rostrata* Quenstedt на ринхолитах // Проблемы региональной геологии Северной Евразии. Материалы конференции. М., МГРИ–РГГРУ. 2020. С. 45–47.
30. Лихарёв Б.К., Макридин В.П., Ржонсницкая М.А. Отряд Terebratulida // Основы палеонтологии. Мшанки, брахиоподы. М.: Изд-во АН СССР. 1960. С. 286–305.
31. Локтионов А.Д., Вайтиева Ю.А., Комаров В.Н. Первые данные о следах сверлений на раковинах атрипид (Brachiopoda) из девонских отложений Закавказья // Инновации. Наука. Образование. 2021. № 26. С. 1058–1067.
32. Марковский Б.П. Методы биофациального анализа. М.: Недра. 1966. 271 с.
33. Павлидис С.Б., Зеленкова И.С., Комаров В.Н. Уникальная находка гирляндного прирастания представителей рода *Cornulites* (Microconchida, Tentaculita) на

раковинах атрипид (*Brachiopoda*) из девонских отложений Закавказья // *Инновации. Наука. Образование*. 2021. № 31. С. 1298–1303.

34. Павлова Ю.Э., Бушманова Ю.Д., Комаров В.Н. Уникальная находка эпибионтов на раковинах *Carinata arimaspa* (Eichwald, 1840) (*Atrypida*, *Brachiopoda*) из карпинского горизонта (эмсский ярус) восточного склона Северного Урала // *Инновации. Наука. Образование*. 2021. № 41. С. 657–669.

35. Павлова Ю.Э., Бушманова Ю.Д., Комаров В.Н. Уникальная находка следов сверления эпибионтов на раковинах *Karpinskia conjugula* Tschernyschew, 1885 (*Atrypida*, *Brachiopoda*) из пражского яруса восточного склона Северного Урала // *Инновации. Наука. Образование*. 2021. № 47. С. 2631–2637.

36. Сельцер В.Б., Иванов А.В. Результаты анализа прикрепления келловейских *Gryphaea* Поволжья // *Вопросы палеонтологии и стратиграфии*. Нов. сер. Вып. 1. Саратов: Колледж, 1998. С. 35–40.

37. Титова М.В., Фаворская Т.А. О датских краниидах Крыма // *Бюлл. МОИП. Отд. Геол.* 1983. Т. 58. Вып. 4. С. 101–112.

38. Цейслер В.М., Караулов В.Б., Туров А.В., Комаров В.Н. О местных стратиграфических подразделениях в восточной части Бахчисарайского района Крыма // *Известия вузов. Геология и разведка*. 1999, № 6. С. 8–18.

39. Шаповалов А.В., Алексеев А.С. О роде *Danocrania* Rosenkrantz, 1964 (*Craniida*, *Brachiopoda*) и его представителях из датского яруса Крыма // *Вестник МГУ. Сер. 4. Геология*. 1997. № 1. С. 19–27.

40. Lee D.E., Brunton C.H.C. *Neocrania* n. gen., and a revision of Cretaceous–Recent brachiopod genera in the family Craniidae // *Bull. Of the British Museum (Natural History). Geology series*. 1986. Vol. 40. P. 141–160.