

УДК 564.3 : 591.5

ИЛЬИНА Л. Б.

О СЛЕДАХ СВЕРЛЕНИЯ В РАКОВИНАХ СОЛОНовАТОВОДНЫХ ГАСТРОПОД

Описаны случаи сверления в раковинах гастропод из солоноватоводных бассейнов Эвксино-Каспийской области. Доказано, что эти сверления, несмотря на их сходство со сверлениями морских хищных гастропод, не могли быть результатом их жизнедеятельности. Высказано предположение, что эти сверления могли производить только солоноватоводные организмы, возможно, некоторые солоноватоводные гастроподы.

Следы сверления в раковинах моллюсков и других организмов (брахиопод, фораминифер, остракод и проч.), имеющих наружный известковый скелет, известны с кембрия доныне, хотя происхождение многих перфораций не ясно даже на современном материале.

Основными сверлильщиками в современных условиях являются хищные гастроподы, среди которых особой активностью отличаются представители *Naticacea* и *Muricacea*. До позднего мела перфорации были нечасты. В позднем мелу число сверлений увеличилось, а с эоценом резко возросло, что объясняется «взрывом» родового разнообразия представителей этих надсемейств и усилением степени активности хищников [18, 20, 21].

Судя по литературным данным, из гастропод возможными сверлильщиками являются некоторые *Capulidae* (*Capulus*), *Cymatiidae* (*Argobuccinum* и др.), *Cassidae*, *Tonnidae*, *Melongenidae* (*Busycon*), *Melanellidae* (*Echineulima*), а также, по-видимому, отдельные виды *Nassariidae* [3, 18], *Fasciolariidae* [22] и др. Способность сверления присуща и некоторым голожаберным моллюскам — *Vayssiereidae* [23], а также некоторым легочным гастроподам (*Helicidae* и *Oleacinidae*). Вполне вероятно, что ископаемые *Platyceratidae*, жившие на морских лилиях, также могли быть сверлильщиками. Вообще же среди гастропод насчитывается довольно большое число родов, способных к перфорированию [20]. Наиболее распространены как на ископаемом, так и на современном материале, особенно на раковинах гастропод и двустворок, следы жизнедеятельности натицид и мурицид. Отверстия, которые эти сверлильщики производят, имеют довольно правильную округлую форму и достигают в наружном диаметре 3,5—4,0 мм. Отверстия натицид в сечении имеют полусферическую или ширококоническую форму, а при незавершенной перфорации дно недосверленной полости в центре выпуклое. Отверстия, проделанные мурицидами, в сечении почти цилиндрические, дно недосверленной полости вогнутое [13, 15, фиг. 1]. Число отверстий в раковине жертвы обычно одно-два, но может достигать трех-четырех, редко более.

Перфорация производится более или менее перпендикулярно к поверхности раковины жертвы чередованием химического травления (с помощью специального аксессорного органа) и механического удаления размягченного материала (с помощью радулы) или только механическим путем [8, 9, 11, 24].

Кроме гастропод с хищнической целью (впрыскивание парализующего вещества в мягкие ткани жертвы) перфорируют осьминоги (*Octopus*). Оставляемые ими отверстия также единичны, имеют различную форму и диаметр (наружный 2–3 мм, внутренний около 0,3–0,4 мм) [16, 19].

Проделывают отверстия в раковинах некоторые бактерии, сине-зеленые водоросли (цианобактерии), зеленые водоросли (*Eugomontia*, *Ostreobium*, *Codiolum* и др.), эндолитические грибы (*Dodgella*, *Ostracoblabe* и др.), губки (чаще всего виды *Cliona*), мшанки (в основном представители отряда *Ctenostomata*, редко *Cheilostomata*), аннелиды (полихеты *Polydora*, *Leucodora* и др.), некоторые низшие раки (подотряд *Aeotracocarida* отряда *Cirripedia*) и др. [7, 12, 17].

Однако эти организмы, использующие раковину как известковый субстрат, в котором или на котором они живут, являются, по классификации М. Каррикера и Е. Смита, не настоящими сверлильщиками (bores), а так называемыми образователями норок (burrowers) [10]. Выемка материала для получения полости в данном случае происходит

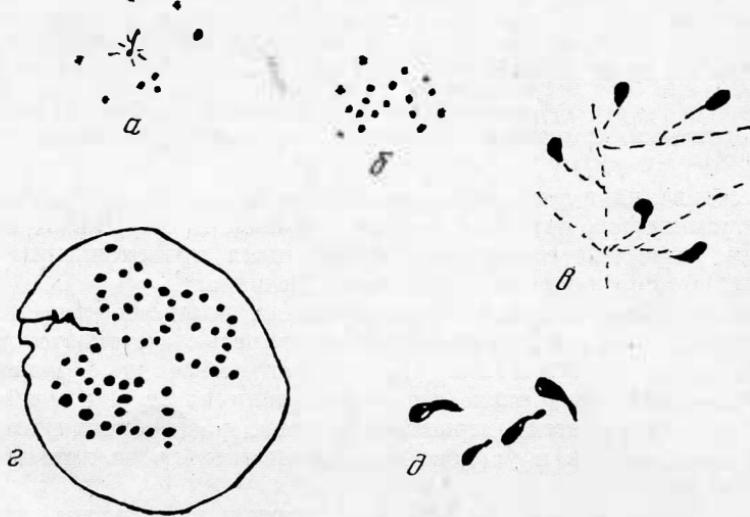


Рис. 1. Следы сверлений в раковинах моллюсков, произведенных разными организмами (схема): *а* — зелеными водорослями *Gomontia* ($\times 10$); *б* — эндолитическими грибами ($\times 20$); *в* — мшанками *Spathipora* ($\times 25$); *г* — губками *Cliona* ($\times 1$); *д* — самками усоногого рака *Tegumetes* ($\times 6$) [12]

либо механическим, либо химическим путем, а скорость внедрения в субстрат очень мала. Размер полости обычно достаточен для вмещения растущего организма.

Отверстия, проделываемые бактериями, водорослями, грибами и мшанками, микроскопически малы (сотые доли миллиметра), расположены группами и обычно не проникают насекомые через стенку раковины (рис. 1, *а*—*в*). Губки проделывают также групповые перфорации, диаметр которых от долей до 1,5 мм и несколько более (рис. 1, *г*). Диаметр наружного отверстия ходов аннелид 0,5—1 мм. Некоторые акротрапидные *Cirripedia* (самки *Tegumetes*) всверливаются в коллюмели различных гастропод, следы их жизнедеятельности (рис. 1, *д*) широко известны как на ископаемых, так и на современных моллюсках [12].

Эродируют раковины моллюсков, оставляя в них углубления различной формы и отверстия, некоторые форониды, брахиоподы (след от прирастания ножки), баланусы (след от прирастания домика рака к раковине) и некоторые другие. Как известковый субстрат используют раковину некоторых сверлящие двустворки, например *Gastrochaena* [7] и др.

Механические повреждения, иногда округлой формы, наносят раковинам гастропод и двустворок десятиногие раки (проломы, произведенные клешнями) и другие животные, в том числе, возможно, рыбы, имеющие острые конические зубы, как, например, *Sparidae* [19].

Изучение следов перфорации предусматривает определение систематической принадлежности сверлильщика, морфологии и частоты перфораций, их расположения на раковине, механизма сверления (химиче-

ским, механическим или комбинированным способом действовал сверлильщик), цели, с которой производилось перфорирование (для обитания в просверленной полости, для защиты, для питания), и т. д.

Для палеонтолога исследование различных биоэрозий, в том числе и сверлений в раковинах, дает возможность построения некоторых палеоэкологических реконструкций: восстановления состава ископаемых сообществ и взаимоотношений между его членами, чему, безусловно, способствует актуалистический метод. По характеру сверлений в ряде случаев возможно сделать некоторые выводы об экологии жертвы и т. п. [6].

Подавляющее большинство сверлильщиков, так же как и их жертв, принадлежит к морским видам, чаще всего обитателям нормально-соленых или близких к таковым морских бассейнов. В литературе поэтому описываются в основном случаи сверлений, производимых морскими организмами. Есть несколько палеонтологических работ [5, 15], посвященных сверлению в раковинах двустворчатых и брюхоногих моллюсков из бассейнов со значительно пониженней морской соленостью (ранне-сарматского и раннемэотического), где сверлильщиками могли быть реликтовые гемистеногалинные формы — те же натициды *Polinices helicina* (Brocc.), мурициды *Tritonalia striata* (Eichw.) и, по-видимому, насвариды *Dorsanum duplicatum* (Sow.) и др. Однако почти нет данных о перфорациях в раковинах моллюсков, обитавших в солоноватоводных (типа современного Каспия) или даже пресноводных водоемах, хотя эти сверления представляют не меньший интерес, чем перфорации морских организмов. Эта область настолько слабо изучена, что на сегодняшний день нет однозначного решения, за исключением буквально единичных случаев, какие организмы в этих условиях могли быть сверлильщиками, каким способом и с какой целью они перфорировали. Это особенно касается сверлений в ископаемых раковинах.

Материалом для настоящей статьи послужили перфорированные раковины именно солоноватоводных гастропод, собранные из верхнемиоценовых (верхний мэотис), плиоценовых (дуабские слои киммерия, чауда), плейстоценовых (хазар, хвалынь) и субфоссильных отложений в основном Юга СССР.

Впервые на следы сверлений в раковинах солоноватоводных моллюсков обратил внимание П. М. Стеванович, описавший и изобразивший следы перфорирования в раковинах целого ряда гастропод (*Theodoxus*, *Nubrobia*, *Turritispira*, *Pyrgula* и др.) из местонахождений верхнего мэотиса Восточной Сербии [5]. Предположительно он считал, что отверстия в раковинах позднемэотических моллюсков могли быть результатом жизнедеятельности брюхоногого моллюска *Sandria atava* Andrus. [=*Pseudamnicola* (*Andrussoviella*) *atava*], хотя никаких объяснений по поводу этого предположения автор не приводит.

В нашем материале также имеется несколько перфорированных раковин гастропод указанных выше родов из верхнего мэотиса Восточной Сербии, в том числе и раковины еще одного солоноватоводного вида — *Pseudamnicola* (*Staja*) *striata* (Andrus.) (табл. III, фиг. 6). Кроме того, из верхнего мэотиса Юга СССР имеется ряд просверленных раковин *Theodoxus politus andrussovi* L. II. (табл. III, фиг. 1—4; см. вклейку), *Th. stefanescui* (Font.), *Pseudamnicola* (*Staja*) *pseudovariabilis* (Sinz.) (табл. III, фиг. 5), *P. (S.) striata* (Andrus.), *P. (Barassia) pyrgurina* (Andrus.), *Caspiohydrobia*, *Turritispira* и др. Вообще в верхнем мэотисе перфорированные раковины встречаются нередко. Они найдены во многих местонахождениях этого возраста, где их численность составляет приблизительно 15—20% выборки.

Отверстия в раковинах позднемэотических гастропод нередко имеют правильную окружную форму (табл. III, фиг. 1—4). Сечение их чаще воронковидное или широкочашевидное. Наружный диаметр углубления до 1,7 мм, диаметр самого отверстия 0,3—0,8 мм. Встречаются следы сверления каплевидной формы, с коротким узким углублением с одной из сторон перфорации. Число отверстий на одной раковине от одного до четырех и редко более.

Башенковидные раковины просверлены чаще всего на предпоследнем обороте, реже на других оборотах завитка и в области шва, разделяющего обороты (табл. III, фиг. 4, 5). На полусферических раковинах теодоксусов следы сверления встречаются чаще, чем на башенковидных. Они расположены в разных местах последнего оборота, в основном на некотором расстоянии от края наружной губы, встречаются на отвороте внутренней губы (табл. III, фиг. 2), бывают в области макушки. Нередко наблюдаются не полностью завершенные следы сверления. Перфорация чаще всего направлена перпендикулярно к поверхности оборота.

Подобные отверстия довольно часты в раковинах гастропод (особенно *Theodoxus pallassi* Lindh.) из хазарских (пос. Разина близ Баку), хвальинских (Узбой), субфоссильных, а также современных пляжевых отложений Каспийского бассейна; единичные отверстия такого же типа обнаружены в раковинах дуабских *Lithoglyphus* sp., чаудинских *Turritaspis* sp. (табл. III, фиг. 10) и современных *Clessiniola variabilis* (Eichw.) из Днестровского лимана (табл. III, фиг. 11). Так же как и перфорации в позднемэотических раковинах, эти отверстия чаще всего имеют округлую форму. Их размеры также близки: наружный диаметр углубления до 1,7–1,8 мм, диаметр самого отверстия 0,2–0,8 мм. Число отверстий на одной раковине обычно два – четыре, и расположены они приблизительно в тех же местах, что и на раковинах позднемэотических видов. Нередки случаи неполной перфорации. Дно недосверленной полости либо слабовогнутое, либо плоское, с очень узким концентрическим желобком по его периферии (табл. III, фиг. 12, 15). Кроме отверстий почти правильной округлой формы в плане и чашевидных в сечении встречаются следы сверления, которые с одной стороны округлого отверстия имеют то менее, то более широкое каналоподобное углубление в стенке раковины (табл. III, фиг. 12, 16, 17). При большом увеличении видно, что вокруг самого отверстия поверхность раковины как бы растворена (табл. III, фиг. 19) и на боковой стенке перфорации (при вертикальном ее сечении) обнажается микроструктура раковины (табл. III, фиг. 20). Явных следов выскребания или царапания на раковине не заметно. Судя по этим признакам, при сверлении скорее всего имело место химическое травление, хотя не исключено, что дальнейшее удаление размягченного раковинного вещества могло происходить и механическим путем, но без заметных следов на раковине.

В тех же случаях, когда отверстия имеют достаточно правильную округлую форму и являются чашевидными в сечении (табл. III, фиг. 12–14, 18), они очень напоминают перфорации натицид (табл. III, фиг. 21, 22), только почти в 2 раза меньше в диаметре. Однако в солоноватоводных бассейнах, какими были позднемэотический Эвксино-Каспийский и плейстоценовый Каспийский бассейны и каким является современное Каспийское море, морские организмы, в том числе хищные натициды или мурициды, жить не могли, так как эти моллюски требуют условий нормально-морского или в крайнем случае полуморского режима (по классификации Л. А. Невесской [4]). Не жили в этих бассейнах и не существуют в Каспии ныне и другие известные морские гастроподы – сверлильщики, в том числе и безраковинные голожаберные моллюски. Следовательно, перфорирование могло производиться только солоноватоводными организмами, обитавшими совместно с жертвой.

Судя по сравнительно крупным размерам отверстий (до 1,7–1,8 мм) и характеру сверлений перфорирующими не могли быть и так называемые образователи норок (бактерии, водоросли, губки и др.). Не были проделаны эти отверстия и неморскими аннелидами, так как, судя по характеру сверления пресноводной полихеты *Caobangia* – образователя норок в раковинах многих (более 20) видов гастропод из текущих вод Юго-Восточной Азии [14], следы жизнедеятельности этого червя совершенно не похожи на те, что мы видим в раковинах позднемэотических, плейстоценовых и современных солоноватоводных гастропод.

Полихеты *Caobangia* в основном эродируют апикальную часть рако-

вины гастропод, иногда полностью разрушая весь апекс. Усечённая поверхность раковины при этом покрыта слоем грибовидного нароста, который пронизан устьями норок червя [14, фиг. 4]. Сами норки обычно направлены вдоль оси коллюмели, хотя иногда находятся в проксимальной части шва и даже на внешней стороне оборота. Сквозной перфорации *Caobangia* не делают, а их норки по мере внедрения червя в известковый субстрат расширяются, так что самая узкая часть полости находится у поверхности раковины, т. е. наружный диаметр норки меньше, чем внутренний. Отверстия же в раковинах солоноватоводных гастропод имеют воронковидное сечение с наибольшим диаметром у наружной поверхности раковины, и, кроме того, они в большинстве своем полностью сквозные. Эти отверстия не имеют ничего общего со следами жизнедеятельности и других полихет, в том числе и солоноватоводных, которые оставляют U-образные ходы в мягком субстрате [1].

Что же касается еще одной группы «сверлильщиков» — усоногих ракообразных из подотряда *Acrothoracica*, то вряд ли и они могли оставить такого типа перфорации, которые мы видим в раковинах солоноватоводных моллюсков, поскольку «сверлящие» акроторацидные *Cirripedia* (самки *Trypetes*) также являются образователями норок и повреждают в основном столбик брюхоногих моллюсков, а не стенку их оборотов; кроме того, они являются жителями морей. В современном солоноватоводном Каспии из усоногих известны только представители подотряда *Thoracica* — два вида *Balanus*, которые случайно проникли в этот бассейн в середине 50-х годов на днищах судов, прошедших из Черноморского бассейна в Каспий через Волго-Донской канал, и которые не являются настоящими сверлильщиками, а оставляют на раковине след от прирастания в виде слабого углубления. В солоноватоводных позднемэотическом, плиоценовых и плейстоценовых бассейнах *Cirripedia* (в том числе и баланусы) неизвестны. Таким образом, приведенный анализ не позволяет установить систематическую принадлежность сверлильщика в условиях солоноватоводных бассейнов.

По характеру отверстий, особенно когда они имеют довольно правильную округлую кратерообразную форму, эти перфорации, как уже говорилось, более всего напоминают следы жизнедеятельности хищных гастропод. Возможно, что среди солоноватоводных брюхоногих моллюсков какие-то виды и являются хищниками, но на данном этапе вопрос однозначно решить невозможно, так как этология каспийских гастропод изучена очень слабо и, по имеющимся данным, солоноватоводные каспийские виды в основном либо фито-, либо детритофаги.

Правда, способность к сверлению у ряда гастропод морского происхождения была приобретена в процессе эволюции сравнительно недавно [20]. До появления сверлильного механизма многие из них питались другим путем. Так что не исключено, что и среди солоноватоводных гастропод на пути эволюции могли возникать хищники, также выработавшие сверлильный механизм.

Есть предположение (устное сообщение Н. Н. Романовой), что отверстия в раковинах каспийских моллюсков производят представители отряда *Isopoda* — *Iaera sarsi caspica* Kesselyak, которые встречаются обычно в виде единичных экземпляров на раковинах моллюсков и других жестких субстратах в Среднем и Южном Каспии на глубинах до 50–60 м [1]. Типовой подвид живет в бассейнах рек Волги, Урала, Днепра, Дуная, Дона, в Таганрогском заливе, Одесско-Бугском лимане и в ряде озер. Предположение Романовой очень интересно, но также требует дальнейших исследований по этологии этого животного. Известно, что некоторые представители изопод (*Limnoria*) сверлят buкальными частями мертвую плавучую древесину, которой они питаются (ксилофаги) [12]. Другие изоподы (*Sphaeroma pentadon*) используют известковый субстрат, по-видимому, для создания жилища [10]. Не исключено, что и каспийские представители этих ракообразных могли приобрести способность к сверлению известкового субстрата, в частности раковины моллюсков, но все это пока проблематично.

В связи с попыткой установить систематическую принадлежность сверлильщиков в солоноватоводных бассейнах небезинтересно решение и таких вопросов: с какой целью происходило сверление и перфорировалась ли пустая раковина или в ней находился живой моллюск?

Судя по тому, что перфорации в раковинах гастропод находятся в основном на некотором удалении от края наружной губы, а также нередко (особенно на башенковидных раковинах) расположены на предпоследнем и других оборотах завитка, т. е. в местах, где внутри раковины помещается мягкое тело моллюска, можно предположить, что сверление производилось с целью хищничества и жертва во время перфорирования была живой. В то же время непонятно, почему число сверлений в одной раковине достигает трех-четырех, а расстояние между отверстиями иногда не превышает 1 мм. Совершенно неясно также, каким образом могло производиться сверление со стороны внутренней губы в полусферических раковинах *Theodoxus*, если моллюск был живым. Обычно теодоксусы достаточно плотно присасываются ногой к твердому субстрату, так что поверхность внутренней губы не должна быть доступной хищнику.

Если предположить, что сверление производилось в пустой раковине и не с трофической, а с какой-то другой целью (добыча кальция, проделывание ходов и т. д.), становится непонятным, почему сверлильщик не перфорировал раковину у края наружной губы и с внутренней стороны устья — ведь эти места также были доступны для сверления. Все раковины гастропод явно начинали перфорироваться с наружной стороны (наружный диаметр углубления обычно заметно больше самого отверстия) и в основном в тех местах, где внутри раковины находится мягкое тело моллюска.

Еще более загадочными по происхождению и совершеннно иными по морфологии являются перфорации, наблюдаемые на раковинах *Theodoxus* (*Ninnia*) *magnus* (*Andrus*) из чаудинских отложений Западной Грузии. 60–70% просверленных раковин этого вида имеют по три отверстия, расположение которых, как правило, упорядоченное: одно отверстие находится на стороне, противоположной устью, обычно в местах наибольшей выпуклости последнего оборота (табл. III, фиг. 7а), второй — на основании последнего оборота (табл. III, фиг. 7б) и третье — на отвороте внутренней губы (табл. III, фиг. 8). В тех случаях, когда на раковине имеются только два отверстия (у 20–30% просверленных раковин), одно из них, как правило, находится на отвороте внутренней губы, а второе может быть либо на «спинке» последнего оборота, либо на его основании.

Чаще всего отверстия имеют неправильную, близкую к окружной или овальной форму, их наружный диаметр до 1–1,5 мм. Нередко края перфораций, особенно тех, которые расположены на «спинке» последнего оборота, неровные. Отверстия на внутренней губе обычно имеют у одного из краев более или менее узкое, каналоподобное углубление, иногда червеобразного вида (табл. III, фиг. 9а, б). Перфорации на внутренней губе отличаются от остальных тем, что, будучи проделаны в самом толстом месте раковины, они образуют расширяющуюся внутреннюю полость, диаметр которой несколько больше входного и выходного отверстий. Вокруг отверстий, образованных на последнем обороте, нередко можно наблюдать выкрашивание наружного слоя раковины, т. е. какое-то механическое повреждение (табл. III, фиг. 7а). Углубление, подводящее к отверстию на внутренней губе, явно вытравлено химическим путем (табл. III, фиг. 9). Иногда подобное травление заметно близ отверстий, находящихся на основании последнего оборота. В единичных случаях отверстия бывают не полностью прободенными, их полость напоминает дупло.

Все отверстия просверлены только с наружной стороны раковины и не всегда перпендикулярно к ее поверхности. Это особенно касается перфораций на внутренней губе, которые нередко проделаны под углом к поверхности губы.

С какой целью производилось подобное сверление, наносились ли эти повреждения одним организмом или несколькими, одновременно или последовательно, находился ли моллюск в раковине во время ее перфорирования или раковина была пустой — все эти вопросы решить почти невозможно, не зная, какой организм (или какие организмы) производил сверление. Скорее всего сверлильщики чаудинских теодоксусов использовали раковину как субстрат, в котором проделывали ходы и убежища, но почему-то для сверления выбирали совершенно определенные, хотя и разные по толщине участки раковины.

Таким образом, наличие относительно крупных (до 1,5–2 мм) отверстий в раковинах солоноватоводных гастропод, как ископаемых, так и современных, доказывает, что в бассейнах, подобных современному Каспию, существовали организмы, способные к перфорированию. Цель перфорирования, по-видимому, так же как и в более или менее нормальных морских условиях, могла быть разной: создание убежища, использование кальцита раковины и, возможно, хищничество. Однако вследствие очень слабой изученности этологии многих солоноватоводных организмов установить истинных сверлильщиков пока не удается.

К изложенному следует добавить, что не все перфорации в раковинах моллюсков могут отражать истинные биоценотические связи. Так, например, раковины, выброшенные на берег, могут быть случайно перфорированы и какими-то наземными организмами; причем отверстия в них по внешнему виду также могут иметь большое сходство со сверлениями хищных морских гастропод. Это обстоятельство может вызвать серьезные ошибки в отношении правильного определения происхождения перфораций и экологии перфорированных моллюсков.

Здесь уместно привести пример с муравьями, которые с не совсем ясной целью способны протравливать кислотой отверстия в раковинах моллюсков [2, рис. на с. 68].

В нашем материале имеется несколько раковин *Unio* и *Viviparus* из пляжевых отложений рек Москвы (с. Успенское) и Оки (близ д. Зиброво) с правильными округлыми отверстиями (от одного до четырех на одной раковине), наружный диаметр которых до 2 мм, диаметр самой дырочки до 1–1,5 мм (табл. III, фиг. 23). В условиях пресных рек абсолютно исключены как солоноватоводные, так и морские сверлильщики. Н. С. Калугина, собравшая упомянутые раковины, предполагает, что дырочки в них могли протравить именно муравьи, которые ползали тут же.

Исходя из всего вышеизложенного, следует подчеркнуть, что палеонтологу необходимо подходить к анализу различных биоэрозий, в том числе и сверлений, с особым вниманием и осторожностью, поскольку на основании аналогий с известными перфорациями морских видов легко могут быть допущены ошибочные выводы не только о систематической принадлежности сверлильщика, но и о его экологии и генезисе вмещающих отложений. С другой стороны, при правильном определении истинного сверлильщика появляется возможность более полной реконструкции того или иного ископаемого сообщества и взаимоотношений между его членами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая пром-сть, 1968. 415 с.
2. Гребенников В. С. В стране насекомых. Записки и зарисовки энтомолога и художника. М.: Колос, 1979. 166 с.
3. Милашевич К. О. Моллюски Черного и Азовского морей. Моллюски русских морей. Т. 1. Изд. 1916. 312 с.
4. Невесская Л. А. К классификации древних замкнутых и полузамкнутых водоемов на основании характера их фаун // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М., 1971. Т. 130. С. 258–278.
5. Стеванович П. О биотским повредам на юштураме бугловских, сарматских и меотских мекушаца из Србије // Ann. géol. Peninsula Balcanique. 1950. Т. 18. Р. 129–142.
6. Bernard-Dumanois A., Delange J. H. Microperforations par algues et champignons sur des coquilles des «Marnes à Ostrea acuminata» (Bajocien supérieur) de Bourgogne (France), relations avec le milieu et utilisation paléobathymétrique // Geobios. 1983. № 16. Fasc. 4. P. 419–429.

7. *Boekschoten G. J.* Shell borings of sessile epibiotic organisms as palaeoecological guides (with examples from the Dutch coast) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeocol.* 1966. V. 2. P. 333–379.
8. *Carriker M. R.* Comparative functional morphology of boring mechanisms in gastropods // *Amer. Zoologist.* 1961. V. 1. P. 263–266.
9. *Carriker M. R.* Ultrastructural analysis of dissolution of shell of the Bivalve *Mytilus edulis* by the accessory boring organ of the gastropod *Urosalpinx cinerea* // *Marine Biol.* 1978. V. 48. № 2. P. 105–134.
10. *Carriker M. R., Smith E. H.* Comparative Calcibiocavatology: Summary and Conclusions // *Amer. Zoologist.* 1969. V. 9. P. 1011–1020.
11. *Carriker M. R., Yochelson E. L.* Recent gastropod boreholes and Ordovician cylindrical borings // *U. S. Geol. Surv. Profess. Paper.* 1968. № 593-3. 26 p.
12. *Fatton E., Roger J.* Les organismes perforants: vue d'ensemble sur les actuels et les fossiles // *Trav. Lab. Paléontol. Orsay.* 1968. P. 13–53.
13. *Hoffman A., Pisera A., Ryszkiewicz M.* Predation by muricid and naticid gastropods on the Lower Tortonian mollusks from the Korytnica clays // *Acta geol. polon.* 1974. V. 24. № 1. P. 249–260.
14. *Jones M. L.* Boring of shell by *Caobangia* in freshwater snails of Southeast Asia // *Amer. Zoologist.* 1969. V. 9. P. 829–835.
15. *Kojumdjeva E.* Les Gastropodes perceurs et leurs victimes du miocene de Bulgarie du Nord-Ouest // *Изв. геол. ин-та, Сер. палеонтол.* 1974. Кн. 23. P. 5–24.
16. *Matsukuma A.* Fossil boreholes made by shell-boring predators or commensals. I. Boreholes of capulid gastropods // *Venus, Japan J. Malacol.* 1978. V. 37. № 1. P. 29–45.
17. *Reyment R. A., Bohrlöcher bei Ostrakoden* // *Paläontol. Z.* 1963. B. 37. № 3, 4. S. 283–291.
18. *Reyment R. A.* Palaeoethology and fossil drilling gastropods // *Trans. Kansas Acad. Sci.* 1967. V. 70. № 1. P. 33–50.
19. *Robba E., Ostinelli F.* Studi paleoecologici sul Pliocene ligure. I. Testimonianze di predazione sui Molluschi pliocenici di Albenga // *Riv. Ital. Paleontol.* 1975. V. 81. № 3. P. 309–372.
20. *Sohl N. F.* The fossil record of shell boring by snails // *Amer. Zoologist.* 1969. V. 9. P. 725–734.
21. *Taylor J. D., Cleevely R. J., Morris N. J.* Predatory gastropods and their activities in the Blacudown Greensand (Albian) of England // *Palaeontology.* 1983. V. 26. № 3. P. 521–553.
22. *Wells H. W.* Predation of Pelecypods and Gastropods by *Fasciolaria hunteria* (Perry) // *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribbean.* 1958. V. 8. № 2. P. 152–166.
23. *Young D. K.* Okada elegans, a tube-boring nudibranch mollusc from the Central and West Pacific // *Amer. Zoologist.* 1969. V. 9. P. 903–907.
24. *Ziegelmeyer E.* Beobachtungen ueber den Nahrungserwerb bei der Naticidae *Lunaria nitida* Donovan (Gastropoda, Prosobranchia) // *Hegoländer Wiss. Meeresuntersuch.* 1954. B. 5. S. 1–33.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
25.IV.1986

Объяснение к таблице III

Фиг. 1—4. *Theodoxus politus andrussovi* L. Пуина, 1976: 1 — экз. № 2220/619, раковина с двумя отверстиями на последнем обороте ($\times 2,5$); 2 — экз. № 2220/620, раковина с отверстием на отвороте внутренней губы ($\times 2,5$); 3 — экз. № 2220/621, фрагмент раковины с отверстием ($\times 30$); 4 — экз. № 2220/622, раковина с двумя отверстиями на последнем обороте близ отворота внутренней губы ($\times 2,5$); Керченский п-ов; верхний мэотис.

Фиг. 5. *Pseudamnicola (Staja) pseudovariabilis* (Sinzow, 1900): экз. № 2220/623, раковина с двумя отверстиями на оборотах завитка ($\times 5$); Керченский п-ов, с. Семеновка; верхний мэотис.

Фиг. 6. *Pseudamnicola (Staja) striata* (Andrussov, 1890): экз. № 2220/624, раковина с отверстиями на предпоследнем обороте и на шве, отделяющем его от предыдущего оборота ($\times 7$); Восточная Сербия, с. Подвршка; верхний мэотис.

Фиг. 7—9. *Theodoxus (Ninnia) magnus* (Andrussov, 1909): 7 — экз. № 2220/625, раковина с отверстиями ($\times 2,5$), 7а — отверстие на «спинке» последнего оборота; 7б — отверстие на основании последнего оборота; 8 — экз. № 2220/626, раковина с отверстием на отвороте внутренней губы ($\times 2,5$); 9 — экз. № 2220/627; 9а — раковина с червеобразным отверстием на отвороте внутренней губы ($\times 2,5$), 9б — фрагмент раковины с отверстием ($\times 20$); Западная Грузия, гора Цвермагала; чауда.

Фиг. 10. *Turriticaspia* spp.: экз. № 2220/628, раковина с отверстием на обороте завитка, близ шва ($\times 10$); Западная Грузия, гора Цвермагала; чауда.

Таблица III

